

UNIVERSIDAD DEL VALLE DE GUATEMALA  
FACULTAD DE CIENCIAS Y HUMANIDADES  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA

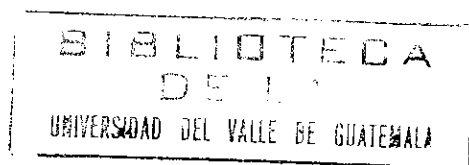
DISPERSIÓN DE SEMILLAS POR MONO ARAÑA (*Ateles geoffroyi*), SARAGUATE  
NEGRO (*Alouatta pigra*) Y ESCARABAJOS COPRÓFAGOS EN EL PARQUE  
NACIONAL TIKAL, GUATEMALA

GUATEMALA  
2004

DISPERSIÓN DE SEMILLAS POR MONO ARAÑA (*Ateles geoffroyi*), SARAGUATE  
NEGRO (*Alouatta pigra*) Y ESCARABAJOS COPRÓFAGOS EN EL PARQUE  
NACIONAL TIKAL, GUATEMALA

UNIVERSIDAD DEL VALLE DE GUATEMALA  
FACULTAD DE CIENCIAS Y HUMANIDADES  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA

DISPERSIÓN DE SEMILLAS POR MONO ARAÑA (*Ateles geoffroyi*), SARAGUATE NEGRO  
(*Alouatta pigra*) Y ESCARABAJOS COPRÓFAGOS EN EL PARQUE NACIONAL TIKAL,  
GUATEMALA



TRABAJO DE GRADUACIÓN PRESENTADO POR  
GABRIELA PONCE SANTIZO  
PARA OPTAR AL TÍTULO DE  
LICENCIADA EN BIOLOGÍA

GUATEMALA

2004

## **AGRADECIMIENTOS**

Quiero agradecer a Dios por permitirme realizar y finalizar satisfactoriamente este proyecto de investigación. A mis padres Lisbeth y Miguel Angel que desde siempre me han apoyado para alcanzar mis sueños, por su comprensión e interés durante el estudio, por creer en mí. A Koky por su interés y apoyo incondicional, especialmente durante el trabajo de campo. Muchísimas gracias a mis abuelos Papito y Mamita, a mi hermano Eduardo, a mis tías Letty, Rosita y Ruby, y a toda la familia por el apoyo que siempre sentí y que fue vital para la finalización del proyecto.

Agradezco a mis asesores Ellen Andresen, Enio Cano y Alfredo Cuarón su invaluable ayuda, orientación, paciencia y dedicación durante la realización de este trabajo. Quiero agradecer a la Dirección del Instituto de Antropología e Historia (IDAEH) por autorizar la realización del proyecto en el Parque Nacional Tikal, y a la Administración, Dirección técnica y equipo técnico del Parque Nacional Tikal por el apoyo logístico proporcionado durante el estudio. Mi más sincero agradecimiento a los señores Oswaldo Chi y Erick Márquez, quienes fueron los guías y ayudantes durante el trabajo de campo, su participación y compromiso con el proyecto fue vital para el desarrollo del mismo. También quiero agradecer a Lucrecia Masaya por su participación como ayudante de campo.

Agradezco a la Sociedad para la Conservación de la Vida Silvestre WCS- Petén, especialmente a Roan Balas y a IDEA WILD, por el apoyo financiero y logístico al proyecto, gracias por creer en los jóvenes investigadores guatemaltecos.

Quiero agradecer al Dr. Robert Klein y Flor Peláez por préstamos de equipo, a Ana Lu Mac Vean, Genoveva Rodríguez y Pepe Cajas por proporcionarme literatura. A la Dra. Poll por su ayuda en la identificación de plantas. También quiero dar las gracias a mis amigas Andrea Nájera, Lucía Corral y Karenina Morales por sus consejos y críticas, y por acompañarme durante estos meses de trabajo.

Agradezco a Mirtala de Herrera y a la familia Dangel Herrera por el apoyo que me brindaron durante la estadía en Petén.

## **PREFACIO**

Este estudio surge de mi interés sobre los primates, en especial las especies que habitan en Guatemala. En ciertos comportamientos estos animales se asemejan a nosotros y es muy interesante observarlos y tratar de inferir el significado de esos comportamientos. Desde hace mucho tiempo la primatología entró al escenario científico y desde entonces se han descubierto aspectos fascinantes en el comportamiento y la ecología de los primates no humanos.

Uno de esos aspectos se refiere a las interacciones con el ecosistema por medio de la dispersión de semillas, este es un aspecto muy importante no sólo en términos científicos, sino también en términos de conservación. El fin último de mi investigación no es simplemente contestar ciertas preguntas puramente científicas, sino lograr aplicar los conocimientos adquiridos a través de este estudio, para contribuir a la conservación de los primates guatemaltecos, y los bosques tropicales del Norte de Guatemala. Es por esto que el escenario ideal para la realización de este proyecto fue el Parque Nacional Tikal, Patrimonio de la Humanidad, no sólo por la imponente ciudad Maya sino por la extensa selva en la que ésta se encuentra, hogar de muchas especies de flora y fauna únicas en la región.

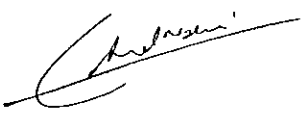
Agradezco la oportunidad que tuve de desarrollar este trabajo y a todas las personas e instituciones que colaboraron de una u otra manera en la elaboración y el éxito de este proyecto.


Vo. Bo:

(f)   
\_\_\_\_\_  
M. Sc. Enio Cano  
Asesor

Tribunal:

(f)   
\_\_\_\_\_  
M.Sc. Enio Cano  
Asesor

(f)   
\_\_\_\_\_  
Dra. Ellen Andresen  
Asesora

(f)   
\_\_\_\_\_  
Dr. Alfredo Cuarón  
Asesor

Fecha de aprobación: 27 de abril del 2004

## ÍNDICE

<b>Contenido</b>	<b>Páginas</b>
LISTA DE FIGURAS	vii
LISTA DE CUADROS	ix
RESUMEN	xi
I. INTRODUCCIÓN	1
II. JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVOS	5
III. METODOLOGÍA	7
A. ESPECIES DE ESTUDIO	7
B. SITIO DE ESTUDIO	15
C. TRABAJO DE CAMPO	20
IV. RESULTADOS	28
A. DIETA, DISPERSIÓN PRIMARIA DE SEMILLAS Y PATRONES DE DEFECACIÓN	28
B. COMUNIDAD DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS	48
C. DISPERSIÓN SECUNDARIA DE SEMILLAS	58

V. DISCUSIÓN	62
A. DIETA, DISPERSIÓN PRIMARIA DE SEMILLAS Y PATRONES DE DEFECACIÓN	62
B. DISPERSIÓN SECUNDARIA POR ESCARABAJOS COPRÓFAGOS	73
VI. CONCLUSIONES	79
VII. RECOMENDACIONES	82
VIII. LITERATURA CITADA	84
IX. ANEXOS	91

## LISTA DE FIGURAS

FIGURA	PÁGINA
1. Mapa de ubicación geográfica del Parque Nacional Tikal	18
2. Patrón disperso del experimento de dispersión secundaria	27
3. Patrón agregado del experimento de dispersión secundaria	27
4. Dieta de <i>A. pigra</i> en el mes de julio	29
5. Partes vegetales consumidas por <i>A. pigra</i> y <i>At. geoffroyi</i> en julio	30
6. Consumo de <i>B. alicastrum</i> por <i>A. pigra</i>	30
7. Dieta de <i>A. pigra</i> en observaciones <i>ad libitum</i>	31
8. Partes vegetales consumidas por <i>A. pigra</i> y <i>At. geoffroyi</i> de agosto a noviembre	31
9. Barras de error del tiempo de forrajeo	32
10. Barras de error de la altura de forrajeo	33
11. Dieta de <i>At. geoffroyi</i> en julio	36

12. Consumo de frutos y semillas de <i>B. alicastrum</i> por <i>At. geoffroyi</i>	37
13. Dieta de <i>At. geoffroyi</i> en observaciones <i>ad libitum</i>	37
14. Barras de error de la altura de defecación	43
15. Barras de error del peso de defecación	44
16. Barras de error del área de defecación	44
17. Horario de defecación	45
18. Uso de sitios de defecación	45
19. Semillas dispersadas por escarabajos coprófagos	59
20. Semillas enterradas por escarabajos coprófagos	60
21. Semillas dispersadas horizontalmente	61

## LISTA DE CUADROS

CUADRO	PÁGINA
1. Especies consumidas por <i>A. pigra</i>	33
2. Especies consumidas por <i>A. pigra</i> en observaciones <i>ad libitum</i>	34
3. Especies consumidas por <i>At. geoffroyi</i>	38
4. Especies consumidas por <i>At. geoffroyi</i> en observaciones <i>ad libitum</i>	39
5. Semillas en las heces de <i>A. pigra</i>	40
6. Semillas en las heces de <i>At. geoffroyi</i>	40
7. Caracterización de los patrones de defecación	46
8. Especies consumidas y sitios de defecación	47
9. Especies totales de escarabajos coprófagos	48
10. Escarabajos atraídos a las heces de <i>A. pigra</i>	53
11. Escarabajos atraídos a las heces de <i>At. geoffroyi</i>	54
12. Frecuencia de defecaciones de la tropa focal	91
13. Horario de defecaciones de <i>A. pigra</i>	91
14. Horario de defecaciones de <i>At. geoffroyi</i>	91

15. Semillas no dispersadas, dispersadas y perdidas en el experimento de dispersión secundaria patrón disperso de aullador	91
16. Semillas no dispersadas, dispersadas y perdidas en el experimento de dispersión secundaria patrón agregado de aullador	92
17. Semillas no dispersadas, dispersadas y perdidas en el experimento de dispersión secundaria patrón disperso de mono araña	92
18. Semillas no dispersadas, dispersadas y perdidas en el experimento de dispersión secundaria patrón agregado de mono araña.	92

## RESUMEN

En este estudio se compararon algunos aspectos de la calidad de dispersión para semillas de ramón, *Brosimum alicastrum*, por *Alouatta pigra* y *Ateles geoffroyi* en el Parque Nacional Tikal, por medio de la caracterización de la dieta y de los patrones de defecación de ambas especies y sus implicaciones para la dispersión secundaria por escarabajos coprófagos. Para ello se establecieron las diferencias en la atracción de especies e individuos de escarabajos coprófagos hacia las heces de *A. pigra* y *At. geoffroyi*. Se determinó si el patrón de defecación y el tipo de heces determinaba algún aspecto de la dispersión secundaria por escarabajos coprófagos.

Se encontró que la especie principal en la dieta de *A. pigra* y *At. geoffroyi* durante los meses de julio a noviembre fue *B. alicastrum*, del cual consumieron varias partes vegetales como brotes, hojas, frutos y semillas. Se observó a los monos consumir los frutos tiernos de *B. alicastrum* y escupir las semillas maduras realizando una dispersión externa de las semillas. Se estableció que ambas especies están actuando como dispersores primarios y depredadoras de las semillas de *B. alicastrum* en proporciones similares. La calidad de dispersión de semillas de *B. alicastrum* por cada especie de mono estará determinada por el destino que tengan las semillas escupidas comparadas con las semillas que caigan directamente del árbol. A pesar de que no están dispersando las semillas de *B. alicastrum* por endozoocoría, se encontraron otras especies de plantas que son dispersadas por este medio por los monos, como *Ficus sp.*, *Pouteria campechiana*, *Desmoncus ferox* y *Dendropanax arboreus*.

Se determinó que el patrón de defecación diurno de los monos aulladores es un patrón espacial de heces agregado, mientras que el patrón de defecación diurno de los monos araña es en su mayoría disperso, con diferencias en el número de individuos que defecan juntos, la frecuencia de defecaciones al día, el peso de las defecaciones individuales ( $t=2.53$ , 65 g.l.,  $P=0.014$ ) y el área del suelo del bosque cubierta por las heces de los monos ( $t=3.942$ , 37 g.l.,  $P=0.01$ ). La comunidad de escarabajos coprófagos atraída a las heces de los monos estuvo compuesta por 33 especies. Se estableció que es mayor el número de individuos que visitan las heces de los monos aulladores que las heces de los monos araña. Los hábitos (diurno-nocturno), el comportamiento (cavador-rodador) así como el tamaño de los escarabajos, determinan el tipo de semillas que los escarabajos están dispersando, en

este caso las semillas pequeñas y medianas son las que probablemente se benefician más siendo dispersadas por escarabajos coprófagos de esta comunidad.

Se encontró que si una semilla es dispersada (horizontal y/o verticalmente) no depende ni del tipo de heces ni del patrón de defecación. Sin embargo si una semilla es enterrada o no, depende del tipo de heces, siendo mayor el número de semillas enterradas al estar en heces de monos aulladores, pero no se encontró un efecto del patrón de defecación o el tipo de heces en la profundidad de enterramiento de las semillas. Por otro lado, se estableció que no existe un efecto del patrón de defecación ni del tipo de heces en la probabilidad de dispersión horizontal de las semillas o en la distancia horizontal de traslado.

Se determinó que *Brosimum alicastrum* es una especie muy importante en la dieta de los monos de Tikal, y podría ser una especie clave en este bosque. Por tener una importancia económica en la región puede ser una especie vulnerable y poner en peligro el equilibrio ecológico del bosque, así que es necesario estudiar más aspectos de las relaciones ecológicas de esta especie en los bosques de Petén para establecer programas de manejo que aseguren su conservación. Este estudio demuestra la importancia de mantener el hábitat de los primates en Guatemala, ya que éstos ayudan a mantener a la comunidad de escarabajos coprófagos y los procesos ecológicos en los que éstos participan, manteniendo la estructura del bosque.

## I. INTRODUCCIÓN

La mayoría de especies de árboles de bosques tropicales producen frutos que están adaptados para el consumo y la dispersión de las semillas por vertebrados frugívoros. Los frutos de la mayoría de estas plantas son consumidos por más de una especie de frugívoro, y por lo tanto las semillas de estas plantas son dispersadas por más de una especie de animal (Andresen 2000).

En bosques tropicales los primates constituyen una proporción de 25-45% de la biomasa de animales frugívoros, y son considerados agentes importantes en la dispersión de las semillas de un amplio rango de especies (Lambert 1998). Debido a que la dispersión de semillas y el establecimiento de plántulas son etapas cruciales en la vida de las plantas, en los trópicos las plantas dependen en gran manera de los animales que consumen sus frutos. La dispersión de semillas permite la colonización de nuevos microhabitats, reduce la competencia intraespecífica, reduce la depredación y mantiene la estructura genética de las poblaciones de plantas (Howe y Smallwood 1982).

Las semillas representan el potencial reproductivo de una planta así que, el trato que un animal frugívoro le da a una semilla va influir en mucho el éxito que la semilla tenga para convertirse en una planta adulta de la siguiente generación. La efectividad de un dispersor de semilla depende de la cantidad de semillas que dispersa, y de la calidad de dispersión (Schupp 1993). A su vez, la calidad de dispersión depende de varios factores como: 1) la distancia de dispersión con respecto al árbol parental, 2) el procesamiento de la semilla- si la semilla es defecada, escupida, si es dañada o no por el tracto digestivo, y el potencial de germinación de las semillas dispersadas en cada caso, 3) la conveniencia del sitio en el que la semilla es depositada para su germinación y establecimiento, y 4) la influencia de la acción del frugívoro en la probabilidad de dispersión secundaria o la depredación (Chapman 1995). Así, las especies de primates no sólo difieren en aspectos tales como la dieta que determinan directamente su rol como dispersores primarios de semillas, sino también en aspectos que pueden afectar el destino de la semilla luego de ser dispersada, y por lo tanto su papel como dispersores de manera indirecta. Uno de estos aspectos es el patrón espacial de las defecaciones. De acuerdo a características como el tamaño de los animales, su comportamiento social y de desplazamiento, las especies de primates difieren en los patrones de defecación, y esto puede afectar en diferentes formas el destino de la semilla luego de la dispersión (Andresen 2002a). El tamaño de las defecaciones, la cantidad de defecaciones juntas y el área del suelo del bosque cubierta por las heces son algunas de las características

que determinan la atracción de dispersores secundarios (escarabajos coprófagos) y depredadores (roedores) hacia las heces (Andresen 1999).

Estudios recientes (Estrada y Coates-Estrada 1991, Andresen 2001, 2002b) han mostrado que en bosques tropicales los escarabajos coprófagos (Scarabeidae) pueden ser dispersores secundarios de semillas cuya dispersión primaria ha sido por medio de las defecaciones de mamíferos. Los escarabajos coprófagos utilizan el estiércol de las defecaciones para alimentarse o para ovipositar. Muchos individuos de varias especies son rápidamente atraídos a las heces frescas y en pocas horas han enterrado todas las heces (Andresen 2004). El movimiento de estiércol lo realizan frecuentemente enterrándolo debajo de la superficie del suelo (Halffter y Edmonds 1992).

Según el comportamiento de procesamiento de las heces se clasifica a los escarabajos coprófagos en : cavadores (paracópridos) , rodadores (telecópridos) y endocópridos (Halffter y Edmonds 1982). Los rodadores hacen bolas de estiércol y se las llevan del sitio de defecación para enterrarlas, mientras que los cavadores hacen un agujero cerca del sitio de la defecación y comienzan a enterrar el estiércol; finalmente los endocópridos procesan el estiércol justo debajo de la pila de estiércol o dentro de ésta (Hansky y Cambefort 1991). Las consecuencias ecológicas de este comportamiento incluyen la fertilización del suelo y renovación del suelo, un incremento en la tasa del ciclo de nutrientes y una reducción en la transmisión de algunos parásitos. El movimiento horizontal y vertical de las semillas también ocurre (dispersión de semillas), pero el rol ecológico de los escarabajos como dispersores secundarios de semillas y sus efectos en la reproducción de las plantas es poco conocida (Andresen 2002b, 2004).

La dispersión secundaria de semillas por escarabajos coprófagos puede afectar la probabilidad de sobrevivencia de las semillas y las plántulas en muchas formas. Las semillas enterradas pueden ser menos depredadas al no ser detectadas por los depredadores de semillas en contraste con las semillas que quedan en la superficie del suelo. Además, las semillas enterradas podrían encontrar un ambiente más húmedo que las semillas en la superficie, el cual puede promover la sobrevivencia de la semilla y la germinación en unos casos, y en otros evitar el ataque de patógenos (Andresen 2001, 2002). Por otro lado el movimiento horizontal de semillas que realizan los escarabajos puede disminuir los efectos negativos de la agregación de semillas y la competencia entre plántulas (Andresen 2002) .

Se ha determinado que entre los factores que determinan la dispersión de semillas por escarabajos coprófagos está el tamaño de la semilla (Andresen 2002b). Las semillas grandes frecuentemente serán separadas del estiércol al caer al suelo, por lo que las semillas pequeñas tendrán más probabilidad de ser dispersadas por los escarabajos. Por otro lado, se ha

encontrado que las especies y el número de escarabajos atraídos a las defecaciones también son determinantes de la dispersión de semillas (Andresen 2002b).

Otro factor que influye grandemente el destino de las semillas dispersadas por las defecaciones de los mamíferos es el material fecal que acompaña la lluvia de semillas (Andresen 2001). Debido a que las heces varían entre especies por la dieta, patrones de defecación y patrones de forrajeo, los escarabajos podrían tener una preferencia por algún tipo de heces de determinada especie de frugívoro, y por lo tanto actuar como dispersores secundarios de las semillas consumidas por esas especies. En bosques neotropicales, se ha reportado que el estiércol de herbívoros como el de monos aulladores (*Alouatta* spp) es uno de los recursos preferidos de varias especies de escarabajos coprófagos (Estrada et al. 1993).

Se ha encontrado que el comportamiento de dispersión primaria de semillas del mono araña (*Ateles paniscus*) y mono aullador (*Alouatta seniculus*) difiere en tres formas relevantes su efectividad como dispersores de semillas: dieta, comportamiento social y patrones de defecación (Andresen 1999). En cuanto a dieta, los monos araña son principalmente frugívoros y se alimentan en gran medida de frutos maduros (Van Roosmalen y Klein 1988), mientras que los aulladores son considerados folívoros, sin embargo esta característica ha sido basada casi exclusivamente en el comportamiento de alimentación de *Alouatta palliata* y se conoce que los frutos pueden comprender hasta un 95% de la dieta de éste género de primates en ciertas épocas del año (Neville et al. 1988). Por otro lado, los monos aulladores viven en grupos cohesivos y utilizan árboles con suficientes frutos para alimentar a todo el grupo y, aunque los monos araña también prefieren árboles con mayor cantidad de frutos, su estructura social les permite separarse en grupos de tamaños variados de acuerdo a la disponibilidad de alimento. Para llenar sus requerimientos energéticos los monos araña deben visitar muchos árboles con frutos, y por lo tanto deben viajar más para encontrarlos (Andresen 1999).

Ambas especies de monos botan frutos y defecan semillas debajo del árbol parental, especialmente en aquellos con grandes cantidades de frutos maduros (G. Ponce obs. pers). Se ha observado que mientras que los aulladores producen grandes aglomeraciones de estiércol debido a que la mayoría de individuos de una tropa defecan al mismo tiempo y cerca unos de otros en partes inferiores del dosel, los monos araña defecan individualmente y en la parte alta del dosel, produciendo una lluvia dispersa de semillas y estiércol (Andresen 1999).

El destino de las semillas dispersadas en defecaciones agregadas como las producidas por monos aulladores, no ha sido comparado en muchos estudios con las defecaciones dispersas, que son producidas por la mayoría de los mamíferos arborícolas (Andresen 2002a),

entre ellos los monos araña. El patrón de defecación puede determinar la probabilidad de una semilla de ser dispersada por escarabajos coprófagos o ser depredada por roedores, debido a esto es importante caracterizar los patrones de defecación de las especies (dispersión primaria) y medir los efectos de éstos en la dispersión secundaria y depredación para poder establecer la calidad de dispersión que las semillas puedan presentar y su oportunidad de sobrevivencia. Esto nos indicaría a su vez la calidad de dispersión que las especies de monos realizan.

La dispersión de semillas por frugívoros juega un papel esencial en la regeneración de especies de plantas particulares, en la estructuración de comunidades vegetales y restauración de ambientes perturbados (Chapman y Onderdonk 1998). De este modo, los aspectos de dispersión de semillas por primates puede tener implicaciones prácticas en el manejo de bosques tropicales. Por ejemplo, como sugiere Andresen (2002a) a veces es necesario determinar qué especie dispersora de semillas debe convertirse en la centro de los esfuerzos de conservación cuando los objetivos son mantener la capacidad de regeneración de un parche de bosque. Al encontrarse el Parque Nacional Tikal en la frontera sur de la Reserva de Biosfera Maya y actuar como fuente de flora y fauna para parches de bosques como Cerro Cahuí y Biotopo El Zotz- San Miguel La Palotada , la función de los primates en la regeneración del bosque puede ser muy importantepara tomar decisiones de manejo en estos bosques.

## II. JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVOS

El estudio de la dispersión de semillas es especialmente relevante en los bosques tropicales debido a que los animales frugívoros dominan la biomasa de vertebrados en estos ecosistemas (Terborgh 1986), y porque >75% de las especies de plantas producen frutos que parecen estar adaptados para el consumo por los animales (Howe 1990). A pesar de que hay mucho traslape de recursos entre los primates y otros frugívoros arborícolas, como aves y murciélagos, existen plantas que dependen principalmente de los primates para la dispersión de semillas (Marsh y Loiselle 2003). Un aspecto crucial en la comprensión de las interacciones fruto- frugívoro , es el destino de las semillas luego de que han sido depositadas por un dispersor primario (Chambers y MacMahon 1994, Andresen 2002a).

Varios estudios han demostrado que los aspectos relacionados a los patrones de defecación de los animales frugívoros pueden afectar en gran manera el destino de las semillas luego de ser dispersadas, y como consecuencia juegan un papel importante en determinar la calidad de dichos frugívoros como dispersores de semillas (Garber y Lambert 1998, Andresen 1999, 2002a).

Al enfrentarnos con un aumento en la pérdida de hábitat, cacería y otras formas de perturbaciones de los ecosistemas, los estudios de dispersión de semillas pueden contestar ciertas preguntas importantes en términos de conservación y manejo (Garber y Lambert 1998). La discusión del papel de los primates en la estructuración de los bosques tropicales indica que éste no sólo es un tema de interés científico, sino que puede ser la base de argumentos que contribuyan a la preservación de las comunidades de primates y sus hábitats (Chapman 1995).

EL bosque del Parque Nacional Tikal es un escenario adecuado para iniciar la investigación en aspectos de la dispersión de semillas por primates, pues al servir de fuente de flora y fauna para bosques que se encuentran en una matriz de perturbación como el Biotopo Cerro Cahuí, los aspectos relacionados con la dinámica de regeneración del bosque son claves para elaborar programas de restauración y mantenimiento de bosques aislados. Además por su importancia ecológica y turística en Guatemala y Mesoamérica puede ser un sitio de inicio de programas de educación ambiental que utilicen a los primates como especies bandera para la protección de la Reserva de la Biosfera Maya- Patrimonio de la Humanidad.

### **Objetivo Principal**

- Comparar la calidad de dispersión por dos especies de primates, *Ateles geoffroyi* y *Alouatta pigra*, para semillas de un árbol del dosel, *Brosimum alicastrum* : Moraceae en un bosque tropical húmedo de Guatemala, teniendo en cuenta la dispersión secundaria por escarabajos coprófagos.

### **Objetivos Específicos**

1. Caracterizar la dieta de *Alouatta pigra* y *Ateles geoffroyi*, y cuantificar la dispersión primaria de semillas de *Brosimum alicastrum* así como de otras especies de plantas consumidas por parte de estos dos primates.
2. Caracterizar los patrones de defecación de *A. pigra* y *At. geoffroyi* , ya que es un factor que puede influir sobre la calidad de dispersión.
3. Establecer si existe diferencia en el número y/o especies de escarabajos coprófagos atraídos hacia las heces de *At. geoffroyi* y *A. pigra*, que puedan estar dispersando secundariamente las semillas defecadas.
4. Determinar si existe influencia del patrón de defecación y tipo de heces de las especies de monos en la dispersión secundaria por escarabajos coprófagos de semillas defecadas por los monos.

### III. MÉTODOLÓGÍA

#### A. ESPECIES DE ESTUDIO

Guatemala alberga tres especies de primates no humanos, estos son: el saraguato de manto (*Alouatta palliata* Gray 1949), el saraguato negro (*Alouatta pigra* Lawrence 1933) y el mono araña (*Ateles geoffroyi* Hasseltand y Kuhl 1820). Las dos últimas fueron las especies sobre las cuales se enfocó el presente estudio.

**1. *Alouatta pigra* (Lawrence 1933).** Comúnmente llamado mono aullador negro o saraguato negro, pertenece a la familia Cebidae, subfamilia Alouattinae Elliot 1904. Los monos del género *Alouatta* son los segundos más pesados del Nuevo Mundo, los machos adultos llegan a pesar 7 kg y las hembras adultas 6 kg (Neville et al.1988). Son monos corpulentos de extremidades cortas y gruesas, presentan un marcado dimorfismo sexual siendo los machos un 20% mayores que las hembras, con una tupida barba y con el escroto blanco. Tienen una cola prensil que funciona para sostenerse durante la locomoción o alimentación. Poseen el hueso hioides alargado que les permite producir fuertes vocalizaciones características del género (Neville et al 1988). Los machos emiten fuertes y graves rugidos que recorren largas distancias. Estos sonidos aparentemente mantienen a la tropa unida (Vaughan 1978), y definen el territorio de las tropas (Napier y Napier 1967).

El género *Alouatta* es el más ampliamente distribuido de los géneros de monos del Nuevo Mundo, se encuentra desde los 18° N en el estado mexicano de Veracruz y 20° N en la Península de Yucatán hasta los 27° S en el estado argentino de Corrientes y talvez hasta los 28° S en el estado de Río Grande do Sul en Brasil (Neville et al. 1988). El mono saraguato negro se distribuye desde el Sur Este de México (Tabasco, Norte de Chiapas y Península de Yucatán) hasta el Sur de Belice y el Norte de Guatemala (Reid 1997 y Aranda 2000). En Guatemala se ha reportado esta especie en la región Noreste del país en los departamentos de Petén, Quiché, Alta Verapaz, Baja Verapaz, Izabal, Zacapa y El Progreso, a altitudes entre 10 a 2,800 m SNM, pero mostrando preferencia por altitudes de 300 m SNM o menores (Silva-López 1995). En algunas partes de su rango geográfico *Alouatta pigra* se encuentra simpátricamente distribuido con *Alouatta palliata*, y se diferencia claramente de esta especie por su pelaje completamente negro, mientras que *A.palliata* tiene un pelaje color pardo oscuro (Neville et al 1988).

Los monos saraguates negros habitan principalmente en los bosques primarios siempre verdes y bosques húmedos sub tropicales, pero también se pueden encontrar en bosques de niebla, bosques de pantano, bosques inundables, bosques de mangle y bosques de galería (Neville et al 1988, Silva- López 1995, Aranda 2000). En zonas muy perturbadas pueden vivir en pequeños manchones de bosque (Aranda 2000). En áreas donde son cazados generalmente son muy tímidos y difíciles de observar pero son muy conspicuos en áreas protegidas (Reid 1997).

*A. pigra* es una especie diurna y arborícola que utiliza todos los niveles del bosque, pero principalmente las partes altas del dosel. A pesar de esto, puede bajar al suelo, especialmente en bosques discontinuos en los que se mueve a través de largos espacios abiertos entre árboles (Neville et al 1988). Esta especie vive en grupos de varios individuos (Reid 1997) conformados por varias hembras adultas, jóvenes y de uno a cuatro machos adultos (Aranda 2000), en Tikal se estima un tamaño promedio de tropa de  $8.7 \pm 2.2$  individuos (Estrada et al. 2004). También se han reportado machos solitarios cuyos estados de madurez varían entre juveniles hasta animales viejos (Carpenter 1965), y algunas hembras solitarias (Schlichte 1978). Normalmente el macho de más edad es el dominante en el grupo. En promedio el área de actividad de una tropa de *Alouatta pigra* varía entre 30 a 60 ha (Aranda 2000). En el área arqueológica principal de Tikal (5 km<sup>2</sup>) se estiman 10 tropas con 88 individuos (Estrada et al. 2004).

La dieta de esta especie está compuesta de hojas maduras y tiernas, brotes, frutos maduros y tiernos, semillas y flores; algunos coleópteros son consumidos inadvertidamente (Neville et al 1988). La mayor parte de su alimentación consiste en hojas tiernas y frutos maduros en proporciones iguales, caracterizando a la especie como folívora-frugívora (Aranda 2000). En Tikal se ha encontrado que el árbol *Brosimum alicastrum* es una fuente importante de alimento, del cual consumen hojas, frutos y flores. También son consumidas hojas y frutos de *Ficus sp*, y *Aspidosperma megalocarpon* en grandes cantidades (Schlichte 1978).

*Alouata* es uno de los géneros que ha sido reconocido como dispersor de semillas en varios bosques neotropicales (Andresen 2000). Se ha registrado que *A. pigra* está actuando como dispersor de semillas de varias especies de plantas en los bosques del norte de Guatemala. En el Biotopo Cerro Cahuí, Petén, *A. pigra* está dispersando las semillas de cinco especies (Rogers 2003), y en el Parque Laguna de Lachúa, Alta Verapaz están dispersando once especies de semillas (Baumgarten 2000). En Amazonía Central y Guyana Francesa *Alouatta seniculus* está dispersando más de 100 especies de semillas (Julliot 1996, Andresen 2002). De esta manera los monos saraguates contribuyen a la regeneración natural de los bosques tropicales.

Los monos saraguates pueden recorrer diariamente distancias que varían entre 200 m a 1000 m. El patrón de actividad de los monos saraguates comparado con el de los monos araña (género *Ateles*) es de menos movimiento, con períodos largos de tiempo de descanso casi iguales que los períodos de forrajeo. El patrón de forrajeo también es diferente, los monos saraguates pasan más tiempo en los árboles de alimentación que los monos araña (Neville et al. 1988).

Los monos saraguates utilizan ramas horizontales de tamaño mediano a grande usualmente sobre las que han estado forrajeando, como dormideros. Duermen en grupo o solitarios y ocasionalmente se movilizan durante la noche. La acumulación de heces es importante para localizar los sitios usados como dormitorio (Neville et al. 1988).

Los monos saraguates se encuentran en el Apéndice I de CITES (Convenio Internacional sobre el Tráfico de Especies Silvestres) y, esta situación hace aún más importante conocer el papel de esta especie en los procesos esenciales para el mantenimiento de los ecosistemas. Son localmente comunes en áreas protegidas, sin embargo están fuertemente amenazados por la deforestación y la cacería (Reid 1997).

Se han realizado relativamente pocos estudios sobre esta especie en Guatemala, la mayoría sobre aspectos de distribución (Curdts 1993, Silva-López 1995, Quan 1998), demografía (Baumgarten 2000, Rosales 2003), comportamiento (Bolin 1981), ecología alimentaria (Coelho 1975, Coelho y Bramblett 1976a, Coelho et al. 1976b), uso de hábitat (Schlichte 1978) y efectos de la dispersión de semillas en bosques degradados (Rogers 2003). Este es el primer estudio sobre el papel de los monos saraguates como dispersores de semillas, que cuantifica aspectos de dispersión secundaria por escarabajos coprófagos en un bosque tropical de Guatemala.

**2. *Ateles geoffroyi* (Hasseltand y Kuhl 1820).** Comúnmente llamado mono araña centroamericano, esta especie pertenece a la familia Cebidae, subfamilia Atelinae (Reid 1997, Aranda 2000). Es un mono de largas y delgadas extremidades con cola larga. Machos y hembras son aproximadamente del mismo tamaño, pero las hembras pueden distinguirse por su clítoris particularmente largo. Los animales adultos pesan entre 4 y 8 kg (Aranda 2000). Existen variaciones en el color del pelaje, el color general es negro en el dorso, pasando a ser blanco amarillento en el vientre. Existen en el neotrópico cuatro especies de *Ateles*: *At. geoffroyi*, *At. belzebuth*, *At. paniscus* y *At. fusciceps* y existen varias subespecies basadas en las diferencias del color del pelaje. Así, por ejemplo, se reconocen siete subespecies de *At.*

*geoffroyi*. Existe una gran controversia en cuanto a la subespecies que habitan en Guatemala, específicamente en Tikal, siendo según S. Pérez (com. Pers) *Ateles geoffroyi vellerosus*, y según Roosmalen y Klein (1988) y Reid (1997) *Ateles geoffroyi yucatanensis* cuya distribución se restringe al norte de Guatemala y Belice. Según Reid (1997) los monos araña que habitan las tierras altas del país pertenecen a la subespecie *At. geoffroyi pan.*

Los monos del género *Ateles* son los primates neotropicales cuya distribución llega a las mayores latitudes norte, pero donde sea que se encuentren, generalmente habitan extensos bosques tropicales y sub tropicales (Roosmalen y Klein 1988). La distribución de *Ateles geoffroyi* va desde México (Tamaulipas, Jalisco, Oaxaca) a través de la región centroamericana hasta el sureste de Panamá (Van Roosmalen y Klein 1988, Reid 1997). En Guatemala se ha reportado para la zona noreste del país, en los departamentos de El Petén, Izabal, Zacapa y Chiquimula. Los registros indican que esta especie se encuentra a altitudes entre los 100 m SNM y 2,000 m SNM, pero parece ser más abundante entre los 100 y 300 mSNM (Silva- López 1995).

Los monos araña de Centroamérica parecen ser más flexibles en cuanto a uso de hábitat que los monos araña suramericanos. Habitan en bosques siempre verdes aunque también pueden usar bosques semidecíduos, bosques de galería, bosques secos (Van Roosmalen y Klein 1988), bosques de mangle (Hernández 2003) y bosques de niebla (Aranda 2000). Generalmente están asociados a bosques no perturbados donde son conspicuos, pero cuando se les caza, son tímidos y puede ser muy difícil detectarlos (Reid 1988). La ausencia de *Ateles* sp. de la mayoría de áreas con actividades humanas resulta de la presión de cacería que frecuentemente acompaña a la destrucción de hábitat (Van Roosmalen y Klein 1988). Además al ser un animal altamente frugívoro necesita áreas de vida mucho más grandes (Johns y Skorupa 1987) que *Alouatta* por ejemplo, que puede sobrevivir con una dieta altamente folívora en fragmentos pequeños de hábitat (Neves y Rylands 1991). En Amazonía Central se ha determinado que *Ateles* desaparece de los fragmentos de 1 y 10 ha (Rylands y Keuroghlian 1988). *Ateles* también es vulnerable porque tiene una baja tasa reproductiva (Symington 1988).

Los monos araña son diurnos y arborícolas, usualmente utilizan la parte más alta del dosel del bosque (20-30 m) (Van Roosmalen y Klein 1998, Reid 1997). Viven en grupos de tamaño mediano (Cant 1978) que se fragmentan en subgrupos de varios tamaños y composición, y andan independientes por el bosque en la misma área general. La única asociación duradera es la que tienen las hembras con sus crías (Van Roosmalen y Klein 1988). En el área arqueológica de Tikal (5 km<sup>2</sup>) se estiman 99 subgrupos de mono araña compuestos

por 282 individuos, el tamaño promedio de grupo estimado es de  $4.7 \pm 2.6$  individuos (Estrada et al. 2004).

La dieta de los monos araña es frugívora y se alimentan de gran cantidad de frutos maduros. También suplementan su dieta con semillas tiernas, partes florales, hojas, pseudobulbos, raíces aéreas, corteza de árboles y miel. Posiblemente ingieren de manera accidental larvas de insectos parásitos de los frutos de higos (Van Roosmalen y Klein 1988) y otros artrópodos. Se ha reportado para los bosques de El Salvador que entre las especies de plantas importantes en la dieta de los monos araña se encuentran: *Brosimum alicastrum*, *Ficus sp.*, *Castilla elastica* y *Cecropia peltata*, (Hernández 2003). Los monos araña no gastan energía y tiempo seleccionando las partes del fruto que se comen, sino que tragan todo el fruto o, cuando la cubierta es gruesa o dura abren el fruto con los dientes y se tragan el interior (incluyendo semillas). En algunos casos muerden y dañan las semillas impidiendo que éstas germinen, pero generalmente se las tragan intactas sin masticar y pasan a través de su sistema digestivo sin perder su capacidad de germinación (Van Roosmalen y Klein 1988).

Los monos araña generalmente ingieren grandes cantidades de semillas en períodos de tiempo cortos. Se ha reportado que *Ateles paniscus* dispersó 71 especies de semillas en un período de seis meses en un bosque tropical peruano (Andresen 1999), y hasta 67 especies dispersadas por *Ateles belzebuth* en un bosque colombiano (Stevenson et al. 2002). *Ateles* tiende a dispersar más semillas que *Alouatta* debido a su dieta casi exclusivamente frugívora, que los hace consumir más frutos de un mayor número de especies que los monos aulladores, que son altamente folívoros (Andresen 1999). Así, los monos araña cumplen con la función de dispersores de semillas de varias especies de plantas y contribuyen a la regeneración natural del bosque.

El patrón de actividad de los monos araña es de mucho mayor movimiento que el de los monos saraguates, ya que pasan menor parte del tiempo descansando y pasan mucho tiempo forrajeando. El patrón de forrajeo es diferente en la medida en que los monos araña generalmente permanecen períodos de tiempo cortos alimentándose en cada árbol (Neville 1988).

Los monos araña se encuentran en el Apéndice I de CITES. Por esta razón es aún más importante conocer las interacciones de esta especie en los procesos ecológicos esenciales para mantener el equilibrio y la diversidad ecológica. Las principales amenazas para esta especie son la destrucción del hábitat y la cacería. Actualmente las poblaciones se están restringiendo a las áreas protegidas del país, provocando una fragmentación de las

poblaciones nacionales de monos araña, lo cual los hace aún más vulnerables a las extinciones locales.

Relativamente pocos estudios se han realizado sobre monos araña en Guatemala, la mayoría sobre aspectos demográficos (Cant 1978, Bramblett et al. 1980) y de ecología alimentaria (Coelho 1975, Coelho et al. 1976a, Coelho et al. 1976b, Coelho et al. 1976). Este es el primer estudio para determinar el papel de los monos araña como dispersores de semillas, tomando en cuenta aspectos de la dispersión secundaria por escarabajos coprófagos en un bosque tropical de Guatemala.

**3. Escarabajos coprófagos.** Los escarabajos coprófagos pertenecen a tres subfamilias de Scarabaeidae: Aphodiinae, Geotrupinae (Geotrupini) y Scarabaeinae. La mayoría de estos insectos utiliza el excremento de vertebrados como única fuente de alimento para adultos y larvas. Sin embargo, solamente para Scarabaeinae la coprofagia es una característica de la mayoría de las especies, y sólo una pequeña minoría de especies depende de otro tipo de material orgánico en descomposición (Halffter y Edmonds 1982).

A pesar de que existen algunas especies que tienen preferencias sobre un tipo de heces en especial (e.g., heces de monos en bosques tropicales de América, heces de marsupiales en Australia), los Scarabaeinae coprófagos de bosques tropicales no son tan selectivos con el tipo de excremento que van a utilizar (Hanski y Cambefort 1991), como lo son con el lugar en el que lo van a utilizar (Halffter y Edmonds 1982).

Existe una mayor diversidad de escarabajos coprófagos en las regiones tropicales que en las regiones templadas, y están ausentes en las regiones polares. En las montañas subtropicales y tropicales (particularmente evidente en la zona de transición mexicana), al aumentar la altitud (arriba de los 2000 m SNM) los Scarabaeinae son remplazados progresivamente por Aphodiinae y Geotrupini. A pesar de que en las regiones templadas los Aphodiinae y Geotrupini constituyen la fauna coprófaga dominante, la diversidad nunca llega a ser tan alta como la de los Scarabaeinae en los trópicos (Halffter y Edmonds 1982).

Los factores climáticos que más afectan la distribución espacial y temporal de los Scarabaeinae son la temperatura y la precipitación. La actividad de la mayoría de especies está restringida a áreas donde la precipitación anual excede los 250 mm y donde la temperatura promedio excede los 15°C. Esto sugiere que los Scarabaeinae habitan las regiones templadas y tropicales, y que la actividad de los adultos normalmente se restringe a los períodos más húmedos y cálidos en el año. En cuanto a la distribución temporal, el

ensamble de especies nocturnas predomina sobre las diurnas en los bosques del neotrópico y África (Halffter y Edmonds 1982).

Se ha determinado que las distribuciones locales de los Scarabaeinae están determinadas por la cobertura vegetal del hábitat. Generalmente existe una marcada diferencia entre la fauna de áreas abiertas y la de bosques en las regiones tropicales (Halffter y Edmonds 1982).

Los escarabajos coprófagos son de importancia ecológica ya que son los principales actores en el ciclo de descomposición de desechos orgánicos y la redistribución de sustancias biológicas útiles en las comunidades en que habitan (Halffter y Edmonds 1982). Las consecuencias ecológicas del comportamiento de relocalización de las heces incluyen la fertilización y aeración del suelo, un incremento en la tasa del ciclo de nutrientes, aumento en la absorción de nutrientes por las plantas, la reducción en la transmisión de algunos parásitos, y dispersión de semillas (Andresen y Feer en prensa). Debido al movimiento horizontal o vertical de las semillas presentes en las heces, i.e. dispersión de semillas, los escarabajos coprófagos en los bosques tropicales tienen un papel muy importante en la reproducción de las plantas y por lo tanto en la regeneración del bosque (Andresen 2002b, Andresen y Feer en prensa).

La dispersión secundaria de semillas por escarabajos coprófagos puede afectar la probabilidad de sobrevivencia de las semillas y las plántulas de varias maneras. Por ejemplo, las semillas que son enterradas pueden evadir la detección por depredadores al contrario de las semillas que se encuentran en la superficie y esto puede tener efectos importantes en la demografía de la plantas. Además, las semillas enterradas pueden encontrar un ambiente más favorable para la germinación. Por otro lado, el movimiento horizontal de las semillas puede disminuir los efectos negativos de la agregación de semillas y la competencia intraespecífica (Andresen 2002, Andresen y Feer en prensa).

Entre los factores que determinan si una semilla es dispersada por escarabajos están las características de los escarabajos, tales como tamaño y comportamiento en el procesamiento de las heces (cavadores vrs. rodadores), y características de las semillas, principalmente su tamaño (Andresen 2002b). Entre los factores que son extrínsecos, es decir que afectan indirectamente la interacción escarabajo-semilla, están las características asociadas al dispersor primario, tales como, el patrón de defecación y características ambientales como la hora del día, época del año y grado de perturbación del hábitat (Andresen y Feer en prensa).

**4. *Brosimum alicastrum* Sw. subsp. *alicastrum* C.C. (Berg 1972).** Es un árbol perteneciente a la familia Moraceae, comúnmente llamado ramón, "ujushte y ox" (Maya) (Mac Vean 2003), y que es característico de las zonas tropicales del continente Americano (Vega et al. 2003). Se distribuye desde el sur de México a través de Centroamérica hasta Colombia, Perú, Venezuela y en las Islas Caribe: Cuba, Jamaica y Trinidad (Berg 1972, Mac Vean 2003). Comúnmente se encuentra a altitudes  $\leq 300$  m SNM. En Guatemala está presente en Petén, Alta Verapaz, Izabal, Escuintla, Retalhuleu, Quiché y Huehuetenango (Mac Vean 2003).

*B. alicastrum* es un árbol perennifolio o subperennifolio, de 20 a 40 m de altura, con un diámetro a la altura del pecho entre 50 y 150 cm con contrafustes bien desarrollados (Berg 1972, Mac Vean 2003). Los frutos son drupas de 2 a 3 cm de diámetro, globosos con pericarpio carnoso, verde amarillento o anaranjado, de sabor y olor dulces, cubiertas en la superficie con numerosas escamas. Contiene solamente una semilla redonda y aplanada de 9-13 mm de largo y 16-20 mm de ancho. Las semillas están cubiertas por una testa papirácea de color moreno claro, con los cotiledones montados uno sobre el otro, verdes, gruesos y feculentos (Berg 1972, Mac Vean 2003). Es una especie monoica y su sexualidad cambia del estado femenino al masculino a partir de cierta etapa de su ciclo de vida (Berg 1972).

Aunque esta especie tiene un amplio espectro ecológico, encontrándose en bosque espinoso, bosque tropical caducifolio, bosque tropical perennifolio, bosque tropical subcaducifolio, bosque tropical subperennifolio y matorral xerófilo (Berg 1972), su mayor abundancia y crecimiento se presentan en las zonas tropicales húmedas (Vega et al. 2003). Muchas veces forma grandes extensiones llamadas "ramonales" (Mac Vean 2003). Se ha encontrado que su distribución está relacionada con los bosques no perturbados (Schulze y Whitacre 1999), aunque también se ha observado una alta densidad de esta especie en los sitios con ruinas Mayas, y se especuló que se debía a que los Mayas la favorecieron al cultivarla con propósitos económicos. Sin embargo se ha encontrado que los patrones de distribución de esta especie están más relacionados con condiciones edáficas y topográficas (Schulze y Whitacre 1999). También la precipitación y la altitud contribuyen a la agrupación ecológica de *B. alicastrum* (Vega 2003). Para el Parque Nacional Tikal se ha determinado una densidad de ramón en el bosque alto seco y el bosque alto estándar de 85.4 individuos /ha y 56.6 individuos /ha respectivamente (clasificación del bosque según Schulze y Whitacre 1999).

En la Península de Yucatán, México florece de enero a junio y su período de fructificación es entre abril y septiembre. En Tikal, la fructificación comienza en la época lluviosa (junio-diciembre) y termina en la época seca (enero-mayo) (Ramírez-Zea 1997). Sólo individuos mayores de 20 m de altura producen flores y frutos. Una vez que las semillas caen al suelo, las plántulas emergen en un período menor de un mes. La germinación se inicia a

los 10 días y se completa a los 24 días, obteniéndose un 75% de germinación a los 16 días (Berg 1972).

Las semillas son dispersadas por aves y mamíferos frugívoros, que comen el fruto y defecan, escupen o regurgitan la semilla. Entre los dispersores que se han registrado están los murciélagos *Artibeus jamaicensis*, *A. phaeothis*, *Sturnira udoyice* y *Corollia perspicillata*; al mono aullador *Alouatta palliata*, ardillas *Sciurus yucatanensis*, y mapaches *Procion lotor*. En Quintana Roo, México se observaron las siguientes aves consumiendo y dispersando las semillas: *Ortalis vetula* y *Crax rubra*. Como dispersores secundarios figuran el ratón *Heteromys desmarestianus* y el roedor caviomorfo *Agoutí paca*, y como depredadores se reporta a los roedores *Heteromys desmarestianus* y *Dasyprocta punctata* (Berg 1972).

Este árbol tiene muchos usos en las regiones tropicales, principalmente en la construcción y en la medicina tradicional (por ejemplo, la cocción de la corteza se usa para estimular las depresiones del sistema nervioso central, el látex del tronco es usado contra afecciones del estómago y es vendido en algunas farmacias de Guatemala, especialmente en Petén). También se usa como alimento: las hojas son forraje para animales de carga y ganado, de la pulpa del fruto se hacen mermeladas y la semilla es comestible y usada desde época de los Mayas para hacer harina para tortillas. Las semillas tostadas se comen y semejan al sabor de las castañas y hervidas son sustituto de la papa y el látex en agua se ha empleado como sustituto de la leche humana (Mac Vean 2003).

No obstante que *B. alicastrum* es una de las especies arbóreas más estudiadas en las zonas tropicales, debido principalmente a su gran variedad de usos, la mayor parte de los estudios se han enfocado en su aprovechamiento y muy pocos en su ecología y conservación (Vega 2003). Debido a su importancia económica y ecológica, su abundancia en Tikal y a que ha sido reportada como una de las especies más utilizadas como alimento por monos saraguates y monos araña (Schlichte 1978, Cant 1990, Hernández 2003), se eligió al ramón como especie focal para determinar la calidad de dispersión de sus semillas por los primates de Tikal.

## **B. SITIO DE ESTUDIO**

**1. Parque Nacional Tikal.** Tikal es declarado Parque Nacional el 26 de mayo de 1955, por el Decreto No.4-89 de la Ley de Áreas Protegidas, y en 1990 se declara la Zona Núcleo de la Reserva de Biósfera Maya por el Acuerdo Gubernativo No. 239-2003. Se encuentra ubicado en el sector noreste del departamento de Petén, en jurisdicción de los municipios de Flores y San José. Tiene un área total de 575.83 km<sup>2</sup>, y limita al norte con la Concesión Forestal

Comunitaria de Uaxactún, al noreste con el Corredor Biológico Mirador- Río Azul – Tikal – Yaxhá, que junto con otras concesiones forestales es parte de la Zona de Usos Múltiples de la Reserva de Biósfera Maya (RBM) (Fig. 1). Al este colinda con el Monumento Natural Yaxhá, al sur con la Zona de Amortiguamiento de la RBM, donde se encuentra la comunidad de Zocotzal y parcelas de pobladores de las comunidades vecinas. Al oeste limita con el Biotopo San Miguel La Palotada-El Zotz y al nooeste con la Concesión Industrial La Gloria (Ministerio de Cultura y Deportes 2003).

Tikal fue declarado Parque Nacional por la presencia de la antigua ciudad Maya Tikal, considerada como una de las más grandes e importantes de dicha civilización. Es el primer sitio reconocido por UNESCO en 1979 con categoría de Patrimonio Mixto Cultural y Natural de la Humanidad, constituyendo el Patrimonio Mundial más visitado de Guatemala y de Centro América. Tikal juega un papel muy importante en las divisas producidas por turismo para el país, para el año 2000 se reportaron 223,003 visitantes nacionales y extranjeros (Ministerio de Cultura y Deportes 2003).

La selva tropical de las tierras bajas de Petén tiene aproximadamente 11,000 años de edad, y se considera que fue fuertemente perturbada hasta hace 1,200 años (fin del Período Clásico Maya), a pesar de que se conservaron áreas remanentes de especies hoy abundantes (Shulze y Whitacre 1999). La vegetación natural se regeneró paulatinamente hasta formar la selva que hoy se observa que tiene solamente 1,000 años o menos (Méndez 1999). Las perturbaciones ecológicas más recientes ocurrieron en los años 60, durante los trabajos de la Universidad de Pennsylvania en la Zona Arqueológica Núcleo (Ministerio de Cultura y Deportes 2003).

Tikal se encuentra en un contexto natural de bosque húmedo subtropical en la franja de los bosques secos subtropicales de la Península de Yucatán, con un promedio de 1,350 mm de precipitación anual. La topografía del parque varía de 160 m a 450 m SNM, la temperatura media oscila entre 21° y 24° C, mientras que en los extremos se ha registrado 10° y 38° C (Ministerio de Cultura y Deportes 2003).

La forma topográfica y las características de la vegetación son similares a lo largo de la región noreste de Petén, al igual que las especies, estructuras forestales y microclima. El bosque de Tikal se considera representativo de los bosques del sector este de la RBM y de la parte central de la Selva Maya, compartida por Guatemala, Belice y México. En términos de manejo, el parque ha sido un factor clave en la conservación del sector noreste de la Reserva, actuando como freno al avance de la frontera agrícola, y ha sido relativamente eficaz en el

combate a incendios forestales, debido al programa antiincendios ejecutado por las autoridades del Parque (Ministerio de Cultura y Deportes 2003).

La flora y la fauna de Tikal representan a la mayor parte de la flora y fauna de la región noreste de Petén. Respecto a fauna se han reportado 352 especies de aves, entre ellas 50 especies de rapaces y más de 60 especies raras como el halcón pecho naranja (*Falco deiroleucus*) y el águila crestada (*Morphnus guianensis*), y 88 especies de aves neárticas migratorias.

Existen tres especies de aves cinegéticas grandes, consideradas como una fuente importante de alimento para los habitantes de la región: el faisán (*Crax rubra*), el pavo ocelado (*Meleagris ocellara*) y la cojolita (*Peneloe purpurascens*) (Ministerio de Cultura y Deportes 2003).

En la herpetofauna, se han reportado 155 especies de reptiles y 25 anfibios, destacando la serpiente venenosa barba amarilla (*Bothrops asper*) por su alta incidencia en mordeduras, el cocodrilo de pantano (*Crocodylus moreleti*), la rana arborícola de ojos grandes (*Agalychnis callidryas*) y el sapo Moi (*Rhinophrynus dorsalis*) (Ministerio de Cultura y Deportes 2003).

Se reportan entre 100 y 105 especies de mamíferos en el parque, entre los que destacan las 5 especies de felinos, jaguar (*Pantera onca*), ocelote (*Felis pardalis*), margay-tigrillo (*Felis wiedii*), puma (*Felis concolor*) y onza (*Herpailurus yaguaroundi*); y 60 especies de murciélagos de las 94 que existen en Guatemala. Además se reportan especies mayores como el tapir (*Tapirus baidii*), el jabalí (*Tayassu pecari*), el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) y los conspicuos monos aulladores (*Alouatta pigra*) y monos araña (*Ateles geoffroyi*) (Ministerio de Cultura y Deportes 2003).

También se han reportado 535 especies de mariposas, entre ellas 92 especies nuevas reportadas para Guatemala. Entre las especies de plantas con usos comestibles más representativas están *Brosimum alicastrum* que forma grupos densos denominados "ramonales", el chicozapote *Achras zapota*, el guayo *Talisia aolivaeformis*, el aguacate *Persea americana*, el mamey *Calocarpum mammosum* y el manax *Pseudolmedia spuria* (Lundell 1937). Además hay que destacar la presencia de especies económicamente importantes que han sido productos de exportación, como el chicozapote-*Malikara sapota* (se extrae el látex - chicle), el xate- *Chamaedorea elegans* y *Chamaedorea oblongata* (vendido para uso ornamental) y la pimienta -*Pimienta dioica* (vendido como especia). Hasta los años 1970 las

actividades de extracción de materiales del bosque era la base de la economía de muchos pobladores del Petén.

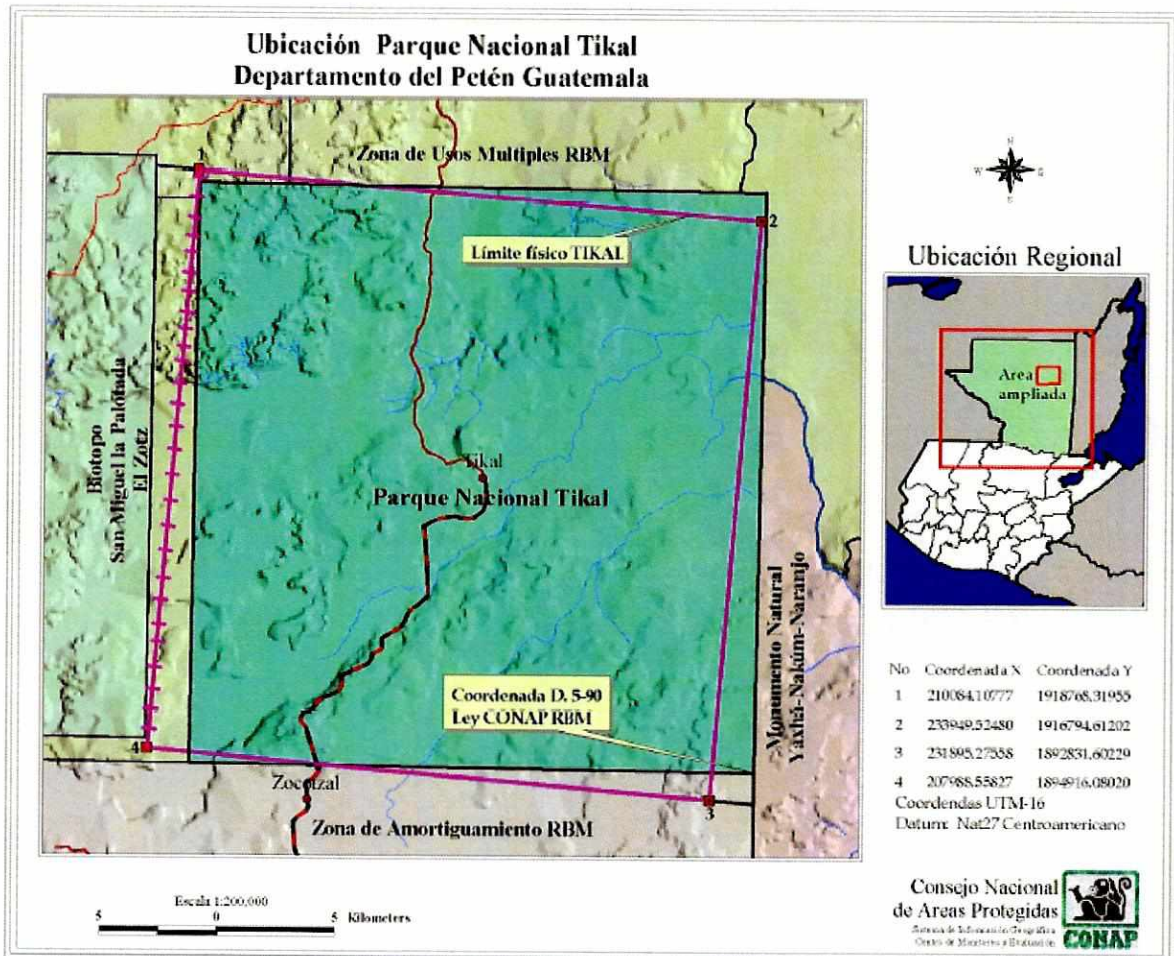


Figura 1. Mapa de ubicación del parque Nacional Tikal

El chicle ha sido explotado desde hace un siglo, y la mayor densidad de árboles de chicozapote se encuentra en la Reserva de la Biósfera Maya, así también el xate que ha formado parte de la historia social de Petén (Manzanero 1999). Por esta razón el bosque de Tikal tiene además de una importancia ecológica como reservorio de germoplasma que funciona como fuente para remanentes boscosos menores como el Biotopo Cerro Cahuí, ubicado al sur de Tikal; una importancia cultural-económica al ser parte de una cultura de recolectores del bosque (Dugelby 1999).

Entre las amenazas que enfrenta el Parque está el que en los alrededores se ubican varias comunidades: al norte Uaxactún y al sur en la ruta hacia El Remate, El Porvenir, El Caoba y El Capulinar. La economía de estas comunidades se basa en la ganadería y agricultura de subsistencia –principalmente maíz, frijol, pepitoria. Además la segunda fuente económica alternativa proviene de trabajo asalariado y extracción de xate, pimienta, elaboración de artesanías, cacería y turismo. Estas comunidades fueron formadas por habitantes de otros departamentos del país. A pesar de que el parque es Zona Núcleo de la RBM, que impide la extracción de cualquier material del bosque, existe extracción ilegal de recursos forestales no maderables como xate, guano, pita floja y pimienta, cacería y saqueo de piezas arqueológicas. La extracción ilegal de especies maderables ocurrió antes de que el parque fuera establecido, y en la actualidad no es una amenaza (Ministerio de Cultura y Deportes 2003).

Los incendios forestales se consideran la segunda amenaza más fuerte y la principal dentro de los límites del parque, aunque existen planes que se implementan para prevenir y combatir estos desastres y en los últimos años han tenido éxito. También hay una propuesta para la construcción de un tramo carretero que parte de Tikal hacia Uaxactún, extendiéndose hacia la frontera mexicana para unir a las antiguas ciudades mayas El Mirador, y hacia el otro extremo con Río Azul, bajo el marco del Plan Puebla Panamá. El avance de la frontera agrícola es un problema serio en el límite sur del parque, donde la tala para agricultura y ganadería han provocado que se disminuya la conectividad del parque y el paisaje circundante, especialmente el Biotopo Cerro Cahuí (Ministerio de Cultura y Deportes 2003).

Entre las investigaciones biológicas que se han realizado en el parque se conocen las investigaciones botánicas del Carnegie Institution de Washington en 1937, los informes de Cirus Lundell sobre la vegetación de Petén que describen mucha de la flora de Tikal, y reportan por primera vez la existencia del remanente de pinos que se localiza al noreste del parque. El libro "Las Aves de Tikal" por F. Smithe publicado en 1966. También estudios preliminares sobre la vertebrados (reptiles y anfibios) realizados durante el período en que el

Museo de la Universidad de Pennsylvania estuvo trabajando en Tikal (Ministerio de Cultura y Deportes 2003).

Estudios sobre el ramón (*Brosimum alicastrum*), por Puleston entre 1967 y 1973 en las cuales propuso que los frutos de este árbol eran una alternativa de subsistencia para los Mayas del Clásico del Centro Sureste de las tierras bajas. La metodología de Puleston fue utilizada en posteriores estudios sobre la organización social y dieta de los primates de Tikal (*Alouatta villosa*) y (*Ateles geoffroyi*), realizada por Coelho, Bramblett y Quick entre 1973 y 1977 (Ministerio de Cultura y Deportes 2003).

También se realizó un análisis a mediano plazo sobre ecología, locomoción, población, organización social y dieta de los monos aulladores y monos araña por Cant en 1975 y 1976. Además estudios sobre varios aspectos de la historia natural y el comportamiento del pavo ocelado por M. González y H. Quigley en 1988-1989 y 1993-1994 (Ministerio de Cultura y Deportes 2003).

Otros estudios sobre el uso de leña en el parque y las alternativas potenciales elaborado por B. Ponce en 1995, un estudio sobre el hábitat requerido por las mariposas diurnas y sus respuestas al cambio en el uso del suelo realizado por C. Méndez en 1992 y 1994. Se han hecho también varios estudios sobre roedores en 1995 y 1997 por M. Jolón (Ministerio de Cultura y Deportes 2003).

Una clasificación de las comunidades ecológicas vegetales del parque fue realizada por Schulze y Whitacre; también en 1999 R. Bjork estudia los impactos de la alteración del bosque tropical en el uso espacial y temporal de los loros reales (*Amazona farinosa*). En 1998 y 1999 se realizó un estudio de la microbiota del parque por E. Rizzo. En el año 2000 RARE Center inicia un proyecto para la promoción del ecoturismo como una forma de generación de ingresos para el manejo del Parque (Ministerio de Cultura y Deportes 2003).

## **C. TRABAJO DE CAMPO**

### **1. Dieta y patrones de defecación de los monos**

**a. Observaciones.** Este estudio fue realizado durante los meses de julio a noviembre de 2003. Para caracterizar cuantitativamente la dieta y los patrones de defecación de los monos aulladores, se escogió una tropa focal de aulladores compuesta por 8 individuos (un macho adulto, un macho juvenil, un macho infante, cuatro hembras adultas y una hembra juvenil) que se siguió por 5 días (julio 2003), de 5:00-17:00 horas. Se ubicaba la tropa en el

dormidero y se les seguía hasta el nuevo dormidero esa tarde. Las observaciones fueron realizadas durante cuatro días consecutivos y el quinto día de observaciones se realizó una semana después por asuntos de logística. En el caso de los monos araña se hicieron observaciones de animal focal. Se siguió un individuo adulto hasta que éste se perdía de vista. Después se escogía un individuo adulto diferente para observarlo hasta que se perdiera de vista, y así sucesivamente. Estas observaciones se realizaron durante 5 días consecutivos de 5:00-17:00 horas (julio 2003). A pesar de que para monos araña no hubo observaciones de tropa focal, ya que este género de primates no forma tropas estables, siempre fueron observados individuos de la misma comunidad. El número de individuos de mono araña presentes en un momento dado variaba entre 1 y 4 individuos. Las técnicas de observación fueron diferentes para ambas especies de monos dadas las diferencias en su estructura social y comportamiento.

Para ambas especies se registró el comportamiento de defecación y alimentación del individuo o tropa focal. En las observaciones de alimentación se registraron las especies vegetales consumidas, las partes consumidas, la altura de forrajeo y el tiempo que permanecían forrajeando en cada árbol. Durante el resto del estudio (agosto-noviembre 2003) se realizaron observaciones de alimentación *ad libitum*, en las que se registró la alimentación de monos que eran vistos durante las caminatas en el bosque. Las partes consumidas fueron definidas de la siguiente manera: fruto maduro (cuando los monos consumieron la pulpa del fruto sin masticar la semilla, la cual fue tragada o escupida intacta), fruto tierno (consumo de la semilla tierna, la semilla muere), semilla (consumo de semilla madura, la semilla muere), hojas maduras, hojas tiernas y brotes (consumo de retoños de hojas en su etapa más temprana de desarrollo). Para las especies de las que los monos consumieron frutos maduros se clasificó las semillas según tamaño en grandes ( $\geq 15$  mm), medianas (5 -15 mm) y pequeñas ( $\leq 5$  mm). Se colectaron y preservaron en alcohol al 80% las semillas que fueron encontradas en las heces y fueron clasificadas según tamaño.

Las especies vegetales consumidas fueron identificadas por los nombres comunes o colectando partes vegetales para su identificación en el herbario UVAL del Instituto de Investigaciones de la Universidad del Valle de Guatemala.

En las observaciones del comportamiento de defecación se definió como evento de defecación cada vez que un individuo defecaba, sólo o en compañía de toda la tropa (en el caso de los aulladores). Se registraron los siguientes datos: el número de eventos de defecación de cada individuo, el sitio de defecación (georeferenciado mediante un GPS), el horario de defecación, la altura de defecación, el número de animales que defecaron juntos; la distancia entre los animales que defecaron juntos, el peso de la defecación del animal focal

(en el caso de monos araña) , el peso de pilas de heces individuales (en el caso de la tropa de aulladores) y se estimó el área del suelo del bosque que quedó cubierta por las heces. Se reporta el promedio del área del suelo cubierta por heces de varios individuos (tropa) de monos aulladores que defecaron juntos y para un individuo de mono araña que defecó solo. El área del suelo cubierta por heces fue calculada utilizando los pasos de la misma persona para transformarlos a metros cuadrados. La estimación de la altura se realizó por la misma persona luego de haber calibrado el cálculo de la altura en árboles.

Durante el estudio se hicieron colectas de heces de ambas especies de monos, tanto de heces que se encontraban en el sendero al hacer caminatas de búsqueda, así como heces que se recogían directamente de los eventos de defecación que eran observados. Las heces fueron depositadas en vasos plásticos y guardadas en la sombra para utilizarlas el mismo día o refrigeradas para utilizarlas al día siguiente (Andresen 2002). Las heces se usaron como cebo en las trampas para captura de escarabajos coprófagos y en los experimentos de dispersión secundaria por escarabajos coprófagos.

**b. Análisis de datos.** Se determinó el porcentaje de consumo de cada especie vegetal para cada especie de mono durante los 5 días de observaciones, y por separado el consumo registrado durante el resto del estudio con observaciones *ad libitum* . También se determinó el porcentaje de consumo de las diferentes partes vegetales para cada especie de mono durante los 5 días de observaciones y el resto del estudio. Para determinar si existían diferencias entre las dos especies de monos en la altura de defecación y la altura de forrajeo se realizaron pruebas de t de Student de dos colas. Asimismo, para determinar si existe diferencia entre la altura de defecación y la altura de forrajeo para cada especie se realizó una prueba de t de Student de dos colas para cada especie de primate. Para determinar si existían diferencias en el peso de montículos de heces individuales de cada especie de mono así como diferencias en el área del suelo del bosque cubierta con heces por cada especie, también se realizaron pruebas de t de Student de dos colas. También se calculó el peso promedio de heces en el área del suelo cubierta por heces de mono aullador y mono araña. Los datos de área cubierta por heces y del peso de defecaciones individuales fueron transformados utilizando la función de logaritmo en base 10 ( $x' = \log(x+1)$ ) (Zar 1999). Todas las pruebas estadísticas se llevaron a cabo con el programa SPSS 9.0 (Daniel 1999).

Se calculó la frecuencia de defecación para cada especie y se determinó el porcentaje de uso de sitios de defecación para cada especie. Además se calcularon los gramos de heces producidos por un individuo de cada especie diariamente, tomando en cuenta la frecuencia de defecaciones al día. Para los monos aulladores se calculó el porcentaje de individuos con

respecto al total de individuos en la tropa en cada evento de defecación y el número de eventos de defecación por individuo por día. En el área de defecación de un mono araña y de la tropa de aulladores, se estimaron los gramos de heces por metro cuadrado en el suelo.

## **2. Escarabajos coprófagos atraídos a heces de *Ateles geoffroyi* y *Alouatta pigra***

**a. Colecta de escarabajos.** Para determinar las especies de escarabajos que actúan como potenciales dispersores secundarios para semillas presentes en defecaciones de cada especie de mono, se utilizaron trampas de caída cebadas con heces de ambas especies de mono. Cada trampa consistió en un recipiente de plástico de 7 cm de altura y 11 cm de diámetro lleno a un tercio de su capacidad con agua jabonosa y enterrados a ras del suelo. Se colocaron 5 g de estiércol fresco como carnada dentro de un pequeño recipiente de plástico asegurado con un clip al borde de la trampa enterrada. Los escarabajos tenían acceso a la carnada y podían procesar las heces escapando sin caer en la trampa o cayendo en la trampa con la porción de heces, reduciendo la cantidad de heces como carnada y por lo tanto, disminuyendo la atracción hacia otros escarabajos, provocando un sesgo en el número de individuos y especies capturadas. Se suspendió un pequeño techo por encima de las trampas para protegerlas de la lluvia.

Se realizaron tres muestreos durante el estudio; en julio, septiembre y octubre del 2003. Se dejó transcurrir un tiempo de por lo menos un mes entre muestreos, y cada vez se colocaron las trampas en una localidad distinta con el mismo tipo de vegetación dentro del Parque Nacional. La distancia aproximada entre localidades fue de 800 metros.

En cada muestreo se colocaron 20 trampas de caída, dispuestas en 2 trayectos de 10 trampas cada uno. Las trampas en cada trayecto estuvieron separadas 20 m entre sí, y los trayectos estuvieron separados por lo menos 100 m uno del otro. Las trampas fueron intercaladas en cada línea con las heces de ambas especies de monos. Se abrieron al final de la tarde (16:00-18:00 horas) del primer día y a las 5:00 horas del segundo día se recolectó a los individuos capturados por la noche y se cambió la carnada por heces frescas. A las 17:00 horas del segundo día se recogieron las trampas recolectando a los individuos capturados durante el día.

Las especies de escarabajos se clasificaron en *especies diurnas* aquellas que tuvieron >70% de sus individuos capturados en trampas diurnas; *especies nocturnas* aquellas que tuvieron >70% de sus individuos capturados en trampas nocturnas, y *especies diurno/nocturnas* aquellas especies que no tuvieron >70% de sus individuos capturados en un período específico. Asimismo se clasificó a las especies según sus hábitos de relocalización de

las heces en: rodadoras y cavadoras. Las especies rodadoras son aquellas que hacen una bola de estiércol y la ruedan a cierta distancia en el suelo del bosque para llevarla al lugar en el que la entierran; las especies cavadoras son aquellas que hacen un agujero cercano a la masa de estiércol y comienzan a llenarlo con porciones de heces (Halfpter y Edmonds 1982).

**b. Análisis de datos.** Se determinó la riqueza total de especies de escarabajos atraídos a las heces de cada especie de mono así como la riqueza de especies de escarabajos diurnos y nocturnos atraídos a las heces de cada especie de mono. Se determinaron las especies dominantes que constituyeron más del 75% del total de individuos capturados. Para determinar la diferencia en el número de individuos y número de especies de escarabajos coprófagos atraídos a las heces de mono aullador y mono araña se utilizó una prueba de independencia de CHI cuadrado. Igualmente, las diferencias en el número de individuos y número de especies de escarabajos atraídos a las heces de las especies de monos durante el día y la noche fueron establecidas utilizando pruebas de independencia de CHI cuadrado. Para determinar las preferencias por tipo de heces se utilizaron las especies que tuvieran más de 50 individuos colectados en total y cada una se analizó usando pruebas de independencia de CHI cuadrado.

Se estableció el número de especies de escarabajos grandes (>10mm) que fueron atraídos a cada tipo de heces, para identificar a los potenciales dispersores de semillas del tamaño de *B. alicastrum*. Se realizó una tabla de contingencia de 2x2 para determinar si el "tipo" de escarabajo (rodador-cavador) depende o no del tipo de heces. También se hizo una prueba de t de Student para determinar si existía diferencia en el número de individuos cavadores grandes y rodadores grandes atraídos a las heces de monos araña y monos aulladores. Además se utilizaron pruebas de CHI cuadrada para establecer las diferencias en el número de especies grandes diurnas y nocturnas atraídas a cada tipo de heces. Para estos análisis se utilizó el programa estadístico SPSS 9.0 (Daniel 1999).

### **3. Dispersión secundaria por Escarabajos Coprófagos**

**a. Experimento.** Para determinar el efecto de tipo de heces y del patrón de defecación según la especie de primate en la dispersión secundaria de semillas por escarabajos, se hizo un experimento cuyo diseño consistió de dos factores cada uno con dos niveles: Factor 1: tipo de heces (heces de *Alouatta pigra* y *Ateles geoffroyi*), y Factor 2: patrón de defecación (disperso y agregado).

El patrón disperso imitó el patrón de defecación observado más comúnmente en *Ateles*, mientras que el agregado imitó el patrón de defecación observado más comúnmente en *Alouatta* (ver pág. 46) (Andresen 1999). Para el experimento se utilizaron cuentas de plástico a manera de semillas artificiales. Las cuentas eran de forma, tamaño y peso similar (1cm ancho x 1cm largo) a las semillas de *B. alicastrum* y fueron colocadas dentro de pilas de 5g de estiércol fresco de monos aullador o araña. Las cuentas fueron marcadas atándoles un hilo de nylon rojo de 50 cm, el otro extremo del hilo se dejó libre. Se utilizaron cuentas plásticas en lugar de semillas para evitar la remoción por depredadores de semillas. Ya que los escarabajos no utilizan las semillas que están en las heces, sino que éstas constituyen una especie de "contaminante" de heces desde el punto de vista de los escarabajos, se espera que el comportamiento hacia cualquier objeto embebido en las heces, sea o no semilla, fuera similar, y que sólo dependa del tamaño/peso y forma del objeto (Andresen 2002a).

Para el patrón disperso de defecación se utilizaron trayectos de 100 m a lo largo de los cuales se colocaron 10 pilas de heces, individualmente, separadas por 10 m cada una (Fig. 2). Los trayectos estuvieron separados por lo menos 100 m. Para el patrón agregado se colocó en un área de 2x2 m<sup>2</sup> 10 pilas de estiércol de mono en el suelo del bosque (Fig. 3). Entre el trayecto y el área de 2x2 m<sup>2</sup> hubo una distancia aproximada de 50 m. La localización exacta de cada pila fue marcada utilizando palillos de madera con cinta plástica de color, a manera de banderillas. Todas las pilas de heces con cuentas fueron colocadas en la tarde (3-6 pm) y después de dos noches se revisaron, registrando el número de cuentas desaparecidas, el número de cuentas movidas horizontalmente, el número de cuentas enterradas, la profundidad a la que estaban enterradas y la distancia horizontal que habían sido removidas del sitio inicial (Andresen 2002a). Las categorías de semillas movidas horizontalmente y semillas enterradas no son mutuamente excluyentes, ya que algunas semillas enterradas también fueron movidas horizontalmente.

Se hicieron 5 repeticiones (cada una con 10 semillas) por cada una de las cuatro combinaciones de tratamientos, usándose en todo el experimento un total de 200 cuentas. Cada repetición se realizó en una localidad distinta (aproximadamente 800 metros de distancia entre localidades) con el mismo tipo de vegetación dentro del Parque Nacional y su posición fue georeferenciada.

**b) Análisis de datos.** Para determinar si existía un efecto del patrón de defecación y tipo de heces en el número de semillas dispersadas horizontalmente y número de semillas enterradas, los datos se colocaron en una tabla de contingencia de tres vías, y se usaron modelos log-lineales para probar la significancia de los términos de interacción entre los dos factores experimentales: especie de primate (*Alouatta* y *Ateles*), patrón de defecación

(disperso, agregado), y las siguientes variables de respuesta categóricas: (a) semillas dispersadas (si una semilla fue movida por escarabajos, tanto vertical como horizontalmente, o no) (b) semillas enterradas (si una semilla fue enterrada o no por escarabajos) y (c) semillas movidas horizontalmente (si una semilla fue movida horizontalmente o no por escarabajos). Para cada análisis se probaron varios modelos, comenzando con el más complejo (aquellos que incluían las tres interacciones posibles de segundo orden: por ej. movimiento x especie, movimiento x patrón, especie x patrón), y descartando las interacciones menos significativas secuencialmente (Sokal 1995). En los resultados se reporta el modelo más parsimonioso para cada caso, es decir, el modelo con el menor número de términos de interacción que fue capaz de ajustarse a los datos adecuadamente. El ajuste de cada modelo se probó con una prueba de independencia de chi-cuadrada, de la tal manera que un valor no significativo de la prueba ( $P > 0.05$ ) indica un ajuste adecuado de un modelo dado, y los términos incluidos son suficientes. Los análisis se realizaron con el programa estadístico Systat 9.0 (1999) en el Centro de Investigaciones en Ecosistemas de la Universidad Nacional Autónoma de México, en Morelia, Michoacán.

Para establecer si existían diferencias en la distancia de movimiento horizontal, y en la profundidad de enterramiento, para cada una de estas variables de respuesta continua se llevó a cabo un análisis de varianza factorial de dos vías con dos factores (tipo de heces y patrón de defecación) cada uno con dos niveles (*Alouatta/Ateles* y disperso/agregado, respectivamente). Los análisis se realizaron utilizando el programa estadístico SPSS 9.0 (1999).

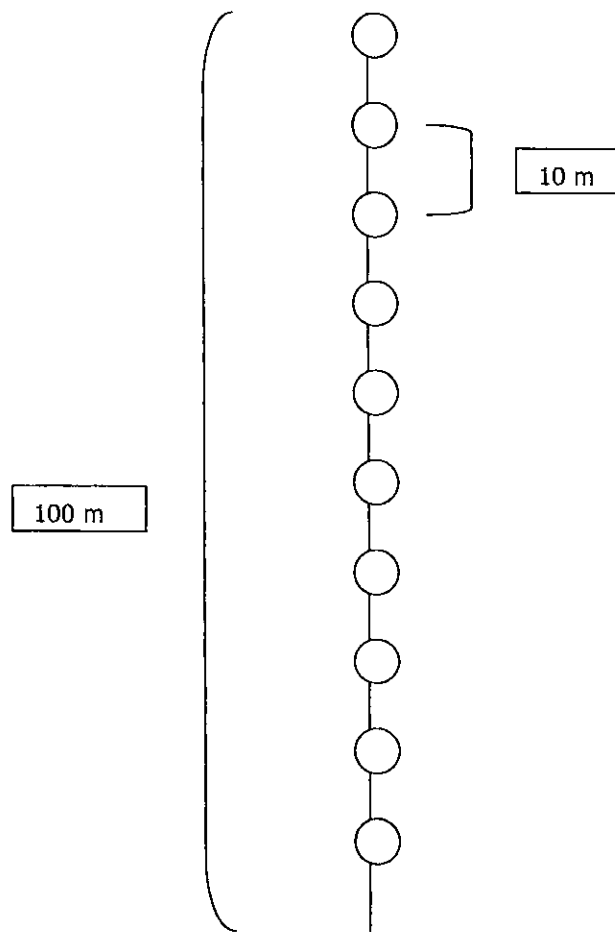


Figura 2. Patrón disperso del experimento de dispersión secundaria por escarabajos coprófagos.

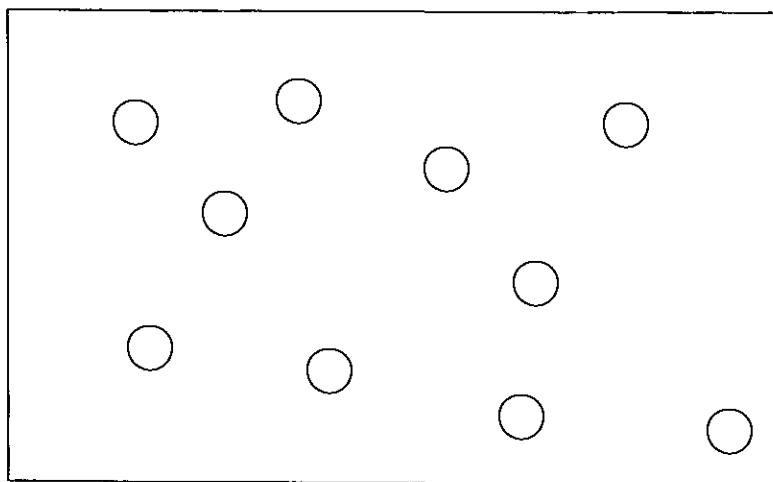


Figura 3. Patrón agregado (2x2 m) del experimento de dispersión secundaria por escarabajos coprófagos.

## IV. RESULTADOS

### A. DIETA, DISPERSIÓN PRIMARIA DE SEMILLAS Y PATRONES DE DEFECACIÓN

Se acumuló un total de 60 horas de observación de la tropa focal de monos aulladores y 60 horas de observación de individuo focal de monos araña. Durante los recorridos en los que se realizaron observaciones *ad libitum* se tuvo un total de 34 avistamientos de monos aulladores y 21 avistamientos de monos araña.

Durante los cinco días de observación de la tropa de monos aulladores para caracterizar la dieta y los patrones de defecación se recorrió un área de 0.16 km<sup>2</sup>, y durante los cinco días de observación de individuos de la comunidad de monos araña se recorrió un área de 1.28 km<sup>2</sup>. En total, el presente estudio se llevó a cabo en un área de 2 km<sup>2</sup>, durante las observaciones focales y *ad libitum* de ambas especies.

#### 1. Dieta y dispersión primaria de semillas

**a. *Alouatta pigra*.** La tropa focal de monos aulladores estuvo compuesta por 8 individuos: 1 macho adulto, 1 macho juvenil, 1 macho infante, 4 hembras adultas y 1 hembra juvenil. La dieta de los monos aulladores durante las observaciones en el mes de julio consistió de seis especies arbóreas y una especie de bejuco, siendo la especie más utilizada *Brosimum alicastrum* (Ramón) (n=35; 74.3%; Fig. 4), de la cual explotaron varias partes vegetales (hojas maduras, hojas tiernas, brotes, frutos tiernos y frutos maduros).

En términos de las partes vegetales consumidas, la dieta de los monos aulladores estuvo compuesta principalmente por brotes (34.1%), hojas maduras (23.7%) y frutos tiernos (23.7) (n=38; Fig. 5). Los monos aulladores actuaron como dispersores de semillas en los casos en que consumieron los frutos maduros, y como depredadores de semillas en los casos en que consumieron frutos tiernos y semillas. Así, con respecto al número total de observaciones de consumo para una especie dada (n), para *B. alicastrum* (n=10) el 90% de consumo fue de frutos tiernos y el 10% de semillas, para *B. simaruba* (n=3) el 66.7% fue de frutos maduros y 33.3% de frutos tiernos; finalmente para *L. campechiana* (n=1) el 100% de consumo fue de semillas. Durante los 5 días de observación en el mes de julio, *A. pigra* actuó como depredador de semillas para dos especies (*B. alicastrum* y *L. campechiana*), y como dispersor y depredador de semillas de una especie (*B. simaruba*).

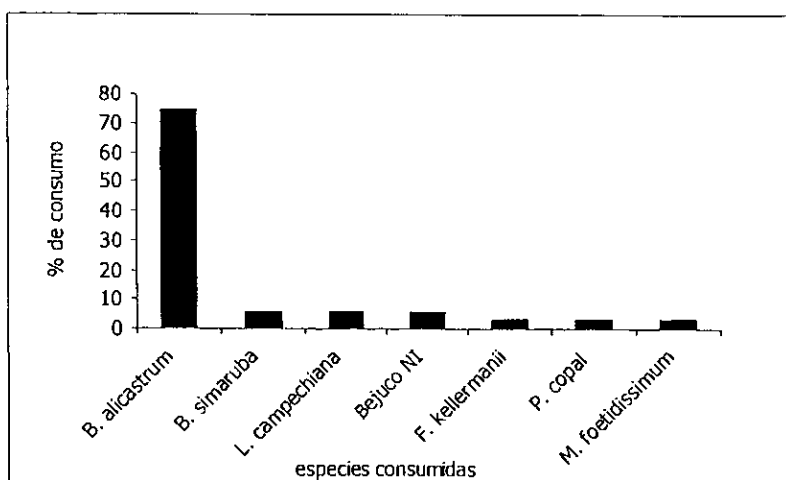


Figura 4. Dieta de *A. pigra* en julio mostrando el porcentaje del consumo total representado por cada una de las especies utilizadas. El nombre completo de las especies se puede encontrar en el Cuadro 1.

Sin embargo estos resultados dependen del estadio fenológico en el que se encontraban las especies vegetales durante las observaciones, y es muy posible que en los meses siguientes en los cuales ya había disponible frutos maduros de estas especies, los monos aulladores hallan tragado o escupido las semillas sin dañarlas, aumentando así su papel como dispersores primarios de semillas. Por ejemplo, durante las observaciones *ad libitum* realizadas entre agosto y noviembre se observó que el 44% de consumo del *B. alicastrum* (n=9) fue de frutos maduros, mientras que el 33.3% y el 23.3% fue de semillas y frutos tiernos, respectivamente (Fig. 6). En el caso del consumo de frutos maduros de *B. alicastrum* se observó que los monos escupen las semillas con la capa protectora rasgada. Es importante mencionar, que se observó gran cantidad de frutos maduros en el suelo debajo de la copa de los árboles de *B. alicastrum* que habían caído del árbol. Al tomar en cuenta el consumo total de frutos y semillas de *B. alicastrum* (n=19) durante el estudio, los monos aulladores actuaron como depredadores de semillas para el 56% de los frutos, y actuaron como dispersores para el 44% de los frutos.

Durante los meses de agosto a noviembre se registraron en la dieta de los monos aulladores mediante observaciones (n=19) *ad libitum* cinco especies arbóreas consumidas, tres de las cuales no habían sido observadas en julio: *Pouteria amygdalina* (Silion), *Trichilia*

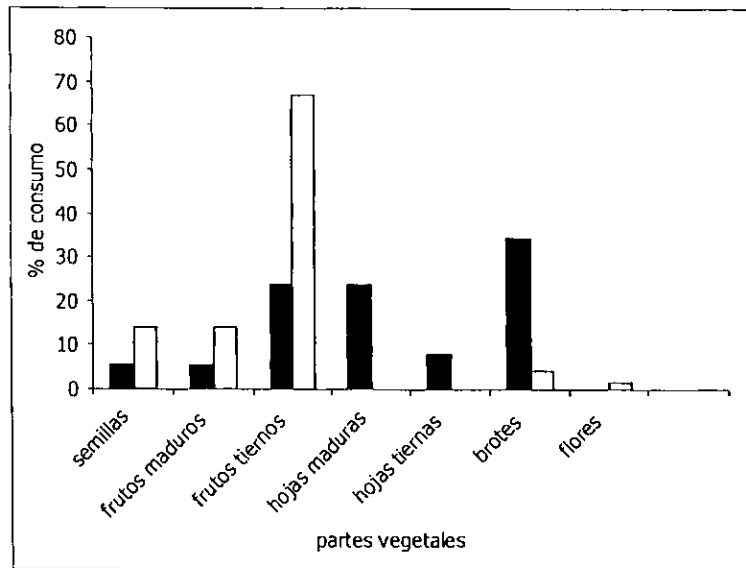


Figura 5. Partes vegetales consumidas y porcentaje de consumo por *A. pigra* (barras negras) y *At. geoffroyi* (barras blancas) en la semana de observaciones en el mes de julio.

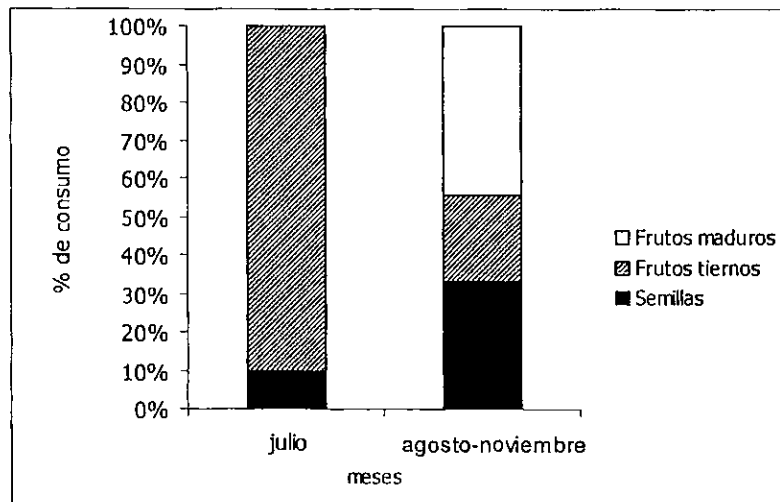


Figura 6. Consumo de frutos y semillas de *B. alicastrum* por *A. pigra* durante una semana de observaciones en julio y observaciones *ad libitum* en el período de agosto a noviembre.

*minutiflora* (Chaltecoc) y *Aspidosperma megalocarpon* (Malerio) (Fig. 7) . Durante este período, más de la mitad de las observaciones fueron de consumo de *B. alicastrum* (59%). Las partes vegetales más consumidas fueron hojas maduras (31.5%), frutos maduros (26.3%) y frutos tiernos (15.8%) (n= 19, Fig 8).

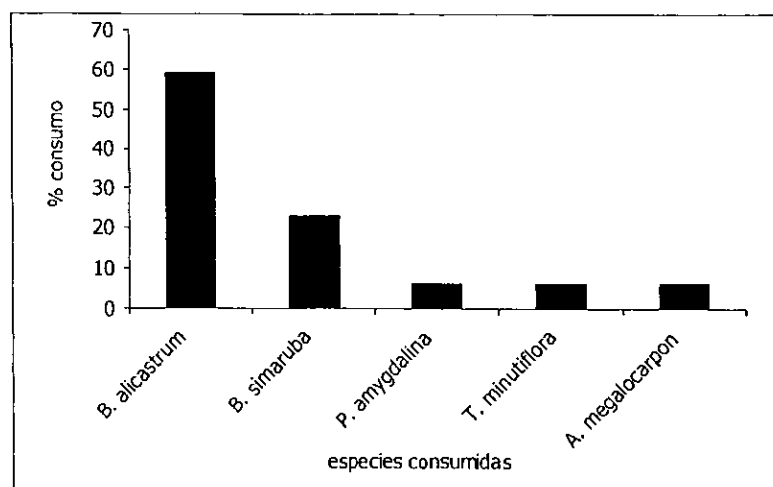


Figura 7. Dieta de *A. pigra* durante las observaciones *ad libitum* en los meses de agosto a noviembre. El nombre completo de las especies se puede encontrar en el Cuadro 2.

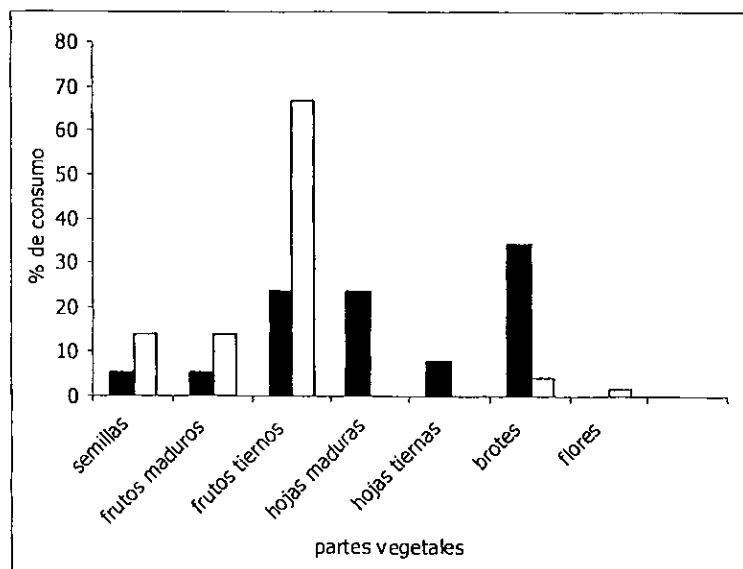


Figura 8. Partes vegetales consumidas por *A. pigra* (barras negras) y *At. geoffroyi* (barras blancas) y porcentaje de consumo durante observaciones *ad libitum* de agosto a noviembre.

El comportamiento de forrajeo de los monos aulladores consiste en explotar un árbol o grupo de árboles cercanos en períodos de tiempo largos con un promedio de 75 minutos en cada árbol (n=8), haciendo pausas para descanso y defecación seguidas por desplazamientos hacia árboles cercanos. En la Figura 9 se observa el error de la media y la media del tiempo de forrajeo por árbol para cada especie de mono mostrando, que los monos aulladores forrajean por más tiempo en cada árbol que los monos araña. La distancia aproximada promedio recorrida por la tropa de aulladores en un día fue menor a la recorrida por individuos de mono araña (ver más adelante). Durante el forrajeo los monos aulladores utilizaron principalmente el dosel superior del bosque, pero se registraron alturas de forrajeo que variaron entre los 5 a 35m de altura ( $24.2 \pm 1.2m$ ), y como se muestra en la Figura 10, se determinó que *A. pigra* y *At. geoffroyi* en Tikal forrajean a la misma altura (22 a 24 m) ( $\chi^2=1.205$ , 49 g.l.,  $P=0.234$ ).

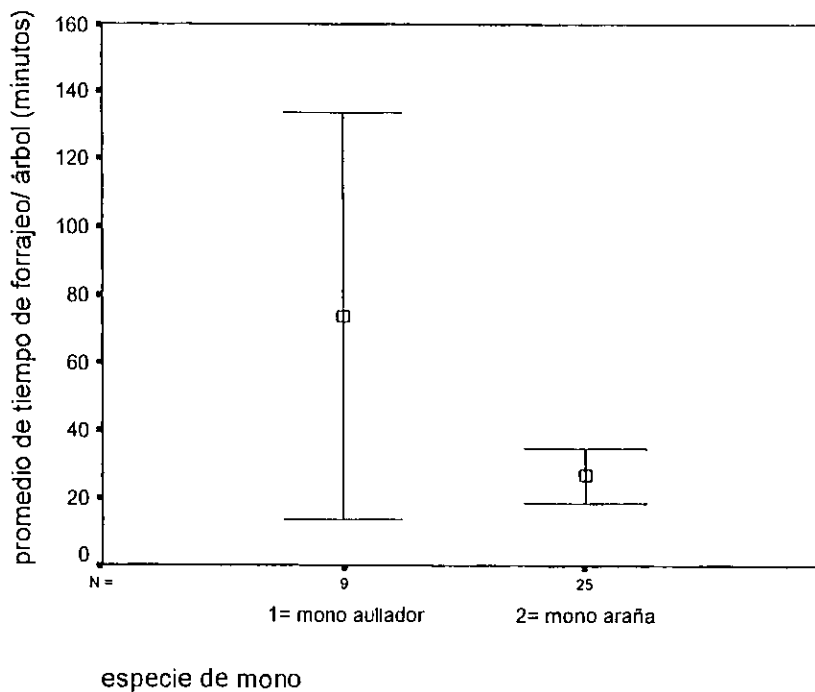


Figura 9. Barras de error mostrando el error estándar de la media y la media del tiempo de forrajeo/árbol para cada especie de mono.

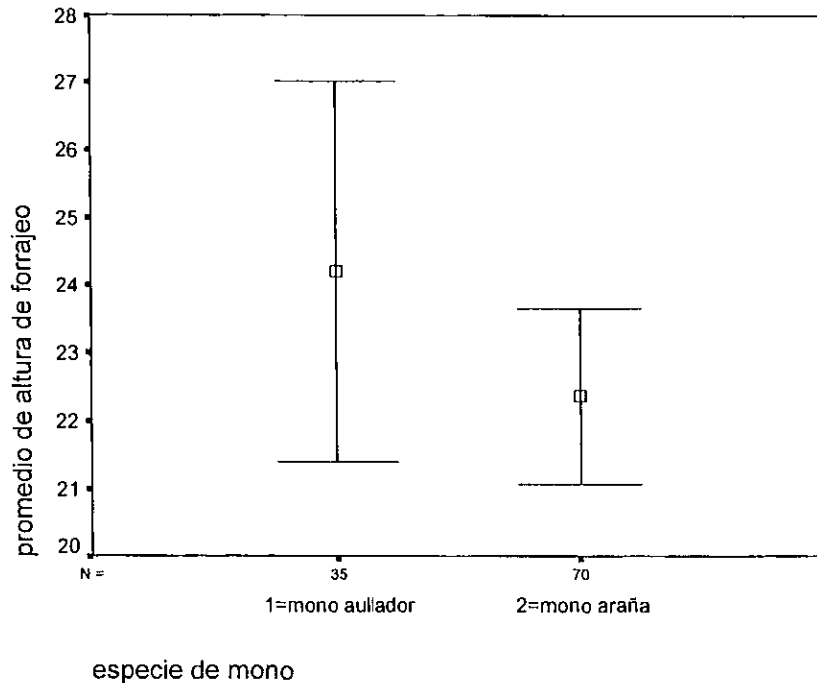


Figura 10. Barras de error mostrando el error estándar de la media y la media de la altura de forrajeo para cada especie de mono.

Cuadro 1. Especies vegetales consumidas por *Alouatta pigra*, donde hm:hojas maduras, ht:hojas tiernas, b:brotos, s:semillas, ft: frutos tiernos y fm: frutos maduros. *n* es el número total de observaciones\*.

Familia	Especie	Nombre común	Partes consumidas	Longitud de semilla (cm)	Porcentaje de consumo ( <i>n</i> =35)
Moraceae	<i>Brosimum alicastrum</i>	Ramón	hm, ht, r, s, ft, fm.	1.06	74.3
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i>	Indio desnudo	hm, b, ft, fm.	1	5.7

<b>Familia</b>	<b>Especie</b>	<b>Nombre común</b>	<b>Partes consumidas</b>	<b>Longitud de semilla (cm)</b>	<b>Porcentaje de consumo (n=35)</b>
Lauraceae	<i>Licaria campechiana</i>	Laurel aguacatillo	ht, b, s.		5.7
		Bejuco sp. no indentificada	hm		5.7
Moraceae	<i>Ficus kellermanni</i>	Amate	hm		2.9
Burseraceae	<i>Protium copal</i>	Copal	ht		2.9
Sapotaceae	<i>Mastichodendron foetidissimum</i>	Subul	b		2.9

\*una observación se define como cada vez que se registró el consumo de una especie o parte consumida, aunque se tratará del mismo árbol pero en ocasiones diferentes.

Se incluye solamente la longitud de las especies de semillas que fueron consumidas por los monos.

Cuadro 2. Especies vegetales consumidas por individuos de *A. pigra* durante observaciones *ad libitum*, donde f: flores, hm:hojas maduras, ht:hojas tiernas, b:brotos, s:semillas, ft: frutos tiernos y fm: frutos maduros, *n* es el número total de observaciones\*.

<b>Familia</b>	<b>Especie</b>	<b>Nombre común</b>	<b>Partes consumidas</b>	<b>Longitud de semilla (cm)</b>	<b>Porcentaje de consumo n=17</b>
<i>Moraceae</i>	<i>Brosimum alicastrum</i>	Ramón	f, hm, b, fm	1.06	59
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i>	Indio desnudo	hm, b		23

Familia	Especie	Nombre común	Partes consumidas	Longitud de semilla (cm)	Porcentaje de consumo n=17
Sapotaceae	<i>Pouteria amygdalina</i>	Silion**	ft	1	6
Meliaceae	<i>Trichilia minutiflora</i>	Chaltecoc**	hm		6
Gentianaceae	<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	Malerio**	b		6

\*una observación se define como el registró del consumo de una especie o parte consumida, aunque se tratara del mismo árbol en ocasiones diferentes.

\*\*Especies nuevas, que no fueron registradas en julio.

Se incluye solamente la longitud de las especies de semillas que fueron consumidas por los monos.

**b. *Ateles geoffroyi*.** La dieta de los monos araña durante los días de observaciones focales en el mes de julio estuvo compuesta por 8 especies arbóreas de las cuales *Brosimum alicastrum* (52.2%) fue la más consumida, utilizando semillas, brotes y frutos. También fueron importantes *Ficus kellermanii* (Amate) (24.6%) del cual consumieron frutos tiernos y maduros y brotes y *Pouteria campechiana* (Zapotillo) (14.5%) de la que consumieron fruto tierno y semillas (N=70 ; Fig. 11).

Las partes vegetales más consumidas fueron los frutos tiernos (66.7%), las semillas (13.8%) y los frutos maduros (13.8%) (n=72; Fig. 5). Al igual que los monos aulladores, los monos araña actuaron como depredadores de semillas cuando consumieron frutos tiernos y semillas y como dispersores de semillas, cuando consumieron frutos maduros. Así, con respecto al número total de observaciones de consumo para una especie dada (n), para *B. alicastrum* (n=38) el 81.6% de consumo fue de frutos tiernos y 18.4% de semillas, para *F. kellermannii* (n=15) el 53.3% de consumo fue de frutos tiernos y el 46.7% de frutos maduros, para *P. campechiana* (n=10) el 80% de consumo fue de frutos tiernos y el 20% de semillas, mientras que para *M. sapota* y *P. sapota* el 100% de las semillas fueron depredadas, pues en ambos casos consumieron la pulpa del fruto tierno y tiraron la semilla tierna inhabilitándola para la germinación, y para *S. donell-smithi* el 100% de las semillas fueron dispersadas al ser

escupidas después de consumir la pulpa del fruto maduro. De este modo, *At. geoffroyi* actuó como depredador de semillas de cuatro especies (*B. alicastrum*, *P. campechiana*, *M. sapota* y

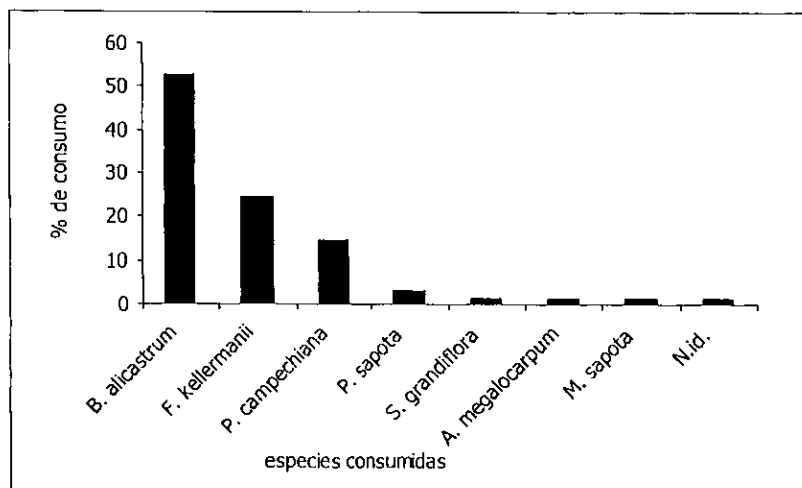


Figura 11. Dieta de *At. geoffroyi* en julio mostrando el porcentaje del consumo total presentado por cada una de las especies utilizadas. El nombre completo de las especies se puede encontrar en el Cuadro 3.

*P. sapota*), como dispersor y depredador de semillas de una especie (*F. kellermanii*), y como dispersor de una especie (*S. donell-smithi*). Sin embargo, al igual que en el caso de *Alouatta* estos resultados dependen mucho del estadio fenológico en el que se encontraban las especies durante las observaciones, y es muy probable que en los meses siguientes en los cuales ya había frutos maduros de estas especies, los monos araña hallan tragado o escupido las semillas sin dañarlas. Este fue, por ejemplo el caso de *B. alicastrum* para la cual durante las observaciones *ad libitum* ( $n=7$ ) se registró que el 57.1% de consumo fue de frutos maduros (con semillas intactas escupidas), el 28.5% de semillas y el 14.4% de frutos tiernos (Figura. 12 ). En general durante el estudio, al tomar en cuenta el consumo total de frutos y semillas de *B. alicastrum* ( $n=45$ ), los monos araña actuaron como depredadores para el 43% de las semillas y como dispersores para el 57% de las semillas.

Durante los meses de agosto a noviembre se registraron en la dieta de mono araña, mediante observaciones *ad libitum* siete especies vegetales consumidas (una cactaceae epífita y 6 especies arbóreas), la especie más consumida fue *B. alicastrum* (33.4%) y se observaron cinco especies que no habían sido registradas durante el mes de julio; *Smilax aristolochiaefolia*

(Cocomeca), *Trophis racemosa* (Ramón colorado), *Vitex gaumeri* (Yaxnik), *Ficus sp.* (Matapalo) y *Ephiphyllum sp.* (Pitahaya/ Cactaceae) (n=11, Fig. 13). Las partes vegetales que más fueron consumidas durante este período (n=11) fueron frutos maduros (45.6%), frutos tiernos (18.2%) y semillas (18.2%) (Ver Fig. 5).

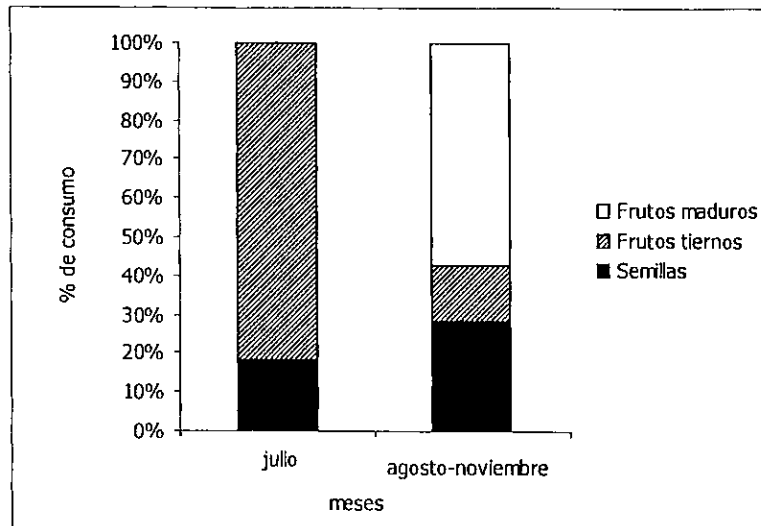


Figura 12. Consumo de frutos y semillas de *B. alicastrum* durante una semana de observaciones en julio y observaciones *ad libitum* de agosto a noviembre para *At. geoffroyi*.

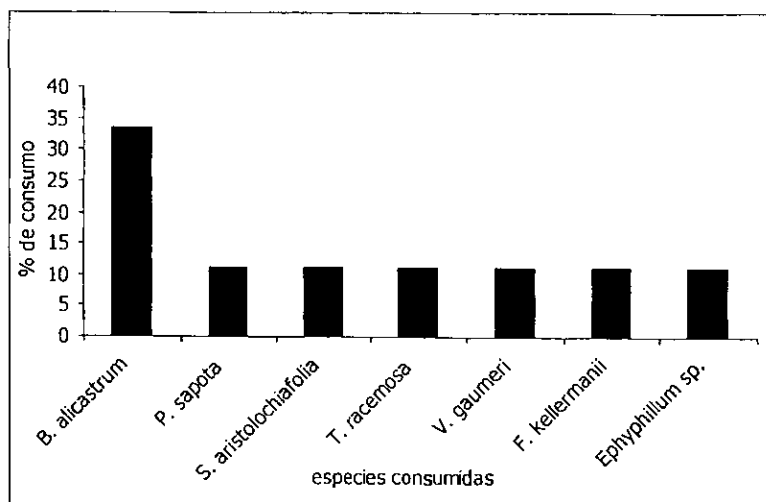


Figura 13. Dieta de *At. geoffroyi* durante las observaciones *ad libitum* en los meses de agosto a noviembre. El nombre completo de las especies se puede encontrar en el Cuadro 4.

El comportamiento de forrajeo observado para esta especie de mono fue el de explotar un árbol o grupo de árboles durante períodos cortos de tiempo, con un promedio de 26 minutos en cada árbol (n=26), como se muestra en la Figura 9, el período de tiempo de forrajeo en cada árbol fue menor que en los monos aulladores, haciendo visitas a múltiples árboles, y se observó que recorren distancias diarias mucho mayores a las recorridas por los monos aulladores. A diferencia de los monos aulladores, los monos araña fueron observados forrajeando en grupos pequeños ( 2 ó 3 individuos) y solitarios (hembras con cría o machos adultos). Durante los períodos de forrajeo (que representan la mayor parte del tiempo activo de estos monos) los monos araña también usaron preferentemente el dosel superior del bosque, usando alturas que variaron entre los 10 a 40m de altura ( $22.4 \pm 0.8$  m).

Cuadro 3. Especies vegetales consumidas por *Ateles geoffroyi*, donde f: flores, hm: hojas maduras, ht: hojas tiernas, b: brotes, s: semillas, ft: frutos tiernos y fm: frutos maduros. *n* es el número total de observaciones\*.

<b>Familia</b>	<b>Especie</b>	<b>Nombre común</b>	<b>Partes consumidas</b>	<b>Longitud de semilla (cm)</b>	<b>Porcentaje de consumo <i>n</i>=70</b>
Moraceae	<i>Brosimum alicastrum</i>	Ramón	b, s, ft	1.06	52.2
Moraceae	<i>Ficus kellermanni</i>	Matapalo	b, ft, fm	0.1	24.6
Sapotaceae	<i>Pouteria campechiana</i>	Zapotillo	s, ft	>15	14.5
Sapotaceae	<i>Pouteria sapota</i>	Zapote	ft (pulpa)	>15	2.9
Apocynaceae	<i>Stemmadenia donell-smithii</i>	Cojón de caballo	fm		1.5
Gentianaceae	<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	Malerio	b		1.5

Familia	Especie	Nombre común	Partes consumidas	Longitud de semilla (cm)	Porcentaje de consumo <i>n</i> =70
Sapotaceae	<i>Manilkara sapota</i>	Chicozapote	ft	>15	1.5
Especie A		No identificada	fm		1.5

\*una observación se define como cada vez que se registró el consumo de una especie o parte consumida, aunque se tratara del mismo árbol pero en ocasiones diferentes.

Se incluye solamente la longitud de las especies de semillas consumidas por los monos.

Cuadro 4. Especies vegetales consumidas por individuos de *At. geoffroyi* durante observaciones *ad libitum* donde f: flores, hm: hojas maduras, ht: hojas tiernas, b: brotes, s: semillas, ft: frutos tiernos y fm: frutos maduros. *n* es el número total de observaciones\*.

Familia	Especie	Nombre Común	Partes Consumidas	Longitud de semilla (cm)	Porcentaje de Consumo <i>n</i> = 9
Moraceae	<i>Brosimum alicastrum</i>	Ramón	s, ft	1.06	33.4
Sapotaceae	<i>Pouteria sapota</i>	Zapote	ft	>15	11.1
Smilacaceae	<i>Smilax aristolochiaefolia</i>	Cocomeca**	b		11.1
Moraceae	<i>Trophis racemosa</i>	Ramón colorado**	fm	1-2	11.1
Verbenaceae	<i>Vitex gaumeri</i>	Yaxnik**	t	12-20	11.1
Moraceae	<i>Ficus sp.</i>	Matapalo**	fm	0.1	11.1

Familia	Especie	Nombre Común	Partes Consumidas	Longitud de semilla (cm)	Porcentaje de Consumo n= 9
			f		11.1
Cactaceae	<i>Epiphyllum sp.</i>	Pitahaya**			

\*una observación se define como cada vez que se registró el consumo de una especie o parte consumida, aunque se tratará del mismo árbol pero en ocasiones diferentes.

\*\*especies nuevas que no fueron registradas en las observaciones en el mes de julio.

Se incluye solamente la longitud de las especies de semillas consumidas por los monos.

**c. Semillas en las heces.** En las heces de mono aullador se encontraron semillas de *Ficus sp.*(Moraceae) y *Pouteria campechiana* (Sapotaceae) (Cuadro 5). En heces de monos araña se encontraron semillas de *Ficus sp* (Moraceae), *Pouteria campechiana* (Sapotaceae), *Desmoncus ferox* (Arecaceae), *Guarea excelsa* (Meliaceae) , *Dendropanax arboreus* (Araliaceae), *Hamelia patens* (Rubiaceae), *Phoradendron sp.*(Loranthaceae) , especie de bejuco no identificado. Estos datos corresponden a muestras de heces colectadas durante todo el estudio, es decir julio-noviembre (Cuadro 6).

Cuadro 5. Especies de semillas encontradas en las heces de *Alouatta pigra*.

Familia	Especie	Longitud de semilla (cm)	Número de semillas	Número de muestras fecales
Moraceae	<i>Ficus sp.</i>	0.1	52	2
Sapotaceae	<i>Pouteria campechiana</i>	1-1.5	3	1

Cuadro 6. Especies de semillas encontradas en las heces de *Ateles geoffroyi*.

Familia	Especie	Longitud de semilla (cm)	Número de semillas	Número de muestras fecales
Araliaceae	<i>Dendropanax arboreus</i>	0.5	342	1

Familia	Especie	Longitud de semilla (cm)	Número de semillas	Número de muestras fecales
Moraceae	<i>Ficus sp.</i>	0.1	179	5
Loranthaceae	<i>Phoradendron sp.</i>	0.3	37	3
	Bejuco no identificado		24	2
Rubiaceae	<i>Hamelia patens</i>	0.5	20	2
Sapotaceae	<i>Pouteria campechiana</i>	1-1.5	7	1
Areaceae	<i>Desmoncus ferox</i>	3.5	3	1
Meliaceae	<i>Guarea excelsa</i>	1	2	1

De este modo tenemos que durante el estudio, los monos aulladores utilizaron diez especies de plantas en su dieta y dispersaron internamente (en las heces) las semillas de dos especies de plantas, y dispersaron externamente (escupiéndolas) las semillas de una especie. En cambio, los monos araña utilizaron trece especies de plantas en su dieta, dispersando en las heces las semillas de ocho especies de plantas, y externamente dos especies.

## 2. Caracterización de los patrones de defecación

**a. *Alouatta pigra*.** Los monos aulladores tienen períodos de tiempo durante el día que usan específicamente para la actividad de defecar, en los cuales un individuo de la tropa (generalmente el que guía los desplazamientos) baja del dosel superior del bosque y se sitúa en los extremos de una rama o en un espacio donde no halla mucho follaje a una altura de 15 a 25 m ( $18 \pm 1.2$  m) y defeca (Fig. 14); luego el resto de individuos defecan en una posición de 0 a 20m de distancia del primer individuo ( $6.1 \pm 1.6$  m). En resumen, el patrón de defecación de los monos aulladores es el siguiente: defeca el líder y continúa la marcha hacia árboles cercanos en donde continuarán forrajeando, le sigue el resto de la tropa con el mismo comportamiento, dejando como resultado un área del suelo del bosque de 0.30-65.34m<sup>2</sup> ( $30.5 \pm 5.1$  m<sup>2</sup>) cubierta de heces (Fig. 15). El peso de la defecación de un individuo es de

0.60-136.60 g ( $30.5 \pm 5$  g) (Fig. 16) y el 31.25% de las veces toda la tropa defeca al mismo tiempo, mientras que el 62.5% de las veces restantes defecaron de 1 a 5 individuos (de un total de 7). Se determinó que en el área promedio de 30.5 m<sup>2</sup> de defecación de una tropa de aulladores hay en promedio 5 g de heces/m<sup>2</sup> (Cuadro 7).

Los monos aulladores realizan, en promedio, dos defecaciones/día/individuo, produciendo un total de 14 defecaciones individuales al día, en una tropa con 5 adultos y 2 juveniles. El horario de defecación en el que se registraron con más frecuencia los eventos de defecación en la tropa focal fue entre las 8:00 y 12:00 horas y entre las 14:00 y 16:00 horas (Fig 17). Se registraron 5 especies arbóreas utilizadas como sitios de defecación, siendo la más utilizada *B. alicastrum* (68.8%; n=15; Fig. 18).

**b. *Ateles geoffroyi*.** Los monos araña no tienen períodos de tiempo definidos durante el día en el que defequen, la acción de defecar la realizan en cualquier momento durante el forrajeo, descanso o desplazamiento y no está asociada a ningún otro comportamiento como en el caso de los aulladores en los cuales la defecación ocurre principalmente después de un largo período de descanso y antes del desplazamiento hacia sitios de forrajeo. Sin embargo algunas veces se encontraron mayores concentraciones de heces de mono araña sobre senderos del parque debajo de árboles grandes, árboles que probablemente utilizan como dormideros; esto indica que los monos araña probablemente también defequen al despertarse por la mañana, o por la noche antes de dormir. Probablemente no se pudieron registrar estas defecaciones porque cuando se encontraba a los monos araña por la mañana, éstos ya estaban activos forrajeando y ya habían defecado. También se observó que los monos araña bajan del dosel superior del bosque para defecar desde una altura de 10 a 25 m ( $19 \pm 0.8$  m), por lo que ambas especies de monos utilizan la misma altura de dosel del bosque para defecar ( $t=0.172$ , 31 g.l.,  $P=0.865$ ), como se muestra en la Figura 14. El peso de la defecación de un individuo es de 0.90-35 g ( $10.8 \pm 2$  g), menor a la defecación individual de un mono aullador ( $t=2.53$ , 65 g.l.,  $P=0.014$ ) (Fig. 15). Las defecaciones de los monos araña dejan un área de 0.30-5.45 m<sup>2</sup> ( $2 \pm 0.3$  m<sup>2</sup>) del suelo del bosque cubierta de heces, siendo ésta un área mucho menor que la cubierta por las heces de un grupo de monos aulladores que defecan juntos ( $t=3.942$ , 37 g.l.,  $P=0.01$ ), como se muestra en la Figura 16. Se encontró que en el área promedio de defecación de individuos de mono araña de 2 m<sup>2</sup> hay un promedio de 5.4 g de heces/m<sup>2</sup> (Cuadro 5). La importancia de la comparación entre el área cubierta por heces y la cantidad de heces dejada por la defecación de un mono araña con el área cubierta por heces y la cantidad de heces luego de la defecación de varios monos aulladores; es la caracterización del patrón espacial de heces que queda después de que defeca cada especie. Debido al comportamiento social y de defecación de cada especie; el patrón espacial de heces de

*Alouatta pigra* es un patrón agregado, de mucha materia fecal en un área grande en el suelo del bosque. Por otro lado el patrón espacial de heces de *Ateles geoffroyi* es un patrón disperso, de pequeños montículos de heces individuales en un área menor. A partir de estas diferencias se diseñó el experimento de dispersión secundaria imitando el patrón agregado de *A. pigra* y el patrón disperso de *At. geoffroyi*.

Para monos araña se estableció que un individuo tiene múltiples eventos de defecación al día registrados entre las 5:00 y las 18:00 horas, y se estima que el número de defecaciones al día por individuo debe ser alrededor de 5 defecaciones, suponiendo que la primera defecación ocurre muy temprano en los dormideros, tres defecaciones ocurren durante el día (que fueron las que se registraron) y la última antes de dormir por la noche en los dormideros. El horario de defecación en el que se registraron más eventos de defecación fue de 8:00 y las 12:00 horas (Fig. 17). Sin embargo existe un sesgo en este dato debido a que no se observó a los monos en el momento de despertarse, ni tampoco en el momento de dormirse, períodos en los cuales probablemente también hubo picos de defecación. Se establecieron 6 especies arbóreas utilizadas como sitios de defecación por los monos araña, de las cuales *B. alicastrum* (46.15%) y *P. campechiana* (34.62%) fueron las más utilizadas (n=26; Fig 18) .

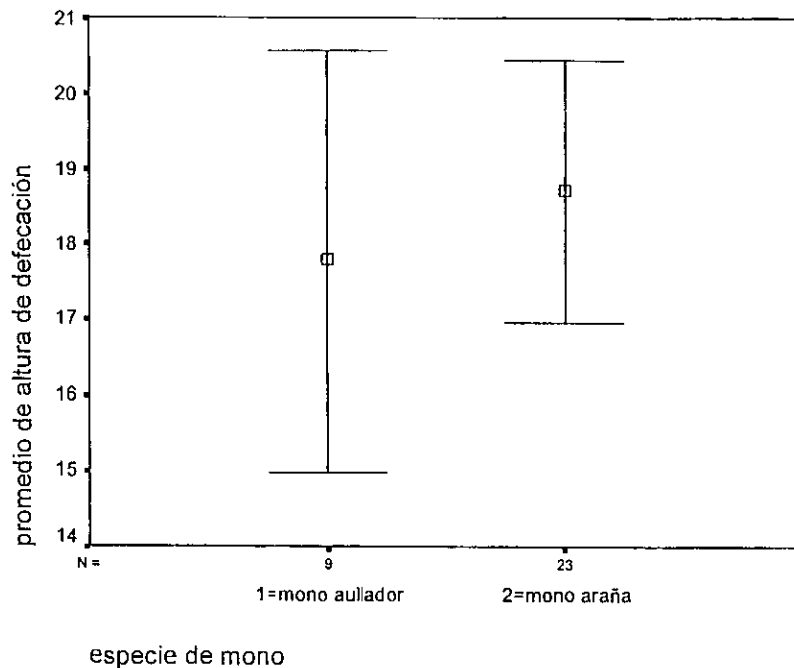


Figura 14. Barras de error mostrando el error estándar de la media y la media de la altura de defecación utilizada por especie de mono.

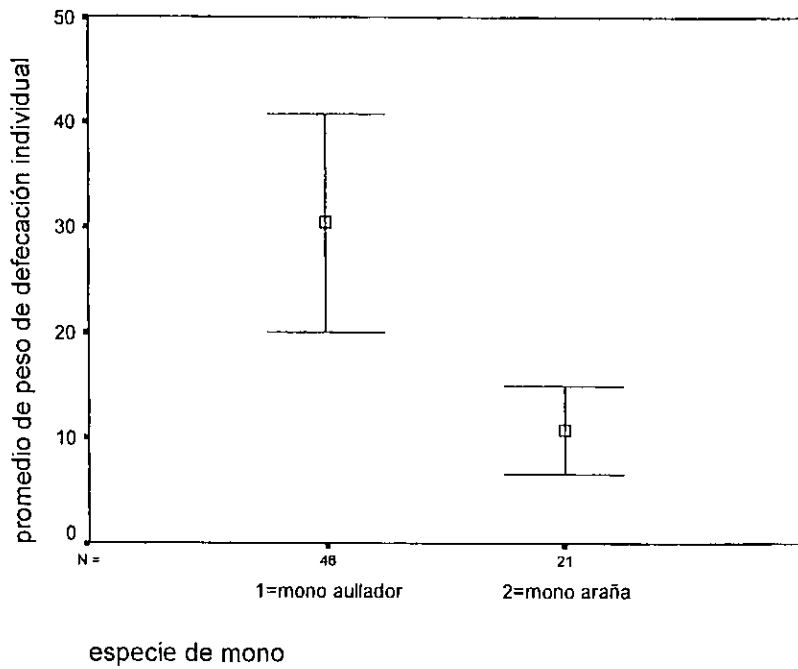


Figura 15. Barras de error mostrando el error estándar de la media y la media del peso de defecación individual de las dos especies de monos.

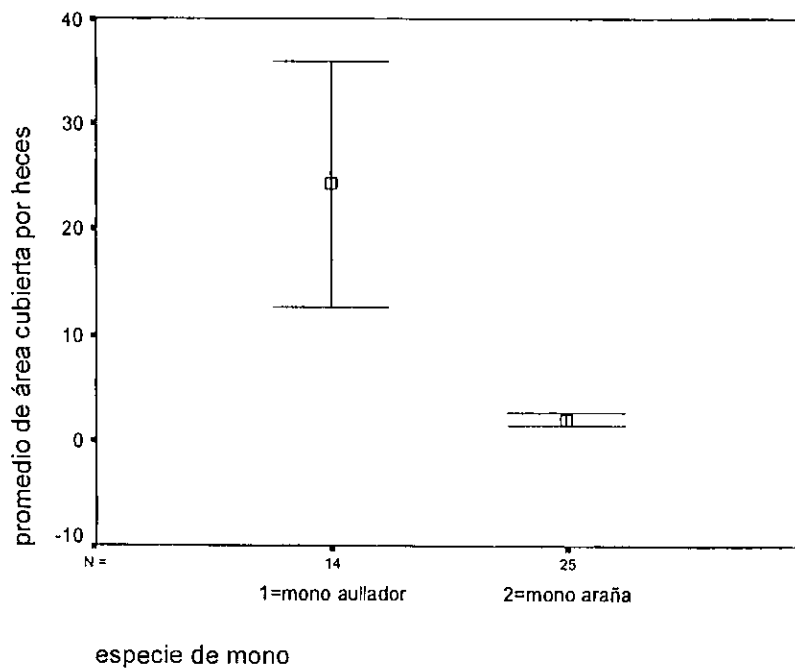


Figura 16. Barras de error mostrando el error estándar de la media y la media del área cubierta por heces en las defecaciones de ambas especies de monos.

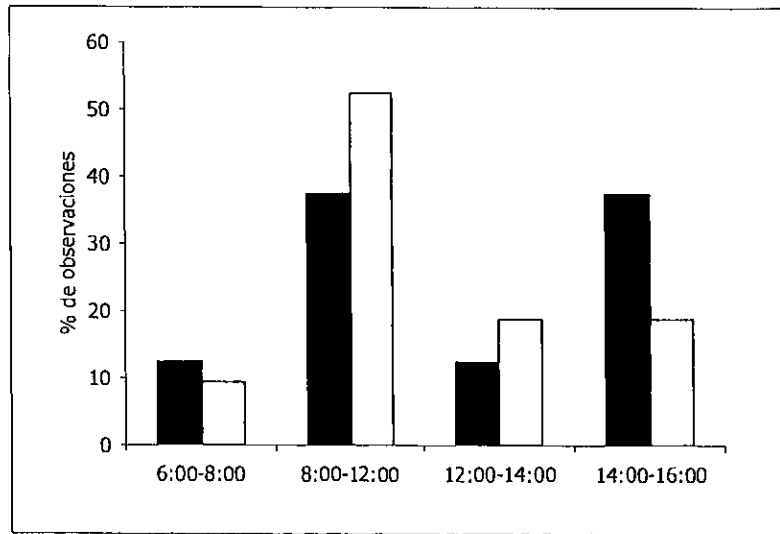


Figura 17. Horario de defecación para *A. pigra* (barras negras) y *At. geoffroyi* (barras blancas) con el porcentaje de observaciones realizadas en esas horas.

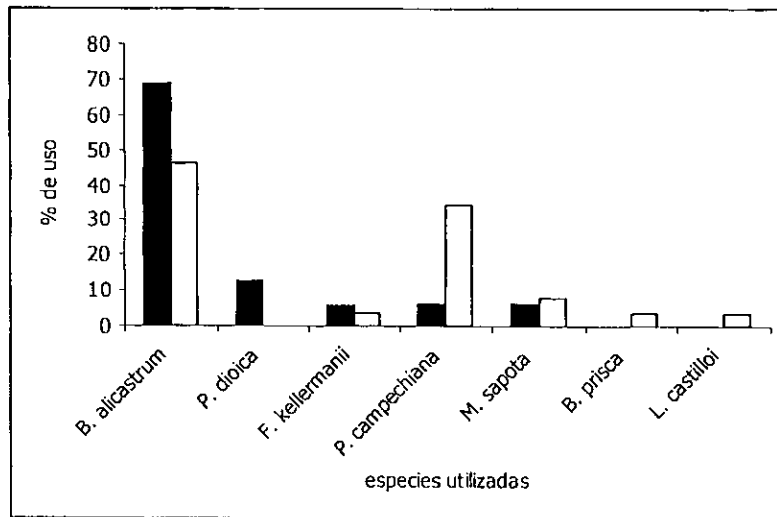


Figura 18. Porcentaje de uso de sitios de defecación por *A. pigra* (barras negras) y *At. geoffroyi* (barras blancas).

Cuadro 7. Caracterización cuantitativa de los patrones de defecación (para el caso de *Alouatta* la media del área de

	<i>Alouatta pigra</i>	<i>Ateles geoffroyi</i>
Eventos de defecación	2 defecaciones/día/individuo	Múltiples eventos registrados entre 5:00 y 18:00 horas, se estima un aproximado de 5 defecaciones al día por individuo adulto.
Porcentaje de uso de sitios de defecación	68.8% ramón ( <i>B.alicastrum</i> ), 12.5% pimienta ( <i>P.dioica</i> ), 6.25% ficus ( <i>F.kellermanni</i> ), 6.25% zapotillo ( <i>Pouteria campechiana</i> ), 6.2% chicozapote ( <i>M.sapota</i> )  n=15	46.15% ramón ( <i>B.alicastrum</i> ), 34.62% Zapotillo ( <i>P.campechiana</i> ), 7.71% chicozapote ( <i>M.sapota</i> ), 3.84% tzol ( <i>B. prisca</i> ), 3.84% matapalo ( <i>Ficus sp</i> ), 3.84% manchiche ( <i>L. castillo</i> )  n=26
Altura promedio usada para defecar	15–25 m (18 ± 1.2 m)  n=9	10–25 m (19 ± 0.8 m)  n=25
Horario de defecación	6:00-8:00 (2 eventos) 8:00-12:00(6 eventos) 12:00-14:00 (2 eventos) 14:00-16:00 (6 eventos)	6:00-8:00 (2 eventos) 8:00-12:00 (11 eventos) 12:00-14:00 (4 eventos) 14:00-16:00 (4 eventos)
Defecaciones individuales y grupales	1 individuo: 12.5% > 1 individuo: 87.5% (de las cuales 37.5% fueron defecaciones de toda la tropa)  n=16	1 individuo: 96.3% > de 1 individuo: 3.7%  n=26
Peso defecación individual	0.60-136.60 g (30.5 ± 5 g)  N=46	0.90-35 g (10.8 ± 2 g)  N=21
Distancia entre individuos en evento de defecación	6.1 ± 1.6 m: 58.8% 0 m : 41.2%  n=17	
* Área del suelo cubierta por heces	0.30-65.3 m <sup>2</sup> (30.5 ± 5.1 m <sup>2</sup> )  n=14	0.30-5.4 m <sup>2</sup> (2 ± 0.3 m <sup>2</sup> )  n=25
Densidad de heces	5 g/m <sup>2</sup> 46	5.4 g/m <sup>2</sup>

defecación es de varios individuos que defecaron juntos y para *Ateles* es la media de un individuo).

Según las observaciones, parece que *Alouatta* tiende a escoger para defecar árboles de especies diferentes a los que usa para comer, y lo contrario se observa en *Ateles*. Los monos aulladores se alimentaron de siete especies y utilizaron cinco especies vegetales como sitios de defecación; dos especies *B. alicastrum* (Ramón) y *F. kellermannii* (Amate) fueron utilizadas para ambos propósitos. En el caso de los monos araña que consumieron ocho especies vegetales y utilizaron seis especies como sitios de defecación, cuatro especies fueron usadas para ambos propósitos, siendo estas *B. alicastrum* (Ramón) *P. campechiana* (Zapotillo), *M. achras* (Chicozapote) y *F. kellermannii* (Amate) (Ver Cuadro 8).

Cuadro 8. Especies vegetales consumidas en la dieta de las dos especies de monos y especies vegetales utilizadas como sitios de defecación por ambas especies.

<b>ESPECIE</b>	<b><i>Alouatta pigra</i></b>	<b><i>Ateles geoffroyi</i></b>
<b><i>Brosimum alicastrum</i></b>	<b>Consumida y sitio de defecación</b>	<b>Consumida y sitio de defecación</b>
<i>Bursera simaruba</i>	Consumida	
<i>Licaria campechiana</i>	Consumida	
<b><i>Ficus kellermannii</i></b>	<b>Consumida y sitio de defecación</b>	<b>Consumida y sitio de defecación</b>
<i>Protium copal</i>	Consumida	
<i>Mastichodendron foetidissimum</i>	Consumida	
<i>Pouteria amygdalina</i>	Consumida	
<i>Trichilia minutiflora</i>	Consumida	
<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	Consumida	Consumida
<b><i>Pouteria campechiana</i></b>		<b>Consumida y sitio de defecación</b>
<i>Pouteria sapota</i>		Consumida
<i>Stemmadenia grandiflora</i>	Sitio de defecación	Consumida
<i>Smilax aristolochiaefolia</i>		Consumida
<i>Trophis racemosa</i>		Consumida
<i>Vitex gaumeri</i>		Consumida
<i>Ficus sp.</i>		Consumida
<i>Epiphyllum sp.</i>		Consumida
<b><i>Manilkara achras</i></b>	Sitio de defecación	<b>Consumida y sitio de defecación</b>

ESPECIE	<i>Alouatta pigra</i>	<i>Ateles geoffroyi</i>
		<b>defecación</b>
<i>Pimenta dioica</i>	Sitio de defecación	
<i>Lonchocharpus catilloi</i>		Sitio de defecación
<i>Blomia prisca</i>		Sitio de defecación

## B. COMUNIDAD DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS

Se colectaron 33 especies de escarabajos coprófagos atraídos a las heces de los monos aulladores y monos arañas, con un total de 2159 individuos en 6 días de muestreo realizados en un período de tres meses (Cuadro 9). El ensamble de especies para estos dos tipos de heces estuvo dominado por 7 especies que constituyeron el 77.6% de todos los individuos capturados, siendo éstas las siete primeras especies que se enumeran en el Cuadro 9. *Canthon femoralis* (34%) fue la especie más dominante, seguida por *Onthophagus crinitus* (13.5%). Se colectaron 25 especies con 967 individuos en las trampas diurnas y 29 especies con 1169 individuos en las trampas nocturnas. Se determinó que, en general, la mayor parte de la actividad en cuanto a número de individuos de escarabajos coprófagos atraídos a las heces de monos es durante la noche ( $\chi^2=19.1, 1g.l., P<0.05$ ), y no hay diferencia en el número de especies atraídas a las heces de los monos durante el día y la noche ( $\chi^2=0.3, 1g.l., P>0.05$ ). Además, se clasificó a las especies en diurnas si >70% de los individuos capturados estuvieron en trampas diurnas, en nocturnas si >70% de los Individuos capturados estuvieron en trampas nocturnas y diurno/nocturna si no hubo >70% de individuos para ninguna de las trampas (Cuadro 9).

Cuadro 9. Especies de escarabajos coprófagos (según el orden de abundancia total) y número de individuos atraídos a las heces de mono araña y mono aullador.

Especies	# de individuos			Longitud (mm)	Actividad	Comportamiento
	<i>Alouatta pigra</i>	<i>Ateles geoffroyi</i>	Total			
<i>Canthon femoralis</i>	512	221	733	7-8.5	Diurno	Rodador

Especies	# de individuos			Longitud (mm)	Actividad	Comportamiento
	<i>Alouatta</i>	<i>Ateles</i>	Total			
	<i>pigra</i>	<i>geoffroyi</i>				
(Chevrolat)						
<i>Onthophagus crinitus</i>	109	183	292	7-10	D/N	Cavador
(Harold)						
<i>Uroxys micros</i>	88	95	183	4.4-5	Nocturno	Cavador
(Bates)						
<i>Canthon euryscelis</i>	92	68	160	3.8-5.2	D/N	Rodador
(Bates)						
<i>Bdelyroopsis bowditchi</i>						
(Paulian)	20	85	105	4.7-5.5	Nocturno	Rodador
<i>Eurysternus caribaeus</i>	41	61	102	12-16	D/N	*
(Herbst)						
<i>Copris laeviceps**</i>	38	64	102	11-13	Nocturno	Cavador
(Harold)						
<i>Canthidium centrale</i>	43	24	67	8.5-10	Nocturno	Cavador
(Boucomont)						
<i>Onthophagus luismargaritorum</i>	50	10	60	4.1-5	Diurno	Cavador
(Delgado)						
<i>Onthophagus sharpi</i>	32	23	55	5.5-7.5	D/N	Cavador
(Harold)						
<i>Eurysternus angustulus</i>	21	33	54	7-11	Diurno	*
(Harold)						

Especies	# de individuos			Longitud (mm)	Actividad	Comportamiento
	<i>Alouatta pigra</i>	<i>Ateles geoffroyi</i>	Total			
<i>Onthophagus maya</i> (Zunino)	24	29	53	6.5-9	D/N	Cavador
<i>Dichotomius agenor**</i> (Harold)	23	22	45	15-19	Nocturno	Cavador
<i>Onthophagus sp.</i> (Latreille)	5	26	31	4-4.5	Diurno	Cavador
<i>Deltochilum scabriusculum scabriusculum**</i> (Bates)	13	11	24	21-27	Nocturno	Rodador
<i>Uroxys nebulinus</i>	12	10	22	4-4.5	D/N	Cavador
<i>Deltochillum bowditchi**</i>	13	0	13	12-29	Nocturno	Rodador
<i>Onthophagus coscineus</i>	2	6	8	5-5.5	Diurno	Cavador
<i>Onthophagus longimanus</i> (Bates)	4	4	8	6-7	D/N	Cavador
<i>Canthon cyanellus**</i> (LeConte)	4	2	6	6.8-11	Nocturno	Rodador
<i>Ateuchus illaesum</i> (Harold)	0	5	5	7-8	Nocturno	Cavador
<i>Canthon</i>	2	3	5	4.5-5.8	D/N	Rodador

Especies	# de individuos			Longitud (mm)	Actividad	Comportamiento
	<i>Alouatta</i>	<i>Ateles</i>	Total			
	<i>pigra</i>	<i>geoffroyi</i>				
<i>subhyalinus</i> (Harold)						
<i>Onthophagus</i> <i>nueva sp.</i>	4	0	4	5-5.5	Diurno	Cavador
<i>Megathoposoma</i> <i>candezei**</i> (Harold)	4	0	4	18-24	D/N	Rodador
<i>Canthidium</i> <i>nueva sp.</i>	4	0	4	4.3-5	D/N	Cavador
<i>Phanaeus</i> <i>endimion**</i> (Harold)	3	0	3	11-20	D/N	Cavador
<i>Phanaeus</i> <i>wagneri</i> <i>pilatei**</i> (Harold)	2	0	2	14-20	Diurno	Cavador
<i>Chaetodus</i> <i>lacandonicus</i>	2	0	2	4.4	Nocturno	Cavador***
<i>Onthophagus</i> <i>rhinolophus</i> (Harold)	1	1	2	7-9	Nocturno	Cavador
<i>Onthophagus</i> <i>incensus**</i> (Say)	0	2	2	7-11	Nocturno	Cavador
<i>Ateuchus</i> <i>laetitia</i> (Kohlmann)	0	1	1	6.5-7.5	Nocturno	Cavador
<i>Onthophagus</i> <i>cyclographus</i>	0	1	1	5-7	Diurno	Cavador

Especies	# de individuos			Longitud (mm)	Actividad	Comportamiento
	<i>Alouatta pigra</i>	<i>Ateles geoffroyi</i>	Total			
(Bates)						
<i>Pedardium maya</i>	1	0	1	4-4.5	Nocturno	Cavador
<b>TOTAL</b>	<b>1169</b>	<b>990</b>	<b>2159</b>			

\*El género *Eurysternus* tiene un comportamiento de procesamiento de las heces distinto al resto de especies cavadores o rodadoras y su comportamiento de anidación se describe en patrón VI según Halffter y Edmons (1982).

\*\*Especies que por su tamaño (>10mm) y comportamiento probablemente estén enterrando-moviendo semillas de tamaño similar a *B. alicastrum*; se excluyen los *Eurysternus*, ya que por su comportamiento de relocalización de heces probablemente no estén moviendo ni enterrando semillas.

\*\*\*Aún no hay descripción del comportamiento de esta especie, probablemente sea cavador (E. Cano com.Pers).

**1. *Alouatta pigra*.** Se colectaron un total de 1169 individuos pertenecientes a 29 especies de escarabajos coprófagos atraídos a las heces de mono aullador, de las cuales 7 especies tienen actividad diurna, 11 actividad nocturna y 11 con actividad diurna/nocturna (D/N) (Cuadro 10). Con respecto al número de individuos, se colectaron 701 individuos en las trampas diurnas y 468 en las trampas nocturnas. Se determinó que no hay diferencia en el número de especies capturadas en las trampas diurnas y nocturnas atraídas a las heces de aulladores ( $\chi^2=0.38$ , 1g.l.,  $P>0.05$ ), sin embargo sí se encontró diferencia en el número de individuos capturados en las trampas diurnas y nocturnas atraídos a las heces de aulladores ( $\chi^2= 46.44$ , 1g.l.,  $P<0.05$ ), siendo mayor el número de individuos que son atraídos a las heces de aulladores durante el día.

Se encontró que no hay diferencia en el número de especies de escarabajos atraídos a las heces de monos aulladores y monos arañas ( $\chi^2=0.3$ , 1g.l.,  $P>0.05$ ). Sin embargo, sí existen diferencias en cuanto al número de individuos de escarabajos atraídos a las heces de monos aulladores y monos araña ( $\chi^2= 19.1$ , 1g.l.,  $P<0.05$ ). Más individuos son atraídos a las heces de mono aullador.

No se encontró diferencia en el número de especies capturadas en las trampas diurnas atraídos a las heces de mono aullador y mono araña ( $\chi^2=0.1$ , 1g.l.  $P>0.01$ ), sin embargo sí existe diferencia en el número de individuos de escarabajos coprófagos capturados en las trampas diurnas atraídos a las heces de mono aullador y mono araña ( $\chi^2=195.68$ , 1g.l.,  $P<0.05$ ), las heces de los monos aulladores atraen a más individuos durante el día que las heces de mono araña.

Cuadro 10. Número total de especies de escarabajos atraídos a heces de *Alouatta pigra* capturados en trampas diurnas y nocturnas.

<b>Especie</b>	<b>Diurnas</b>	<b>Nocturnas</b>	<b>Total</b>
<i>Canthon femoralis</i>	444	68	512
<i>Eurysternus angustulus</i>	21	0	21
<i>Eurysternus caribaeus</i>	30	11	41
<i>Onthophagus crinitus</i>	61	48	109
<i>Onthophagus luismargaritorum</i>	47	3	50
<i>Canthon euryscelis</i>	39	53	92
<i>Onthophagus maya</i>	12	12	24
<i>Onthophagus nueva sp.</i>	4	0	4
<i>Onthophagus sharpy</i>	15	17	32
<i>Onthophagus longimanus</i>	4	0	4
<i>Copris laeviceps</i>	7	31	38
<i>Canthidium centrale</i>	2	41	43
<i>Phanaeus wagneri pilatei</i>	2	0	2
<i>Megatoposoma candesei</i>	2	2	4
<i>Canthon subhyalinus</i>	2	0	2
<i>Onthophagus coscineus</i>	2	0	2
<i>Canthidium nueva sp.</i>	2	2	4
<i>Uroxys micros</i>	0	88	88
<i>Dichotomius agenor</i>	0	23	23
<i>Bdeleropsis bowditchi</i>	0	20	20
<i>Deltochilum escabriusculum</i>	0	13	13
<i>Uroxys nebulinus</i>	0	12	12
<i>Canthon cyanellus</i>	0	4	4
<i>Chaetodus lacandonicus</i>	0	2	2
<i>Phanaeus endimium</i>	1	2	3
<i>Onthophagus rhynolopus</i>	0	1	1

<b>Especie</b>	<b>Diurnas</b>	<b>Nocturnas</b>	<b>Total</b>
<i>Onthophagus sp.</i>	4	1	5
<i>Pedardium maya</i>	0	1	1
<i>Deltochilum boldwitchi</i>	0	13	13
<b>Total de individuos</b>	<b>701</b>	<b>468</b>	<b>1169</b>
<b>Total de especies</b>	<b>19</b>	<b>23</b>	<b>29</b>

**2. *Ateles geoffroyi*.** Se colectó un total de 967 escarabajos coprófagos de 25 especies , de las cuales 6 especies tienen actividad predominantemente diurna, 11 tienen actividad nocturna y 8 con actividad diurno/nocturna (Cuadro 11). En número de individuos, se colectaron 266 en las trampas diurnas y 701 en trampas nocturnas. Se estableció que no existe diferencia en el número de especies capturadas en las trampas diurnas (17) y nocturnas (22) atraídas a las heces de mono araña ( $\chi^2=0.64, 1g.l., P>0.05$ ), pero sí hay diferencia en el número de individuos capturados en las trampas diurnas y nocturnas atraídos a las heces de mono araña ( $\chi^2=195.68, 1g.l., P<0.05$ ), siendo mayor el número de escarabajos atraídos a las heces de mono araña por la noche. Al comparar el número de especies capturadas en el trampeo nocturno atraídas a las heces de monos araña y monos aulladores no se encontraron diferencias ( $\chi^2=0.02, 1g.l., P>0.05$ ), sin embargo sí hay diferencia en el número de individuos colectados en trampeos nocturnos atraídos a heces de monos araña y monos aulladores ( $\chi^2=46.44, 1g.l., P<0.05$ ), determinando que las heces de monos araña atraen un mayor número de individuos en las trampas nocturnas que las heces de monos aulladores.

Cuadro 11. Número total de especies atraídas a heces de *Ateles geoffroyi* capturadas en trampas diurnas y nocturnas.

<b>Especie</b>	<b>Diurnos</b>	<b>Nocturnos</b>	<b>Total</b>
<i>Canthon femoralis</i>	83	138	221
<i>Eurysternus angustulus</i>	32	1	33
<i>Onthophagus crinitus</i>	30	153	183
<i>Eurysternus caribaeus</i>	27	34	61
<i>Onthophagus sp.</i>	26	0	16
<i>Uroxys micros</i>	20	75	95
<i>Canthon eryscelis</i>	16	52	68
<i>Onthophagus maya</i>	18	11	29

<b>Especie</b>	<b>Diurnos</b>	<b>Nocturnos</b>	<b>Total</b>
<i>Onthophagus sharpy</i>	8	15	23
<i>Uroxys nebulinus</i>	7	3	10
<i>Bdeleropsis bolwitshi</i>	6	79	85
<i>Onthophagus coscineus</i>	6	0	6
<i>Onthophagus luismargaritorum</i>	4	6	10
<i>Dichotomius agenor</i>	1	21	22
<i>Deltochilum escabriusculum</i>	2	9	11
<i>Copris laeviceps</i>	2	62	64
<i>Canthidium centrale</i>	0	24	24
<i>Onthophagus longimanus</i>	0	4	4
<i>Canthon cyanellus</i>	0	2	2
<i>Canthon subhyalinus</i>	0	3	3
<i>Onthophagus rhynolopus</i>	0	1	1
<i>Onthophagus cyclographus</i>	1	0	1
<i>Ateuchus illaesum</i>	0	5	5
<i>Ateuchus laetitia</i>	0	1	1
<i>Onthophagus incensus</i>	0	2	2
<b>Total de individuos</b>	<b>266</b>	<b>701</b>	<b>967</b>
<b>Total de especies</b>	<b>17</b>	<b>22</b>	<b>25</b>

**3. Preferencias por tipo de heces.** Se encontraron 8 especies en las heces de monos aulladores que no fueron encontradas en las heces de monos araña y 4 especies en las heces de monos araña que no fueron encontradas en heces de monos aulladores (Cuadros 10, 11).

De todas las especies se eligieron aquellas con más de 50 individuos capturados en total (12 especies) durante todo el muestreo para determinar si existe una preferencia por el tipo de heces. Las especies utilizadas fueron: *Canthon femoralis*, *Onthophagus crinitus*, *Eurysternus angustulus*, *Eurysternus caribaeus*, *Onthophagus luismargaritorum*, *Canthon euryscellis*, *Onthophagus maya*, *Onthophagus sharpy*, *Copris laeviceps*, *Canthidium centrale*, *Uroxys micros* y *Bdeleropsis bowditchi*.

Se determinó que *Eurysternus angustulus* ( $\chi^2=2.66, 1g.l., P>0.05$ ), *Canthon euryscellis* ( $\chi^2= 3.6, 1g.l., P>0.05$ ), *Onthophagus maya* ( $\chi^2= 0.48, 1g.l., P>0.05$ ), *Onthophagus sharpy* ( $\chi^2=1.48, 1g.l., P>0.05$ ) y *Uroxys micros* ( $\chi^2=0.26, P>0.05$ ) no tienen preferencia por ningún

tipo de heces, ya que se ven atraídas de igual manera hacia las heces de mono aullador y mono araña.

Se encontraron cuatro especies que tienen una preferencia hacia las heces de mono araña: *Eurysternus caribaeus* ( $\chi^2= 3.92$ , 1g.l.,  $P<0.05$ ), *Onthophagus crinitus* ( $\chi^2=18.76$ , 1g.l.,  $P<0.05$ ), *Copris laeviceps* ( $\chi^2=6.62$ , 1g.l.,  $P<0.05$ ) y *Bdeleropsis bowditchi* ( $\chi^2=40.22$ , 1g.l.,  $P<0.05$ ) y tres especies que tienen preferencia por las heces de mono aullador: *Canthon femoralis* ( $\chi^2=115.52$ , 1g.l.,  $P<0.05$ ), *Onthophagus luismargaritorum* ( $\chi^2=26.66$ , 1g.l.,  $P<0.05$ ) y *Canthidium centrale* ( $\chi^2=5.4$ , 1g.l.,  $P<0.05$ ).

**4. Los escarabajos como potenciales dispersores secundarios de semillas medianas-grandes.** Con respecto a los escarabajos coprófagos que probablemente están moviendo-enterrando semillas de tamaño similar a las de *B. alicastrum* (>5 mm), podemos decir que son las especies más grandes que tienen un tamaño de por lo menos 10 mm de longitud. Se excluyen las especies del género *Eurysternus* que aunque tienen un tamaño que entra dentro de esta categoría (Cuadro 9), no se les considera potenciales dispersores de semillas por el comportamiento peculiar que tienen para relocalizar porciones de heces (E. Andresen com. pers). Por lo tanto hay 9 especies de escarabajos grandes atraídos a heces de mono aullador (*C. laeviceps*, *D. agenor*, *D. scabriusculum scabriusculum*, *D. bowditchi*, *C. cyanellus*, *M. candezei*, *P. endimion* y *P. wagneri pilatei*) y 5 especies de escarabajos grandes atraídos a heces de monos araña *C. laeviceps*, *D. agenor*, *D. scabriusculum scabriusculum*, *C. cyanellus* y *O. incensus*) que pueden estar dispersando (moviendo horizontalmente cierta distancia o enterrando) semillas tales como semillas de *P. campechiana* defecadas por monos aulladores (Ver Cuadro 5) y semillas de *P. campechiana*, y *D. ferox* defecadas por monos araña (Ver Cuadro 6). Es importante mencionar que todas las semillas de tamaño menor también serán dispersadas, en mayor porcentaje; y semillas aún más pequeñas como las de *Ficus* van a ser procesadas por escarabajos aún más pequeños que los arriba mencionados. En este caso el enfoque es en las semillas grandes, debido a que el estudio se enfocó en *Brosimum alicastrum*, además se utilizaron cuentas de tamaño similar a las semillas de *B. alicastrum* en los experimentos de dispersión secundaria por escarabajos coprófagos.

Para mono aullador hay cuatro especies grandes (*D. bowditchi*, *M. candezei*, *P. endimion* y *P. wagneri pilatei*) que no fueron encontradas en las trampas con heces de mono araña y que pueden ser dispersores de semillas medianas-grandes, mientras que una especie grande (*O. incensus*) se encontró atraída a heces de mono araña exclusivamente, sin embargo fue muy bajo el número de individuos capturados de estas especies para establecer si existía una preferencia.

Para las heces de monos aulladores hay 6 especies grandes cavadoras que son atraídas y tienen más probabilidad de enterrar las semillas (Andresen 2002) y 4 especies grandes rodadoras que tienen más probabilidad de mover horizontalmente las semillas (Andresen 2002). No hay diferencia en el número de especies escarabajos grandes rodadores y cavadores atraídos a las heces de mono aullador ( $\chi^2=0.238$ , 1 g.l.,  $P>0.05$ ). Para las heces de monos araña hay 5 especies grandes cavadoras y 2 especies grandes rodadoras, no hay diferencia en número de especies rodadores y cavadores grandes atraídos a las heces de mono araña ( $\chi^2=0.238$ , 1 g.l.,  $P>0.05$ ). Al comparar el número total de individuos rodadores grandes que se vieron atraídos a los dos tipos de heces, se determinó que no existe ninguna diferencia ( $t=0.934$ , 4 g.l.,  $P=0.403$ ). También se encontró que no existe ninguna diferencia en el número de individuos cavadores grandes atraídos a las heces de mono aullador y mono araña ( $t=-0.686$ , 4 g.l.,  $P=0.531$ ). No hay diferencia en el número de especies grandes rodadoras atraídas a las heces de mono araña y mono aullador ( $\chi^2=0.238$ , 1g.l.,  $P>0.05$ ), y tampoco hay diferencia en el número de especies grandes cavadoras atraídas a las heces de mono araña y mono aullador ( $\chi^2=0.238$ , 1g.l.,  $P>0.05$ ). Sin embargo, sí hay una diferencia entre el número de individuos cavadores y rodadores atraídos a las heces de aulladores ( $\chi^2=134.34$ , 1g.l.,  $P<0.05$ ), más individuos cavadores que rodadores son atraídos a las heces de mono aulladores, y también se encontró que más individuos cavadores que rodadores se ven atraídos a las heces de monos araña ( $\chi=258.18$ , 1g.l.,  $P<0.05$ ). No obstante, sí existe una diferencia en el número relativo de individuos cavadores y rodadores que son atraídos a las heces de ambas especies de monos, las heces de mono araña atraen una mayor proporción relativa de escarabajos cavadores que las heces de mono aullador ( $\chi^2=11.54$ , 1g.l.,  $P<0.05$ ), mientras que las heces de mono aullador atrae una mayor proporción relativa de escarabajos rodadores que las heces de mono araña ( $\chi^2=9.4$ , 1g.l.,  $P<0.05$ ).

En relación a la actividad (diurno-nocturno) de los escarabajos, para monos aulladores se colectaron 6 especies grandes nocturnas (3 cavadores y 3 rodadores) y 1 diurna (1 cavador); 3 especies fueron D/N. Sí hubo diferencia en el número de especies grandes diurnas y nocturnas atraídas a heces de mono aullador ( $\chi^2=5.28$ , 1g.l.,  $P<0.05$ ), es mayor el número de especies nocturnas las que se ven atraídas a las heces de los monos aulladores.

En el caso de monos araña todas las especies potencialmente dispersoras de semillas de 5 mm fueron de hábitos nocturnos.

### C. DISPERSIÓN SECUNDARIA DE SEMILLAS POR ESCARABAJOS COPRÓFAGOS

En los resultados del experimento para determinar el efecto del tipo de heces y del patrón de defecación según la especie de primate en la dispersión secundaria por escarabajos, el término "semillas dispersadas" se refiere a las cuentas de plástico que fueron enterradas en el sitio de deposición, las que fueron enterradas a cierta distancia y aquellas que fueron movidas horizontalmente cierta distancia pero no enterradas. Las semillas no dispersadas se refiere a aquellas cuentas que permanecieron en el lugar de deposición y no fueron enterradas.

Se encontró que para las heces de mono aullador en un patrón espacial de heces disperso el 46.51% de las semillas fueron dispersadas horizontalmente a una distancia de 2-95 cm ( $17.4 \pm 3$  cm) y el 23.26% fueron enterradas a una profundidad de 1-16 cm ( $5.6 \pm 1.2$  cm). Para las heces de mono aullador en un patrón espacial de heces agregado, el 61.70% de las semillas fueron dispersadas horizontalmente a una distancia de 1-67 cm ( $15.7 \pm 2$  cm) y el 17.02% de las semillas fueron enterradas a una profundidad de 3-15 cm ( $5.8 \pm 0.5$  cm).

Para las heces de mono araña en un patrón espacial de heces disperso el 60.42% de las semillas fueron dispersadas horizontalmente a una distancia de 1-100 cm ( $10.7 \pm 2$  cm) y el 2.10% de las semillas fueron enterradas a una profundidad de 4 cm; mientras que para las heces de mono araña en un patrón espacial de heces agregado, el 72.92% de las semillas fueron dispersadas horizontalmente a una distancia de 1-86 cm ( $12 \pm 2.5$  cm) y el 6.25% de las semillas fueron enterradas a una profundidad de 6-10 cm ( $7.7 \pm 0.2$  cm).

Semillas perdidas: 14 semillas del total de 200 colocadas se perdieron (no fueron encontradas), esto corresponde al 7% del total de semillas. Estas semillas no fueron incluidas en los análisis, pues se asumen que fueron depredadas.

**1. Semillas dispersadas ( tanto vertical como horizontalmente).** El modelo log lineal más parsimonioso que se ajustó adecuadamente a los datos ( $\chi^2=2.495$ , 4 g.l.,  $P=0.65$ ), no presentó ningún término de interacción significativo; es decir que el hecho de que una semilla sea dispersada por un escarabajo coprófago es independiente del tipo de heces ( $\chi^2=0.11$ , 1 g.l.,  $P=0.74$ ), y el patrón de defecación ( $\chi^2= 2.15$ , 1 g.l.,  $P=0.14$ ). La interacción entre tipo de heces y patrón de defecación tampoco fue significativa ( $\chi^2= 0.11$ , 1 g.l.,  $P=0.74$ ) ( Fig 19).

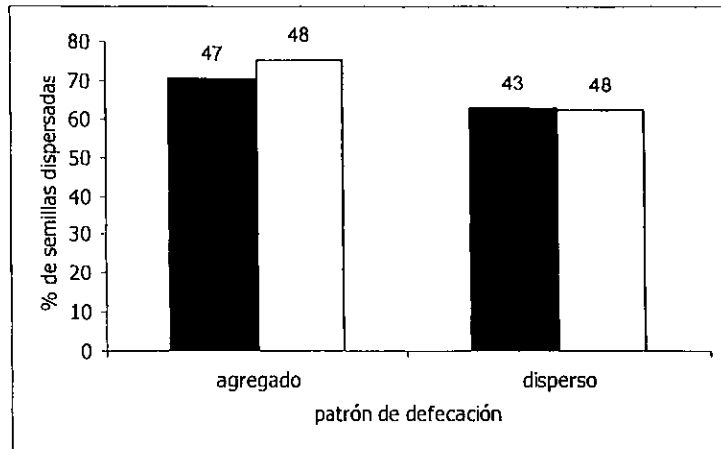


Figura 19. Porcentajes de semillas dispersadas por escarabajos coprófagos en las heces de *A. pigra* (barras negras) y *At. geoffroyi* (barras blancas) en patrón de defecación disperso y agregado. El n total para cada combinación de tratamientos (n= 50 – semillas perdidas) se muestra sobre cada barra.

**a. Semillas enterradas.** El modelo log lineal más parsimonioso que se ajustó adecuadamente a los datos ( $\chi^2=1.73$ , 3 g.l.,  $P=0.63$ ), sólo presentó un término de interacción significativo: la interacción entre especie de mono y semillas enterradas, lo que significa que si una semilla es enterrada o no depende del tipo de heces ( $\chi^2=11.89$ , 1 g.l.,  $P=0.0006$ ). En particular, más semillas son enterradas si están cubiertas por heces de *Alouatta pigra* que si están cubiertas por heces de *Ateles geoffroyi* (Ver Fig. 7). El patrón de defecación no fue significativo ( $\chi^2=0.04$ , 1 g.l.,  $P=0.85$ ), es decir, el hecho que una semilla sea enterrada o no por escarabajos es independiente del patrón de defecación (Fig. 20). Asimismo, tampoco hubo interacción entre el patrón de defecación y la especie de primate ( $\chi^2=0.01$ , g.l., 1,  $P=0.72$ ).

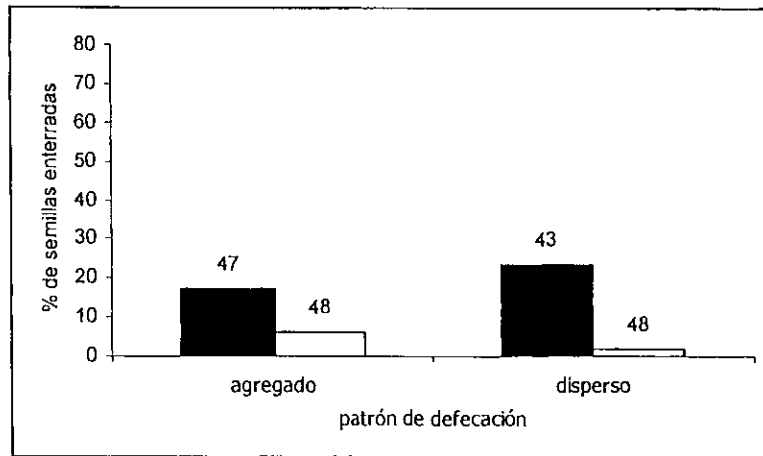


Figura 20. Porcentajes totales de semillas enterradas por escarabajos en las heces de *A. pigra* (barras negras) y *At. geoffroyi* (barras blancas) en patrón de defecación disperso y agregado.

El n total para cada combinación de tratamientos (n= 50 – semillas perdidas) se muestra sobre cada barra.

**b. Semillas dispersadas horizontalmente.** El modelo log lineal más parsimonioso que se ajustó adecuadamente a los datos ( $\chi^2=6.80$ , 4 g.l.,  $P=0.15$ ) no presentó ningún término de interacción significativo, es decir que el hecho de que una semilla sea dispersada horizontalmente por un escarabajo coprófago es independiente del tipo de heces ( $\chi^2= 3.13$ , 1 g.l.,  $P=0.077$ ), y del patrón de defecación ( $\chi^2= 3.78$ , 1 g.l.,  $P=0.052$ ). De igual manera la interacción entre tipo de heces y patrón de defecación tampoco fue significativa ( $\chi^2= 0.30$ , 1 g.l.,  $P=0.58$ ). (Ver Fig. 12) Sin embargo es importante notar que la significancia de ambos factores experimentales: tipo de heces y patrón de defecación, están muy cerca de ser significativos, y lo serían en caso de definirse un valor de alpha de 0.1 en vez de 0.05. Por lo tanto, es muy probable que con tamaños de muestras mayores se detecte efectivamente un efecto de estos factores, de tal manera que más semillas son movidas horizontalmente cuando están en heces de *Ateles geoffroyi* que en heces de *Alouatta pigra*, y asimismo más semillas son movidas horizontalmente cuando se encuentran en un patrón agregado que cuando se encuentran en un patrón disperso (Fig. 21).

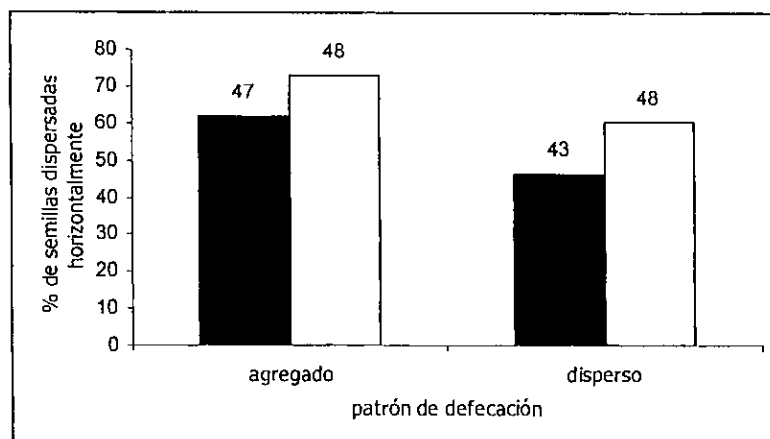


Figura 21. Porcentajes totales de semillas dispersadas horizontalmente por escarabajos en las heces de *A. pigra* y *A. Geoffroyi* en patrón de defecación disperso y agregado. El n total para cada combinación de tratamientos (n= 50- semillas perdidas) se muestra sobre cada barra.

**c. Distancia horizontal.** No hubo efecto del patrón de defecación ( $F=2.149$ , 1 g.l.,  $P=0.145$ ), ni del tipo de heces ( $F=2.172$ , 1 g.l.,  $P=0.143$ ) sobre la distancia horizontal de dispersión. Tampoco hubo interacción entre ambos factores ( $F=0.390$ , 1 g.l.,  $P=0.534$ ). La variación en estos datos es amplia, y a pesar de que el tamaño de muestra no es pequeño, se puede notar que los valores de P para ambos factores, patrón de defecación y tipo de heces es de aproximadamente 0.14, siendo éste un valor no tan alto, por lo que sería muy valioso repetir el experimento para obtener un mayor número de muestras y comprobar algunas tendencias interesantes. La tendencia que se observa es que las semillas que se encuentran en los tratamientos de heces de monos aulladores y patrón agregado son movidas a mayores distancias que las semillas en los tratamientos de heces de mono araña y patrón disperso.

**d. Profundidad de enterramiento.** La profundidad a la que las semillas fueron enterradas no fue afectada por el tipo de heces ( $F=0.125$ , 1 g.l.,  $P=0.728$ ), ni por el patrón de defecación ( $F=0.861$ , 1 g.l.,  $P=0.366$ ) y tampoco hubo una interacción entre ambos factores ( $F=0.419$ , 1 g.l.,  $P=0.526$ ). Sin embargo en este caso el tamaño de la muestra es pequeño y la variación en los datos es amplia por lo que valdría la pena ampliar el tamaño de la muestra para poder realizar un análisis con mayor poder estadístico.

## V. DISCUSIÓN

### A. DIETA, DISPERSIÓN PRIMARIA DE SEMILLAS Y PATRONES DE DEFECACIÓN

**1. Dieta y Dispersión primaria de semillas.** Durante este estudio (julio-noviembre 2003) la especie más utilizada por monos aulladores y monos araña fue *Brosimum alicastrum* (Ramón). La predominancia del Ramón en la dieta de monos aulladores y monos araña encontrada en este y otros estudios (Schlichte 1978; Coelho et al. 1976a, 1976b, 1977; Cant 1990) sugiere que ésta es una especie muy importante en la dieta de los primates de Tikal. Además hay que resaltar que el uso de distintas partes vegetales tales como hojas maduras y tiernas, frutos en todas sus etapas de madurez, brotes y flores; hace del Ramón un recurso muy valioso no sólo por la abundancia de éste en el parque sino por la variedad de recursos que de él pueden utilizar los monos en distintas épocas del año. En un estudio de un año (Ramírez-Zea 1997) se determinó que en Tikal el Ramón tiene un período de fructificación más largo que el resto de especies estudiadas y su fruto está disponible durante casi todo el año, incluyendo épocas de escasez de alimento, inicia su fructificación en la época lluviosa (junio-diciembre) y termina en la época seca (enero- mayo), mientras que la mayoría de especies fructifican en la época seca (abril y mayo). Por esta razón, el Ramón podría ser considerada una especie clave y estar determinando en cierta medida la capacidad de carga de Tikal para las poblaciones de primates, y otros animales. Para determinar su importancia para la comunidad de animales frugívoros de Tikal se deben tomar en cuenta además otros atributos ecológicos, como patrones de consumo por vertebrados y calidad nutricional (Ramírez-Zea 1997). El consumo de esta especie parece ser mucho mayor en Tikal que en otras localidades estudiadas del país, como en los bosques de Cobán (Schlichte 1978), probablemente las diferencias se deban a la distribución y ocurrencia de las especies vegetales. Es posible que los monos estén consumiendo mucho Ramón porque es una especie muy abundante en el área (85 individuos adultos /ha de acuerdo a Schulze y Whitacre 1999) y no porque tengan una preferencia sobre esta especie. Sin embargo, esta hipótesis debe ser comprobada, y es un punto importante para futuras investigaciones en Tikal. La alta abundancia de Ramón en Tikal y otros centros ceremoniales Mayas se ha relacionado a la importancia económica que tenía ésta especie para la civilización Maya (Schulze y Whitacre 1999, Lundell 1937). Sin embargo a pesar de que pudo haber sido favorecida por el cultivo y la sucesión ecológica a gran escala que hubo luego del colapso del imperio Maya, se ha determinado que los patrones de distribución de *Brosimum alicastrum* se encuentran más relacionados a condiciones edáficas y topográficas que favorecen el crecimiento y la reproducción y no a eventos antrópicos históricos (Lambert y Arnason 1982, Schulze y

Whitacre 1999). Un aspecto ecológico importante del Ramón es el hecho de ser una especie que está bien representada en los fragmentos de bosques que quedan en Petén (en 41.94% de los pequeños fragmentos) (Rogers 2003), lo cual sugiere que las poblaciones de monos que se encuentren en un paisaje fragmentado pueden explotar al Ramón como una fuente muy importante de alimento, convirtiéndola en una de las especies clave para los primates bajo condiciones de degradación de hábitat por fragmentación (Rogers 2003), aumentando así la importancia del Ramón para la sobrevivencia de los primates en Petén.

Actualmente se ha comenzado a cotizar muy bien el precio de tablas "plywood" hechas de madera de *Brosimum*, por lo que esta especie está comenzando a ser amenazada por la extracción incontrolada de los árboles del bosque de Petén (R. Balas com. Pers), poniendo en peligro no sólo a los primates sino a muchas otras especies animales que utilizan este recurso alimenticio tales como, *Agouti paca*, *Dasyprocta punctata*, *Odocoileus virginianus*, *Ortalis vetula*, *Penelope purpurascens* y *Sciurus sp.* entre otros.

No se demostró que los monos de Tikal sean dispersores de semillas de Ramón por endozoocoría, pues no se encontraron semillas de esta especie en las heces y observé que ambas especies de primates escupen las semillas intactas. De este modo, los datos indican que tanto los monos aulladores como los monos araña están realizando una dispersión externa. Sin embargo este tipo de dispersión tiene desventajas para algunas especies sobre la que ocurre a través de las heces, debido a que para ciertas especies se ha determinado que mientras más lejos del árbol padre se encuentren las semillas y plántulas sus probabilidades de sobrevivir aumentan (Garber y Lambert 1998, Chapman 1995). Las semillas que son depositadas debajo del árbol padre están sujetas a una mayor mortalidad pues al aumentar la densidad de las semillas el ataque de depredadores y de patógenos se incrementa (Chapman 1995). Sin embargo, es necesario determinar si al Ramón le afectan estos factores, pues se observó una gran cantidad de plántulas de Ramón bajo árboles femeninos, lo cual sugiere que este árbol se regenera sin mayor problema debajo del árbol parental, suponiendo que el reclutamiento de esas plántulas sea alto, una dispersión por endozoocoría no resultaría de crítica importancia. El que los monos no traguen la semilla madura puede ser debido a sus características físicas (tamaño, forma). Para monos araña (*Ateles paniscus*) se ha reportado el consumo de semillas de hasta 3 cm de largo y su paso intacto por el sistema digestivo (Garber y Lambert 1998) y para monos aulladores (*Alouatta seniculus*) semillas de 3.3 cm de largo (Andresen 2002). Estos son tamaños de semillas mayores al de las semillas de Ramón por lo que se esperaba que las semillas de Ramón fueran tragadas. Existen otras variables que podrían explicar este comportamiento, como la forma o la adherencia entre la pulpa y la semilla. Las semillas de Ramón son muy fáciles de separar de la pulpa y ser escupidas por lo que puede resultar más ventajoso para los monos de Tikal escupirlas que tragarlas, si no les

va a aportar ningún nutriente. Sin embargo, en otros estudios con *Alouatta*, se ha reportado que los monos son capaces de consumir y defecar semillas de *Brosimum alicastrum* en México (Estrada y Coates-Estrada 1984), y otras semillas de tamaño similar como *Micropholis guyanensis* subsp. *guyanensis* (longitud 1.8 cm) en Amazonía Central (Andresen 2001) y *Pouteria levigata* (longitud 4 cm) en Guyana Francesa (Julliot 1996). Una hipótesis del por qué en Tikal los monos no estén tragando las semillas del Ramón es que ésta puede ser una de las especies con semillas más grandes y los monos pueden estar habituados a consumir semillas de tamaños más pequeños, esta hipótesis coincide con los tamaños de las semillas encontradas en las heces de los monos en donde sólo una especie (*Desmoncus ferox*) tiene semillas mayores en tamaño a las de Ramón. Podría ser que en los bosques en los que los monos sí están tragando la semilla de Ramón las especies vegetales tienen en promedio semillas más grandes y los monos están habituados a tragarlas.

En relación al tipo de dispersión de semillas de Ramón que realizan los monos de Tikal, puede ser que el manejo de la semilla de Ramón por los monos antes de escupirla tenga alguna ventaja sobre las semillas que caen con el fruto maduro, como aumentar la velocidad de germinación. Observé en el comportamiento alimenticio de los monos aulladores y monos araña de Tikal en este estudio y también por Schlichte (1978) que a las semillas escupidas les han rasgado la cubierta protectora que tienen las semillas de Ramón (Berg 1972) pero no la han removido por completo. Cuando se remueve completamente la cubierta protectora de una semilla, ésta puede morir más rápidamente al estar expuesta a patógenos terrestres e invertebrados depredadores durante el período de "post-dispersión" (Norconk et al 1998), pero el que remuevan sólo parte de ella podría ahorrar el tiempo de degradación de ésta y aumentar la velocidad de germinación. Así puede ser que la calidad de dispersión que realizan los monos aulladores y los monos araña para la semillas de Ramón este influenciada por este comportamiento.

Por otro lado, las observaciones realizadas en julio para el Ramón muestran que además de actuar como dispersores a través del escupido de semillas, ambas especies de monos también están actuando como depredadores de semillas, al consumir frutos tiernos y semillas en grandes cantidades. Sin embargo, esto depende del estadio fenológico de las especies y la temporada en que se realizaron las observaciones, porque durante este período no había frutos maduros disponibles. Durante el resto del estudio (agosto-noviembre) en el que ya hubo frutos maduros disponibles, éste fue el ítem que más consumieron. Al tomar en cuenta el consumo total de frutos y semillas de Ramón durante el estudio para cada especie de mono, determiné que los monos aulladores y los monos araña están actuando como dispersores y depredadores de las semillas de Ramón en proporciones similares. Su importancia como dispersores de Ramón va a ser determinada por el destino final que tengan

las semillas que son escupidas. En algunos estudios como en el de Yumamoto y Maruhashi (1998) se ha determinado que las semillas escupidas por macacos tienen una ventaja sobre las semillas que caen del árbol, así que este es un aspecto interesante a determinar para las semillas de ramón escupidas por los monos.

El consumo de semillas tiernas por los monos puede ser debido al valor nutritivo que éstas aportan, a que probablemente no contienen compuestos secundarios dañinos y que son blandas y pequeñas. Las semillas son un recurso alimenticio muy valioso cuando se compara con la pulpa del fruto en términos nutritivos y de su abundancia relativa en el espacio y el tiempo. Las semillas son paquetes de recursos esenciales para la sobrevivencia y germinación de plántulas y generalmente son ricas en lípidos, azúcares y proteínas y bajas en taninos (Harper et al. 1970, Janzen 1981, Waterman 1984). Son además abundantes en determinadas localidades y se ha encontrado que la época de disponibilidad de frutos inmaduros (semillas inmaduras) en las plantas tropicales es tres o cuatro veces más larga que la de frutos maduros (Leighton and Leighton 1982, Milton 1988, Norconk 1996, 1998). Los monos araña almacenan energía para períodos de escasez consumiendo grandes cantidades de semillas tiernas que contienen altas cantidades de proteína y grasas (Cant 1990, Van Roosmalen y Klein 1988), no se realizaron análisis de contenidos de proteína y grasa de las semillas de Ramón, pero probablemente este sea un factor que contribuye a que las semillas inmaduras de Ramón son altamente consumidas por monos araña y por monos aulladores. Este comportamiento con el Ramón ya había sido reportado previamente por Cant (1990) para monos araña y Schlichte (1978) para monos aulladores. Las comparaciones con los estudios de Cant y Schlichte son válidas con el presente estudio a pesar de tener 25 y 14 años de diferencia, debido a que no ha habido cambios en la cobertura forestal en Tikal (Sader 1999) y asumo que la densidad de las especies es la misma en todos los casos; en consecuencia el patrón de forrajeo y dieta tampoco deberían haber cambiado.

Las diferencias en la dieta de los monos aulladores y los monos araña hacen que difiera el número de especies de semillas dispersadas por las heces. Debido a la dieta más frugívora de los monos araña, éstos consumen más especies de frutos y por lo tanto dispersan más semillas en las heces que los monos aulladores. Esto se pudo comprobar al encontrar 8 especies de semillas en las heces de los monos araña, mientras que sólo se encontraron 2 especies de semillas en las heces de los monos aulladores. Sin embargo, se ha encontrado para *Alouatta seniculus* hasta 136 especies de semillas dispersadas por endozoocoría en Amazonía Central (Andresen 2002a), 86 especies dispersadas en Guyana Francesa (Julliot 1996) y 11 especies dispersadas por *Alouatta pigra* en Alta Verapaz, Guatemala (Baumgarten 2000). Las diferencias en número de especies dispersadas pueden ser por el período más corto de observación de este estudio y debido a diferencias en la diversidad de flora de los bosques (e.g., la riqueza de especies arbóreas por Ha es de 88 para Tikal, 93 para Barro

Colorado, Panamá; 289 para Mishana, Perú y 307 en la Amazonía de Ecuador (E. Cano com. pers)). Las especies de semillas dispersadas por los monos aulladores en Tikal son pequeñas (*Ficus*, 0.1 cm largo) y medianas (*P.campechiana*, 1-1.5 cm largo), por lo que más semillas van dentro de las heces y éstas pueden ser procesadas por escarabajos pequeños (<5 mm) y grandes ( $\geq 10$  mm). Por otro lado las semillas dispersadas por los monos araña son de tamaño más grande (hasta 3.5 cm). Es probable que menos semillas permanezcan dentro de las heces de monos araña pues al caer al suelo las semillas más grandes tienden a separarse de las heces (Andresen 2002a) lo que mueve a pensar que hay menos probabilidad de que los escarabajos las movilicen dentro de las porciones de heces. Las semillas de tamaño mediano son dispersadas solamente por escarabajos medianos a grandes. De este modo, no solamente el número de semillas dispersadas en las heces es importante para determinar la calidad de cada especie de mono como dispersor, existen otros aspectos como los anteriormente mencionados que influyen en la dispersión secundaria y el destino final de la semillas.

Las partes vegetales más consumidas por los monos aulladores son brotes (32%) y hojas (29%), los cuales son la base de su dieta folívora. Para *Alouatta palliata* también se reporta una preferencia por los brotes (Neville et al. 1988). El consumo de hojas tiernas o muy tiernas (brotes) es debido a su alto contenido de proteína y nutrientes digeribles, que los hacen una fuente de energía más fácil de digerir y con menos cantidad de fibra que las hojas maduras (Neville et al 1988). Se han reportado para Tikal por lo menos treinta especies de plantas cuyas hojas y frutos son consumidas por los monos aulladores en los meses de octubre a enero (Schlichte 1978), de las cuales cuatro coinciden con las encontradas en este estudio *Brosimum alicastrum*, *Bursera simaruba*, *Ficus kellermanii* y *Protium copal*. Probablemente por la época en la que comenzó el muestreo y por el ámbito hogareño relativamente pequeño de *Alouatta* (Neville et al. 1988), y el hecho de que muchas especies de plantas tienen densidades bajas y/o se distribuyen de manera agregada en los bosques tropicales, el resto de especies reportadas en el estudio de Schlichte (octubre a enero) no fueron registradas en el presente estudio. Esto sugiere que los monos aulladores utilizan una variedad de recursos en Tikal, pero que a pesar de esta diversidad florística el uso del Ramón es elevado.

Por otro lado, en los reportes de Cant (1990) se observó a los monos araña consumiendo hojas inmaduras, sin embargo en el presente estudio nunca observé el consumo de hojas. Este comportamiento puede ser debido a factores climáticos que determinan la fenología de las plantas, pues en el estudio de Cant (1990) se menciona una época de sequía en la que pudo haberse afectado la producción de frutos de ramón y otras especies de frutos, haciendo que los monos araña incluyeran hojas en su dieta. En la época muestreada no hubo

tal sequía que afectara la disponibilidad de frutos, lo que no hizo necesaria la ingesta de hojas. En este estudio los monos araña consumieron principalmente frutos maduros y tiernos y semillas, pues son casi 100% frugívoro, siempre van a consumir predominantemente frutos si están disponibles, y un poco de hojas, flores y néctar cuando hay pocos frutos disponibles, pero se ha demostrado que puede haber gran variación, no sólo estacional sino también interanual en la dieta de los primates (Andresen 2002a).

El comportamiento de forrajeo fue diferente en ambas especies ya que tienen distintas estrategias para explotar los recursos. Los monos araña se caracterizan por vivir en medianos a grandes grupos asociados que se fragmentan en subgrupos de varios tamaños y composición, y forrajean independientemente en la misma área general (Van Roosmalen y Klein 1988, Reid 1997). La única asociación permanente es la de las hembras adultas con las crías (Van Roosmalen y Klein 1988). Esta estructura social parece ser altamente eficiente para explotar las fuentes de frutos maduros que a menudo se encuentran distribuidos de manera muy dispersa en el paisaje. Al aumentar la disponibilidad de alimento en árboles cercanos con frutos, o de árboles con grandes cantidades de frutos, que ocurre generalmente en la época lluviosa, el tamaño promedio de los grupos de mono araña aumenta (Van Roosmalen y Klein 1988). Debido a esta estructura social observé asociados a los machos en grupos de tres o más y a duos de hembras con cría o solitarias. Los monos araña también gastan menos tiempo y energía seleccionando las fuentes y partes vegetales que consumen (Van Roosmalen y Klein 1988), lo cual fue comprobado en este estudio, visitando más árboles durante el día que los monos aulladores. Los monos araña se mueven mucho más en búsqueda de frutos, y gastan más energía en estos desplazamientos, pero su rica dieta en azúcares fácilmente digeribles se los permite (Andresen 1999). Por otro lado, si no hay muchos frutos, los monos aulladores en vez de movilizarse más buscándolos, comienzan a comer más hojas, lo que les permite permanecer más tiempo en cada árbol de forrajeo. Mientras más hojas coman, más deben reposar para permitir la digestión de fibra y la asimilación de nutrientes (Andresen 1999). Estas características del comportamiento de forrajeo hacen que las defecaciones de los monos araña, que ocurren durante el forrajeo, tengan un patrón disperso al ser producidas por menos individuos que los monos aulladores. Por otro lado los monos aulladores viven en tropas cohesivas que viajan juntas y generalmente defecan juntos, así que las defecaciones producidas por una mayor cantidad de individuos tienen un patrón más agregado. Estas observaciones también han sido descritas para *Ateles paniscus* y *Alouatta seniculus* por Andresen (1999).

A pesar de que los monos de Tikal no están dispersando por endozoocoría las semillas de Ramón, si están dispersando otras especies por este mecanismo. Cada especie de mono es importante en un aspecto diferente del proceso de dispersión de semillas; los monos araña

son importantes debido al número de especies que están dispersando y al patrón de defecación disperso (Andresen 1999) en que son dispersadas las semillas generalmente que disminuye la depredación por roedores y la competencia intra específica en la germinación y el establecimiento de las plántulas (Howe 1989). Por otro lado los monos aulladores son importantes porque al encontrarse las semillas en agregaciones de heces mayores atraen mayor cantidad de escarabajos coprófagos y de mayores tamaños (Andresen 1999) lo que aumenta la probabilidad de que las semillas sean dispersadas secundariamente por los escarabajos.

Es importante notar que la mayoría de las especies que son consumidas y dispersadas por los monos de Tikal tienen una importancia económica para los seres humanos. Algunas tienen usos medicinales (*Bursera simaruba*, *Protium copal*, *Stemmadenia donnell-smithii*) alimenticios (*Brosimum alicastrum*, *Thropis racemosa*, *Pouteria sapota*), para construcción o industrial (*Brosimum alicastrum*, *Aspidosperma megalocarpon*, *Desmoncus ferox*) , entre otros (Mac Vean 2003). De este modo los monos de Tikal están ayudando a la regeneración de especies que son utilizadas en las comunidades vecinas al parque. Este es un motivo más para conservar las especies de monos del parque por el servicio ecológico que están presentando a los seres humanos. Sin embargo en términos de manejo para la conservación del proceso de regeneración del bosque de Tikal, quizás los primates no sean el grupo más importante en el proceso de dispersión de semillas, probablemente los murciélagos y las aves contribuyen en mayor proporción con este proceso.

**2. Patrones de defecación.** El comportamiento de los monos aulladores y monos araña difiere en aspectos importantes que pueden afectar la efectividad en la dispersión de las semillas, incluyendo diferencias en la dieta, en el comportamiento de forrajeo y en los patrones de defecación. Estas diferencias han sido descritas por Andresen (1999). Los monos aulladores tienen períodos durante el día que usan específicamente para defecar, y parecen estar asociados al desplazamiento hacia sitios de forrajeo luego de largos períodos de descanso (principalmente descanso nocturno y descanso del medio día). Además, los monos aulladores presentan el comportamiento muy particular de defecar en grupo. Para los monos araña la acción de defecar la realizan en cualquier momento durante el forrajeo, desplazamiento o descanso y no parece estar asociada a un comportamiento específico, y además es realizada de manera individual. Como resultado, el número de individuos que defecan juntos en el caso de los monos aulladores es mayor que para los monos araña, produciéndose así agregaciones de heces más grandes en el espacio. Sin embargo, las defecaciones de los monos araña que ocurren en los dormitorios son hechas por más

individuos que cuando están forrajeando, dejando también grandes cantidades de heces en el suelo, pero esas defecaciones no fueron cuantificadas en este estudio y se debe determinar si el patrón agregado en los dormideros llega al mismo nivel de agregación en términos de gramos de heces/m<sup>2</sup> que en las defecaciones de monos aulladores. La agregación espacial de las heces puede aumentar el riesgo de depredación de las semillas defecadas, así como la competencia intra e interespecífica entre las plántulas (Andresen 2002a). Por esto se podría pensar que un patrón de defecación disperso como el observado generalmente para los monos araña podría estar beneficiando la regeneración de las plantas dispersadas al disminuir los efectos negativos de depredación y competencia (Howe 1989). Sin embargo, antes de concluir acerca de la efectividad de un dispersor primario, también es necesario tomar en cuenta la atracción a los dispersores secundarios tales como los escarabajos coprófagos. Estos insectos, mediante su actividad, rápidamente mueven y entierran heces y semillas, por lo cual puede disminuir mucho, o incluso desaparecer, el aparente efecto negativo de una defecación agregada como la producida por *Alouatta* (Andresen 1999).

Como consecuencia de estos patrones de defecación, el área del suelo cubierta y la cantidad total de heces disponibles para los escarabajos coprófagos es mayor al ser defecadas por monos aulladores que por monos araña (probablemente a excepción de las que ocurren en los dormideros) por el número de individuos que defecan juntos y porque defecan desde la misma rama. Sin embargo, los gramos de heces/m<sup>2</sup> son iguales en ambos casos así que, los aulladores están dejando más metros cuadrados del suelo del bosque cubiertos por heces, pero en un sólo metro cuadrado es la misma cantidad de gramos de heces las que ambas especies depositan en un evento de defecación. Lo importante es la cantidad total disponible en un momento dado, y en todo un día, así cada vez que ocurre un evento de defecación de los monos aulladores hay más material fecal disponible para los escarabajos, que cuando ocurre uno de monos araña. Las defecaciones agregadas de los monos aulladores pueden estar atrayendo un mayor número de especies y/o individuos de escarabajos, y escarabajos coprófagos de mayor tamaño (Andresen 1999), lo cual favorece la dispersión secundaria de semillas. Sin embargo, mis datos contradicen el postulado de Andresen (1999), pues encontré que no es el patrón de defecación el que influye en el enterramiento de las semillas por los escarabajos, sino el tipo de heces, pues no encontré interacción entre patrón de defecación y semillas enterradas. Las semillas en las heces de los monos aulladores fueron más frecuentemente enterradas que las semillas en las heces de los monos araña, debido a que las heces de monos aulladores atraen más individuos que las de monos araña (ver más adelante). Al haber más individuos atraídos a las heces de monos aulladores aumenta la competencia por el recurso entre los escarabajos, y así probablemente también aumenta la rapidez del procesamiento de las heces (Andresen 1999), y las semillas son enterradas más frecuentemente (Andresen 2002a). Esto hace que disminuya la depredación de las semillas al

quedar expuestas por períodos más cortos de tiempo en el suelo del bosque. Podría ser que al aumentar el número de muestra se encuentre alguna influencia del patrón de defecación en el enterramiento de las semillas.

Desde el punto de vista de los escarabajos coprófagos, la mañana (8-12 horas) es el período durante el día, que corresponde al inicio de la actividad de los primates diurnos, en el que existe la mayor disponibilidad de heces producidas por ambas especies de monos, coincidiendo con los resultados de Julliot (1996). También por la tarde existe un período en el que ocurren más defecaciones por monos aulladores (14-16 horas) al final del período de descanso del medio día, también concordando con Julliot (1996). De este modo las heces de los monos aulladores están disponibles con la misma frecuencia para ser procesadas por escarabajos diurnos y nocturnos. Las heces de los monos araña están disponibles con mayor frecuencia para ser procesadas por los escarabajos diurnos (sin tomar en cuenta las defecaciones que ocurran en los dormideros). Hay que tener claro que si no hay mucha actividad de escarabajos coprófagos en el día las heces quedarán disponibles para ser procesadas por los escarabajos nocturnos. Esto tiene implicaciones importantes debido a que se encontró que la mayor actividad en cuanto a número de individuos de escarabajos coprófagos se da en la noche, lo que indica que hay suficientes recursos en la noche. Por lo tanto sería muy valioso obtener información de la frecuencia de defecaciones durante la noche, porque pueden ser defecaciones muy importantes en términos de dispersión secundaria de semillas por escarabajos. El hecho de que los monos aulladores muestren otro pico de frecuencia de defecaciones por la tarde puede traer ciertas ventajas a las semillas que son defecadas en términos de dispersión secundaria. Las semillas que son defecadas en las heces de los monos aulladores por la tarde pueden tener más probabilidad de ser procesadas por los escarabajos nocturnos por el simple hecho de ser defecadas a esa hora, que coincide con la alta abundancia de escarabajos coprófagos.

Para los monos araña se observó que las especies de árboles utilizadas como sitios de defecación y especies utilizadas para alimentación coinciden en mayor grado que para monos aulladores, debido a que muchas veces defecan durante el forrajeo. Esto se observó claramente en la predominancia en el uso del ramón como sitio de defecación y especie para alimentación. A pesar de que los monos de Tikal no están dispersando semillas de ramón por endozoocoría, el alto uso de ramón como sitio de defecación sugiere que éste no sólo es importante para la alimentación de los monos, sino que forma parte del sustrato en el que ocurren otros comportamientos importantes. Esto podría producir una importante lluvia de semillas bajo el árbol parental (tanto en el caso de las semillas de ramón escupidas, como las semillas de otras especies que son defecadas) lo cual puede no ser muy ventajoso para las semillas dispersadas dado las altas tasas de depredación que muchas veces se observa bajo

los árboles parentales (MacConkey 2000); sin embargo esto depende del número de especies que estén consumiendo en el día y el tiempo que permanezcan en cada árbol, pues podrían estar usando las mismas especies pero por el poco tiempo que pasan en cada una defecar las semillas de A debajo del árbol B, como es el caso de los monos de Tikal con el ramón, que defecan semillas de otras especies debajo de éste. Por otro lado, la dispersión del ramón ocurre cuando escupen la semilla, que siempre ocurre debajo del árbol parental, y según se observó las plántulas se reclutan sin ningún problema debajo del árbol parental. Si la supervivencia de las semillas dispersadas en las heces bajo los árboles parentales no se viera afectada, el comportamiento de *Ateles* podría ser en parte responsable de una disposición espacial en parche de las especies que consume. En otros estudios se ha determinado que, cuando se producen agregaciones de heces a lo largo del tiempo en lugares específicos a los que los monos regresan una y otra vez, tales como algunos dormitorios o árboles de alimentación, las densidades de plántulas de las especies dispersadas por los monos pueden aumentar hasta cuatro veces, con respecto a sitios aleatorios en el bosque (Julliot 1997, McConkey 2000). Tal vez esto también sea la causa de la asociación espacial que se observa en Tikal entre varias especies de árboles que son consumidas por los monos, tales como la asociación entre *Aspidosperma megalocarpum*, *Brosimum alicastrum* y *Manilkara sapota* (Mac Vean 2003).

Por otro lado, en los monos aulladores menos especies arbóreas coinciden en ser utilizadas para ambos propósitos. Esto se debe a que los monos aulladores generalmente defecan después de descansar, y generalmente no descansan en árboles que usan para comer. De esta manera podrían dispersar las especies de semillas que consumen bajo los árboles que utilizan para descanso, favoreciendo la sobrevivencia de esas semillas y manteniendo la heterogeneidad del bosque. De este modo, la dispersión de las semillas por los monos puede determinar la estructura florística del bosque, ya sea aumentando la heterogeneidad del bosque, o disminuyéndola por diferentes patrones de dispersión de semillas asociados al comportamiento de forrajeo y defecación (Julliot 1997, McConkey 2000).

También es importante determinar las características de las defecaciones realizadas por ambas especies en los dormitorios, ya que el patrón de dispersión de semillas puede variar entre las especies a partir de su comportamiento en los dormitorios, puede ser que un uso preferencial sobre árboles particulares como dormitorios cambie el patrón de dispersión de semillas a lo largo del tiempo en los dormitorios de diferentes especies de primates (Julliot 1997).

En cuanto a la frecuencia de defecaciones, se estableció que los monos araña realizan probablemente unas cinco defecaciones durante el día, pues la tasa de paso por el tracto

digestivo de los monos araña es muy rápida , aproximadamente de 4 horas (Milton 1988). Para los monos aulladores de Tikal determiné un promedio de 2 defecaciones/día por individuo. De este modo la frecuencia de defecaciones al día es mayor en el caso de los monos araña. Sin embargo, según las observaciones realizadas la cantidad de heces que un mono aullador produce al día (61 g de heces/día) es muy similar a la cantidad de heces que un mono araña produce al día (54 g de heces/día), produciéndose disponibilidad similar de heces de mono aullador y mono araña cada vez que defeca un individuo para ser utilizada por los escarabajos coprófagos. Estos resultados coinciden con los encontrados por Estrada y Coates-Estrada (1984) para *Alouatta palliata* (50 g heces/día). Pero, como cada vez que ocurre un evento de defecación para monos aulladores es un evento en grupo, la cantidad de heces depositadas en el suelo y disponibles para los escarabajos es mayor que en un evento de defecación de monos araña (probablemente a excepción de los dormideros). Los monos aulladores pueden estar defecando por individuo más que los monos araña en términos de peso de la defecación individual, debido a que consumen una gran cantidad de hojas en su dieta, y por lo tanto tienen que comer más que un animal altamente frugívoro como los monos araña para cubrir sus requerimientos energéticos (Milton 1980). Así, los monos aulladores consumen más biomasa que los monos araña y por lo tanto también defecan más cantidad de biomasa. Además, las hojas tienen mucha fibra que es material que no se absorbe sino que se defeca, en cambio los frutos tienen mucha agua y azúcares que se asimilan en el tracto digestivo, por lo que el material no digerido que se descarta es mucho menor en cantidad en el caso de los monos araña (Richard 1985). También hay que tomar en cuenta que los monos araña se mueven mucho más durante el día que los monos aulladores (Neville et al. 1988, Van Roosmalen y Klein 1988), las heces de los monos araña quedarán más dispersas en el bosque que las de los monos aulladores. Así pues, se corrobora lo descrito anteriormente para *Alouatta seniculus* y *Ateles paniscus*, que el patrón de defecación de los monos aulladores es un patrón agregado y el de los monos araña es generalmente un patrón disperso (Andresen 1999).

Ambas especies de monos defecan desde la misma altura, menor que la que utilizan para forrajear. Este comportamiento puede ser ventajoso para las semillas que serán defecadas, pues al hacerlo desde menor altura la porción de heces cae como una masa compacta en el suelo y disminuye la probabilidad de que las semillas sean expulsadas al contacto con la vegetación o el suelo, y por lo tanto las semillas tendrían mayor probabilidad de ser dispersadas secundariamente por escarabajos coprófagos ya que quedarían embebidas dentro de materia fecal. Las semillas pequeñas que se encontraron en grandes cantidades en las heces (*Ficus*), casi siempre permanecen dentro de la masa de heces. De modo que estas semillas por su tamaño pequeño, y por estar dentro de la porción de heces que los escarabajos utilizan, tienen más probabilidad de ser dispersadas secundariamente por

escarabajos (Andresen 2002b, 2004), y menos probabilidad de ser depredadas (Andresen 2004). Además, si las heces al caer chocan con menor número de obstáculos como ramas u hojas, probablemente menor cantidad quede depositada en la vegetación. Sin embargo, aún cuando las defecaciones de los monos caen sobre hojas y ramas de otros árboles, es muy frecuente observar a los pequeños escarabajos rodadores (como *Canthon femoralis*) procesando las heces sobre las hojas. De este modo, incluso las heces que quedan en las hojas son utilizadas por los escarabajos y eventualmente incorporadas por éstos en el suelo.

Este estudio y otros estudios (Andresen 1999, 2002a) demuestran que los aspectos relacionados a los patrones de defecación influyen en la dispersión secundaria por escarabajos coprófagos y otras variables que afectan el destino final de las semillas, y por ende la regeneración del bosque tropical. Por lo tanto, el patrón de defecación es un factor importante que debe ser tomado en cuenta cuando se pretende determinar la efectividad, en particular el componente de calidad de un dispersor primario de semillas.

## **B. DISPERSIÓN SECUNDARIA POR ESCARABAJOS COPRÓFAGOS**

El ensamble de escarabajos coprófagos de Tikal atraídos a las heces de *Alouatta pigra* y *Ateles geoffroyi* (33 especies) está compuesto por un mayor número de especies que el reportado para heces de *Alouatta palliata* y *Nasua narica* (21 especies) por Estrada et al. (1993) en el bosque tropical mexicano de Los Tuxtlas en un año de muestreo y que las reportadas para heces de *Alouatta seniculus* y *Ateles paniscus* en el bosque de la amazonía peruana en tres meses de muestreo (27 especies) (Andresen 1999). Sin embargo, la riqueza de especies fue mucho menor comparada con la comunidad de escarabajos del bosque tropical de Amazonía Central atraídos a heces de *Alouatta seniculus* (61 especies) en 14 eventos de trampeo (Andresen 2002a). Es importante mencionar que puede haber una gran variación debido a época de muestreo, esfuerzo de muestreo y tipo de hábitat entre otros, como la observada dentro de la selva amazónica. Al comparar la riqueza de escarabajos coprófagos de Tikal encontrados en este estudio con la riqueza que ha sido reportada para Tikal previamente (37 especies) (Cano 1998), se puede decir que, a pesar del poco tiempo de muestreo y de una posible subestimación por el diseño de las trampas, se registró a la mayoría de especies, logrando una estimación aceptable de la comunidad de escarabajos coprófagos atraídos a las heces de los monos. Las especies que no fueron colectadas son aquellas que se especializan en el consumo de carroña, las depredadoras de milpiés y las especies raras (Cano 1998). El diseño de las trampas permitía el acceso de escarabajos a la carnada de heces, lo que permitía que las heces fueran procesadas y aunque fueran

capturados disminúan o incluso se terminaban la carnada evitando que otros individuos fueran atraídos y capturados. Andresen (2002b), determinó que la cantidad de heces (5,10,25 y 50 g) utilizada como carnada provoca una diferencia significativa en el número de individuos capturados, por lo tanto, esto puede influir claramente el número de especies capturadas.

No se encontró diferencia en el número de especies atraídas a las heces de monos aulladores y monos araña. en el estudio de Cano (1998) se utilizaron trampas con distintos tipos de carnada, heces de vaca y pescado podrido, así que los escarabajos de Tikal son poco específicos con respecto a los recursos que utilizan. Generalmente los escarabajos coprófagos de bosques tropicales son menos selectivos que los de las sabanas y bosques templados, quizás debido a la baja densidad y biomasa de grandes mamíferos y por lo tanto la baja disponibilidad y distribución en parche de heces de mamíferos (Hansky y Cambefort 1991, Andresen 2004). Así que, era de esperarse que hubiera muy poca diferencia (o ninguna) en las especies atraídas a las heces de los monos aulladores y arañas (Andresen 2001).

A pesar de que la comunidad de escarabajos coprófagos de Tikal está compuesta por 33 especies, dominan 7 especies, las cuales constituyeron el 78% de todos los individuos capturados, mostrando a *Canthon femoralis* (34%) y *Onthophagus crinitus* (14%) como las dos especies más dominantes. Esto confirma que *C.femoralis* es una especie común atraída hacia las heces de primates *Alouatta* y *Ateles* (Estrada et al 1993). De acuerdo al tamaño mediano-pequeño de ambas especies probablemente sólo estén dispersando las semillas pequeñas (<5mm), y no semillas de tamaño similar al ramón o mayores. Esto coincide con el porcentaje relativamente bajo de semillas dispersadas (horizontal y verticalmente) que obtuve en el experimento de dispersión secundaria, lo cual indica que no encontré gran actividad en la dispersión secundaria por escarabajos coprófagos en Tikal. Pero se debe tomar en cuenta que, en el experimento se utilizaron semillas bastante grandes, así que probablemente en Tikal la dispersión de semillas grandes por escarabajos no sea muy importante, además esto concuerda con el hecho de que no se encontró que los monos estén dispersando semillas de *Brosimum alicastrum* o de tamaño similar por endozoocoría, así que probablemente este tipo de semillas no están siendo sujetas a la dispersión secundaria por escarabajos coprófagos. Por lo tanto, es importante realizar el experimento con un mayor número de muestras y con semillas más pequeñas que si sean tragadas por los monos y que por estar en las heces y por su menor tamaño, tengan mayor probabilidad de ser dispersadas por escarabajos coprófagos.

En general, las especies de escarabajos grandes ( $\geq 10$ mm) son las que probablemente estén dispersando semillas del tamaño de *Brosimum alicastrum*, ya que de manera general solamente los escarabajos mayores de 10 mm dispersan una proporción importante de semillas >5mm (E. Andresen com. pers). Las semillas según su tamaño son pequeños

contaminantes en la porción de heces para los escarabajos coprófagos, para semillas del tamaño de *B. alicastrum* la probabilidad de ser enterrada va aumentar si es procesada por escarabajos grandes que tenderán a excluir menos semillas (Andresen 2001, Vulinec 2000). Así, durante este estudio, los escarabajos grandes que fueron atraídos a las heces de los monos aulladores estuvieron dispersando semillas de especies como *Ficus sp.*, *Pouteria campechiana* y *Bursera simaruba* (no se encontraron semillas en las heces, pero se observó que se tragan las semillas por lo existe la posibilidad de que las esten defecando). Los escarabajos grandes que fueron atraídos a las heces de los monos araña probablemente estuvieron dispersando semillas de especies encontradas en las heces como *Pouteria campechiana*, *Ficus sp.*, *Desmoncus ferox*, *Guarea excelsa*, *Dendropanax arboreus*, *Hamelia patens*, *Phoradendron sp.*, una especie de bejuco no identificado (Menispermaceae?) y probablemente *Vitex gaumeri* (suponiendo que a pesar de que consumieron fruto tierno es probable que consuman el fruto maduro entero). Esto demuestra la importancia de las especies de monos de Tikal en la regeneración de especies que son ecológica y económicamente importantes, pues además de que la mayoría tienen usos comerciales y medicinales (Mac Vean 2003), son alimento de otras especies de mamíferos como ardillas *Sciurus sp.* y aves como *Penelope purpurascens* y *Ortalis vetula* entre otros (G. Ponce obs. Pers).

El comportamiento (cavador- rodador) de las especies de escarabajos define en mucho el destino final de la semilla. En este caso se encontraron diferencias en el número de individuos cavadores y rodadores atraídos a las heces de los monos. En términos de frecuencias totales, las heces de ambos monos atraen más los escarabajos cavadores que rodadores. Sin embargo, las proporciones relativas de cavadores y rodadores también dependieron del tipo de heces, de modo que las heces de los monos araña atrajeron una mayor proporción de cavadores que lo esperado, mientras que las heces de los monos aulladores atrajeron una mayor proporción de rodadores de lo esperado. En general, en números totales las heces de monos aulladores fueron las que atrajeron al mayor número de individuos y éstos fueron mayormente cavadores. Los cavadores remueven cantidades mayores de heces que los rodadores del mismo tamaño, por lo que los cavadores parecen ser más importantes para la dispersión de semillas en términos de porcentaje de semillas que entierran (Andresen 2002b). Al haber más individuos atraídos a las heces aumentó la competencia y la tasa de enterramiento, haciendo que las semillas en las heces de los monos aulladores fueran más frecuentemente enterradas, como se observó en este estudio (ver más adelante), favoreciendo la dispersión de secundaria de semillas. Estos resultados indican que las heces de los monos aulladores son un recurso preferido por los escarabajos coprófagos y esto está teniendo un efecto en el enterramiento de las semillas.

De este modo se disminuye la depredación de las semillas, al ser rápidamente procesadas por los escarabajos, pues menos tiempo es el que permanecen en el suelo del bosque (Andresen 2001). Sin embargo, no se encontró que la profundidad de enterramiento dependiera ni del tipo de heces ni del patrón de defecación, por lo que dependerá del comportamiento y la competencia entre las especies de escarabajos. La ventaja de una semilla al ser enterrada profundamente es que disminuye el rastro de olor que permite a los depredadores localizar a las semillas, además las semillas enterradas encuentran condiciones microclimáticas más moderadas y menos variables que las que hay en el suelo del bosque. También se ha demostrado que el enterramiento de las semillas previene la desecación y promueve la germinación, y puede mantener la viabilidad de las semillas en latencia (Andresen 2001). Sin embargo en algunos casos la profundidad de enterramiento puede afectar el éxito de germinación, ya que existe una profundidad óptima de enterramiento para cada especie (Andresen 1999, 2001, 2004). Se ha determinado que la tasa de depredación de semillas es menor para semillas que se encuentran con heces que para semillas que se encuentran sin heces, debido a que al encontrarse con heces aumenta la probabilidad de ser enterradas por los escarabajos (Andresen 2004). Los cavadores remueven cantidades mayores de heces que los rodadores del mismo tamaño, por lo que los cavadores parecen ser más importantes para la dispersión de semillas en términos del número total de semillas que entierran (Andresen 2002b). Esto nos indica que en este sentido las semillas dispersadas con las heces de los monos tienen cierta ventaja sobre las semillas escupidas.

Con respecto a la distancia horizontal de dispersión, que disminuye la competencia intra e interespecífica entre las semillas y plántulas que son depositadas juntas (Howe 1989), los análisis sugieren que puede existir un patrón en el que más semillas son movidas horizontalmente cuando se encuentran en las heces de monos araña y en un patrón espacial de heces agregado. Al encontrarse las heces en un patrón espacial agregado el olor puede atraer a más individuos de escarabajos, por lo tanto la competencia por el recurso aumenta y es probable que esto haga que más semillas sean movidas horizontalmente que si se encontraran en un patrón disperso. En el caso de las semillas grandes, debido a que la comunidad de escarabajos coprófagos está dominada por especies pequeñas, las semillas grandes como las usadas en el experimento no son frecuentemente dispersadas horizontalmente por los escarabajos. Los escarabajos rodadores tienden a ser más selectivos con las heces que recolectan, ya que van a invertir mucho tiempo en trasladar esta bola hasta el lugar de alimentación o anidamiento. Por lo tanto los rodadores tienden a "excluir" mayor cantidad de semillas de las heces al momento de hacer las bolas, para trasladar las bolas "libres" de semillas. Así que, el pequeño tamaño que generalmente tienen estos escarabajos, junto con su comportamiento más selectivo, los hace menos efectivos como procesadores de semillas grandes, o de gran cantidad de semillas (Vulinec 2002). Sin embargo, para las

semillas pequeñas los rodadores pueden ser más importantes cuando la ventaja de reducir la densidad de semillas a través del movimiento horizontal es mayor que la ventaja de reducir la depredación por el enterramiento de la semilla (Andresen 2002b).

Según estos patrones que sugieren los resultados, se puede especular que es en las defecaciones de los monos aulladores que al encontrarse en un patrón agregado en las que más semillas están siendo dispersadas horizontalmente. Esto coincide con los resultados de mayor atracción de escarabajos coprófagos hacia las heces de los monos aulladores; haciendo que en términos de dispersión secundaria por escarabajos coprófagos las heces de los monos aulladores sean más importantes que las heces de los monos araña.

En los experimentos se reportó solamente un 7% de "semillas" perdidas, que se atribuye a depredadores como roedores o a que fueron movidas entre la hojarasca y por eso no pudieron ser detectadas. Según estos resultados, la depredación de semillas de el tamaño utilizado en los experimentos es baja, sin embargo este es un aspecto que deberá ser determinado en experimentos futuros. Es importante tomar en cuenta que en este tipo de estudios no es suficiente cuantificar cuantas semillas son enterradas o dispersadas horizontalmente, idealmente se debe seguir el destino de las semillas hasta que se establezcan como plántulas, para poder inferir realmente el valor de la dispersión por escarabajos coprófagos.

Respecto a la segregación temporal en la comunidad de escarabajos, en general, la mayor actividad de individuos atraídos a las heces de los monos ocurre durante la noche, al igual que en Amazonía Central (Andresen 2002b). Por lo tanto, las semillas que se encuentren en las heces de los monos depositadas al atardecer y que van a ser procesadas por los escarabajos nocturnos, tendrán mayor probabilidad de ser dispersadas (horizontal y verticalmente). Sin embargo, se encontró que la segregación temporal depende de la especie de mono, ya que durante el día las heces de los monos aulladores son las que atraen el mayor número de individuos, mientras que durante la noche son las heces de los monos araña las que atraen el mayor número de individuos. De este modo se tiene un panorama en el que, las semillas que son consumidas y defecadas por los monos aulladores durante la mañana tendrán más probabilidad de ser procesadas por los escarabajos diurnos que las que son defecadas por los monos araña. Y, las semillas que son consumidas y defecadas por los monos araña durante la tarde-noche, que son procesadas por los escarabajos nocturnos, tendrán más probabilidades de ser dispersadas que las que son defecadas en la mañana. Sin embargo, es poco probable que esto realmente se traduzca en diferencias importantes entre las dos especies de monos en términos de tasas de enterramiento de heces y semillas (E. Andresen com. pers).

El estiércol de los grandes herbívoros es nutritivo y es el recurso más importante para los escarabajos coprófagos en la mayoría de las regiones (Hansky y Cambefort 1991). En bosques tropicales es un recurso limitado para los escarabajos coprófagos, por ejemplo, se ha estimado que la disponibilidad de heces una tropa (9 individuos) de *A.palliata* en México es de  $11.2\text{g/ha}^{-1}/\text{día}^{-1}$  (Estrada et al 1993). En el presente estudio se estimó la disponibilidad de heces de *Alouatta pigra* en  $10\text{g/ha}^{-4}/\text{día}$  ( para la tropa focal de aulladores) y en *Ateles geoffroyi* en  $15\text{g/ha}^{-4}/\text{día}$  (para un individuo).

Según los resultados obtenidos, es evidente que los escarabajos coprófagos tienen el gran potencial de afectar la reproducción de las plantas y así la regeneración del bosque, a través de su papel como dispersores secundarios de semillas (Andresen 2002b); de este modo la comunidad de escarabajos puede tener una influencia en la comunidad adulta de árboles (Vulinec 2002) de Tikal. Es importante proteger la comunidad de escarabajos coprófagos protegiendo la fuente de sus recursos, los primates y otros mamíferos frugívoros. El papel de

los escarabajos coprófagos como regeneradores de áreas de vegetación secundaria aún debe ser comprobado (Vulinec 2002), pero puede ser un componente importante en la regeneración natural de los bosques (E. Andresen com. pers). Los cambios en la fauna productora de heces, como lo es la pérdida de mamíferos grandes en los trópicos por la cacería y la destrucción de hábitat , tiene un efecto sobre las especies de escarabajos coprófagos (Estrada et al 1993, Andresen 1999, Vulinec 2002). Sin embargo, la mayor influencia que tienen las actividades humanas en las comunidades de escarabajos coprófagos es la relacionada con la alteración de la cobertura vegetal (Halffter y Arellano 2002), y la disminución en la abundancia y diversidad de los escarabajos coprófagos puede causar efectos de cascada en el ambiente (Vulinec 2000). Si los escarabajos coprófagos desaparecen, se hará aparente el colapso de los procesos ecológicos en los que participan. Será menor el procesamiento de las heces y habrá un aumento de los patógenos que se reproducen en las heces, disminuirán las tasas de ciclaje de nutrientes y la fauna asociada a los escarabajos, tales como ácaros. Asimismo, las semillas que sean depositadas con las heces, permanecerán en el suelo del bosque vulnerables al ataque de roedores, hongos e insectos granívoros (Vulinec 2000) y muchas especies de plantas se podrán ver afectadas en su reproducción.

Los monos no sólo son importantes por su papel como dispersores primarios de semillas, sino que mediante la producción de heces probablemente juegan un papel muy importante en mantener las comunidades de escarabajos coprófagos, y las funciones ecológicas que desempeñan estos insectos (Estrada et al. 1998, Estrada y Coates-Estrada 2002)

## VI. CONCLUSIONES

1. Los monos de Tikal no están dispersando por endozoocoría las semillas de *Brosimum alicastrum*, sino que realizan dispersión externa al escupirlas debajo del árbol parental.
2. Los monos aulladores actuaron como depredadores de *Brosimum alicastrum* para el 56% de las semillas y actuaron como dispersores para el 44%.
3. Los monos araña actuaron como dispersores de *Brosimum alicastrum* para el 57.1% de las semillas y como depredadores para el 42.9%.
4. Ambas especies de monos son dispersores y depredadores de semillas según la época del año, y son dispersores para semillas de ramón en proporciones similares.
5. La especie vegetal más utilizada en la dieta de ambas especies de monos durante los meses de julio a noviembre fue *Brosimum alicastrum*, de la cual consumieron hojas, frutos maduros y tiernos, semillas, brotes y flores.
6. La dieta de los monos aulladores fue folívoro-frugívora, y consumieron 10 especies vegetales, la dieta de los monos araña fue frugívora y consumieron 13 especies vegetales.
7. Durante el período de estudio, los monos araña dispersaron las semillas de **ocho** especies de plantas en sus heces, y los monos aulladores dispersaron las semillas de **dos** especies de plantas en sus heces.
8. Los monos de Tikal están dispersando por endozoocoría semillas pequeñas ( $\leq 5$  mm) y medianas (5- 15 mm).
9. El patrón espacial de defecación de los monos aulladores es agregado, mientras que el patrón espacial de defecación de los monos araña es disperso cuando ocurre en las rutas de forrajeo; ambas especies bajan a la misma altura de dosel a defecar.
10. La comunidad de escarabajos coprófagos atraídos a las heces de los monos de Tikal está compuesta por 33 especies, siendo *Canthon femoralis* (una especie rodadora diurna de 7-8.5 mm de longitud) y *Ontophagus crinitus* (una especie cavadora

diurno/nocturna de 7-10 mm de longitud) las dos especies dominantes, representado respectivamente el 34% y el 13.5% de los individuos capturados.

11. La mayor actividad en cuanto a número de individuos de escarabajos coprófagos atraídos a las heces de ambas especies de monos de Tikal ocurre por la noche.
12. No existe diferencia en el número de especies de escarabajos coprófagos atraídos a las heces de monos aulladores y monos araña.
13. Se encontró que las heces de las dos especies de monos de Tikal atraen a más individuos de escarabajos coprófagos cavadores que rodadores.
14. ***Eurysternus caribaeus*, *Onthophagus crinitus*, *Copris laeviceps* y *Bdeleropsis bowditchi*** son las especies de escarabajos coprófagos que mostraron preferencia hacia las heces de los monos araña, mientras que ***Canthon femoralis*, *Onthophagus luismargaritorum* y *Canthidium centrale*** son las especies de escarabajos coprófagos que mostraron preferencia hacia las heces de los monos aulladores.
15. Existe diferencia en el número de individuos de escarabajos coprófagos atraídos a las heces de monos aulladores y monos araña: más individuos son atraídos a las heces de los monos aulladores.
16. Se estableció que las defecaciones de los monos aulladores que ocurren durante el día y las defecaciones de los monos araña que ocurren durante la noche en los dormideros son probablemente las más importantes, desde el punto de vista de la dispersión secundaria de semillas presentes en las heces por parte de los escarabajos coprófagos.
17. El hecho de que una semilla sea dispersada (horizontal o verticalmente), no depende ni del tipo de heces ni del patrón de defecación.
18. Si una semilla es enterrada depende del tipo de heces, pero no del patrón de defecación. Es mayor el número de semillas que son enterradas para aquellas que se encuentran en las heces de monos aulladores, que para aquellas que se encuentran en las heces de los monos araña.

19. La profundidad de enterramiento no depende del tipo de heces ni del patrón de defecación.
20. El hecho de que una semilla sea dispersada horizontalmente es independiente del tipo de heces y del patrón de defecación, aunque se observaron algunos patrones que deberían ser confirmados con experimentos adicionales.
21. La distancia de defecación no depende del tipo de heces ni del patrón de defecación.
22. La calidad de dispersión de un determinado dispersor depende de cómo son depositadas las heces en el espacio, que es determinado por aspectos de comportamiento de forrajeo, fisiología digestiva y estructura social; pues esto tiene implicaciones para la dispersión secundaria por escarabajos coprófagos.
23. Es importante conservar las poblaciones de ramón en Tikal para mantener las poblaciones de monos y de este modo mantener a la comunidad de escarabajos coprófagos y las funciones ecológicas que éstos realizan, para asegurar el mantenimiento y la regeneración del bosque.

## VII. RECOMENDACIONES

1. Es necesario realizar una investigación sobre la dieta y patrones de forrajeo de los monos de Tikal en un ciclo anual, preferiblemente más de una año para determinar las especies que están siendo utilizadas y dispersadas.
2. Se recomienda investigar sobre el papel de los dormideros de ambas especies de monos, como sitios donde ocurre potencialmente la mayor actividad de dispersión secundaria de especies de semillas que sí son defecadas por los monos, por escarabajos coprófagos.
3. Para determinar la calidad de dispersión de semillas de *Brosimum alicastrum* por lo monos de Tikal, es necesario establecer los factores que están afectando el destino final de las semillas escupidas por los monos, tales como la depredación y su viabilidad para la germinación y establecimiento, en comparación con las semillas que permanecen en los frutos.
4. Debido a que el Parque Nacional Tikal es uno de los lugares turísticos más visitados en Guatemala y Centro América, se recomienda implementar un programa de educación ambiental utilizando a los monos como especies bandera en pro de la conservación del Parque y los recursos naturales del país.
5. Se recomienda tomar en cuenta la importancia de *Brosimum alicastrum* para la dieta de estas especies de primates y probablemente en la dieta muchas otras especies de aves y mamíferos, para implementar y apoyar los programas de utilización sostenible de esta especie y así promover su conservación. Es necesario obtener más información sobre *Bosimum alicastrum* y sus niveles de uso, tanto por los humanos como por la fauna, para asegurar un uso racional de esta especie de árbol.
6. Debido a la gran velocidad a la que avanza la frontera agrícola actualmente en el Norte de Petén y a otras presiones sobre las áreas protegidas de Petén, es necesario conocer las interacciones ecológicas de las especies de flora y fauna, para predecir los cambios producidos por la perturbación de los bosques y establecer medidas de manejo.
7. *Brosimum alicastrum* es un recurso silvestre muy importante para la dieta de los monos aulladores y monos araña de Tikal, y además tiene múltiples usos para los

seres humanos. Por su importancia tanto económica como ecológica esta especie debe ser protegida en los bosques de Petén. El uso sostenible de esta especie constituiría un aliciente para evitar que se sigan talando estos árboles en las selvas tropicales y subtropicales.

8. Debido al servicio ecológico que brinda en términos de la regeneración de especies importantes para los seres humanos y de uso para las comunidades aledañas al Parque Tikal, el hábitat y la comunidad de monos de Tikal debe seguir siendo conservada en el Parque Nacional Tikal y en los bosques del Norte de Petén.

## VIII. LITERATURA CITADA

- Andresen, E. 1999. Seed Dispersal by Monkeys and the Fate of Dispersed Seeds in a Peruvian Rain Forest. *Biotropica* vol.31 1:145-158.
- -----2000. Ecological Roles of Mammals: the case of seed dispersal. En *Future Priorities for the conservation of mammalian diversity: Has the panda has it's Day?* . Editado por Entwistle, A. y N. Dunstone. Cambridge University Press, Cambridge. UK. 11-25pp.
- ----- 2001. Effects of dung presence , dung amount and secondary Dispersal by dung beetles on the fate of *Micropholis guyansensis* (Sapotaceae) seeds in Central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*. 17 :61-78.
- ----- 2002a. Primary Seed Dispersal by Red Howler Monkeys and the Effect of Defecation Patterns on the fate of Dispersed seeds. *Biotropica* Vol. 2 34:261-272.
- -----2002b. Dung Beetles in a Central Amazonian rainforest and their ecological role as secondary seed dispersers. *Ecological Entomology* 27:257-270.
- -----2003. Effect of forest fragmentation on dung beetle communities and functional consequences for plant regeneration. *Ecography* 26: 87-97.
- -----2004. Effects of dung and seed size on secondary dispersal, seed predation, and seedling establishment of rain forest trees. *Oecología* 139: 45-54.
- ----- y F. Feer. En prensa. The role of dung beetles as secondary seed dispersers and their effect on plant regeneration in tropical rainforests. En *Seed Fate: predation, dispersal and seedling establishment*. Editado por Forget, P.M., J. Lambert, P. Hulme y S.B. Vander Wall. CABI International, Oxon, UK.
- Aranda, M. 2000. Huellas y otros rastros de los mamíferos grandes y medianos de México. Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad . Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz, México.212pp.
- Baumgarten, A. 2000. Características Poblacionales y Uso de Hábitat del mono aullador negro (*Alouatta pigra*) en la zona de influencia del Parque Nacional Laguna de Lachúa, Alta Verapaz. Tesis de Licenciatura, Escuela de Biología, Universidad del San Carlos de Guatemala. Guatemala.
- Berg, C. 1972. *Brosimum alicastrum*. *Flora Neotropica* 7:170-171.
- Bolin, I. 1981. Male parental behavior in black howler monkeys (*Alouatta palliata pigra*) in Belize, Guatemala. *Primates* 22:349-360.
- Bramblett, C. y S. Bramblett. 1980. Party Composition in Spider Monkeys of

Tikal, Guatemala: A Comparison of Stationary vs. Moving Observers. *Primates*, 21 (1): 123-127.

- Cant, J. 1978. Population Survey of the Spider Monkey *Ateles geoffroyi* at Tikal, Guatemala. *Primates*, 19 (3): 525-535.
- Cant, J. 1990. Feeding Ecology of Spider Monkeys (*Ateles geoffroyi*) at Tikal Guatemala. *Human Evolution* 5 (3):269-281.
- Cano, E. 1998. Escarabajos Copro-necrófagos de la Reserva de la Biosfera Maya, Petén, Guatemala: taxonomía, ecología y su uso potencial para programas de monitoreo. Tesis de Maestría, Departamento de Biología, Universidad del Valle de Guatemala. Guatemala.
- Carpenter, C. 1965. The howlers of Barro Colorado Island. En *Primate Behavior*. Editado por Devore, I. Holt, Reinehart and Winston, New York. 250-291.
- Chambers, J.C. y J. A. MacMahon. 1994. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Review in Ecological Systematics*. 25: 263-292.
- Chapman, C. 1995. Primate seed dispersal: coevolution and conservation implications. *Evolutionary Anthropology* 4(3): 74-82.
- Coelho, A.M., JR. Bramblett, C. Quick y S. Bramblett. 1976a. Resource availability and population density in primates: a socio-bioenergetic analysis of the energy budgets of Guatemalan howler and spider monkeys. *Primates* 17: 63-80.
- Coelho, A.M., J.L. Coelho, L. Bramblett, C. Bramblett y C. Quick. 1976b. Ecology, population characteristics, and sympatric association in primates: a socio-bioenergetic analysis of howler and spider monkeys in Tikal, Guatemala. *Yearb. Phys. Anthropol.* 20: 96-135.
- Curdts, T. 1993. Distribución geográfica de las dos especies de mono zaraguate que habitan en Guatemala; *Alouatta palliata* y *Alouatta pigra*. En *Estudios primatológicos en México*. Vol I. Editado por Estrada, A., E. Rodríguez-Luna, R. López-Wilchis y R. Coates-Estrada. Biblioteca Universidad Veracruzana. Xalapa, México.
- Daniel, W. 1999. *Biostatistics: A foundation for analysis in the health sciences*. 7° ed. Wiley Series in probability and statistics: applied probability and statistics section. John Wiley & Sons INC, New York. 755pp.
- Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 1991. Howler monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles (*Scarabaeidae*) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, México. *Journal of Tropical Ecology* 7: 459-474pp.
- Estrada, A., L. Luecke, S. Van Belle, E. Barrueta y M. Rosales. 2004. Survey of black howler (*Alouatta pigra*) and spider (*Ateles geoffroyi*) monkeys in the Mayan

sites of Calakmul and Yaxchilán, Mexico and Tikal, Guatemala. *Primates* 45:33-39.

- Estrada, A., G. Halffter, R. Coates-Estrada y D. Meritt. 1993. Dung beetles attracted to mammalian herbivore (*Alouatta palliata*) and omnivore (*Nasua narica*) dung in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, México. *Journal of Tropical Ecology* 9: 45-54.
- Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 1984. Fruit eating and seed dispersal by howling monkeys (*Alouatta palliata*) in the tropical rainforest of Los Tuxtlas, Veracruz, México. *American Journal of Primatology* 6: 77-91.
- Forget, P., T. Milleron y F. Feer. 1998. Patterns in Post-Dispersal Seed Removal by neotropical rodents and seed fate in relation to seed size. En *Dynamics of tropical communities*. Editado por Newbery, D., H. Prins y N. Brown. Science Ltd, Oxford, U.K. 25-49.
- Garber, P. Y J. Lambert. 1998. Introduction to Primate Seed Dispersal: primates as seed dispersers: Ecological Processes and Directions For Future Research. *American Journal of Primatology* 45:3-8.
- Halffter, G. y W. Edmons. 1992. The Nesting Behavior of Dung Beetles (Scarabainae): An Ecological and Evolutive Approach. Instituto de Ecología, México D.F. 172pp.
- Halffter, G. y L. Arellano. 2002. Response of Dung Beetle Diversity to Human-Induced Changes in a Tropical Landscape. *Biotropica* 34 (1):144-154.
- Hansky, I. y Y. Cambefort. 1991. Dung beetle population biology. En *Dung Beetle Ecology*. Editado por Hansky, I. y Cambefort, Y. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 36-50pp.
- Harper, J.L., P.H. Lovell y K.G. Moore. 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1: 327-356.
- Hernández, K. 2003. Estudio preliminar de la población de *Ateles geoffroyi* "mono araña" en Chaguantique y El Tercio, Departamento de Usulután, El Salvador. Tesis de Licenciatura, Escuela de Biología, Ciudad Universitaria, Universidad del Salvador. El Salvador.
- Howe, H.F. 1989. Scatter-and clump-dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. *Oecología* 79:417-426.
- Howe, H.F. 1990. Seed dispersal by birds and mammals: implications for seedling demography. En *Reproductive Ecology of tropical forest plants*, Editado por Bawa, K.S. y M. Hadley. UNESCO and The Partenón Publication Group, Paris. 191-218.
- Janzen, D.H. 1981. Digestive seed predation by a Costa Rican Baird's tapir. *Biotropica* 13: 59-63.

- Julliot, C. 1996. Seed dispersal by red howling monkeys (*Alouatta seniculus*) in the tropical rain forest of French Guiana. *International Journal of Primatology*. 17: 239-258.
- Julliot, C. 1997. Impact of seed dispersal by red howler monkeys *Alouatta seniculus* on the seedling population in the understory of tropical rain forest. *Journal of Ecology*. 85: 431-440.
- Lambert, J. D. y J. T. Arnason. 1982. Ramón and Maya ruins: an ecological, not an economic relation. *Science* 216:298-299.
- Lambert, J. 1998. Evolutionary and Ecological Implications of Primate Seed Dispersal. *American Journal of Primatology*, 45:9-28.
- Leighton, M., D.G. Leighton. 1982. The relationship of size of feeding aggregate to size of food patch: Howler monkey (*Alouatta palliata*) feeding in *Trichilia cipo* fruit trees on Barro Colorado Island. *Biotropica* 14:81-90.
- Lundell, C. 1937. The vegetation of Petén- Studies of Mexican and Central American Plantas I. University of Michigan. Carnegie Institution of Washington, Washington D.C. 244pp.
- MacVean, A.L. 2003. Plantas útiles de Petén, Guatemala. Herbario UVAL, Instituto de Investigaciones, Universidad del Valle de Guatemala. Guatemala. 155pp.
- Manzanero, C. 1999. Economic Perspectives in the Maya Biosphere Reserve. En Thirteen ways of looking a tropical forest. Guatemala's Maya Biosphere Reserve. Editado por Nations, J. Conservation International. USA. 108pp.
- Marsh, L. y B. Loiselle. 2003. Recruitment of black howler fruit trees in fragmented forests of northern Belize. *International Journal of Primatology*. 24(1):65-86.
- McConkey, K.R. 2000. Primary seed shadow generated by gibbons in the rain forest of Barito Ulu , Central Borneo. *American Journal of Primatology*. 52:113-29.
- Méndez, C. 1999. How old is the Pet 'ne Tropical Forest?. En Thirteen ways of looking a tropical forest. Guatemala's Maya Biosphere Reserve. Editado por Nations, J. Conservation International. USA. 108pp.
- Milton, K. 1980. The foraging strategy of howler monkeys. A study in primate economics. Columbia University Press, New York, New York. 165pp.
- Milton, K. 1988. Foraging behaviour and the evolution of primate intelligence. En Machiavellian Intelligence. Editado por Bryrne, R.W. y A. Whiten. Clarendon Press, Oxford. 285-305pp.
- Ministerio de Cultura y Deportes. 2003. Plan Maestro del Parque Nacional Tikal, 2004-2008. Dirección de Patrimonio Cultural y Natural-Parque Nacional Tikal.
- Napier, P. y J. Napier. 1967. A Handbook of living primates. Acadmemic Press.

London. 456pp.

- Neves, a.M. y A. Rylands. 1991. Diet of a group of howling monkeys *Alouatta seniculus*, in an isolated forest patch in Central Amazonia. En *A Primatologia no Brasil*. Editado por Rylands, A. y A.T. Bernades. Sociedade Brasileira de Primatologia, Belo Horizonte. 263-274pp.
- Neville, M. , K. Glander, F. Braza y A. Rylands. 1998. The Howling Monkeys: Genus *Alouatta*. En *Ecology and Behavior of Neotropical Primates*. Editado por Mittermeier, R. , A. Rylands, A. Coimbra y G. Fonseca. Vol 2. World Wildlife Fundation. Washington , D.C. 349-353.
- Norconk, M.A. 1996. Seasonal variation in the diets of white-faced and bearded sakis (*Pithecia pithecia* and *Chiropotes satanas*) in Guri Lake, Venezuela. En *Adaptive radiations of Neotropical Primates*. Editado por Norconk, M.A., A.L. Rosenberger, P.A. Garber. Plenum, New York. 403-423pp.
- Norconk, M., B. Grafton y N. Conklin. 1998. Seed Dispersal by Neotropical Seed Predators. *American Journal of Primatology*, 45: 103-126.
- Pardo-Tejada, E. Y C. Sánchez. .... *Brosimum alicastrum*: Recurso silvestre tropical desaprovechado. Instituto de Investigaciones sobre Recursos Bióticos A.C. Xalapa, Veracruz. 30pp.
- Quan, C. 1998. Distribución y Alimentación del saraguato negro (*Alouatta pigra*) en el Refugio de Vida Silvestre Bocas del Polochic y zonas aledañas, Izabal, Guatemala. Tesis de Licenciatura. Departamento de Biología, Universidad del Valle de Guatemala. Guatemala. 102pp.
- Ramírez-Zea. 1997. Fenología reproductiva de 14 especies preferidas para alimentación por fauna cinegética en el bosque húmedo del Parque Nacional Tikal, Petén, Guatemala. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología, Universidad de San Carlos de Guatemala. Guatemala. 110pp.
- Reid, F. 1997. A Field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico. Oxford University Press, New York. 334pp.
- Reining, C. 1999. Conclusions, Analysis and Recommendations. En *Thirteen ways of looking at a tropical forest*. Guatemala's Maya Biosphere Reserve. Editado por Nations, J. Conservation International. USA. 108pp.
- Rogers, A. 2003. Effects of Seed Dispersal by the black howler Monkey (*Alouatta pigra*) in degraded tropical forest. Wildlife Conservation Society Research Fellowship Program. 4pp.
- Rosales, M. 2003. Abundancia, distribución y composición de tropas del mono aullador negro (*Alouatta pigra*) en diferentes remanentes de bosque en la eco-región Lachua. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología, Universidad de San Carlos de Guatemala. Guatemala. 95pp.

- Rylnads, A. y A. Keuroghlian. 1988. Primate populations in continuous forest and forest fragments in Central Amazonia. *Acta Amazonica* 18: 291-307.
- Sader, S. 1999. Deforestation trends in Northern Guatemala: a view from Space. En *Thirteen ways of looking at a tropical forest. Guatemala's Maya Biosphere Reserve*. Editado por Nations, J. Conservation International, USA. 108pp.
- Schlichte, H. 1978. A preliminary report on the Habitat utilization of a group of howler monkeys (*Alouatta villosa pigra*) in the National Park of Tikal, Guatemala. En *The Ecology of arboreal folivores*. Editado por Montgomery G. The Symposia of the National Zoological Park. Smithsonian Institution Press, Washington D.C. 551-559.
- Schulze, M. y D. Whitacre. 1999. A Classification and Ordination of the tree community of Tikal National Park, Petén, Guatemala. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History*. 41 (3):169-297.
- Schupp, E.W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetation* 107/108:15-29pp.
- Silva- López , G., J. Motta-Gill y A. Sánchez. 1995. Distribution and Status of the Primates of Guatemala. The Wildlife Conservation Society. 86pp.
- Sokal, R.R y F.J. Rohlf. 1995. *Biometry*. W.H. Freeman and Company, New York. 1189pp.
- Stevenson, P., M. Castellanos, J. Pizarro y M. Garavito. 2002. Effects of Seed Dispersal by Three Ateline Monkey Species on Seed Germination at Tinigua National Park, Colombia. *International Journal of Primatology* 23 (6):1187-1204.
- Terborgh, J. 1986. Community aspects of frugivory in tropical forests. En *Frugivores and seed dispersal*. Editado por Estrada, A. y T. H. Fleming. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands. 371-384.
- Van Roosmalen, M. y L. Klein. 1988. The Spider Monkeys , Genus *Ateles*. En *Ecology and Behavior of Neotropical Primates*. Editado por Mittermerier R., A. Rylands, A. Coimbo y G. Fonseca. Vol 2. World Wildlife Foundation, Washington,D.C. 455-489.
- Vaughan, T. 1978. *Mammalogy*. 2º ed. Saunders Co. USA. 522pp.
- Vega, A., J. Valdez y V.Cetina-Alcalá. 2003. Zonas ecológicas de *Brosimum alicastrum* Sw. en la costa del Pacífico mexicano. *Madera y Bosques*. 9 (1): 27-53.
- Vulinec, K. 2000. Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae), Monkeys, and Conservation In Amazonia. *Florida Entomologist* 83 (3): 229-240.
- ----- 2002. Dung Beetle Communities and Seed Dispersal in Primary Forest and Disturbed Land in Amazonia. *Biotropica* 34 (2): 297-309.

- Waterman, P.G. 1984. Food acquisition and processing as a function of plant chemistry. En Food acquisition and processing in primates. Editado por Chivers, D.G., B. Wood y A. Bilsborough. Plenum, New York. 177-211pp.

## IX. ANEXOS

Cuadro 12. Número de defecaciones al día de la tropa focal de aulladores en cinco días de observación.

Día	Macho adulto	Hembra 1 adulto	Hembra 2 adulto	Hembra 3 adulto	Hembra con cría	Hembra juvenil	Macho juvenil
1	1	2	1	1	2	1	1
2	3	2	3	2	2	2	2
3	3	2	2	3	3	2	2
4	3	3	2	3	2	2	2
5	1	1	1		1	1	1
<b>Total</b>	<b>11</b>	<b>10</b>	<b>9</b>	<b>9</b>	<b>10</b>	<b>8</b>	<b>8</b>
<b>defecaciones/día</b>	<b>2.2</b>	<b>2</b>	<b>1.8</b>	<b>1.8</b>	<b>2</b>	<b>1.6</b>	<b>1.6</b>

3

Cuadro 13. Horario de defecaciones de *Alouatta pigra*.

HORARIO	6:00/8:00	8:00/12:00	12:00/14:00	14:00/16:00
# EVENTOS de defecación	2	6	2	6
HORAS DE OBSERVACIÓN	2	4	2	2
PORCENTAJE DE defecaciones	12.5%	37.5%	12.5%	37.5%

Cuadro 14. Horario de defecaciones de *Ateles geoffroyi*.

HORARIO	6:00/8:00	8:00/12:00	12:00/14:00	14:00/16:00
# eventos de defecación	2	11	4	4
Horas de observación	2	4	2	2
Porcentaje de defecaciones	9.5%	52.5%	19%	19%

Cuadro 15. Resultados de semillas dispersadas, no dispersadas y perdidas de 50 colocadas en el experimento de dispersión secundaria por escarabajos coprófagos en patrón disperso con heces de mono aullador.

Repetición	No. dispersadas	No. no dispersadas	No. perdidas	# total
1	2	6	2	10
2	3	5	2	10
3	7	2	1	10
4	7	1	2	10
5	8	2	0	10
<b>Total</b>	<b>27</b>	<b>16</b>	<b>7</b>	<b>50</b>

Cuadro 16. Resultados de semillas dispersadas, no dispersadas y perdidas de 50 colocadas en el experimento de dispersión secundaria por escarabajos coprófagos en patrón agregado con heces de mono aullador.

Repetición	No. dispersadas	No. no dispersadas	No. perdidas	# total
1	5	5	0	10
2	7	3	0	10
3	6	1	3	10
4	8	2	0	10
5	7	3	0	10
<b>Total</b>	<b>33</b>	<b>14</b>	<b>3</b>	<b>50</b>

Cuadro 17. Resultados de semillas dispersadas, no dispersadas y perdidas de 50 colocadas en el experimento de dispersión secundaria por escarabajos coprófagos en patrón disperso con heces de mono araña.

Repetición	No. dispersadas	No. no dispersadas	No. perdidas	# total
1	6	4	0	10
2	4	6	0	10
3	5	4	1	10
4	5	4	1	10
5	10	0	0	10
<b>Total</b>	<b>30</b>	<b>18</b>	<b>2</b>	<b>50</b>

Cuadro 18. Resultados de semillas dispersadas, no dispersadas y perdidas de 50 colocadas en el experimento de dispersión secundaria por escarabajos coprófagos en patrón agregado con heces de mono araña.

Repetición	No. dispersadas	No. no dispersadas	No. perdidas	total
1	7	2	1	10
2	5	5	0	10
3	9	0	1	10
4	8	2	0	10
5	8	2	0	10
<b>Total</b>	<b>37</b>	<b>11</b>	<b>2</b>	<b>50</b>