



UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLAS DE HIDALGO
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES SOBRE LOS RECURSOS NATURALES

**INTERACCIONES ENTRE MAMÍFEROS TERRESTRES Y FRUTOS
DE DOS ESPECIES DE ÁRBOLES DE DISTRIBUCIÓN
RESTRINGIDA AL BOSQUE MESÓFILO**

**Tesis que presenta
BIOL. JOSUÉ ISRAEL PUC SÁNCHEZ**

**Como requisito para obtener el título de
Maestro en Ciencias en Ecología Integrativa**

**Director de tesis
Dr. Eduardo Mendoza Ramírez**

Morelia, Michoacán, Agosto 2017





UNIVERSIDAD MICHOCANA
DE SAN NICOLÁS DE HIDALGO

Cuna de héroes, crisol de pensadores



Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo
Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales



Dr. Eduardo Mendoza Ramírez
Coordinador de la Maestría en Ciencias
en Ecología Integrativa

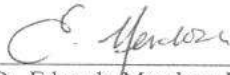
PRESENTE

Por este conducto nos permitimos comunicarle que después de haber revisado el manuscrito final de la Tesis Titulada: **“Interacciones entre mamíferos terrestres y frutos de dos especies de árboles de distribución restringida al bosques mesófilo”** presentado por el **Biól. Josué Israel Puc Sánchez**, consideramos que reúne los requisitos suficientes para ser publicada y defendida para optar por el Grado de Maestro en Ciencias en Ecología Integrativa.

Sin otro particular por el momento, reiteramos a usted un cordial saludo.

ATENTAMENTE
Morelia, Michoacán, 03 de julio de 2017

MIEMBROS DE LA COMISIÓN REVISORA



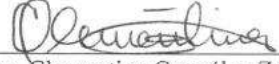
Dr. Eduardo Mendoza Ramírez
Director



Dr. Leonel Arturo López Toledo



Dr. Francisco Javier Espinosa García



Dra. Clementina González Zaragoza



Dr. José Arnulfo Blanco García

Av. San Juanito Itzicuaro s/n.
Tel. (443) 327-2351/ Fax. 327-2350
Morelia, Michoacán

DEDICATORIAS

El presente trabajo se lo dedico a la memoria de mi padre Benigno Puc (†) quien pudo ver el inicio, pero no el final de esta etapa. Me hubiera gustado llegar en casa y que me recibas con un abrazo. Siempre te llevo presente.

A mi madre Addy Sánchez, que cada día me brinda su apoyo para culminar esta etapa de mi vida. Eres y serás lo más importante en mi vida.

A mis hermanos, Wilberth, Benigno, Silvia, Julio y Leonardo, que sin su apoyo este trabajo no estaría culminado.

A mis sobrinas (o), Danae, Abril, Saori, Jonathan y Ariadne, que en cada salida y llegada a casa me reciben con un abrazo y un beso. Siempre le han dado una felicidad enorme a mi vida.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada (número: 574143) para cursar mis estudios de posgrado. El apoyo fue fundamental para culminar en tiempo este estudio.

Agradezco a la Coordinación de la Investigación Científica de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo por el financiamiento otorgado al proyecto: “Ecología y conservación de las interacciones planta-mamífero en un ecosistema globalmente amenazado”, otorgado al Dr. Eduardo Mendoza en el año 2016.

Al Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales, de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, que durante dos años fue mi casa de estudios. Estoy muy agradecido.

Al Dr. Eduardo Mendoza Ramírez, por brindarme de nuevo la oportunidad de trabajar en su laboratorio. Agradezco su tiempo, apoyo y comentarios acertados durante la realización de mi proyecto.

A los doctores Leonel López, Francisco Espinosa, Clementina González y Arnulfo Blanco por formar parte de mi comité tutorial, así como por su apoyo y comentarios que fueron muy valiosos para la culminación de este estudio.

A la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) por sus facilidades para realizar mi trabajo de investigación en la Reserva de la Biósfera el Triunfo (REBITRI), Chiapas. En particular, agradezco a Janette (subdirectora de la CONANP en Jaltenango de la Paz), quien me dio las facilidades para llegar al campamento El Triunfo. También agradezco

a todos los Guardaparques de la REBITRI por su apoyo y buenas atenciones durante mi estancia, en particular estoy muy agradecido con Adolfo, Ismael, Enelfo, Jorge y Gilberto. De igual agradezco a los guardaparques comunitarios de Santa Rita que cumplen una función muy importante en el campamento El Triunfo. Gracias a todos por sus buenas atenciones.

Agradezco a Rubén Martínez Camilo (ECOSUR-San Cristóbal de las Casa, Chiapas) y Emmanuel Martínez (INECOL-Pátzcuaro, Michoacán) por su ayuda en la identificación de las especies vegetales que se reportan en este trabajo.

Agradezco a mis compañeros de la generación de la maestría (2015-2017) que sin duda me dejaron una bonita experiencia dentro y fuera del instituto. Gracias por aceptarme como parte del grupo, estoy muy agradecido.

Agradezco de forma particular a Carlos (El Charly), Norma, Carito y Fany, que fueron sin duda una excelente compañía dentro y fuera del instituto. Gracias por brindarme su amistad y por los buenos momentos que compartieron a mi lado. Estoy muy agradecido.

Agradezco a Fran y Saúl, por sus palabras de aliento después de cada tutorial. Gracias.

Asimismo agradezco a Ángela, Romeo, Oscar, Coral, Isa, Paulina, Alejandro, Jorge, Enrique, Fran y Saúl por los buenos momentos dentro y fuera del laboratorio.

A Sergio Morales y Esteban Soto quienes estuvieron de voluntariados en la Reserva de la Biósfera el Triunfo y me acompañaron en gran parte de mi trabajo de campo. Estoy muy agradecido por su ayuda. Gracias.

ÍNDICE DE CONTENIDO

RESUMEN GENERAL	11
SUMMARY	13
INTRODUCCIÓN GENERAL	15
OBJETIVO GENERAL	17
BIBLIOGRAFÍA	18
CHAPTER I. INTERACTIONS BETWEEN FOREST DWELLING MAMMALS AND FRUITS WITH MEGAFANIC TRAITS OF THE ENDEMIC TREE <i>AMPHITECNA MONTANA</i>	22
ABSTRACT	23
INTRODUCTION	24
MATERIAL AND METHODS	26
Area of study	26
Focal specie	28
Analysis of macronutrient content in fruits of <i>Amphitecna montana</i>	29
Abundance of trees and shrubs	30
Interactions between mammals and fruits of <i>Amphitecna montana</i>	31
Effect of fruit manipulation on seed germination and seedling establishment	31
Database organization and analyses	32

RESULTS	32
Abundance of trees and shrubs	32
Interactions between mammals and fruits of <i>Amphitecna montana</i>	35
Effect of fruits manipulation on seed germination and seedling establishment	37
DISCUSSION	39
AKNOWLEDGEMENTS	42
APPENDIX	43
REFERENCES	45
CAPÍTULO II: USO DE LOS FRUTOS DE <i>QUERCUS BENTHAMII</i> A. DC. POR DOS ESPECIES DE MAMÍFEROS DE TALLA CONTRASTANTE EN UN BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA	50
RESUMEN	51
INTRODUCCIÓN	52
MATERIALES Y MÉTODOS	56
Área de estudio	56
Especie de estudio	57
Monitoreo de las interacciones entre mamíferos y los frutos de <i>Quercus benthamii</i>	59
Análisis de datos	59
RESULTADOS	60
Monitoreo de las interacciones entre mamíferos y frutos de <i>Quercus benthamii</i>	60
DISCUSIÓN	62
AGRADECIMIENTOS	65
REFERENCIAS	65
DISCUSIÓN GENERAL	72
REFERENCIAS	74

ÍNDICE DE FIGURAS

CHAPTER I. INTERACTIONS BETWEEN FOREST DWELLING MAMMALS AND FRUITS WITH MEGAFUNIC TRAITS OF THE ENDEMIC TREE *AMPHITECNA MONTANA*

- Fig. 1.** a) Sites where *Amphitecna montana* has been recorded (red dots) (Data provided by the National System of Information on Biodiversity from the National Commission for the Use and Knowledge of Biodiversity. See Appendix I for the full reference); b) location of the biosphere reserve El Triunfo (black polygon) and its Core zone I (red polygon) in the state of Chiapas, Mexico; c) Trails in the Core zone I where plant surveys were conducted, green dots correspond to transect location. 27
- Fig. 2.** *Amphitecna montana* L. O. Williams. a) Leaves, b) Tubular flower (4-5cm) emerging directly from the stem (cauliflowers), c) Fruit and d) Unidentified insect larva. Photos: Josué I. Puc-Sánchez. 29
- Fig. 3.** Abundance of tree and shrub species in the Core zone I of the El Triunfo biosphere reserve, Chiapas, Mexico. 33
- Fig. 4.** Abundance of different plant stages of *Amphitecna montana* in the Core zone I of the El Triunfo biosphere reserve, Chiapas, Mexico. 34
- Fig. 5.** a) Proportion of a) germinated seeds and b) established seedling of *Amphitecna montana* under three different seed manipulation treatments: intact fruits, partially opened fruits and free seeds and two distances: near and far from focal trees. 38

CAPÍTULO II: USO DE LOS FRUTOS DE *QUERCUS BENTHAMII* A. DC. POR DOS ESPECIES DE MAMÍFEROS DE TALLA CONTRASTANTE EN UN BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA

- Fig. 1.** Ubicación de la Reserva de la Biósfera El Triunfo y la Zona Núcleo I (ZNIET), en el estado de Chiapas, México. 57
- Fig. 2.** Frutos de *Quercus benthamii* A. DC., colectados en la Reserva de la Biósfera El Triunfo, Chiapas. Fotos: Josué I. Puc-Sánchez. 58
- Fig. 3.** a) Excreta de tapir centroamericano (*T. bairdii*) con residuos de frutos de *Quercus*, y b) excreta de pecarí de collar sin residuo de frutos de *Quercus*. Fotos: Josué I. Puc-Sánchez y Alejandro Vera-Vaca. 62

ÍNDICE DE TABLAS

CHAPTER I. INTERACTIONS BETWEEN FOREST DWELLING MAMMALS AND FRUITS WITH MEGAFANIC TRAITS OF THE ENDEMIC TREE *AMPHITECNA MONTANA*

- Table 1.** Mean and variance of the frequency of the different stages of *Amphitecna montana* based on ten 0.1 ha plots and their corresponding patterns of distribution. P values correspond to *t* tests to assess deviation from the 1.0 ratio. 34
- Table 2.** Composition of the fruits from seven trees of *Amphitecna montana* (average percentage \pm standard error). 35
- Table 3.** Mammal species recorded at focal trees of *Amphitecna montana*, the asterisk indicate species that were recorded interacting with the fruits. Body mass and food guild of mammals follows Medellín (1994). C = carnivore, F = frugivore, G = grazer, H = herbivore, O = omnivore. 36

CAPÍTULO II: USO DE LOS FRUTOS DE *QUERCUS BENTHAMII* A. DC. POR DOS ESPECIES DE MAMÍFEROS DE TALLA CONTRASTANTE EN UN BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA

- Tabla 1.** Estudios donde se ha evaluado la interacción entre mamíferos y frutos de *Quercus*. 53
- Tabla 2.** Masa corporal y estatus de conservación de mamíferos terrestres que visitaron los árboles en fructificación de *Quercus benthamii* A.DC., en la Reserva de la Biósfera El Triunfo. 61

RESUMEN GENERAL

Los frutos son un recurso importante para una variedad de vertebrados en los bosques tropicales. A pesar de la abundancia de estudios enfocados en el análisis de frugivoría por vertebrados, los que se concentran en la interacción entre mamíferos de tamaño mediano/grande y los frutos depositados en el suelo del bosque siguen siendo escasos. En esta tesis explore diferentes aspectos de la ecología de la frugivoría basado en dos sistemas de estudio. En primer lugar, analice la interacción entre mamíferos terrestres y frutos con rasgos megafaunicos del árbol endémico *Amphitecna montana*, en la reserva de la biosfera El Triunfo (REBITRI), Chiapas. En segundo lugar, estudié la interacción entre los mamíferos terrestres y las bellotas de *Quercus benthamii* también en la REBITRI. En el primer estudio encontré que, contrariamente a lo que se esperaba, grandes mamíferos como el tapir centroamericano y el pecarí de collar no mostraron ningún interés por consumir los frutos de *A. montana*. En contraste las ardillas fueron muy activas interactuando con los frutos para eliminar y consumir las semillas. De acuerdo con estos hallazgos, los patrones de distribución espacial de árboles, juveniles y plántulas de *A. montana* se agruparon. La abundancia de árboles de *A. montana* fue relativamente alta y no hubo signos de la existencia de cuellos en el reclutamiento en relación a árboles/juveniles/plántulas. Por último, los experimentos de campo mostraron que la liberación de las semillas de los frutos tiene un marcado efecto positivo sobre la germinación y el establecimiento de las plántulas. Por lo tanto, parece que *A. montana* es capaz de prosperar localmente, incluso en la ausencia de interacciones con grandes mamíferos de talla corporal grande.

Por otro lado, registré 10 especies de mamíferos en los árboles focales de *Q. benthamii*, pero sólo dos de ellos consumieron las bellotas. Las especies que consumían las

bellotas fueron las que más contrastaron en tamaño corporal: las ardillas y el tapir centroamericano. Esta es la primera evidencia directa de las bellotas que consume el tapir. Los tapires y las ardillas parecen no jugar papeles ecológicos equivalentes. A partir de la evidencia con las cámaras trampa el tapir centroamericano destruye las semillas a través de su paso por el intestino. Esto es apoyado por las semillas encontradas en sus excretas. En comparación, la remoción de semillas por las ardillas probablemente resulte en la germinación de las semillas. Las especies del género *Quercus* han sido ampliamente estudiadas, pero sobre todo en las regiones templadas, a pesar de que el grupo alcanza una gran riqueza de especies en bosques con latitudes tropicales.

Ambos estudios proporcionan novedades sobre una faceta de la biodiversidad escasamente examinada: la interacción entre mamíferos terrestres y frutos en bosques tropicales muy diversos. Estos conocimientos son valiosos para profundizar nuestra comprensión de la ecología de los árboles y mamíferos tropicales e implicaciones para el manejo y conservación de las especies en estos grupos.

PALABRAS CLAVE: SCIURUS DEPPEI
CUNICULIS PACA
AMPHITECNA MONTANA
QUERCUS BETHAMII
MAMIFEROS TERRESTRES

SUMMARY

Fruits are an important resource for a variety of vertebrates in tropical forests. In spite of the abundance of studies focused on analyzing frugivory by vertebrates, those focused on the interaction between medium/large body sized mammals and fruits deposited on the forest floor remain scarce. In this thesis I explored different aspects of the ecology of frugivory based on two study systems. First, I analyzed the interaction between terrestrial mammals and fruits with putative megafaunal traits of the endemic tree *Amphitecna montana*, in the biosphere reserve of El Triunfo (BRET), Chiapas. Second, I looked at the interaction between terrestrial mammals and the acorns of *Quercus benthamii* also in the BRET. In the first study I found that contrary to what it was expected large mammals such as Baird's tapir and collared peccaries did not show any interest for consuming the fruits of *A. montana*. In contrast, squirrels were very active interacting with the fruits to remove and consume their seeds. In agreement with these findings, patterns of spatial distribution of *A. montana* trees, saplings and seedlings were clustered. Abundance of *A. montana* trees was relatively high and there was no sign of the existence of a recruitment bottleneck in the relationship trees/saplings/seedlings. Finally, field experiments showed that the release of seeds from the fruits has a marked positive effect on germination and seedling establishment. Therefore, it seems *A. montana* is able to locally thrive even in the absence of interactions with large body-sized mammals.

On the other hand, I recorded 10 mammal species in the focal trees of *Q. benthamii* but only two of them consumed their acorns. Species consuming the acorns were those most contrasting in body size: squirrels and Baird's tapir. This is the first direct evidence of tapir consuming acorns. Tapirs and squirrels seem to be playing not equivalent ecological roles. From camera-trapping evidence, Baird's tapir eat the seed destroying them during their

passage through its gut. This is supported by the observation of seed remains in its scat. In comparison, removal of seeds by squirrels likely result, in some instances, in seed germination. Species in the genus *Quercus* have been widely studied but mostly in temperate regions, this despite the group reaches a great species richness in forest in tropical latitudes.

Both studies provide novel insights on a facet of the biodiversity scarcely examined: the interaction between terrestrial mammals and fruits in highly diverse tropical forests. These insights are valuable to further our understanding of the ecology of tropical trees and mammals and have implication for the management and conservation of the species in these groups.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Los frutos se distinguen por ser un recurso para la fauna por su contenido alto de nutrientes como proteínas, carbohidratos simples y lípidos (Coates-Estrada & Estrada, 1988; Jordano, 2000; Herrera, 2002). Los frugívoros seleccionan frutas con gran contenido energético, pero en ocasiones sólo consumen aquellas que están por debajo de un cierto umbral de tamaño definido por el ancho de la boca o capacidad de manejo (Sebastián *et al.*, 2017), esto hace que los frutos sean sometidos a una amplia variedad de selección (Donatti *et al.*, 2007). En el bosque, algunas especies de árboles acumulan en el suelo una alta proporción de frutos que caen por acción de la gravedad o por la actividad de la fauna. Estos frutos representan una fuente de alimento para una amplia variedad de animales, en particular para los mamíferos terrestres cuya actividad se concentra en el sotobosque (Camargo-Sanabria & Mendoza, 2016). Los mamíferos al interactuar con los frutos pueden depredar una alta proporción de las semillas afectando el reclutamiento o bien, pueden favorecer la llegada de las semillas a sitios ventajosos para la germinación, lo que permite el establecimiento de las plántulas (Coates-Estrada & Estrada, 1988; LoGiudice & Ostfeld, 2001; Kuprewicz, 2013). Esto tiene un impacto directo sobre la abundancia y la distribución espacial de una gran variedad de especies de plantas (Brewer & Rejmánek, 1999; LoGiudice & Ostfeld, 2001; Hulme y Benkman, 2002; Kuprewicz, 2013; Franco & Rojas, 2014).

Hasta hace poco resultaba difícil registrar la interacción entre mamíferos terrestres y los frutos, debido a los hábitos nocturnos de la fauna y su conducta evasiva. Con las cámaras-trampa, se ha abierto una oportunidad de avanzar en el conocimiento de esta interacción. Por ejemplo, el uso de esta herramienta ha permitido documentar de manera directa la existencia de una fuerte interacción entre *Cuniculus paca* y *Tapirus bairdii* con los frutos de *Licania*

platypus y *Pouteria sapota*, respectivamente (Camargo-Sanabria & Mendoza, 2016). Acevedo & Zamora (2016) encontraron que *Dasyprocta fuliginosa* y *Cuniculus paca*, consumen y remueven frutos de la palma *Mauritia flexuosa* convirtiéndose en potenciales dispersores de semillas, lo que contrasta con la actividad de *Tayyasu pecari* que actúa principalmente como un depredador de semillas. Por otro lado, Rojas *et al.* (2012), encontraron que *Sciurus granatensis*, *Dasyprocta punctata* y *Proechimys* sp. consumen, dispersan y entierran los frutos de la palma *Oenocarpus bataua*, mientras que *Marmosa robinsoni* y *Proechimys* sp., los entierran y los transportan a cuevas.

En la compleja red de procesos ecológicos que ocurre para la regeneración del bosque; las interacciones entre mamíferos y frutos son procesos cruciales que se han abordado débilmente en los bosques tropicales, en particular en los bosques mesófilos de montaña (BMM). En México, el BMM ha perdido más del 50% de su área por el cambio de uso de suelo (Challenger, 1998; Toledo *et al.*, 2011; Téllez *et al.*, 2004), lo que hace que ocupe solamente el 0.6% del territorio (Villaseñor, 2010), pero alberga entre el 10-12% de la flora (Aldrich *et al.*, 2000; Williams, 2012). En México, el BMM alberga 6,970 especies de plantas vasculares, de las cuales, el 40% presenta distribución restringida (Villaseñor, 2010) y el 60% de las especies reportadas como árboles están en peligro de extinción (González *et al.*, 2011). Si bien los patrones de reclutamiento son procesos poco conocidos en las especies de árboles de estos bosques (Williams *et al.*, 2002; Ledo *et al.*, 2015), el conocimiento en el caso de las especies restringidas y amenazadas es nulo. Conocer de qué manera la fauna interactúa con los frutos, es fundamental para avanzar en el entendimiento de los factores que influyen sobre la viabilidad de las poblaciones de los árboles. Este estudio se centró en identificar con cámaras-trampa la visita e interacción que tienen los mamíferos terrestres con los frutos de *Amphitecna montana* y *Quercus benthamii*, árboles restringidos y amenazados del BMM.

OBJETIVO GENERAL

1. Evaluar las características de la interacción entre mamíferos terrestres y frutos de dos especies de árboles distintas (*Amphitecna montana* y *Quercus benthamii*) del bosque mesófilo de montaña y sus posibles impactos sobre su desempeño.

BIBLIOGRAFÍA

- Acevedo Q., J. F. & Zamora A., J. G. 2016. Papel de los mamíferos en los procesos de dispersión y depredación de semillas de *Mauritia flexuosa* (Arecaceae) en la Amazonia colombiana. *Revista de Biología Tropical*. 64(1):5-15.
- Aldrich, M., Bubb, P., Hostettler, S., & Van de Wiel, H. 2000. Bosques nublados tropicales montanos. Tiempo para la acción. WWF International/IUCN the World Conservation Unión. Cambridge. Inglaterra. 28 p.
- Brewer, S. & Rejmánek, M. 1999. Small rodents as significant dispersers of tree seeds in a Neotropical forest. *Journal of vegetation science*. 10: 165-174.
- Camargo S., A. A. & Mendoza, E. 2016. Interaction between terrestrial mammals and the fruits of two Neotropical rainforest tree species. *Acta Oecologica*. 73:45-52.
- Coates E., R & Estrada, A. 1988. Frugivory and seed dispersal in *Cymbopetalum baillonii* (Annonaceae) at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*. 4:457-172.
- Challenger, A. 1998. Utilización y Conservación de los Ecosistemas Terrestres de México. Pasado, Presente y Futuro. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Universidad Nacional Autónoma de México/ Agrupación Sierra Madre S.C., México, D.F.
- Donatti, C. I.; Galetti, M.; Pizo, M. A.; Guimarães Jr., P. R.; Jordano, P. 2007. Living in the land of ghosts: Fruit traits and the importance of large mammals as seed dispersers in the Pantanal, Brazil. In: Dennis A., Green R., Schupp E. W., Wescott, D. A. eds.

2007. Frugivory and seed dispersal theory and applications in a changing world. Wallingford, U. K.: Commonwealth Agricultural Bureau International. Pp. 104-123.
- Domínguez D., L. E.; Morales Mávil, J. E. & Alba L., J. 2006. Germinación de semillas de *Ficus insipida* (Moraceae) defecadas por tucanes (*Ramphastos sulfuratus*) y monos araña (*Ateles geoffroyi*). *Revista de Biología Tropical*. 54(2): 387-394.
- Franco Q., J. & Rojas R., R. 2014. Frugivoría y dispersión de semillas de la palma *Oenocarpus bataua* en dos regiones con diferente estado de conservación. *Actualidades biológicas*, 37(102): 273-285.
- González E., M.; Meave, J. A.; Lorea H., F. G.; Ibarra M., G.; Newton, A. C. 2011. The red list of Mexican cloud forest trees. Published by Fauna & Flora International, Cambridge, UK. 148 pp.
- Herrera, C. M. 2002. Seed dispersal by vertebrates. In Herrera, C.M.; Pallmys, O. (eds). *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*, pp. 132-154. TJ International Ltd, Padstow, Cornwall.
- Hulme, P. E. and Benkman, C. W. 2002. Granivory. In C. M. Herrera, O. Pellmyr (eds.), *Plant- animal interactions: an evolutionary approach*. Pp. 132-154. TJ International Ttd. Padstow, Cornwall.
- Jordano, P. 2000. Fruits and frugivory. In Fenner, M. (ed.). *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, 2nd edition. CABI Publ., Wallingford. UK. Pages 125-166.

- O'Farrill, G.; Calmé, S. y González, A. 2007. Interacciones en peligro, el caso del tapir y el zapote. *Ecofronteras*. 3 pp.
- Kuprewicz, E. K. 2013. Mammal abundances and seed trait control the seed dispersal and predation roles of terrestrial mammals in a Costa Rican Forest. *Biotropica*. 45(3):333-342.
- Ledo, A., Cayuela, L., Manso, R. & Condés, S. 2015. Recruitment patterns and potential mechanisms of community assembly in an Andean cloud forest. *Journal of Vegetation Science*, 26, 876-888.
- LoGiudice, K. and Ostfeld, R. S. 2002. Interactions between mammals and trees: predation on mammal-dispersed seeds and the effect of ambient food. *Oecologia*. 130: 420-425.
- Rojas R. R.; Gary S., F.; Muñoz S., Y. 2012. Frugivoría y dispersión de semillas de la palma *Oenocarpus batahua* (Arecaceae) en un bosque de los Andes colombianos. *Rev. Biol. Trop.* 60(4): 1445-1461.
- Sebastián G., E.; Pires, M. M.; Donatti, C. I.; Guimarães Jr., P. R. & Dirzo, R. 2017. Species traits and interaction rules shape a species-rich seed-dispersal interaction network. *Ecology and Evolution*. 7:4496-4506. DOI: 10.1002/ece3.2865.
- Téllez V., O.; Dávila A., P., & Lira S., R. 2004. The effects of climate change on the long term conservation of *Fagus grandifolia* var. mexicana, an important species of the Cloud Forest in Eastern Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 15, 1095-1107.

- Toledo A., T., Meave, J. A., González E., M., & Ramírez M., N. 2011. Tropical montane cloud forests: current threats and opportunities for their conservation and sustainable management in Mexico. *Journal of Environmental Management*, 92, 974-981.
- Villaseñor, J. L. 2010. El bosque húmedo de montaña en México y sus plantas vasculares: catálogo florístico-taxonómico. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-Universidad Nacional Autónoma de México. 40 pp. México, D.F.
- Williams L., G., Manso, R. H., & Isunza V., E. 2002. La fragmentación del bosque mesófilo de montaña y patrones de uso del suelo en la región oeste de Xalapa, Veracruz, México. *Madera y Bosques*, 8(1), 73-89.
- Williams L., G. 2012. El bosque de niebla del centro de Veracruz: ecología, historia y destino en tiempo de fragmentación y cambio climático. CONABIO- Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz, México. 208 pp.

CAPITULO 1

INTERACTIONS BETWEEN FOREST DWELLING MAMMALS AND FRUITS WITH MEGAFANIC TRAITS OF THE ENDEMIC TREE *AMPHITECNA* *MONTANA*

Josué Israel Puc- Sánchez¹, Ma. Guadalupe Pérez Escobar² Eduardo Mendoza¹

¹Laboratorio de Análisis para la Conservación de la Biodiversidad, Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Av. San Juanito Itzicuaró s/n, Col. Nueva Esperanza, Morelia, Mich., 58337, Mexico

Laboratorio Institucional de Bromatología, El Colegio de la Frontera Sur, Unidad San Cristóbal de las Casas, Chiapas. Carretera Panamericana y periférico sur s/n barrio Ma. Auxiliadora. 29290, México.

mendoza.mere@gmail.com

ABSTRACT

In the early 80's Janzen and Martin hypothesized that several of the features we currently observe in the fruits of a variety of species evolved in response to the interaction with the megafauna that went extinct in the late Pleistocene. This hypothesis has fostered abundant research however, the knowledge we have of the current interactions between mammals and fruits with putative megafaunic traits remains scant. We studied the interactions between terrestrial mammals and the fruits of the endemic *Amphitecna montana* tree in the biosphere reserve of El Triunfo, Chiapas. Over the course of two seasons we recorded the fauna visiting and interacting with the fruits of *A. montana* using camera traps (N= 20 trees). We surveyed the abundance of trees, saplings and seedlings of this species in ten 0.1 ha plots and analyzed the bromatology of the fruits. Moreover, we conducted field experiments to assess the impact of seed manipulation on their germination and the establishment of seedlings. We found that the main mammals interacting with the fruits were squirrels, despite 12 species of mammals were recorded in the focal trees. It was not evident a population bottleneck in terms of the relationship between trees/sapling and seedlings; in the three plants stages the spatial pattern was clustered which is in agreement with the dispersal service provided by the squirrels. Free seeds were more successful to germinate and establish as seedlings than fruits in partially opened fruits and intact fruits ($P < 0.05$). Our results indicate that *A. montana* can locally thrive in the absence of an interaction with large mammals.

Keywords plant-mammal interactions, cloud forest trees, megafauna, evolutionary anachronisms.

INTRODUCTION

Interactions between plants and frugivorous mammals play a key role in tropical forest regeneration through seed dispersal and predation and their effects on plant establishment and spatial distribution (Brewer and Rejmánek 1999; Jordano 2000; Kuprewicz 2013). In comparison with other plant-animal interactions, frugivory by mammals tend to be a generalist relationship (Bonaccorso et al. 1980; Camargo-Sanabria and Mendoza 2016). However, there are some fruit traits which seem to have evolved in response to mammal activity (Janzen and Martin 1982; Guimarães et al. 2008).

In the early 80's Janzen and Martin (1982) put forward the hypothesis that some fruit and seed traits, whose occurrence was not readily interpretable in terms of the current plant's ecological settings, could be better explained as the result of past interactions with representatives of the extinct Pleistocene megafauna (body mass ≥ 40 kg); they called these traits anachronisms. Among the fruit traits these authors identified as anachronic were: large size, lack of an obvious abiotic dispersal mechanisms (e.g., explosive schizocarp), indehiscence, presence of carbohydrates, lipids or nitrogen in the pulp, presence of large seeds protected by thick-hard endocarps or seed coats (or alternatively soft seeds of small size but enclosed in a hard core), copious fall off of the fruits upon ripening or even before and no evident attraction of flying or arboreal vertebrate dispersers. These characteristics are similar to those displayed by fruits primarily consumed by large body-sized mammals in Africa (Janzen and Martin 1982). More recently, Guimarães et al. (2008) defined a more restrictive set of characteristics for plant species they hypothesized were highly dependent on the megafauna for their dispersal. Based on these characteristics they divided megafaunic

fruits in two types: 1) Type I: fruits 4-10 cm in length with up to five large seeds (>2 cm in diameter) and 2) Type 2: fruits >10 cm in length with numerous (> 100) small seeds.

Soon after the hypothesis of Janzen and Martin (1982) came out, interest on how plant species depending on the megafauna for their dispersal managed to survive started to rise (Howe 1985). One possibility was that some of the plant species having a very close dependence on the megafauna went extinct (Donatti et al. 2007). Alternatively, other species probably were able to compensate for the absence of megafauna, at least to some degree, by relying on abiotic mechanisms or smaller vertebrates for their dispersal. This last instance is illustrated by *Dillenia indica*, an Asian forest tree. In the absence of elephants, its primary disperser, fruits of this species deposited on the forest floor mature and soften making their seeds available to smaller frugivores (Sekar and Sukumar 2013). Likewise, it has been observed that the agouti (*Dasyprocta punctata*) is able to open the hard pods of the tree *Hymenaea courbaril* and disperse their seeds (Asquith et al. 1999) and squirrels (*Sciurus* sp.) can use their sharp incisors to open the tough rind of *Crescentia alata* fruits to consume and eventually disperse their seeds (Janzen and Martin 1982). However, in most of the cases there are no assessments of the interactions currently established between mammals and plants with fruits having putative megafaunic traits neither of the impact these interactions have for plant performance.

In this study we focus on *Amphitecna montana* a tree species with fruits displaying megafaunic traits and a distribution restricted to the cloud forest in southeast Mexico and Central America. The goals of this study were: a) to record the terrestrial mammalian fauna interacting with the fruits of *A. montana* and b) to experimentally evaluate the effect of fruit manipulation over seed germination and seedling establishment near and away focal trees.

Our expectations were: a) different species of terrestrial mammals, particularly those large body-sized, would consume the fruits of *A. montana* on the forest floor and b) experimental manipulation of fruits, aimed at mimicking the effect of frugivores, will enhance seed germination rates and seedling establishment particularly will be greater away from focal trees.

MATERIAL AND METHODS

Area of study

We conducted this study in the biosphere reserve of El Triunfo (BRET) which is located in the central portion of the Sierra Madre ridge in the state of Chiapas, southeast Mexico (Fig. 1). This reserve supports the largest and most preserved tract of cloud forest in the country (Rzedowski 1978; Challenger 1998) and harbors a highly diverse mammalian fauna. Overall, 112 mammalian species have been recorded in the BRET including a wide variety of non volant frugivores ranging from squirrels to Baird's tapir (*Tapirus bairdii*), the largest mammal dwelling in neotropical forests (*ca.* 250 kg) (Espinoza et al. 1998; Carbajal-Borges et al. 2014).

The BRET is divided in five core zones, totalizing 25,763 ha, and it is surrounded by a 93,458.4 ha buffer in which productive activities, such as coffee plantations, are allowed (Lira et al. 2004). Vegetation sampling and field experiments were conducted in the Core Zone I El Triunfo (CZET) which has an extent of 10,000 ha and supports the largest remnant of preserved cloud forest in the region. The altitudinal range in the CZET goes from 1,000 to 2,450 m, average temperature ranges between 18-22 °C and annual rainfall between 2500

and 3500 mm (INE/SEMARNAP 1999; Lira et al. 2004). There are four trails in the CZET (Bandera, Palo gordo, Monos and Costa) which are regularly used by park guards for monitoring purposes.

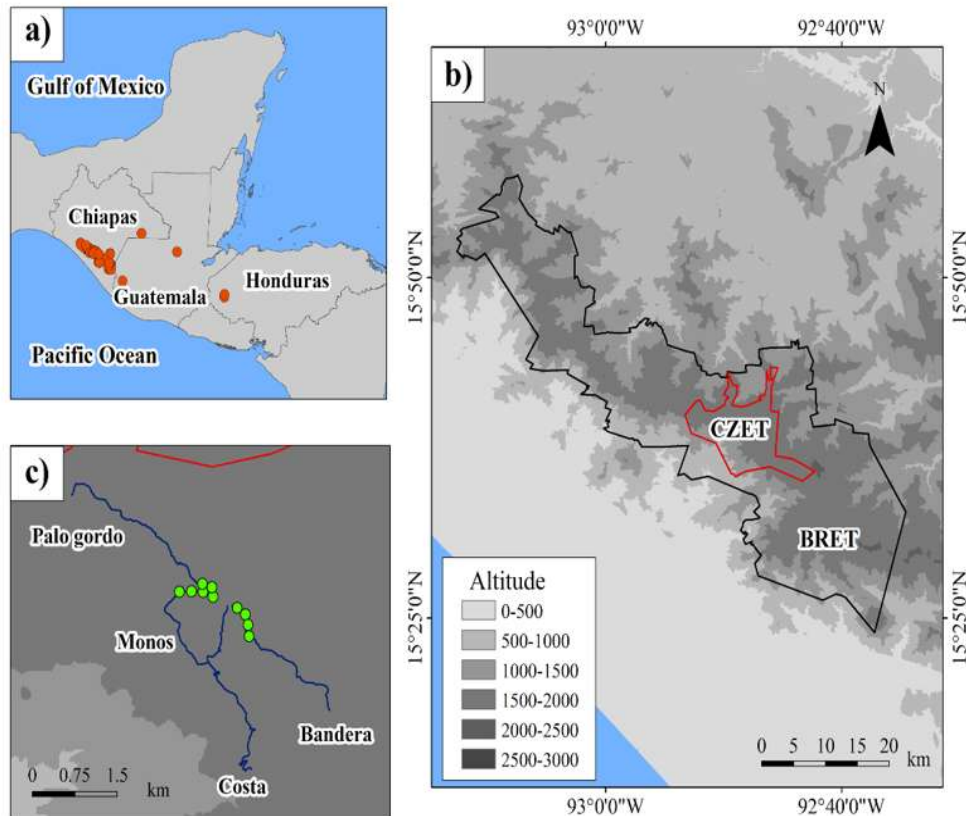


Fig. 1. a) Sites where *Amphitecna montana* has been recorded (red dots) (Data provided by the National System of Information on Biodiversity from the National Commission for the Use and Knowledge of Biodiversity. See Appendix I for the full reference); b) location of the biosphere reserve El Triunfo (black polygon) and its Core zone I (red polygon) in the state of Chiapas, Mexico; c) Trails in the Core zone I where plant surveys were conducted, green dots correspond to transect location.

Focal specie

Amphitecna montana L. O. Williams (Bignoniaceae) is a tree locally known as “jicara de mono” whose distribution is restricted to cloud forests occurring in Mexico, Guatemala and Honduras between 1500 and 2600 m in altitude (González et al. 2011; Martínez et al. 2012). Trees of this species can be up to 20 m high and are characterized by having large tubular flowers (4.0 - 5.0 cm), slightly scented, white flowers emerging directly from the stem (cauliflowers). These are visited by hummingbirds and likely bats. Fruits are ellipsoid, indehiscent, up to 20 cm in length and contain in average 47 ± 1.2 heart-shaped seeds (n=12 fruits) *ca.* 1.5 ± 0.03 cm in length and 1.8 ± 0.02 in width embedded in abundant pulp (Fig. 2. J.I. Puc-Sánchez, Obs. personal). Production of these fruits occurs throughout the year but shows a slight decrease between November and January. Fruits can be heavily attacked by an unidentified insect. This species was classified as in risk of extinction by González et al. (2011) and Martínez et al. (2012) based on the IUCN Red list. However, in the current IUCN Red list this species appears as not assessed yet (IUCN 2017).



Fig. 2. *Amphitecna montana* L. O. Williams. a) Leaves, b) Tubular flowers (4-5 cm) emerging directly from the stem (cauliflowers), c) Fruit y d) unidentified insect larva. Photos: Josué I. Puc-Sánchez.

Analysis of macronutrient content in fruits of *Amphitecna montana*

We collected a sample of *ca.* 7 kg of fruits from the base of seven of the focal trees to assess, in the laboratory, their content of lipids, raw fiber, non structural carbohydrates, mineral and water in the rim, pulp and seeds. The analyses were conducted in the Laboratory of Bromatology of the Colegio de la Frontera Sur (Ecosur) in San Cristobal, Chiapas. The methodology we applied is the same described in detail in Camargo-Sanabria and Mendoza

(2016), with the slight difference that times used to obtain lipids in the rim-pulp and seeds were 8 h and 9 h, respectively.

Abundance of trees and shrubs

We estimated the abundance of trees and shrubs using Gentry's method (Gentry 1995). Ten transects (50 x 2 m) were distributed in the Bandera (n=4), Palo gordo (n=2) and Monos (n=4) trails. There was a minimum distance of 500 m between the start of each trail and its first transect and a minimum distance of 50 m between consecutive transects. We recorded all the trees and shrubs with a diameter at breast height (DBH) ≥ 5 cm. Moreover, we recorded all the *A. montana* "seedlings" (<60 cm height) and saplings (>60 cm height but < 5 cm in DBH) (Williams 1981).

To assess the spatial distribution of *A. montana* trees, saplings and seedlings we calculated the ratios between their mean frequency, over the ten transects, and the corresponding variances. A ratio > 1 was taken as indicative of a clustered distribution whereas a ratio < 1 indicated a regular distribution and a ratio = 1 a random distribution (Manly 1992). We calculated the *t* statistic to test the significance of deviations from 1 in the mean/variance ratio, applying the formula described in Manly (1992):

$$t = \{(s^2/\bar{X})-1\}/\sqrt{\{2/n-1\}}$$

Where *n* = sample size, *s*² = sample variance and \bar{X} = sample mean.

Interactions between mammals and fruits of *Amphitecna montana*

We conducted two field seasons to record interactions between terrestrial mammals and the fruits of *A. montana*. The first season was in September 2015 (15 days) and the second in June-July 2016 (49 days). In each season ten *A. montana* trees with a DBH \geq 30 cm were selected leaving a minimum distance between them of 500 m. In the vicinity of each focal tree we set up a camera-trap (Stealth-CAM STC-U838NG & STC-U838NXT model), attached to the stem of a tree and protected against rain with a plastic envelope and sheet. The height of the camera-traps was between 0.80-1.20 m, and they were aimed at natural accumulations of fruits on the forest floor. The camera-traps were set to record video (35 s in length) and to rest 3 min after being activated.

Effect of fruit manipulation on seed germination and seedling establishment

To assess the impact of fruit manipulation by mammals on seed germination and seedling establishment we set up the following experimental treatments: 1) three intact fruits, 2) three fruits opened to expose the seeds and 3) twenty seeds with no pulp. Groups of fruits and seeds were placed within enclosures (35cm x 45 cm) made of chicken wire and attached to the floor using wood stakes. These treatments were repeated at five *A. montana* trees and two distances (below the focal tree canopy and 100 m away of any *A. montana* tree). Placement of treatments near and far focal trees was to assess the potential impact of distance-dependent mortality factors, such as the attack by invertebrate seed predators and herbivores

or pathogen infection, over seed and seedling survival (Janzen 1970). Seed germination was recorded after 49 days and seedling establishment after six months.

Database organization and analyses

We compiled information about the date, time, mammal species recorded and behavior depicted from each video. Based on Acevedo-Quintero and Zamora (2016) we defined the following types of behavior: 1) consumption of fruits *in situ*; 2) transportation of fruits within or beyond the camera field of view; 3) search among the litter and fruits and 4) no visible activity.

To assess the effect of treatments on seed germination and seedling establishment near and away focal trees we applied generalized linear models (GLM) using the program R (R Core Team 2016). The explanatory variables were seed treatment (free seeds, closed fruits and fruits partially opened), the distance from focal trees (near/away) and the interaction of both. The response variables were the proportion of germinated seeds and established seedlings, respectively. These models were fitted using a quasi-binomial distribution to correct for overdispersion. When the fit of models was significant we conducted Tukey multiple tests using the R package multcomp (Hothorn et al. 2016).

RESULTS

Abundance of trees and shrubs

In the 0.1 ha surveyed we recorded a total of 136 trees and shrubs with a DBH > 5 cm, 76.8% (112) were identified at the species level, 17.6% (11) at the genus level, 2.9% (8) at the family level and the remaining 2.9% (5) were classified as morphospecies. The most abundant species were: *Nectandra reticulata* and *Hedyosmum mexicanum* which accounted for 11.0% and 8.1% of the total of individuals, respectively. In comparison, trees of *A. montana* accounted for 5.1% (n=7) of the total of plants recorded (Fig. 3). Moreover, we recorded 49 seedlings and 34 saplings of *A. montana* (Fig. 4). Trees, sapling and seedlings of *A. montana* had a clustered spatial distribution pattern (Table 1).

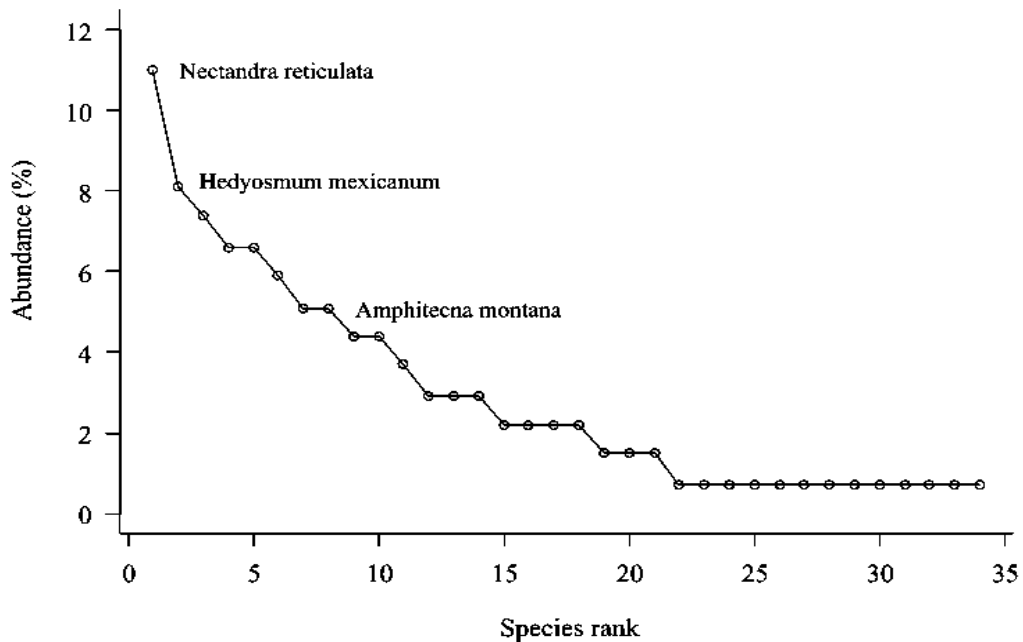


Fig. 3. Abundance of tree and shrub species in the Core zone I of the El Triunfo biosphere reserve, Chiapas, Mexico.

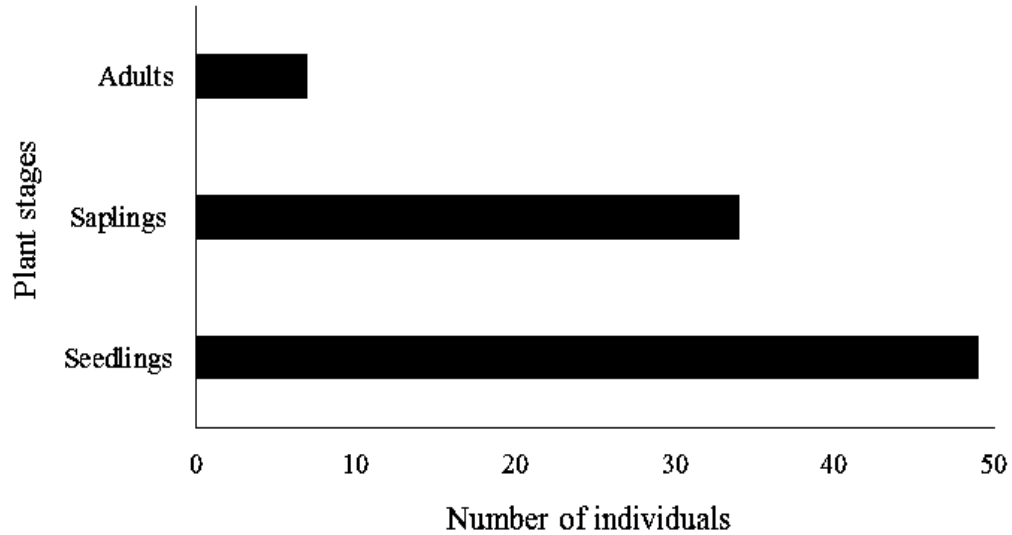


Fig. 4. Abundance of different plant stages of *Amphitecna montana* in the Core zone I of the El Triunfo biosphere reserve, Chiapas, Mexico.

Table 1. Mean and variance of the frequency of the different stages of *Amphitecna montana* based on ten 0.1 ha plots and their corresponding patterns of distribution. P values correspond to *t* tests to assess deviation from the 1.0 ratio.

Stages	Variance	Mean	Ratio	P value	Spatial distribution
Trees	1.78	0.70	2.54	0.008	Clustered
Saplings	12.04	3.40	3.54	<0.001	Clustered
Seedlings	24.98	4.90	5.09	<0.001	Clustered

The fruit pulp was the richest in minerals and protein whereas the rind was the richest in fiber (Table 2). In comparison, seeds were rich in non-structural carbohydrates.

Table 2. Composition of the fruits from seven trees of *Amphitecna montana* (average percentage \pm standard error).

Item	Water content	Minerals	Protein	Fiber	Lipids	Non structural carbohydrates
Rind	83.3 \pm 1.1	4.3 \pm 0.1	8.4 \pm 0.4	47.6 \pm 3.1	0.7 \pm 0.1	38.7 \pm 2.8
Pulp	93.0 \pm 0.6	7.2 \pm 0.4	12.2 \pm 0.5	12.5 \pm 0.5	1.1 \pm 0.1	66.7 \pm 1.1
Seeds	81.6 \pm 2.6	4.5 \pm 0.3	10.4 \pm 0.3	13.0 \pm 1.8	0.9 \pm 0.1	70.9 \pm 1.5

Interactions between mammals and fruits of *Amphitecna montana*

We accumulated 439 camera-trap days (142 and 297 in the first and second field seasons, respectively) during which 198 videos of 12 mammal species were recorded. The squirrels (*Sciurus deppei*) and pacas (*Cuniculus paca*) were the only mammals showing an interaction with the fruits of *A. montana*. The remaining mammalian species showed only searching behavior or no evident activity (Table 3).

Table 3. Mammal species recorded at focal trees of *Amphitecna montana*, the asterisk indicate species that were recorded interacting with the fruits. Body mass and food guild of mammals follows Medellín (1994). C = carnivore, F = frugivore, G = grazer, H = herbivore, O = omnivore.

Species	Body mass (kg)	Food guild	First season (no. records)	Second season (no. records)
<i>Tapirus bairdii</i>	240	F/H	1	6
<i>Puma concolor</i>	38-110	C	0	2
<i>Mazama temama</i>	22	H/G	5	7
<i>Pecari tajacu</i>	19	F/H	3	20
<i>Cuniculus paca</i> *	13	F/H	3	7
<i>Eira barbara</i>	2.7-7	C	0	1
<i>Dasypus novemcinctus</i>	2.5-7	F/O	0	1
<i>Nasua narica</i>	4-6	F/O	0	2
<i>Leopardus wiedii</i>	3-5	C	0	5
<i>Conepatus leuconotus</i>	1-4.5	F/O	0	4

<i>Didelphis marsupialis</i>	2	F/O	2	2
<i>Sciurus deppei</i> *	0.4	F/H	13	106
Total			27	163

Of the two species interacting with *A. montana* fruits, squirrels were the most frequent in both seasons. We recorded a total of 119 videos of squirrels (48.1% and 65.0% of the total number of videos recorded in the first and second monitoring season, respectively). The squirrels were active in 80% of the focal trees (7 and 9 trees in the first and second monitoring season, respectively). Two of the videos showed squirrels removing fruits, 31 videos showed squirrels opening fruits, 45 videos showed squirrels in searching behavior and the remaining 41 videos showed no evident activity of the squirrels. In comparison, we recorded 10 videos of paca (11.1% and 4.2% of the total number of videos recorded in the first and second monitoring season, respectively). The pacas were active in 20% of the focal trees (1 and 3 trees in the first and second monitoring season, respectively). Only one video showed pacas eating fruits, 4 videos showed pacas in searching behavior and 5 videos showed pacas having no evident activity.

Effect of fruit manipulation on seed germination and seedling establishment

We found a marked difference in germination among seed manipulation treatments ($\chi^2 = 929.85$, $df = 2$, $P < 0.001$). In specific, the proportion of germinated seeds was higher

in the treatment of free seeds (0.83 ± 0.03) than in partially opened fruits (0.18 ± 0.04) or intact fruits (zero germination) ($P < 0.001$, Fig. 5a.). In contrast we did not detect any evidence of an effect of the distance to the focal tree ($\chi^2 = 45.01$, $df = 1$, $P = 0.32$) neither of the interaction between seed treatments and distance ($\chi^2 = 5.28$, $df = 2$, $P = 0.58$) (Fig. 5a).

Seed treatments also had a marked effect on seedling establishment ($\chi^2 = 56.7$, $df = 1$, $P = 0.01$, Fig. 5b). Seedling establishment was greater in the free seed treatment (0.56 ± 0.09), in comparison with partially opened fruits (0.26 ± 0.08) ($P < 0.05$, Fig. 5b). Once again, there was no effect of the distance to the focal tree ($\chi^2 = 10$, $df = 1$, $P = 0.30$), neither of the interaction between seed treatments and distance ($\chi^2 = 0.3$, $df = 1$, $P = 0.84$, Fig. 5b).

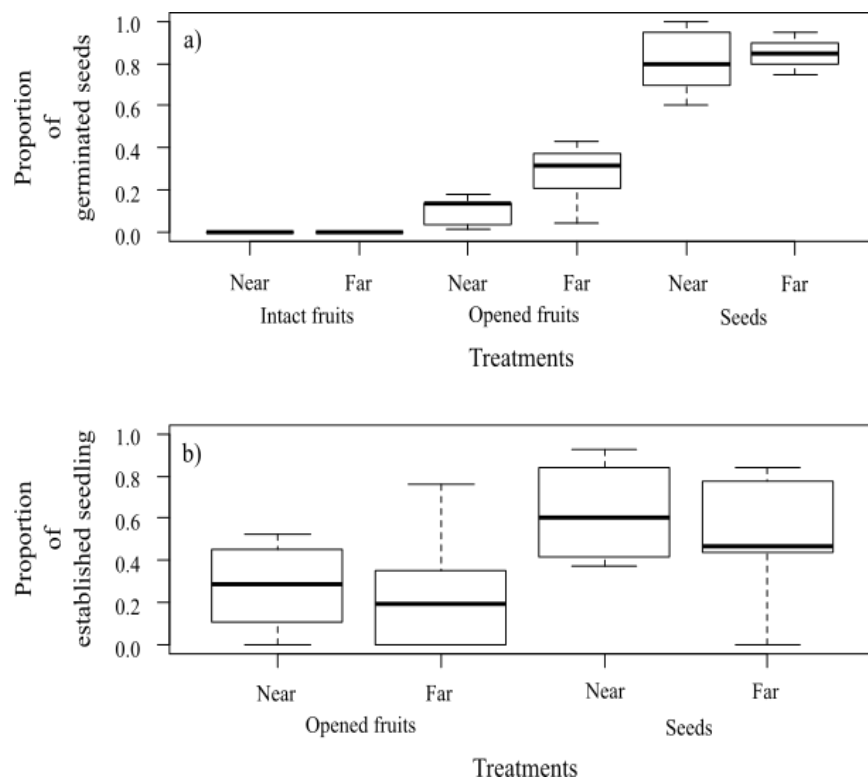


Fig. 5. Proportion of a) germinated seeds and b) established seedling of *Amphitecna montana* under three different seed manipulation treatments: intact fruits, partially opened fruits and free seeds and two distances: near and far from focal trees.

DISCUSSION

We were expecting fruits of *A. montana* to be consumed by different mammals species particularly those large body-sized such as Baird's tapir (*T. bairdii*), collared peccaries (*Pecari tajacu*) or mazama deer (*Mazama temama*). However, we found that their main consumers were squirrels. Baird's tapir, peccaries and deer were recorded visiting the focal trees as well as other mammal species known to frequently consume fruits such as: tayra (*Eira barbara*), nine banded armadillo (*Dasypus novemcinctus*), coati (*Nassua narica*) and opossums (*Didelphis marsupialis*) (Acevedo-Quintero and Zamora 2016; Camargo-Sanabria and Mendoza 2016, Mendieta-Aguilar et al. 2015). However, these species did not show any interest for *A. montana* fruits. This despite the fact the percent content of non structural carbohydrates, proteins and fiber in the pulp of *A. montana* fruits were intermediate (and the content of minerals and lipids higher) of those recorded in the fruit pulp of species such as *Licania platypus* and *Pouteria sapota*, which are avidly consumed by Baird's tapir, collared peccary, tayra, paca, agouti, white-nosed coati and the common opossum in the Lacandon forests in Chiapas, Mexico (Camargo-Sanabria and Mendoza 2016). It exists the possibility that the rind or the pulp of the fruits of *A. montana* might contain some secondary metabolites deterring consumption by mammals. This is a possibility warranting further research, and whose confirmation would prompt questions regarding their impact on the interaction with the megafauna.

On the other hand, it exist the possibility that the infestation of fruits by insect larvae is affecting their attractiveness to vertebrates. It has been shown that rodents from the genus *Sciurus* and *Dasyprocta* consume preferentially seeds when they host insect larvae which

constitute a rich source of lipids and other nutrients (Silvius, 2002). It is not clear, however, to what extent seed infestation would affect positively or negatively the interaction with larger body-sized frugivores.

Zjhra et al. (2004) suggested that monkeys are, overall, important seed dispersers of the seeds of the plants in the genus *Amphitecna*. We observed spider monkey troops in three occasions in our study area however, they were active in other tree species but not in *A. montana*. Moreover, we did not find any monkey latrine or fruits remains at the base of *A. montana* trees during our field surveys. On the other hand, some close relatives of *A. montana* such as *C. alata* can be dispersed by water (hydrochory) (Gentry, 1974); however, our observations indicate that fruits of *A. montana* exposed to high moisture levels tend to rapidly rot affecting the viability of the seeds.

It is clear from our results that seeds of *A. montana* require to be released from the fruits to increase their chances to germinate and to establish as seedlings. Our camera-trapping records showed that squirrels, were the main responsible of removing seeds from *A. montana* fruits. We recorded squirrels taking seeds out of the fruits and chewing them as well as removing entire fruits. Squirrels are a very common seed consumer in tropical forests (Coates-Estrada and Estrada 1988) which usually show less interest for consuming fruit pulp (Paschoal and Galetti 1995). Despite we did not evaluate seed fate in this study (we attached some seeds to nylon thread in bobbins but seeds got tangled up in the litter), it is known from other studies that squirrels can move large seeds (*ca.* 3.5 x 2.1 cm) mostly to short distances but, in some instances, up to 62 m away from their source tree (Rojas-Robles et al. 2012). Moreover, it has been observed that seeds scaterhoarded by squirrels that are not later recovered, can escape from the attack of other predators increasing their chances to establish

as seedlings (Hass and Haske 2005). The clustered distribution pattern of *A. montana* is in agreement with our observation of squirrels acting as its, potentially, main dispersers.

We recorded paca eating *A. montana* fruits and it exists evidence indicating this rodent disperse seeds of palm species such as *Mauritia flexuosa* to short-distances (Mendieta-Aguilar et al. 2015; Acevedo-Quintero and Zamora 2016). However, our evidence of the interaction between pacas and *A. montana* fruits is too scant as to support an elaborated discussion of its ecological relevance.

At our study site *A. montana* is a relatively common tree species; our survey indicated that its density is *ca.* 70 ind./ha. This estimate is very close to a previous estimation (80 ind./ha) made by Williams (1981) using a different sampling method but the same DBH. Ours results are also in agreement with those reported by Pérez et al. (2011). These authors ranked *A. montana* in sixth place in terms of its abundance within the tree community of the mature forest in the BRET. Moreover, the observed relationship among the abundance of seedlings, saplings and trees showed no evidence of the existence of a marked bottleneck in plant recruitment. Therefore, it seems *A. montana* is currently thriving in the CZI mostly with the help of the short-distance dispersal provided by squirrels.

Our result suggest *A. montana* is a plant species that despite displaying some megafaunic fruits traits likely was able to maintain in the past, as currently, viable populations in the absence of a constant interaction with the megafauna. It calls the attention, therefore, the role played by the copious production of large-sized fleshy fruits which most likely constitute a significative energetic investment. It might be that these fruits evolved to take advantage of a variety of mechanisms (biotic and abiotic) for their dispersal. Among these factors is possible that, even at a low frequency, the interaction with some

representatives of the megafauna might had a significant effect. It has been estimated that dispersal by the megafauna was able to carry seeds distances of up a few thousand meters which contrast with the finding that even in places with a very well preserved mammalian community, such as the Pantanal in Brazil, seed dispersal distances are highly skewed towards short distances and rarely exceeds 1,000 m (Pires et al. 2017). Long-distance seed dispersal can be critical to respond to fluctuating environments or to increase chances to colonize new habitats (Babweteera et al. 2007).

The study of the interactions currently established between vertebrates and plants bearing fruits with putative megafaunic traits is of great value to assess the evolutionary and ecological significance of the assumptions associated with the Janzen and Martin (1982) hypothesis. Moreover, this type of studies, when focused on tree species narrowly distributed, can shed some light on the potential impact of anthropogenic threats such as global climate change on tree population viability.

ACKNOWLEDGEMENTS

Financial support for this project was awarded to E. Mendoza by the Coordinación de la Investigación Científica from the Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (Project: “Ecology and conservation of the interaction plant-mammal in a ecosystem globally threatened”). We thank the staff of the Biosphere Reserve El Triunfo for its support in all the logistics involved and to Oscar Godínez Gómez, Sergio Morales Juan for their help during field work. Ángela A. Camargo-Sanabria, Romeo Saldaña-Vázquez and Clementina González-Zaragoza provided very valuable advice and comments that greatly improved an earlier version of this paper.

APPENDIX I

Panero, J. L. y CONABIO. 2003. Catálogo electrónico de especímenes depositados en el Herbario de la Universidad de Texas en Austin, Fase IV. The University of Texas. Base de datos. Ejemplares Mexicanos. SNIB-CONABIO proyectos No. AE013, V057, V007 y Q047. México, D.F.

Ressl, R.; Cruz López, M. I.; Lara Morales, L.; Gual Díaz, M.; Ocaña Nava, D.; Díaz Maeda, P. G.; Pérez Bello, A. y A. J. Wickel. 2008. Sistema de Información sobre Bosque Mesófilo de Montaña de México para apoyo en programas de restauración (Fase 1). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Base de datos SNIB-CONABIO proyecto No. EQ007. México, D.F.

González Espinosa, M. 1998. Árboles de Chiapas: registro georreferenciado de los ejemplares depositados en el herbario de la Academia de Ciencias de California (CAS). El Colegio de la Frontera Sur. Bases de datos SNIB-CONABIO proyectos No. F019. México, D. F.

Escobar Ocampo, C. y J. J. Castillo Hernández. 2007. Sistematización de la colección entomológica y actualización de la colección del herbario CHIP del Instituto de Historia Natural y Ecología (IHNE), Chiapas. Secretaria de Medio Ambiente, Vivienda e Historia Natural. Bases de datos SNIB-CONABIO Plantas, proyectos No. CC010. V050_plantas y H297. México, D.F.

Pérez-Farrera, M. A.; Martínez-Camino, R.; Martínez-Meléndez, N. y M. Martínez-Meléndez. 2011. Integración de bases de datos, actualización y sistematización de la colección de flora del Herbario Eizi Matuda (HEM). Universidad de Ciencias y

- Artes de Chiapas. Facultad de Ciencias Biológicas. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyectos HA005, EC009, BC006 y Y012. México. D.F.
- Missouri. 2005. Base de datos del Herbario del Jardín Botánico de Missouri, E.U.A. Jardín Botánico de Missouri, E.U.A. Bases de datos SNIB-CONABIO. México, D.F.
- Guízar Nolazco, E. 2004. Banco de datos florísticos del Herbario CHAP. Universidad Autónoma Chapingo. División de Ciencias Forestales. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto No. U048. México, D.F.
- León Cortés, J. L. 2005. Patrones de diversidad florística y faunística del área focal Ixcan, Selva Lacandona, Chiapas. El Colegio de la Frontera Sur. Unidad San Cristóbal de las Casas. Base de datos SNIB-CONABIO. Plantas vasculares. Proyecto No. Y036. México, D.F.
- Gual, D. M.; Rendón, C. A.; Alamilla F. L.; Cifuentes, R. P. & Lozano, R. A. T. 2013. Bosque Mesófilo de Montaña de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Base de datos SNIB-CONABIO. Proyecto Sistema de Información del Bosque Mesófilo de Montaña en México (S1-BMM). México, D.F.
- GBIF-Spain, Real Jardín Botánico (Madrid). Vascular Plant Herbarium (MA) (accessed through GBIF data portal. <http://data.gbif.org/datasets/resource/240>).
- Berkeley Natural History Museums, UCBG TAPIR Provider (accessed through GBIF data portal. <http://data.gbif.org/datasets/resource/1412>).
- Missouri Botanical Garden, Missouri Botanical Garden (accessed through GBIF data portal. <http://data.gbif.org/datasets/resource/12084>).

California Academy of Sciences, CAS Botany (BOT) (accessed through GBIF data portal.

<http://data.gbif.org/datasets/resource/14128>.

REFERENCES

- Acevedo Quintero JF, Zamora Abrego JG (2016) Papel de los mamíferos en los procesos de dispersión y depredación de semillas de *Mauritia flexuosa* (Arecaceae) en la Amazonía colombiana. *Rev Biol Trop* 64(1): 5-15.
- Asquith NM, Terborgh J, Arnold AE, Riveros CM (1999) The fruits the agouti ate: *Hymenaea courbaril* seed fate when its disperser is absent. *J Trop Ecol* 15: 229-235.
- Banweteera F, Savill P, Brown N (2007) *Balanites wilsoniana*: regeneration with and without elephants. *Biol Conserv* 134:40-47.
- Bonaccorso FJ, Glanz WE, Sandford CM (1980) Feeding assemblages of mammals at fruiting *Dipteryx panamensis* (Papilionaceae) trees in Panama: seed predation, dispersal, and parasitism. *Rev Biol Trop* 28(1): 61-72.
- Brewer SW, Rejmánek M (1999) Small rodents as significant dispersers of tree seeds in a Neotropical forest. *J Veg Sci* 10:165-174.
- Camargo Sanabria AA, Mendoza E (2016) Interactions between terrestrial mammals and the fruits of two neotropical rainforest tree species. *Acta Oecol* 73:45-52.
- Carbajal Borges JP, Godínez Gómez O, Mendoza E (2014) Density, abundance and activity patterns of the endangered *Tapirus bairdii* on one of its last strongholds in southern Mexico. *Trop Conserv Sci* 7(1): 100-114.

- Coates Estrada R, Estrada A (1988) Frugivory and seed dispersal in *Cymbopetalum baillonii* (Annonaceae) at Los Tuxtlas, Mexico. *J Trop Ecol* 4: 157-172.
- Challenger A (1998) Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. Comisión Nacional para el Conocimiento de la Biodiversidad/Universidad Nacional Autónoma de México/Agrupación Sierra Madre S.C., México DF.
- Donatti CI, Galetti M, Pizo MA, Guimarães Jr PR, Jordano P (2007) Living in the land of ghosts: fruit traits and the importance of large mammals as seed dispersers in the Pantanal, Brazil. In: Dennis A, Green R, Schupp EW, Wescott DA, ed (2007) *Frugivory and seed dispersal: theory and applications in a changing world*. Wallingford UK: Commonwealth Agricultural Bureau International. pp 104-123.
- Espinoza ME, Anzures DA, Cruz AE (1998) Mamíferos de la Reserva de la Biósfera El Triunfo, Chiapas. *Rev Mex Mast* 3:79-94.
- González Espinosa M, Meave J, Lorea Hernández FG, Ibarra Manríquez G, Newton AC (2011) The red list of mexican cloud forest trees. Published by Fauna & Flora International, Cambridge, UK. pp 148.
- Gentry HA (1995) Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. En: Bullock SH, Mooney HA, Medina E (ed). Cambridge University Press. pp 146-194.
- Gentry HA (1974) Co-evolutionary patterns in Central American Bignoniaceae. *Ann Mo Bot Gard* 61:728-759.

- Guimarães Jr PR, Galetti M, Jordano P (2008) Seed dispersal anachronisms: rethinking the fruits extinct megafauna ate. PLoS ONE 3(3): 1-13.
- Hass JP, Heske EJ (2005) Experimental study of the effects of mammalian acorn predators on red oak acorn survival and germination. J mammal 86(5): 1015-1021.
- Hothorn T, Bretz F, Westfall P, Heiberger RM, Schuetzenmeister A, Scheibe S (2016) Package “multcomp” (ed. CRAN).
- Howe HF (1985) *Gomphotheres* fruits: a critique. Am Nat 125: 853-865.
- IUCN (2017) The IUCN red list of threatened species. Version 2017-1. (<http://www.iucnredlist.org>)
- INE/SEMARNAP (1999) Programa de manejo de la Reserva de la Biósfera El Triunfo, México. INE-SEMARNAP México DF. pp 107.
- Janzen DH (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forest. Amer Nat 104: 501-528.
- Janzen DH, Martin PS (1982) Neotropical anachronisms: the fruits the *gomphotheres* ate. Science 215: 19-27.
- Jordano P (2000) Fruits and frugivory. In: Fenner M (ed) Seeds: the ecology of regeneration in plant communities 2nd edition. CABI Publ. Wallingford UK. pp 125-166.
- Kuprewicz EK (2013) Mammal abundances and seed traits control the seed dispersal and predation roles of terrestrial mammals in a Costa Rican forest. Biotropica 45(3): 333-342.

- Lira Torres I, Naranjo Piñera EJ, Güiris Andrade DM, Cruz Aldán E (2004) Ecología de *Tapirus bairdii* (Perissodactyla: Tapiridae) en la Reserva de la Biósfera El Triunfo (Polígono I), Chiapas, México. *Acta Zool Mex* (n.s.) 20(1): 1-21.
- Martínez Camilo R, Pérez Farrera MA, Martínez Meléndez N (2012) Listado de plantas endémicas y en riesgo de la Reserva de la Biósfera El Triunfo, Chiapas, México. *Bot Sci* 90(3): 263-285.
- Manly BFJ (1992) The design and analysis of research studies. University of Otago. Cambridge University Press. pp 353.
- Mendieta Aguilar G, Pacheco LF, Roldán AI (2015) Dispersión de semillas de *Mauritia flexuosa* (Arecaceae) por frugívoros terrestres en Laguna Azul, Beni, Bolivia. *Acta Amaz* 45(1): 45-56.
- Medellín RA (1994) Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Conserv Biol* 8: 780-799.
- Paschoal M, Galetti M (1995) Seasonal food use by the Neotropical squirrel *Sciurus ingrami* in Southeastern Brazil. *Biotropica* 27(2): 268-273.
- Pérez Farrera MA, Tejeda Cruz C, Martínez Camilo R, Martínez Meléndez N, López S, Espinoza Medinilla E, Rioja Paradelo T (2011) Structure and floristic composition in a successional gradient in a cloud forest in Chiapas, Southern, Mexico. In: Grillo O, Venora G 2011 (eds). The dynamical processes of biodiversity-case studies of evolution and spatial distribution. Rijeka, Croatia. pp 135-146.

- Pires MM, Guimarães Jr PR, Galetti M, Jordano P (2017) Pleistocene megafaunal extinctions and the functional loss of long-distance seed dispersal services.
- R Core Team (2016) R: A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria. (<https://www.r-project.org/>).
- Rojas Robles R, Stiles FG, Muñoz Saba Y (2012) Frugivoría y dispersión de semillas de la palma *Oenocarpus bataua* (Arecaceae) en un bosque de los Andes colombianos. *Rev Biol Trop* 60(4): 1445-1461.
- Rzedowski J (1978) Vegetación de México. Limusa México DF.
- Sekar N, Sukumar R (2013) Waiting for Gajah: and elephant mutualist's contingency plan for an endangered megafaunal disperser. *J Ecol* 101:1379-1388.
- Silvius KM (2002) Spatio-temporal patterns of palm endocarp use by three Amazonian forest mammals: granivory or "grubivory". *J Trop Ecol* 18: 707:723.
- Williams G (1991) Nota sobre la estructura del estrato arbóreo del bosque mesófilo de montaña en los alrededores del campamento "El Triunfo", Chiapas. *Acta Bot Mex* 13:1-7.
- Zjhra ML, Sytsma KJ, Olmstead RG (2004) Delimitation of Malagasy tribe coleae and implications for fruit evolution in Bignoniaceae inferred from a chloroplast DNA phylogeny. *Plant Syst Evol* 245: 55-67.

CAPÍTULO 2

USO DE LOS FRUTOS DE *QUERCUS BENTHAMII* A. DC (FAGACEAE) POR DOS ESPECIES DE MAMÍFEROS DE TALLA CONTRASTANTE EN UN BOSQUE MESÓFILO

RESUMEN

El género *Quercus* de la familia Fagaceae, es uno de los grupos de plantas leñosas con mayor distribución a nivel mundial. A lo largo de su distribución establece estrechas interacciones con distintas especies de aves y mamíferos, quienes al depredar o dispersar los frutos afectan el éxito reproductivo. Las interacciones entre mamíferos y frutos de *Quercus* han sido ampliamente documentadas en los bosques templados, sin embargo, poco interés han recibido en los bosques tropicales. Este trabajo evaluó la abundancia y estructura poblacional de *Quercus benthamii*, una especie amenazada y restringida del bosque mesófilo de montaña. En ocho individuos adultos se monitoreo con la ayuda de las cámaras trampa la visita e interacción que los mamíferos tienen con los frutos acumulados en su base. Como trabajo complementario se hizo búsqueda de excretas de mamíferos para ver si se presenciaban los frutos. Este estudio encontró que en un área de 0.1 ha se puede encontrar tres individuos adultos de *Q. benthamii*. Con las cámaras trampa se registraron diez especies de mamíferos que visitan los árboles en fructificación. De estas especies solo el tapir centroamericano (*Tapirus bairdii*) y la ardillas (*Sciurus deppei*) mostraron interacción con los frutos (consumo/remoción), estos resultados muestran que los frutos de *Q. benthamii* solo son un recurso importante para dos especies de mamíferos de talla contrastante en el suelo. El tapir se registró en 4 (50%) de los árboles monitoreados, mientras que las ardillas en 5 (62.5%). De acuerdo con los videos, el tapir consume todo el fruto, mientras que las ardillas consumen solo el endospermo. Con los videos y las excretas, encontramos que el tapir actúa como un depredador de los frutos, mientras que las ardillas depredan y dispersan semillas. Es posible que las ardillas estén promoviendo una dispersión de semillas a corta distancia, lo que podría generar un patrón agregado en la distribución de la especie.

INTRODUCCIÓN

El género *Quercus* de la familia Fagaceae, es uno de los grupos de plantas leñosas de mayor distribución a nivel mundial, ya que se encuentra en casi todos los bosques templados del hemisferio norte, así como en algunas regiones tropicales y subtropicales (Valencia, 2004). A lo largo de su distribución, las especies de *Quercus* establecen estrechas interacciones con distintas especies de aves y mamíferos, quienes al consumir y dispersar los frutos tienen un efecto importante sobre la dinámica de sus poblaciones (Boucher, 1981; Scarlett y Smith, 1991; Gómez, 2003; Li y Zhang, 2003; Pons y Pausas, 2007; Ramos y Badano, 2014).

En los bosques templados las interacciones entre mamíferos y los frutos de *Quercus* han sido ampliamente documentadas (Tabla 1). Se ha encontrado que especies como los venados (MsChea and Schwede, 1993; Russell and Fowler, 2004) y pecaríes (Herrera, 1995) son ávidos depredadores de los frutos quienes limitan la regeneración de las poblaciones de estos árboles al depredar un alto porcentaje de sus frutos. Por otra parte, la actividad de las ardillas (Weckerly *et al.*, 1989) y los ratones (Tellería *et al.*, 1991; Li and Zhang, 2003) quienes remueven los frutos del suelo, pueden incrementar la probabilidad del paso de semillas a plántulas, al transportarlas y enterrarlas en sitios ventajosos para su germinación (Li and Zhang, 2003; Weckerly *et al.*, 1989). En contraste, en los bosques tropicales se cuenta con menor evidencia respecto a las características de las interacciones que se establecen entre mamíferos frugívoros y *Quercus* (Tabla 1). En los bosques tropicales, se ha documentado que los ratones remueven los frutos de *Quercus* en el suelo (Quintana *et al.*, 1992; Ramos and Badano, 2014), sin embargo, no se cuenta con detalles sobre la frecuencia de sus visitas.

Otros han reportado que los mamíferos solo actúan como depredadores (Boucher, 1992). La falta de información sobre esta interacción en las regiones tropicales llama la atención por el hecho que el género *Quercus* tiene una representación importante en los bosques de la región.

El género *Quercus* es uno de los grupos de plantas leñosas más importante a nivel de dosel de los bosques mesófilos de montaña (BMM) (Valencia y Gual, 2014; Williams, 2007). En México esta vegetación se distribuye naturalmente de forma fragmentada en la regiones montañosas y húmedas del país (Valencia y Gual, 2014). México es centro de diversidad del género *Quercus* con 161 especies (Valencia, 2004) y los estudios se han centrado en evaluar el papel de los consumidores en fragmentos de bosque (Quintana *et al.*, 1992; Ramos and Badano, 2014). En tanto, nuestro estudio analiza las interacciones entre mamíferos terrestres y los frutos de *Quercus benthamii*, una especie amenazada y restringida al bosque mesófilo de montaña. En particular, nuestro objetivo es caracterizar al ensamble de mamíferos terrestres que visitan e interactúan con los frutos de *Quercus benthamii* que se depositan en el suelo. Esperamos registrar un alto número de especies de mamíferos, principalmente de talla corporal grande que se ha documentado que impactan drásticamente las poblaciones de estas especies de árboles a través de la depredación de los frutos.

Tabla 1. Estudios donde se ha evaluado la interacción entre mamíferos y frutos de *Quercus*.

Especie de árbol	Especie de mamífero	Tipo de interacción	Hábitat	País	Fuente
<i>Q. oleoides</i>	<i>Dasyprocta punctata</i> , <i>Cebus capucinus</i> , <i>Lyomis salvini</i> , <i>Sciurus variegatoides</i> <i>Tayassu tajacu</i> .	Consumo	Bosque de <i>Quercus oleoides</i>	Costa Rica	Boucher, 1981

<i>Q. nigra</i>	<i>Sciurus carolinensis</i>	Consumo/remoción	Universidad de Memphis	Estados Unidos	Weckerly <i>et al.</i> , 1989
<i>Q. rotundifolia</i>	<i>Apodemus sylvaticus</i>	Consumo	Bosque mixto dominado por <i>Quercus rotundifolia</i>	España	Tellería <i>et al.</i> , 1991
<i>Q. crispipilis</i>	<i>Peromyscus boylii</i> , <i>P. zarhynchus</i> , <i>Reithrodontomys fulvescens</i> , <i>Sciurus griseoflavus</i> , <i>Columba fasciata</i> , <i>Cyanolyca pumilo</i> , <i>Cyanocitta stelleri</i> .	Remoción	Pastizales, matorrales, bosque secundario de pino-encino y bosque maduro	México	Quintana <i>et al.</i> , 1992
<i>Q. rubra</i> , <i>Q. alba</i> , <i>Q. prinus</i>	<i>Odocoileus virginianus</i>	Consumo	Bosque dominado por <i>Cornus</i> y <i>Lindera benjuina</i>	Estados Unidos	MsChea and Schwede, 1993
<i>Q. phellos</i> , <i>Q. coccinea</i>	<i>Sciurus carolinensis</i> , <i>Cyanocitta cristata</i> , <i>Quiscalus quiscula</i>	Consumo	Bosque de roble-nogal, y en un bosque maduro de <i>Quercus laevis</i>	Estados Unidos	Steele <i>et al.</i> , 1993
<i>Q. suber</i>	Ciervo, jabalí y conejos	Consumo	Matorrales que crecen sobre arena madura	España	Herrera, 1995
<i>Q. serrata</i> , <i>Q. acutissima</i>	Ratones	Remoción		Japón	Lida, 1996
<i>Q. ilex</i>	Ratón y aves	Consumo	Fragmentos de bosque de <i>Quercus ilex</i>	España	Santos and Tellería, 1997
<i>Q. rubra</i>	<i>Peromyscus leucopus</i> , <i>Blarina brevicauda</i> , <i>Clethrionomys gapperi</i> , <i>Tamias striatus</i> , <i>Glaucomys volans</i> , <i>Sciurus carolinensis</i>	Remoción	Bosque de pino-encino	Estados Unidos	Plucinski and Hunter, 2001
<i>Q. liaotungensis</i>	<i>Apodemus speciosus</i> , <i>A. agrarius</i> , <i>Rattus confucianus</i>	Consumo/remoción	Zona montañosa dominado por <i>Quercus liaotungensis</i> , <i>Juglans mandshurica</i> , entre otros	China	Li and Zhang, 2003

<i>Q. buckleyi</i>	<i>Odocoileus virginianus</i>	Consumo	Bosque mixto dominado por <i>Quercus buckleyi</i>	Estados Unidos	Russell and Fowler, 2004
<i>Q. serrata</i>	Ratones	Remoción	Bosque siempre verde	China	Xiao <i>et al.</i> , 2004
<i>Q. rubra</i>	<i>Peromyscus leocopus</i> , <i>Sciurus carolinensis</i> , <i>S. niger</i>	Consumo	Cuatro fragmentos de bosque maduro	Estados Unidos	Hass and Heske, 2005
<i>Q. serrata</i>	<i>Apodemus speciosus</i> , <i>A. argenteus</i>	Remoción	Bosque caducifolio dominado por <i>Quercus serrata</i> , <i>Fagus japonica</i> y <i>Fagus crenata</i> .	Japón	Lida, 2006
<i>Q. serrata</i>	<i>Apodemus speciosus</i>	Consumo/remoción	Plantación de <i>Larix leptolepis</i> y en bosque caducifolio	Japón	Takahashi <i>et al.</i> , 2007
<i>Q. occifera</i> , <i>Q. ilex</i> , <i>Q. suber</i>	<i>Apodemus sylvaticus</i>	Remoción	Bosque dominado por <i>Quercus ilex</i> , bosque dominado por <i>Quercus suber</i> , matorral dominado por <i>Quercus coccifera</i> , bosque de pino y campos abandonados	España	Pons and Pausas, 2007
<i>Q. ilex</i>	<i>Apodemus sylvaticus</i> , <i>Sciurus vulgaris</i>	Consumo/remoción	Bosque de roble, bosque de pino y matorral	España	Gómez <i>et al.</i> , 2008
<i>Q. liaotungensis</i>	<i>Niviventer confucianus</i> , <i>Apodemus peninsulae</i> , <i>Apodemus agrarius</i> , <i>Sciurotamias davidianus</i> , <i>Tscheskia triton</i> , <i>Tamias sibiricus</i>	Remoción	Matorral, bosque secundario y tierras de cultivo abandonado	China	Zhang <i>et al.</i> , 2008
<i>Q. kelloggii</i>	Jay, carpintero, <i>Tamias merriami</i> , <i>Otospermophilus beecheyi</i>	Consumo/remoción	Bosque de roble negro y bosque de pino blanco	Estados Unidos	Borchert and Tyler, 2010
<i>Q. ilex</i>	<i>Mus spretus</i>	Consumo/remoción	Pastizal con partes aisladas de <i>Q. ilex</i>	España	Muñoz and Bonal, 2011

<i>Q. laeta</i>	<i>Peromyscus sp.</i> y <i>Aphelocoma sp.</i>	Consumo	Fragmento de bosque de encino	México	Ramos and Badano, 2014
<i>Q. aliena</i>	<i>Apodemus peninsulae, A. draco, A agrarius, Sciurotamias davidianus</i>	Remoción	Bosque caducifolio y bosque de coníferas	China	Yu <i>et al.</i> , 2014

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Este estudio se realizó en la Reserva de la Biósfera El Triunfo (REBITRI) localizada en la región central de la Sierra Madre de Chiapas, entre los 15° 09' 10'' y 15° 57' 02'' N y los 92° 34' 04'' y 93° 12' 42'' O. La REBITRI mantiene uno de los remantes de bosque mesófilo de montaña mejor conservado de México (Rzedowski, 1978; Challenger, 1998). La REBITRI tiene cinco zonas núcleo: El Triunfo, Ovando, Cuxtepeques, El Venado y La Angostura que en total abarcan 25,763 ha. Alrededor de estas zonas núcleo se encuentra una zona de amortiguamiento (93,458.4 ha) donde se permiten actividades como el cultivo de café (Lira *et al.*, 2004).

La Zona Núcleo I, El Triunfo (ZNIET) es la más grande y accesible y abarca una extensión de más de 10,000 ha, con una variación altitudinal que va de los 1,000 a los 2,450 m. El clima predominante según la clasificación de Köppen modificada por García (1973) es semicálido-húmedo A(C) (m)(m) y templado-húmedo C (m)(w), con abundantes lluvias en verano. La temperatura media anual fluctúa entre 18-22°C y presenta una precipitación anual

de 2500 a 3500 mm (INE/SEMARNAP, 1999; Lira *et al.*, 2004) (Fig. 1). Según Long y Heath (1991) en la ZNIET existen siete asociaciones vegetales de bosque mesófilo de montaña: *Gaultheria-Ugni-Vaccinium*, *Quercus-Matudaea-Hedyosmum-Dendropanax*, *Liquidambar-Quercus-Pinus*, *Cupressus-Pinus*, *Ficus-Coccoloba-Dipholis-Sapium*, *Garcinia-Inga-Desmopsis* y *Quercus salicifolia*. El género *Quercus* es uno de los grupos de plantas leñosas mejor representados en el ZNIET (Pérez *et al.*, 2011).

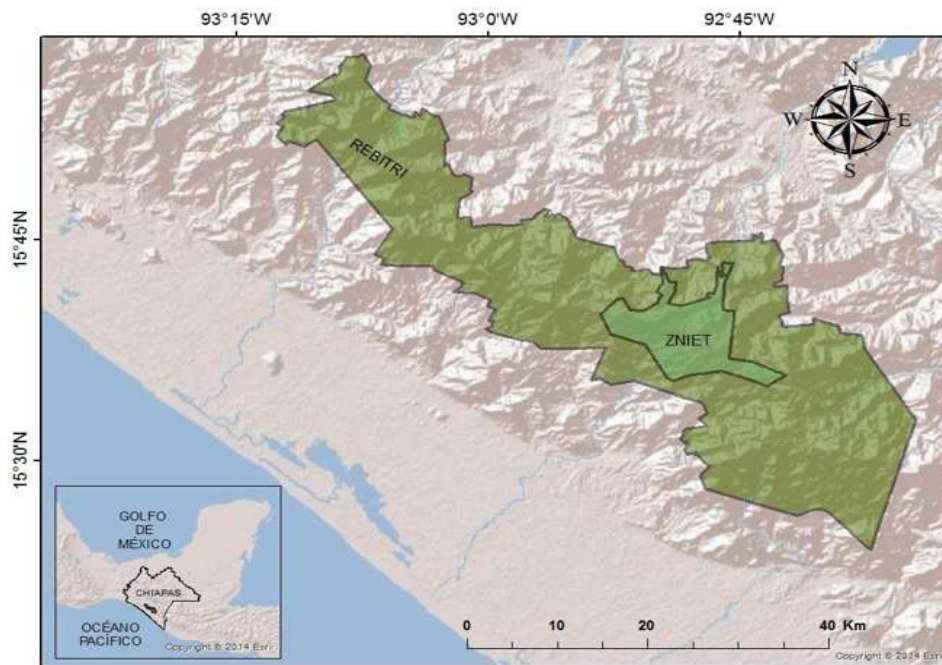


Fig. 1. Ubicación de la Reserva de la Biósfera El Triunfo y la Zona Núcleo I (ZNIET), en el estado de Chiapas, México.

Especie de estudio

Quercus benthamii A. DC: es una especie de árbol que puede medir hasta 50 m y se distribuye entre los 1500-3000 m de altura en las regiones montañosas de México (Chiapas,

Oaxaca), Guatemala, El Salvador, Honduras, Nicaragua, Costa Rica y Panamá (González *et al.*, 2011). Es una especie restringida al BMM (González *et al.*, 2011) que fructifica anualmente (Zavala, 2003) entre los meses de octubre y diciembre. Los frutos pueden medir 1.94 ± 0.02 cm de alto y 2.02 ± 0.01 cm de ancho. En México *Q. benthamii* ha sido reportada en la región de La Chinantla en Oaxaca (González *et al.*, 2011) y en la Sierra Madre de Chiapas, particularmente cerca de Guatemala, y en las Montañas del Norte del Estado (Oldfield and Eastwood, 2007). La Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) clasifica a *Q. benthamii* como una especie vulnerable, debido a la destrucción de los bosques mesófilos donde habita, mientras que la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010 lo registra como un taxón no evaluado.



Fig. 2. Frutos de *Quercus benthamii* A. DC., colectado en la Reserva de la Biósfera El Triunfo, Chiapas. Fotos: Josué I. Puc-Sánchez.

Monitoreo de las interacciones entre mamíferos y los frutos de *Quercus benthamii*

A principios de noviembre de 2015, se instaló una cámara-trampa (modelo Stealth-CAM) en cada uno de ocho árboles con DAP ≥ 30 cm. Las cámaras trampa se colocaron a una altura entre 0.80-1.20 m enfocando la mayor concentración de frutos en el suelo. La distancia entre las cámaras y los frutos fue de aproximadamente tres metros de distancia. Todas las cámaras-trampa estuvieron programadas para realizar videograbaciones de 35s con intervalos entre activación de 3 min. El tiempo de monitoreo fue de 31 días. De manera complementaria durante 15 días se realizaron búsquedas de excretas de mamíferos para ver si contenían frutos de *Quercus*. Las excretas encontradas se determinaron usando la guía de Aranda (2012).

Análisis de datos

De los videos generados se obtuvieron los siguientes datos: fecha, hora, especie y comportamiento de forrajeo (interactuó con el fruto o no). El comportamiento de forrajeo se clasificó de acuerdo a los criterios establecidos por Acevedo & Zamora (2016): a) consumo, cuando es evidente el consumo de los frutos; b) remoción, cuando el animal sale del campo de grabación transportando el fruto, c) búsqueda, cuando el animal se restringe a permanecer frente a la cámara, removiendo hojarasca u olfateando los frutos y d) sin actividad, cuando el animal paso de frente a la cámara sin detenerse o permaneció frente a la misma sin realizar ninguna actividad.

RESULTADOS

Monitoreo de las interacciones entre mamíferos y frutos de *Quercus benthamii*

En total se tuvo un esfuerzo de muestreo de 133 días cámara-trampa en los que se obtuvieron 179 videos de diez especies de mamíferos que visitaron los árboles en fructificación de *Q. benthamii* (Tabla 2). Las especies con mayor número de registro fueron el tapir centroamericano (*Tapirus bardi*) y la ardilla (*Sciurus deppei*) con 82 y 60 videos, respectivamente. Las especies menos registradas fueron, el armadillo de nueve bandas (*Dasyus novemcinctus*), el tepezcluintle (*Cuniculus paca*), el tigrillo (*Leopardis pardalis*) y el puma (*Puma concolor*). De todas las especies registradas, el tapir centroamericano y las ardillas fueron las únicas especies que interactuaron con los frutos (consumo y remoción). Las otras especies de mamíferos solo mostraron comportamiento de búsqueda o no tuvieron actividad.

El tapir centroamericano fue registrado en 4 (50%) de los árboles monitoreados y el 97.5% de los videos en los que apareció evidenciaron consumo de los frutos, mientras que en 1.2% de los videos se observó al tapir en conducta de búsqueda y en 1.2% no mostró actividad. En comparación, las ardillas fueron registradas en 5 (62.5%) de los árboles monitoreados y en 56.6% de los videos en los que aparecieron fue posible observarlas consumiendo los frutos, en 11.6% de los videos realizaron remoción de los frutos, en 18.3% aparecieron en conducta de búsqueda y en 13.3% aparecieron sin hacer alguna actividad evidente. Con base en la información de los videos, fue posible distinguir que el tapir

consume todo el fruto, mientras que las ardillas solo consume el endospermo y elimina el pericarpio con la ayuda de sus dientes incisivos.

Tabla 2. Masa corporal y estatus de conservación de mamíferos terrestres que visitaron los árboles en fructificación de *Quercus benthamii* A.DC., en la Reserva de la Biósfera El Triunfo.

Espece	Masa corporal (kg)	NOM-059- SEMARNAT	IUCN	No. registros
<i>Tapirus bairdii</i> *	240	P	EN	82
<i>Puma concolor</i>	38-110	-	LC	1
<i>Mazama temama</i>	22	-	-	8
<i>Pecari tajacu</i>	19	-	LC	15
<i>Cuniculus paca</i>	13	-	LC	1
<i>Leopardus pardalis</i>	12	P	LC	1
<i>Dasypus novemcinctus</i>	2.5-7	-	LC	1
<i>Conepatus leuconotus</i>	1-4.5	-	LC	2
<i>Didelphis marsupialis</i>	2	-	LC	8
<i>Sciurus deppei</i> *	0.4	-	LC	60
Total de registros				179

Estatus de conservación según SEMARNAT-2010 (P= Peligro de extinción; A=Amenazada) y la UICN (EN= Peligro de extinción; LC= Preocupación menor; NT=Casi amenazada). El signo * significa interacción (consumo o remoción de los frutos) de los mamíferos.

Por otro lado, se encontraron siete excretas de tapir centroamericano y cinco excretas de pecarí de collar, pero solo las excretas del tapir presentaron fragmentos de frutos y semillas.



Fig. 3. a) Excreta de tapir centroamericano (*T. bairdii*) con residuos de frutos de *Quercus*, y b) excreta de pecarí de collar sin residuo de frutos de *Quercus*. Fotos: Josué I. Puc-Sánchez y Alejandro Vera-Vaca.

DISCUSIÓN

En la ZNIET se puede encontrar hasta 30 individuos (>5cm diámetro a la altura del pecho) de *Q. benthamii* por hectárea, ubicándose entre las veinte especies con mayor densidad (Puc-Sánchez, J. I. Datos no publicados). Resulta interesante que se evidenció que un número alto de especies de mamíferos visitan los árboles en fructificación de *Q. benthamii*, pero sólo el tapir (*T. bairdii*) y las ardillas (*S. deppei*) consumieron los frutos.

Especies como el venado (*M. temama*), el pecarí de collar (*P. tajacu*) y el tepezcuinle (*C. paca*) se han registrado consumiendo frutos de *Quercus* en otros bosques tropicales (Boucher, 1981) pero no fueron registradas consumiendo los frutos de *Q. benthamii* en este estudio. Sin embargo, en un monitoreo más reciente se registró consumo de frutos de *Q. benthamii* por venado y pecarí en la REBITRI (Alejandro Vera-Vaca, datos no publicados), lo cabe en la posibilidad que estas especies de mamíferos hallan mostrado interés en otro recurso cuando realizamos nuestro monitoreo.

Como se menciona anteriormente el tapir fue la especie que con mayor frecuencia que interactuó con los frutos de *Q. benthamii*. La evidencia indica que el tapir actúa principalmente como un depredador, lo que concuerda con lo señalado por Lira *et al.* (2004) en la misma ZNIET y Tobler (2002) en Talamanca, para otras especies de *Quercus*. Dada su masa corporal es muy probable que este mamífero consuma un volumen considerable de frutos y por consecuencia tenga un importante impacto en la probabilidad de establecimiento de plántulas de la especie, pudiendo afectar la dinámica poblacional de la especie. Efectos de este tipo se han documentado en el caso de otros vertebrados y especies de *Quercus* (Boucher, 1981; Herrera, 1995; Martin *et al.*, 1951; McShea y Schwede, 1993; Russell y Fowler, 2004). Los resultados de este estudio, por lo tanto, ayudan a mostrar el papel ecológico del tapir en la ZNIET.

Por otra parte, las ardillas también fueron muy activas consumiendo frutos de *Q. benthamii* y es probable que incluso la medida de su actividad haya sido una subestimación dado que también se pudo haber dado consumo de frutos en el dosel (Haas & Heske, 2005). La actividad de las ardillas al interactuar con los frutos de *Quercus* ha sido documentada de manera escasa en los bosques tropicales. Esa evidencia muestra que las ardillas acarrear

frutos/semillas generalmente a pocos metros de los árboles (Boucher, 1981), pero que en algunos casos pueden transportarlas hasta 62 m (Rojas *et al.*, 2012). Una gran dependencia en la actividad de las ardillas para la dispersión de las semillas de *Q. benthamii* puede estar favoreciendo la formación de un patrón agregado de distribución de este árbol en la ZNIET. La actividad de las ardillas al remover y almacenar cantidades importantes de bellotas en períodos de escasez para su consumo posterior (López & Manson, 2006) puede favorecer la germinación y supervivencia de las semillas del género *Quercus* en bosques templados (Li and Zhang, 2003). Esta actividad de resguardo ayuda a prevenir la depredación de semillas tanto de vertebrados como por invertebrados (Rojas *et al.*, 2012). En bosques tropicales no se tiene evidencia de la existencia de esta conducta de almacenamiento ni del efecto que pueda tener para las especies de *Quercus*, sin embargo, se ha observado que la actividad de resguardo de las semillas de *Dicella bracteosa* por la ardilla gris (*S. ingrami*) germinan y otras pueden morir por la presencia de hongos (Paschoal & Galetti, 1995). No se tiene evidencia de especies de aves o mamíferos arborícolas que puedan brindar el servicio de dispersión de semillas de *Q. benthamii* en la ZNIET.

En conclusión, los resultados de este estudio muestran que los frutos de *Q. benthamii* son un recurso importante para dos especies de mamíferos de talla contrastante del BMM. Sin embargo, es necesario encaminar estudios para evaluar una posible selectividad de la disponibilidad de alimento de otras especies de árboles. Este trabajo es el primero en documentar la magnitud de la interacción de los frutos de *Quercus benthamii* por el tapir en el Neotrópico, resaltando su papel como depredador de los frutos. Resultaría de gran relevancia implementar estudios demográficos de la especie para evaluar cuál es el impacto de uso de sus frutos por los mamíferos en términos de su dinámica poblacional a largo plazo.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al personal de la Reserva de la Biosfera el Triunfo por las facilidades otorgadas para la realización de este proyecto. El proyecto fue financiado por el Consejo de Investigación Científica de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo con el proyecto titulado Ecología y conservación de las interacciones planta-mamífero en un ecosistema globalmente amenazado. Agradezco a Sergio Morales Juan, Esteban Soto y Leandro (Guardaparque comunitario de Santa Rita) por su apoyo en campo.

REFERENCIAS

- Acevedo Q., J. F. & Zamora A., J. G. 2016. Papel de los mamíferos en los procesos de dispersión y depredación de semillas de *Mauritia flexuosa* (Arecaceae) en la Amazonia colombiana. *Revista de Biología Tropical*. 64(1):5-15.
- Aranda S., J. M. 2012. Manual para el rastreo de mamíferos silvestres de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 255 p.
- Barik, S. K., R. S. Tripathi, H. N. Pandey & P. Rao. 1996. Tree regeneration in a subtropical humid forest: effect of cultural disturbance on seed production, dispersal and germination. *Journal of Applied Ecology*. 33:1551-15560.
- Borchert, M. I.; Davis, F. W.; Michaelsen, J. and Oyler, L. D. 1989. Interactions of factors affecting seedling recruitment of blue oak (*Quercus douglasii*) in California. *Ecology*. 70:389-404.

- Boucher, D. H. 1981. Seed predation by mammals and forest dominance by *Quercus oleoides*, a tropical lowland oak. *Oecología*. 49: 409-414.
- Challenger, A. 1998. Utilización y Conservación de los Ecosistemas Terrestres de México. Pasado, Presente y Futuro. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Universidad Nacional Autónoma de México/ Agrupación Sierra Madre S.C., México, D.F.
- Den Ouden, J.; Jansen, P. A. and Smit, R. 2005. Jay, mice and oaks: Predation and dispersal of *Quercus robur* and *Q. petraea* in North-western Europe. En: Forget, P.-M.; Lambert, J.; Hulme, P.; Vander W., S. (eds). Seed fate. CABI Publishing. Wallingford.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación de Köppen. Instituto de Geografía. U.N.A.M México. 153 p.
- Gómez, J. M. 2003. Spatial patterns in long-distance dispersal of *Quercus Ilex* acorns by jays in a heterogeneous landscape. *Econography*. 26: 573-584.
- Gómez, J. M.; Puerta P., C. Schupp, E. W. 2008. Effectiveness of rodents as local seed dispersers of Holm oaks. *Oecologia*. DOI: 10.1007/s00442-007-0928-3.
- González E., M., Meave, J. A., Lorea H., F. G., Ibarra M., G., & Newton, A. C. 2011. The red list of Mexican cloud forest trees. Published by Fauna & Flora International, Cambridge, UK. 148 pp.

- Hass, J. P. & Heske, E. J. 2005. Experimental study of the effects of mammalian acorn predators on red oak acorn survival and germination. *Journal of Mammalogy*. 86(5): 1015-1021.
- Herrera, J. 1995. Acorn predation and seedling production in a low-density population of Cork oak (*Quercus suber* L.). *Forest Ecology and Management*. 76:197-201.
- INE/SEMARNAP. 1999. Programa de manejo de la Reserva de la Biosfera El Triunfo, México. INE-SEMARNAP. México D.F. 107 pp.
- Lira, T. I.; Naranjo, E. J.; Güiris, D. M.; Cruz, E. 2004. Ecología de *Tapirus bairdii* (perissodactyla: tapiridae) en la Reserva de la Biosfera el Triunfo (polígono I), Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 20: 1-21.
- Li, H. J. and Zhang, Z. B. 2003. Effect of rodents on acorn dispersal and survival of the Liaodong oak (*Quercus liaotungensis* Koidz). *Forest Ecology and Management*. 176: 387-396.
- Long, A. & Heath, M. 1991. Flora of the El Triunfo Biosphere Reserve, Chiapas, Mexico. A preliminary floristic inventory and the plant communities of polygon I. *Anales del Instituto de Biología, Serie Botánica*. 62: 133-172.
- Martin, A. C.; Zim, H. S.; and Nelson, A. L. 1951. *American wildlife and plants: a guide to wildlife food habits*. Dover Publishers, New York.
- Martínez C., R.; Pérez F., M. A.; Martínez M. N. 2012. Listado de plantas endémicas y en riesgo de la reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas, México. *Botanical Science*. 90(3): 263-285.

McShea, W. J. and Schwede, G. 1993. Variable acorn crops: responses of White-tailed deer and other mast consumers. *J. mamm.*, 74 (4): 999-1006.

Muñoz, A. and Bonal, R. 2011. Linking seed dispersal to cache protection strategies. *Journal of Ecology*. 99:1016-1025.

Norma Oficial Mexicana, NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental- Especies nativas de flora y fauna silvestre-categorías de riesgo y especificaciones para inclusión, exclusión o cambio- Lista de especies de riesgo.

http://www.biodiversidad.gob.mx/especies/pdf/NOM_059_SEMARNAT_2010.pdf.

Oldfield, S. and Eastwood, A. 2007. The red list of Oaks. Fauna & Flora International. ISBN: 9781 903703 25 0. 35 pp.

Paschoal, M. & Galetti, M. 1995. Seasonal food use by the Neotropical squirrel *Sciurus ingrami* in Southeastern Brazil. *Biotropica*. 27(2): 268-273.

Pérez I., L. and Pulido, F. 2014. Regeneración sexual de los bosques de encinos (*Quercus*): una perspectiva mundial. Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales. V reunión del grupo de trabajo de silvicultura: regeneración natural y cambio global. 40:145-182.

Pérez F., M. A.; Tejeda C., C.; Martínez C., R.; Martínez M., N.; López, S.; Espinoza M., E.; and Rioja P., T. 2011. Structure and floristic composition in a successional gradient in a cloud forest in Chiapas, Southern, Mexico. In Grillo, O. and Venora, G. eds. 2011. The dynamical processes of biodiversity-case studies of evolution and spatial distribution. Rijeka, Croatia. In tech. 135-146.

- Pons, J. & Pausas, J. G. 2007. Rodent acorn selection in a Mediterranean oak landscape. *Ecol Res.* 22: 535-541.
- Plucinski, K. E. and Hunter, Jr., M. L. 2001. Spatial and temporal patterns of seed predation on three tree species in an oak-pine forest. *Ecography.* 24: 309-317.
- Pulido, F. J. 2002. Biología reproductiva y conservación: el caso de la regeneración de bosques templados y subtropicales de robles (*Quercus* spp.). *Revista Chilena de Historia Natural.* 75:5-15.
- Quintana A., P. F.; González E., M.; Ramírez M, N. 1992. Acorn removal, seedling survivorship, and seedling growth of *Quercus crispipilis* in successional forest of the highlands of Chiapas, Mexico. *Bull. Torrey Bot. Club* 119, 6-18.
- Ramos P., C. R. and Badano, E. I. 2014. The relevance to evade acorn predation in an oak forest affected by habitat loss and land use changes. *Botanical Sciences.* 92: 299-308.
- Redowsky, J. 1978. *Vegetación de México.* Limusa, México. D.F.
- Rojas R. R.; Gary S., F.; Muñoz S., Y. 2012. Frugivoría y dispersión de semillas de la palma *Oenocarpus batahua* (Arecaceae) en un bosque de los Andes colombianos. *Rev. Biol. Trop.* 60(4): 1445-1461.
- Russell, F. L. and Fowler, N. L. 2004. Effects of white-tailed deer on the population dynamics of acorns, seedlings and small saplings of *Quercus buckleyi*. *Plant Ecology.* 173: 59-72.

- Santos, T. & Tellería, J. L. 1997. Vertebrate predation on Holm Oak, *Quercus ilex*, acorns in a fragmented habitat: effects on seedling recruitment. *Forest Ecology and Management*. 98:181-187.
- Solano, C. y Vargas, N. 2006. Memorias del I simposio Internacional de Robles y Ecosistemas Asociados. Bogotá: Fundación Natura-Pontifica Universidad Javeriana.
- Scarlett, T. L. and Smith, K. G. 1991. Acorn preference of urban blue jays (*Cyanocitta cristata*) during fall and spring in Northwestern Arkansas. *The condor*. 93:438-442.
- Steele, M. A.; Knowles, T.; Bridle, K. and Simms, E. L. 1993. Tannins and partial consumption of acorns: implications for dispersal of oaks by seed predators. *Am. Midl. Nat.* 130:229-238.
- Takahashi, K.; Sato, K.; Washitani, I. 2007. Acorn dispersal and predation patterns of four tree species by wood mice in abandoned cut-over land. *Forest Ecology and Management*. 250: 187-195.
- Tellería, J. L.; Santos, T. and Alcántara, M. 1991. Abundance and food-searching intensity of wood mice (*Apodemus sylvaticus*) in fragmented forests. *Journal of mammalogy*. 72(1): 183-187.
- Tobler, M. W. 2002. Habitat use and diet of Baird's Tapirs (*Tapirus bairdii*) in Montane cloud forest of the Cordillera de Talamanca, Costa Rica. *Biotropica*. 34(3): 468-474.
- Valencia A., S. 2004. Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 75: 33-53.

- Weckerly, F. W.; Nicholson, K. E. and Semlitsch, R. D. 1989. Experimental test of discrimination by squirrels for insect-infested and noninfested acorns. *The American Midland Naturalist*. 122(2): 412-415.
- Xiao, Z.; Zhang, Z.; Wang, Y. 2004. Dispersal and germination of big and small nuts of *Quercus serrata* in a subtropical broad-leaved evergreen forest. *Forest Ecology and Management*. 195: 141-150.
- Yu, F.; Wang, D.; Yi, X.; Shi, X.; Huang, Y.; Zhang, H.; Zhang, X. 2014. Does animal-mediated seed dispersal facilitate the formation of *Pinus armandii* – *Quercus aliena* var. *Acuteserrata* Forest?. *PlosOne*. 9(2): e89886. doi: 10.1371/journal.pone.0089886.
- Zavala, C. F. 2003. Identificación de encinos de México. 2da edición. Chapingo, Texcoco, Estado de México. 2003. 189 pp. ISBN: 968-884-888-3.
- Zhang, H.; Chen, Y. and Zhang, Z. 2008. Differences of dispersal fitness of large and small acorns of Liaodong oak (*Quercus liaotungensis*) before and after seed caching by small rodent in a warm temperate forest, China. *Forest Ecology and Management*. 255: 1243-1250.

DISCUSIÓN GENERAL

A pesar que la REBITRI ocupa el segundo lugar en riqueza de especies de mamíferos entre las áreas naturales protegidas del país, después de la Reserva de la Biósfera Montes Azules, también ubicada en Chiapas, México (INE/SEMARNAP, 1999). En la REBITRI existe un mínimo conocimiento de la interacción que ocurre entre los mamíferos y los frutos de los árboles en aspectos relacionados con la depredación y el movimiento de las semillas. En tanto, este trabajo ayuda a comprender el papel de las interacciones bióticas en la regeneración de dos especies de árboles restringidos y amenazados del BMM, encontrando que un alto número de las especies registradas no muestra interacción con los frutos. Estos resultados son muy contrastantes con los de varios estudios, donde han encontrado mayor número de especies de mamíferos interactuando con los frutos de una sola especie de planta (Acevedo & Zamora, 2016; Bonaccorso *et al.*, 1980 Camargo-Sanabria & Mendoza, 2016; Rojas *et al.*, 2012). Sin embargo, surge la posibilidad de considerar si otras especies de plantas pudieron estar fructificando al mismo al tiempo, donde la fauna pudo mostrar selección sobre algún tipo de fruto para su consumo, o en cierto grado, esta baja interacción de los mamíferos y los frutos de nuestras dos especies de planta monitoreadas, puede ser reflejo de diferencias a nivel de la comunidad arbórea en términos de las características de sus frutos. Por ejemplo, se ha propuesto que muchas de las especies de plantas en la ZNIET producen frutos jugosos y carnosos de rápida fermentación y de semilla pequeña, adaptados principalmente para la dispersión por aves y roedores (Lira *et al.* 2004). Aunque los resultados de este trabajo encontraron que las ardillas son las principales dispersoras de las semillas de *A. montana* y *Q. benthamii* en el suelo, aún queda mucho por indagar en el papel que otros gremios de vertebrados puedan tener con los frutos.

Por otro lado, este trabajo sienta bases y abre nuevas líneas de investigación para evaluar si especies de aves o mamíferos arborícolas brindan servicios sobre la dispersión de semillas de *A. montana* y *Q. benthamii* en la ZNIET. También surge la posibilidad que investigaciones futuras no solo monitoreen la actividad de las especies como removedores o depredadores de los frutos/semillas, sino, que indaguen en aspectos relevantes como el impacto que pueda tener el consumo de los frutos/semillas en términos de la germinación de semillas y el desarrollo de las plántulas, así como la respuesta de las plantas a futuros cambios ambientales como consecuencia de la fuerte amenaza que presenta el BMM, principalmente por la actividad antrópica (Aldrich *et al.*, 2000; Ramírez *et al.*, 2005; Williams, 2012).

REFERENCIAS

- Acevedo Q., J. F. & Zamora A., J. G. 2016. Papel de los mamíferos en los procesos de dispersión y depredación de semillas de *Mauritia flexuosa* (Arecaceae) en la Amazonia colombiana. *Revista de Biología Tropical*. 64(1):5-15.
- Aldrich, M., Bubb, P., Hostettler, S., & Van de Wiel, H. (2000). Bosques nublados tropicales montanos. Tiempo para la acción. WWF International/IUCN the World Conservation Unión. Cambridge. Inglaterra. 28 p.
- Bonaccorso, F. J.; Glanz, W. E. and Sandford, C. M. 1980. Feeding assemblages of mammals at fruiting *Dipterys panamensis* (Papilionaceae) trees in Panama: seed predation, dispersal and parasitism. *Rev. Biol. Trop.* 28 (1): 61-72.
- Camargo S., A. A. & Mendoza, E. 2016. Interaction between terrestrial mammals and the fruits of two Neotropical rainforest tree species. *Acta Oecologica*. 73:45-52.
- INE/SEMARNAP. 1999. Programa de manejo de la Reserva de la Biosfera El Triunfo, México. INE-SEMARNAP. México D.F. 107 pp.
- Lira, T. I.; Naranjo, E. J.; Güiris, D. M.; Cruz, E. 2004. Ecología de *Tapirus bairdii* (perissodactyla: tapiridae) en la Reserva de la Biosfera el Triunfo (polígono I), Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 20: 1-21.
- Ramírez B., E. S., Sánchez V., L. R. & Andrade T., A. (2005). Seedling survival and growth of three species of mountain cloud forest in Mexico, under different canopy treatments. *New Forest*, 30, 95-101.

Rojas R. R.; Gary S., F.; Muñoz S., Y. 2012. Frugivoría y dispersión de semillas de la palma *Oenocarpus batahua* (Arecaceae) en un bosque de los Andes colombianos. Rev. Biol. Trop. 60(4): 1445-1461.

Williams L., G. (2012). El bosque de niebla del centro de Veracruz: ecología, historia y destino en tiempo de fragmentación y cambio climático. CONABIO- Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz, México. 208 pp.