UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS DE HIDALGO

División de Estudios de Posgrado

FACULTAD DE BIOLOGÍA

Programa Institucional de Maestría en Ciencias Biológicas

Área temática: Ecología y Conservación

"Impacto de la fragmentación del hábitat sobre la disponibilidad y calidad nutrimental de frutos en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, Veracruz"

TESIS

Que presenta:

BIÓL. CRISTOPHER DONOVAN MENDOZA RANGEL

Como requisito para obtener el título profesional de

Maestro en Ciencias Biológicas

Director de Tesis:

Dr. Eduardo Mendoza Ramírez

Codirector de Tesis:

Dr. Juan Carlos López Acosta

Morelia, Michoacán Febrero 2023

FACULTAD DE BIOLOGÍA

Dedicatoria y Agradecimientos

A CONACyT por el apoyo brindado para la realización de este trabajo y su financiamiento.

A la dirección de Ecología de Acámbaro y al área natural protegida Sierra de los Agustinos por permitirnos y otorgar las facilidades para realizar los estudios necesarios dentro de sus territorios.

Al comité de sinodales Dr. Arnulfo Blanco García, Dr. Luis Felipe Mendoza Cuenca, Dr. Miguel Ángel Salinas Melgoza y Dr. Juan Carlos López Acosta por el apoyo, comentarios, aportaciones y mucha paciencia para la elaboración de esta Tesis.

Al Dr. Juan Carlos, Santos y toda su familia por el apoyo brindado, sus aportaciones y los cálidos recibimientos otorgados durante los muestreos de este trabajo.

Al laboratorio de Análisis para la Conservación de la Biodiversidad y cada uno de sus integrantes por gran apoyo. Por permitirme trabajar a su lado, los consejos y cada momento otorgado indispensable para lograr mis metas. A mis amigos de la carrera que me apoyaron y que sería imposible mencionar a todos.

Al doctor Eduardo Mendoza por brindarme su confianza, apoyo y amistad dentro y fuera de este trabajo. Por las oportunidades que me brindo y permitirme crecer dentro de su laboratorio, profesional y personalmente.

A mi familia, abuelos, tíos y primos que con sus afectos, comentarios, apoyos y consejos me alentaron a seguir adelante y superar cada obstáculo. En especial a mi tío Eleazar Mendoza Castañeda, que desde el primer momento que decidí comenzar la carrera me alentó, apoyo, aconsejo y profundizo en cada aspecto para mi formación profesional.

A Yessica Jatziri Moreno García, una de las personas que tuve el placer de conocer en la carrera, que me ha acompañado y apoyado incondicionalmente desde el primer momento que me conoció. Confortando en cada fallo, alentando en cada obstáculo y celebrando cada éxito que he tenido durante mi formación.

A mis padres y hermanos, que día a día con sus sacrificios han sido la parte de mayor importancia para impulsarme a una mejor vida. Alentando cada paso que he dado, apoyando cada decisión, aconsejando, acompañándome en cada obstáculo y en ocasiones remediando mis errores cometidos. Por todo su esfuerzo, paciencia y apoyo incondicional les agradezco.

Contenido

1. Resumen 7
2. Abstract 8
3. Introducción 9
4. Objetivos 13
4.1 Objetivo General 13
4.2 Objetivos específicos 13
5. Hipótesis 14
6. Materiales y Métodos 15
6.1 Sitio de estudio 15
6.2 Muestreo de la vegetación 15
6.2.1 Identificación de especies frutales 16
6.3 Evaluación de la completitud del muestreo de vegetación 16
6.4 Diversidad de especies productoras de frutos 17
6.4.1 Variación en la diversidad y composición de especies de plantas entre fragmentos de selva. 17
6.4.2 Índice de Valor de Importancia (IVI) de especies productoras de frutos para la fauna. 17
6.5 Disponibilidad de frutos entre fragmentos de selva 17
6.6 Análisis bromatológico de *Astrocaryum mexicanum* 18
7. Resultados 22
7.1 Grado de completitud del muestreo de la vegetación 22
7.2 Diversidad de plantas en fragmentos de selva 22
7.3 Relación entre tamaños de fragmento y diversidad de especies frutales. 24
7.4 Diferenciación de plantas productoras de frutos según el Índice de Valor de Importancia (IVI). 25
7.5 Producción de frutos a lo largo del año. 26
7.6 Calidad nutrimental de frutos de *Astrocayum mexicanum* en fragmentos de selva de Los Tuxtlas. 27
8. Discusión 29
9. Conclusiones 32
10. Apéndice I 33
11. Literatura citada 35

Índice de Tablas y Figuras

Tabla 1: Tamaño de los fragmentos de selva húmeda en LosTuxlas, …….....:.33

Tabla 2: Índices de Valor de Importancia de especies frutales…….....34

Tabla 3: Valores medios de morfología de *A. mexicanum*……33

Tabla 4: Valores promedio de los porcentajes del contenido nutrimental en frutos de *A. mexicanum*…….33

Figura 1: Mapa de los fragmentos de la selva húmeda en Los Tuxtlas, Veracruz. 16

Figura 2 A-B: Curvas de cobertura de la muestra..... 22

Figura 3: Números de Hill de la vegetación en general de los fragmentos..... 23

Figura 4: Números de Hill de especies productoras de frutos..... 24

Figura 5: Relaciones entre la diversidad verdadera vs. área de fragmentos..... 25

Figura 6. Escalamiento multidimensional no métrico de IVI 26

Figura 7. Escalamiento multidimensional no métrico de disponibilidad mensual 27

Figura 8. Análisis de componentes principales de valores bromatológicos de *A. mexicanum* 28

1. Resumen

La deforestación es de los factores primarios de pérdida y degradación de la biodiversidad y de interacciones bióticas en bosques tropicales. La fragmentación resultante de la deforestación es el proceso mediante el cual áreas forestales continuas son fragmentadas en parches más pequeños. Sin embargo, se conoce aún poco cómo estas modificaciones pueden afectar indirectamente la fauna al incidir sobre algunas características de sus recursos alimenticios. Seleccionamos 12 fragmentos de distinto tamaño de la selva de Los Tuxtlas, Veracruz. En cada uno realizamos 10 transectos, en donde registramos las especies arbóreas con un diámetro a la altura del pecho mayor a 1 cm. A partir de una revisión literaria identificamos las especies que producen frutos consumidos por aves y mamíferos, asimismo, registramos la temporalidad de producción de frutos. Calculamos los números de Hill (q0, q1 y q2) de la diversidad de plantas, para cada fragmento de selva. Analizamos la relación entre estimadores de diversidad y el área de los fragmentos mediante regresiones lineales. Además, analizamos la variación en la composición de las comunidades de árboles productores de frutos y la temporalidad de dicha producción entre los fragmentos usando escalamientos multidimensionales no métricos y análisis de similitud. Encontramos relaciones significativas entre el tamaño de los fragmentos y los estimadores q1($p=0.03$, $R^2=0.31$) y q2($p=0.005$, $R^2=0.5$) de la vegetación general, y los estimadores q0($p=0.04$, $R^2=0.28$), q1($p=0.01$, $R^2=0.39$) y q2($p=0.008$, $R^2=0.47$) de la vegetación productoras de frutos Así mismo, evidenciamos la variación potencial en la oferta de frutos de los diferentes fragmentos, tanto en la composición de especies ($p=0.001$, $R=0.57$) como en la temporalidad de frutos ($p=0.001$, $R=0.77$). Existe gran número de flora productora de frutos en los diferentes fragmentos de la selva de Los Tuxtlas, incrementando su diversidad conforme disminuye el tamaño del fragmento, además de variar su composición y disponibilidad entre fragmentos.

Palabras clave: Fragmentación, Frugívoros, Diversidad arbórea, Disponibilidad de recursos, Producción de frutos.

2. Abstract

Deforestation is one of the primary factors of loss and degradation of biodiversity and biotic interactions in tropical forests. Fragmentation resulting from deforestation is the process by which continuous forest areas are fragmented into smaller patches. However, it is still unknown how these modifications can indirectly affect the fauna by influencing some characteristics of their food resources. We selected 12 fragments of different sizes from the jungle of Los Tuxtlas, Veracruz. In each one we carried out 10 transects, where we recorded the tree species with a diameter at breast height greater than 1 cm. From a literary review we identified the species that produce fruits consumed by birds and mammals, likewise, we recorded the temporality of fruit production. We calculated the Hill numbers (q0, q1 and q2) of the diversity of plants, for each forest fragment. We analyze the relationship between diversity estimators and the area of the fragments through linear regressions. In addition, we analyze the variation in the composition of fruit-producing tree communities and the temporality of said production between fragments using non-metric multidimensional scaling and similarity analysis. We found significant relationships between the size of the fragments and the estimators q1($p=0.03$, $R2=0.31$) and q2($p=0.005$, $R2=0.5$) of the general vegetation, and the estimators q0($p=0.04$, $R2=0.28$), q1($p=0.01$, $R2=0.39$) and q2($p=0.008$, $R2=0.47$) of the fruit-producing vegetation. Likewise, we show the potential variation in the supply of fruits of the different fragments, both in the composition of species ($p=0.001$, $R=0.57$) as in the temporality of fruits ($p=0.001$, $R=0.77$). There is a large number of fruit-producing flora in the different fragments of the Los Tuxtlas jungle, increasing its diversity as the size of the fragment decreases, in addition to varying its composition and availability between fragments.

3. Introducción

La deforestación y fragmentación del hábitat son de los principales problemas que amenazan la vida silvestre (Cayuela, 2006). La perturbación de hábitat es ocasionada por distintos factores, entre los que destacan el cambio de uso de suelo para realizar actividades agropecuarias, la tala clandestina y los incendios forestales intencionales (SEMARNAT, 2016, Orozco-Hernández et al., 2011). A consecuencia del impacto de estas perturbaciones, la vegetación natural se reduce a pequeños parches, a menudo separados por distancias considerables. Esta modificación de la vegetación dificulta que se mantengan las funciones e interacciones de los organismos (Cagnolo y Valladares, 2011).

Alrededor del 50% de la cobertura forestal original del territorio mexicano se ha perdido, modificándose a vegetación secundaria en alrededor del 22% y a zonas agrícolas en aproximadamente el 27% (Martínez-Meyer et al., 2014). Los hábitats con mayor porcentaje de fragmentación son los bosques templados y mesófilos de montaña, seguidos por las selvas subhúmedas y húmedas (SEMARNAT, 2016). Estas últimas ocupan menos del 7% de la superficie terrestre global y menos del 5% del territorio mexicano, a pesar de esto, albergan más de la mitad de todas las especies del planeta (Dirzo et al., 2009; Sánchez-Colon et al., 2009; SEMARNAT, 2016, Vega-Vela et al., 2018).

La reducción y fragmentación de la cobertura vegetal modifican variables físicas al, por ejemplo, aumentar la insolación, intensidad lumínica, evaporación y deshidratación del suelo, así como una mayor exposición al viento. Así mismo, alteran variables bióticas como la depredación y la herbivoría, la invasión de especies generalistas y la competencia por los recursos (Santos y Tellería, 2006). Como resultado de estas alteraciones se pueden producir extinciones regionales de especies de flora y fauna, que a su vez pueden afectar distintos procesos naturales como la polinización y la dispersión de semillas, el control biológico de plagas y los ciclos biogeoquímicos. Entre otras cosas, esto puede reducir el éxito reproductivo de las plantas y el establecimiento de plántulas afectando por lo tanto la regeneración del bosque (Dirzo et al., 2014).

La gran mayoría de las investigaciones centradas en la fragmentación y su efecto sobre la fauna silvestre se han enfocado en evaluar sus consecuencias sobre parámetros como su abundancia poblacional y la diversidad de sus comunidades. En contraste, son pocos los estudios que se han enfocado a evaluar los posibles mecanismos que median esos efectos. En

el caso de grupos como los mamíferos y aves frugívoras, un gremio alimentario que constituye una importante proporción de las especies en estos grupos existe la posibilidad de que los impactos negativos de la pérdida y fragmentación del hábitat se relacionen con modificaciones en la disponibilidad y calidad del recurso frutos. Esta posibilidad ha recibido apoyo de estudios que han relacionado las tasas de producción de frutos con el tamaño y conectividad de los fragmentos (Jasso del Toro et al., 2019). Así mismo, Galetti y colaboradores (2003) encontraron que, dependiendo de los efectos del borde y el tamaño de los fragmentos, la producción y posterior dispersión de los frutos, difiere. Por otra parte, se ha demostrado que la calidad y cantidad de frutos que producen algunas plantas se puede ver afectada tanto positiva como negativamente por factores ambientales, que son modificados por la fragmentación, como luz solar, humedad ambiental, exposición al viento, etc. (García, 2011; Fischer et al., 2016).

Por otra parte, en un estudio realizado por Deaquiz-Oyola (2014) se encontró que la composición química de los frutos es influenciada por factores ambientales como la radiación solar que promueve la producción de sustancias nutritivas que afectan la calidad del fruto como alimento. Por ejemplo, sustancias como los flavonoides, son regulados por la cantidad de luz solar que recibe el fruto (Zoratti et al., 2014). Además, experimentalmente se ha comprobado que la cantidad de azúcares que contienen algunas bayas está influenciada por factores microambientales como la luz solar lo que a su vez disminuye o aumenta la posibilidad de que los frutos sean consumidos y dispersados por la fauna (Galetti et al., 2003; Yinli et al., 2011*)*. La cantidad de agua de los frutos es otra característica que puede ser afectada por los cambios ambientales asociados con la fragmentación y que se sabe afecta su consumo y posterior dispersión por parte de algunos mamíferos (González-Varo et al. 2015).

Otras características que se destacan dentro de la dieta de la fauna son los componentes minerales, carbohidratos o proteínas, ya que estos posibilitan funciones vitales, como aportes en la reproducción, crecimiento, sustento, etc. Y a menudo la ingesta de los alimentos debe de ser en grandes cantidades o de fuentes alternas para poder satisfacer sus necesidades metabólicas, puesto que estos componentes se encuentran en bajas cantidades o son de baja calidad nutrimental (Bravo et al., 2012; Castro-Rodríguez et al., 2010; Orr et al., 2016; Patiño-Castillo, 2019).

Una de las zonas con mayor relevancia en el país por su alta biodiversidad y endemismo es la región de Los Tuxtlas, localizada en el estado de Veracruz. Desafortunadamente el deterioro de esta región ha sido de tal magnitud que actualmente se estima que sólo se conserva el 8.6% de su vegetación natural (Arita y Ceballos, 1997; Mendoza et al., 2005; Dirzo et al., 2009; Gómez-Pompa et al., 2010). La pérdida de la vegetación original de esta región se debe principalmente a actividades como la ganadería y agricultura y el constante crecimiento poblacional (Gurrutxaga-San Vicente y Lozano-Valencia, 2006; Cagnolo y Valladares, 2011; Flores et al., 2014). Debido a estos procesos diversas poblaciones de especies de animales y plantas nativas se encuentran reducidas e incluso, algunas especies han sido completamente extirpadas de la zona amenazando múltiples servicios ecosistémicos (Gallina y Gonzales-Romero, 2018; González-Christen y Coates, 2019).

Varios estudios han analizado los efectos de la fragmentación sobre distintos aspectos de la biodiversidad en Los Tuxtlas. Por esto, se podría considerar a esta región un "laboratorio natural" para el estudio de los impactos de la perturbación antrópica. En la flora, se ha analizado el efecto de la fragmentación sobre la diversidad genética de poblaciones de plantas como *Chamaedorea alternans* y *Dendropanax arboreus* importantes en redes tróficas y la reforestación de zonas degradadas (Figueroa-Esquivel et al., 2010; Peñaloza-Ramírez, 2016). Por otra parte, la defaunación se ha dado en diferentes grados, siendo los gremios de los frugívoros y granívoros, seguido de los carnívoros, los más amenazados (García-Burgos et al., 2014). En la reserva de la biosfera Los Tuxtlas, se ha demostrado que la conducta de los monos *Alouatta palliata mexicana* se ve afectada negativamente, reduciendo su actividad significativamente cuando la disponibilidad de especies frutales disminuye. En particular se ha documentado una disminución de las actividades sociales en los grupos que se encuentran en los sitios fragmentados, lo que se ha asociado con la presencia de una menor cantidad de especies frutales disponibles (Jasso-del Toro et al., 2019).

Otros estudios han documentado que las redes de interacciones entre plantas y animales se simplifican con la fragmentación del hábitat (Cagnolo y Valladares, 2011). Así mismo, existen estudios en los que se muestra que la defaunación tienen un efecto negativo sobre las poblaciones de mamíferos frugívoros, que a su vez afecta la distribución y abundancia de las poblaciones de palmas, las cuales conforman un recurso alimenticio de

gran importancia en las selvas tropicales para una amplia variedad de organismos (Andreazzi, Pires y Fernández, 2009; García-Burgos et al.,2014; Peñaloza-Ramírez et al., 2016).

De esta manera el estudio de las interacciones entre frutos y vertebrados puede permitir avanzar en la comprensión de los efectos que perturbaciones generalizadas del hábitat como la deforestación y la fragmentación tienen sobre la biodiversidad. Este estudio se enfoca a evaluar si la fragmentación de la selva en la región de Los Tuxtlas se asocia con una disminución de la abundancia de especies de árboles con frutos que pueden ser consumidos por la fauna y una alteración de las características de los mismos (e.g., contenido de agua y azúcares) utilizando como especie focal la palma *Astrocaryum mexicanum*.

4. Objetivos

4.1 Objetivo General

Evaluar la relación entre la disponibilidad y calidad del recurso frutos para aves y mamíferos, y el tamaño de los fragmentos de selva húmeda en la región de Los Tuxtlas, Veracruz.

4.2 Objetivos específicos

1. Identificar en fragmentos de distintos tamaños en la selva de Los Tuxtlas las especies de árboles, arbustos y palmas con frutos que se sabe son consumidos por aves y mamíferos.

2. Evaluar la abundancia, diversidad, y valor de importancia de las especies de plantas productoras de frutos consumidos por aves y mamíferos en fragmentos de distinto tamaño.

3. Analizar la variación temporal en la disponibilidad de frutos consumidos por aves y mamíferos en fragmentos de distinto tamaño a partir de información bibliográfica sobre la fenología de las especies presentes en cada uno de ellos.

4. Evaluar el contenido de agua, azúcares y lípidos de los frutos de la palma *Astrocaryum mexicanum* en fragmentos de distinto tamaño.

5. Hipótesis

1. La modificación de variables bióticas y abióticas en los fragmentos funciona como un filtro que hace que sólo un subconjunto de las especies de plantas que se presentan en los sitios con menor perturbación esté presente en los fragmentos de selva. Este efecto se incrementa conforme se reduce el área del fragmento.

2. La modificación que hay en la identidad de las especies presentes en cada fragmento puede producir variación en el patrón fenológico que puede causar contrastes (entre fragmentos) en la disponibilidad de frutos a lo largo del año.

3. La alteración de variables abióticas (e.g., mayor temperatura e insolación) en los fragmentos pueden afectar la composición y el contenido nutricional de los frutos.

Predicciones:

1. En los fragmentos de menor tamaño se presentará menor riqueza y abundancia de especies de árboles, por lo que la disponibilidad de plantas productoras de frutos disminuirá de igual manera.

2. La modificación de las especies presentes en los distintos fragmentos provocará variación en la duración y momento del año en el que hay frutos disponibles para la fauna.

3. Se encontrará que la calidad nutrimental de los frutos de *Astrocaryum mexicanum* se modificará en relación con el tamaño del fragmento.

6. Materiales y Métodos

6.1 Sitio de estudio

La reserva de la biosfera de Los Tuxtlas se localiza en el estado de Veracruz, al sureste de México. Las temperaturas máximas en esta región oscilan entre los 27°C y 35°C, y las mínimas entre 8°C y 18°C. Se presentan precipitaciones anuales entre los 1500 y 4500 mm. La región de los Tuxtlas ha experimentado una fuerte transformación de su cobertura vegetal debido al cambio de uso de suelo para la agricultura y la ganadería, esto ha llevado a la reducción marcada y fragmentación de la selva remanente (Mendoza et al., 2005). Aun así, esta región destaca por mantener una notable diversidad de fauna y flora, con un alto número de endemismos. En la región de los Tuxtlas se localiza una estación de biología operada por la UNAM, esta estación mantiene una de las porciones más extensas y mejor conservadas de selva húmeda en la región (*ca*. 680 ha).

6.2 Muestreo de la vegetación

Mediante el uso de un sistema de información geográfica se seleccionaron 12 fragmentos de selva húmeda de distinto tamaño (Tabla 1) dentro de la de la reserva de la biosfera Los Tuxtlas (Figura 1). El fragmento de mayor tamaño fue la estación biológica de la UNAM. Los fragmentos seleccionados se encontraban dentro de una matriz donde predominan los pastizales ganaderos, pequeños asentamientos humanos y vegetación secundaria (Mendoza et al., 2005; Dirzo et al., 2009).

Se trazó un sendero que dividía por la mitad cada fragmento y que sirvió como base para el establecimiento de 10 transectos de 50 metros de largo por dos metros de ancho. En estos, todas las plantas con diámetro mayor a 1 cm se identificaron a nivel de especie. Por medio de manuales de identificación taxonómica y el cotejado con ejemplares de herbario se determinaron las especies que no fue posible identificar en el campo, midiendo el diámetro a la altura del pecho (DAP) de cada individuo registrado (Cámara-Artigas y Díaz-del Olmo, 2013).

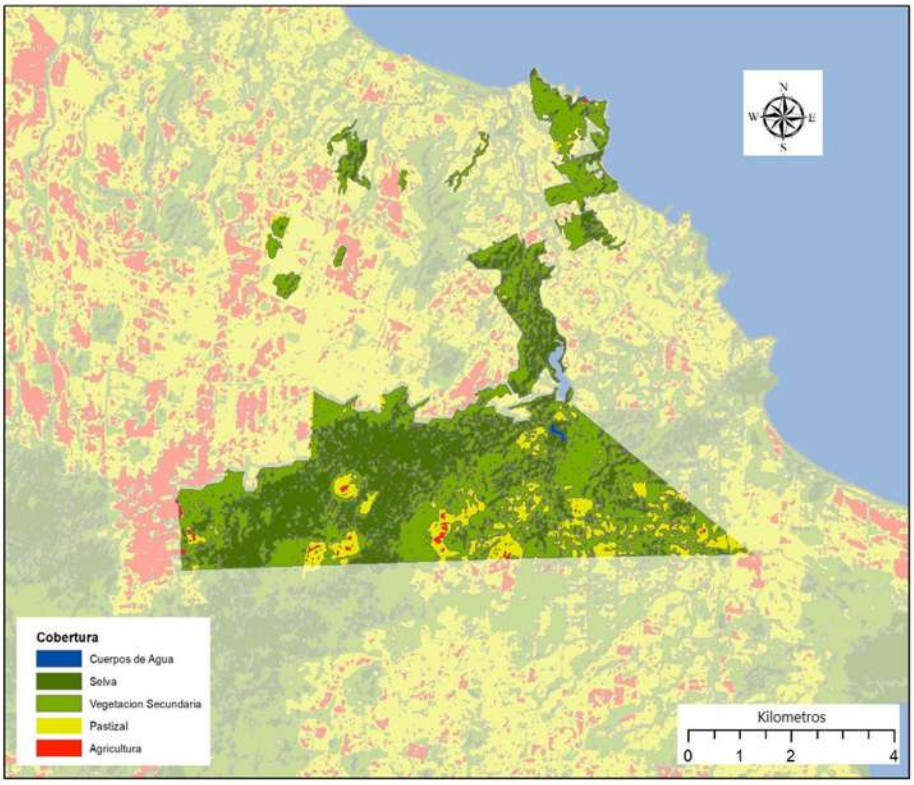

Figura 1. Mapa de los fragmentos de la selva húmeda Los Tuxtlas, Veracruz, en donde se realizó el muestro de la vegetación.

6.2.1 Identificación de especies frutales

Se determinaron las especies que pueden formar parte de la dieta de aves y mamíferos dentro de los fragmentos muestreados mediante la revisión de literatura científica (Nee et al., 1999; Rodríguez-Velázquez et al., 2009; Ibarra-Manríquez et al., 2015; CONABIO, 2021; Symbiota, 2021). Para definir si una especie de planta producía frutos consumidos por la fauna, se consideraron las siguientes características: tipo y tamaño de fruto, tipo de dispersión, contenido de pulpa. La revisión de la literatura sirvió también para recopilar información sobre la fenología reproductiva de las plantas, con el fin de obtener una aproximación de la cantidad de especies con frutos disponibles como recurso alimenticio para aves y mamíferos durante cada temporada del año en los distintos fragmentos evaluados.

6.3 Evaluación de la completitud del muestreo de vegetación

Para evaluar la representatividad de los muestreos de la vegetación se realizaron curvas de interpolación-extrapolación de las muestras colectadas, extrapolando al doble del número de

individuos registrados para cada sitio. Esto se realizó con las especies vegetales registradas en cada fragmento y para el conjunto de especies que ofrecían frutos para la fauna. Por otra parte, se evalúo del mismo modo la completitud de los muestreos utilizando el enfoque de cobertura de la muestra que consiste en realizar una comparación de la diversidad de los sitios interpolando a un mismo nivel, utilizando la cobertura mínima muestreada (Chao y Jost, 2012; Chao et al., 2020). Esto se realizó utilizando el paquete estadístico iNEXT versión 2.0.20 (Hsieh et al., 2020) del software R versión 4.1.2 (R Core Team, 2021).

6.4 Diversidad de especies productoras de frutos

6.4.1 Variación en la diversidad y composición de especies de plantas entre fragmentos de selva.

Para la estimación de la diversidad de plantas de los fragmentos se calcularon los números de Hill (*q0* = la riqueza específica, *q1* = exponencial del valor del índice de Shannon y *q2* = inverso del valor del índice de Simpson) los cuales indican el número efectivo de especies interpolado a un mismo nivel de cobertura de la muestra, siendo altamente sensibles a la abundancia de las especies y tomando en cuenta su dominancia en las muestras (Hill, 1973; Jost, 2006; Moreno et al.,2011). Esto se hizo utilizando el software R versión 4.1.2 (R Core Team, 2021) y el paquete iNEXT versión 2.0.20 (Hsieh et al., 2020).

6.4.2 Índice de Valor de Importancia (IVI) de especies productoras de frutos para la fauna.

Para estimar su importancia dentro de la comunidad de plantas se calculó el Índice de Valor de Importancia (IVI) para las especies productoras de frutos registradas en cada fragmento. Se utilizó la fórmula: IVI=(DR+FR+DmR)/3, donde DR= Densidad relativa, FR= Frecuencia relativa y DmR= Dominancia relativa (Curtis y McIntosh, 1951; Lozada-Dávila, 2010), esto mediante el software R 4.0.3 (R Core Team, 2020).

6.5 Disponibilidad de frutos entre fragmentos de selva

Se realizaron regresiones lineales simples para analizar la relación entre los datos de diversidad verdadera (*q0, q1, q2)* como variable dependiente y el tamaño del fragmento como variable independiente, esto se realizó mediante el software R 4.1.2 (R Core Team, 2021). Estas regresiones se realizaron tanto para las especies de plantas consumidas por la fauna

como para el total de la vegetación registrada. Ambas variables (explicativa y respuesta) se transformaron aplicando logaritmos base 10.

Por otra parte, se realizó un escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) para examinar las diferencias en la composición de especies entre los fragmentos. Un primer NMDS se realizó utilizando los valores del IVI calculados en el apartado 6.4.2, para las plantas consumidas por la fauna. Para este análisis se generó una matriz de disimilaridad de Bray-Curtis (Badii et al., 2008; Polo-Urrea, 2008). Se realizó un segundo NMDS con los datos mensuales del número de especies que fructifican en los diferentes fragmentos. Este análisis se realizó a partir de una matriz de valores del índice de similaridad de Morisita-Horn, ya que es útil para los análisis debido al peso otorgado a la riqueza específica, tamaño de muestra y abundancia de la especie más común. Para complementar los NMDS se realizaron análisis de disimilitud (ANOSIM) que permitieron determinar la significancia estadística de los agrupamientos de fragmentos obtenidos en cada caso (Morales-Salazar et al., 2013). Para estos análisis se utilizó el paquete estadístico "vegan" versión 2.5-7 mediante el software versión R 4.1.2 (Oksanen et al., 2020; R Core Team, 2021).

6.6 Análisis bromatológico de *Astrocaryum mexicanum*

La especie focal definida para el análisis fue *Astrocaryum mexicanum,* esto debido a su alta abundancia en los fragmentos muestreados. Entre octubre y noviembre del 2021 se colectaron frutos en siete de los fragmentos (5.02 ha a 680 ha) para analizar su calidad nutrimental mediante análisis de bromatología. Los frutos se obtuvieron de por lo menos tres individuos reproductivos de *A. mexicanum* con frutos maduros (Arroyo-Rodríguez et al. 2007). Se colectaron 30 frutos por fragmento y se mantuvieron en una hielera a temperaturas entre 15°C y 25°C para ser transportados al laboratorio de análisis de alimentos de la facultad de Químico Farmacobiología de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo en el cual se realizó el análisis de bromatología. El análisis químico del contenido nutricional se centró en el endospermo de los frutos, ya que la fauna consume principalmente esta estructura al ser grandes reservorios de nutrientes (Matilla, 2008). Se realizaron los siguientes procedimientos con una triple repetición de la muestra:

a) Análisis del contenido de humedad de los frutos

Se siguió el método indicado por la norma mexicana NMX-F-83-1986 para la determinación de humedad en productos alimenticios. Se molieron las muestras y se registró su peso con una balanza con una sensibilidad de 0.1 mg. Posteriormente se colocaron en una estufa de secado con temperatura entre 95°C a 105°C. Después, se pasaron a un desecador para, a continuación, realizar el pesado y cálculo de la cantidad de humedad perdida. Cabe resaltar que para el desarrollo de este método se deben de tomar diversas precauciones en la circulación de aire durante la desecación y la toma de datos inmediatamente después de alcanzar la temperatura ambiente para evitar la reabsorción de humedad (García-Martínez y Fernández-Segovia, 2018).

b) Análisis de cenizas:

El método empleado fue el indicado por la norma NMX-F-607-NORMEX-2013, que consiste en realizar un molido de las muestras y pesado mediante balanza analítica, para su posterior carbonización al aire bajo condiciones controladas en el laboratorio. Posteriormente se realiza un quemado en mufla, eliminando los componentes orgánicos. Por último, se realizó nuevamente el pesado de las muestras y el cálculo de peso de cenizas (Departamento de alimentos y biotecnología, 2007).

c) Análisis de proteínas:

Para la determinación de las proteínas se utilizó el método sugerido en la norma NMX-F-608-NORMEX-2011. Se molió la muestra hasta hacerla homogénea, se pesó y coló en un matraz Kjeldahl junto con sulfato de cobre y sulfato de potasio, ácido sulfúrico y cuerpos de ebullición. Posteriormente se enfrió el residuo a temperatura ambiente y se adicionó agua destilada e hidróxido de sodio. Por último, al producto destilado se le realizó una titulación ácido-base con ácido clorhídrico y con el residuo se realizaron los cálculos de contenido de proteínas (Departamento de alimentos y biotecnología, 2007; Zaragoza et al., 2016).

d) Análisis de lípidos:

El método utilizado para la determinación de la cantidad de lípidos es denominado “Soxhlet”, bajo la norma NMX-F-615-NORMEX-2018. Se colocaron las muestras homogéneas previamente molidas y pesadas, en un cartucho de papel filtro dentro de matraz de fondo redondo. Este matraz se introdujo en el dispositivo Soxhlet, llenado con una

cantidad suficiente de éter, para la extracción por 4 a 6 horas. Una vez transcurrido este tiempo se enfrió a temperatura ambiente y se calculó la cantidad de lípidos resultante (Departamento de alimentos y biotecnología, 2007).

e) Análisis de Fibra:

Para la determinación de la cantidad de fibra cruda, se realizó el procedimiento sugerido en la norma NMX-F-613-NORMEX-2003. Se pesaron las muestras molidas homogéneamente, para realizar una digestión ácida con ácido sulfúrico. Posteriormente se hizo un lavado con agua caliente, para realizar en seguida una digestión básica con hidróxido de sodio. Por último, se secó a temperatura ambiente, obteniendo los valores mediante los cálculos del peso de los residuos de la muestra digerida (Departamento de alimentos y biotecnología, 2007).

f) Análisis de carbohidratos:

Para la determinación de la cantidad de carbohidratos presentes en las muestras re realizó por diferencia con las proporciones de humedad, cenizas, proteínas, lípidos y fibra previamente realizadas.

Una vez obtenidos los datos bromatológicos, se procedió a analizar la relación entre calidad de los frutos y el tamaño de los fragmentos por medio de regresiones lineales simples, utilizando los resultados bromatológicos como variables dependientes y el área de los fragmentos como variable independiente, utilizando el software R 4.1.2 (R Core Team, 2021)

De manera complementaria, se utilizó un análisis de componentes principales (ACP) mediante los paquetes factoextra 1.0.7 (Kassambara y Mund, 2020) y FactoMineR (Le, Josse y Husson, 2008) del software R 4.1.2 (R Core Team, 2021) para evaluar, de manera conjunta. la variabilidad de los componentes de la calidad nutrimental de los frutos entre los diferentes fragmentos.

Se tomaron datos de largo (mm) y ancho (mm) mediante un calibrador digital *Truper* con resolución de 0.01 mm, así como el peso en gramos del endospermo, epispermo y total de cada fruto colectado. Los pesos se obtuvieron usando una balanza portátil OHAUS modelo *Scout SPX*. A partir de estos datos se calculó la proporción de endospermo y epispermo de cada fruto (Vargas et al., 2009*)*. Adicionalmente, se realizaron cortes longitudinales de las

semillas para tomar fotografías de las partes externa e interna con una resolución de 5152 x 3864 pixeles utilizando una cámara *Sony DSC-H300*. A partir de estas imágenes, se estimaron: la densidad de espinas de la cáscara (conteos por 1 cm^2) y la proporción que ocupaba el endospermo con el respecto al resto del fruto. Para procesar las imágenes se utilizó el software ImageJ versión 1.5.3 (Rasband, 2018).

7. Resultados

7.1 Grado de completitud del muestreo de la vegetación

Los valores de cobertura de la muestra, por fragmento, para el total de plantas fueron altos, de 85.5% a 93.9% (Figura 2A). Lo mismo ocurrió cuando sólo se consideró a las plantas productoras de frutos, en donde se obtuvieron valores de cobertura de la muestra, entre 78.9% a 94.8% (Figura 2B).

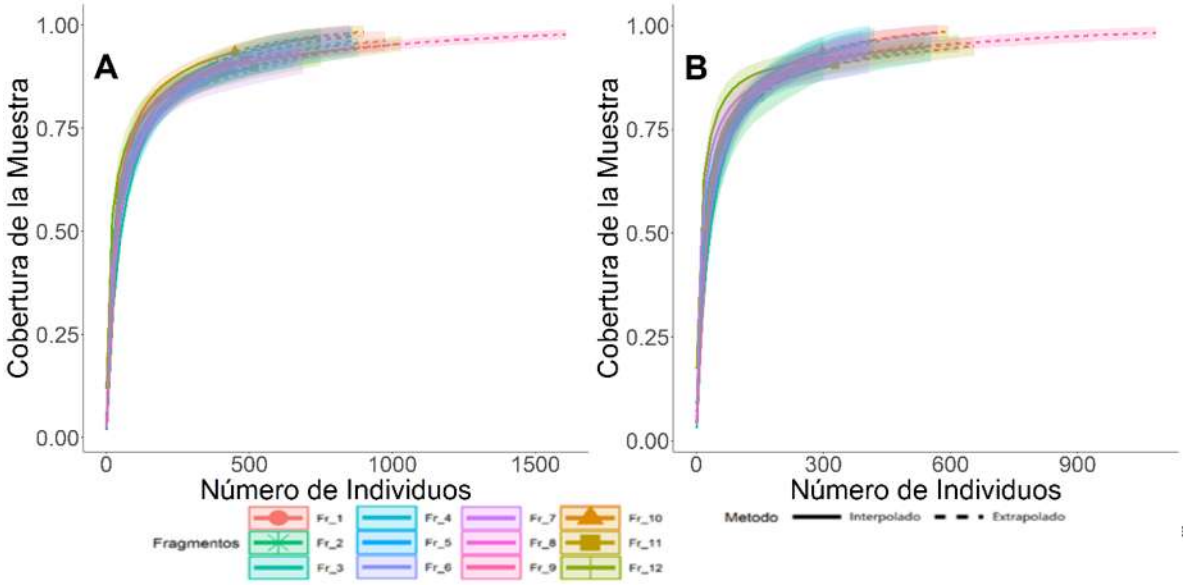

Figura 2. Curvas de cobertura de la muestra para el total las especies de plantas A) y productoras de frutos B), registradas en 12 fragmentos de selva de distinto tamaño en la región de los Tuxtlas, Veracruz.

7.2 Diversidad de plantas en fragmentos de selva

El número de especies registradas en los fragmentos varió entre 85 y 122. En total se registró un total de 371 especies, de las 627 especies de dicotiledóneas reportadas para la región. En el caso de las especies productoras de frutos se registraron entre 47 y 79 por fragmento, resultando en total 219 especies frutales diferentes.

El fragmento 3 con 6.8 ha fue el más diverso con valor de *q0*= 97 especies y el fragmento 10 con 17.9 ha el menos diverso albergando un valor de *q0*= 64 especies diferentes (Figura 3). En el caso de las especies productoras de frutos el fragmento 2 con 50.9 ha y valor de *q0*= 53 especies fue el más diverso y el fragmento 12 con valor de *q0*= 22.45 el menos diverso (Figura 4).

El fragmento que tuvo la mayor diversidad de plantas en general medida con el segundo número de Hill (exponencial del índice de Shannon o *q1*) fue el 3 con 6.8 ha (*q1*= 65.25, por el contrario, en el fragmento 12 con 680 ha obtuvo un valor de *q1*= 24.13 (Figura 3). En el caso de las plantas productoras de frutos el fragmento 3 fue el más diverso con *q1*= 37.82 y el fragmento 12 el menos diverso con *q1*= 10.79 (Figura 4).

Por último, el fragmento 3 con 6.8 ha fue el de mayor diversidad total medida con el tercer número de Hill en la diversidad general (inverso del índice de Simpson o *q2*) con un valor de *q2*= 44.64, y el fragmento 12, con 680 ha, fue el de menor diversidad con un valor de *q2*= 8.26 siendo (Figura 3). En comparación el fragmento que obtuvo el valor más alto de diversidad de especies productoras de frutos fue el 3 con *q2*= 27.01 y el menos diverso fue el 12 con un valor de *q2*= 5.43 (Figura 4).

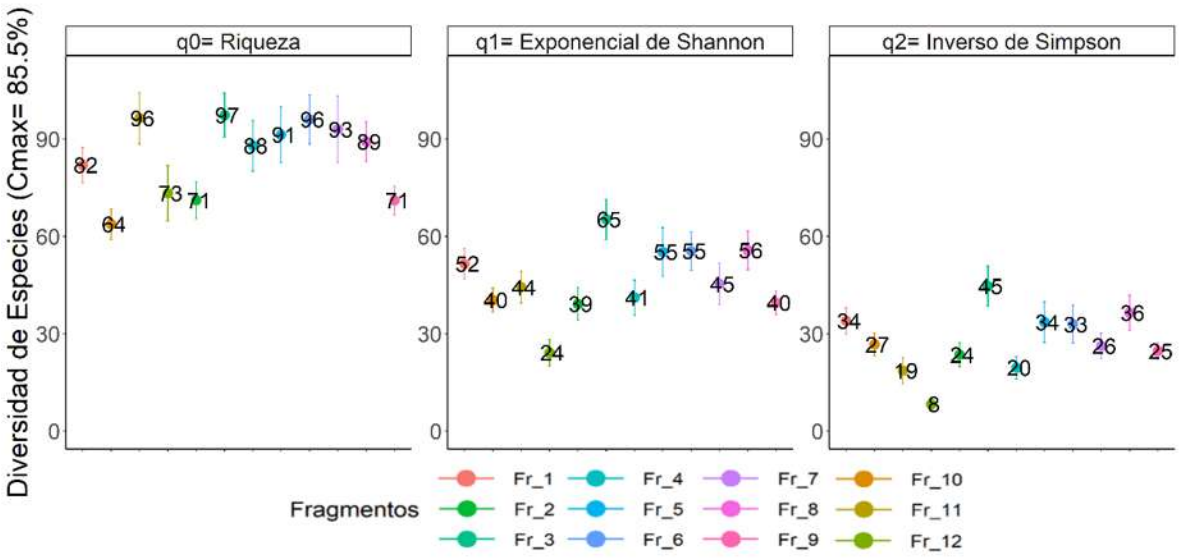

Figura 3. Diversidad (números de Hill) del total de plantas en fragmentos de selva de distintos tamaños en Los Tuxtla, Veracruz. Los valores están estandarizados para corresponder a una cobertura de la muestra del 85.5%.

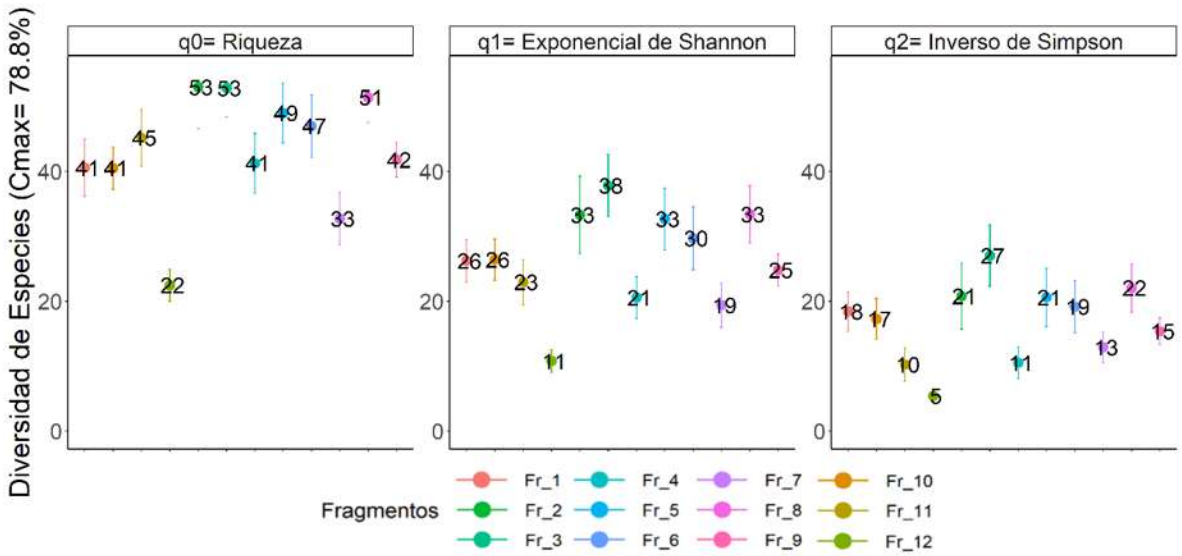

Figura 4: Diversidad (números de Hill) de las plantas productoras de frutos en fragmentos de selva de distintos tamaños en Los Tuxtla, Veracruz. Los valores están estandarizados para corresponder a una cobertura de la muestra del 78.8%.

7.3 Relación entre tamaños de fragmento y diversidad de especies frutales.

Se encontraron relaciones significativas, inversamente proporcionales, entre el tamaño de fragmento y *q1* (p=0.03 y R^2= 0.31) y *q2* (p= 0.005 y R^2= 0.50). No hubo una relación significativa en el caso de *q0* (p= 0.95 y R^2= -0.09) (Figura 5). En el caso de las especies productoras de frutos, en todos los casos se encontró una relación significativa, inversamente proporcional: *q0* (p= 0.04 y R^2= 0.28), *q1* (p=0.01 y R^2= 0.39) y *q2* (p= 0.008 y R^2= 0.47) (Figura 5).

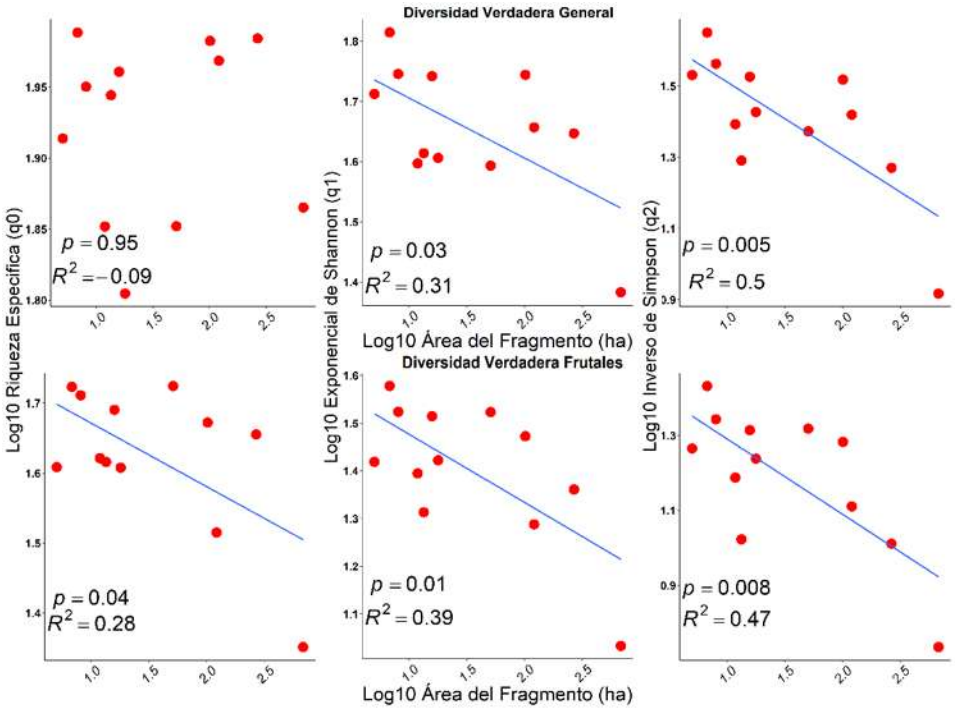

Figura 5. Relaciones entre la diversidad verdadera (q0, q1 y q2) de plantas y el área de fragmentos de selva en Los Tuxtla, Veracruz.

7.4 Diferenciación de plantas productoras de frutos según el Índice de Valor de Importancia (IVI).

Las especies con un mayor índice de valor de importancia (IVI) fueron, *Astrocaryum mexicanum* con valor de hasta 17.6% de participación en la estructura del fragmento evaluado (Fragmento 12), y *Siparuna andina* con valor de hasta 7.5% de participación en la estructura del fragmento evaluado (Fragmento 4). Con estos valores, se pudieron distinguir tres agrupamientos de fragmentos de selva en función de los valores de importancia (IVI) de sus especies (ANOSIM, p=0.001 y R=0.57). En el primer grupo se incluyeron los fragmentos 1, 2, 3, 4, 5 y 7, en el segundo los fragmentos 8, 9, y 10 y en el tercero los fragmentos 6, 11 y 12 (Figura 6).

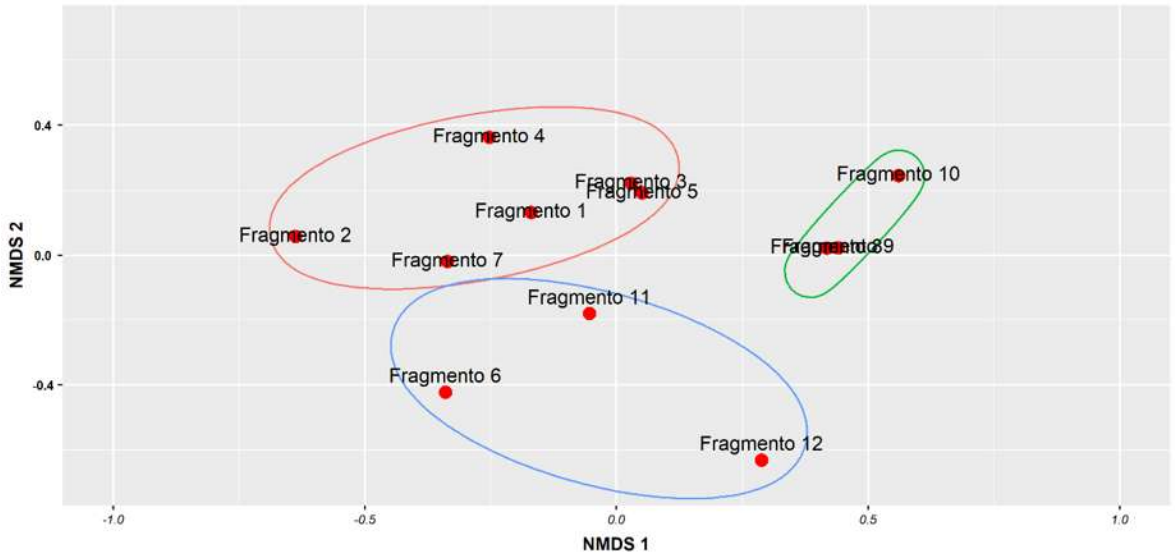

Figura 6. Escalamiento multidimensional no métrico en donde se agrupan los fragmentos de selva de la región de Los Tuxtlas en función de los valores del índice de Valor de Importancia analizados para las especies frutales.

7.5 Producción de frutos a lo largo del año.

De acuerdo con los datos de la fenología reproductiva, la disponibilidad de especies en fructificación a lo largo del año en los distintos fragmentos tiende a variar en estos, siendo el fragmento 7 el sitio con menor cantidad de especies disponibles que van de nueve a 24 especies y el fragmento 9 el sitio con más, entre 17 a 47 a lo largo del año.

De acuerdo con su temporada de producción de frutos se pudieron distinguir dos agrupamientos de fragmentos (ANOSIM, p= 0.001 y R=0.77), el primer grupo estuvo integrado por los fragmentos 1, 2, 3, 4, 5, 7 y 8 y el segundo por los fragmentos 6, 9, 10, 11 y 12 (Figura 7).

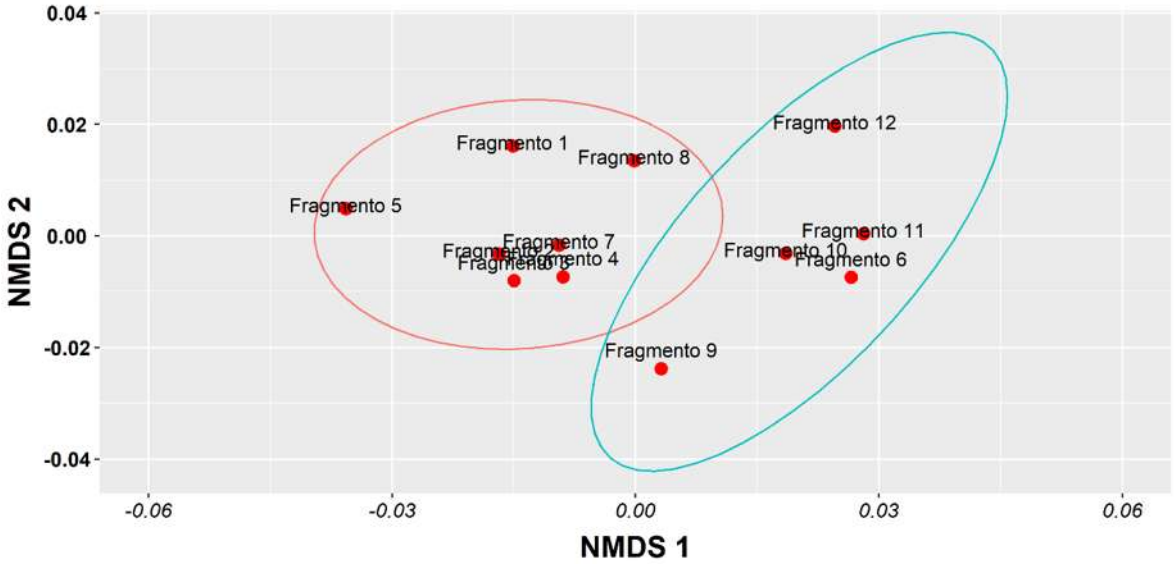

Figura 7. Escalamiento multidimensional no métrico en donde se agrupan los fragmentos de selva de la región de Los Tuxtlas en función de la disponibilidad mensual de frutos de las especies de plantas que albergan.

7.6 Calidad nutrimental de frutos de *Astrocayum mexicanum* en fragmentos de selva de Los Tuxtlas.

Los análisis bromatológicos de las muestras de endospermo de *A. mexicanum*, mostraron que el agua contribuyó con la mayor proporción de masa de los frutos, seguida por la cantidad de fibra. Los lípidos, minerales y carbohidratos tuvieron niveles más bajos (Tabla 3).

En el análisis de componentes principales los componentes 1 y 2 “capturaron” el 48.9% y 37.5% de la variabilidad entre fragmentos en relación con las características bromatológicas de sus frutos. El primer componente estuvo relacionado positivamente por las variables de proteínas, fibra, lípidos y humedad y negativamente con las variables de carbohidratos y cenizas. El segundo componente se relacionó positivamente con las variables de lípidos, cenizas, fibra y carbohidratos, y negativamente con las variables de humedad y proteínas (Figura 8). Los fragmentos 1 y 2 se distinguieron por tener una mayor cantidad de lípidos y fibras en los frutos, los fragmentos 4 y 5 tuvieron una mayor cantidad de cenizas y carbohidratos en los frutos, y en los fragmentos 3 y 6 fue mayor la cantidad de proteínas y humedad presentes.

Sin embargo, al realizar las regresiones lineales simples entre las variables bromatológicas y el tamaño de los fragmentos, no se obtuvieron resultados estadísticamente significativos.

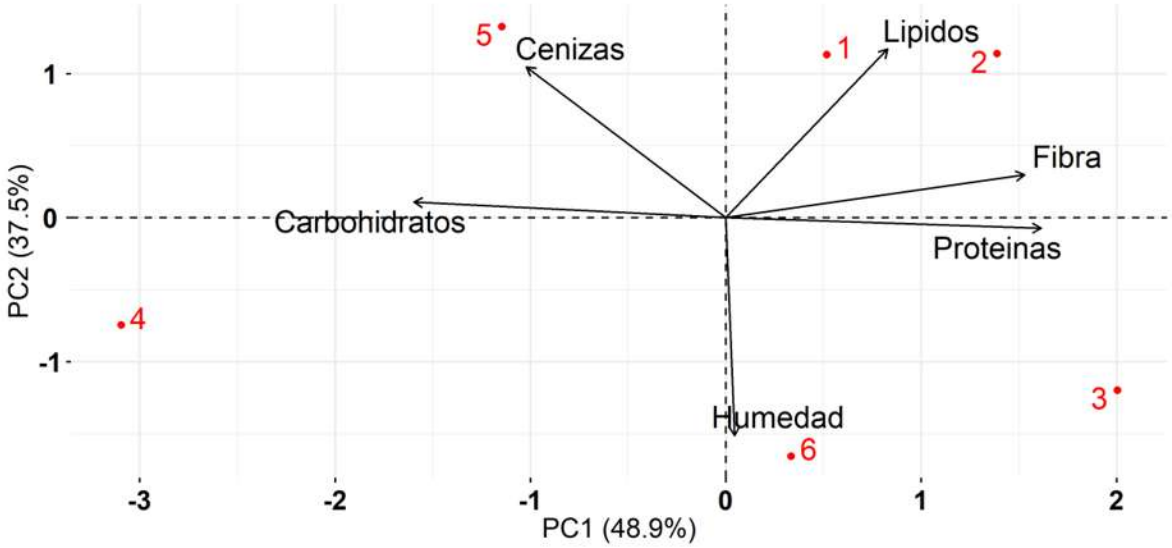

Figura 8. Análisis de Componentes Principales de seis fragmentos de selva de Los Tuxtlas, Veracruz a partir del análisis bromatológico de los frutos de *Astrocaryum mexicanum*. Los números en rojo corresponden al identificador del fragmento.

8. Discusión

En este estudio se encontró que sí hay una relación entre la riqueza de especies de plantas totales y productoras de frutos y el tamaño del fragmento. Sin embargo, de manera contraria a lo esperado, se encontró que esta relación es negativa. Típicamente se ha considerado que un mayor tamaño de fragmento se asocia con una mayor cantidad de especies silvestres (Meza-Elizalde y Armenteras-Pascual, 2018; Arasa-Gisbert, et al., 2021), por lo que al observar en nuestros resultados una tendencia a disminuir la diversidad conforme el tamaño del fragmento aumenta, es de interés para este tipo de estudios.

Una posible explicación de los resultados obtenidos es que la combinación de especies de plantas tolerantes a las perturbaciones y plantas pioneras y demandantes de luz, típicas de zonas de vegetación más abierta, contribuye a incrementar la diversidad en los fragmentos de menor tamaño. Los estudios en los que se abordan los efectos de la fragmentación en conjunto con el análisis de los requerimientos de las plantas presentes en ellos pueden contribuir de manera importante al entendimiento de los procesos de colonización y permanencia de las especies de plantas en condiciones de perturbación (Dirzo et al., 2009; Arroyo-Rodríguez, et al., 2011). Además, pueden proporcionar nuevas estrategias para la conservación y regeneración en paisajes fragmentados en donde se le otorgue prioridad a las especies adecuadas, tomando en cuenta las funciones ecológicas que desarrollan en los sitios, como lo han propuesto algunos autores en los últimos años (Santos-Gally et al., 2019; Arasa-Gisbert, et al., 2021; Hernández-Pérez, et al., 2022).

Dentro de Los Tuxtlas las plantas con frutos carnosos, como las incluidas en nuestros análisis, son un recurso importante para la conservación de la fauna por su papel dentro de las dietas de múltiples especies silvestres que se encuentran dentro de la selva húmeda. Ejemplos como *Astrocaryum mexicanum, Trophis mexicana* o *Pseudolmedia oxyphyllaria* son especies que toman gran importancia al encontrarse en gran número dentro de los fragmentos de selva y poseer frutos de los cuales se alimenta la fauna en diferentes momentos a lo largo del año (León-Rico, 2003). La tendencia observada en nuestros resultados, hacia una reducción de la diversidad de plantas frutales en fragmentos de mayor tamaño, puede implicar que la fauna frugívora que se encuentra en estos fragmentos dispone de una cantidad de opciones para su alimentación. Esto puede ser compensando en cierta medida, si las especies productoras de frutos en los fragmentos grandes ofrecen recurso de mayor calidad.

Por otra parte, es posible que la amplia oferta de especies productoras de frutos en los fragmentos de menor tamaño beneficie a las especies frugívoras generalistas sobre las especialistas (Maldonado-Astudillo et al., 2020). Las especies de frugívoros especialistas podrían decaer en esas circunstancias ya sea por la falta de su recurso preferido y por posibles interacciones antagonistas con la fauna generalista (Pardini et al., 2010; Cagnolo y Valladares, 2011).

Resulta interesante que se pudiera distinguir dos agrupaciones de fragmentos en función de la fenología de producción de frutos de sus especies de plantas. Si bien no se encontró una relación con los tamaños de los fragmentos el hecho de que exista este contraste, indica que no todos los fragmentos tienen la misma disponibilidad de recursos aun cuando sean de tamaño similar (Herrera, 2011; Novoa et al., 2011). Una posible implicación de este resultado es que los frugívoros tengan que desplazarse entre distintos fragmentos para satisfacer sus necesidades de alimento. Este desplazamiento puede involucrar un importante gasto energético de una mayor exposición a posibles depredadores y condiciones ambientales adversas.

Estos problemas de movilidad y limitación de recursos alimenticios han sido estudiados con anterioridad con el fin de desarrollar estrategias de conservación en ambientes altamente fragmentados. Esto se puede logar aumentando la conectividad entre los fragmentos de selva con estrategias el establecimiento de sistemas agroforestales que contrasten menos con las características de la selva (Aguilar-Vásquez et al.,2014; Colorado-Zuluaga et al., 2017). En la región de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, los fragmentos de vegetación se encuentran poco conectados entre sí, sin embargo, durante los últimos años, se han observado incrementos de conectividad debido a cambios en la vegetación tales como parcelas y potreros abandonados que han dado lugar a las zonas llamadas acahuales entre otros (Dirzo et al., 2009; Vega-Vela et al., 2018; Von-Thaden et a l., 2020).

Los análisis bromatológicos de los frutos de *A. mexicanum* indicaron que poseen altas cantidades de humedad y fibra, así como proteína y carbohidratos Se ha reportado la ingesta de estos frutos por una variedad de especies depredadoras y dispersoras de semilla (Brewer y Rejmánek, 1999; León-Rico, 2003; Klinger y Rejmánek, 2010). Si bien no se encontró una relación con el tamaño del fragmento si se encontró que las características de los frutos varían entre ellos. Resulta de gran interés continuar este tipo de estudios con un mayor esfuerzo de

muestreo para determinar las causas de esta variación en la calidad de los frutos y sus implicaciones en el consumo por la fauna.

Es muy importante pasar del enfoque de análisis de nivel taxonómico (e.g., diversidad de especies por sitio) a un nivel de análisis más fino centrado en atributos de las especies que puedan estar afectando las interacciones bióticas que son un elemento fundamental para mantener la integridad de los ecosistemas.

9. Conclusiones

La riqueza especifica de frutos que conforman la dieta de aves y mamíferos dentro de los fragmentos analizados en los fragmentos de selva en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, corresponde a un gran porcentaje de la riqueza específica total, siendo 219 especies frutales, de las 371 especies registradas durante los muestreos. En contraste con lo esperado la diversidad de especies productoras se incrementa conforme disminuye el tamaño de fragmento.

Existe variación en aspectos relacionados con las características y disponibilidad del recurso fruto entre fragmentos. Esta variación puede verse a nivel de especies además de la disponibilidad de frutos en las distintas temporadas del año.

10. Apéndice I

Tabla 1: Tamaño de los fragmentos de selva húmeda utilizados para muestrear la diversidad de la vegetación total de especie productores de frutos para la fauna.

Fragmentos	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Tamaño (ha)	**5.02**	**50.90**	**6.79**	**13.42**	**15.84**	**101.46**	**121.03**	**8.08**	**11.87**	**17.91**	**267.04**	**680.00**

Tabla 2: Valores medios de morfología de los frutos A. mexicanum colectados en fragmentos de selva en la región de Los Tuxtlas, Veracruz.

Área del fragmento (ha)	**680.00**	**50.90**	**267.04**	**101.46**	**121.03**	**31.22**
Largo (mm)	56.78	63.01	55.79	50.45	65.55	58.69
Ancho (mm)	26.98	28.04	26.87	26.00	26.86	26.62
Peso total (g)	15.34	18.29	15.74	12.82	15.60	15.13
Peso del epispermo (g)	8.27	10.09	8.80	6.71	7.83	7.70
Peso del endospermo (g)	7.07	8.21	6.94	6.11	7.77	7.43
Proporción del epispermo	53.49	53.45	55.42	51.72	49.73	50.50
Proporción del endospermo	46.51	46.55	44.58	48.28	50.27	49.50
Densidad de espinas (cm)	121.25	126.00	154.80	129.20	145.85	110.45
Área del endospermo (cm)	5.05	5.68	5.02	4.53	5.83	5.42

Tabla 3: Resultados del análisis de bromatología realizado en frutos de A. mexicanum colectados en fragmentos de selva en la región de Los Tuxtlas, Veracruz.

Área del fragmento (ha)	**Porcentaje de Humedad**	**Porcentaje de Cenizas**	**Porcentaje de Lípidos**	**Porcentaje de Proteínas**	**Porcentaje de Fibra**	**Porcentaje de Carbohidratos**
680.00	49.99	1.19	12.24	5.71	23.67	7.17
267.04	54.05	0.72	10.12	6.17	25.44	3.51
121.03	46.80	1.16	10.16	5.38	21.70	14.78
101.46	53.61	1.16	9.02	4.89	13.88	17.44
50.9	49.26	0.83	14.23	5.82	23.29	6.54
31.22	53.48	0.58	8.88	5.63	21.96	9.45

Tabla 4: Índices de Valor de Importancia de especies productoras de frutos para la fauna registradas en fragmentos de selva en la región de los Tuxtlas, Veracruz.

Global		Fragmento 1		Fragmento 2		Fragmento 3		Fragmento 4		Fragmento 5		Fragmento 6	
Especie	**IVI**	**Especie**	**IVI**	**Especie**	**IVI**	**Especie**	**IVI**	**Especie**	**IVI**	**Especie**	**IVI**	**Especie**	**IVI**
Astrocaryum mexicanum	4.5	Myriocarpa longipes	4.6	Myriocarpa longipes	7.1	Lonchocarpus guatemalen	4.5	Siparuna andina	7.5	Astrocaryum mexicanum	5.1	Bursera simaruba	5.5
Myriocarpa longipes	2.8	Omphalea oleifera	4.1	Bursera simaruba	5.8	Pseudolmedia oxyphyllari	3.4	Myriocarpa longipes	5.7	Poulsenia armata	4.2	Myriocarpa longipes	4.9
Trophis mexicana	2.5	Astrocaryum mexicanum	3.3	Sapium nitidum	4.9	Poulsenia armata	3	Astrocaryum mexicanum	4	Stemmadenia donnell-smithii	4	Orthium oblanceolatum	4.6
Croton schiedeanus	1.9	Bursera simaruba	3.2	Trichilia havanensis	3.8	Pleuranthodendron lindeni	3	Nectandra ambigens	3.8	Myriocarpa longipes	3.1	Olmeca recta	3.2
Poulsenia armata	1.7	Pseudolmedia oxyphyllari	2.7	Eupatorium galeotti	3.6	Croton schiedeanus	2.9	Omphalea oleifera	2.7	Trophis mexicana	2.6	Eupatorium galeotti	2.9
Pleuranthodendron linde	1.6	Acacia cornigera	2.7	Pleuranthodendron lindeni	3.5	Ficus lundellii	2.4	Cymbopetalum baillonii	2.3	Brosimum alicastrum	2.4	Psychotria chiapensis	2.5
Pseudolmedia oxyphylla	1.6	Trophis mexicana	2.2	Tabernaemontana alba	3.2	Rinorea guatemalensis	2.4	Pseudolmedia oxyphylla	2.2	Pleuranthodendron linde	2.2	Trophis mexicana	2.3
Bursera simaruba	1.4	Stemmadenia donnell-smi	2.2	Dalbergia glomerata	1.9	Inga acrocephala	2.1	Pterocarpus rohrii	2.2	Sideroxylon portoricense	2.1	Cordia alliodora	2
Omphalea oleifera	1.4	Nectandra lundellii	1.9	Orthium oblanceolatum	1.8	Nectandra ambigens	1.9	Vatairea lundellii	2.2	Psychotria chiapensis	2	Dalbergia glomerata	1.9
Siparuna andina	1.4	Alchornea latifolia	1.8	Lonchocarpus guatemalen	1.8	Acacia mayana	1.9	Sideroxylon portoricense	2.1	Rinorea guatemalensis	2	Ficus yoponensis	1.8

Fragmento 7		Fragmento 8		Fragmento 9		Fragmento 1		Fragmento 11		Fragmento 12		Fragmento 1	
Especie	**IVI**	**Especie**	**IVI**	**Especie**	**IVI**	**Especie**	**IVI**	**Especie**	**IVI**	**Especie**	**IVI**	**Especie**	**IVI**
Psychotria chiapensis	8.9	Tabernaemontana arborea	8.2	Piper obliquum	4	Astrocaryum mexicanum	5.8	Trophis mexicana	5.4	Astrocaryum mexicanum	9.5	Astrocaryum mexicanum	17.6
Poulsenia armata	8.6	Lonchocarpus guatemalen	7.5	Urera elata	3.1	Piper aequale	4.6	Croton schiedeanus	4.6	Myriocarpa longipes	5.7	Nectandra ambigens	4.2
Trophis mexicana	7.3	Cestrum aff. luteovirescen	6.3	Pleuranthodendron lindeni	3	Croton schiedeanus	4.5	Urera elata	4.6	Sideroxylon portoricense	2.2	Poulsenia armata	4.2
Pleuranthodendron linde	4.8	Pachira aquatica	3.6	Virola guatemalensis	2.8	Trophis mexicana	4	Robinsonella mirandae	3.8	Ficus lundellii	2.1	Chamaedorea alternans	3.6
Spondias radlkoferi	4.6	Spondias radlkoferi	3.3	Alchornea latifolia	2.6	Croton soliman	3.9	Guarea glabra	3.5	Omphalea oleifera	2.1	Pseudolmedia oxyphylla	3
Astrocaryum mexicanum	4.4	Croton schiedeanus	3.2	Trophis mexicana	2.5	Virola guatemalensis	3.2	Astrocaryum mexicanum	3.4	Dendropanax arboreus	2.1	Faramea occidentalis	3
Ampelocera hottlei	3.7	Tabernaemontana alba	3.2	Cordia megalantha	2.5	Rondeletia buddleioides	3	Psychotria faxlucens	2.7	Pseudolmedia oxyphylla	2	Ficus aurea	2.7
Sideroxylon portoricense	3.4	Sapium nitidum	2.9	Astrocaryum mexicanum	2.5	Eupatorium galeotti	1.9	Psychotria simiarum	2.6	Manilkara zapota	1.9	Brosimum alicastrum	2.4
Cymbopetalum baillonii	3	Poulsenia armata	2.4	Calatola costaricensis	2.4	Odontonema albiflorum	1.7	Pterocarpus rohrii	2.5	Orthium oblanceolatum	1.9	Stemmadenia donnell-smithii	2.2
Siparuna andina	3	Acacia cornigera	2.4	Croton schiedeanus	2.4	Cupania macrophylla	1.7	Rondeletia buddleioides	2.4	Garcinia intermedia	1.8	Trophis mexicana	2.1

11. Literatura citada

Aguilar-Vásquez, Y., Aliphat-Fernandez, M. M., Caso-Barrera, L. Amo-Rodriguez, S., Sánchez-Gómez, M. L. y Martínez-Carrera, D. (2014). Impacto de las unidades de selva manejada tradicionalmente en la conectividad del paisaje de la sierra de Los Tuxtlas, México. Revista de Biología Tropical, 62(3), 1099-1109.

Andreazzi, C. S., Pires, A. S. y Fernandez, F. A. S. (2009). Mamíferos e palmeiras neotropicais: interações em paisagens fragmentadas. Oecologia Brasiliensis, 13(4), 554-574.

Arasa-Gisbert, R., Arroyo-Rodríguez, V., Ortiz-Díaz, J. J. y Martínez, E. (2021). Regeneración de plantas leñosas en fragmentos de bosque tropical húmedo: estructura de la comunidad y registros nuevos para Chiapas, Tabasco y México. Revista Mexicana de Biodiversidad, 92(1), 1-30.

Arita, H. T. y Ceballos, G. (1997). Los mamíferos de México: distribución y estado de conservación. Revista Mexicana de Mastozoología, 2(1), 33-71.

Arrollo-Rodríguez, V., Aguirre, A., Benítez-Malvido, J. y Mandujano, S. (2007). Impacto f rain forest fragmentation on the population size of a tructurally importante palm species: *Astrocaryum mexicanum* at Los Tuxtlas, Mexico. Biological Conservation, 138(1), 198-206.

Arrollo-Rodríguez, V., Mandujano, S. y Benítez-Malvido, J. (2011). Diversidad y estructura de la vegetación en fragmentos de la selva de Los Tuxtlas. En Cruz-Angón, A., Soto-Esparza, M., Rodríguez-Herrero, H., Boege-Schmidt, E., Sedas-Larios, E. E. J., Márquez-Ramírez, W., Primo-Castro, M. E., Castillo-Campos, G., Lara-Domínguez, A. L., Olguín-Palacios, E. J. y Landeros-Sánchez, C. (Eds.). La biodiversidad en Veracruz: estudio de estado, (239-246). CONABIO.

Badii, M. H., Landeros, J. y Cerna, E. (2008). Patrones de asociación de especies y sustentabilidad. International Journal of Good Conscience, 3(1). 632-660.

Bravo, A., Harms, K. E. y Emmons, L. H. (2012). Keystone resource (*Ficus)* chemistry explains lick visitation by frugivorous bats. Journal of Mammalogy, 93(4), 1099-1109.

Brewer, S. W. y Rejmánek, M. (1999). Small rodents as significant dispersers of tree seeds in a neotropical forest. Journal of Vegetation Science, 10(1), 165-174.

Cagnolo, L. y Valladares, G. (2011). Fragmentación del hábitat y desensamble de redes tróficas. Ecosistemas, 20(2), 68-78.

Cámara-Artigas, R. y Díaz-del Olmo, F. (2013). Muestreo en transecto de formaciones vegetales de fanerófitos y camétofitos (I): fundamentos metodológicos. Estudios Geográficos, 74(274), 67-88.

Castro-Rodríguez, B., Martínez-Fernández, J. y Perote-Alejandre, A. (2010). *Vive Sano.* Instituto Tomás Pascual Sanz. Recuperado de: Vive Sano - Instituto Tomas Pascual Sanz.

Cayuela, L. (2006). Deforestación y fragmentación de los bosques tropicales montanos en los Altos de Chiapas, México. Efectos sobre la diversidad de árboles. Ecosistemas, 15(3), 192-198.

Chao, A. y Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. Ecology, 93(12), 2533-2547.

Chao, A., Kubota, Y., Zelený, D., Chiu, C., Li, C., Kusumoto, B., Yasuhara, M., Thorn, S., Wei, C., Costello, M. J. y Colwell, R. K. (2020). Quantifying sample completeness and comparing diversities among assemblages. Ecological Research, 35(1), 292-314.

CONABIO. (2021). EnciclоVida. Disponible en https://enciclovida.mx/

Colorado-Zuluaga, G. J., Vásquez-Muñoz, J. L. y Mazo-Zuluaga, I. N. (2017). Modelo de conectividad ecológica de fragmentos de bosque andino en Santa Elena (Medellín, Colombia). Acta Biológica Colombiana, 22(3), 379-393.

Curtis, J. y Mcintosh, R. (1951). An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. Ecology, 32(1), 476-496.

Deaquiz-Oyola, Y. A. (2014). Los frutos y su fotosíntesis. Conexagro JDC, 4(1), 39-47.

Departamento de alimentos y biotecnología. (2007-2008). Fundamentos y técnicas de análisis de alimentos. Ciudad de México, México: Universidad Nacional Autónoma de México. Recuperado de: (Microsoft Word - Fundamentos y T\351cnicas de An\341lisis de Alimentos-MARCADO) (unam.mx).

Dirzo, R., Aguirre, A. y López, J. C. (2009). Diversidad florística de las selvas húmedas en paisajes antropizados. Investigación ambiental, 1(1), 17-22.

Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G. Isaac, N. J. B. y Collen, B. (2014). Defaunation in the Antropocene. Science, 345(6195), 401-406.

Figueroa-Esquivel, E. M., Puebla-Olivares, F. Eguiarte, L. E. y Núñez-Farfán, J. (2010). Genetic structure of a bird-dispersed tropical tree (*Dendropanax arboreus*) in a fragmented landscape in Mexico. Revista Mexicana de Biodiversidad, 81(3), 789-800.

Fischer, G., Ramírez, F. y Casierra-Posada, F. (2016). Ecophysiological aspects of fruits crops in the era of climate change. A review. Agronomía Colombiana, 34(2). 190-199.

Flores, J. J., Coates, R. I., Sánchez-Cordero, V. y Mendieta, V. J. (2014). Mamíferos terrestres de la estación de biología tropical de Los Tuxtlas. Revista Digital Universitaria, 15(4), 1-10.

Galetti, M., Alves-Costa, C. P. y Cazetta, E. (2003). Effects of forest fragmentation, anthropogenic edges and fruit colour on the consumption of ornithocoric fruits. Biological Conservation, 111(2), 269-273.

Gallina, S. y Gonzáles-Romero, A. (2018). La conservación de mamíferos medianos en dos reservas ecológicas privadas de Veracruz, México. Revista Mexicana de Biodiversidad, 89(4), 1245-1254.

García, D. (2011). Efectos biológicos de la fragmentación de hábitats: nuevas aproximaciones para resolver un viejo problema. Ecosistemas, 20(2), 1-10.

García-Burgos, J., Gallina, S. y González-Romero, A. (2014). Relación entre la riqueza de mamíferos medianos en cafetales y la heterogeneidad espacial en el centro de Veracruz. Acta Zoológica Mexicana, 30(2), 337-356.

García-Martínez, E. y Fernández-Segovia, I. (2018). *Determinación de la humedad de un alimento por un método gravimétrico indirecto por desecación* (1). Valencia, España: Universitat Politecnica de Valencia. Recuperado de: Determinación De La Humedad De Un Alimento Por Un Método - ID:603c772fe1477 (xdoc.mx)

González-Christen, A. y Coates, R. (2019). Los mamíferos no voladores de la región de los Tuxtlas, Veracruz, México. Revista Mexicana de Biodiversidad, 90(1), 1-15.

González-Varo, J. P., Fedriani, J. M., López-Bao, J. V., Guitián, J. y Suárez-Esteban, A. (2015). Frugivoría y dispersión de semillas por mamíferos carnívoros: rasgos funcionales. Ecosistemas, 24(3), 43-50.

Gómez-Pompa, A., Krömer, T. y Castro-Cortés, R. (Eds.). (2010). *Atlas de la flora de Veracruz: un patrimonio natural en peligro* (1a. ed.). Veracruz, México: Gobierno del Estado de Veracruz y Comisión del Estado de Veracruz para la Conmemoración de la Independencia Nacional y la Revolución Mexicana. Universidad Veracruzana.

Guevara-Sada, S., Laborde, J. y Sánchez-Ríos, G. (2005). Los árboles que la selva dejó atrás. Interciencia, 30(10), 595-601.

Gurrutxaga-San Vicente, M. y Lózano-Valencia, P. J. (2006). Efectos de la fragmentación de hábitats y perdida de conectividad ecológica dentro de la dinámica territorial. Revista de geografía, 16(1), 35-54.

Hernández-Ruedas, M. A., Arroyo-Rodríguez, V., Meave, J. A., Martínez-Ramos, M., Ibarra-Manríquez, G., Martínez, E., Jamangapé, G., Melo, F. P. L. y Santos, B. A. (2014). Conserving tropical tree diversity and forest structure: the value of small rainforest patches in moderately-managed landscapes. PLOSONE, 9(6), 1-10.

Hernández-Pérez, E., García-Franco, J. G., Vázquez, G. y Cantellano de Rosas, E. (2022). Cambio de uso de suelo y fragmentación del paisaje en el centro de Veracruz, México (1989-2015). Madera y Bosques, 28(1), 1-22.

Herrera. J. M. (2011). El papel de la matriz en el mantenimiento de la biodiversidad en hábitats fragmentados. De la teoría ecológica al desarrollo de estrategias de conservación. Ecosistemas, 20(2-3), 21-34.

Hill, M. O. (1973). Diversity and Eveness: A unifying notation and its consequences. Ecology, 54(2), 427-432.

Hsieh TC, Ma KH, Chao A (2020). *iNEXT: Interpolation and Extrapolation for Species Diversity* R package version 3.0.0, http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/

Ibarra-Manríquez, G., Martínez-Morales, M. y Cornejo-Tenorio, G. (2015). Frutos y semillas del bosque tropical perennifolio: región de Los Tuxtlas, Veracruz. México: CONABIO.

Jasso-del Toro, C., Mondragón-Ceballos, R. y Gutiérrez-García, G. (2019). Potential food availability influences social interactions of young individuals in a neotropical primate (*Alouatta palliata).* Folia Primatol, 91(1), 1-17.

Jost, L. (2006). Entropy and diversity. Oikos, 113(2), 363-375.

Kassambara, A. and Mundt, F. (2020) Factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses. R Package Version 1.0.7. https://CRAN.R-project.org/package=factoextra

Klinger, R. y Rejmánek, M. (2010). A strong conditional mutualism limits and enhances seed dispersal and germination of a tropical palm. Oecologia, 162(1), 951-963.

Le S, J. J., Husson, F. (2008). FactoMineR: A Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*, **25**(1), 1–18. doi:10.18637/jss.v025.i01.

León-Rico, R. (2003). Los procesos en el suelo: la descomposición, en Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México. 89-107.

Lozada-Dávila, J. R. (2010). Consideraciones metodológicas sobre los estudios de comunidades forestales. Revista forestal Venezolana, 54(1), 77-88.

Maldonado-Astudillo, Y. I., Jiménez-Hernández, J. y Salazar, R. (2020). Fisiología y Tecnlogía postcosecha del chile habanero (*Capsicum chinense* Jacq.), en Metabolómica y cultivo del chile habanero (*Capsicum chinense* Jacq.) de la península de Yucatán, 279-289.

Martínez-Meyer, E., Sosa-Escalante, J. E. y Álvarez, F. (2014). El estudio de la biodiversidad en México: ¿Una ruta con dirección?. Revista Mexicana de Biodiversidad, 85(1), 1-9.

Matilla, A. J. (2008). Desarrollo y germinación de las semillas, en Fundamentos de fisiología vegetal, Segunda edición. McGraw Hill, 1-22.

Mendoza, E., Fay, J. y Dirzo, R. (2005). A quantitative analysis of forest fragmentation in Los Tuxtlas, southeast Mexico: patterns and implications for conservation. Revista Chilena de Historia Natural, 78(3), 451-467.

Meza-Elizalde, M. C. y Armenteras, D. (2018). Uso del suelo y estructura de la vegetación en paisajes fragmentados en la amazonia, Colombia. *Colombia Forestal*, 21(2), 205-223.

Moreno, C. E., Barragan, F., Pineda, E., y Pavon, N. P. (2011). Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. Revista Mexicana de Biodiversidad, 82(1), 1249-1261.

Morales-Salazar, M. S., Vílchez-Alvarado, B., Chazdon, R. L., Ortiz-Malavasi, E. y Guevara-Bonilla, M. (2013). Estructura, composición y diversidad vegetal en bosques tropicales del corredor biológico Osa, Costa Rica. Revista Mesoamericana Kurú, 10(24), 1-13.

Nee, M. (1999). Flacourtiaceae. En Cabrera-Rodríguez, L., Escamilla, M., Moreno, N. P., Nee, M., Nevling, L I., Rzedowski, J., Schubert, B G. y Gómez-Pompa, A. (Eds). Flora de Veracruz. Instituto de Ecología A. C.

Novoa, S., Cadenillas, R. y Pacheco, V. (2011). Dispersión de semillas por murciélagos frugívoros en bosques del parque nacional cerros de Amotape, Tumbes, Perú. Revista de Mastozoología Neotropical, 18(1), 81-93.

Orozco-Hernández, M. E., Mireles-Lezama, P., Valdez-Pérez, M. E. y Peña-Manjarrez, V. (2011). Incendios forestales y degradación de los ecosistemas terrestres: impactos locales y emisiones globales. Exploración de la situación en el estado de México. Revista Geográfica de América Central, 2(1), 1-21.

Oksanen, J., Guillaume-Blanchet, F., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevenson, M. H. H., Szoecs, E. y Wagner, H. (2020). Vegan: Community Ecology Package. R package versión 2.5-7. http://CRAN.R-project.org/package=vegan.

Orr, T. J., Ortega, J., Medellín, R. A., Sánchez, C. D. y Hammond, K. A. (2016). Diet choice in frugivorous bats: gourmets or operational pragmatist? Journal of Mammalogy, 97(6), 1578-1588.

Pardini, R., Arruda-Bueno, A., Gardner, T. A., Prado, P. I. Metzger, J. P. (2010). Beyond the fragmentation threshold hypothesis: Regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. Plos One, 5(1), 1-10.

Patiño-Castillo, P. A. (2019). *Manual de nutrición para primates en cautiverio del parque zoológico Guátika en Tibasosa-Boyacá* (1). Bucaramanga, Colombia: Universidad cooperativa de Colombia. Recuperado de:

2019_Manual_de_nutricion_para_primates_en_cautiverio_del_parque_zoologico_guatika_en_tibasosa_boyaca.pdf.pdf (ucc.edu.co)

Peñaloza-Ramírez, J. M., Aguilar-Amezquita, B., Núñez-Farfán, J., Pérez-Nasser, N., Albarrán-Lara, A. L. y Oyama, K. (2016). Consequences of habitat fragmentation on genetic structure of *Chamaedorea alternans* (Arecaceae) palm populations in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. Revista Mexicana de Biodiversidad, 87(3), 990-1001.

Polo-Urrea, C. S. (2008). Índices más comunes en biología. Segunda parte, similaridad y riqueza beta y gamma. Revista Facultad de Ciencias Básicas, 4(1), 135-142.

Rasband, W.S., ImageJ, U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA, https://imagej.nih.gov/ij/, 1997-2018.

Rodríguez-Velázquez, J., Sinaca-Colín, P. y Jamangapé-García, G. (2009). Frutos y semillas de árboles tropicales de México. Ciudad de México: SEMARNAT.

R Core Team (2021), R: A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical. Computing, Vienna, Austria. URL https://www.R-project.org/.

Sánchez-Colon, S., Flores-Martínez, A., Cruz-Leyva, I. A. y Velásquez, A. (2009). Estado y transformación de los ecosistemas terrestres por causas humanas, en Capital natural de México, Vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio. CONABIO, 75-129.

Santos-Gally, R., Boege, K., Fornoni, J. y Domínguez, C. (2019). Ganadería sostenible en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México: el equilibrio entre la producción y la conservación de la biodiversidad, En Congreso internacional de sistemas silvopastoriles por una producción sostenible. 319-323.

Santos, T. y Tellería, J. L. (2006). Perdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. Ecosistemas, 15(2), 3-12.

SEMARNAT. (2016). Informe de la situación del medio ambiente en México, compendio de estadísticas ambientales, indicadores clave, de desempeño ambiental y de crecimiento verde (Edición 2015). SEMARNAT, México.

Symbiota. (2021). Neotropical Arthropod Portal. Disponible en http://symbiota.org/neotrop/entomology/collections/

Vargas R. Y., Pisfil, E. E., Bautista, C. N. Arias, A. G. (2009). Estudio químico bromatológico del fruto del níspero de palo (*Mespilus germánica* L.), procedente de Ayacucho. Ciencia e Investigación, 12(2), 90-94.

Vega-Vela, V., Muñoz-Robles, C. A., Rodríguez-Luna, E., López-Acosta, J. C. y Serna-Lagunes, R. (2018). Análisis de la fragmentación del paisaje de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, Veracruz, México. Ecosistemas y Recursos Agropecuarios, 5(12), 227-238.

Von-Thaden, J. J., Laborde, J., Guevara, S. y Mokondoko-Delgadillo, P. (2020). Dinámica de los cambios en el uso del suelo y cobertura vegetal en la reserva de la biosfera Los Tuxtlas (2006-2016). Revista Mexicana de Biodiversidad, 91(1), 1-14.

Yinli, L., Wei-Zexiu, L. X., Yamada, S., Inoue, M., Inosako, K. y Yanmei, B. (2011). The correlation between microenviroment and tomato fruit quality in greenhouse. International Conference on Consumer Electronics, Comunications and Networks (CECNet), 2011, 1779-1782.

Zaragoza-García, J. M., García-Lopez, I. G., Guzmán-Mar, J. L. y Saavedra-Villarreal, N. (2016). Validación del método para la determinación de proteína en alimentos bajo la norma NMX-F-608-NORMEX-2011. Investigación y desarrollo en ciencia y tecnología de alimentos, 1(2), 863-869.

Zoratti, L., Karppinen, K., Luengo-Escobar, A., Haggman, H. y Jaakola, L. (2014). Ligth-controlled flavonoid biosynthesis in fruits. Frontiers in plant science, 5(1). 1-16.