

**UNIVERSIDAD NACIONAL DE COSTA RICA**  
**SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO**  
**INSTITUTO INTERNACIONAL EN CONSERVACIÓN**  
**MANEJO DE VIDA SILVESTRE**

**Interacciones ecológicas entre mamíferos frugívoros y árboles del género *Ficus*  
durante su periodo de fructificación en el Bosque Tropical Seco.**

Blanca Cejalvo Insausti

**Comité asesor**

Tutor(a): Victor Montalvo Guadamuz (PhD..)

Asesor(a): Allegra DePasquale (M.Sc.)

Asesor(a): Pablo Villalva Aguilar ( PhD.)

Trabajo final de graduación en modalidad proyecto de graduación para optar por el título de maestría profesional en conservación de vida silvestre y biodiversidad.

Heredia, Costa Rica

Noviembre, 2025

## TABLA DE CONTENIDOS

<b>TABLA DE CONTENIDOS</b> .....	<b>2</b>
<b>ÍNDICE DE TABLAS</b> .....	<b>4</b>
<b>ÍNDICE DE FIGURAS</b> .....	<b>5</b>
<b>AGRADECIMIENTOS</b> .....	<b>6</b>
<b>RESUMEN</b> .....	<b>7</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>8</b>
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>9</b>
<b>OBJETIVOS</b> .....	<b>15</b>
<b>METODOLOGÍA</b> .....	<b>16</b>
Área de estudio:.....	16
Toma de datos:.....	17
Manejo de datos:.....	20
Análisis estadístico:.....	21
<b>RESULTADOS Y DISCUSIÓN</b> .....	<b>25</b>
Análisis zoocéntrico:.....	29
Análisis fitocéntrico:.....	43
<b>CONCLUSIONES</b> .....	<b>57</b>
<b>RECOMENDACIONES</b> .....	<b>58</b>
<b>REFERENCIAS</b> .....	<b>60</b>

## ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1: Registros de los periodos de colecta de datos por especies e individuos de Ficus muestreados y por estrato.....	17
Tabla 2: Datos de interacciones entre mamíferos frugívoros y las distintas especies de Ficus muestreadas.....	30
Tabla 3: Características de las distintas especies de Ficus y sus síconos .....	50

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1: Ciclo reproductivo de los Ficus y las avispas asociadas a estos .....	11
Figura 2: Mapa del área de muestreo y la ubicación de los individuos de Ficus dentro del Parque Nacional Santa Rosa.....	16
Figura 3: Curva de acumulación de interacciones (IAC) a nivel de comunidad para las cinco especies de Ficus.....	26
Figura 4: Curvas de acumulación de interacciones para cada especie de Ficus.....	28
Figura 5: Número total de interacciones (suma de sotobosque y dosel), registradas para cada una de las 11 especies de mamíferos frugívoros, clasificadas según el tipo de interacción.....	33
Figura 6: Patrones de solapamiento de la actividad circadiana entre visitas e interacciones de las distintas especies de frugívoros.....	40
Figura 7: Diferencia entre el número de interacciones (ingesta y manipulación) entre estratos y horarios.....	44
Figura 8: Red bipartita de interacciones entre mamíferos frugívoros y los dos estratos de los Ficus.....	45
Figura 9: Red bipartita de interacciones en sotobosque y dosel para cada especie de Ficus estudiada.....	47

## AGRADECIMIENTOS

Mi más sincero agradecimiento al Área de Conservación Guanacaste y en especial al personal del Parque Nacional Santa Rosa por permitirnos desarrollar esta investigación desde el corazón del parque. Al Santa Rosa Primate Field Project, por brindarme una de las oportunidades más increíbles de mi vida y por el apoyo logístico y emocional que me proporcionaron durante el desarrollo de todo el trabajo de campo. En especial quiero agradecer a mis compañeros Allegra y Theo por enseñarme todo lo que sé sobre *Ficus*, fototrampeo y escalada y por crear el mejor equipo de trabajo que uno pudiera soñar. A Pablo Villalva Aguilar, por su valiosísima ayuda durante la redacción del trabajo y su enorme disponibilidad para colaborar con este y futuros proyectos. Y por último a mis compañeros de Cloudbridge por su paciencia durante la finalización de este proyecto

## RESUMEN

Este estudio evaluó las interacciones ecológicas entre mamíferos frugívoros arborícolas y terrestres y cinco especies del género *Ficus* durante sus periodos de fructificación en el bosque tropical seco del Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica. El objetivo fue caracterizar el ensamblaje de frugívoros, determinar sus patrones circadianos y comprender los patrones de uso, clasificando las interacciones por estrato (dosel y sotobosque). Se utilizaron cámaras trampa instaladas tanto en el dosel como en el sotobosque de 18 individuos de árboles del género *Ficus* durante 2024, lo que permitió captar 1383 registros de mamíferos frugívoros pertenecientes a 11 especies. Los principales consumidores de síconos fueron los monos carablanca (*Cebus imitator*), las guatusas (*Dasyprocta punctata*), los monos araña (*Ateles geoffroyi*) y los venados colablanca (*Odocoileus virginianus*), que concentraron el 85,7 % de las interacciones de ingesta. Se identificaron patrones circadianos diferenciados entre diurnos para primates y guatusas, nocturnos para murciélagos y roedores, y trimodales en venados, mostrando un alto solapamiento entre los patrones de visitas e interacciones en la mayoría de las especies. Las interacciones mostraron una clara partición ecológica por estrato, con distintas especies dominando el sotobosque y el dosel, pero obteniéndose valores similares de interacción en ambos. Además, se observó correspondencia entre los rasgos de los síconos y los frugívoros dominantes, con los síconos conspicuos siendo preferidos por los primates, mientras que los crípticos y aromáticos atrajeron principalmente a murciélagos. Este trabajo confirma el rol central de los *Ficus* como recurso trófico clave en el bosque seco y demuestra que la combinación de fototrampeo en dosel y sotobosque es una metodología efectiva para estudiar redes planta–frugívoro, proporcionando información de valor para el manejo del PNSR.

**Palabras clave:** Fototrampeo, interacciones, redes tróficas, síndrome de dispersión, síconos.

## ABSTRACT

This study evaluated ecological interactions between arboreal and terrestrial frugivorous mammals and five species of the genus *Ficus* during their fruiting periods in the tropical dry forest of Santa Rosa National Park, Costa Rica. The objective was to characterize the frugivore assemblage, determine their circadian activity patterns, and understand their resource-use patterns by classifying interactions according to forest stratum (canopy and understory). Camera traps were deployed in both the canopy and understory of 18 individual *Ficus* trees throughout 2024, yielding 1,383 records of frugivorous mammals belonging to 11 species. The primary consumers of syconia were white-faced capuchins (*Cebus imitator*), central american agoutis (*Dasyprocta punctata*), spider monkeys (*Ateles geoffroyi*), and white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*), which together accounted for 85.7% of all feeding events. Distinct circadian patterns were identified, diurnal activity in primates and agoutis, nocturnal activity in bats and small rodents, and a trimodal pattern in deer. High overlap was observed between visitation and interaction patterns in most species. Interactions showed clear ecological stratification: primates dominated the canopy, while agoutis and deer were key consumers in the understory. Furthermore, a correspondence was observed between syconium traits and dominant frugivores, with conspicuous syconia preferentially consumed by primates, whereas cryptic, aromatic syconia were primarily chosen by bats. This study confirms the central role of *Ficus* as a keystone trophic resource in the tropical dry forest and demonstrates that combined canopy and understory camera trapping is an effective methodology for studying plant–frugivore interaction networks, providing valuable information for the management of the PNSR (Santa Rosa National Park).

**Keywords:** camera trapping, interactions, trophic networks, dispersal syndromes, syconia.

## INTRODUCCIÓN

El bosque tropical seco es uno de los ecosistemas más amenazados y vulnerables del planeta, ya que sus suelos fértiles y clima templado lo convierten en el lugar ideal para desarrollar la agricultura y la ganadería (Calvo-Alvarado et al., 2009; Janzen, 1988). Es por ello que este ecosistema ha sufrido una gran reducción a nivel global, especialmente en Centroamérica donde se estima que solo queda un 1,7% de su extensión original (Calvo-Alvarado et al., 2009). Pese a esto existen estudios que muestran cómo el bosque seco está logrando recuperarse en ciertas áreas, como es el caso en Costa Rica, de la región de Guanacaste, donde este ecosistema ya cubre casi la mitad de la provincia (Calvo-Alvarado et al., 2009).

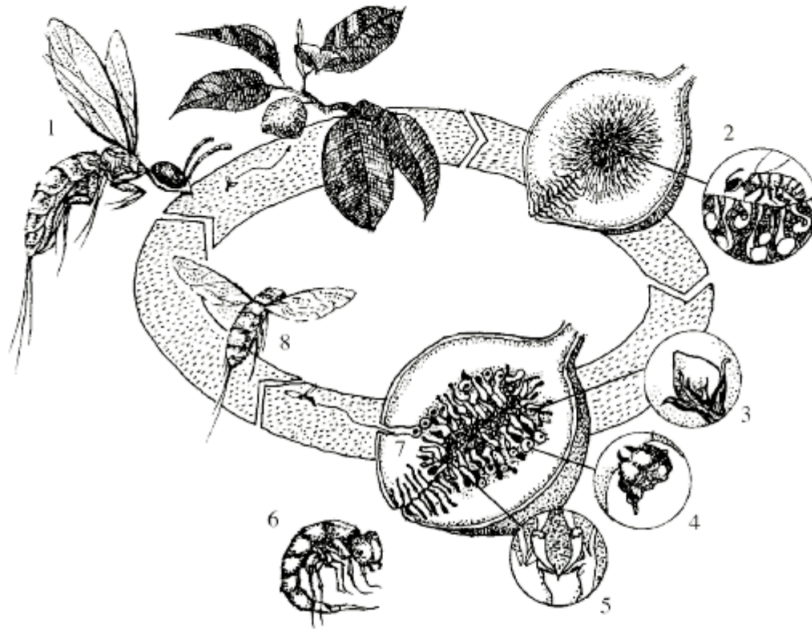
El presente estudio se desarrolló en el Parque Nacional Santa Rosa (PNSR), el primer área de bosque seco en obtener protección en el país (ACG, 2012), ya que, a pesar de contener pastos y zonas de sucesión, contaba todavía con áreas del bosque primario original que aún contenían las especies típicas de este ecosistema (Janzen, 1988). El PNSR protege casi 40.000 hectáreas de terrenos que, en su mayoría, han pasado de ser zonas de pasto para el ganado a formar parte del bosque seco a través de un proceso de sucesión natural (Quirós-Arias, 2017). Esta forma de restauración requiere de muchos menos esfuerzos que otras técnicas como las plantaciones y ha demostrado ser altamente efectiva en zonas tropicales (Powers et al., 2009), logrando llegar a unas tasas de restauración de casi un 5% de la superficie por año en las últimas décadas (J. C. Calvo-Alvarado et al., 2015). En la actualidad el PNSR contiene el área de bosque seco más grande entre México y Panamá, siendo el único área con un tamaño lo suficientemente grande como para permitir la conservación de este ecosistema a largo plazo (Quirós-Arias, 2017).

El PNSR está compuesto, en un gran porcentaje, por bosque secundario (Estrada y Fleming, 1986; Jiménez-Méndez et al., 2024), es decir zonas de bosque que se encuentran en proceso de recuperación tras una perturbación generada por el ser humano (Powers et al., 2009), como lo son el uso para agricultura y ganadería y los incendios de origen antrópico. La velocidad con la que este tipo de bosque será capaz de recuperarse y volver a su estado original, el bosque primario, dependerá de muchos factores tanto abióticos como bióticos, siendo fundamental la llegada de especies frugívoras para permitir el establecimiento de las especies dispersadas por estas (Powers et al., 2009).

De estas especies, unas de las más importantes para la salud y la restauración de los bosques tropicales son los árboles del género *Ficus*, pertenecientes a la familia Moraceae (Elliott et al., 2013). Este género contiene unas 800 especies en todo el mundo (Aribal et al., 2016; Harrison, 2005), que se caracterizan por un sistema reproductivo único (Figura 1), considerado un ejemplo clásico de coevolución planta-animal en el que himenópteros y plantas han desarrollado estrategias evolutivas para su reproducción y son dependientes de ellas. Sus mal llamados “frutos”, son en realidad los tallos hinchados de una inflorescencia que contienen en su interior las flores y después los verdaderos frutos (Elliott et al., 2013). Estas estructuras se conocen como síconos o coloquialmente higos y son estructuras altamente especializadas para permitir la polinización únicamente por una o unas pocas especies de avispas, siendo a su vez la única forma en que estas avispas pueden reproducirse (Elliott et al., 2013; Harrison, 2005). La simbiosis entre los *Ficus* y estas avispas ha llevado a la presencia de síconos disponibles durante todo el año para permitir la continuidad del ciclo de vida de las avispas, que solo tarda unas pocas semanas en completarse (Elliott et al., 2013).

## Figura 1

*Ciclo reproductivo de los Ficus y las avispas asociadas a estos.*



*Nota:* 1) Hembra de avispa con polen de otro *Ficus* entrando al sícono. 2) Avispa hembra, tras perder las alas, depositando sus huevos a la vez que poliniza las flores hembras. 3) Larva de avispa desarrollándose dentro del sícono. 4) Macho de avispa, sin alas, emergiendo para aparearse con las hembras. 5) Flores macho produciendo polen. 6) Macho de avispa creando un agujero en la pared del sícono 7) Hembra saliendo del sícono llevándose el polen de las flores macho consigo. 8) Hembra vuela a otro *Ficus* para volver a comenzar el ciclo. Tomado de Restoring Tropical Forest: A Practical Guide (p. 31), por Elliott et al., 2013, Royal Botanic Gardens.

Esta coevolución ha llevado a los *Ficus* a convertirse en un recurso clave para los frugívoros de los bosques tropicales, ya que están disponibles durante todo el año, incluso en los periodos de mayor escasez de recursos (Elliott et al., 2013; Kattan y Valenzuela, 2013). Desde 1979, tras varios estudios en el bosque seco de Costa Rica, Janzen (1979) indicaba que

los síconos producidos por las diferentes especies de *Ficus* son consumidos por un mayor número de especies de animales que los frutos de ningún otro género presente en los trópicos. Además, debido a las características de las semillas (reducido tamaño y efectiva testa protectora), prácticamente todos los animales que consumen los higos actúan además como dispersores de sus semillas (Janzen, 1979), generando una segunda relación de simbiosis con estas especies.

En el bosque tropical seco de Costa Rica hay ocho especies de *Ficus* presentes (*F. cotinifolia*, *F. hondurensis*, *F. morazaniana*, *F. obtusifolia*, *F. ovalis*, *F. goldmanii*, *F. insipida* y *F. maxima*) (Hammel et al., 2007). En el caso del PNSR todas estas especies se encuentran presentes tanto en las zonas de bosque más maduro, como en las zonas en regeneración (Programa de Ecoturismo, 2025). Sirviendo, en estas últimas, como árboles nucleares, es decir árboles grandes, generalmente con frutos, que están presentes en las zonas de pastizal y atraen a animales dispersores de semillas permitiendo la llegada de otras especies dispersadas por estos a las zonas cercanas al árbol (Janzen, 1988), jugando un papel fundamental en la regeneración del bosque secundario en el parque. Por lo tanto el entendimiento de las especies que se alimentan de los síconos de los *Ficus* permitirá también tener una idea de las especies que podrían estar ayudando a dispersar otras especies vegetales en los alrededores de estos árboles, jugando un papel central en la comunidad ecológica, al mantener su estructura y funcionamiento (Camargo-Sanabria et al., 2015; Mello et al., 2014) y permitir la restauración del bosque seco.

Para lograr identificar las especies de frugívoros presentes en el PNSR y los *Ficus* de los cuales se alimentan, se empleó el fototrampeo como la principal técnica de muestreo. Para ello se instalaron cámaras de fototrampeo durante el año 2024, en cinco especies diferentes

de *Ficus* (*F. cotinifolia*: en adelante FCOT, *F. hondurensis*: en adelante FHON, *F. morazaniana*: en adelante FMOR, *F. obtusifolia*: en adelante FOBT y *F. ovalis*: en adelante FOVA) durante sus periodos de fructificación. Se utilizaron tanto cámaras en el sotobosque como en el dosel para lograr obtener información sobre los frugívoros que visitaron estas especies en ambos estratos. El uso de cámaras terrestres ha sido ampliamente aceptado como método de cuantificación de interacciones planta-animal (REF) y aunque su uso en el dosel es mucho más reciente ya ha demostrado ser de gran utilidad para este tipo de investigaciones, habiéndose empleado en otras zonas tropicales como la amazonía peruana (Honda et al., 2025), Sri Lanka (Jayasekara et al., 2007) o China (Zhu et al., 2021a). Esta metodología permite obtener información simultánea de dos aspectos clave de las redes tróficas, proporcionando por un lado un enfoque zoocéntrico, que permite comprender los recursos alimenticios que emplean los frugívoros y cómo estos se distribuyen en el tiempo y en el espacio. Por otro lado, proporciona un enfoque fitocéntrico, que nos acerca a comprender el ensamblaje de animales frugívoros que actúan como dispersores de semillas para cada especie de planta muestreada.

Aunque este estudio tiene un carácter exploratorio, centrándose exclusivamente en las interacciones entre mamíferos frugívoros y árboles del género *Ficus*, forma parte de un estudio más amplio que contempla el análisis de múltiples especies arbóreas clave en el bosque seco. Se seleccionaron los árboles del género *Ficus* debido a su papel como recurso trófico abundante y constante en el tiempo así como su importancia como árboles nucleares para la regeneración del bosque, hecho que los convierte en un sistema ideal para validar la metodología de fototrampeo adaptada al análisis de interacciones árbol-animal. El uso combinado de fototrampeo terrestre y arbóreo, junto con el análisis de redes de interacción,

ha demostrado ser efectivo para capturar la complejidad de estas relaciones ecológicas, acercándonos de esta manera a comprender cómo funciona la red de interactores que finalmente llevan a cabo la función ecosistémica de dispersión de semillas (Zhu et al., 2021). Tras este piloto enfocado en las especies de *Ficus*, la misma metodología se aplicará sistemáticamente al resto de especies arbóreas estudiadas. De esta manera, este trabajo no solo aporta información valiosa sobre un grupo de plantas ecológicamente fundamentales, sino que también sienta las bases metodológicas y analíticas para construir, en fases posteriores, una red de interacciones planta-animal más completa, esencial para guiar estrategias efectivas de conservación y restauración a largo plazo en el PNSR.

El presente estudio aporta información novedosa sobre las especies de mamíferos frugívoros que interactúan con las diferentes especies de árboles del género *Ficus* y cuáles podrían estar desempeñando un rol más relevante en la dispersión de sus semillas y por tanto en la regeneración del bosque tropical seco. Además, el uso de cámaras trampa tanto en el sotobosque como en el dosel permitió obtener datos que contribuirán al desarrollo metodológico en el estudio de redes de interacciones planta–animal en este tipo de ecosistemas.

## OBJETIVOS

### Objetivo General

Evaluar las interacciones ecológicas entre mamíferos frugívoros arborícolas y terrestres y especies del género *Ficus* durante su periodo de fructificación en el bosque tropical seco.

### Objetivos Específicos

Caracterizar el ensamblaje de especies de mamíferos frugívoros arborícolas y terrestres que consumen síconos del género *Ficus*.

Determinar los patrones de uso y la actividad circadiana del ensamblaje de mamíferos frugívoros arborícolas y terrestres que consumen síconos del género *Ficus*.

Clasificar las interacciones asociadas a cada estrato por especie de frugívoro y especie de árbol del género *Ficus*.

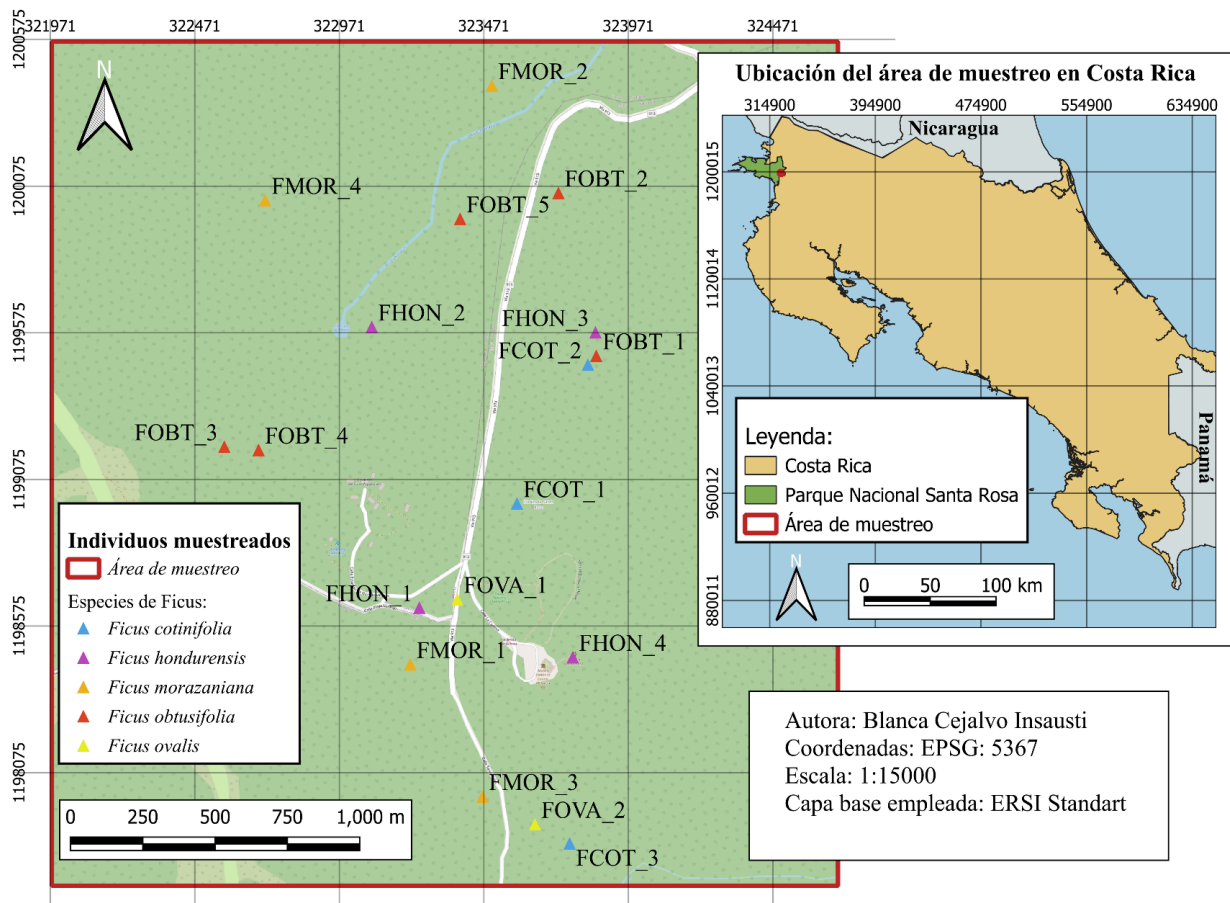
## METODOLOGÍA

### Área de estudio:

El muestreo se realizó dentro del área de conservación Guanacaste, en Costa Rica, concretamente en el Parque Nacional Santa Rosa (Figura 2), cuyo principal ecosistema es el bosque tropical seco. El PNSR presenta una temperatura media anual de 25°C y sus precipitaciones medias varían de los 1267 a los 1717 mm, concentrándose mayoritariamente en los seis meses de época lluviosa, ya que la época seca, que dura otros seis meses, se caracteriza por estar prácticamente libre de lluvias (0 mm) (Powers et al., 2009).

### Figura 2

Mapa del área de muestreo y la ubicación de los individuos de *Ficus* dentro del Parque Nacional Santa Rosa.



### *Toma de datos:*

La toma de datos se realizó durante el año 2024, durante el cual se muestrearon un total de 18 árboles, pertenecientes a cinco de las ocho especies de *Ficus* presentes en el parque (Tabla 1). De cada una de ellas se muestrearon entre dos y cinco individuos durante su periodo de fructificación, el objetivo originalmente era tener al menos tres individuos por especie, pero en el caso de FOVA esto no fue posible debido a los escasos individuos en fructificación encontrados, por lo que solo se cuentan con dos individuos de esta especie.

Para la detección de los individuos en fructificación se contó con la colaboración del “Santa Rosa Primate Field Project”, ya que cuentan con una gran base de datos de árboles que consumen los monos carablanca (*C. imitator*), entre los que se encuentran todas las especies de *Ficus* indicadas, y además generan datos de campo a tiempo real de su fenología. A los datos proporcionados por esta institución se le sumaron muestreos en campo para la selección de individuos de árboles adecuados para la colocación de las cámaras trampa. Esta selección no fue aleatoria sino que se seleccionaron aquellos árboles con mayor cantidad de síconos para maximizar el registro de interacciones, pero también se tuvo en cuenta la factibilidad técnica para ascender a ellos.

**Tabla 1**

Registros de los periodos de colecta de datos por especies e individuos de *Ficus* muestreados y por estrato.

<b>Código</b>	<b>Especie</b>	<b>Individuo</b>	<b>Estrado</b>	<b>Fecha colocación</b>	<b>Fecha retirada</b>
FCOT	<i>Ficus cotinifolia</i>	FCOT_1	Dosel	2024-02-22	2024-03-05
		FCOT_1	Sotobosque	2024-02-23	2024-03-04
		FCOT_2	Dosel	2024-04-22	2024-04-28
		FCOT_2	Sotobosque	2024-04-22	2024-04-28
		FCOT_3	Dosel	2024-04-29	2024-05-10
		FCOT_3	Sotobosque	2024-05-08	2024-06-10
FHON	<i>Ficus hondurensis</i>	FHON_1	Sotobosque	2024-07-04	2024-07-09
		FHON_2	Dosel	2024-07-17	2024-07-25
		FHON_2	Sotobosque	2024-08-06	2024-08-06
		FHON_3	Dosel	2024-07-23	2024-08-25
		FHON_3	Sotobosque	2024-07-24	2024-08-22
		FHON_4	Dosel	2024-08-01	2024-08-04
FMOR	<i>Ficus morazaniana</i>	FMOR_1	Dosel	2024-01-19	2024-01-25
		FMOR_1	Sotobosque	2024-01-20	2024-01-29
		FMOR_2	Dosel	2024-01-19	2024-01-22
		FMOR_2	Sotobosque	2024-01-19	2024-01-23
		FMOR_3	Dosel	2024-02-14	2024-02-27
		FMOR_3	Sotobosque	2024-02-13	2024-02-27
		FMOR_4	Dosel	2024-03-07	2024-03-14
		FMOR_4	Sotobosque	2024-03-08	2024-03-14
FOBT	<i>Ficus obtusifolia</i>	FOBT_1	Dosel	2024-01-01	2024-02-13
		FOBT_1	Sotobosque	2024-02-07	2024-02-26
		FOBT_2	Dosel	2024-02-08	2024-02-25
		FOBT_2	Sotobosque	2024-02-14	2024-02-21
		FOBT_3	Dosel	2024-03-01	2024-03-08
		FOBT_3	Sotobosque	2024-03-01	2024-03-12
		FOBT_4	Dosel	2024-03-01	2024-04-01
		FOBT_4	Sotobosque	2024-03-07	2024-04-19
		FOBT_5	Dosel	2024-04-17	2024-05-04
		FOBT_5	Sotobosque	2024-04-12	2024-05-25
FOVA	<i>Ficus ovalis</i>	FOVA_1	Dosel	2024-01-29	2024-03-09
		FOVA_1	Sotobosque	2024-01-29	2024-02-11
		FOVA_2	Dosel	2024-04-18	2024-05-06
		FOVA_2	Sotobosque	2024-04-19	2024-04-29

Una vez identificados los individuos de cada especie que se iban a emplear y tras comprobar visualmente que ya tenían siconos disponibles se procedió a la colocación de las cámaras. Con ayuda de un escalador profesional se instaló una cámara por individuo en el dosel, en este caso se optó por el modelo GardePro E6 que ofrecía la posibilidad de conectarse a la cámara a través de Bluetooth, lo que resultaba muy conveniente para revisar el estado de las baterías y la memoria sin tener que escalar el árbol. Durante la colocación de estas cámaras se optimizó el encuadre de la imagen para observar la mayor cantidad de siconos posibles.

Tras la instalación de la cámara en el dosel se procedió a colocar otra cámara en la base del árbol, en este caso se empleó el modelo Browning Strike Force Pro, ya que estas cámaras eran más accesibles y fáciles de revisar y por lo tanto no requerían la opción para conectarse por Bluetooth. Estas cámaras fueron cebadas con tantos siconos como fue posible según la cantidad disponible en el sotobosque. En todos los casos se colocaron cámaras tanto en el sotobosque como en el dosel, excepto en FHON 4, que dado que se encontraba en una zona muy concurrida del parque, se optó por colocar únicamente la cámara en el dosel. Por su parte en FHON 1, aunque sí se colocó una cámara en el dosel, debido a problemas técnicos con la cámara empleada no se pudo registrar ningún dato.

En ambos estratos las cámaras se programaban para tomar videos las 24 horas del día, con una duración de 10 segundos por vídeo, 2 minutos entre cada vídeo y con sensibilidad media. Todas las cámaras fueron revisadas semanalmente para cambiar las baterías, la tarjeta de memoria y para comprobar que no había ningún problema con su colocación o funcionamiento. La instalación de las cámaras se mantenía hasta el fin del periodo de fructificación de cada especie, pudiendo ir desde una semana a un par de meses dependiendo

de la cantidad y la duración de la fructificación, por lo que el esfuerzo de muestreo es ligeramente distinto en cada uno de los individuos muestreados. Una vez terminada la fructificación la cámara se movía a otra especie o individuo que estuviera comenzando su fructificación en ese momento.

#### *Manejo de datos:*

La información requerida se procesó, visualizando los videos y creando una base de datos con la ayuda del programa *Timelapse* (Greenberg, 2024), desarrollado por el departamento de Ciencias de la Computación de la Universidad de Calgary. Este Software permitió la extracción de datos de forma más eficiente y además incorpora el programa *AddaxAI* de reconocimiento de imágenes que permitió la eliminación de una gran cantidad de vídeos que no contenían ninguna especie.

Gracias a la toma de videos se pudo lograr, por un lado, reconocer todas los mamíferos frugívoros que visitan cada una de las especies de *Ficus* estudiadas. En la mayoría de los casos se pudo realizar la identificación de estos hasta el nivel de especie, pero en el caso específico de los roedores pequeños y los murciélagos fue necesario agrupar todas las especies en una sola categoría por grupo debido a la dificultad para identificar las especies. Por otro lado, los vídeos permitieron obtener información sobre el comportamiento de estos animales al interactuar con los síconos, pudiendo observarse cuáles de los animales que se acercan realmente los ingieren o manipulan, permitiendo mejorar la comprensión del papel ecológico que cada uno de ellos cumple y las interacciones existentes. De esta forma se contabilizaron no solo las veces que cada especie se observaba frente a la cámara, sino también el comportamiento de estas, pudiendo diferenciar tres tipo: 1) *Ingesta*: se observa al animal claramente comiendo los síconos; 2) *Manipulación*: el animal no ingiere el sícono

pero, se observa claramente como lo toca, huele, muerde o interacciona de otra forma con estos; 3) *Visita*: el animal es registrado pero no se observa ninguna interacción de manipulación directa con los síconos.

Adicionalmente se añadió a la base de datos los metadatos de las cámaras, incluyendo la fecha y hora en la que fueron tomados cada uno de los vídeos, considerándose la fecha de inicio de la toma de datos la que aparece en el primer vídeo y la fecha de fin la que aparece en el último. Una vez revisados los videos y creada la base de datos se procedió a la selección de los datos, descartando los vídeos en blanco o que contenían especies no relevantes para este estudio. Por lo que se seleccionaron únicamente los vídeos que contenían mamíferos frugívoros, definidos como aquellos que habían sido observados alimentándose de síconos al menos una vez, para crear la base de datos con la que se realizó el análisis.

#### *Análisis estadístico:*

Todos los cálculos, análisis y gráficos fueron realizados en el programa RStudio en su versión 4.4.1 (R Core Team, 2025). En primer lugar, para comprobar la eficacia de la metodología empleada, se procedió a evaluar la completitud del muestreo. Para ello se calcularon las curvas de acumulación de interacciones (en adelante IAC: Interaction Accumulation Curve) (Jordano, 2016; Villalva et al., 2024), análogas a las curvas de acumulación de especies. Estas permiten calcular el número de interacciones por número de interacciones únicas para comprobar si las interacciones están bien muestreadas. Primero se calculó la IAC global de todas las especies de *Ficus* muestreadas (Figura 2) y después se calcularon de forma separada las curvas de acumulación de cada una de las especies (Figura 3). Para la creación de estas curvas se emplearon los paquetes dplyr (Wickham et al., 2023) y ggplot2 (Wickham, 2016). Tras comprobar que el esfuerzo de muestreo fue suficiente,

gracias a las IACs, se procedió al análisis estadístico de los datos con el fin de cumplir con los objetivos propuestos.

Los datos fueron analizados simultáneamente desde dos perspectivas, por un lado la zoocéntrica, que se centró en conocer los patrones de actividad e interacción de los animales para comprender los recursos más empleados por estos. Y por otro lado una aproximación fitocéntrica, centrada en comprender el ensamblaje de especies frugívoras en cada especie de *Ficus*, para comprender los frugívoros más relevantes en la dispersión de estos.

Para poder obtener información de carácter zoocéntrico y caracterizar el ensamblaje de mamíferos frugívoros, se creó una tabla (Tabla 2) que incluyó las especies de mamíferos identificadas en los videos que habían sido observadas comiendo los síconos en al menos uno de los vídeos. Todos ellos se identificaron a nivel de especie, excepto los murciélagos y los roedores pequeños que, debido a la dificultad para identificarlos, fueron agrupados en sus respectivas categorías. Además esta tabla contiene el número de interacciones de cada especie de mamífero con cada especie de *Ficus*, clasificadas en las tres categorías mencionadas anteriormente, Ingesta, Manipulación y Visita. Este tipo de tablas es similar a las que realizaron Raji y Downs (2022); Quintero et al. (2023), Ferrero-Arias et al. (2021) y Villalva et al. (2024). Una vez realizada la tabla se creó un gráfico de barras (Figura 5) que muestra, de una forma más visual el número total de cada una de las interacciones por especie de mamífero. Para la creación de este gráfico se emplearon los paquetes dplyr (Wickham et al., 2023), ggplot2 (Wickham, 2016) y forcats (Wickham, 2023).

Continuando con el análisis zoocéntrico, se centró en comprender la actividad circadiana de las especies de mamíferos frugívoros. Para ello se calcularon los patrones diarios y el solapamiento en la actividad, para las especies que habían sido observadas ingiriendo síconos

en alguno de los árboles del género *Ficus*. El análisis se basó en la metodología desarrollada por Núñez-Antonio et al. (2018) y empleada por Mendoza et al. (2019) y Garrote et al. (2024). En este enfoque metodológico se utilizaron los datos de visitas e interacciones (entendidas como la suma de la ingesta y la manipulación) de las especies para poder estimar la densidad de la actividad por hora, creando un gráfico por especie, con un ciclo de 24 horas donde se visualizan simultáneamente los patrones diarios de visitas e interacciones. Este tipo de análisis sólo se realizó para las especies con las que se contaba con al menos 15 registros de visitas y 15 de interacciones, por lo que solo se incluyeron los monos carablanca, los monos araña (*A. geoffroyi*), los venados (*O. virginianus*), las guatusas (*D. punctata*), los murciélagos (*Chiroptera sp.*) y los pequeños roedores. Para este análisis se emplearon los paquetes dplyr (Wickham et al., 2023), ggplot2 (Wickham, 2016), activity (Rowcliffe, 2023), overlap (Meredith et al., 2024) y camtrapR (Niedballa et al., 2016), con los que se realizaron las curvas de estimación de Kernel de densidad y se calculó el solapamiento entre estas, comparando para cada especie de frugívoro su actividad de visita y de interacción. Además se calculó el coeficiente de solapamiento de actividad ( $\Delta$  “Dhat”), que proporciona valores entre el 1, solapamiento total entre los patrones de actividad y 0, no existe ningún solapamiento entre los patrones de actividad (Ridout y Linkie, 2009).

Para comprender el enfoque fitocéntrico, se procedió a analizar los patrones de uso de los mamíferos frugívoros en los *Ficus*, comparando la frecuencia de interacciones entre el sotobosque y el dosel y entre el día y la noche. Para ello se empleó un análisis similar al realizado por Thiel et al. (2023), creando un modelo lineal mixto, donde la variable respuesta fue el número de interacciones (definido como la suma de la ingesta y la manipulación) por

individuo de *Ficus* muestreado, incluido como variable aleatoria. Mientras que las variables explicativas fueron el sotobosque/dosel y día/noche respectivamente.

Se calculó el valor de  $p$  a través de la prueba de Wald para comprobar si la diferencia entre la frecuencia de interacciones es significativa. Para este análisis se emplearon los paquetes de R `dplyr` (Wickham et al., 2023), `ggplot2` (Wickham, 2016) y `glmmTMB` (Brooks et al., 2017).

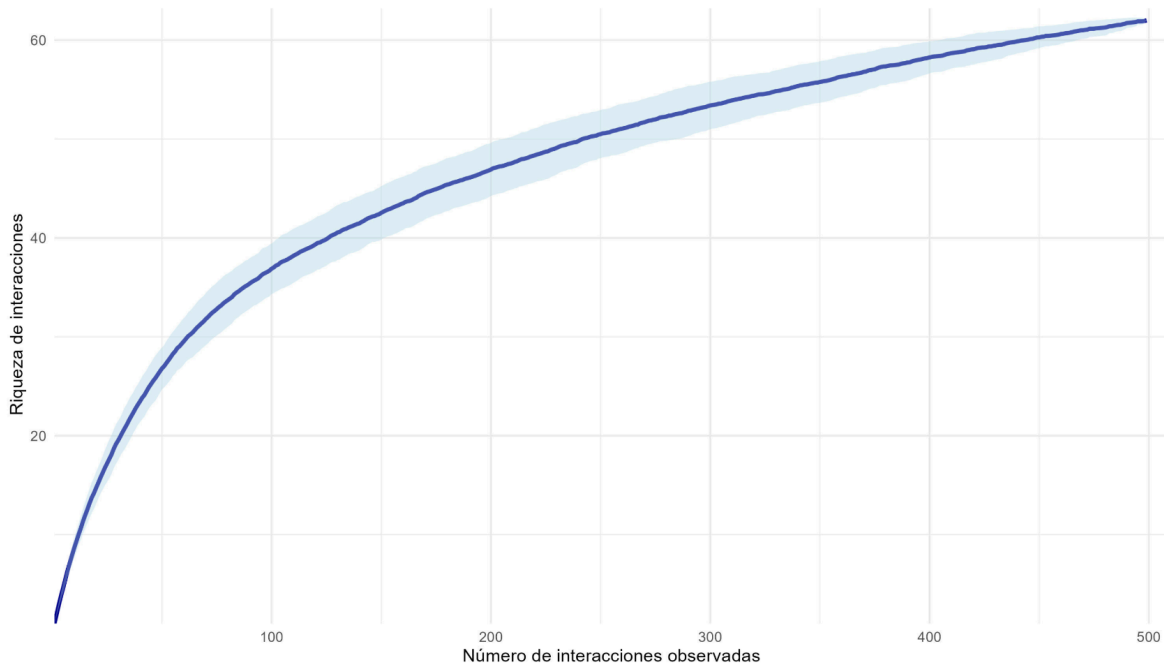
Por último, completando el análisis fitocéntrico, se realizó la clasificación de las interacciones en cada estrato, para todas las especies de mamíferos frugívoros y cada especie de *Ficus*. Para este análisis se creó una red bipartita que contenía las especies de mamíferos frugívoros, las especies de *Ficus* y los valores de interacción, correspondientes a la suma del número de interacciones de ingesta y manipulación, asumiendo que la manipulación de síconos tienen un efecto en la dispersión de semillas (incluyendo la dispersión secundaria por animales frugívoros del sotobosque). Con esta matriz se creó una red de interacciones que representa la fuerza de las interacciones entre cada especie de mamífero y cada especie de *Ficus*. Además se crearon redes bipartitas para cada especie de *Ficus*, diferenciando entre las interacciones procedentes del sotobosque y el dosel, para poder facilitar la visualización y comprensión de las diferencias entre especies. La creación de estas redes se basó en la metodología empleada por Villalva et al. (2024), pero empleando el paquete `bipartiteD3` (Terry, 2024).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se muestrearon un total de 18 individuos de árboles correspondientes a 5 especies del género *Ficus*, obteniendo un total de 1383 registros de mamíferos frugívoros, pertenecientes a 11 especies y se detectaron 45 interacciones únicas, es decir interacciones especie de *Ficus*-especie de Frugívoro. Para analizar la completitud del muestreo, se creó una IAC para todas las especies de *Ficus* (Figura 3). La curva de acumulación a nivel de comunidad (incluyendo todas las especies e individuos de *Ficus*) mostró una aproximación a la asíntota, indicando un grado de completitud aceptable para obtener una primera aproximación al ensamblaje de frugívoros de las especies del género *Ficus*; si bien es cierto que con un incremento de esfuerzo de muestreo, especialmente aumentando el número de individuos muestreados, probablemente se obtendría una mayor riqueza de interacciones para una representación más completa del ensamblaje.

### Figura 3

*Curva de acumulación de interacciones (IAC) a nivel de comunidad para las cinco especies de Ficus.*



*Nota:* El eje x representa el número de interacciones observadas y el eje y acumula el número de interacciones únicas (riqueza de interacciones). Esta curva ilustra si el esfuerzo de muestreo es suficiente para capturar la riqueza de interacciones. La línea azul representa la media y la sombra azul claro el intervalo de confianza al 95%.

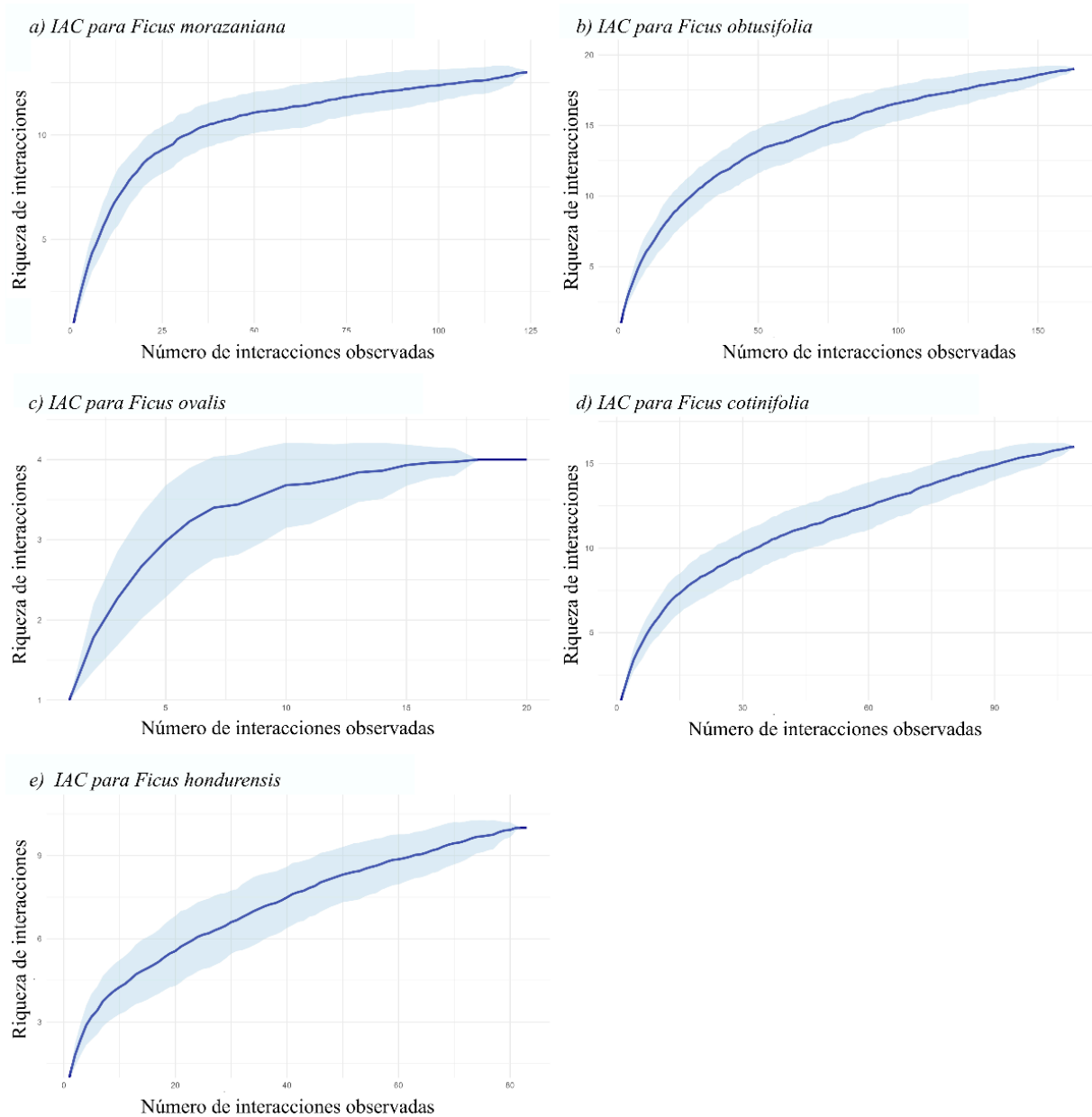
Para comprobar la completitud a todos los niveles, se realizó esta misma IAC para cada una de las especies de *Ficus* estudiadas (Figura 4). Se pudo observar que en las curvas de acumulación de FMOR, FOBT y FOVA (Figura 4: a, b y c) la completitud del muestreo es mayor ya que la curva tiende rápidamente a formar una asintota, mientras que en el caso de FCOT y FHON (Figura 4: d y e) aunque se observa una tendencia a formar una asintota esta

es más lenta y menos aplanada, indicando que sería necesario incrementar el esfuerzo de muestreo en estas especies para obtener una mayor cantidad de interacciones.

El número de individuos muestreados por especie, entre dos y cinco, es similar a otros estudios sobre frugivoría que obtuvieron buenos resultados en la completitud de sus muestreos (Babweteera y Brown, 2008; Jayasekara et al., 2007; Zhu et al., 2021), pero es necesario destacar que hay otros estudios que han empleado desde decenas (Campos et al., 2018) a cientos de individuos, muestreados durante varias temporadas de fructificación consecutivas (Villalva et al., 2024), logrando obtener redes de interacciones con una completitud de muestreo muy elevada. En este tipo de estudios es probable que el aumento de los días de muestreo de un mismo individuo no incrementen el número de interacciones detectadas, ya que las cámaras se retiraron tras la finalización del periodo de fructificación. Por lo tanto para mejorar la completitud del muestreo sería necesario o bien muestrear los mismos individuos en el siguiente periodo de fructificación, lo que puede ser complicado en el caso de los *Ficus* ya que no tienen un periodo de fructificación determinado (Elliott et al., 2013; Kattan y Valenzuela, 2013). O bien, incrementar el número de individuos muestreados por especie, especialmente en los casos de FCOT y FHON, que presentaban menor esfuerzo de muestreo e IAC menos completas. Teniendo en cuenta las características fenológicas de los *Ficus*, esta última opción parece la más adecuada para mejorar la completitud del muestreo y debería tenerse en cuenta en el diseño de futuros estudios.

## Figura 4

Curvas de acumulación de interacciones para cada especie de *Ficus* estudiada.



*Nota:* El eje  $x$  representa el número de interacciones observadas y el eje  $y$  acumula el número de interacciones únicas (riqueza de interacciones). Se muestran representadas en el siguiente orden a) *F. morazaniana* b) *F. obtusifolia* c) *F. ovalis* d) *F. cotinifolia* e) *F. hondurensis*. La línea azul representa la media y la sombra azul claro el intervalo de confianza al 95%.

### *Análisis zoocéntrico:*

Del total de 1383 registros de mamíferos frugívoros, 280 correspondieron a registros de ingesta donde se observó al animal alimentándose de síconos. Por otra parte, 219 registros correspondieron a manipulación, donde los animales se observaban, manipulando los síconos sin observar la ingesta. Estos registros agruparon comportamientos como tocar, oler, chupar los frutos, que suponen una interacción con una alta probabilidad de ingesta, aunque esta no haya sido captada en la secuencia grabada (por ejemplo si la ingesta ocurre fuera del plano). Los 884 registros restantes correspondieron a visitas con cierto potencial de interacción con los frutos, pero en las cuales no se observó directamente en la escena ninguna manipulación de frutos. En total se detectaron 45 interacciones únicas, correspondientes a combinaciones singulares entre *Ficus* y mamíferos (Tabla 2). Se observó que en total hay once especies de mamíferos frugívoros que interactúan con los síconos. FCOT es la especie de *Ficus* que presenta mayor riqueza de interacciones (n=11), y fue visitada por todas las especies registradas, mientras que FOVA y FHON presentaron el menor número de interacciones únicas (n=7).

Al comparar el número de mamíferos con otras fuentes se vio que en total en el PNSR se registra la presencia de entre 25 (Montalvo et al., 2023) y 27 especies (ACG, 2012b) de mamíferos, reportados a través de cámaras trampa. Aunque estos registros son solo a nivel de sotobosque, ya que la población de mamíferos arborícolas, excluyendo los primates, está muy poco estudiada en el PNSR. Pero podemos intuir que el número de especies de mamíferos será mucho más elevado al incluir las especies arborícolas, ya que en estudios en ambientes similares como el bosque seco de México se detectaron 14 especies de mamíferos arborícolas o semi-arborícolas (Rojas-Sánchez et al., 2025).

Al centrarnos solo en las especies de frugívoros, en estudios como Almeida y Mikich (2017), donde se realizó una revisión bibliográfica del papel de los frugívoros en el Neotrópico, que incluye información sobre el PNSR, se indicó la presencia de 16 especies de mamíferos frugívoros dentro del parque. Teniendo en cuenta que nuestro estudio únicamente revisó los mamíferos frugívoros interaccionando con árboles de *Ficus* y que hay unas 200 especies de árboles con fruto en el PNSR (Casorso et al., 2023), las 11 especies que se registraron durante el muestreo parece un número razonable de especies detectadas, indicando que probablemente la mayoría de los mamíferos frugívoros en el PNSR interactúan con los *Ficus*.

**Tabla 2**

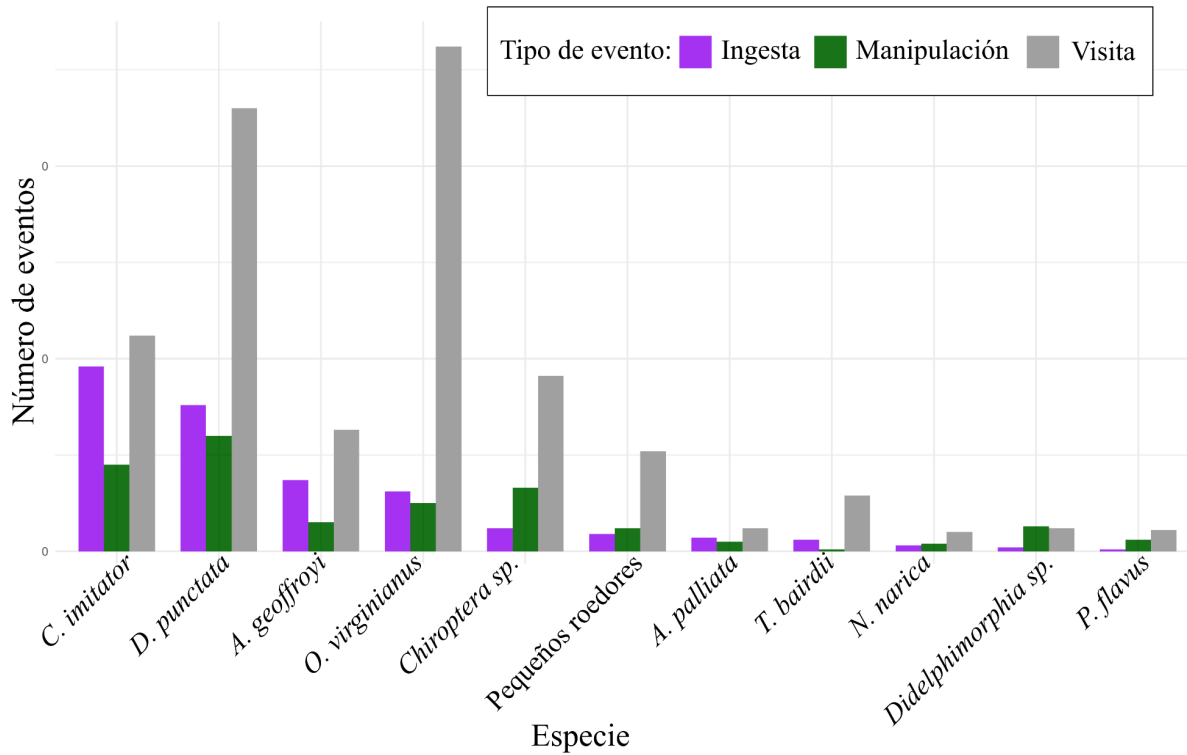
*Datos de interacciones entre mamíferos frugívoros y las distintas especies de Ficus muestreadas.*

<i>Ficus</i>		Frugívoro		Interacciones		
Código	Especie	Nombre común	Nombre científico	Ingesta	Manipulación	Visita
FCOT	<i>Ficus cotinifolia</i> <i>n</i> = 3	Mono carablanca	<i>Cebus imitator</i>	44	9	24
		Mono araña	<i>Ateles geoffroyi</i>	14	1	8
		Guatusa	<i>Dasyprocta punctata</i>	10	5	66
		Mono aullador	<i>Alouatta palliata</i>	7	5	12
		Zarigüeya	<i>Didelphimorphia sp.</i>	2	5	2
		Pizote	<i>Nasua narica</i>	1	0	4
		Murciélago	<i>Chiroptera sp.</i>	0	1	3
		Venado colablanca	<i>Odocoileus virginianus</i>	0	0	7
		Martilla	<i>Potos flavus</i>	0	4	5
		Roedor pequeño	Pequeños roedores	0	1	7
		Danta	<i>Tapirus bairdii</i>	0	0	2
FHON	<i>Ficus hondurensis</i> <i>n</i> = 3	Mono carablanca	<i>Cebus imitator</i>	29	4	38
		Guatusa	<i>Dasyprocta punctata</i>	13	14	46
		Venado colablanca	<i>Odocoileus virginianus</i>	10	4	12
		Mono araña	<i>Ateles geoffroyi</i>	2	0	0
		Roedor pequeño	Pequeños roedores	1	1	15
		Murciélago	<i>Chiroptera sp.</i>	0	4	3
		Pizote	<i>Nasua narica</i>	0	1	1
FMOR	<i>Ficus morazaniana</i> <i>n</i> = 4	Venado colablanca	<i>Odocoileus virginianus</i>	17	18	210
		Mono araña	<i>Ateles geoffroyi</i>	9	1	4
		Mono carablanca	<i>Cebus imitator</i>	7	17	19
		Guatusa	<i>Dasyprocta punctata</i>	7	9	31
		Murciélago	<i>Chiroptera sp.</i>	6	22	67
		Danta	<i>Tapirus bairdii</i>	6	1	24
		Pizote	<i>Nasua narica</i>	2	2	0
		Zarigüeya	<i>Didelphimorphia sp.</i>	0	0	1
		Martilla	<i>Potos flavus</i>	0	0	2
		Roedor pequeño	Pequeños roedores	0	0	4
FOBT	<i>Ficus obtusifolia</i> <i>n</i> = 5	Guatusa	<i>Dasyprocta punctata</i>	46	32	85
		Mono araña	<i>Ateles geoffroyi</i>	12	13	51
		Roedor pequeño	Pequeños roedores	8	10	24
		Mono carablanca	<i>Cebus imitator</i>	6	10	15
		Murciélago	<i>Chiroptera sp.</i>	6	6	18
		Venado colablanca	<i>Odocoileus virginianus</i>	4	3	28
		Zarigüeya	<i>Didelphimorphia sp.</i>	0	5	9
		Pizote	<i>Nasua narica</i>	0	1	5
		Martilla	<i>Potos flavus</i>	0	1	4
		Danta	<i>Tapirus bairdii</i>	0	0	2
		FOVA	<i>Ficus ovalis</i> <i>n</i> = 2	Mono carablanca	<i>Cebus imitator</i>	10
Martilla	<i>Potos flavus</i>			1	1	0
Guatusa	<i>Dasyprocta punctata</i>			0	0	2
Zarigüeya	<i>Didelphimorphia sp.</i>			0	3	0
Venado colablanca	<i>Odocoileus virginianus</i>			0	0	5
Roedor pequeño	Pequeños roedores			0	0	2
Danta	<i>Tapirus bairdii</i>			0	0	1
<b>Total</b>				<b>280</b>	<b>219</b>	<b>884</b>
				<b>Número total de registros</b>		<b>1383</b>

De los registros de mamíferos frugívoros obtenidos ingiriendo síconos (Figura 5), los monos carablanca registraron la mayor ingesta (ingesta  $n = 96$ , manipulación  $n = 45$ ), seguidos por las guatusas (ingesta  $n = 76$ , manipulación  $n = 60$ ), los monos araña (ingesta  $n = 37$ , manipulación  $n = 15$ ) y los venados (ingesta  $n = 31$ , manipulación  $n = 25$ ). Estas cuatro especies acumularon el 85.70% del total de interacciones de ingesta y un 66.10% de interacciones de manipulación. Cabe destacar que aunque los murciélagos y pequeños roedores fueron registrados ingiriendo activamente en pocas ocasiones ( $n = 12$  y  $n = 9$ ) su porcentaje de interacciones de manipulación es relativamente elevado con un 15.10% y 5.5% respectivamente. Por su parte, las otras cinco especies suman un 6.80% del total de ingesta y un 13.20% de la manipulación. De esta forma se pudo caracterizar el ensamblaje de mamíferos frugívoros, tanto arborícolas como terrestres, que consumen los síconos de los *Ficus* en el PNSR.

**Figura 5**

*Número total de interacciones (suma de sotobosque y dosel), registradas para cada una de las 11 especies de mamíferos frugívoros, clasificadas según el tipo de interacción.*



*Nota:* Se considera Ingesta cuando se observa al animal claramente consumiendo el sícono, Manipulación, cuando interacciona con este de alguna otra forma y Visita cuando el animal aparece pero no hay ningún tipo de interacción con los síconos.

Al analizar los datos obtenidos por los primates, destacó la gran cantidad de interacciones existentes entre los monos carablanca y los araña y los *Ficus*. Este dato se vió respaldado por varios estudios que sitúan a los *Ficus* como una de las fuentes de frutos más importantes en ecosistemas tropicales, tal como lo determinó Melin et al. (2009), quienes destacaron que los monos carablanca pasan un 30% de su tiempo total de alimentación en especies de *Ficus*, por

otro lado Parr et al. (2011) indicaron que al ser especies asincrónicas que producen frutos durante todo el año, se han observado a los monos carablanca alimentándose de estos durante todos los meses del año, siendo por lo tanto un recurso fundamental en la dieta de estos primates. Además este mismo artículo destacó que, aunque el contenido nutricional de cada sícono no es muy elevado comparado con los frutos de otros árboles, las tasas de consumo de estos son más elevadas que la de otros frutos, por lo que globalmente son un importante componente nutricional en la dieta de los monos carablanca.

Aunque los monos araña han sido algo menos estudiados en Santa Rosa que los monos carablanca, ambas especies ocupan nichos de alimentación similares aunque con ciertas diferencias importantes. Como describen Melin et al. (2020), los monos carablanca son omnívoros, aunque en Santa Rosa se observaron alimentándose principalmente de frutos, de más de 144 especies de plantas, incluyendo las cinco especies de *Ficus* estudiadas, aunque también se incluye en su dieta una gran variedad de invertebrados. Por su parte los monos araña en Santa Rosa han sido observados consumiendo 89 especies de plantas, también incluyendo las cinco especies de *Ficus* muestreadas, esta especie es mucho más frugívora pasando el 71% de su tiempo de alimentación consumiendo frutos, aunque también se incluyen en su dieta hojas tiernas y flores (Melin et al., 2020). Podría pensarse que al ser una especie mucho más frugívora deberíamos tener más registros de monos araña consumiendo síconos que monos carablanca, sin embargo hay varios factores que podrían explicar por qué las interacciones de los monos carablanca son mucho más abundantes. Es probable que un factor importante sea la abundancia de cada especie en el área de estudio, ya que gracias a que los grupos de primates presentes en este área están siendo monitorizadas se dispone de una estima del número de individuos de cada especie, contando con un solo grupo de monos

araña de unos 35 individuos (Whishaw et al., 2025), mientras que en el mismo área cohabitan seis grupos de monos carablanca con unos 120 individuos en total (datos no publicados del Santa Rosa Primate Field Project), por lo que parece razonable que exista un mayor número de interacciones con los monos carablanca en relación a su mayor abundancia. Pero además los monos araña tienen ciclos de fisión-fusión; es decir los individuos de una tropa se separan a lo largo del día para buscar comida en pequeños grupos, mientras que los monos carablanca siempre se mueven juntos (Fedigan y Jack, 2011), pudiendo alimentarse todos los individuos del grupo de un solo *Ficus* simultáneamente (Parr et al., 2011), por lo que al llegar un árbol de *Ficus* habrá un mayor número de interacciones de los monos carablanca por presentarse un mayor número de individuos de estos en el árbol. Otro factor que podría contribuir, especialmente con ciertos individuos de *Ficus*, es la gran flexibilidad en el hábitat que pueden tener los monos carablanca, siendo capaces de adaptarse a diferentes tipos de bosque, mientras que los monos araña necesitan grandes fragmentos de bosque bien conservado con al menos 100-200 años, lo que podría limitar sus movimientos en ciertas zonas del PNSR (Fedigan y Jack, 2011). Por último, cabe destacar que durante la duración del estudio se detectó como, tras los primeros meses los monos araña empezaron a evitar el paso frente a las cámaras, mientras que los monos carablanca se veían atraídos por estas y aunque aún no se ha podido medir este efecto es posible que este fenómeno esté alterando de alguna forma los resultados.

Para completar la información sobre los primates, destacó el escaso número de interacciones detectado para los monos aulladores. Sin embargo al comparar este dato con otros estudios, se había descrito a los aulladores como los primates más folívoros de entre las especies en el PNSR (Melin et al., 2020) y los que menos frutos incluyen en su dieta (Melin

et al., 2022), por lo tanto los datos obtenidos parecen tener sentido a nivel biológico para esta especie. Aunque otros estudios, de carácter bibliográfico, sí otorgan cierta importancia a los *Ficus* en la dieta de los aulladores (M. Shanahan et al., 2001), por lo que sería recomendable disponer de datos de más individuos de *Ficus* para poder contrastar esta información.

Al revisar los datos de los agutis y compararlos con otros estudios, en varias fuentes se describió a esta especie como terrestre y casi exclusivamente frugívora, alimentándose tanto de las partes blandas como de las semillas de los frutos (Sánchez-Brenes y Monge, 2021; Wainwright, 2007). A pesar de haber sido reportada en el PNSR desde hace muchos años (Hallwachs, 1994; Montalvo et al., 2023) y haberse realizado diversos estudios sobre su papel como dispersores y depredadores de semillas de frutos con semillas relativamente grandes (Eberhart, 2006; Hallwachs, 1994) hay muy poca información sobre su consumo de síconos de los árboles del género *Ficus*. Aunque estas interacciones sí fueron reportadas en estudios globales sobre la dispersión de los *Ficus* (Shanahan, 2000), no se aportaron datos concretos sobre su frecuencia o importancia en la dieta de los agutis. Esto contrastó con los resultados del presente estudio, que señalaron al aguti como una de las principales especies que interactúan con los síconos y la más importante a nivel terrestre. Esto podría señalar a un vacío de conocimiento en la importancia que los *Ficus* tienen en la dieta del aguti en el bosque seco, aunque sería necesario contrastar estos datos con el consumo de otros frutos para identificar la importancia relativa de estos.

En el caso de los venados, esta especie también ha sido estudiada en el PNSR, aunque estos estudios se centraron en su competencia con animales domésticos (Chacón, 2020) y su disponibilidad como presa para grandes depredadores (Montalvo et al., 2023), sin embargo hay poca información sobre su dieta dentro del parque. Estudios en otras latitudes han

reportado que aunque los venados puede consumir diversas partes de las plantas, como hojas, ramas y árboles jóvenes, también es una especie altamente frugívora y ha sido observada consumiendo síconos de *Ficus* (Arceo et al., 2005; Mandujano et al., 1994; Wainwright, 2007), aunque no hay estudios específicos sobre esta interacción. La limitada información sobre sus interacciones con los *Ficus* podría deberse a la extensa distribución de esta especie, presente desde Canadá hasta Brasil, por lo que muchos estudios sobre su dieta se han realizado fuera de los trópicos, como al norte de México (Gastelum Mendoza et al., 2023) o en Estados Unidos (Berry et al., 2019), áreas en las que las especies del género *Ficus* no están presentes, por lo que se podría estar subestimando la importancia de los síconos en la dieta de las poblaciones de zonas tropicales. Esto apunta a otro vacío de conocimiento, ya que los datos de este estudio revelan una gran relevancia de los síconos en la dieta de los venados, por lo que sería conveniente comparar con otras especies de árboles para ver la relevancia real de los *Ficus* en la dieta de los venados del PNSR.

En el caso de los murciélagos, al contrario que en los dos casos anteriores, en este estudio se obtuvieron pocos registros de su interacción con los *Ficus*. Sin embargo existe una amplia literatura que describe la importancia de los síconos como parte de la dieta de los murciélagos frugívoros tanto a nivel global (Muscarella y Fleming, 2007) como en el neotrópico (Florez-Montero et al., 2022). Además se ha descrito al género *Artibeus*, presente en la mayor parte de las regiones tropicales de América, como un especialista en el consumo de los síconos de los *Ficus*, prefiriéndolos por encima de los frutos de otras especies (Castillo-Figueroa, 2020; Parolin et al., 2016; Saldaña-Vázquez et al., 2013; Wainwright, 2007)). La baja detección de murciélagos en este estudio podría deberse a su pequeño tamaño y rápidos movimientos que podrían estar dificultando su detectabilidad frente a las cámaras

trampa y no necesariamente estaría relacionado con la falta de consumo de síconos por estas especies. Esto podría indicar la necesidad de emplear técnicas adicionales para poder muestrear más detalladamente la red de frugívoros. Por ejemplo se podrían emplear redes de niebla además de las cámaras trampa como se realizó en el estudio de Ramos-Robles et al., (2018) o se podrían incorporar otras técnicas como el análisis de semillas en heces, o la toma de muestras de ADN cómo se sugieren Quintero et al. (2021).

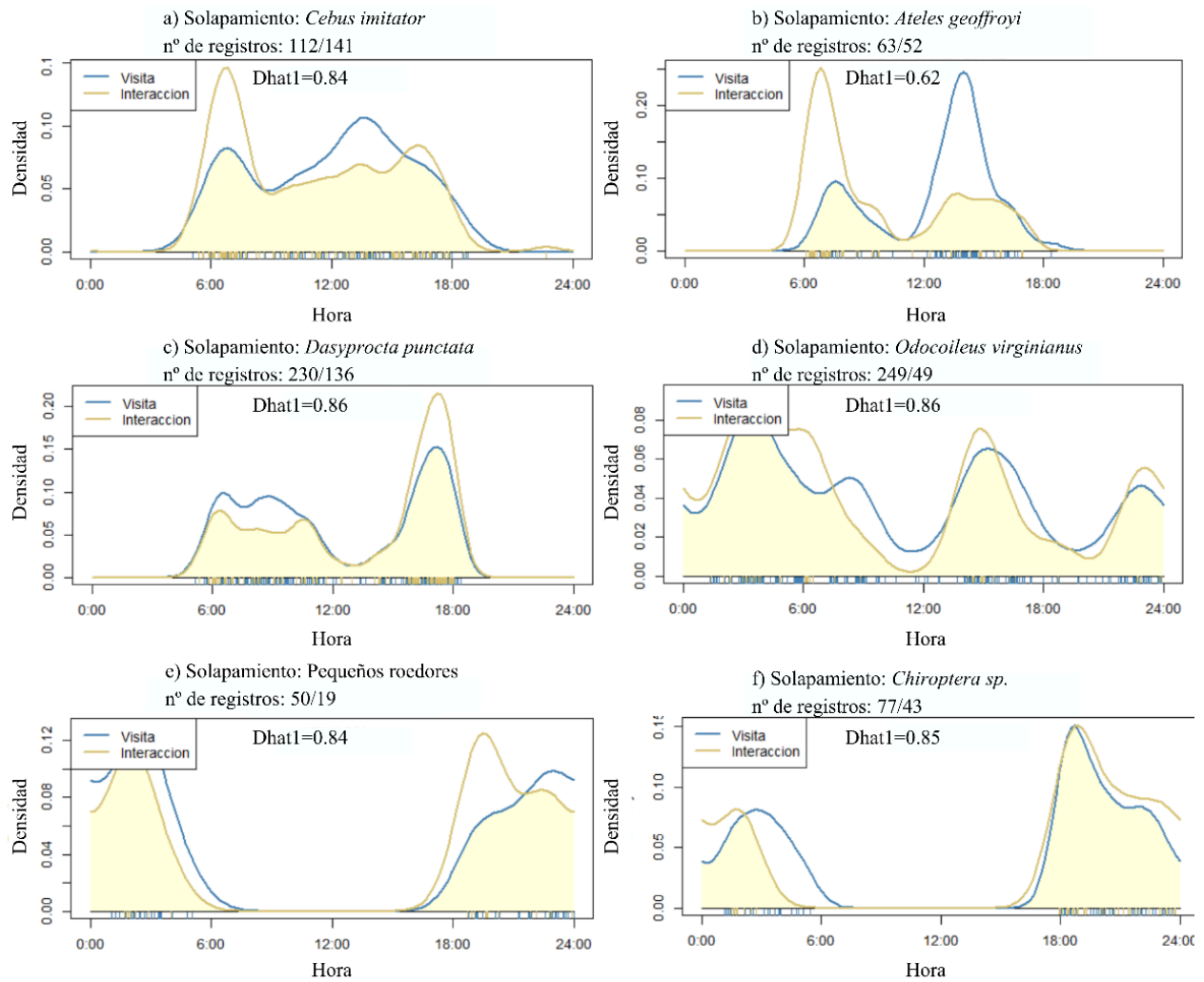
Al igual que en el caso de los murciélagos, se obtuvieron pocos datos de interacciones de pequeños roedores con los *Ficus*. Aunque existen registros de consumo de síconos por parte de varias especies de pequeños roedores (Martinez-Gallardo y Sanchez-Cordero, 1993; Shanahan M. et al., 2001) estos no son estudios exhaustivos sobre el tema. Aunque no hay datos específicos del PNSR sería interesante incorporar técnicas como la utilización de mallas para impedir el consumo por parte de grandes frugívoros para poder detectar el número de frutos consumidos exclusivamente por pequeños roedores, usando una metodología similar a la de Campos et al. (2018).

Al analizar los patrones de actividad circadiana tanto de interacción como de visitas de los mamíferos frugívoros (Figura 6), se observó que los monos carablanca, los monos araña y las guatusas presentaban patrones tanto de interacción como de visita exclusivamente diurnos, estando activos algo más de 12 horas, con ligera actividad crepuscular antes de las 6:00 y cesando su actividad entorno a las 18:00. Como era de esperar, los murciélagos y los pequeños roedores presentaron actividades exclusivamente nocturnas, con patrones que iniciaban al atardecer, un poco antes de las 18:00, hasta el amanecer, alrededor de las 6:00. En cuanto a los venados, estos presentaron un patrón caótico de actividad, pasando activos todo el día y mostrando un patrón trimodal de actividad, con el primer pico de actividad alrededor de las 3:00, otro cerca de las 14:00 y el último sobre las 23:00.

Respecto a los solapamientos entre las visitas y las interacciones de cada uno de los frugívoros analizados (Figura 6), para ambas especies de primates, los monos carablanca y los monos araña, se observó que existen dos picos de actividad, el primero al amanecer, sobre las 6:00, en el que las interacciones superan a las visitas, indicando que la actividad de forrajeo era elevada a primera hora. El segundo pico de actividad, ocurrió sobre las 14:00, también aumentó la actividad pero especialmente la tasa de visita. En el caso de los monos araña, este segundo pico es mucho más notable y corresponde a visitas a los *Ficus* con pocas interacciones. En cuanto a sus coeficientes de solapamiento los monos carablanca ( $\Delta = 0.84$ ) presentaron un coeficiente muy elevado, indicando que las visitas y las interacciones en esta especie están muy relacionadas. Por su parte los monos araña ( $\Delta = 0.62$ ) mostraron un coeficiente mucho más bajo, indicando que puede haber visitas a los *Ficus* no relacionadas con interacciones con sus siconos.

## Figura 6

Patrones de solapamiento de la actividad circadiana entre visitas e interacciones de las distintas especies de frugívoros.



*Nota:* La línea azul muestra el patrón de actividad basado en los eventos de las visitas y la amarilla basado en los eventos de las interacción (ingesta + manipulación)ones, mientras que el sombreado amarillo indica las zonas de solapamiento. Se excluyeron las especies con menos de 15 registros en alguna de las categorías.

En el caso de las guatusas, estas presentaron un gran solapamiento ( $\Delta = 0.86$ ) entre su patrón de visita y su patrón de interacción, con un pico de actividad a primera hora de la mañana que se mantuvo hasta el mediodía y otro pico de mayor amplitud alrededor de las 17:00, justo antes del cese de su actividad. Esto indica que la mayoría de las visitas de esta especie a los *Ficus* estarían potencialmente relacionadas con patrones de forrajeo. Para los venados, el solapamiento fue también muy elevado ( $\Delta = 0.86$ ), aunque sus patrones eran más erráticos, pudiendo estar activos a cualquier hora del día, pero mostrando tres picos principales, tanto de visita como de interacción, las 3:00, las 14:00 y las 23:00.

Por último al comparar las especies nocturnas, es decir los murciélagos. ( $\Delta = 0.85$ ) y los pequeños roedores ( $\Delta = 0.84$ ), se observó un solapamiento muy elevado, que indica que sus visitas están altamente relacionadas con los patrones de forrajeo de estas especies. Ambas mostraron un gran aumento en las interacciones y visitas a primeras horas de la noche y otro pico, más marcado en los roedores, sobre las 3:00.

Los patrones de actividad completamente diurnos para los monos carablanca, los monos araña y las guatusas y totalmente nocturno para murciélagos y roedores son esperables en base a la biología de estas especies (Wainwright, 2007). En el caso de los venados, aunque el patrón es errático, han descrito patrones trimodales de actividad (Soria-Díaz y Monroy-Vilchis, 2014) mostrándose activos durante del día y la noche (Wainwright, 2007). Además, en un estudio en Costa Rica se obtuvo un patrón similar al descrito en este estudio, aunque con otra especie de venado (*Mazama temama*), presente en el país (Botts et al., 2020). Por lo tanto todos los patrones analizados pueden explicarse en base a las características biológicas, encajando con lo esperado para cada especie.

Sin embargo, resulta interesante indagar en los patrones de visita frente a los patrones de interacción, ya que en estudios de frugivoría basados en fototrampeo se suelen separar estos dos tipos de datos (Selwyn et al., 2020; Zhu et al., 2021), pero no se ha comprobado si hay ciertas especies que presentan patrones de visita e interacción tan similares que podrían usarse los datos de visitación como aproximación a los eventos de interacción. Es decir, si los eventos de visita son en realidad eventos de interacción en los cuales no se observa la interacción por estar esta fuera de plano. Al excluir los datos de visita podemos estar subestimando de forma sistemática los eventos de interacción por el método. Si comprobamos que los patrones de eventos de visita son muy similares a los eventos de interacción, podemos inferir que las especies que están visitando probablemente estén también interaccionando con los frutos. Esto se ve en los patrones de actividad de los monos carablanca, las guatusas, los venados, los murciélagos y los pequeños roedores, donde el patrón de visita sigue el patrón de forrajeo, indicando que las visitas de estas especies a los *Ficus* están potencialmente ligadas con sus patrones de forrajeo. Este hecho facilita la monitorización de especies raras o difíciles de capturar, como es el caso de los murciélagos y los pequeños roedores, que cuentan con un número muy limitado de datos de interacción, pero se tienen bastantes datos de visita, por lo que se podrían emplear estos como aproximación para comprender mejor los patrones de actividad y forrajeo de estas especies.

La única especie que no parecía seguir ese patrón son los monos araña, que presentaron dos picos de actividad muy marcados, el primero principalmente compuesto por interacciones con los *Ficus* y el segundo con muchas más visitas que interacciones. Esto podría estar relacionado con rasgos comportamentales de la especie, ya que al formar grupos fisión-fusión (Fedigan y Jack, 2011) que suelen separarse por la mañana para comenzar a

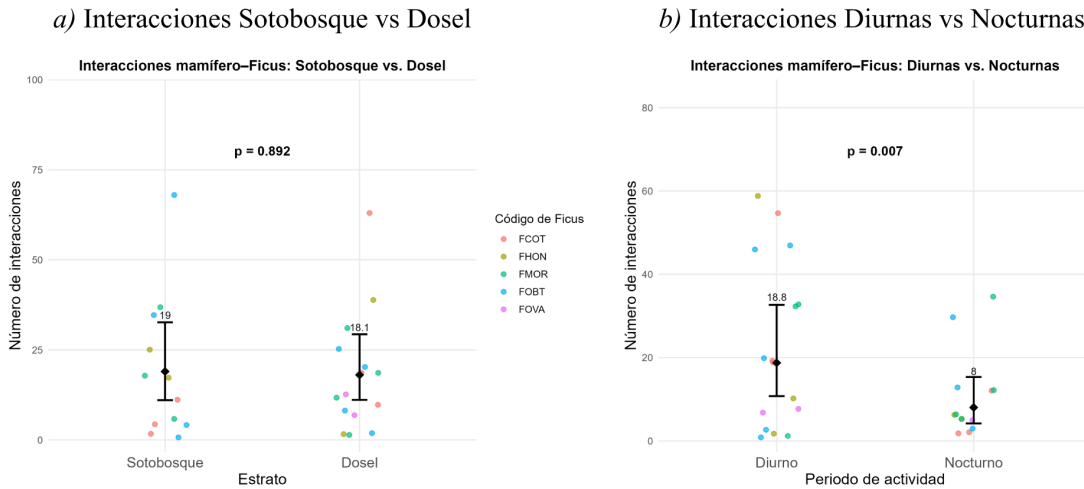
buscar alimento a primera hora, lo que podría estar ligado al primer pico de actividad, pero suelen volver a unirse con el grupo en los árboles donde van a dormir (Chapman, 1988; Fedigan y Baxter, 1984; Wainwright, 2007), lo que podría explicar que el segundo pico de actividad requiera de menos interacciones y más movimientos, tal vez para desplazarse de vuelta con el grupo en los árboles donde disminuirán su actividad para pasar la noche. Sin embargo sería necesario realizar observaciones de esta especie en vivo para poder contrastar esta teoría, ya que con el limitado campo de visión de las cámaras es difícil determinar hacia dónde se dirigen los individuos.

#### *Análisis fitocéntrico:*

El enfoque fitocéntrico permite comprender mejor el ensamblaje de especies animales relevantes para la dispersión de las distintas especies del género *Ficus*. Al realizar las comparaciones del número de interacciones (Figura 7), se pudo observar que las diferencias entre el número de interacciones producidas entre el sotobosque y el dosel eran mínimas ( $p$  valor = 0.892), mientras que sí existía una diferencia relevante entre el número de interacciones que se producen durante el día y durante la noche ( $P = 0.007$ ). Esta información de los patrones de uso, junto con el análisis de los ciclos circadianos previamente comentados, permitieron responder al segundo objetivo del estudio.

## Figura 7

Diferencia entre el número de interacciones (ingesta y manipulación) entre estratos y horarios



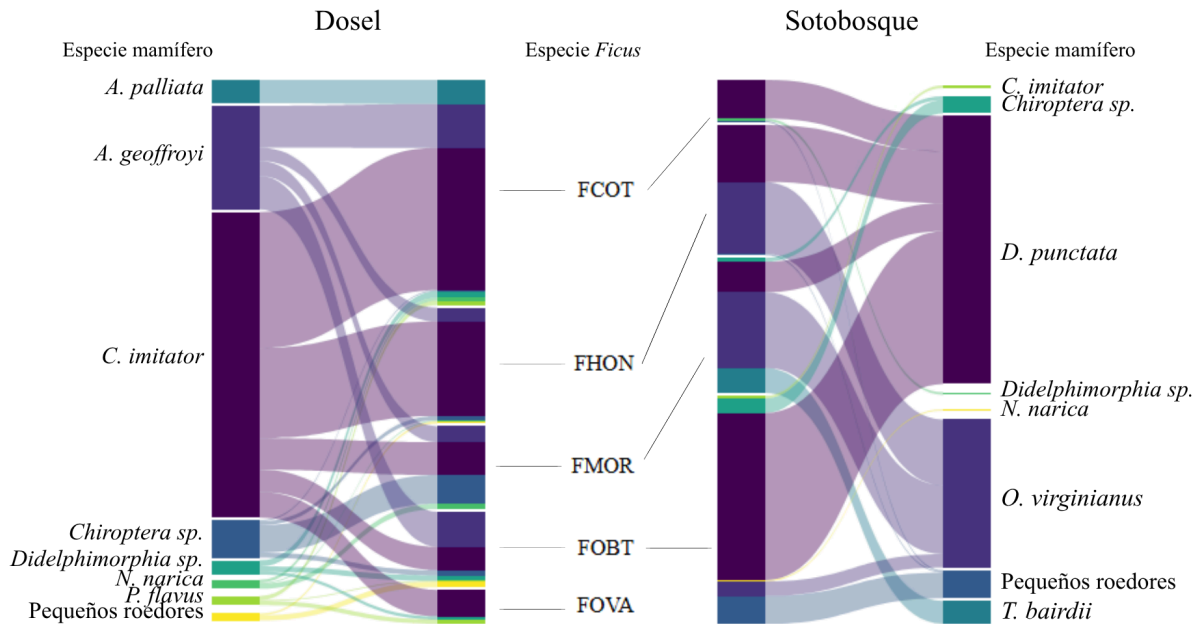
Nota: a) Diferencias en las interacciones entre estratos: Sotobosque y Dosel. b) Diferencias en el horario de las interacciones: Diurnas o Nocturnas. Se muestran en color los valores correspondientes a cada individuo de cada especie de *Ficus* estudiado y en negro las medias con sus intervalos de confianza del 95%. Abreviaturas de los *Ficus*, FCOT: *F. cotinifolia*, FHON: *F. hondurensis*, FMOR: *F. morazaniensis*, FOBT: *F. obtusifolia*, FOVA: *F. ovalis*.

Esto nos indica que el consumo en ambos estratos es igual de relevante para los *Ficus*, mientras que las interacciones diurnas tienen una mayor relevancia en las interacciones con los síconos y por lo tanto probablemente para su dispersión. Sin embargo existe una gran variabilidad entre individuos, sobre todo al comparar interacciones durante el día y la noche. En particular FOBT parece tener una gran marcada variabilidad, con ciertos individuos presentando gran cantidad de interacciones y otros individuos presentando un limitado número de interacciones, tanto de día como de noche. Algo similar aunque en menor medida ocurre con FMOR y con un individuo de FHON y FCOT que presentan valores muy superiores al resto en interacciones diurnas, por lo que podrían estar alterando los resultados

globales. Este análisis también se beneficiaría de la inclusión de más individuos de las distintas especies de *Ficus*, lo que permitiría obtener una media más realista.

### Figura 8

*Red bipartita de interacciones entre mamíferos frugívoros y los dos estratos de los Ficus.*



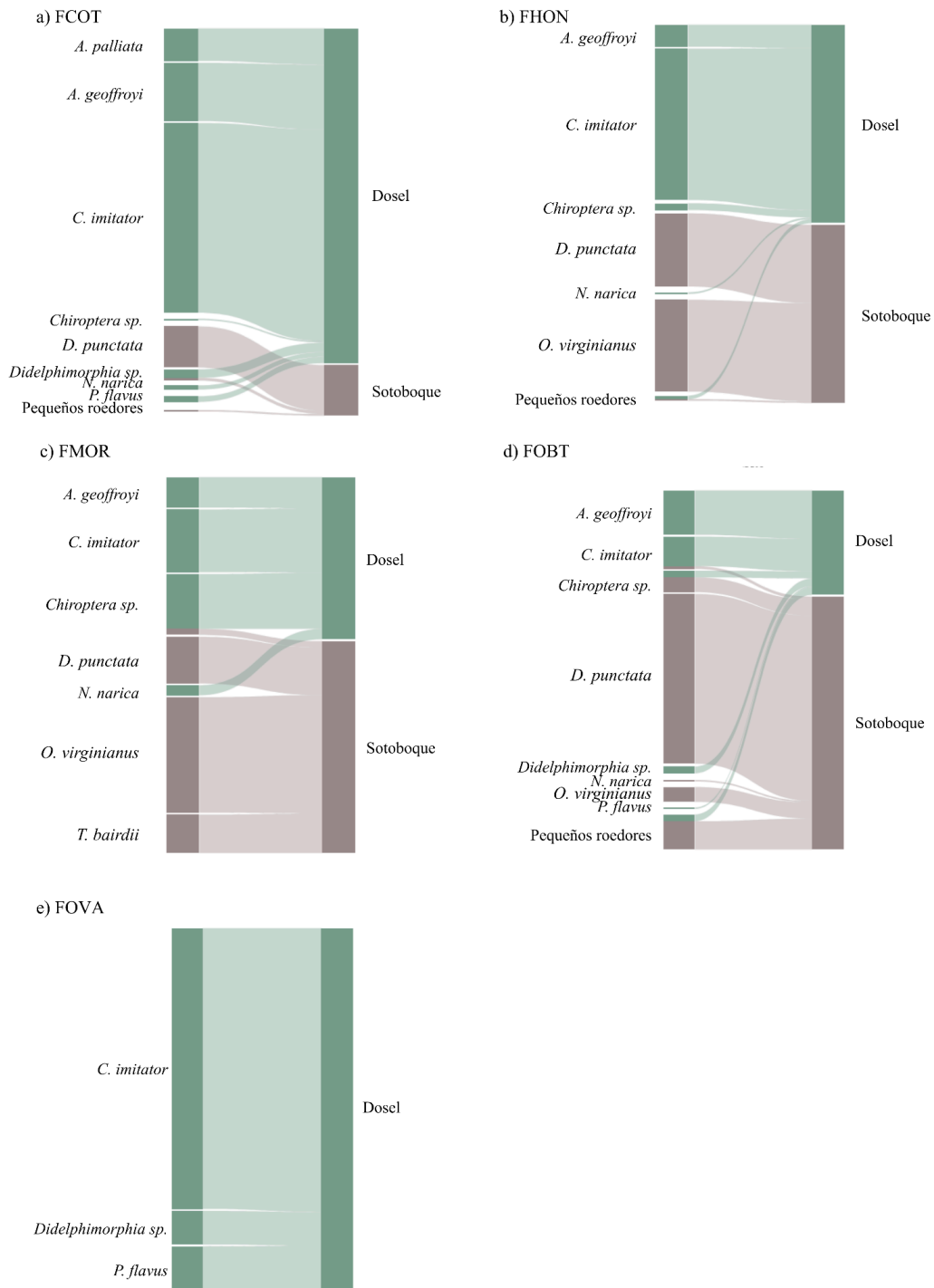
*Nota:* Abreviaturas de los *Ficus*, FCOT: *F. cotinifolia*, FHON: *F. hondurensis*, FMOR: *F. morazaniana*, FOBT: *F. obtusifolia*, FOVA: *F. ovalis*.

Las redes bipartitas (Figuras 8 y 9), mostraron cómo cada una de las especies de frugívoros interactúa con cada una de las cinco especies de *Ficus* estudiadas. En la Figura 8 (en el lado izquierdo) y Figura 9 (verde), se observaron las interacciones en el dosel, en este caso si existieron interacciones con las cinco especies de *Ficus* estudiadas, aunque no todas tuvieron los mismos porcentajes de interacción. FCOT contó con un mayor porcentaje de interacciones, un 42% de las interacciones totales en el estrato, seguido por FHON (22%), FMOR (16%) y FOBT (14%), mientras que la especie con un menor número de interacciones fue FOVA (con un 6% de estas). En cuanto a los mamíferos frugívoros, se detectaron ocho especies presentes en el estrato arbóreo, aunque la mayoría de estas representaron menos del

10% de las interacciones totales. Por lo que se observó claramente que en este estrato hay también dos especies dominantes en cuanto al número de interacciones, los monos carablanca (con un 60% del total de interacciones) y los monos araña (con un 20% de las interacciones). En el caso de los monos carablanca, estos presentaron interacciones con todas las especies de *Ficus*, aunque en distintos porcentajes, interaccionando principalmente con FCOT (45% de sus interacciones) y FHON (30% de sus interacciones) y en menor medida con las otras tres especies FMOR (10%), FOVA (8%) y FOBT (7%). Por su parte los monos araña solo interaccionaron con cuatro de las especies de *Ficus*, principalmente con FCOT y FOBT (que representan un 40% y 32% de sus interacciones) y en menor medida con FMOR (15%) y FHON (13%).

## Figura 9

Red bipartita de interacciones en sotobosque y dosel para cada especie de *Ficus* estudiada.



Nota: Abreviaturas de los *Ficus*, FCOT: *F. cotinifolia*, FHON: *F. hondurensis*, FMOR: *F. morazaniana*, FOBT: *F. obtusifolia*, FOVA: *F. ovalis*.

Por otro lado, en la Figura 8 (lado derecho) y Figura 9 (marrón), se reflejaron las interacciones en el sotobosque, lo primero que destacó es que en este estrato no se registró ninguna interacción con FOVA, y se detectaron escasas interacciones con FCOT (8% del total de interacciones en el sotobosque), mientras que FOBT, presentó con diferencia el mayor porcentaje de interacciones en este estrato (43% del total). Por su parte, FHON y FMOR presentaron porcentajes de interacción muy similares (24% y 25% respectivamente). Respecto a las especies de frugívoros vemos que en este estrato aparecieron 8 especies que presentaron interacciones, pero tres de ellas, los monos carablanca, las zarigüeyas (*Didelphimorphia sp.*) y los pizotes (*N. narica*), contaban con pocas interacciones en el sotobosque representando menos del 1% del total de interacciones. También los grupos de roedores pequeños (6% de las interacciones) y *Quiroptera sp.* (3% de las interacciones) y el tapir (5% de las interacciones) representaron porcentajes reducidos del total de interacciones. Por lo que en este estrato hay dos especies que representaron casi todas las interacciones, las guatusas (55% de interacciones) y los venados (30% de interacciones). Cabe destacar que las interacciones de estas especies no fueron iguales en todas las especies de *Ficus*, las guatusas interaccionan mayoritariamente con FOBT (con un 57% de todas sus interacciones) y en menor medida con las otras tres especies, FHON, FCOT y FMOR (19%, 13% y 10% respectivamente). Por su parte los venados, interaccionan principalmente con FMOR y FHON (47 y 44% respectivamente), presentando muy pocas interacciones con FOBT (9%) y no mostraron ningún registro de interacciones con FCOT.

Al analizar detalladamente cada especie de *Ficus* (Figura 9), se observaron las diferencias en sus ensamblajes. Habiendo especies de *Ficus* con una predominancia de interacciones en el dosel (como. FCOT y FOVA), especies con ensamblajes donde el sotobosque cobra mayor

importancia (FOBT) y especies intermedias donde el aporte de las especies del sotobosque y dosel son similares (como FMOR y FHON). En el caso de FCOT, la mayoría de las interacciones se presentaron en el dosel (87%), donde esta especie interacciona con siete especies de frugívoro diferentes, aunque predominaron las interacciones con los monos carablanca (63%) y los monos araña (19%). Cabe destacar que los monos aulladores (*A. palliata*) (11%), fueron registrados interaccionando únicamente con esta especie de *Ficus*. En cuanto a las interacciones terrestres de FCOT, estas fueron mucho más escasas (13%) y estuvieron dominadas casi en su totalidad por las guatusas (91%).

FHON, que presentó un número de interacciones mucho más igualado entre el dosel (53%) y el sotobosque (47%). Dentro de las interacciones en el dosel, estas estuvieron ampliamente dominadas por las dos especies de primates, principalmente por los monos carablanca (82%) y en menor medida por los monos araña (12%). En cuanto al sotobosque, este también presentó dos especies dominantes, los venados (55%) y las guatusas (44%).

Para FMOR, se encontró un patrón similar al anterior, con un número similar de interacciones en sotobosque (57%) y dosel (43%). En este caso hubo más diversidad en las interacciones en el dosel, con porcentajes similares entre los monos carablanca (40%), los murciélagos (35%) y los monos araña (19%). Cabe destacar que los murciélagos presentaron la mayoría de sus registros para esta especie y en este estrato específico. Respecto al sotobosque, en este caso también dominaron las interacciones con los venados (56%) y las guatusas (23%), pero también destacaron las interacciones con el tapir (*T. bairdii*) (19%), que solo fue registrado interaccionando con esta especie.

En cuanto a FOBT, este presentó interacciones predominantemente en el sotobosque (71%), donde destacaron las guatusas (73%) con la mayoría de interacciones y en menor

medida los pequeños roedores (12%) (que tienen en esta especie el mayor número de interacciones) y los venados (6%). Mientras que en el dosel (29%), predominaron nuevamente los primates, aunque en este caso los monos araña (46%) presenta más interacciones que los monos carablanca (31%), además contribuyen en cierta medida los murciélagos (7%) y los pequeños roedores (7%).

Por último para FOVA, como se mencionó anteriormente, únicamente presenta interacciones en el dosel y solo se registraron tres especies, destacando los monos carablanca (78%) con la gran mayoría de las interacciones y en menor proporción la martilla (*P. flavus*) (13%) y las zarigüeyas (9%), presentando ambos en esta especie de *Ficus* la gran mayoría de sus interacciones registradas. Con todos estos datos se pudieron clasificar las interacciones producidas en cada estrato, comprendiendo la interacción establecida entre cada especie de mamífero frugívoro y cada especie de *Ficus*, alcanzando de esa forma el último de los objetivos del proyecto.

Para comprender mejor el uso que hace cada especie de mamífero frugívoro de las distintas especies de *Ficus* fue necesario revisar las características de cada una de estas especies y especialmente de sus síconos. Se obtuvo información sobre la altura máxima del árbol, si suelen ser hemiepífitos (crecen desde lo alto de los árboles hasta que sus raíces alcanzan el suelo), el tamaño de los síconos y su color, características que se muestran en la Tabla 3 (Hammel et al., 2007; Melin et al., 2009). En general se pueden clasificar estos frutos en dos tipos, según su síndrome de dispersión: (1) frutos pequeños, blandos, de colores rojizos oscuros que contrastan con el color de las hojas y que no poseen un fuerte olor y (2) frutos grandes que siguen siendo verdes al madurar camuflándose entre las hojas y que además poseen un fuerte olor (Lomáscolo et al., 2010; Parr et al., 2011). Esta distinción no es

aleatoria y ha sido seleccionada evolutivamente según los principales consumidores de cada especie (Lomáscolo et al., 2010). Los síndromes de dispersión han sido ampliamente estudiado en multitud de especies con frutos carnosos incluyendo varias especies de *Ficus* en todo el mundo (Lomáscolo et al., 2008; Lomáscolo et al., 2010; Parr et al., 2011; Parr et al., 2011; Valenta y Nevo, 2022).

**Tabla 3**

*Características de las distintas especies de Ficus y sus síconos.*

Especie	Tamaño árbol	Hemiepífitos	Tamaño sícono	Color sícono	Síndrome de dispersión
<i>F. cotinifolia</i>	Hasta 10 m	No siempre	< 1 cm	Conspicuo	Aves
<i>F. ovalis</i>	Hasta 10 m	Si	< 1 cm	Conspicuo	Aves
<i>F. hondurensis</i>	Hasta 20 m	Si	< 1 cm	Conspicuo	Aves
<i>F. morazaniensis</i>	Hasta 25m	Si	> 1 cm	Críptico	Murciélagos
<i>F. obtusifolia</i>	Hasta 25 m	Si	> 1cm	Críptico	Murciélagos

*Nota:* Los síconos se clasificaron como conspicuos si cambian de color al madurar hacia tonos rojizos, mientras que se considerarán crípticos si mantenían el color verde incluso una vez maduros. Tamaño del árbol y los síconos extraído de *Manual de plantas de Costa Rica. Volumen VI. Dicotiledóneas (Haloragaceae-Phytolaccaceae)* (pp. 0–964) por Hammel et al., 2007, Missouri Botanical Garden Press. Y color del síconos obtenido de *Fig Foraging by Dichromatic and Trichromatic Cebus capucinus in a Tropical Dry Forest* por Melin et al. 2009, International Journal of Primatology.

De esta forma las especies con síconos más pequeños, que cambian de color y no poseen olor, como FCOT, FOVA y FHON en Santa Rosa presentan el síndrome de dispersión por aves ya que estas especies de *Ficus* han coevolucionado con las aves para la dispersión de sus semillas. Por su parte los síconos más grandes, que no cambian de color y poseen olor, como FMOR y FOBT, presentan el síndrome de dispersión por murciélagos y son especies que han coevolucionado con los murciélagos frugívoros para la dispersión de sus semilla (Lomáscolo et al., 2010).

En el caso del “síndrome de los murciélagos” este parece corresponder en gran medida con los datos que se obtuvieron, ya que estos mostraron la mayoría de sus interacciones con FBOT y sobre todo con FMOR, donde obtuvieron la gran mayoría de sus interacciones totales. Incluso se identificaron interacciones con FMOR en el sotobosque, algo poco común para murciélagos y que ha sido reportado por primera vez en estado silvestre en otros frutos gracias a los datos globales recolectados en este mismo proyecto (DePasquale et al., 2025). Aunque también es interesante recalcar que se registraron interacciones de murciélagos en especies con claro síndrome de dispersión por aves como FCOT y FHON. A pesar de ser interacciones marginales, son interesantes para indicar la contexto dependencia de los síndromes de dispersión y el potencial efecto de especies que teóricamente no han coevolucionado con éstas.

Respecto al “síndrome de las aves”, a pesar de no incluir datos de aves en el análisis, potencialmente existirá solapamiento entre las frutas consumidas por aves y primates frugívoros (Parr et al., 2011), al ser ambos grupos diurnos y tener una buena visión cromática (M. J. Shanahan, 2000). Los datos para aves serán analizados posteriormente debido a la

limitación de tiempo del presente trabajo y aportarán una visión más holística especialmente en la comprensión fitocéntrica de las especies de *Ficus*.

En un artículo de Melin et al. (2009) y más tarde otro de Parr et al. (2011), se demostró la preferencia de los monos carablanca por los frutos conspicuos, pasando un 87% del tiempo en los *Ficus* en los que sus síconos tienen esta característica, además consumen de forma más rápida en este tipo de síconos, con casi 9 síconos más por minuto. Esto apoya los resultados obtenidos que detectaron más interacciones con los monos carablanca en FHON, FCOT y sobre todo en FOVA, que presenta casi la totalidad de sus interacciones con esta especie. Además cabe destacar que, a pesar de su preferencia por estas tres especies, los monos carablanca estuvieron presente en el dosel de todas las especies de *Ficus*, dominando este estrato del ensamblaje de especies.

Aunque no existen estudios similares en monos araña cabría esperar que sigan un patrón similar a los monos carablanca. Sin embargo estos parecen interaccionar de forma similar con FCOT, FHON, FMOR y FOBT y no registraron interacciones con FOVA. Esto podría deberse a una menor cantidad de datos sobre esta especie debida a la menor cantidad de individuos presentes en el área de estudio y a que estos grupos tienden a separarse durante la búsqueda de alimento (Fedigan y Jack, 2011). Especialmente en el caso de los individuos de FOVA, la ausencia total de interacciones con estos llama la atención, especialmente porque si existen registro de consumo de FOVA por monos araña en el PNSR (Melin et al., 2020), sin embargo esto podría deberse a que esta especie requiere grandes fragmentos de bosque bien conservado y continuo (Fedigan y Jack, 2011) y de los dos individuos de FOVA muestreados, uno se encuentra en el área administrativa junto a la calle principal que cruza el parque

(FOVA\_1) y el otro está cerca del límite del parque cerca de una finca ganadera (FOVA\_2) (ver Figura 2), lo que podría haber dificultado la llegada de los monos araña a estas zonas.

Dado que los síndromes de dispersión se centran en aves y murciélagos, existen pocos datos sobre el efecto de estos sobre el resto de especies. Especialmente en el caso de los agutis, ya que la mayoría de los estudios se han centrado en su consumo de semillas con cubiertas duras (Eberhart, 2006; Hallwachs, 1994) y no tanto en especies carnosas como los *Ficus*. Sin embargo tras este estudio queda claro que se trata de una especie fundamental en el ciclo de los *Ficus*, interaccionando enormemente con sus síconos en cuatro de las cinco especies estudiadas, FCOT, FHON, FMOR y FOBT, destacando especialmente en las interacciones con esta última.

Algo similar ocurre con los venados, ya que su dieta ha sido estudiada y han sido descritos consumiendo síconos (Arceo et al., 2005; Mandujano et al., 1994; Wainwright, 2007) pero no hay muchos detalles sobre estas interacciones. Sin embargo, en este estudio han destacado como una especie muy importante en las interacciones con los síconos, especialmente para FHON y FMOR.

Sería fundamental analizar en profundidad el papel de estas dos especies terrestres ya que parecen tener cierta importancia en la dispersión de los *Ficus*, consumiendo los síconos ya maduros que caen al suelo o los que las especies arborícolas dejan caer. Esto podría ser muy importante para estos árboles ya que sin los dispersores terrestres todos estos síconos quedarían debajo del árbol del que proceden, sin embargo únicamente las especies arborícolas suelen estudiarse como dispersores de los *Ficus*.

Por último es importante recalcar que, gracias a las características de las semillas de los *Ficus*, que presentan un reducido tamaño y una efectiva testa protectora, prácticamente todos

los animales que consumen los siconos actúan además como dispersores de sus semillas (Janzen, 1979). Lo que nos indicaría que las especies comentadas anteriormente poseen un papel muy importante en el ciclo de vida de los *Ficus*, permitiendo la dispersión de estos y mejorando por tanto la estructura del bosque seco de Santa Rosa. De acuerdo con los resultados obtenidos entre los dispersores más importantes en el dosel se encontrarían los primates, para los que se ha reportado distancias de dispersión de entre 100 metros y varios kilómetros y los murciélagos, que suelen transportar los frutos enteros hasta sus refugios para consumirlos, además a través de las heces las semillas pueden ser transportadas a más de 300 metros del árbol (Shanahan M. et al., 2001). Además los dispersores arborícolas son especialmente relevantes para los *Ficus* hemiepífitas, como son casi todas las especies muestreadas (Tabla 3), ya que les permiten alcanzar microhábitats en el dosel donde poder germinar. En cuanto a las especies del sotobosque hay mucha menos información disponible sobre sus rangos de dispersión y eficacia para favorecer la germinación de las semillas, sin embargo al alimentarse de frutos caídos en el sotobosque no serán tan favorables como dispersores para las especies hemiepífitas, sin embargo, dado el elevado consumo tanto de las guatusas como de los venados, cabría esperar que si tengan cierta importancia en el ciclo reproductivo de los *Ficus*.

Finalmente, la metodología empleada demostró un gran potencial para el estudio de las redes de frugívoros, pudiendo aplicarse esta misma técnica a otras especies de árboles. Gracias a los datos obtenidos se pudieron valorar dos aspectos de las redes de frugívoros directamente interconectados pero raramente estudiados en conjunto, pudiendo estudiar el componente zoocéntrico y fitocéntrico de estas redes de interacción. De esta forma se pudieron obtener datos valiosos tanto de la composición de la dieta de los frugívoros como

de los dispersores más importantes para las semillas de los *Ficus*. Sin embargo, para obtener una visión completa de las interacciones, sería importante analizar la información relativa a aves, para incluir este componente potencialmente crucial para comprender el ensamblaje de especies en *Ficus*. Además sería posible mejorar el muestreo combinando el fototrampeo con otras técnicas (e.g. metabarcoding, redes de niebla o mallas de exclusión) que permitan incrementar la detectabilidad de especies que son infraestimadas por el fototrampeo, como puedan ser las especies más pequeñas que no son capaces de activar el sensor de movimiento de las cámaras (Quintero et al., 2022).

La información obtenida servirá como base para continuar estudiando las redes de interacción en el PNSR, incorporando otras especies de árboles con frutos para obtener una visión global de los frutos más relevantes para el sustento de los frugívoros del parque y la importancia de estos en la dispersión de semillas y por tanto en el proceso de regeneración del Bosque Seco Tropical. Además permitirá conocer la relevancia relativa de los *Ficus* para los frugívoros respecto a la de otras especies de árboles y se podrá entender cuáles de sus dispersores son compartidos con otras especies.

Con el presente estudio se ha podido determinar cómo los *Ficus* son un recurso clave en el Bosque Seco Tropical de Santa Rosa, formando parte de la dieta de once especies de mamíferos. Además las interacciones con sus dispersores no son aleatorias, sino que han coevolucionado junto con sus principales dispersores para favorecer su dispersión por ciertos agentes en específico. De esta forma en género *Ficus* muestra dos ejemplos de coevolución durante su proceso de reproducción, tanto en la polinización como en la dispersión de sus semillas, lo que ha contribuido al éxito evolutivo de este género a nivel global.

## CONCLUSIONES

Este estudio permitió caracterizar un ensamblaje de 11 especies de mamíferos frugívoros que interactúan con cinco especies de *Ficus* en el Parque Nacional Santa Rosa, destacando a los monos carablanca (*Cebus imitator*), las guatusas (*Dasyprocta punctata*), los monos araña (*Ateles geoffroyi*) y los venados colablanca (*Odocoileus virginianus*) como los principales consumidores de síconos y potenciales dispersores de sus semillas. Se identificaron patrones circadianos diferenciados, diurnos en primates y guatusas, nocturnos en murciélagos y roedores, y trimodales en los venados, además se detectó un alto solapamiento entre las visitas y las interacciones en la mayoría de las especies. Las interacciones mostraron una clara partición ecológica por estrato, con los primates dominando en el dosel, mientras que las guatusas y los venados fueron los actores principales en el sotobosque. También, se observó una correspondencia entre las características de los síconos y los frugívoros dominantes en el dosel, coincidiendo con los síndromes de dispersión descritos (síconos conspicuos consumidos principalmente por primates y crípticos por murciélagos). Finalmente, el uso combinado de fototrampeo en dosel y sotobosque demostró ser una metodología efectiva para capturar la complejidad de las redes planta–frugívoro. Los hallazgos de este estudio ofrecen herramientas concretas para la gestión del PNSR y otros bosques secos tropicales, ya que permitieron identificar especies clave para la restauración, como los primates, guatusas y venados, cuya conservación puede asegurar la dispersión de especies fundamentales para el ecosistema como son los *Ficus*. Además la metodología de fototrampeo combinado en sotobosque y dosel, valida un enfoque accesible y replicable para monitorear las redes ecológicas. En definitiva, los resultados proporcionan una base científica para la toma de decisiones de conservación dentro del PNSR.

## RECOMENDACIONES

Con el objetivo de mejorar el entendimiento de las interacciones planta-animal en el bosque seco, se recomienda, en primer lugar, incluir los datos relativos a las especies de aves colectadas en este muestreo para obtener una visión más completa del ensamblaje de interactores con las especies de *Ficus*. Además es muy recomendable incrementar el esfuerzo de muestreo mediante el aumento del número de individuos de *Ficus*, especialmente en aquellas con curvas de acumulación de interacciones menos completas (como *FCOT* y *FHON*), con el fin de obtener una representación más robusta del ensamblaje de frugívoros. En tercer lugar, complementar el fototrampeo con otras metodologías, como redes de niebla, mallas de exclusión o análisis de contenido fecal, para mejorar la detección de especies pequeñas o crípticas (como murciélagos, roedores y aves), cuya interacción con los síconos probablemente está infraestimada.

Además, se debe profundizar en el análisis de los síndromes de dispersión incorporando los datos ya recolectados durante este proyecto sobre tamaño, peso, firmeza, contenido de azúcares y concentración de etanol de todos los frutos y síconos muestreados. Estos atributos funcionales permitirán explorar nuevas dimensiones de los síndromes de dispersión más allá de las características visuales y olfativas tradicionales, y evaluar su relación con la composición y el comportamiento del ensamblaje de frugívoros. Por último, dado que este mismo proyecto ya recolectó datos de interacciones con otras especies de arbóreas con frutos, además de los *Ficus*, se recomienda extender el análisis empleado a estas especies, ampliando así las redes de interacción actuales. Esto permitirá comparar el papel relativo de los *Ficus* dentro del contexto más amplio de la comunidad vegetal del bosque seco, identificar si ciertos frugívoros son generalistas o especialistas, evaluar la superposición de

redes tróficas y determinar qué especies vegetales actúan como recursos clave para la conservación y restauración del ecosistema.

## REFERENCIAS

- ACG. (2012a). *Historia del Área de Conservación Guanacaste*. Área de Conservación Guanacaste. <https://www.acguanacaste.ac.cr/acg/historia>
- ACG. (2012b). *Páginas de especies de mamífero de ACG*. Área de Conservación Guanacaste. <https://www.acguanacaste.ac.cr/paginas-de-especies/mamiferos>
- Almeida, A. de, & Mikich, S. B. (2017). Combining plant–frugivore networks for describing the structure of neotropical communities. *Oikos*, *127*(2), 184–197. <https://doi.org/10.1111/oik.04774>
- Arceo, G., Mandujano, S., Gallina, S., & Perez-Jimenez, L. A. (2005). Diet diversity of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) in a tropical dry forest in Mexico. *Mamm*, *69*(2), 159–168. <https://doi.org/10.1515/mamm.2005.014>
- Aribal, L. G., Toledo-Bruno, A. G., & Jumawid, E. C. P. (2016). Ficus-frugivore interaction in the forest reserves of Central Mindanao University: its importance to forest restoration. *AES BIOFLUX*, *8*(2), 157–164. <http://www.aes.bioflux.com.ro>
- Babweteera, F., & Brown, N. (2008). Can remnant frugivore species effectively disperse tree seeds in secondary tropical rain forests? *Biodiversity and Conservation*, *18*(6), 1611–1627. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9546-6>
- Berry, S. L., Shipley, L. A., Long, R. A., & Loggers, C. (2019). Differences in dietary niche and foraging behavior of sympatric mule and white-tailed deer. *Ecosphere*, *10*(7). <https://doi.org/10.1002/ecs2.2815>

- Botts, R. T., Eppert, A. A., Wiegman, T. J., Rodriguez, A., Blankenship, S. R., Asselin, E. M., Garley, W. M., Wagner, A. P., Ullrich, S. E., Allen, G. R., & Mooring, M. S. (2020). Circadian activity patterns of mammalian predators and prey in Costa Rica. *Journal of Mammalogy*, *101*(5), 1313–1331. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyaa103>
- Brooks, M., E., Kristensen, K., Benthem, K., J., van, Magnusson, A., Berg, C., W., Nielsen, A., Skaug, H., J., Mächler, M., & Bolker, B., M. (2017). glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *The R Journal*, *9*(2), 378. <https://doi.org/10.32614/rj-2017-066>
- Calvo-Alvarado, J. C., Sánchez-Azofeifa, G. A., & Kalacska, M. (2015). Deforestation and restoration of a tropical dry forest in the Chorotega region, Costa Rica. In H. Tiessen & J. Stewart W. B. (Eds.), *Applying Ecological Knowledge to Landuse Decisions* (pp. 123–133). SCOPE. [https://www.academia.edu/17378590/Deforestation\\_and\\_restoration\\_of\\_a\\_tropical\\_dry\\_forest\\_in\\_the\\_Chorotega\\_region\\_Costa\\_Rica](https://www.academia.edu/17378590/Deforestation_and_restoration_of_a_tropical_dry_forest_in_the_Chorotega_region_Costa_Rica)
- Calvo-Alvarado, J., McLennan, B., Sánchez-Azofeifa, A., & Garvin, T. (2009). Deforestation and forest restoration in Guanacaste, Costa Rica: Putting conservation policies in context. *Forest Ecology and Management*, *258*(6), 931–940. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.10.035>
- Camargo-Sanabria, A. A., & Mendoza, E. (2016). Interactions between terrestrial mammals and the fruits of two neotropical rainforest tree species. *Acta Oecologica*, *73*, 45–52. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2016.02.005>

- Camargo-Sanabria, A. A., Mendoza, E., Guevara, R., Martínez-Ramos, M., & Dirzo, R. (2015). Experimental defaunation of terrestrial mammalian herbivores alters tropical rainforest understory diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1800), 20142580. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2580>
- Campos, C. M., Velez, S., Miguel, M. F., Papú, S., & Cona, M. I. (2018). Studying the quantity component of seed dispersal effectiveness from exclosure treatments and camera trapping. *Ecology and Evolution*, 8(11), 5470–5479. <https://doi.org/10.1002/ece3.4068>
- Casorso, J. G., DePasquale, A. N., Romero Morales, S., Cheves Hernandez, S., Lopez Navarro, R., Hockings, K. J., Carrigan, M. A., & Melin, A. D. (2023). Seed dispersal syndrome predicts ethanol concentration of fruits in a tropical dry forest. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 290(2003). <https://doi.org/10.1098/rspb.2023.0804>
- Castillo-Figueroa, D. (2020). Why bats matters: A critical assessment of Bat-Mediated Ecological Processes in the Neotropics. *European Journal of Ecology*, 6(1), 77–101. <https://doi.org/10.17161/eurojecol.v6i1.13824>
- Chacón, B. H. M. (2020). Relación entre la presencia de caballos (*Equus caballus*) y la distribución espacial del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en dos áreas con distintas restricciones de manejo en el Parque Nacional Santa Rosa. *Universidad Nacional Sistema de Estudios de Posgrado Instituto Internacional En Conservacion y Manejo de Vida Silvestre*. Repositorio UNA. <https://doi.org/https://repositorio.una.ac.cr/server/api/core/bitstreams/a52b720f-1a77-4bea-a4a3-2892a7c5b038/content#page=45>

- Chapman, C. (1988). Patterns of foraging and range use by three species of neotropical primates. *Primates*, 29(2), 177–194. <https://doi.org/10.1007/bf02381121>
- DePasquale, A. N., Batchelor, T., Cejalvo Insausti, B., Artavia Durán, E. J., Nevo, O., & Melin, A. D. (2025). First evidence of fallen fruit feeding by bats revealed by camera traps in a tropical dry forest. *Biotropica*, 57(5). <https://doi.org/10.1111/btp.70072>
- Eberhart, L. (2006). Foraging behavior and diet preference of *Dasyprocta punctata*, June 2006. *Tropical Ecology and Conservation [Monteverde Institute]*, 464. [https://doi.org/https://digitalcommons.usf.edu/tropical\\_ecology/464](https://doi.org/https://digitalcommons.usf.edu/tropical_ecology/464)
- Elliott, S. D., Blakesley, D., & Hardwick, K. (2013). *Restoring Tropical Forests: a practical guide* (pp. 0–344). Royal Botanic Gardens.
- Estrada, A., & Fleming, T. H. (1986). *Frugivores and seed dispersal* (p. 392). Springer Science & Business Media.
- Fedigan, L. M., & Baxter, M. J. (1984). Sex differences and social organization in free-ranging spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Primates*, 25(3), 279–294. <https://doi.org/10.1007/bf02382267>
- Fedigan, L. M., & Jack, K. M. (2011). Tracking neotropical monkeys in santa rosa: Lessons from a regenerating costa rican dry forest. In *Long-Term Field Studies of Primates* (pp. 165–184). Springer Berlin Heidelberg. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-22514-7\\_8](https://doi.org/10.1007/978-3-642-22514-7_8)
- Ferreiro-Arias, I., Isla, J., Jordano, P., & Benítez-López, A. (2021). Fine-scale coexistence between Mediterranean mesocarnivores is mediated by spatial, temporal, and trophic resource partitioning. *Ecology and Evolution*, 11(22), 15520–15533. <https://doi.org/10.1002/ece3.8077>

- Florez-Montero, G. L., Muylaert, R. L., Nogueira, M. R., Geiselman, C., Santana, S. E., Stevens, R. D., Tschapka, M., Rodrigues, F. A., & Mello, M. A. R. (2022). NeoBat Interactions: A data set of bat–plant interactions in the Neotropics. *Ecology*, *103*(4).  
<https://doi.org/10.1002/ecy.3640>
- Garrote, P. J., Morera, B., Costales, M., & Fedriani, J. M. (2024). Circadian fruit phenology: An overlooked crucial aspect of plant-frugivore interactions. *Functional Ecology*, *39*(1), 268–280. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14676>
- Gastelum Mendoza, F. I., González Saldívar, F. N., Cantú Ayala, C. M., Uvalle Saucedo, J. I., Guerrero Cárdenas, I., & Lozano Cavazos, E. A. (2023). Forage diversity and selection in white-tailed deer (*Odocoileus virginianus Texanus* MEARNS) in coahuila, mexico. *Agro Productividad*. <https://doi.org/10.32854/agrop.v16i1.2363>
- Greenberg, S. (2024). *Timelapse – from camera trap images to data*. University of Calgary.  
<https://timelapse.ucalgary.ca/>
- Hallwachs, W. (1994). *The clumsy dance between agoutis and plants: Scatterhoarding by Costa Rican dry forest agoutis (Dasyprocta punctata: Dasyproctidae: Rodentia)*. Faculty of the Graduate School of Cornell University.  
<https://www.proquest.com/dissertations-theses/clumsy-dance-between-agoutis-plants/docview/304103853/se-2>
- Hammel, B. E., Grayum, M. H., Herrera, C., & Zamora, N. (2007). *Manual de plantas de Costa Rica. Volumen VI. Dicotiledóneas (Haloragaceae-Phytolaccaceae)* (pp. 0–964). Missouri Botanical Garden Press. <https://archive.org/details/mobot31753003469787/mode/2up>

- Harrison, R. D. (2005). Figs and the diversity of tropical rainforests. *BioScience*, 55(12), 1053.  
[https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[1053:fatdot\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[1053:fatdot]2.0.co;2)
- Honda, A., Beirne, C., Huarcaya, R. P., Mullisaca, F. P., Quispe, C. Q., Quispe, R. V., Flatt, E., & Whitworth, A. (2025). Arboreal camera trapping reveals diel-vertical migrations in arboreal wildlife of the Peruvian Amazon rainforest. *Environmental Research: Ecology*, 4(2), 025003. <https://doi.org/10.1088/2752-664x/adb850>
- Janzen, D. H. (1979). How to be a Fig. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10, 13–51.  
<https://doi.org/10.2307/2096784>
- Janzen, D. H. (1988). Management of habitat fragments in a tropical dry forest: Growth. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75(1), 105. <https://doi.org/10.2307/2399468>
- Jayasekara, P., Weerasinghe, U. R., Wijesundara, D. Siril. A., & Takatsuki, S. (2007). Identifying diurnal and nocturnal frugivores in the terrestrial and arboreal layers of a tropical rain...  
*Ecotropica* 13, 7–15.  
[https://www.researchgate.net/publication/298629142\\_Identifying\\_diurnal\\_and\\_nocturnal\\_frugivores\\_in\\_the\\_terrestrial\\_and\\_arboreal\\_layers\\_of\\_a\\_tropical\\_rain\\_forest\\_in\\_Sri\\_Lanka](https://www.researchgate.net/publication/298629142_Identifying_diurnal_and_nocturnal_frugivores_in_the_terrestrial_and_arboreal_layers_of_a_tropical_rain_forest_in_Sri_Lanka)
- Jiménez-Méndez, O., Guevara-Bonilla, M., Soto-Montoya, C., Quesada-Monge, R., Jiménez-Méndez, O., Guevara-Bonilla, M., Soto-Montoya, C., & Quesada-Monge, R. (2024). Uso de un escáner láser terrestre (TLS) para la caracterización estructural de bosque seco tropical y plantaciones forestales en Costa Rica. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 21(48), 27–38. <https://doi.org/10.18845/rfmk.v21i48.7042>
- Jordano, P. (2016). Sampling networks of ecological interactions. *Functional Ecology*, 30(12), 1883–1893. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12763>

- Kattan, G. H., & Valenzuela, L. A. (2013). Phenology, abundance and consumers of figs (*Ficus* spp.) in a tropical cloud forest: Evaluation of a potential keystone resource. *Journal of Tropical Ecology*, *29*(5), 401–407. <https://doi.org/10.1017/s0266467413000461>
- Lomáscolo, S. B., Levey, D. J., Kimball, R. T., Bolker, B. M., & Alborn, H. T. (2010). Dispersers shape fruit diversity in *Ficus* (Moraceae). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *107*(33), 14668–14672. <https://doi.org/10.1073/pnas.1008773107>
- Lomáscolo, S. B., Speranza, P., & Kimball, R. T. (2008). Correlated evolution of fig size and color supports the dispersal syndromes hypothesis. *Oecologia*, *156*(4), 783–796. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1023-0>
- Mandujano, S., Gallina, S., & Bullock, S. H. (1994). Frugivory and dispersal of *Spondias purpurea* (Anacardiaceae) in a tropical dry forest of Mexico. *Revista de Biología Tropical*, *42*, 105–112.
- Martinez-Gallardo, R., & Sanchez-Cordero, V. (1993). Dietary Value of Fruits and Seeds to Spiny Pocket Mice, *Heteromys desmarestianus* (Heteromyidae). *Journal of Mammalogy*, *74*(2), 436–442. <https://doi.org/10.2307/1382400>
- Melin, A. D., Fedigan, L. M., Hiramatsu, C., Hiwatashi, T., Parr, N., & Kawamura, S. (2009). Fig Foraging by Dichromatic and Trichromatic *Cebus capucinus* in a Tropical Dry Forest. *International Journal of Primatology*, *30*(6), 753–775. <https://doi.org/10.1007/s10764-009-9383-9>

- Melin, A. D., Hogan, J. D., Campos, F. A., Wikberg, E., King-Bailey, G., Webb, S., Kalbitzer, U., Asensio, N., Murillo-Chacon, E., Cheves Hernandez, S., Guadamuz Chavarria, A., Schaffner, C. M., Kawamura, S., Aureli, F., Fedigan, L., & Jack, K. M. (2020). Primate life history, social dynamics, ecology, and conservation: Contributions from long-term research in Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica. *Biotropica*, *52*(6), 1041–1064. <https://doi.org/10.1111/btp.12867>
- Melin, A. D., Veilleux, C. C., Janiak, M. C., Hiramatsu, C., Sánchez-Solano, K. G., Lundeen, I. K., Webb, S. E., Williamson, R. E., Mah, M. A., Murillo-Chacon, E., Schaffner, C. M., Hernández-Salazar, L., Aureli, F., & Kawamura, S. (2022). Anatomy and dietary specialization influence sensory behaviour among sympatric primates. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *289*(1981). <https://doi.org/10.1098/rspb.2022.0847>
- Mello, M. A. R., Rodrigues, F. A., Costa, L. da F., Kissling, W. D., Şekercioğlu, Ç. H., Marquitti, F. M. D., & Kalko, E. K. V. (2014). Keystone species in seed dispersal networks are mainly determined by dietary specialization. *Oikos*, *124*(8), 1031–1039. <https://doi.org/10.1111/oik.01613>
- Mendoza, E., Camargo-Sanabria, A. A., Basurto-Godoy, J., Godínez-Gómez, O., & Mendoza Ramírez, M. (2019). Activity patterns of terrestrial frugivorous mammals in a Mexican Neotropical forest. *Therya*, *10*(3), 371–380. <https://doi.org/10.12933/therya-19-876>
- Meredith, M., Ridout, M., & Campbell, L. (2024). *overlap: Estimates of Coefficient of Overlapping for Animal Activity Patterns*. R Package Version 0.3.9. <https://CRAN.R-project.org/package=overlap>

- Montalvo, V. H., Sáenz-Bolaños, C., Cruz-Díaz, J. C., Kamilar, J. M., Carrillo, E., & Fuller, T. K. (2023). Effects of camera trap placement on photo rates of jaguars, their prey, and competitors in northwestern Costa Rica. *Wildlife Society Bulletin*, 47(2).  
<https://doi.org/10.1002/wsb.1428>
- Muscarella, R., & Fleming, T. H. (2007). The role of frugivorous bats in tropical forest succession. *Biological Reviews*, 82(4), 573–590.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-185x.2007.00026.x>
- Niedballa, J., Sollmann, R., Courtiol, A., & Wilting, A. (2016). camtrapR: An R package for efficient camera trap data management. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12), 1457–1462. <https://doi.org/10.1111/2041-210x.12600>
- Núñez-Antonio, G., Mendoza, M., Contreras-Cristán, A., Gutiérrez-Peña, E., & Mendoza, E. (2018). Bayesian nonparametric inference for the overlap of daily animal activity patterns. *Environmental and Ecological Statistics*, 25(4), 471–494.  
<https://doi.org/10.1007/s10651-018-0414-6>
- Parolin, L. C., Bianconi, G. V., & Mikich, S. B. (2016). Consistency in fruit preferences across the geographical range of the frugivorous bats *Artibeus*, *Carollia* and *Sturnira* (Chiroptera). *Iheringia. Série Zoologia*, 106(0).  
<https://doi.org/10.1590/1678-4766e2016010>
- Parr, N. A., Melin, A. D., & Fedigan, L. M. (2011). Figs Are More Than Fallback Foods: The Relationship between *Ficus* and *Cebus* in a Tropical Dry Forest. *International Journal of Zoology*, 2011, 1–10. <https://doi.org/10.1155/2011/967274>

- Powers, J. S., Becknell, J. M., Irving, J., & Pèrez-Aviles, D. (2009). Diversity and structure of regenerating tropical dry forests in Costa Rica: Geographic patterns and environmental drivers. *Forest Ecology and Management*, 258(6), 959–970.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.10.036>
- Programa de Ecoturismo. (2025, February 1). *El bosque seco maduro del Parque Nacional Santa Rosa*. Área de Conservación Guanacaste.  
<https://www.acguanacaste.ac.cr/noticias/noticias-programa-de-ecoturismo/6243-el-bosque-seco-maduro-del-parque-nacional-santa-rosa>
- Quintero, E., Isla, J., & Jordano, P. (2021). Methodological overview and data-merging approaches in the study of plant–frugivore interactions. *Oikos*, 2022(2).  
<https://doi.org/10.1111/oik.08379>
- Quintero, E., Rodríguez-Sánchez, F., & Jordano, P. (2022). Reciprocity and interaction effectiveness in generalised mutualisms among free-living species. *Ecology Letters*, 26(1), 132–146. <https://doi.org/10.1111/ele.14141>
- Quirós-Arias, L. (2017). Turismo y territorio en áreas naturales protegidas, parque nacional santa rosa: Del monumento nacional a la conservación del bosque tropical seco, area de conservación guanacaste, costa rica. *Revista Geográfica de América Central*, 1(58E), 91.  
<https://doi.org/10.15359/rgac.58-2.4>
- R Core Team. (2024). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing; Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/>
- Raji, I. A., & Downs, C. T. (2022). Tree visitation and potential seed dispersal of keystone *Ficus* species by vertebrates in an urban mosaic landscape in eastern South Africa. *Acta Oecologica*, 117, 103865. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2022.103865>

- Ramos-Robles, M., Dáttilo, W., Díaz-Castelazo, C., & Andresen, E. (2018). Fruit traits and temporal abundance shape plant-frugivore interaction networks in a seasonal tropical forest. *The Science of Nature*, *105*(3–4). <https://doi.org/10.1007/s00114-018-1556-y>
- Ridout, M. S., & Linkie, M. (2009). Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, *14*(3), 322–337. <https://doi.org/10.1198/jabes.2009.08038>
- Rojas-Sánchez, J. V., Coates, R. I., Sánchez-Cordero, V., Lavariega, M. C., & Flores-Martínez, J. J. (2025). Diversity and abundance of the species of arboreal mammals in a tropical rainforest in southeast Mexico. *Ecology and Evolution*, *15*(1). <https://doi.org/10.1002/ece3.70812>
- Rowcliffe, M. (2023). *activity: Animal Activity Statistics*. R Package Version 1.3.4. <https://CRAN.R-project.org/package=activity>
- Saldaña-Vázquez, R. A., Sosa, V. J., Iñiguez-Dávalos, L. I., & Schondube, J. E. (2013). The role of extrinsic and intrinsic factors in Neotropical fruit bat-plant interactions. *Journal of Mammalogy*, *94*(3), 632–639. <https://doi.org/10.1644/11-mamm-a-370.1>
- Sánchez-Brenes, R. J., & Monge, J. (2021). Períodos de actividad y dieta de *Dasyprocta punctata* (Gray, 1842) (Rodentia; Dasyproctidae) en agroecosistemas con café, San Ramón, Costa Rica. *ACTA ZOOLOGICA MEXICANA (N.S.)*, *37*, 1–15. <https://doi.org/10.21829/azm.2021.3712346>
- Selwyn, M., Garrote, P. J., Castilla, A. R., & Fedriani, J. M. (2020). Interspecific interactions among functionally diverse frugivores and their outcomes for plant reproduction: A new approach based on camera-trap data and tailored null models. *PLOS ONE*, *15*(10), e0240614. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0240614>

- Shanahan, M. J. (2000). Ficus seed dispersal guilds: ecology, evolution and conservation implications. *The University of Leeds Centre for Biodiversity and Conservation School of Biology*, 122.
- Shanahan, M., So, S., Gompton, S. G., & Gorlett, R. (2001). Fig-eating by vertebrate frugivores: A global review. *Biological Reviews*, 76(4), 529–572.  
<https://doi.org/10.1017/s1464793101005760>
- Soria-Díaz, L., & Monroy-Vilchis, O. (2014). Monitoring population density and activity pattern of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) in Central Mexico, using camera trapping. *Mammalia*, 0(0). <https://doi.org/10.1515/mammalia-2013-0107>
- Terry, C. (2024). *bipartiteD3: Interactive Bipartite Graphs*. R Package Version 0.3.2.  
<https://CRAN.R-project.org/package=bipartiteD3>
- Thiel, S., Willems, F., Farwig, N., Rehling, F., Schabo, D. G., Schleuning, M., Shahuano Tello, N., Töpfer, T., Tschapka, M., Heymann, E. W., & Heer, K. (2023). Vertically stratified frugivore community composition and interaction frequency in a liana fruiting across forest strata. *Biotropica*, 55(3), 650–664. <https://doi.org/10.1111/btp.13216>
- Valenta, K., & Nevo, O. (2022). The illusiveness of seed dispersal syndromes. A commentary on: Fleshy fruit traits and seed dispersers: Which traits define syndromes? *Annals of Botany*, 129(7), vi–vii. <https://doi.org/10.1093/aob/mcac009>
- Villalva, P., Arroyo-Correa, B., Calvo, G., Homet, P., Isla, J., Mendoza, I., Moracho, E., Quintero, E., Rodríguez-Sánchez, F., & Jordano, P. (2024). FRUGIVORY CAMTRAP: A dataset of plant–animal interactions recorded with camera traps. *Ecology*, 105(11).  
<https://doi.org/10.1002/ecy.4424>

Wainwright, M. (2007). *The mammals of costa rica: A natural history and field guide* (p. 454).

Zona tropical: Comstock Publishing Associates.

Whishaw, I. Q., Dudley, J., González, P. R., Chacon, E. M., Mah, M. A., Campos, F. A., Aureli,

F., & Melin, A. D. (2025). *Specialized for the reach: Fruit picking and positional behavior favor a reach over a grasp phenotype for Geoffroy's spider monkey ( *Ateles geoffroyi* )*. Cold Spring Harbor Laboratory. <https://doi.org/10.1101/2025.05.15.654288>

Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag; New York.

<https://ggplot2.tidyverse.org>

Wickham, H. (2023). *forcats: Tools for Working with Categorical Variables (Factors)*. R

Package Version 1.0.0. <https://CRAN.R-project.org/package=forcats>

Wickham, H., François, R., Henry, L., Müller, K., & Vaughan, D. (2023). *dplyr: A Grammar of*

*Data Manipulation*. R Package Version 1.1.4. <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>

Zhu, C., Li, W., Gregory, T., Wang, D., Ren, P., Zeng, D., Kang, Y., Ding, P., & Si, X. (2021).

Arboreal camera trapping: A reliable tool to monitor plant-frugivore interactions in the trees on large scales. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 8(1), 92–104.

<https://doi.org/10.1002/rse2.232>