



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS
ECOLOGÍA

**LOS PRIMATES COMO FACILITADORES DEL PROCESO DE REGENERACIÓN DE
LA VEGETACIÓN NATIVA EN PAISAJES ANTROPOGÉNICOS**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

M. EN C. DIEGO ALEJANDRO ZÁRATE CAICEDO

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: **DOCTORA ELLEN ANDRESEN**

CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS

COMITÉ TUTOR: **DOCTOR JESÚS ALEJANDRO ESTRADA MEDINA**

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

DOCTOR JUAN CARLOS SERIO-SILVA

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

MORELIA, MICHOACÁN, SEPTIEMBRE, 2014.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de (Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas), del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 18 de agosto del 2014, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de DOCTOR EN CIENCIAS del alumno **ZÁRATE CAICEDO DIEGO ALEJANDRO** con número de cuenta **511451225**, con la tesis titulada: **"Los primates como facilitadores del proceso de regeneración de la vegetación nativa en paisajes antropogénicos"**, bajo la dirección de la Dra. **Ellen Andresen**.

Presidente:	Dra. Katherine Renton
Vocal:	Dra. Ek del Val de Gortari
Secretario:	Dra. Julieta Benítez Malvido
Suplente:	Dr. Juan Carlos Serio Silva
Suplente:	Dr. Jesús Alejandro Estrada Medina

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 10 de septiembre del 2014.



Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) y al Centro de Investigaciones en Ecosistemas de la UNAM, les agradezco el apoyo y la oportunidad que me brindaron para cursar mis estudios de doctorado.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, CONACyT, le agradezco por el apoyo económico brindado a través de una beca de estudios de posgrado (número 245258). A CONACyT (Proyecto SEP-CONACyT 2010-152884) y al Programa de Apoyos a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica, PAPIIT (PAPIIT-UNAM, Proyecto IN-207711) por el apoyo en la financiación de mi proyecto de investigación doctoral.

A la fundación Rufford Small Grants Foundation y a Idea Wild agradezco por su confianza y apoyo económico para la realización de mi proyecto de investigación.

Agradezco a mi tutora principal la Dra. Ellen Andresen y a los miembros del comité tutorial, el Dr. Alejandro Estrada y el Dr. Juan Carlos Serio-Silva, por su apoyo y confianza durante mis estudios. Especialmente agradezco sus importantes comentarios que contribuyeron con mejorar la calidad del proyecto de investigación y de la tesis.

Agradezco a la Dra. Julieta Benítez Malvido, Dra. Ek del Val de Gortari, Dra. Katherine Renton y Dr. Alejandro Estrada, por formar parte de mi jurado de candidatura y examen de grado. Al Dr. Robert Manson por formar parte de mi jurado de candidatura y al Dr. Juan Carlos Serio-Silva, por formar parte de mi jurado de examen de grado. A todos ellos, les agradezco por sus valiosos aportes, revisiones y comentarios que contribuyeron con el enriquecimiento de mi proyecto y tesis doctoral.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

A mi tutora Ellen, le agradezco por su permanente disposición para aclarar mis dudas y por realizar todas las correcciones en las diferentes fases de este trabajo. Personalmente le agradezco a Ellen por ser la mejor guía, consejera y amiga.

Agradezco especialmente al Dr. Ernesto Vicente Vega Peña por sus tutorías, ayuda y apoyo en los análisis estadísticos de diferentes secciones de la tesis.

Agradezco al personal de secretaría y posgrado del CIEco, especialmente a Dolores Rodríguez por su constante apoyo y asistencia en todo mi proceso de doctorado. Igualmente, agradezco a la unidad de telecomunicaciones del CIEco, especialmente a Alberto Valencia por el invaluable apoyo en el soporte técnico brindado en cada una de mis reuniones tutorales y demás videoconferencias.

Agradezco a Rafael Lombera, Annette González Di Pierro, Hugo Valdovinos y Moisés Miranda por su invaluable asistencia y soporte logístico en mi trabajo de campo.

Agradezco a mis amigos y compañeros, Omar Rodríguez, Whaleeha Gudiño, Jenny Trilleras, Erick Monterrosa, Adriana Aguilar, Erika de la Peña, Juan Luis Peña, Edison Díaz, Leonardo Martínez, Rafael Lombera, Annette González Di Pierro, Francisco Mora, Ana Yesica Martínez, Isela Zermeño, y Moy Méndez por compartir grandes y felices momentos en familia.

Agradezco muy especialmente a mi esposa Carolina, por su apoyo, asistencia, consejos y ayuda incondicional en el desarrollo, ejecución y cierre de esta investigación.

A toda mi familia, gracias por estar siempre con nosotros.

Para Carolina y Emma,

Por hacer de mi vida un mundo maravilloso y feliz....

<u>ÍNDICE</u>	<u>Página</u>
LISTA DE FIGURAS	2
LISTA DE TABLAS	4
RESUMEN	5
ABSTRACT	7
INTRODUCCIÓN	9
CAPÍTULO 1	25
Black howler monkey (<i>Alouatta pigra</i>) activity, foraging and seed dispersal patterns in shaded cocoa plantations vs. rainforest in southern Mexico	
CAPÍTULO 2	42
Destino post-dispersión de semillas en las diferentes fases de reclutamiento en cacao de sombra vs. bosque	
CAPÍTULO 3	76
Lluvia de semillas y banco de plántulas en una transición entre cacao de sombra y bosque: implicaciones para el mantenimiento de la diversidad de árboles nativos en agroecosistemas bajo sombra	
DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES	112
LITERATURA CITADA	121

LISTA DE FIGURAS

Introducción

Figura 1. Heterogeneidad del paisaje y la calidad de la matriz.....10

Figura 2. Gradiente de intensidad de manejo de cultivos de cacao.....12

Figura 3. Estimación de área promedio de cosecha anual de cacao.....13

Capítulo 1

Figura 1. Map of the activity areas of the three groups of howler monkeys inhabiting shaded cocoa plantations and the three groups inhabiting rainforest....28

Figura 2. Box-plots showing activity patterns and feeding patterns of black howler monkeys inhabiting the cocoa habitat and the forest habitat.....31

Figura 3. Ordination of the six monkey groups according to the relative importance of consumed plant species in their diet.....31

Capítulo 2

Figura 1. Mapa general de las áreas de muestreo.....71

Figura 2. Curvas de supervivencia de *Brosimum lactescens* con el método Kaplan-Meier.....72

Figura 3. Análisis de varianza anidado para la proporción de semillas y plántulas de *Brosimum lactescens* en diferentes fases de su desarrollo.....73

Figura 4. Riqueza de especies de plántulas en cuatro tipos de sitios: letrinas en bosque, sitios aleatorios en bosque, letrinas en cacao y sitios aleatorios en cacao.
.....74

Figura 5. Abundancia de plántulas en cuatro tipos de sitios: letrinas en bosque, sitios aleatorios en bosque, letrinas en cacao y sitios aleatorios en cacao.....75

Capítulo 3

Figura 1. Mapa general del área de estudio.....100

Figura 2. Número de semillas dispersadas y no dispersadas en el bosque y los cacaotales.....101

Figura 3. Diagramas de caja y bigotes para el número de semillas y especies colectadas en trampas de semillas en cacao y bosque.....102

Figura 4. Diagramas de caja y bigotes para el número de semillas y especies colectadas en trampas de semillas entre el cacao y bosque.....103

Figura 5. Análisis de escalamiento multidimensional (NMDS) de presencia–ausencia de todas las especies de semillas colectadas a lo largo de la transición cacao-bosque.....104

Figura 6. Número de plántulas dispersadas y no dispersadas en el bosque y cacao.....105

Figura 7. Diagramas de caja y bigotes para el número de plántulas y especies registradas en parcelas de 1 m² en cacao y bosque.....106

Figura 8. Diagramas de caja y bigotes para el número de plántulas y especies registradas en parcelas de 1 m² entre cacao y bosque.....107

Figura 9. Análisis de escalamiento multidimensional (NMDS) de presencia–ausencia de todas las especies de plántulas registradas a lo largo de la transición cacao-bosque.....108

LISTA DE TABLAS

Capítulo 1

Tabla 1. Vegetation structure parameters obtained from Gentry plots.....	30
Tabla S1. Activity pattern, feeding pattern and foraging effort for three black howler monkey groups.....	36
Tabla S2. List of the 10 most important plant species in the diet of each of the six groups of black howler monkeys (<i>Alouatta pigra</i>) living in cocoa habitat and forest habitat.....	37
Tabla S3. List of seed species, and number of seeds dispersed through defecation by howler monkeys in cocoa and forest habitat.....	40

Capítulo 3

Tabla1. Especies de semillas y plántulas de árboles originadas por un evento de dispersión (zoocoria o anemocoria) en cacaotal de sombra y bosque.....	109
Tabla A1. Resultados del análisis con modelos lineales generalizados.....	111

Discusión general y Conclusiones

Tabla 1. Tabla comparativa del porcentaje de tiempo de actividad y forrajeo de monos aulladores (<i>Alouatta pigra</i> y <i>Alouatta palliata</i>) en diferentes tipos de hábitat.	113
---	-----

RESUMEN

La conversión de los bosques tropicales en tierras agrícolas es una de las principales causas de su pérdida y fragmentación, poniendo en riesgo a cerca de la mitad de las especies de primates en el mundo. Algunos tipos de agroecosistemas (e.g. aquellos con un estrato arbóreo por encima del cultivo de interés) permiten la persistencia de muchas especies de plantas y animales nativos, incluyendo primates. Sin embargo, se desconoce cómo este tipo de hábitats perturbados pueden mantener una variedad de procesos ecológicos, tales como la dispersión de semillas y otros procesos involucrados en la regeneración natural de la vegetación. El objetivo general de la presente investigación fue evaluar el rol ecológico de los monos aulladores (*Alouatta pigra*), y sus posibles consecuencias para la regeneración de plantas nativas en cacaotales de sombra, haciendo una comparación entre monos que habitan en plantaciones de cacao y aquellos que habitan en el bosque adyacente a estos cacaotales. Esta investigación se llevó a cabo en cacaotales de sombra y en el bosque adyacente al área de cacao, en un paisaje antropogénico de la Selva Lacandona, Chiapas, México. En el Capítulo 1, se compararon los patrones de actividad, forrajeo y dispersión de semillas de los monos aulladores negros (*Alouatta pigra*) que habitan en cacaotales de sombra y en el bosque adyacente. Los datos fueron obtenidos utilizando el método de muestreo focal continuo y colectando todas las muestras fecales de tres grupos residentes en los cacaotales y tres grupos residentes en el bosque adyacente. Como resultados se encontró que los patrones de actividad y forrajeo de los monos aulladores fueron similares entre ambos hábitats. Se encontró que los monos residentes en cacaotales de sombra dispersaron 51,369 semillas (4% con un tamaño ≥ 3 mm de ancho) de 16 especies vegetales, mientras que los monos residentes en el bosque dispersaron 6,536 semillas (78% con un tamaño ≥ 3 mm de ancho) de 13 especies vegetales. Se estableció que la diferencia en el tamaño de las semillas dispersadas puede ser un reflejo de la abundancia y diversidad de especies de frutos en cada hábitat. En el Capítulo 2, se caracterizaron diferentes fases del reclutamiento de *Brosimum lactescens* (remoción y germinación de semillas, y supervivencia y crecimiento de plántulas). Asimismo, se cuantificó el reclutamiento de plántulas de árboles y lianas asociadas al tipo de hábitat y el área de defecación (letrina y sitio aleatorio) de los monos. Se encontró mayor supervivencia de semillas de *Brosimum* en las letrinas de los cacaotales de sombra y mayor supervivencia de plántulas de la cohorte de más edad (tardía) en las áreas aleatorias de los cacaotales. Para el caso de la germinación de semillas y el establecimiento y la supervivencia de plántulas más jóvenes, no se encontraron diferencias entre hábitats o sitios de

defecación. Se encontró adicionalmente que la riqueza y abundancia de especies de árboles y lianas dispersadas principalmente por monos aulladores fue significativamente mayor en las letrinas de los cacaotales y el bosque, que en los sitios aleatorios de ambos hábitats. En el Capítulo 3 se cuantificó la lluvia de semillas y el establecimiento de plántulas para evaluar el papel relativo que están jugando la dispersión por animales frugívoros vs. la dispersión por viento en el proceso de regeneración de especies de árboles nativos en los cacaotales y en el bosque. Para esto se colectó la lluvia de semillas usando trampas colocadas a lo largo de tres transectos ubicados en la transición entre el bosque y el cacao. Junto a cada trampa de semillas se realizó un inventario de plántulas. Finalmente, se hizo un inventario de árboles con un diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 10 cm alrededor de cada trampa. Se registraron 15,630 semillas y 1,388 plántulas de árboles a lo largo de la transición cacao-bosque. Se encontró que sólo el 9% de las semillas y el 30% de las plántulas fueron producto de un evento de dispersión, de los cuales el 94% de las semillas y el 80% de las plántulas fueron dispersadas por animales frugívoros. Al evaluar el efecto de la posición a lo largo del transecto y el tipo de hábitat sobre la lluvia de semillas y el establecimiento de plántulas dispersadas por animales y viento, sólo se encontraron efectos significativos para las especies anemócoras, con un número menor de semillas y plántulas de estas especies en los cacaotales. En conclusión, esta investigación demostró que los cacaotales de sombra con un manejo rústico mantienen una estructura y composición vegetal adecuada, la cual permite que persistan poblaciones de monos aulladores (*Alouatta pigra*), y que éstas a su vez mantengan su rol funcional como dispersores de semillas (Capítulo 1). Asimismo, una vez que las semillas dispersadas alcanzan el suelo del agroecosistema se dan las condiciones necesarias para el reclutamiento de plántulas de especies de árboles nativos (Capítulo 2). Finalmente, este tipo de agroecosistemas, cuando se encuentran adyacentes al bosque, tienen el potencial de favorecer la incursión de animales dispersores, y por lo tanto de semillas zoócoras, del bosque hacia el cacao, aunque son necesarias investigaciones futuras para corroborar dicho flujo entre hábitats (Capítulo 3).

ABSTRACT

The conversion of tropical forest to agricultural land is one of the main reasons for its loss and fragmentation, which in turn has endangered nearly half of the species of primates in the world. Evidence suggests that some types of agroecosystems, in particular those with a canopy of native trees above the crop of interest, allow the persistence of many native plant and animal species, including primates. However, it is not well understood how this type of degraded habitats may maintain different ecological processes, such as seed dispersal and other processes involved in the natural regeneration of the vegetation. The main objective of this study was to assess the functional role played by black howler monkeys (*Alouatta pigra*) as seed dispersers, and the implications for the regeneration of native plants in shade cocoa plantations. This research was carried out in shade cocoa plantations (active rustic cocoa with low management intensity) and in the forest adjacent to the plantations, in a human-dominated landscape in the Lacandon rainforest region in southern Mexico. In chapter 1 the activity, foraging patterns and seed dispersal role of black howler monkeys (*Alouatta pigra*) inhabiting shaded cocoa plantations and rainforest were compared. We gathered data on three monkey groups living in shaded cocoa plantations and three groups living in rainforest, using focal sampling, and collecting fecal samples. General activity and foraging patterns were similar in both habitats. Monkeys in shaded cocoa plantations dispersed 51,369 seeds (4% were seeds ≥ 3 mm width) of 16 plant species. Monkeys in the rainforest dispersed 6,536 seeds (78% were seeds ≥ 3 mm width) of 13 plant species. Our data suggest that the difference between habitats in the proportion of large vs. small seeds dispersed by monkeys merely reflects differences in fruit species abundance and availability in the cocoa and forest habitats. In chapter 2, different stages of recruitment of the tree *Brosimum lactescens* were characterized, carrying out experiments of seed removal and seed germination, as well as seedling survival and growth. Likewise, the recruitment of tree and liana seedlings, associated with habitat type (cocoa, forest) and seed defecation site (monkey latrine, random) were assessed. We found higher survival of *Brosimum* seeds in the latrines of shade cocoa and higher survival of older *Brosimum* seedlings in random areas of shade cocoa. In the case of germination, seedling establishment and the survival of younger seedlings, no significant differences were found between defecation sites and habitats. Additionally, tree and liana seedlings found in monkey latrines in both habitats showed higher abundance and species richness than those found in random sites. In chapter 3, in order to assess the relative roles of seed dispersal by frugivorous animals and seed dispersal by wind in the regeneration process of native tree species in shade cocoa and forest, we

quantified seed rain and seedling establishment of tree species. Seed rain was sampled by using seed traps placed along three transects located in the cocoa-forest transition. Adjacent to each seed trap we carried out an inventory of tree seedlings, and also an inventory of trees with diameter at breast height (DBH) ≥ 10 cm in a larger area around each seed trap. We registered 15,630 seeds and 1,388 tree seedlings along the cocoa–forest transition. Nine percent of seeds and 30% of seedlings were the result of seed dispersal events, as determined by the absence of an adult tree of the same species in the immediate vicinity of a seed trap or seedling plot. Further, of those records that were the result of a dispersal event, 94% of seeds and 80% of seedling were dispersed by frugivorous animals. We only found a significant effect of habitat on the seed rain of wind-dispersed species, and an effect of the position along transects on the number of seedlings of wind-dispersed species; in both cases wind-dispersed species were less abundant in cocoa than forest. In conclusion, this study showed that the rustic cocoa plantations in the study region maintain vegetation characteristics that make them suitable as permanent habitat for black howler monkeys, thus sustaining their functional role as seed dispersers (Chapter 1). Likewise, once dispersed seeds reach the soil of this agroecosystem, they encounter the necessary conditions for the recruitment of seedlings (Chapter 2). Finally, when the rustic cocoa plantations are adjacent to forest, these systems may potentially facilitate the incursion of seed-dispersing animals and consequently of zoochorous seeds, from the forest into the agroecosystem, although future research is needed to corroborate such flow between habitats (Chapter 3).

INTRODUCCIÓN

Actualmente, los paisajes neotropicales están constituidos en su mayoría por mosaicos de tierras con diferentes tipos de uso, incluyendo tierras de usos agropecuarios, tierras abandonadas y remanentes de vegetación natural (FAO 2010). Esta configuración es el resultado de un proceso continuo de conversión de los bosques tropicales a tierras agrícolas, lo que supone un impacto negativo para la supervivencia de muchas especies, ya que reduce el hábitat disponible e interrumpe la conectividad entre las poblaciones (Alkorta 2003, Arroyo-Rodríguez & Mandujano 2006, Fahrig 2003). Esto, a su vez, pone en peligro la continuidad de procesos ecosistémicos subyacentes a las especies (e.g. dispersión de semillas, Kirika *et al.* 2008). Investigaciones recientes en agroecosistemas tropicales sugieren que el impacto negativo de la agricultura sobre la biodiversidad depende en buena medida del tipo de sistema agrícola utilizado (Estrada *et al.* 2006, Vandermeer & Perfecto 2007, Williams-Guillén & Perfecto 2010). Es decir que, dependiendo de la complejidad en la estructura y composición de la vegetación que constituye la matriz agrícola, ésta podría llegar a favorecer la conectividad y la persistencia de diferentes especies de plantas y animales (Figura 1). En este contexto, se ha planteado recientemente un nuevo paradigma para la conservación de la biodiversidad tropical. De acuerdo con este paradigma, la conservación en áreas tropicales no debe depender únicamente de los remanentes de bosque, sino que también debe incluir a la matriz agrícola. Este paradigma plantea que debe manejarse la matriz con el propósito de incrementar su valor ecológico, de tal manera que los organismos la usen como hábitat temporal o permanente, facilitando la migración entre parches de hábitat y por lo tanto disminuyendo la probabilidad de extinción de especies a nivel del paisaje (Chazdon *et al.* 2009, Harvey *et al.* 2008, López del Toro *et al.* 2009, Perfecto & Vandermeer 2008, Perfecto & Vandermeer 2010, Vandermeer & Perfecto 2007, Figura 1).

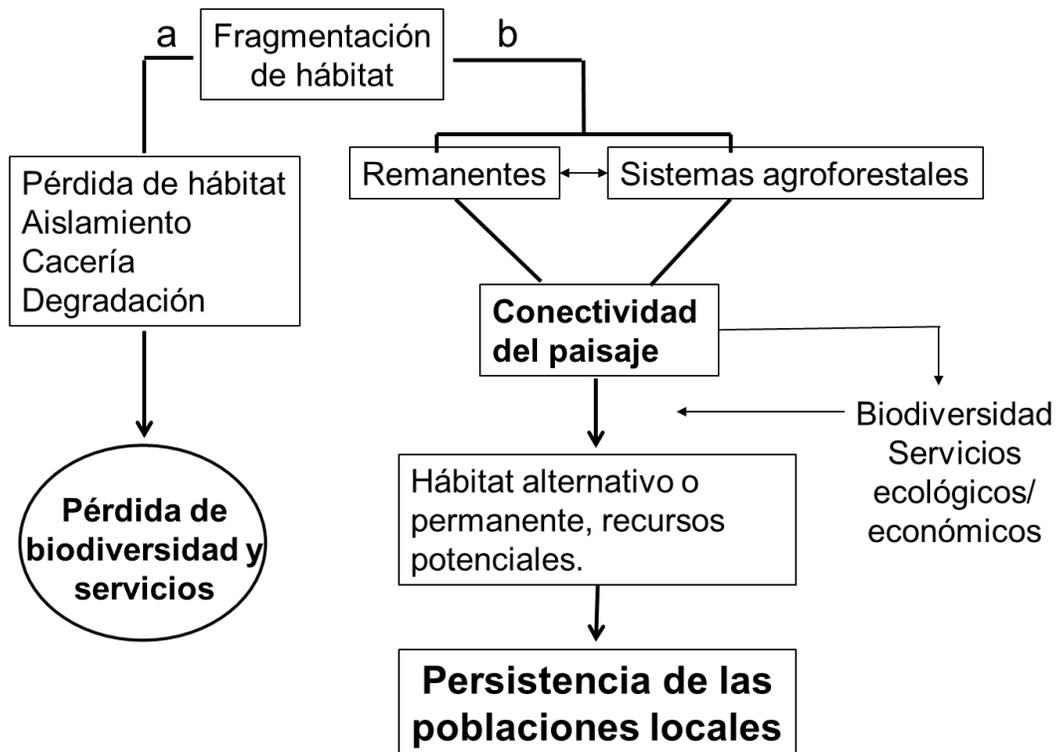


Figura 1. Diagrama esquemático modificado de Estrada *et al.* (2012) acerca del cambio en la heterogeneidad del paisaje y la calidad de la matriz, producto de la actividad humana, sobre la persistencia de poblaciones animales. La ruta (a) representa el efecto de la pérdida y degradación del hábitat, del aislamiento, y de la cacería sobre la supervivencia de poblaciones aisladas de animales, las cuales tienden a la extinción local. La ruta (b) representa un paisaje heterogéneo interconectado con remanentes de bosque, pastizales y sistemas agroforestales. Este tipo de sistemas permiten la persistencia de poblaciones locales de animales, los cuales utilizan la matriz como un hábitat alternativo o complementario y permiten mantener funciones y servicios ecosistémicos.

Entre las matrices agrícolas tropicales con mayor valor para la conservación de la biodiversidad, figuran los agroecosistemas que presentan un estrato arbóreo por encima del cultivo de interés económico y que, por lo tanto, presentan una mayor complejidad en la estructura y la composición de la

vegetación (Estrada 2007, Perfecto *et al.* 2009, Rice & Greenberg 2000, Somarriba *et al.* 2004). Entre los principales cultivos con estas características encontramos los cacaotales y cafetales de sombra, los cuales permiten la persistencia de muchas especies de plantas y animales nativos (Bali *et al.* 2007, Perfecto & Armbrecht 2002, Somarriba *et al.* 2004, Williams-Guillén & Perfecto 2010). Sin embargo, pese a su importante potencial para la conservación de biodiversidad, este tipo de hábitats no representan un sustituto de los bosques tropicales (Gordon *et al.* 2006).

Los cultivos de cacao son uno de los sistemas agrícolas más importantes y lucrativos en el mundo (FAO 2010). Estos cultivos presentan un rango de manejo que va desde sistemas rústicos, caracterizados por la presencia de árboles de sombra de especies de bosque primario o secundario y gran diversidad biológica, hasta los sistemas tecnificados sin ninguna clase de sombra o vegetación asociada (Rice & Greenberg 2000, Figura 2). Un gradiente similar de manejo se observa para las plantaciones de café (Moguel & Toledo 1999). Diversas investigaciones han demostrado que los cultivos bajo sombra, en particular los cacaotales y cafetales de sombra, mantienen una alta biodiversidad, representando un hábitat favorable para la conservación de muchos taxa nativos de flora y fauna (Abrahamczyk *et al.* 2008, Estrada *et al.* 2012, Goulart *et al.* 2012, Perfecto *et al.* 2007, Perfecto & Vandermeer 2008). Otros tipos de sistemas agroforestales, e.g. yerba mate y cardamomo de sombra, plantaciones de caucho y cítricos, entre otros, también tienen el potencial de favorecer la biodiversidad (Goulart *et al.* 2012), sin embargo más estudios son necesarios para medir su impacto a largo plazo sobre la biodiversidad. Asimismo, si consideramos la tasa de conversión anual de los bosques tropicales por este tipo de cultivos y su impacto en menor o mayor grado sobre la biodiversidad, el resultado final puede ser altamente negativo y aun no estar dimensionado. Por ejemplo, en los últimos 20 años en el mundo se han reemplazado más de 4 millones de hectáreas de bosque tropical por cultivos de cacao con diferentes tipos de manejo (Figura 3), mientras

que tan solo en Mesoamérica su área de cosecha ha incrementado de 76,000 ha a 141,490 ha en el 2012 (FAO 2010).

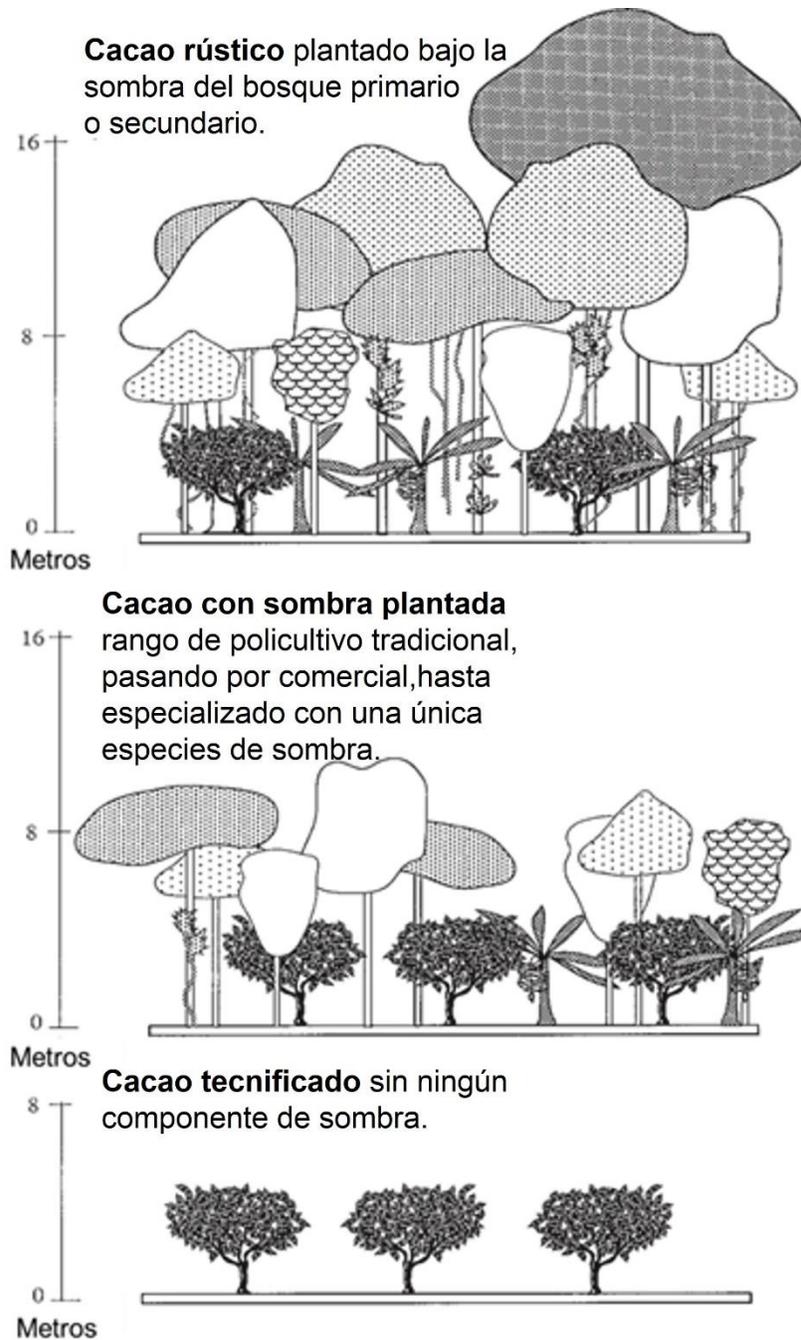


Figura 2. Gradiente de intensidad de manejo de cultivos de cacao. Figura modificada de Rice & Greenberg (2000).

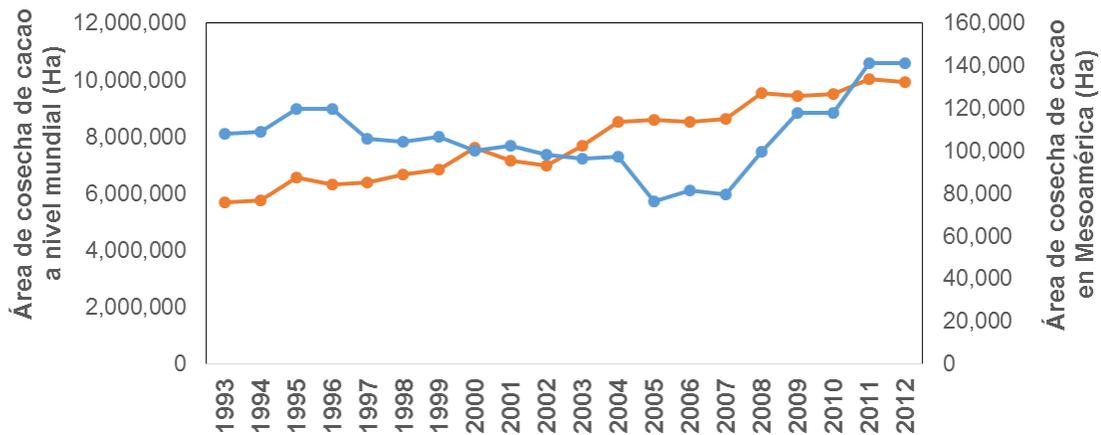


Figura 3. Estimación de área promedio de cosecha anual (20 años) de cacao a nivel mundial y mesoamericano. Estos valores fueron obtenidos de la página de Faostat <http://faostat.fao.org/site/567/default.aspx>.

Por otro lado, no todos los cultivos de sombra tienen la misma calidad ecológica (Toledo & Moguel 2012). La calidad ecológica de un agroecosistema es definida por características particulares de la vegetación dentro y alrededor de éste, las cuales a su vez dependen de otros factores tales como el tipo de cultivo, la historia de uso del suelo, la intensidad del manejo y diferentes parámetros de biodiversidad (Bali *et al.* 2007, Clough *et al.* 2009, Dietsch *et al.* 2007, Williams-Guillén & Perfecto 2010). Por ejemplo, Williams-Guillén & Perfecto (2010) mostraron una relación negativa entre la abundancia de murciélagos de la familia Phyllostomidae y la intensificación de manejo de las plantaciones de café. Otras investigaciones han mostrado que plantaciones de cacao de sombra con una elevada cobertura vegetal y diversidad de árboles de sombra pueden contener más del 60% de las especies de aves especialistas y endémicas presentes en los remanentes de bosque (Abrahamczyk *et al.* 2008). En este contexto, la biodiversidad planeada o agrobiodiversidad se refiere a las especies de animales y plantas que han sido seleccionadas e incluidas en el sistema de manejo por el agricultor, mientras que la biodiversidad asociada se refiere a los organismos que

viven o pasan la mayor parte del tiempo en el sistema de manejo, pero que no son intencionalmente incluidos por el agricultor (Vandermeer *et al.* 2002). Este último es el componente más abundante en todos los sistemas de manejo y puede tener importantes funciones en el agroecosistema (Vandermeer *et al.* 2002).

Dependiendo de la calidad ecológica de un agroecosistema incluso algunos grupos de animales que son sensibles a la pérdida del hábitat, tales como los primates, pueden sobrevivir en él. Se ha visto en varios países neotropicales, tales como México, Nicaragua, Brasil y Colombia, que ciertos agroecosistemas de sombra proveen hábitats temporales, recursos alimenticios y/o actúan como corredores entre remanentes de bosque para las poblaciones de primates (Estrada *et al.* 2006, Muñoz *et al.* 2006, Raboy *et al.* 2010, Williams-Guillén *et al.* 2006, Zárata & Stevenson 2014, Zárata *et al.* 2014). Asimismo, una revisión reciente mostró que al menos 57 taxa de primates en todo el mundo utilizan 38 tipos diferentes de agroecosistemas como hábitat temporal o permanente, sugiriendo que los agroecosistemas pueden jugar un rol importante en la conservación de los primates (Estrada *et al.* 2012). Sin embargo, es todavía muy poco lo que se sabe acerca de cómo los primates utilizan diferentes tipos de agroecosistemas y menos aún en qué medida continúan cumpliendo sus funciones ecológicas (e.g. dispersión de semillas, fertilización del suelo) en estos hábitats antropogénicos.

Se ha planteado que los primates pueden potencialmente desempeñar diferentes funciones ecológicas en los agroecosistemas (Estrada *et al.* 2006, Estrada *et al.* 2012). Por ejemplo, especies de primates que utilizan recurrentemente los agroecosistemas de sombra (e.g. *Alouatta palliata*) pueden incorporar nutrientes y materia orgánica al suelo del cultivo (nitrógeno y fósforo: Feeley 2005). Esto pueden favorecer a los árboles de sombra y al mismo tiempo a las plantas cultivadas (Estrada *et al.* 2012). Por otro lado, algunas especies de primates puede actuar como controladores de insectos plaga, beneficiando directamente al cultivo (e.g. *Leontopithecus chrysomelas*, *Lagothrix lagotricha*, Raboy *et al.* 2010, Zárata & Stevenson 2014). Asimismo, como dispersores de

semillas, muchas especies de primates tienen la capacidad de dispersar un gran número de semillas, jugando un papel importante en la regeneración natural de muchas especies de árboles tropicales (Andresen 2002, Kaplin & Lambert 2002, Link & Di Fiore 2006). En sistemas agroforestales en los que habitan temporal o permanentemente, los primates tienen el potencial de dispersar las semillas de muchas de las especies de plantas que allí se encuentren (Zárate *et al.* 2014). Esto podría favorecer la persistencia y regeneración de sus propios recursos alimenticios e incluso beneficiar al agricultor, al regenerar naturalmente especies de plantas que puedan serle de utilidad (Estrada *et al.* 2012). Por otro lado, los primates pueden impactar la agricultura negativamente (Estrada 2006). De hecho, en África muchas especies de primates son consideradas como plagas, ya que saquean y destruyen los cultivos (Lee & Pirston 2005). Aunque en el neotrópico esto es menos frecuente, géneros como *Cebus*, *Lagothrix*, *Alouatta* y *Ateles* pueden causar daños al consumir los frutos de algunas plantaciones (e.g. mango, cacao, maíz entre otros; Estrada 2006, Mckinney & Orozco-Zamora 2008, Zárate & Stevenson 2014).

De los dos géneros de primates que existen en México, *Alouatta* (monos aulladores) y *Ateles* (monos araña), los primeros son relativamente más tolerantes a perturbaciones del hábitat que los segundos (Di Fiore & Campbell 2007). Los monos aulladores tienen la capacidad de explotar y persistir en áreas perturbadas de diferente tamaño, grado de perturbación, aislamiento y densidad de población, sin grandes modificaciones de su tiempo de alimentación, viaje y descanso (ver Arroyo-Rodríguez & Dias 2010). Esto es posible gracias a un ajuste conductual y una dieta que puede ser altamente folívora, lo cual se traduce a un amplio grado de flexibilidad alimentaria que les permite sobrevivir en áreas degradadas tales como: fragmentos, agroecosistemas de sombra, monocultivos arbolados, entre otros (Anzures-Dadda & Manson 2007, Arroyo-Rodríguez & Dias 2010, Bicca-Marques 2003, Ferrari *et al.* 2003, Gómez-Posada *et al.* 2012, Muñoz *et al.* 2006, Palma *et al.* 2011).

Por otro lado, los monos aulladores pueden cumplir importantes funciones ecológicas en los ecosistemas, siendo en muchos lugares importantes dispersores de semillas (Andresen 2002, Bravo 2009, Estrada *et al.* 2002, Julliot 1997). Un gran número de investigaciones han mostrado que estos monos dispersan las semillas de muchas especies de árboles y lianas con un amplio rango de tamaños de semillas (1 – 30 mm; Andresen 2002, Arroyo-Rodríguez *et al.* en prensa). Pero, es su habilidad para dispersar semillas grandes lo que los hace particularmente relevantes para la regeneración de plantas con este tipo de semillas (Arroyo-Rodríguez *et al.* en prensa). Asimismo, estudios con monos aulladores han demostrado que en las áreas del sotobosque ubicadas bajo los árboles usados por los monos para dormir, se reclutan muchas plántulas de las especies que dispersan (*Alouatta seniculus*: Julliot 1997; *Alouatta caraya*: Bravo 2012). Estos sitios, conocidos como ‘dormideros’ o ‘letrinas’, no sólo concentran una alta densidad de semillas y plántulas, sino que además mantienen una mayor riqueza de especies que los sitios control (Bravo 2012, Feer *et al.* 2013, Julliot 1997). Todas estas características convierten a los primates del género *Alouatta* en potenciales agentes facilitadores de la regeneración de especies vegetales en hábitats perturbados (Anzures-Dadda *et al.* 2011, Giraldo *et al.* 2007, González-Di Pierro *et al.* 2011, Serio-Silva & Rico-Gray 2003). No obstante, para corroborar esto es necesario llevar a cabo estudios que cuantifiquen la dispersión primaria de semillas por monos aulladores, así como sus efectos sobre la regeneración de plantas, dentro de los hábitats perturbados (*e.g.* agroecosistemas de sombra) en los que estos monos persisten (McConey *et al.* 2012).

El objetivo de esta investigación fue estudiar el rol ecológico de los monos aulladores (*Alouatta pigra*) y sus posibles consecuencias para la regeneración de plantas nativas en los cacaotales de sombra, haciendo una comparación entre monos que habitan en cacaotales de sombra y aquellos que habitan en el bosque adyacente a estos cacaotales. En particular, en el Capítulo 1 se compararon aspectos del comportamiento, uso del espacio, uso de los recursos alimenticios, y dispersión primaria de semillas por parte de los monos aulladores en ambos

hábitats. En el Capítulo 2 se evaluó el destino post-dispersión de semillas dispersadas por monos aulladores, determinando el papel relativo que juegan los factores bióticos y abióticos en ambos hábitats y dentro de las áreas de defecación (letrinas vs. sitios aleatorios del sotobosque). Finalmente, en el Capítulo 3 se cuantificó la lluvia de semillas y el establecimiento de plántulas para evaluar el papel relativo que están jugando la dispersión de semillas por animales frugívoros y la dispersión de semillas por viento, en el proceso de regeneración de especies de árboles nativos en los cacaotales y en el bosque.

LITERATURA CITADA

ABRAHAMCZYK, S. KESSLER, M., DWI PUTRA, D., WALTERT, M. & TSCHARNTKE, T. 2008. The value of differently managed cacao plantations for forest bird conservation in Sulawesi, Indonesia. *Bird Conservation International* 18:349-362.

ALKORTA, I., ALBIZU, I. & GARBISU, C. 2003. Biodiversity and agroecosystems. *Biodiversity and Conservation* 12:2521-2522.

ANDRESEN, E. 2002. Primary seed dispersal by red howler monkeys and the effect of defecation pattern on the fate of dispersed seeds. *Biotropica* 34:261-272.

ANZURES-DADDA, A. & MANSON, R. H. 2007. Patch and landscape-scale effects on howler monkey distribution and abundance in rainforest fragments. *Animal Conservation* 10:69-76.

ARROYO-RODRÍGUEZ, V. & MANDUJANO, S. 2006. The importance of tropical rain forest fragments to the conservation of plant species diversity in Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 15:4159-4179.

ARROYO-RODRÍGUEZ, V. & DIAS, P. A. D. 2010. Effects of habitat fragmentation and disturbance on howler monkeys: a review. *American Journal of Primatology* 72:1-16.

ARROYO-RODRÍGUEZ, V., ANDRESEN, E., BRAVO, S. P. & STEVENSON, P. R. En prensa. Seed dispersal by howler monkeys: current knowledge, conservation implications and future directions. En Kowalewski, M., Garber, P. A., Cortés-Ortiz, L., Urbani, B. & Youlatos, D. (eds.). *Howler monkeys. springer developments in primatology: progress and prospects book series*. Springer. New York.

BALI, A., KUMAR, A. & KRISHNASWAMY, J. 2007. The mammalian communities in coffee plantations around a protected area in the Western Ghats, India. *Biological Conservation* 139:93-102.

BICCA-MARQUEZ, J. C. 2003. How do howler monkeys cope with habitat fragmentation? Pp. 283-303 en Marsh, L. K. (ed.). *Primates in fragments*. Kluwer Press. New York.

BRAVO, S. P. 2009. Implications of behavior and gut passage for seed dispersal quality: the case of black and gold howler monkeys. *Biotropica* 41:751-758.

BRAVO, S. 2012. The impact of seed dispersal by black and gold howler monkeys on forest regeneration. *Ecological Research* 27:311–321.

CHAZDON, R., HARVEY, C., KOMAR, O., GRIFFITH, D. M., GABRIEL, D., FERGUSON, B. G., MARTÍNEZ-RAMOS, M., MORALES, H., NIGH, R., SOTO-PINTO, L., VAN BREUGEL, M. & PHILPOTT, S. M. 2009. Beyond reserves: A research agenda for conserving biodiversity in human-modified tropical landscapes. *Biotropica* 41:142-153.

CLOUGH, Y., PUTRA, D. D., PITOPANG, R. & TSCHARNTKE, T. 2009. Local and landscape factors determine functional bird diversity in Indonesian cacao agroforestry. *Biological Conservation* 142: 1032-1041.

DIETSCH, T. V., PERFECTO, I. & GREENBERG, R. 2007. Avian foraging behavior in two different types of coffee agroecosystem in Chiapas, Mexico. *Biotropica* 39:232-240.

ESTRADA, A. 2006. Human and non-human primate co-existence in the neotropics: a preliminary view of some agricultural practices as a complement for primate conservation. *Ecological and Environmental Anthropology* 2:1-11.

ESTRADA, A., SAENZ, J., HARVEY, C., NARANJO, E., MUÑOZ, D. & ROSALES-MEDA, M. 2006. Primates in agroecosystems: conservation value of agricultural practices in Mesoamerican landscapes. Pp. 437-470 en Estrada, A., Garber, P. A., Pavelka, M. S. M., & Luecke .L. (eds.). *New perspectives in the study of Mesoamerican primates: distribution, ecology, behavior and conservation*. Kluwer Press. New York.

ESTRADA, A. 2007. Fragmentación de la selva y agrosistemas como reservorios de conservación de la fauna silvestre en Los Tuxtlas, México. Pp. 327-348 en Harvey, C. & Sáenz, J. (eds.) *Evaluación y conservación de biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica*. INBio. Costa Rica.

ESTRADA, A., RABOY, B. E. & OLIVEIRA, L. C. 2012. Agroecosystems and primate conservation in the tropics: a review. *American Journal of Primatology* 74:696-711.

FAHRIG, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 34:487-515.

FAO. 2010. Evaluación de los recursos forestales mundiales, 2010 – www.fao.org/forestry/fra/fra2010/en/).

FEELEY, K. 2005. The role of clumped defecation in the spatial distribution of soil nutrients and the availability of nutrients for plant uptake. *Journal of Tropical Ecology* 21:99-102.

FERRARI, S. F., IWANAGA, S., RAVETTA, A. L., FREITAS, F. C., SOUSA, B. A., SOUZA, L. L. & COUTINHO, P. E. 2003. Dynamics of primate communities along the Santarem-Cuiaba highway in south-central Brazilian. Pp. 123-142 en Marsh, L. K. (ed.). *Primates in fragments*. Kluwer Press. New York.

GIRALDO, P., GÓMEZ-POSADA, C., MARTÍNEZ, J. & KATTAN, G. 2007. Resource use and seed dispersal by red howler monkey (*Alouatta seniculus*) in Andean Forest. *Neotropical Primates* 14:55-64.

GÓMEZ-POSADA, C. & LONDOÑO, J. M. 2012. *Alouatta seniculus*: density, home range and group structure in a bamboo forest fragment in the Colombian Andes. *Folia Primatologica* 83:56-65.

GONZÁLEZ DI PIERRO, A., BENÍTEZ-MALVIDO, J., MENDEZ, M., ZERMEÑO, I., ARROYO-RODRÍGUEZ, V., STONER, K.E., & ESTRADA, A. 2011. Effects of the physical environment and primate gut passage on the early establishment of an old-growth forest tree species (*Ampelocera hottlei*) in fragmented tropical rain forest. *Biotropica* 43:459-466.

GOULART, F. F., JACOBSON, T. K. B., ZIMBRES, B. Q. C., MACHADO, R.B., AGUIAR, L. M. S. & FERNANDES G. W. 2012. Agricultural systems and the conservation of biodiversity and ecosystems in the tropics. Pp. 23-58 en Akeem Lameed, G. (ed.). *Biodiversity conservation and utilization in a diverse world*. InTech, Chapters published. Rijeka.

HARVEY, C., KOMAR, O., CHAZDON, R., FERGUSON, B. G., FINEGAN, B., GRIFFITH, D. M., MARTÍNEZ-RAMOS, M., MORALES, H., NIGH, R., SOTO-PINTO, L., VAN BREUGEL, M. & WISHNIE, M. 2008. Integrating agricultural landscapes with biodiversity conservation in the Mesoamerican hotspots. *Conservation Biology* 22:8-15.

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.

KAPLAN, B. A. & LAMBERT, J. E. 2002. Effectiveness of seed dispersal by Cercopithecus monkeys: implications for seed input into degraded areas. Pp. 351–364 en Levey, D.J., Silva, W.R. & Galetti, M. (eds). *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CABI Publishing. New York.

KIRIKA, J. M., B. BLEHER, BÖHNING-GAESEB, K., CHIRA, R. & FARWIG, N. 2008. Fragmentation and local disturbance of forests reduce frugivore diversity and fruit removal in *Ficus thonningii* trees. *Basic and Applied Ecology* 9:663-672.

LEE, P. & PRISTON, N. E. C. 2005. Human attitudes to primates: perceptions of pests, conflict and consequences for primate conservation. Pp 1-23 en Paterson, J. D. & Wallis, J. (eds.). *Commensalism and Conflict: The Human-Primate Interface*. American Society of Primatologists. Oklahoma.

LINK, A. & DI FIORE, A. 2006. Seed dispersal by spider monkeys and its importance in the maintenance of Neotropical rain-forest diversity. *Journal of Tropical Ecology* 22:235-246.

LÓPEZ-DEL-TORO, P., ANDRESEN, E., BARRAZA, L. & ESTRADA, A. 2009. Attitudes and knowledge of shade-coffee farmers towards vertebrates and their ecological functions. *Tropical Conservation Science* 2:299-318.

MCCONKEY, K. R., PRASAD, S., CORLETT, R. T., CAMPOS-ARCEIZ, A., BRODIE, J. F., ROGERS, H. & SANTAMARIA, S. 2012. Seed dispersal in changing landscapes. *Biological Conservation* 14:1-13.

MCKINNEY, T. & OROZCO ZAMORA, C. 2008. Crop-raiding of mango fruits, *Mangifera indica*, by mantled howlers (*Alouatta palliata*) in the Refugio de

Vida Silvestre Curu, Costa Rica. *American Journal of Physical Anthropology* Suplemento 46:153.

MOGUEL, P. & TOLEDO, V. 1999. Biodiversity and conservation in traditional coffee systems of México. *Conservation Biology* 13:11-21.

MUÑOZ, D., ESTRADA, A., NARANJO, E. & OCHOA, S. 2006. Foraging ecology of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in a cacao (*Theobroma cacao*) plantation, Tabasco, Mexico. *American Journal of Primatology* 68:127-142.

PALMA, A. C., VÉLEZ, A., LÓPEZ, H., GÓMEZ-POSADA, M. C., ZÁRATE, D. A. & STEVENSON, P. R. 2011. Use of space, activity patterns, and foraging behavior of red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in an Andean forest fragment in Colombia. *American Journal of Primatology* 73:1062-1071.

PERFECTO, I. & ARMBRECHT, I. 2002. The coffee agroecosystem in the Neotropics: combining ecological and economic goals. Pp. 157-192 en Vandemeer, J. H. (ed.). *Tropical agroecosystems*. CRC Press. New York.

PERFECTO, I., ARMBRECHT, I., PHILPOTT, S. M., SOTO-PINTO, L. & DIETSCH, T. V. 2007. Shaded coffee and the stability of rainforest margins in northern Latin America. Pp. 227-263 en Tschardtke, T., Leuschner, C., Zeller, M., Guhardja, E., & Bidin, A. (eds.). *The stability of tropical rainforest margins, linking ecological, economic and social constraints of land use and conservation*. Springer Verlag. Berlin.

PERFECTO, I. & VANDERMEER, J. 2008. Biodiversity conservation in tropical agroecosystems: A new paradigm. *Annals of the New York Academy of Science* 1134:173-200.

PERFECTO, I., VANDERMEER, J. & WRIGHT. 2009. Nature's matrix. Linking agriculture, conservation and food sovereignty. Earthscan. London. 257 pp.

RABOY, B., NEVES, L., ZEIGLER, S., SARAIVA, N., CARDOSO, N., SANTO, G., BALLOU, J. & LEIMGRUBER, P. 2010. Strength of habitat and landscape metrics in predicting golden-headed lion tamarin presence or absence in forest patches. *Biotropica* 42:388–397.

VANDERMEER, J., LAWRENCE, D., SYMSTAD, A. & HOBBIE, S. 2002. Effect of biodiversity on ecosystem function in managed ecosystems. Pp. 221–235 en Loreau, M., Naeem, S. & Inchausti, P. (eds.). *Biodiversity and ecosystem functioning*. University Press. Oxford.

VANDERMEER, J. & PERFECTO, I. 2007. The agricultural matrix and the future paradigm for conservation. *Conservation Biology* 21:274-277.

RICE, R. & GREENBERG, R. 2000. Cacao cultivation and the conservation of biological diversity. *Ambio* 29:167-173.

SERIO-SILVA, J.C. & RICO-GRAY, V. 2003. The role of howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) as seed dispersal agents of strangler figs (*Urostigma*) in disturbed and preserved habitat in south Veracruz, México. Pp. 267-279 en Marsh, L. K. (ed.). *Primates in fragments*. Kluwer Press. New York.

SOMARRIBA, E., HARVEY, C. A., SAMPER, M., ANTHONY, F., GONZÁLEZ, J., STAVER, D. & RICE, R. A. 2004. Biodiversity conservation in neotropical coffee (*Coffea arabica*) plantations. Pp. 198-226 en Schroth, G., Da Fonseca, G., Harvey, C., Gascon, C., Lasconcelos, C. & Izac, A. (eds.). *Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes*. Island Press. Washington D.C.

TOLEDO, V. M. & MOGUEL, P. 2012. Coffee and sustainability: The multiple values of traditional shaded coffee. *Journal of Sustainable Agriculture* 36:353-377.

WILLIAMS-GUILLÉN, K., C. MCCANN, J. C., MARTÍNEZ SÁNCHEZ & FOONTZ, F. 2006. Resource availability and habitat use by mantled howling monkeys in a Nicaraguan coffee plantation: can agroforests serve as core habitat for a forest mammal? *Animal Conservation* 9:331-338.

WILLIAMS-GUILLÉN, K. & PERFECTO, I. 2010. Effects of agricultural intensification on the assemblage of leaf-nosed bats (Phyllostomidae) in a coffee landscape in Chiapas, Mexico. *Biotropica* 42:605-613.

ZÁRATE, D. A. & STEVENSON, P. R. 2014. Behavioral ecology and inter individual distance of woolly monkeys (*Lagothrix lagothricha*) in a rainforest fragment in Colombia. Pp. 227-245 en Defler, T. & Stevenson, P. R. (eds.). *The woolly monkey: behavior, ecology, conservation, systematics*. Springer. New York.

ZÁRATE, D. A., ANDRESEN, E., ESTRADA, A. & SERIO-SILVA, J. C. 2014. Black howler monkey (*Alouatta pigra*) activity, foraging and seed dispersal patterns in shaded cocoa plantations versus rainforest in southern Mexico. *American Journal of Primatology* 76:890-899.

CAPÍTULO PRIMERO

Black howler monkey (*Alouatta pigra*) activity, foraging and seed dispersal patterns in shaded cocoa plantations vs. rainforest in southern Mexico

Publicado en *American Journal of Primatology* 76:890-899

DIEGO A. ZÁRATE, ELLEN ANDRESEN, ALEJANDRO ESTRADA AND
JUAN CARLOS SERIO-SILVA

ABSTRACT

Recent evidence has shown that primates worldwide use agroecosystems as temporary or permanent habitats. Detailed information on how these primates are using these systems is scant, and yet their role as seed dispersers is often implied. The main objective of this study was to compare the activity, foraging patterns and seed dispersal role of black howler monkeys (*Alouatta pigra*) inhabiting shaded cocoa plantations and rainforest in southern Chiapas, Mexico. We gathered data on three monkey groups living in shaded cocoa plantations and three groups living in rainforest, using focal sampling, and collecting fecal samples. General activity and foraging patterns were similar in both habitats, with the exception that monkeys in the cocoa habitat spent more time feeding on petioles. Monkeys in shaded cocoa plantations dispersed 51,369 seeds (4% were seeds ≥ 3 mm width) of 16 plant species. Monkeys in the rainforest dispersed 6,536 seeds (78% were seeds ≥ 3 mm width) of 13 plant species. Our data suggest that the difference between habitats in the proportion of large versus small seeds dispersed reflects differences in fruit species abundance and availability in cocoa versus forest. Mean seed dispersal distances were statistically similar in both habitats (cocoa = 149 m, forest = 86 m). We conclude that the studied cocoa plantations provide all elements necessary to constitute a long-term permanent habitat for black howler monkeys. In turn, howler monkeys living in these plantations are able to maintain their functional role as seed dispersers for those native tree and liana species present within their areas of activities.

RESEARCH ARTICLE

Black Howler Monkey (*Alouatta pigra*) Activity, Foraging and Seed Dispersal Patterns in Shaded Cocoa Plantations Versus Rainforest in Southern MexicoDIEGO A. ZÁRATE^{1,2*}, ELLEN ANDRESEN¹, ALEJANDRO ESTRADA³, AND JUAN CARLOS SERIO-SILVA⁴¹Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, Michoacán, México²Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Coyoacán, Distrito Federal, México³Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, México⁴Red de Biología y Conservación de Vertebrados, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz, México

Recent evidence has shown that primates worldwide use agroecosystems as temporary or permanent habitats. Detailed information on how these primates are using these systems is scant, and yet their role as seed dispersers is often implied. The main objective of this study was to compare the activity, foraging patterns and seed dispersal role of black howler monkeys (*Alouatta pigra*) inhabiting shaded cocoa plantations and rainforest in southern Chiapas, Mexico. We gathered data on three monkey groups living in shaded cocoa plantations and three groups living in rainforest, using focal sampling, and collecting fecal samples. General activity and foraging patterns were similar in both habitats, with the exception that monkeys in the cocoa habitat spent more time feeding on petioles. Monkeys in shaded cocoa plantations dispersed 51,369 seeds (4% were seeds ≥ 3 mm width) of 16 plant species. Monkeys in the rainforest dispersed 6,536 seeds (78% were seeds ≥ 3 mm width) of 13 plant species. Our data suggest that the difference between habitats in the proportion of large versus small seeds dispersed reflects differences in fruit species abundance and availability in cocoa versus forest. Mean seed dispersal distances were statistically similar in both habitats (cocoa = 149 m, forest = 86 m). We conclude that the studied cocoa plantations provide all elements necessary to constitute a long-term permanent habitat for black howler monkeys. In turn, howler monkeys living in these plantations are able to maintain their functional role as seed dispersers for those native tree and liana species present within their areas of activities. *Am. J. Primatol.* 76:890–899, 2014. © 2014 Wiley Periodicals, Inc.

Key words: agroecosystem; ecological function; Lacandona rainforest; plant regeneration; primate conservation; shade crop

INTRODUCTION

Land conversion to agricultural systems, large scale logging, hunting, and illegal trade have endangered approximately 50% of all primate species [Mittermeier et al., 2009]. However, certain agroecosystems, in particular shade crops growing under a canopy of native trees, may conserve biodiversity in general [Perfecto & Vandermeer, 2008; Tscharrntke et al., 2011], and primate populations in particular [Blanco & Waltert, 2013; Estrada et al., 2012]. A recent review has shown that at least 57 primate taxa use 38 types of agroecosystems as temporary or permanent habitats [Estrada et al., 2012]. While much information is available about primate presence in agroecosystems, more detailed information is necessary regarding specific patterns of habitat use (e.g., foraging ecology) and the ecological impacts of primates on the agroecosystem [e.g., nutrient cycling, trophic control of insects, seed dispersal, Estrada et al., 2012].

In the humid tropics, seed dispersal by frugivorous animals constitutes a crucial process for sustaining plant populations and structuring plant communities [Howe & Miriti, 2000; Wang & Smith, 2002]. Fruit-eating primates play a prominent role in this

Contract grant sponsor: Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología; contract grant numbers: SEP-CONACYT-2010-152884, 245258; contract grant sponsor: Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT—UNAM, Project); contract grant number: IN-207711.

*Correspondence to: Diego A. Zárate, CIECO—UNAM, Antigua Carretera a Pátzcuaro 8701, Col. Ex-Hacienda San José de la Huerta, Morelia, C.P. 58190, Michoacán, México.
E-mail: diegozarate.c@cieco.unam.mx, diegozarate.c@gmail.com

Received 3 December 2013; revised 19 February 2014; revision accepted 20 February 2014

DOI: 10.1002/ajp.22276
Published online 25 March 2014 in Wiley Online Library (wileyonlinelibrary.com).

process [Chapman, 1995; Russo & Chapman, 2011]. Yet, anthropogenic disturbances often cause declines in frugivore populations, which in turn may cause a decrease in seed dispersal effectiveness [*sensu* Schupp, 1993; Schupp et al., 2010], with potentially negative consequences for plant regeneration [Kurten, 2013; Markl et al., 2012; McConkey et al., 2012].

Primate species that are resilient to disturbances may play crucial roles in anthropogenic landscapes by maintaining high levels of seed dispersal in defaunated systems [Corlett, 2002; Russo & Chapman, 2011]. Howler monkeys (*Alouatta* spp.) are well known for their ecological flexibility and tolerance to habitat degradation [Arroyo-Rodríguez & Dias, 2010; Bicca-Marques, 2003; Gómez-Posada & Londoño, 2012]. This has led several authors to conclude that seed dispersal services by *Alouatta* may be playing a key role in plant regeneration in habitats in which other frugivorous animals have declined or disappeared [reviewed by Arroyo-Rodríguez et al., in press].

While howler monkeys are known to use a broad spectrum of agroecosystems [Estrada et al., 2012], only two studies have gathered information on activity and foraging patterns of these primates in shaded agroecosystems [shade coffee in Nicaragua, Williams-Guillén et al., 2006; shade cocoa in Mexico, Muñoz et al., 2006]. Yet, no information exists on the role of howler monkeys as seed dispersers in these systems. The main objective of this study was to compare activity and foraging patterns, as well as seed dispersal patterns, by black howler monkeys (*Alouatta pigra*) living in shaded cocoa plantations versus those living in rainforest. The specific objectives were: (i) to determine if the monkeys' activity and foraging patterns are similar in shaded cocoa plantations and rainforest; (ii) to determine the plant species dispersed by the howlers in each habitat; and (iii) to compare the number of seeds dispersed and dispersal distances in both habitats. Results of our study will allow us to assess the long-term viability of the studied agroecosystems as permanent habitat for howler monkeys, and also determine if these primates are playing a similar role in the seed dispersal process in the agroecosystem as they are playing in the natural habitat.

METHODS

Study Sites and Focal Groups

This study was carried out in the Lacandona rainforest region in the Mexican State of Chiapas. The study sites were located in an anthropogenic landscape, east of the Lacantún river, in Ejido Playón de la Gloria and Ejido Flor de Marqués, in the Municipality of Marqués de Comillas (16° 8' 58" N, 90° 53' 40" W; Fig. 1). Mean annual temperature and precipitation in this region are 24–26°C and 2,500–3,500 mm, respectively [Estrada et al., 2008]. The

main natural vegetation type is tropical rainforest [Holdridge, 1967] with canopy trees >45 m tall [Estrada et al., 2008].

During the 1980s shade cocoa plantations in this region encompassed approximately 300 ha. Cocoa plants were grown in traditional rustic and poly-culture systems [*sensu* Toledo & Moguel, 2012] keeping most of the original native tree cover intact. In the 1990s, however, due to a fungal disease (*Moniliophthora roreri*), most cocoa plantations were abandoned or replaced by pastures [cocoa farmers, personal communication]. Today, rustic shaded cocoa covers a continuous area of approximately 120 ha encompassing *ca.* 16 plantations (4–7 ha each) owned by different farmers. Thus, this area constitutes a mosaic of management practices, including mostly active but also abandoned plantations, as well as plantations with different degrees of shade. Our study was carried out in this area, but we chose sites with active plantations and similar levels of shade (hereafter called "cocoa habitat"). The cocoa habitat abuts with >2,000 ha of conserved rainforest that constitutes a local forest reserve where hunting and logging are prohibited (hereafter called "forest habitat").

We estimated howler monkey densities in both habitats by carrying out a census, and found a similar number of groups and individuals in both habitats (14 and 13 groups in 120 ha; 44 and 41 individuals/km², in cocoa and forest, respectively). We chose six focal monkey groups with non-overlapping activity areas, three in the cocoa habitat (C1, C2, C3) and three in the forest habitat (F1, F2, F3; Fig. 1). Using the Minimum Convex Polygon method [Boyle et al., 2009] the six activity areas were estimated by pooling daily travel distances recorded during 12 observation days for each monkey group (see below for more information on primate observation periods). The activity area for a monkey group in the cocoa habitat was on average 8.9 ha (C1 = 5.1 ha, C2 = 14.7 ha, C3 = 7.0 ha), while it was 5.4 ha for a group in the forest (F1 = 7.2 ha, F2 = 3.3 ha, F3 = 5.6 ha). Focal groups in the forest habitat had eight individuals per group (1–2 adult males, 2–4 adult females, 1 juvenile, and 1–2 infants). In the cocoa habitat one group had eight individuals (4 adult males, 2 adult females, 2 infants) and the other groups had 6 (3–4 adult males, 2 adult females, 2 juveniles, 1–2 infants).

Vegetation Description

To describe the vegetation in both habitats we used the Gentry Protocol [Gentry, 1982]. In each of the activity areas of the six monkey groups we established 10 parallel transects, 50 m long and 2 m wide, with a distance of 25 m between transects (total area of 0.1 ha sampled in each activity area). The location of transects was randomly determined, but making sure that all transects were within the

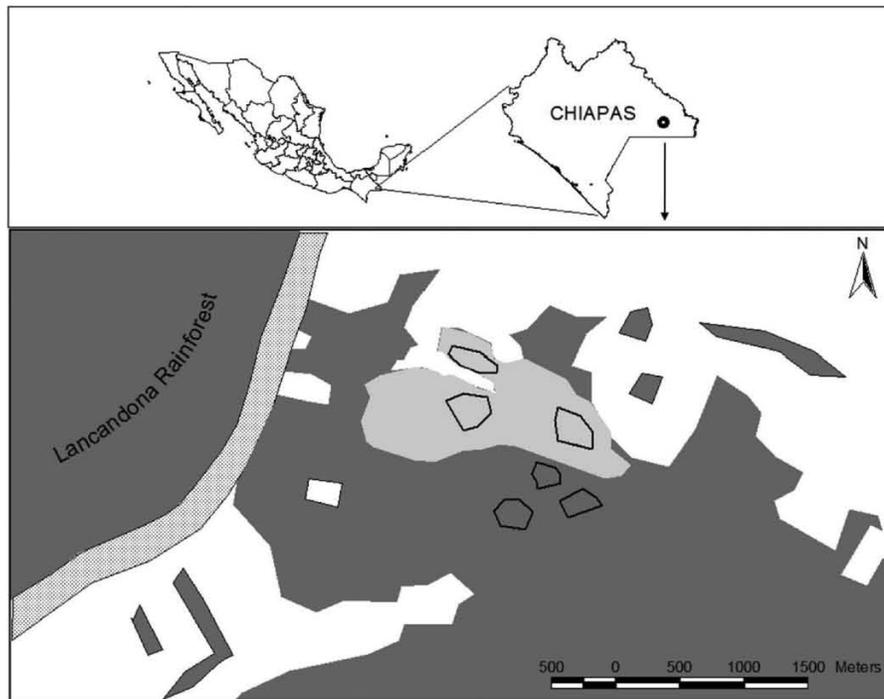


Fig. 1. Map of the activity areas (small polygons with black outline) of the three groups of howler monkeys inhabiting shaded cocoa plantations (light gray) and the three groups inhabiting rainforest (dark gray), located in the anthropogenic landscape, east of the Lacantón river (thatched) and the Lacandona rainforest protected area. Also shown in the figure, in white, are open landscape elements (annual crops, cattle pastures, villages). Location of the study sites within the State of Chiapas, and within Mexico are shown in the smaller, upper panel of the figure.

boundaries of the respective activity area. In each transect we recorded species identity and diameter at breast height (DBH) for all trees and lianas with DBH ≥ 10 cm. With the aid of seed collections, literature information, botanists and experienced research assistants, we classified each species according to three general seed dispersal syndromes: endozoochorous, anemochorous, and autochorous.

Activity and Foraging Patterns

Data were collected between March of 2011 and September of 2012 in four sampling periods (March–April and August–September, 2011 and 2012). During each sampling period all six focal groups were followed by D. Zárate and a trained assistant working together. Focal groups were the same in all sampling periods. In one sampling period each monkey group was observed during three consecutive days, between 06:00 and 18:00 hr, alternating cocoa and forest focal groups. Within sampling periods, environmental conditions (e.g., weather, food availability) experienced by the focal groups were similar. Each group was observed for the same total amount of time, that is, 12 days or 144 hr, accumulating a total of 864 hr of observation for the whole study. Data were recorded using focal sampling [Altmann, 1974], alternating individuals of the main sex/age classes

(adult male, adult female, adult female with infant, and juvenile). Each focal sample had a length of 10 min, during which the activities of the focal individual were continuously recorded. Most of the time, focal samples were recorded without any time intervals between consecutive focal samples. All members of the groups were individually recognized through facial scars, injuries, and body size, among other characteristics. Howler monkey activity was classified into four broad categories: feeding, resting, moving (including travel), and social interactions. When monkeys were observed feeding, we recorded the plant species and the food item consumed (fruit, leaf, flower, petiole, other) as well as the total time spent feeding on each item. Finally, we calculated the foraging effort by dividing time spent feeding + moving by time spent resting [Cavigelli, 1999].

Seed Dispersal

During monkey observations, and with the help of the field assistant, we collected as many fecal samples as possible, recording position (with a GPS), time of day, and age/sex class of the individual who produced it. Later, in the field station, each sample was weighed and seed presence/absence was determined. Seed species were identified and, using the same methods as for plant species in the vegetation

plots (see above), classified into three general dispersal syndromes: endozoochorous, anemochorous, and autochorous. We also grouped species into two categories according to seed width: large seeds (≥ 3 mm), and small seeds (< 3 mm). We chose width because it has been shown to be the most relevant seed dimension when determining an animal's ability to swallow it [Stevenson et al., 2005]. Seeds ≥ 3 mm were counted individually, while abundance of seeds < 3 mm was estimated using the following categories: < 50 seeds, 50–99, 100–149, 150–199, 200–299, 300–499, 500–799, 800–999, and $\geq 1,000$ seeds.

The total number of seeds found in a fecal sample was calculated by adding all the individual seeds ≥ 3 mm and the estimated abundances for those species with seeds < 3 mm. For the latter we represented each abundance category by its lower interval value, except in the case of the < 50 seeds category, for which a value of 20 seeds was used in calculations. Through extrapolation we estimated the number of seeds dispersed per km^2 per day by the howler monkey population in each habitat. To do this, we first obtained the average number of defecations produced by one individual in a day and multiplied this value by the observed mean number of seeds found in a defecation (including zero values). Finally, we multiplied this resultant value by the density of howlers estimated for each habitat.

For each focal monkey group we estimated dispersal distances when seeds could be assigned to a source individual tree with high likelihood, that is, when the monkey group being observed only consumed the fruits of one tree individual of that particular plant species prior to the seeds being found in a fecal sample, and when seeds were defecated at least 20 hr after beginning observation of a focal group. We were able to calculate 77 dispersal distances (28 in forest, 49 in cocoa) using GPS points and the program Mapsource version 6.16.3.

Data Analyses

Vegetation description

We used *t*-tests to assess differences in mean stem density, species density, tree height, DBH, and total basal area (TBA) between habitats ($n = 3$). To calculate the TBA in each Gentry plot (0.1 ha) we added the basal area [$\pi (\text{DBH}^2/4)$] of all trees and lianas with $\text{DBH} \geq 10$ cm found in that plot. To assess species richness at the plant community level we used rarefaction analysis and compared the 95% confidence intervals at the minimum common number of individuals. To assess similarity in the community of native plant species (i.e., excluding cocoa trees) among the six sites we calculated Chao-Jaccard similarity indices using the relative abundances of plant species in each Gentry plot. With the indices for each pair of sites we built a similarity

matrix. We then used a one-way ANOVA to compare similarity values “within cocoa habitat” versus “within forest habitat” versus “between habitats.” Rarefaction and similarity indices were calculated using the program EstimateS 9.1.0 [Colwell, 2013]. Finally, the relative abundance of the different dispersal syndromes in the two habitats was analyzed using G tests of independence.

Activity and foraging patterns

For all analyses we pooled data of the four sampling periods. To obtain daily values of the time spent in a specific activity, we expressed the total time measured for that activity as a proportion of the total observation time (for all activities) recorded during that day. We did the same for time spent feeding on a given item, in this case, relative to the total time spent feeding. For all variables measured we used daily values ($n = 12$) to estimate mean values for each focal group. In turn, these group means ($n = 3$) were used to estimate mean values for each habitat. To assess differences between habitats and groups in the proportion of time allocated to the different activities, in foraging effort, and in the use of different food items, we analyzed the data using nested analyses of variance with one main factor (habitat), and one nested factor (monkey group). Only in the case of one variable (percentage of time feeding on petioles) were the assumptions of a parametric test not met. In this case we used a *U*-test to compare habitats and a Kruskal–Wallis test to compare monkey groups within the cocoa habitat (no petioles were consumed in any of the forest groups). We used a *t*-test to compare both habitats in terms of the mean number of plant species used by a monkey group during the whole study period. To evaluate differences in the relative use of the plant species consumed by each focal group we carried out a non-parametric ordination of the six monkey groups and the 20 most-consumed plant species. We built a data matrix with six lines (focal groups) and 20 columns (plant species), where each cell was a percentage of feeding time. We performed a non-metric multi-dimensional scaling using package “vegan” version 2.0–7 of R [R Development Core Team 2013] version 3.0.1.

Seed dispersal

Differences among habitats for response variables (defecation weight, percentage of fecal samples containing seeds, number of seeds, number of seed species) were assessed with *t*-tests or Kruskal–Wallis tests. Relative abundance of the different dispersal syndromes in the two habitats was analyzed using G tests of independence. We tested for differences in median dispersal distances between habitats with a Mann–Whitney *U* test, and we explored for differences in the frequency distributions of distances using a Kolmogorov–Smirnov test.

Ethics Statement

This research complied with protocols approved by Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Subsecretaría de Gestión para la Protección Ambiental, Dirección General de Vida Silvestre (SEMARNAT—permit registration number SGPA/DGVS/03075/13), which is the governmental authority in Mexico for issues regarding the environment and natural resources. Further, the research conducted adhered to the American Society of Primatologists Principles for the Ethical Treatment of Non-Human Primates and to the legal requirements of Mexico.

RESULTS

Vegetation Description

Pooling data of the three Gentry plots carried out in the forest (total area 0.3 ha) we recorded 276 plant individuals with DBH ≥ 10 cm of 58 native species of trees and 5 of lianas. In the three Gentry plots in the cocoa habitat we identified one introduced tree species (cocoa), 44 native tree species and 2 native liana species, with a total stem abundance of 356 individuals (212 of these were cocoa trees). The cocoa habitat had higher mean stem density and lower tree height than the forest habitat, but mean DBH and total basal area were similar in both habitats (Table I). When comparing the vegetation only in terms of native species, the cocoa habitat had, on average, lower stem density, while DBH and tree height were significantly larger in cocoa habitat compared to forest (Table I). Total basal area remained similar in both habitats. The species density (number of species in one Gentry plot) was the same in both habitats (Table I). Species richness at the community level, assessed with the 95% confidence intervals of the rarefaction curves, was similar between habitats. However, in terms of the composition and relative abundance of native plant

species, we found that within-habitat similarity values were significantly higher than between-habitat values (mean similarity within cocoa = 0.537, $n = 3$; mean similarity within forest = 0.586, $n = 3$; mean similarity between habitats = 0.371, $n = 9$; $F_{2,12} = 33.6$, $P < 0.001$).

The proportions of endozoochorous, anemochorous, and autochorous plant species were similar in both habitats ($G = 1.314$, $df = 3$, $P = 0.725$), with endozoochory being the dominant syndrome in both habitats (28 species [58%] in cocoa and 27 species [55%] in forest). However, in terms of native plant individuals, endozoochory was significantly more prevalent in forest (194 or 82% of all individuals) than in cocoa (111 or 75% of all individuals; $G = 15.418$, $df = 3$, $P < 0.001$). Further, the proportion of endozoochorous plant individuals bearing large seeds (86% in cocoa and 96% in forest), relative to those with small seeds (14% in cocoa and 4% in forest), also was higher in the forest habitat ($G = 8.320$, $df = 1$, $P = 0.004$).

Activity and Foraging Patterns

On average, howler monkeys spent most of their time resting (66%), followed by feeding (24%), movement (7.2%), and social interactions (2.8%), with no differences between habitats (feeding, $F_{1,18} = 1.094$, $P = 0.310$; resting, $F_{1,18} = 0.631$, $P = 0.437$; moving, $F_{1,18} = 0.663$, $P = 0.426$; social interactions, $F_{1,18} = 0.187$, $P = 0.670$; Fig. 2a). Foraging effort was also similar between habitats ($F_{1,18} = 0.311$, $P = 0.583$). There were no differences among groups within habitats, except in one case in which one forest group spent a higher proportion of time moving than the other two groups ($F_{4,18} = 3.867$, $P = 0.019$; Table SI).

Howler monkeys in both habitats spent similar percentages of time feeding on most plant items, with young leaves the most consumed item, followed by fruits, and mature leaves (young leaves, $F_{1,18} = 0.849$,

TABLE I. Vegetation Structure Parameters Obtained From Gentry Plots (Gentry, 1982)

	C1	C2	C3	Cocoa average	F1	F2	F3	Forest average	P-Value
Density (+ cocoa)	104	132	118	118	86	96	94	92.0	0.039
Density (– cocoa)	39	47	56	47.3	86	96	92	91.3	0.001
DBH (+ cocoa)	33.5	31.9	35.2	33.5	40.7	35.9	37	37.8	0.069
DBH (– cocoa)	57.2	55.0	54.5	55.5	40.7	35.9	37	37.8	0.002
TBA (+ cocoa)	0.43	0.40	0.44	0.42	0.39	0.31	0.42	0.37	0.246
TBA (– cocoa)	0.33	0.31	0.39	0.34	0.39	0.31	0.42	0.37	0.533
Height (+ cocoa)	12.7	11.3	14.3	12.7	18.7	16.8	16.0	17.0	0.015
Height (– cocoa)	25.6	22.5	22.9	23.7	18.7	16.8	16.0	17.0	0.007
Species density	23	27	29	26.3	29	37	30	32.0	0.139

Note: One plot (0.1 ha of total area sampled) was established in the activity area of each one of the six focal monkey groups, three in cocoa habitat (C1–C3) and three in forest habitat (F1–F3). Density is the total number of individual stems with diameter at breast height (DBH) ≥ 10 cm in 0.1 ha. For each tree and liana DBH was measured and in the case of trees the height was also measured; DBH (cm) and height (m) values are means. Total basal area (TBA) is the sum of the basal area of all trees and lianas in a Gentry plot and is expressed in km^2/plot . Species density is the number of plant species with DBH ≥ 10 cm in a Gentry plot. Values for stem density, DBH, TBA, and height are given both including cocoa trees (+ cocoa) and excluding cocoa trees (– cocoa). The last column shows the P-value for *t*-tests comparing the cocoa and forest habitats.

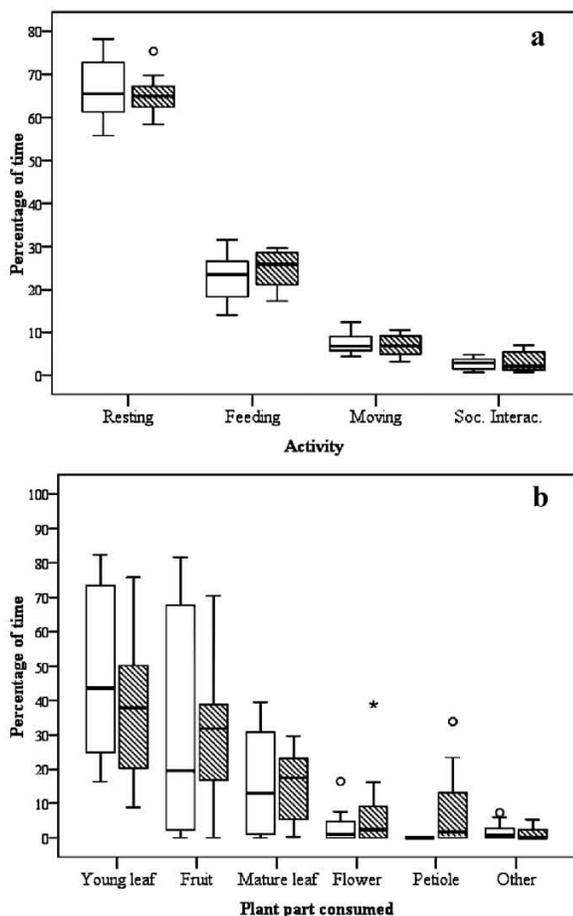


Fig. 2. Box-plots showing activity patterns (a), and feeding patterns (b), of black howler monkeys inhabiting the cocoa habitat (hatched boxes) and the forest habitat (white boxes). Circles (°) represent outliers and the asterisk (*) indicates the only statistically significant difference ($P < 0.05$).

$P = 0.369$; fruits, $F_{1,18} = 0.006$, $P = 0.938$; mature leaves, $F_{1,18} = 0.033$, $P = 0.858$; Fig. 2b). Petioles, however, were more common in the diet of monkeys living in cocoa habitat ($U = 108,000$, $df = 1$, $P = 0.038$; Fig. 2b). No differences were observed in the time spent feeding on flowers ($F_{1,18} = 0.746$, $P = 0.399$). One wind-dispersed liana species, Sapindaceae sp. 1, was exclusively consumed for its seeds by one of the forest groups (Table SII). We found no differences among groups within habitats for any of the food items (young leaves, $F_{4,18} = 0.592$, $P = 0.673$; fruits, $F_{4,18} = 0.162$, $P = 0.955$; mature leaves, $F_{4,18} = 1.387$, $P = 0.278$; petioles, $H = 0.307$, $df = 2$, $P = 0.858$; flowers, $F_{4,18} = 1.587$, $P = 0.221$).

Howler monkeys fed on 70 different plant species, of which 28 were consumed in both habitats. On average, monkey groups in the cocoa habitat included 24 plant species in their diet, while forest groups included 32 plant species, this difference being suggestive of significance ($t = 2.245$, $df = 4$, $P = 0.088$). Five plant species represented 70% and 63% of the feeding

time in cocoa and forest habitat, respectively; *Brosimum alicastrum* was the most important species in the monkeys' diet in both habitats (26% and 37% in cocoa and forest, respectively; Table SII). Interestingly, monkeys in the cocoa habitat spent 45% of their feeding time eating various parts of *Ficus* trees, while in the forest, feeding on this plant genus accounted for only 3.4% of recorded feeding time (Table SII).

Finally, the non-metric multidimensional scaling ordination of the monkey groups in terms of their relative consumption of plant species showed a separation between habitats along one of the ordination Axes (stress = 0.047; linear fit, $R = 0.985$; Fig. 3). Furthermore, the ordination shows the three groups in the cocoa habitat relatively more clustered in the ordination space compared to the three forest groups (Fig. 3).

Seed Dispersal

Overall, we collected a total of 841 fecal samples (47.3 kg), 408 in the cocoa habitat and 433 in the forest habitat; average weight of fecal samples was similar for both habitats (cocoa, 54 ± 28.3 g; forest, 59 ± 31.1 g; $t = -0.615$, $df = 4$, $P = 0.572$). Intact seeds were present, on average, in 66% and 58% of fecal samples in the cocoa and forest habitat, respectively ($t = 0.501$, $df = 4$, $P = 0.643$). We found intact defecated seeds belonging to 23 plant species (18 trees and 5 lianas) of which 16 were also recorded during feeding observations while 7 were only found in the fecal samples (Tables SII and SIII). Intact seeds of *B.*

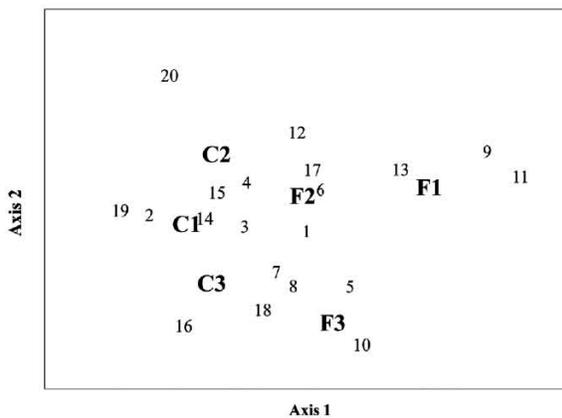


Fig. 3. Ordination of the six monkey groups according to the relative importance of consumed plant species in their diet. Shown in the two-dimensional space are the three groups living in cocoa habitat (C1–C3), the three groups inhabiting forest habitat (F1–F3), and the 20 most important plant species in terms of feeding time. (1) *Brosimum alicastrum*, (2) *Ficus aurea*, (3) *Dialium guianense*, (4) *Brosimum lactescens*, (5) *Arrabidaea verrucosa*, (6) *Schizolobium parahyba*, (7) *Pterocarpus hayesii*, (8) *Cecropia obtusifolia*, (9) *Celtis iguanaea*, (10) *Calatola costaricensis*, (11) *Pouroma bicolor*, (12) *Ficus maxima*, (13) cf. *Tapirira*, (14) *Ficus americana*, (15) *Licania platypus*, (16) *Monstera cf. tuberculata*, (17) *Hippocratea cf. volubilis*, (18) *Philodendron* sp., (19) *Terminalia amazonica*, (20) *Trophis racemosa*.

alicastrum were never found in fecal samples, they were dispersed through spitting or were chewed (seed predation).

Monkeys in the cocoa habitat and forest habitat dispersed the seeds of 16 and 13 plant species, respectively; 6 of these were dispersed in both habitats. Of the plant species recorded in the vegetation plots with fruit morphologies suggestive of frugivory by howler monkeys we only recorded seed dispersal for 38% and 36% of these in the cocoa and forest habitats, respectively, during the study period.

The mean number of species dispersed per group did not differ between habitats (cocoa: 5 ± 1.2 species; forest 6 ± 1.5 species; $t = -0.229$, $df = 4$, $P = 0.830$; Table SII). In cocoa plantations we collected 51,369 seeds in monkey defecations. In the forest we collected 6,536 seeds. In the cocoa 4% of defecated seeds (1,909) were large seeds (width ≥ 3 mm), while in the forest 78% of defecated seeds (5,116) were large seeds (Table SIII). In cocoa habitat 47% of these large seeds belonged to *Dialium guianense*; in the forest habitat 36% belonged to *Celtis iguanaea* and 33% to *D. guianense* (Table SIII).

On average, one howler monkey defecation (including defecations with and without seeds in this calculation) in the cocoa habitat contained a total of 129 seeds (5 large ones and 124 small ones), while it contained 14 seeds (11 large ones and 3 small ones) in the forest habitat. The number of large seeds dispersed was significantly higher in forest versus cocoa, while the reverse was the case for small seeds (large seeds, $H = 3.857$, $df = 1$, $P = 0.050$; small seeds, $H = 3.971$, $df = 1$, $P = 0.046$). Considering that each howler monkey produced an average of 3.1 and 2.9 defecations per day in cocoa and forest, respectively, we estimated that in the cocoa habitat 15 large seeds and 385 small seeds are dispersed by one monkey per day; in the forest 33 large seeds and 8 small seeds are dispersed by one monkey per day. Based on the estimated howler monkey density in each habitat (44 and 41 individuals/km² in cocoa and forest, respectively), we extrapolated that in the cocoa habitat howlers disperse 641 large seeds and 17,012 small seeds per km² per day, while in the forest they disperse 1,351 large seeds and 343 small seeds per km² per day.

Finally, we estimated 77 dispersal distances for eight plant species: *Trophis racemosa*, *Eugenia* sp., *Brosimum lactescens*, *D. guianense*, *Licania hypoleuca*, cf. *Tapirira*, *Ficus aurea*, and *Ficus* cf. *americana*. For monkey groups living in the cocoa habitat, mean dispersal distance was 149 m ($n = 49$; median = 118 m; minimum = 7 m; maximum = 439 m). In forest habitat mean dispersal distance was 86 m ($n = 28$; median = 84 m; minimum = 13 m; maximum = 235 m). In both habitats >40% of dispersal distances were ≥ 80 m. No significant differences were found, between habitats, for either median dispersal distances ($U = 2$, $n = 3$, $P = 0.383$) or the frequency

distribution of dispersal distances ($D = 0.189$, $n_1 = 54$, $n_2 = 31$, $P = 0.245$).

DISCUSSION

Howler monkey groups inhabiting the cocoa habitat showed similar activity and foraging patterns as those groups inhabiting the forest habitat. Further, in the cocoa habitat, howlers exploited the most important food items (fruits, leaves, and flowers) in the same proportions as those observed in the forest habitat. Thus, in accordance with the findings of two studies on *Alouatta palliata* in agroecosystems [Muñoz et al., 2006; Williams-Guillén et al., 2006], our results suggest that for *A. pigra* the rustic shaded cocoa plantations in the Lacandona region have the potential of being long-term habitat. Yet, it is important to mention that some variables that may be relevant for assessing the suitability of an area as a habitat were not measured in our study (e.g., seasonal and inter-annual variation in food availability, hunting and predation pressures, etc.) and ought to be included in future studies.

Howler monkeys' ability to use agroecosystems and other types of degraded habitats without modifying their activity patterns [see Arroyo-Rodríguez & Dias, 2010 and references therein] is thought to be mainly a consequence of their great flexibility in diet [Bicca-Marques, 2003; Silver et al., 1998]. In our study, howlers in cocoa and forest habitat spent the same amount of time feeding on major food items, but diet flexibility was evidenced in the cocoa habitat, where howlers spent 10% of their feeding time eating petioles (Fig. 2b and Table SII), a plant part not consumed in the forest habitat. Such compensatory feeding behavior has been associated with a lower availability of preferred food resources in degraded habitats for primates such as *Hylobates lar* and *Presbytis melalophos* in the paleotropics and *A. pigra* in the neotropics [Jonhs, 1986; Pozo-Montuy & Serio-Silva, 2006].

The suitability of the studied cocoa plantations as permanent habitat for howler monkeys is most likely correlated with the high values of total stem density, plant species richness and canopy height maintained in this agroecosystem, very similar to those found in the forest habitat. Yet, despite similarities, there were also important vegetation differences among habitats, both in relative abundance of plant species and in vegetation structure. For example, the cocoa habitat had a 48% reduction in the density of native trees/lianas with DBH ≥ 10 cm. While structural changes in vegetation, such as these, are known to alter the activity patterns of some primate species [Jonhs, 1986; Schwitzer et al., 2011], they had no effect in our study.

Plant species composition is also very important when determining habitat suitability for howler

monkeys. In this regard, it has been shown that the abundance of trees and lianas that are preferred-food species is positively correlated with habitat use by howler monkeys [Arroyo-Rodríguez et al., 2007]. In our study, a preferred-food species, *B. alicastrum*, was dominant in both habitats, accounting for an average of 26% and 37% of feeding time in the cocoa and forest groups, respectively (Table SII). Thus, it seems that, if agroecosystems maintain a high number of tree species and a high proportion of preferred-food trees, the negative effects of vegetation changes in degraded habitats may be reduced [Arroyo-Rodríguez et al., 2007; Coates-Estrada & Estrada, 1986].

One preferred food plant, namely a species of *Ficus*, was heavily used in the cocoa habitat but not in the forest. This difference is most likely due to the higher relative density of *Ficus* individuals in the cocoa habitat (7%) when compared to the forest habitat (0.7%). Several studies have stressed the importance that *Ficus* species can have as keystone food resources for frugivorous animals in general [Shanahan et al., 2001; Terborgh, 1986], and for howler monkeys in particular [Estrada & Coates-Estrada, 1984; Serio-Silva et al., 2002; Silver et al., 1998], both in conserved and degraded habitats.

In terms of seed dispersal, the number of plant species dispersed by howler monkeys during the study period undoubtedly represents a subset (approx. 35–40%, see Results Section) of a larger list of species that are likely being dispersed by these primates in both habitats. Nonetheless, our results show that howler monkeys living in shaded cocoa plantations maintain similar values for the number of plant species dispersed and for seed dispersal distances, when compared to those observed in the forest. On the other hand, we observed a smaller number of large seeds (width ≥ 3 mm) being dispersed in the cocoa habitat, compared to the forest, and the reverse pattern for small seeds. We do not interpret the observed differences as a shift in the monkeys' preference in favor of small-seeded species in the cocoa habitat, but rather as a consequence of the observed differences in fruit/seed type availability between habitats (see Results Section).

The studied howler groups had their activity areas fully contained within one habitat, either cocoa or forest. Thus, while the seed dispersal role of howler monkeys inhabiting the cocoa plantations might be important in promoting plant regeneration of native species within the agroecosystem, their role as mobile links [*sensu* Lundberg & Moberg, 2003], that is in facilitating the movement of other plant species from the forest into the cocoa habitat, may be limited. However, other howler monkey groups inhabiting the study area were observed in the cocoa-forest ecotone [D.A. Zárate, personal observation]. Moreover, other

frugivorous arboreal mammals present in the study sites, which were seen to move between cocoa and forest habitats [e.g., spider monkeys, coatis, raccoons, tapirs; D.A. Zárate, personal observation], might be acting as seed vectors between habitats. Such movement of seeds may be very important for promoting plant richness in agroecosystems, and, in general, for maintaining adequate meta-population and meta-community dynamics in anthropogenic landscapes [Lundberg & Moberg, 2003].

Although studies with other frugivorous animals have found reduced seed dispersal distances in degraded habitats [e.g., *Turdus merula*; Breitbach et al., 2012], this was not the case for howler monkeys in the studied shaded cocoa plantations. More than half of the dispersal distances recorded in the cocoa habitat were ≥ 100 m, and the values we observed in this habitat are consistent with those reported for *Alouatta* in conserved forest sites [Arroyo-Rodríguez et al., in press].

In conclusion, our study strongly suggests that the studied shaded cocoa plantations, as currently managed, provide all the elements necessary to constitute a long-term habitat for black howler monkeys in the study region. Our study also shows that howler monkeys living in these cocoa plantations are capable of maintaining their functional role as seed dispersers for tree and liana species. However, important information could be gathered by future studies in order to fully assess the suitability of these agroecosystems for howler monkeys. In particular, studies quantifying stress (e.g., through cortisol levels) and comparing the incidence of mortality factors (e.g., disease, predation, hunting) in shaded cocoa versus forest, would be very useful. Additionally, both management intensity of shaded cocoa and landscape configuration may vary greatly in time and space, affecting habitat suitability for howler monkeys. In our study site management intensity was quite low, and landscape configuration was "ecologically friendly," that is, the total area covered by shaded cocoa was large (>100 ha) and it abutted with a very large area ($>2,000$ ha) of forest. Thus, studies measuring howler monkey responses in cocoa plantations differing in these factors may be very useful for identifying variables, and their thresholds, that are crucial for assessing the suitability of an agroecosystem. In terms of seed dispersal, other important phases in the life cycle of plants ought to be studied (e.g., secondary seed dispersal, post-dispersal seed predation, germination, seedling survival, and growth) in order to more accurately determine if seed dispersal by howler monkeys is indeed favoring the regeneration of a diverse plant community in these agroecosystems. Finally, none of this will be of much use unless the local farmers embrace the objective of nature conservation as a long-term goal within their management plans. This represents the most challenging task of all.

ACKNOWLEDGMENTS

This research was supported by grants from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Project SEP-CONACyT 2010-152884 and a Graduate Fellowship CONACyT 245258), Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT—UNAM, Project IN-207711), The Rufford Small Grants Foundation, and Idea Wild. We thank Dr. Ernesto Vega for guidance in statistical analyses. We thank the administration of the Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (registration number: SGPA/DGVS/03075/13) for the necessary research and access. We are grateful to UNAM's Centro de Investigaciones en Ecosistemas (CIECO) and Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas (PCBiol) for logistical support. This article constitutes a partial fulfillment of the requirements for obtaining the doctoral degree at PCBiol. This study would not have been possible without the collaboration of the local community in the ejidos of Chajul and Playón de la Gloria. We thank Carolina Santos-Heredia, Rafael Lombera, Hugo Valdovinos and Moisés Miranda for their invaluable assistance and logistical support in the field. We thank two anonymous reviewers for insightful comments on previous versions of the manuscript.

REFERENCES

- Altmann J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49:227–265.
- Arroyo-Rodríguez V, Dias PAD. 2010. Effects of habitat fragmentation and disturbance on howler monkeys: a review. *American Journal of Primatology* 72:1–16.
- Arroyo-Rodríguez V, Mandujano S, Benítez-Malvido J, Cuende-Fanton C. 2007. The Influence of large tree density on howler monkey (*Alouatta palliata mexicana*) presence in very small rain forest fragments. *Biotropica* 39:760–766.
- Arroyo-Rodríguez V, Andresen E, Bravo SP, Stevenson PR. In press. Seed dispersal by howler monkeys: current knowledge, conservation implications and future directions. In: Kowalewski M, Garber PA, Cortés-Ortiz L, Urbani B, Youlatos D, editors. *Howler Monkeys: Examining the Behavioral Ecology and Conservation of the Most Widely Distributed Genus of Neotropical Primate*. Springer Developments in Primatology: Progress and Prospects Book Series. New York: Springer.
- Bicca-Marques JC. 2003. How do howler monkeys cope with habitat fragmentation? In: Marsh LK, editor. *Primates in fragments: ecology and conservation*. New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers. p 238–303.
- Blanco V, Waltert M. 2013. Does the tropical agricultural matrix bear potential for primate conservation? A baseline study from Western Uganda. *Journal for Nature Conservation* 21:383–393.
- Boyle SA, Lourenço WC, da Silva LR, Smith AT. 2009. Home range estimates vary with sample size and methods. *Folia Primatologica* 80:33–42.
- Breitbach N, Böhning-Gaese K, Laube I, Schleuning M. 2012. Short seed-dispersal distances and low seedling recruitment in farmland populations of bird-dispersed cherry trees. *Journal of Ecology* 100:1349–1358.
- Cavigelli SA. 1999. Behavioural patterns associated with faecal cortisol levels in free-ranging female ring-tailed lemurs, *Lemur catta*. *Animal Behaviour* 57:935–944.
- Chapman CA. 1995. Primate seed dispersal: coevolution and conservation implications. *Evolutionary Anthropology* 4: 74–82.
- Coates-Estrada R, Estrada A. 1986. Fruiting and frugivores at a strangler fig in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 2:349–357.
- Colwell RK. 2013. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. User's Guide and application available online at: <http://purl.oclc.org/estimates>
- Corlett R. 2002. Frugivory and seed dispersal in degraded tropical East Asian landscapes. In: Levey DJ, Silva WR, Galetti M, editors. *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. Oxon: CABI. p 451–465.
- Estrada A, Coates-Estrada R. 1984. Fruit eating and seed dispersal by howling monkeys (*Alouatta palliata*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas Mexico. *American Journal of Primatology* 6:77–91.
- Estrada A, Van Belle S, García del Valle Y. 2008. A survey of black howler (*Alouatta pigra*) and spider (*Ateles geoffroyi*) monkeys along the río Lacantún, Chiapas, Mexico. *Neotropical Primates* 12:70–75.
- Estrada A, Raboy BE, Oliveira LC. 2012. Agroecosystems and primate conservation in the tropics: a review. *American Journal of Primatology* 74:696–711.
- Gentry AH. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. In: Hecht MK, Wallace B, Prance GT, editors. *Evolutionary biology*. New York: Plenum Publishing Corporation. p 1–84.
- Gómez-Posada MC, Londoño JM. 2012. *Alouatta seniculus*: density, home range and group structure in a bamboo forest fragment in the Colombian Andes. *Folia Primatologica* 83:56–65.
- Holdridge LR. 1967. Life zone ecology. San José: Tropical Science Center. 206p.
- Howe HF, Miriti MN. 2000. No question: seed dispersal matters. *Trends in Ecology and Evolution* 15:434–436.
- Jonhs A. 1986. Effects of selective logging on the behavioral ecology of west Malaysian primates. *Ecology* 67:684–694.
- Kurten EL. 2013. Cascading effects of contemporaneous defaunation on tropical forest communities. *Biological Conservation* 163:22–32.
- Lundberg J, Moberg F. 2003. Mobile link organisms and ecosystem functioning: implications for ecosystem resilience and management. *Ecosystems* 6:87–98.
- Markl JS, Schleuning M, Forget PM, et al. 2012. Meta-analysis of the effects of human disturbance on seed dispersal by animals. *Conservation Biology* 26:1072–1081.
- McConkey KR, Prasad S, Corlett RT, et al. 2012. Seed dispersal in changing landscapes. *Biological Conservation* 146:1–13.
- Mittermeier RA, Wallis J, Rylands AB, et al. 2009. *Primates in peril: the world's 25 most endangered primates 2008–2010*. Arlington: IUCN/Species Survival Commission (SSC). Primate Specialist Group (PSG), International Primatological Society (IPS), and Conservation International (CI). 85p.
- Muñoz D, Estrada A, Naranjo E, Ochoa S. 2006. Foraging ecology of howler monkeys in a cacao (*Theobroma cacao*) plantation in Comalcalco, Mexico. *American Journal of Primatology* 68:127–142.
- Perfecto I, Vandermeer J. 2008. Biodiversity conservation in tropical agroecosystems. *Annals of the New York Academy of Science* 1134:173–200.
- Pozo-Montuy G, Serio-Silva JC. 2006. Comportamiento alimentario de monos aulladores negros (*Alouatta pigra*, Lawrance Cebidae) en hábitat fragmentado en Balancán, Tabasco, México. *Acta Zoológica Mexicana* 22:53–66.
- R Core Team. 2013. R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. ISBN 3-900051-07-0. Available online at: <http://www.R-project.org/>

- Russo SE, Chapman C. 2011. Primate seed dispersal. Linking behavioral ecology with forest community structure. In: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Bearder S, Stumpf RM, editors. *Primates in perspective*. Oxford: Oxford University Press. p 523–534.
- Schupp EW. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 107/108:15–29.
- Schupp EW, Jordano P, Gómez JM. 2010. Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist* 188:333–353.
- Schwitzer C, Glatt L, Nekaris AIN, Ganzhorn JU. 2011. Responses of animals to habitat alteration: an overview focusing on primates. *Endangered Species Research* 14:31–38.
- Serio-Silva JC, Rico-Gray V, Hernández-Salazar T, Espinoza-Gómez R. 2002. The role of *Ficus* (Moraceae) in the diet and nutrition of a troop of Mexican howler monkeys, *Alouatta palliata mexicana*, released on an island in southern Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 18:913–928.
- Shanahan M, So S, Compton SG, Corlett R. 2001. Fig-eating by vertebrate frugivores: a global review. *Biological Reviews* 76:529–572.
- Silver SC, Ostro LET, Yeager CP, Horwich R. 1998. Feeding ecology of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in Northern Belize. *American Journal of Primatology* 45:263–279.
- Stevenson PR, Pineda M, Samper T. 2005. Influence of seed size on dispersal patterns of woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha*) at Tinigua National Park, Colombia. *Oikos* 110:435–440.
- Terborgh J. 1986. Keystone plant resources in the tropical forest. In: Soulé ME, editor. *Conservation biology. The science of scarcity and diversity*. Sunderland (MA): Sinauer Associates, Inc. p 330–344.
- Toledo VM, Moguel P. 2012. Coffee and sustainability: the multiple values of traditional shaded coffee. *Journal of Sustainable Agriculture* 36:353–377.
- Tscharntke T, Clough Y, Bhagwat SA, et al. 2011. Multifunctional shade-tree management in tropical agroforestry landscapes: a review. *Journal of Applied Ecology* 48:619–629.
- Wang BC, Smith TB. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution* 17:379–385.
- Williams-Guillén K, McCann C, Martínez Sánchez JC, Koontz F. 2006. Resource availability and habitat use by mantled howling monkeys in a Nicaraguan coffee plantation: can agroforests serve as core habitat for a forest mammal? *Animal Conservation* 9:331–338.

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information may be found in the online version of this article.

Supplementary material

Table S1. Activity pattern, feeding pattern and foraging effort for three black howler monkey groups (*Alouatta pigra*) inhabiting the cocoa habitat (C1 – C3), and three groups inhabiting the forest habitat (F1 – F3). Each value represents the percentage of time spent in a given activity (from the total observation time) or spent feeding on a given plant item (from the total feeding time). Foraging effort is feeding time + moving time divided by resting time.

Habitat/ Group	Feeding	Resting	Moving	Social inter.	Foraging effort	Fruit	Young leaf	Mature leaf	Flower	Petiole	Other
C1	21.7	69.0	6.2	3.1	0.4	27.0	45.8	18	1.4	9.4	0.2
C2	25.0	65.7	6.0	3.2	0.5	29.6	52.6	24.5	15.9	4.0	2.5
C3	28.1	60.7	8.4	2.8	0.6	29.7	54.3	8.6	4.3	11.2	1.1
Cocoa Average	25.0	65.1	6.9	3.0	0.5	28.9	50.9	17.0	7.3	8.3	1.3
F1	23.1	63.4	10.4	3.1	0.5	28.1	53.3	8.7	5.7	0.0	2.4
F2	24.2	67.0	6.0	2.8	0.5	19.6	32.5	15.5	2.5	0.0	0.7
F3	21.3	70.3	6.2	2.2	0.4	33.8	31.3	22.4	0.6	0.0	2.6
Forest Average	22.9	66.9	7.5	2.7	0.5	26.9	39.0	15.5	3.0	0.0	1.8

Table S2. List of the 10 most important plant species in the diet of each of the six groups of black howler monkeys (*Alouatta pigra*) living in cocoa habitat (C1 – C3) and forest habitat (F1 – F3). Shown in the table are: monkey group, plant family, species name, plant parts consumed (f = fruit, yl = young leaf, ml = mature leaf, fl = flower, pe = petiole, seed), percentages of time allocated to fruits, leaves and flowers, percentage of total feeding time, and importance value index (IVI). The IVI's were calculated based on the Gentry vegetation plot carried out within each monkey group activity area; missing IVI values are for those species not present in a given Gentry plot. *fruit consumption for this species involved seed spitting and seed predation.

Group	Family	Species	Plant part consumed	% of fruit	% of leaf	% of flower	% of total feeding time	IVI
C1	Moraceae	<i>Brosimum alicastrum</i>	f*, yl, ml, fl	2.4	48.4	26.9	32.3	12.20
C1	Moraceae	<i>Ficus aurea</i>	f, pe	61.0	-	-	20.7	8.881
C1	Fabaceae	<i>Dialium guianense</i>	f, yl	27.9	8.1	-	12	20.67
C1	Moraceae	<i>Brosimum lactescens</i>	yl	-	14.9	-	9.6	16.77
C1	Fabaceae	<i>Pterocarpus hayesii</i>	yl	-	9.5	-	6.2	3.023
C1	Combretaceae	<i>Terminalia amazonica</i>	yl	-	8.1	-	5.2	2.661
C1	Fabaceae	<i>Schizolobium parahyba</i>	yl, ml, fl	-	2.6	69.2	2.7	9.529
C1	Urticaceae	<i>Cecropia obtusifolia</i>	f, yl, ml	0.2	3.0	-	2	8.739
C1	Cannabaceae	<i>Celtis iguanaea</i>	mf	7.9	-	-	1.9	---
C1	Meliaceae	<i>Swietenia macrophylla</i>	fl	-	-	3.8	1.9	14.75
C2	Moraceae	<i>Brosimum alicastrum</i>	f, yl, ml	12.6	48.31	-	29.5	10.25
C2	Moraceae	<i>Ficus aurea</i>	f, yl, pe	20.7	3.059	-	19.4	8.248
C2	Fabaceae	<i>Dialium guianense</i>	f, yl, fl	24.6	-	77	11	22.52
C2	Moraceae	<i>Ficus americana</i>	f	22.3	-	-	6.9	8.248

C2	Moraceae	<i>Ficus maxima</i>	yl, ml	-	6.745	-	4	5.91
C2	Fabaceae	<i>Schizolobium parahyba</i>	yl, ml	-	7.059	-	3.8	---
C2	Moraceae	<i>Licania platypus</i>	yl	-	5.725	-	3	4.393
C2	Fabaceae	<i>Cynometra cf. retusa</i>	yl	-	5.569	-	3	3.63
C2	Chrysobalanaceae	<i>Trophis racemosa</i>	f	8.5	-	-	2.6	2.451
C2	Fabaceae	<i>Cojoba arborea</i>	yl, ml	-	3.686	-	2	4.111
C3	Moraceae	<i>Brosimum lactescens</i>	f, yl, fl	22.9	10.3	68.4	22.6	13.46
C3	Moraceae	<i>Ficus aurea</i>	f, pe	33.5	-	30.0	18.1	15.08
C3	Moraceae	<i>Brosimum alicastrum</i>	f, yl, ml	19.5	24.8	-	17.8	12.49
C3	Fabaceae	<i>Inga sp.</i>	yl	-	13.3	-	6.4	---
C3	Fabaceae	<i>Pterocarpus hayesii</i>	yl	-	12.9	-	6.2	8.474
C3	Araceae	<i>Monstera tuberculata</i>	yl	-	9.7	-	4.9	---
C3	Bignoniaceae	<i>Arrabidaea verrucosa</i>	yl	-	6.7	5.6	4.1	---
C3	Viscaceae	<i>Phoradendrom sp.</i>	f	12.7	-	-	3.8	---
C3	Urticaceae	<i>Cecropia obtusifolia</i>	f, yl	1.5	6.4	-	3.5	5.406
C3	Fabaceae	<i>Dialium guianense</i>	f	6.0	-	-	1.8	17.84
F1	Moraceae	<i>Brosimum alicastrum</i>	f, yl, ml	39.1	38.49	-	37.6	25.91
F1	Cannabaceae	<i>Celtis iguanaea</i>	f, yl	42.4	3.808	-	15.8	---
F1	Urticaceae	<i>Pouroma bicolor</i>	yl, ml	-	15.31	-	10.1	---
F1	Bignoniaceae	<i>Arrabidaea verrucosa</i>	yl	-	8.195	36.4	6.3	1.14
F1	Fabaceae	<i>Pterocarpus hayesii</i>	yl	-	6.623	-	4.4	3.70
F1		<i>cf. Tapirira</i>	f	13.2	-	-	4.1	3.42
F1	Fabaceae	<i>Schizolobium parahyba</i>	yl, fl	-	1.904	63.6	3.8	12.38
F1	Icacinaceae	<i>Calatola cf. costaricensis</i>	yl, ml	-	4.801	-	3.2	---
F1	Fabaceae	<i>Dialium guianense</i>	yl	-	3.394	-	2.2	14.84
F1	Moraceae	<i>Ficus maxima</i>	yl	-	3.311	-	2.2	7.13
F2	Moraceae	<i>Brosimum alicastrum</i>	f, yl, ml	41.7	32.7	-	29.3	9.97
F2	Fabaceae	<i>Schizolobium parahyba</i>	yl, ml, fl	-	17.6	30.7	13	---

F2	Sapindaceae	Sapindaceae sp.1	seed	-	-	-	7.9	---
F2	Fabaceae	<i>Dialium guianense</i>	f, yl	21.6	2.4	-	5.9	29.50
F2	Urticaceae	<i>Cecropia obtusifolia</i>	f, yl, ml	8.4	5.1	-	5.2	---
F2	Moraceae	<i>Ficus maxima</i>	yl	-	4.2	-	4.8	---
F2	Bignoniaceae	<i>Arrabidaea verrucosa</i>	yl, fl	-	2.0	50.0	3.9	1.20
F2	Moraceae	<i>Brosimum lactescens</i>	yl, fl	-	4.0	19.3	3.7	---
F2	Apocynaceae	<i>Plumeria cf. rubra</i>	yl	-	3.9	-	2.5	---
F2	Icacinaceae	<i>Calatola cf. costaricensis</i>	yl, ml	-	3.3	-	2.1	---
F3	Moraceae	<i>Brosimum alicastrum</i>	f, yl, ml	43.1	46.0	-	44.1	11.68
F3	Bignoniaceae	<i>Arrabidaea verrucosa</i>	yl, fl	-	15.6	7.8	12.2	---
F3	Fabaceae	<i>Dialium guianense</i>	f, fl	51.0	0.6	7.8	10.8	37.16
F3	Urticaceae	<i>Cecropia obtusifolia</i>	ml	-	9.5	-	7.4	---
F3	Icacinaceae	<i>Calatola cf. costaricensis</i>	yl, ml	-	9.5	-	7.3	12.59
F3	Fabaceae	<i>Pterocarpus hayesii</i>	yl	-	8.2	-	6.3	---
F3	Fabaceae	<i>Schizolobium parahyba</i>	yl, fl	-	2.3	84.3	3.9	13.1
F3	Araceae	<i>Philodendron sp.</i>	yl	-	2.1	-	1.6	---
F3	Urticaceae	<i>Pouroma bicolor</i>	yl	-	1.9	-	1.5	1.595
F3	Rutaceae	<i>Zanthoxylum riedelianum</i>	yl	-	1.6	-	1.3	---

Table S3. List of seed species, and number of seeds dispersed through defecation by howler monkeys in cocoa and forest habitat. Seeds were collected from 269 fecal samples (considering only those containing seeds) in the cocoa habitat, and from 252 fecal samples in the forest habitat. The asterisks (*) indicate species for which direct feeding observations were not recorded.

Families	Species	Life form	Seed size (mm)		N° seeds dispersed	
			Length	Width	Cocoa	Forest
Moraceae	<i>Brosimum lactescens</i>	Tree	10.4	7.1	254	-
Clusiaceae	<i>Calophyllum brasiliense</i> *	Tree	14	13	1	-
Urticaceae	<i>Cecropia obtusifolia</i>	Tree	< 1	< 1	-	1,420
Cannabaceae	<i>Celtis iguanaea</i>	Liana	9.9	5.8	1	1,832
Vitaceae	<i>Cissus microcarpa</i>	Liana	8.8	6.9	9	463
Fabaceae	<i>Dialium guianense</i>	Tree	8.8	3.6	896	1,689
Myrtaceae	<i>Eugenia sp.</i> *	Tree	12.1	12.9	47	-
Moraceae	<i>Ficus cf. americana</i>	Tree	< 1	< 1	17,000	-
Moraceae	<i>Ficus aurea</i>	Tree	< 1	< 1	16,200	-
Moraceae	<i>Ficus sp.</i>	Tree	< 1	< 1	14,800	-
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum cf. mexicanum</i> *	Tree	23.2	15	-	2
Euphorbiaceae	<i>Sapium lateriflorum</i>	Tree	8.2	7.5	-	9
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella americana</i> *	Tree	9.9	4.5	1	4
Chrysobalanaceae	<i>Licania hypoleuca</i>	Tree	16	9	-	6
Sapindaceae	<i>Paullinia sp.</i>	Liana	12.6	9.1	2	-
Viscaceae	<i>Phoradendron sp.</i>	Liana	3.8	1	1,460	-
Urticaceae	<i>Pourouma bicolor</i>	Tree	14.5	7.5	-	1
Anacardiaceae	<i>Spondias mombin</i>	Tree	23.7	12.3	9	-
	<i>cf. Tapirira</i>	Tree	19.6	12.2	65	226

Meliaceae	<i>Guarea cf. glabra</i> *	Tree	13.9	7.5	-	1
Phytollacaceae	<i>Trichostigma cf. octandrum</i> *	Liana	4.7	3.1	-	881
Moraceae	<i>Trophis racemosa</i>	Tree	6.1	5.3	623	-
Myristicaceae	<i>Virola guatemalensis</i> *	Tree	25	17	1	2
					1,909	5,116
Number of seeds \geq 3 mm width					1,909	5,116
Number of seeds < 3 mm width					49,460	1,420

CAPÍTULO SEGUNDO

Destino post-dispersión de semillas en las diferentes fases de reclutamiento en cacao de sombra vs. bosque

RESUMEN

Para ciertos grupos de plantas y animales, como por ejemplo los primates, está bien documentado el valor de algunos tipos de agroecosistemas como hábitat temporal o permanente, pero se conoce poco acerca de los efectos sobre procesos multifase tales como el reclutamiento de plantas mediado por estos animales. El objetivo de esta investigación fue determinar si la dispersión primaria de semillas por monos aulladores negros, la cual es similar en cacaotales y bosque, lleva a patrones similares de reclutamiento de plántulas en ambos hábitats. Se caracterizaron diferentes fases del reclutamiento de *Brosimum lactescens*, cuantificando la remoción y germinación de semillas, así como la supervivencia y crecimiento de plántulas. Asimismo, se hizo una evaluación del reclutamiento de plántulas de árboles y lianas asociadas al tipo de hábitat (cacao y bosque) y el área de defecación (letrina y sitio aleatorio) de los monos. Se encontró mayor supervivencia de semillas de *Brosimum* en las letrinas de los cacaotales de sombra y mayor supervivencia de plántulas de la cohorte de más edad en las áreas aleatorias de los cacaotales. Para el caso de la germinación de semillas, el establecimiento de plántulas y la supervivencia de plántulas recién establecidas no se encontraron diferencias entre ambos hábitats. Se encontró adicionalmente que la riqueza y abundancia de especies de árboles y lianas dispersadas principalmente por monos aulladores fue significativamente mayor en las letrinas de ambos hábitats, que en los sitios aleatorios. En conclusión, las áreas utilizadas como sitios de descanso y defecación recurrente por los monos aulladores que viven permanentemente en los cacaotales o el bosque, son un foco importante para el reclutamiento de las especies de árboles y lianas que consumen y cuyas semillas defecan. Esto sugiere que los agroecosistemas de sombra con una vegetación similar a la del bosque original tienen el potencial de promover el reclutamiento a largo plazo de diferentes especies de plantas dispersadas por los monos aulladores.

INTRODUCCIÓN

El reclutamiento de las plantas depende de una serie de procesos ecológicos que suceden en fases concatenadas: (i) dispersión primaria de las semillas, (ii) supervivencia y dispersión secundaria de semillas, (iii) germinación de semillas, (iv) emergencia y establecimiento de plántulas y (v) supervivencia y crecimiento de plántulas (Eriksson & Ehrlén 2008). En los bosques tropicales los patrones de reclutamiento de las plantas son particularmente variables y difíciles de predecir ya que, además de ser afectados por factores abióticos, son influidos por una gran diversidad de interacciones bióticas mutualistas y antagonistas (Burslem *et al.* 2005, Kurten 2013). Además, el efecto de estos factores e interacciones puede variar en cada una de las fases, y de acuerdo a numerosas variables contextuales (Schupp 2007).

Para lograr exitosamente la primera fase del reclutamiento el 62% – 93% de las especies de plantas tropicales dependen de animales frugívoros para la dispersión primaria de sus semillas (Jordano 2000). En las últimas dos décadas, numerosos estudios han mostrado que, a través de su comportamiento y patrones de movimiento, los animales frugívoros determinan la configuración espacial inicial de las semillas dispersadas (e.g. kernel de dispersión), la densidad de las semillas depositadas (e.g. dispersión agregada vs. aislada), el hábitat de deposición, así como otras condiciones específicas de deposición (e.g. presencia de materia fecal) (Andresen 2002, Bravo 2009, Dennis *et al.* 2007, Russo *et al.* 2006, Russo & Chapman 2011). A su vez, todas estas características de la deposición inicial influyen de manera importante sobre el destino de semillas y plántulas durante las siguientes fases del reclutamiento, afectando por lo tanto la composición y distribución espacial de la siguiente generación de plantas (Beckman *et al.* 2012, Beckman & Rogers 2013, Sasal & Morales 2012, Spiegel & Nathan 2012).

Los primates juegan un rol prominente como dispersores de semillas en los bosques tropicales, dispersando gran cantidad de semillas de muchas especies de

plantas (Chapman 1995, Russo & Chapman 2011). Los primates producen una sombra de semillas heterogénea, con una gran variabilidad en las distancias de dispersión y la densidad de semillas dispersadas en cada evento (Bravo 2009, Russo *et al.* 2006). Se ha visto para varias especies de primates que éstos pueden provocar una gran agregación espacio-temporal de semillas en sitios de su hábitat en los cuales descansan y defecan semillas recurrentemente, lo cual puede tener importantes implicaciones para el ensamblaje de las comunidades de plantas (Beckman *et al.* 2012, Julliot 1997, Schupp *et al.* 2002).

Estudios con monos aulladores (*Alouatta* spp.) y monos araña (*Ateles* spp.) han mostrado que las áreas de descanso de estos primates, también llamadas letrinas, son un foco de acumulación de semillas defecadas (Anzures-Dadda *et al.* 2011, Bravo 2012, González-Zamora *et al.* 2014, Julliot 1997, Pouvelle *et al.* 2009, Russo & Augspurger 2004). Generalmente los procesos de mortalidad denso-dependiente disminuyen la probabilidad de supervivencia *per cápita* de semillas y/o plántulas en estas áreas de descanso (Russo 2005, Russo & Augspurger 2004). Sin embargo, el número elevado y constante de semillas que arriban a estas áreas compensan y sobrepasan los efectos de la mortalidad permitiendo un elevado reclutamiento de plántulas y juveniles (Bravo 2012, Giombini *et al.* 2009, Julliot 1997, Russo & Augspurger 2004).

Hoy en día muchas de las variables contextuales que afectan el destino de semillas y plántulas, y por ende los patrones de reclutamiento, están relacionadas con perturbaciones antropogénicas de los hábitats naturales. En bosques tropicales las perturbaciones antropogénicas pueden afectar directa o indirectamente cada una de las fases del reclutamiento. En particular, aquellas perturbaciones que provocan cambios en las poblaciones de animales mutualistas y antagonistas que interactúan con las plantas, pueden llevar a efectos de cascada con importantes consecuencias para la estructura de las comunidades de plantas (Benítez-Malvido 1998, Galetti & Dirzo 2013, Kurten 2013, Markl *et al.* 2012, Morris 2010).

La expansión agrícola es considerada como una de las fuerzas de perturbación más significativas en los ecosistemas de bosques tropicales (Goulart *et al.* 2012). Sin embargo, existe evidencia que muestra que el impacto negativo de la agricultura sobre la biodiversidad y el funcionamiento del ecosistema dependen del tipo de sistema agrícola utilizado (Williams-Guillén & Perfecto 2011). En los sistemas tradicionales de cultivos que crecen bajo la sombra del dosel del bosque (e.g. cacaotales y cafetales de sombra), la complejidad de la vegetación favorece la conservación de gran cantidad de biodiversidad y de sus funciones ecológicas (Goulart *et al.* 2012, Perfecto & Vandermeer 2008). Aunque para ciertos grupos de plantas y animales está bien documentado el valor de algunos tipos de agroecosistemas como hábitat temporal o permanente, aún se conoce poco acerca de los efectos sobre procesos multifase tales como el reclutamiento de plantas.

Un estudio previo en cacaotales de sombra rústicos demostró que estos agroecosistemas mantienen la funcionalidad ecosistémica de los monos aulladores negros (*Alouatta pigra* Lawrence) como dispersores de semillas (Zárate *et al.* 2014). Sin embargo, se desconoce el efecto de este tipo de hábitat modificado sobre las fases post-dispersión del reclutamiento para semillas dispersadas por los monos aulladores. El objetivo general de esta investigación fue determinar si la dispersión primaria de semillas por monos aulladores, la cual es similar en cacaotales y bosque (Zárate *et al.* 2014), conlleva a patrones similares de reclutamiento de plántulas en ambos hábitats. Para esto diseñamos experimentos de campo que nos permitieran responder las siguientes preguntas: (i) El destino post-dispersión de semillas y plántulas de *Brosimum lactescens* en diferentes fases de su reclutamiento ¿es afectado por el hábitat (cacaotales vs. bosque) y/o el sitio de deposición de semillas (letrina vs. sitio aleatorio)? y, ii) Las características de la comunidad de plántulas ¿difieren significativamente entre cacaotales y bosque, ó entre sitios letrina y sitios aleatorios? El contestar estas preguntas nos permitirá determinar si la dispersión de semillas por los monos

aulladores últimamente afecta la regeneración de la vegetación de manera similar, o diferente, en cacaotales de sombra y bosque.

MÉTODOS

Área de estudio

Esta investigación fue realizada en un paisaje antropogénico de la Selva Lacandona, en Chiapas, México. Esta área se encuentra al este del río Lacantún, entre los ejidos de “Playón de la Gloria” y “Flor de Marqués” en el municipio de Marqués de Comillas (16° 8' 58.13" N - 90° 53' 40.27" W; Figura 1). Este paisaje es un mosaico de diferentes tipos de cobertura vegetal, entre los cuales predominan un área grande de bosque (> 2000 ha), fragmentos de bosque, plantaciones de cacao de sombra y monocultivos temporales. La vegetación natural predominante es el bosque tropical lluvioso de acuerdo al sistema de zonas de vida de Holdridge (1967). Esta región registra temperaturas y precipitaciones anuales promedio que fluctúan entre 24–26 °C y 2,500–3,500 mm, respectivamente (Estrada *et al.* 2008). La mayor cantidad de la precipitación (88%) ocurre entre junio y noviembre (Medellín & Equihua 1998).

Seleccionamos las áreas de actividad de tres grupos independientes de monos aulladores (*Alouatta pigra*) que habitan en cacaotal de sombra y tres grupos que habitan en el bosque adyacente (>2,000 ha; Figura 1). Los cacaotales en los que se trabajó están cultivados bajo un esquema tradicional de manejo rústico (Toledo & Moguel 2012), en el cual se mantiene intacta la mayoría de la cobertura arbórea nativa. Estos cacaotales se encuentran inmersos en un mosaico grande (120 ha) de plantaciones de cacao, en el cuál las diferentes parcelas de cacao presentan algunas diferencias de manejo (activo o inactivo) y del grado cobertura de árboles nativos usados como sombra. Las tres áreas de cacao de sombra usadas en este estudio fueron plantaciones activas con una cobertura arbórea semejante.

Aunque las plantaciones de cacao estudiadas presentan una reducción en la densidad de árboles y lianas de especies nativas en comparación con el bosque, el número de especies de árboles es muy similar en ambos hábitats (Zárate *et al.* 2014). Además, en ambos hábitats las mismas tres especies de árboles son las que presentan mayor índice de valor de importancia (*Dialium guianense* Aubl., 20%-27%; *Ampelocera hottlei* Standl., 13.5 %-24%; *Brosimum alicastrum* Berg., 11.5%-16.4%; Zárate *et al.* 2014). Por otro lado, los cacaotales de sombra albergan una densidad de monos aulladores negros (*Alouatta pigra*) muy similar a la encontrada en el bosque adyacente (44 y 41 individuos/km² en cacaotal y bosque respectivamente, Zárate *et al.* 2014). Asimismo, en ambos hábitats los monos mantienen valores de parámetros de comportamiento, ámbito hogareño y dispersión de semillas muy similares (Zárate *et al.* 2014).

Destino de semillas y plántulas en las distintas fases del reclutamiento

Entre junio del 2011 y julio del 2013, realizamos experimentos de campo con las semillas de una especie focal, *Brosimum lactescens* (Moraceae; de aquí en adelante llamada *Brosimum*). *Brosimum* es un árbol de dosel (30 – 40 m), con frutos drupáceos a abayados de 1 – 2 cm de diámetro (Herwitz 1981). Las semillas de *Brosimum* tienen un tamaño de 10 mm x 7 mm (D. Zárate datos no publicados) y son dispersadas por una gran variedad de animales frugívoros, siendo para algunos primates una de las especies vegetales más consumidas (e.g. *Ateles paniscus* Linnaeus en Perú, Andresen 1999). Las semillas germinan en un periodo de 26 – 39 días, con un porcentaje de germinación del 79% - 98% (González 1991). En el área de estudio *Brosimum* es una de las especies arbóreas con mayor densidad relativa y área basal, y es de gran importancia en la dieta de los monos aulladores (Zárate *et al.* 2014).

Destino de semillas. - Para cuantificar el destino post-dispersión de las semillas defecadas usamos 300 semillas colectadas del suelo bajo la copa de 5 árboles de *Brosimum*. Utilizamos 50 semillas en cada área de actividad de los seis

grupos de monos. En cada área de actividad ubicamos 10 sitios experimentales: 5 letrinas y 5 sitios aleatorios. Las letrinas fueron sitios donde previamente se había observado una mayor ocurrencia de defecaciones, mientras que los sitios aleatorios fueron lugares en los que nunca se observaron defecaciones de monos (D. Zárate observación personal). En cada sitio experimental colocamos 5 semillas de *Brosimum*. La distancia entre sitios fue > 50 m y se evitó la cercanía de adultos de *Brosimum*. Las semillas fueron colocadas en el suelo del bosque en un área aproximada de 2 m^2 , sin alterar la superficie ni remover la hojarasca. Cada semilla experimental fue marcada pegándole con cemento epóxico un hilo de nylon de 1.5 m de largo; el otro extremo del hilo estuvo sujeto a un banderín para facilitar el seguimiento de su destino. Además, cada semilla fue cubierta con 10 g de heces frescas de mono aullador para simular las condiciones reales de deposición. Las semillas experimentales fueron revisadas diariamente durante los primeros tres días, luego una vez por semana durante tres semanas y luego una vez al mes hasta completar 60 días. Registramos los siguientes destinos posibles: semilla viva, semilla enterrada por escarabajo coprófago, semilla depredada/removida por roedor, semilla depredada por insecto y semilla atacada por hongo.

Germinación de semillas y establecimiento de plántulas. - Para tener un buen tamaño de muestra que nos permitiera estimar confiablemente los porcentajes de germinación utilizamos 300 semillas siguiendo el mismo diseño del experimento anterior y usando los mismos sitios, pero con la diferencia que las semillas no estuvieron embebidas en heces y estuvieron protegidas por una pequeña caja de malla metálica (15 x 10 cm; tamaño de malla = 0.5 x 0.5 cm). En este caso, las semillas también fueron colectadas directamente del suelo bajo la copa de 5 árboles y no se utilizaron semillas defecadas por los monos. Aunque se ha registrado que las semillas de *Brosimum* que pasan por el tracto digestivo pueden tener una tasa de germinación alta en comparación a las semillas que caen bajo la copa de un árbol parental (Benítez-Malvido *et al.* 2014), otros

estudios han evidenciado que independientemente del tránsito digestivo, *Brosimum* tiene un alto poder germinativo (González 1991: 79%-98%, Stevenson *et al.* 2002: 89%). Este experimento se hizo un año después del experimento anterior y nos permitió registrar la germinación minimizando el riesgo de remoción y depredación de las semillas experimentales. No obstante, la tapa de la caja fue removida una vez que las plántulas alcanzaron una altura ≥ 10 cm.

Semanalmente, durante 8 semanas, registramos los siguientes destinos posibles: semilla viva, semilla muerta por patógenos, semilla muerta por insectos, semilla germinada, plántula establecida.

Supervivencia y crecimiento de plántulas.- Para cuantificar la supervivencia y crecimiento de plántulas de *Brosimum* le dimos seguimiento durante 20 meses (de julio de 2011 a marzo de 2013) a las plántulas que se establecieron del experimento anterior (llamadas de aquí en adelante “plántulas tempranas”). Adicionalmente, 8 meses antes del experimento anterior, llevamos a cabo el seguimiento de 5 plántulas establecidas de manera natural en cada uno de los 10 sitios experimentales (5 letrinas y 5 sitios aleatorios), en las 6 áreas de actividad de los monos (3 en cacao y 3 en bosque; llamadas de aquí en adelante “plántulas tardías”). Escogimos plántulas que tuvieran tamaño semejante (entre 8 y 10 cm de altura) y aun mantuvieran los cotiledones adheridos al tallo. En los sitios donde no se encontraron suficientes plántulas de *Brosimum*, hicimos trasplantes de 20 plántulas con las mismas características y luego de dos semanas escogimos al azar, de entre las sobrevivientes, las plántulas experimentales. Para las plántulas de ambas cohortes (tempranas y tardías) registramos la mortalidad y el crecimiento (número de hojas y longitud total) una vez al mes durante 4 meses, y posteriormente cada 4 meses hasta completar dos años de tiempo total de seguimiento.

Finalmente, en cada uno de los 60 sitios experimentales medimos las siguientes variables abióticas: luz, humedad relativa y temperatura promedio del aire. Para medir la temperatura y humedad relativa colocamos en cada sitio un

HOBO U23-001 v2 data logger al ras del suelo por 20 días, con medición de las variables una vez por hora. La luz la medimos entre las 6:00 y las 6:15 horas utilizando un fotómetro-luxómetro con salida analógica y función de respuesta lenta marca Extech.

Caracterización de las comunidades de plántulas

Para determinar el efecto de la dispersión de semillas por los monos aulladores sobre la riqueza y abundancia de plántulas en cacaotales de sombra vs. bosque, se establecieron parcelas para el registro de plántulas dentro de las áreas de actividad de los 6 grupos de monos. En cada una de las áreas de actividad de los aulladores seleccionamos tres sitios letrinas y tres sitios aleatorios. Los tres sitios letrina seleccionados fueron áreas donde se identificó la mayor frecuencia de uso por parte de los monos. A diferencia de los experimentos del destino de semillas y plántulas, para esta parte de la investigación se usó un diseño pareado, con cada sitio aleatorio ubicado a 30 m de la letrina correspondiente y una distancia mínima de 100 m entre pares de sitios. Por lo tanto, cada par de sitios fue considerado como una unidad experimental ($n = 9$ para cada hábitat). En cada sitio, dentro de un área aproximada de 5 x 5 m, se establecieron 10 parcelas de 1 m² en las cuales se contaron e identificaron (en una sola ocasión) todas las plántulas de árboles y lianas con alturas ≤ 50 cm. Esto nos dio un total de 360 parcelas para todo el estudio (180 en cada hábitat). Estos datos fueron registrados entre febrero y abril del 2013.

Para su análisis las plántulas fueron clasificadas en cinco categorías, de acuerdo a los frutos que les dieron origen: (i) todos los frutos, (ii) frutos carnosos con dispersión por animales frugívoros, (iii) frutos carnosos observados en la dieta de los monos aulladores (Zárate *et al.* 2014), (iv) frutos carnosos no observados en la dieta de los monos aulladores, y (v) frutos secos con dispersión abiótica y/o dispersión por animales granívoros. La categoría (ii) y la (v) son mutuamente excluyentes y suman el 100% de todas las especies, es decir, lo representado por

la categoría (i). La categoría (iii) y la (iv) también son mutuamente excluyentes, y juntas suman el 100% de la categoría (ii).

Análisis de datos

Para evaluar el efecto del tipo de hábitat y el sitio de deposición de semillas sobre la supervivencia de semillas y plántulas de *Brosimum* usamos análisis de supervivencia con el método de Kaplan-Meier para datos censurados. La matriz de supervivencia fue construida utilizando el tiempo de vida de cada individuo, una variable de censura (1 = muerte, 0 = sin destino conocido) y un factor de agrupación con cuatro niveles = cacaotal-letrina, cacaotal-sitio aleatorio, bosque-letrina y bosque-sitio aleatorio. Para las semillas, aquellas enterradas por los escarabajos coprófagos y aquellas germinadas representaron las semillas vivas en el análisis. Para las plántulas tempranas el tiempo de vida de cada individuo fue registrado a partir del surgimiento de la radícula (Fenner & Thompson 2005), mientras que para las plántulas tardías se comenzó a medir el tiempo de vida a partir de plántulas bien establecidas.

Para comparar las curvas de supervivencia utilizamos una prueba de Mantel y Haenzel por tablas de contingencia. El análisis fue implementado con el programa estadístico R, utilizando el paquete "Survival" y la función "survfit". Asimismo, para valorar el efecto independiente de las variables abióticas (luz, temperatura, humedad relativa) realizamos análisis de regresión con la función "Coxph" de R, la cual permite un contraste de riesgos proporcionales con un contraste global de cada una de las covariables. Previamente a este análisis usamos ANOVA's para establecer si había diferencias en las variables ambientales entre los sitios evaluados.

Además de los análisis de supervivencia usamos ANOVA's anidados para evaluar el efecto de los factores (tipo de hábitat y sitio de deposición) sobre las proporciones finales de: semillas vivas, semillas germinadas, semillas establecidas como plántulas, plántulas tempranas vivas, plántulas tardías vivas, así como sobre

el crecimiento en longitud de plántulas tempranas y tardías y el número de hojas nuevas de las plántulas. El factor "sitio de deposición" estuvo anidado al factor principal "hábitat". Dado que las variables que fueron proporciones y no cumplieron con el supuesto de normalidad, realizamos una transformación angular.

Para comparar la riqueza y abundancia de plántulas en cacaotales de sombra vs. bosque y letrinas vs. sitios aleatorios realizamos un ANOVA factorial mixto de dos vías con medidas repetidas en uno de los factores (King, <http://ww2.coastal.edu/kingw/statistics/R-tutorials/repeated.html>). Los dos factores explicativos fueron 'hábitat' (cacao vs. bosque; es un factor entre-sujetos) y 'sitio de deposición' (letrina vs. sitios aleatorios; es un factor intra-sujetos), con medidas repetidas sobre el factor 'sitio de deposición'. Otra variable, 'par', fue incluida en el modelo para poder definir adecuadamente el término de error a usarse en la prueba de significancia del factor intra-sujeto, y para poder identificar los 18 pares de sitios de deposición (9 pares en cada hábitat) permitiendo mantener una estructura pareada de los datos al momento del análisis. Para las variables de respuesta (riqueza y abundancia de plántulas) utilizamos el valor promedio por sitio de muestreo (1 m²) cuando los valores tuvieron una distribución normal. En el caso de los frutos secos el supuesto de normalidad no fue alcanzado. En este caso, en lugar del valor promedio, utilizamos la sumatoria de las especies de plántulas y el número total de plántulas individuales por 10 m² para finalmente transformar los valores con logaritmo más uno. Estos análisis fueron realizados con el paquete estadístico R versión 3.0.2 (R Development Core Team 2013).

RESULTADOS

Destino de semillas y plántulas en las distintas fases del reclutamiento

Destino de semillas. - Los resultados mostraron que el destino de las semillas fue similar en cacao y en bosque. Del total de semillas colocadas en cacao y en

bosque, el 24% y 23% fueron enterradas por escarabajos coprófagos, el 45% y 67% fueron depredadas/removidas por roedores, el 21% y 5% depredadas por insectos, el 10% y 3% atacadas por hongos, y el 0.7% y 1.3% germinaron, respectivamente.

En general, el patrón de supervivencia mostró que las semillas ubicadas en las letrinas del bosque presentaron una elevada mortalidad en los primeros 20 días; posteriormente hubo un periodo estable de supervivencia para todos los sitios (Figura 2a). Sin embargo, esta transición estable es producto de un largo periodo sin muestreo (30 días) y no un efecto biológico. Por otro lado, el análisis de supervivencia mostró que las letrinas de los cacaotales y los sitios aleatorios del bosque presentan una mayor probabilidad de supervivencia para las semillas de *Brosimum* que los sitios aleatorios de los cacaotales y las letrinas en el bosques (Chi = 15.8, gl = 3, P = 0.001, Figura 2a). Esto fue parcialmente confirmado por el análisis de varianza anidado para la proporción final de semillas vivas, la cual fue mayor en sitios aleatorios del bosque y sitios letrina de los cacaotales que en sitios letrina del bosque y sitios aleatorios de los cacaotales ($F_{1,8} = 4.685$, P = 0.040; Figura 3a), aunque no se detectaron diferencias significativas entre los tipos de hábitat ($F_{2,8} = 0.728$, P = 0.418).

La temperatura promedio registrada en los sitios experimentales varió entre 21.1 y 23.5°C sin detectarse diferencias significativas (H = 1.634, gl = 3, P = 0.652). Asimismo, el promedio de humedad relativa fue similar en todos los sitios, variando entre 98.1 y 98.4% ($F_{3,8} = 0.371$, P = 0.776). Sin embargo, la intensidad de luz en los sitios de los cacaotales fue mayor que en los sitios del bosque (letrina bosque = 0.030 lx, sitio aleatorio bosque = 0.038 lx, letrina cacaotal = 0.407 lx, sitio aleatorio cacaotal = 0.563 lx; $F_{3,8} = 4.985$, P = 0.031). En particular, la prueba *a posteriori* (Tukey) mostró que los sitios aleatorios de los cacaotales, difieren significativamente de los sitios letrina (P = 0.05) y aleatorios del bosque (P = 0.05). Cuando se evaluaron los efectos de estos parámetros ambientales sobre los patrones de supervivencia de semillas, se encontró que la luz es un factor

asociado a la supervivencia de semillas de *Brosimum* (Wald = 4.419, gl = 1, P = 0.036, Exp[B] = 0.798). Las otras variables no mostraron ninguna influencia (temperatura, Wald = 0.223, gl = 1, P = 0.632; humedad relativa, Wald = 0.015, gl = 1, P = 0.903).

Germinación de semillas y establecimiento de plántulas.- De las 300 semillas protegidas con malla, el 72% germinó, el 11% fue atacado por hongos, el 9% no germinó y el 8% fue depredado por insectos. Al evaluar el efecto del hábitat y el sitio de deposición sobre la proporción de semillas germinadas, el análisis de varianza anidado no mostró ningún efecto significativo (hábitat: $F_{1,8} = 1.181$, P = 0.309; sitio de deposición: $F_{2,8} = 0.639$, P = 0.553). Sin embargo, hubo una tendencia que sugiere que la germinación podría ser mayor en el bosque que en los cacaotales (Figura 3b). Por otro lado, del total de semillas germinadas (215) el 75% se estableció como plántulas, el 24% fue atacado por hongos y el 1% fue depredado por insectos. El análisis de varianza anidado no mostró efecto de hábitat o sitio de deposición sobre la proporción de plántulas establecidas (hábitat: $F_{1,8} = 4.691$, P = 0.062; sitio de deposición: $F_{2,8} = 0.441$, P = 0.658). Sin embargo, el efecto del hábitat estuvo cercano a la significancia estadística sugiriendo un mayor establecimiento en el bosque que en el cacao (Figura 3c).

Supervivencia y crecimiento de plántulas: plántulas tempranas.- El análisis de supervivencia de las plántulas tempranas no mostró ninguna diferencia significativa entre las cuatro curvas (Chi = 6.6, gl = 3, P = 0.086, Figura 2b). Esto fue confirmado por el análisis de varianza anidado (hábitat: $F_{1,8} = 1.770$, P = 0.220; sitios de deposición: $F_{2,8} = 0.235$, P = 0.796, Figura 3d). Sin embargo, de nuevo existe una tendencia que sugiere que los sitios en el bosque presentan una mayor probabilidad de supervivencia de plántulas que los sitios en cacaotales. Asimismo, al considerar la influencia de las variables ambientales sobre los resultados de supervivencia, el análisis de regresión de Cox sugiere que la temperatura

promedio es un factor relacionado con la supervivencia de las plántulas en esta fase del desarrollo (Wald = 4.95, gl = 1, P = 0.026, Exp[B] = 1.044). Finalmente, cuando se analizó el crecimiento de las plántulas, los análisis no mostraron efectos de los factores (longitud de plántula: hábitat, $F_{1,8} = 0.266$, P = 0.623; sitio de deposición, $F_{2,8} = 0.382$, P = 0.694; número de hojas: hábitat, $F_{1,8} = 2.020$, P = 0.193; sitio de deposición, $F_{2,8} = 0.043$, P = 0.959).

Supervivencia y crecimiento de plántulas: plántulas tardías. - En este caso los análisis mostraron una clara diferencia entre las curvas de supervivencia de plántulas (Chi = 12.1, gl = 3, P = 0.007). En particular, los sitios aleatorios en cacaotales de sombra mostraron una mayor probabilidad de supervivencia para las plántulas de *Brosimum* que para las plántulas en los tres tipos de sitios (Figura 2c). El análisis de varianza sobre el porcentaje final de plántulas sobrevivientes sugiere que el tipo de hábitat ($F_{1,8} = 5.30$, P = 0.05) y marginalmente el sitio de defecación ($F_{1,8} = 3.550$, P = 0.078) pueden tener un efecto significativo sobre la supervivencia, con mayores probabilidades de sobrevivir en sitios aleatorios de los cacaotales (Figura 3e). Al considerar la influencia de las variables ambientales, el análisis de regresión de Cox mostró que la luz es un factor asociado con la supervivencia de las plántulas en esta fase del desarrollo (Wald = 7.09, gl = 1, P = 0.008, Exp[B] = 0.006). Finalmente, se analizó el crecimiento en longitud y número de hojas, y al igual que para las plántulas tempranas, no se encontraron efectos significativos de los factores (longitud: hábitat, $F_{1,8} = 0.837$, P = 0.387; sitios de deposición, $F_{2,8} = 0.283$, P = 0.761; número de hojas: hábitat, $F_{1,8} = 0.048$, P = 0.832; sitios de deposición, $F_{2,8} = 0.839$, P = 0.467).

Caracterización de las comunidades de plántulas

En total se registraron 7,928 plántulas de 62 especies de árboles (7,501 individuos) y 15 especies de lianas (427 individuos) en 360 parcelas de 1 m². En el cacao registramos 4,641 plántulas de 59 especies y en el bosque 3,280 plántulas

de 68 especies. El 93.5% de las plántulas correspondieron a especies con frutos carnosos de dispersión por animales frugívoros, mientras que el 6.5% fueron especies con frutos secos y de dispersión por vectores abióticos o animales granívoros. Cinco especies de árboles con frutos carnosos representaron el 84% de las plántulas en los cacaotales (*Brosimum lactescens* 38%, *Brosimum alicastrum* 30%, *Ampelocera hottlei* 10.4%, *Castilla elastica* 3% y *Dialium guianense* 2.6%). En el bosque hubo menor grado de dominancia, y las cinco especies más comunes (todas ellas también con frutos carnosos) sólo representaron el 68% de las plántulas registradas (*Brosimum alicastrum* 16.5%, *Virola guatemalensis* 15.3%, *Brosimum lactescens* 12.2%, *Ampelocera hottlei* 12% y *Castilla elastica* 12%).

Los análisis mostraron que el tipo de hábitat no tuvo efecto significativo sobre la riqueza promedio de especies de plántulas, pero el sitio de deposición sí lo tuvo, ya que las letrinas concentraron un mayor número de especies de plántulas. Esto fue el caso cuando se consideraron todas las plántulas (hábitat: $F_{1,16} = 0.179$, $P = 0.678$; sitio de deposición: $F_{1,16} = 50.434$, $P = 0.001$; Figura 4a), las especies de plántulas dispersadas con frutos carnosos (hábitat: $F_{1,16} = 0.028$, $P = 0.869$; sitio de deposición: $F_{1,16} = 19.498$, $P = 0.001$; Figura 4b) y las especies con frutos carnosos dispersadas por monos aulladores (hábitat: $F_{1,16} = 0.083$, $P = 0.777$; sitio de deposición: $F_{1,16} = 41.120$, $P = 0.001$; Figura 4c). Cuando se analizó la riqueza de las especies de plántulas con frutos carnosos que no fueron observadas en las dieta de los monos, no se encontró un efecto significativo del hábitat, ni del sitio de deposición (hábitat: $F_{1,16} = 0.146$, $P = 0.707$; sitio de deposición: $F_{1,16} = 2.575$, $P = 0.128$; Figura 4d). Lo mismo ocurrió para las especies con frutos secos (hábitat: $F_{1,16} = 1.978$, $P = 0.179$; sitio de deposición: $F_{1,16} = 0.636$, $P = 0.437$).

Igualmente, para la abundancia de plántulas se encontró que el tipo de hábitat no tuvo efecto significativo, mientras que el sitio de deposición sí lo tuvo, ya que las letrinas concentraron un mayor número de plántulas. Esto fue el caso

cuando se consideraron todas las plántulas (hábitat: $F_{1,16} = 0.106$, $P = 0.749$, sitio de deposición: $F_{1,16} = 5.866$, $P = 0.027$, Figura 5a), las especies de plántulas dispersadas con frutos carnosos (hábitat: $F_{1,16} = 0.001$, $P = 0.979$, sitio de deposición: $F_{1,16} = 4.864$, $P = 0.042$, Figura 5b) y las especies con frutos carnosos dispersadas por monos aulladores (hábitat: $F_{1,16} = 0.667$, $P = 0.426$, sitio de deposición: $F_{1,16} = 8.200$, $P = 0.011$, Figura 5c). Cuando se analizó la abundancia de plántulas con frutos carnosos que no fueron observadas en las dieta de los monos, no se encontró un efecto significativo de hábitat, ni del sitio de deposición (hábitat: $F_{1,16} = 3.509$, $P = 0.079$; sitio de deposición: $F_{1,16} = 0.029$, $P = 0.867$, Figura 5d). Lo mismo ocurrió para las especies con frutos secos (hábitat: $F_{1,16} = 0.024$, $P = 0.879$; sitio de deposición: $F_{1,16} = 0.081$, $P = 0.780$).

DISCUSIÓN

En un estudio previo, Zárate *et al.* (2014) mostraron que los cacaotales de sombra en la zona de estudio, los cuales se caracterizan por una baja intensidad de manejo y una configuración de paisaje “ecológicamente amigable” (adyacentes a un área grande de bosque), constituyen un hábitat adecuado para los monos aulladores (Capítulo 1). Además, en dicho estudio también se pudo corroborar que en estos cacaotales se mantienen muchos de los parámetros de la dispersión primaria de semillas por parte de estos primates. El presente estudio pretendió ir un paso más allá, estudiando el destino post-dispersión y el establecimiento de plántulas, para poder determinar si la dispersión de semillas por los monos aulladores últimamente favorece o no la regeneración de una comunidad de plantas diversa en este tipo de agroecosistemas.

Destino de semillas y plántulas

Los resultados revelaron que en la fase inicial del destino post-dispersión de las semillas de *Brosimum*, las diferencias en la supervivencia entre el bosque y el

cacaotal no son las mismas en los sitios letrina que en los sitios aleatorios. Es decir, las semillas tienen una mayor probabilidad de supervivencia en los sitios aleatorios del bosque y en las letrinas de los cacaotales. Estos resultados pueden sugerir una interacción entre los dos factores estudiados, aunque la causa de esto es desconocida. No obstante, la magnitud de la diferencia de supervivencia entre letrinas y sitios aleatorios fue mayor en el bosque.

Por otro lado, no se encontraron diferencias significativas de hábitat o sitio de deposición sobre la germinación y el establecimiento de plántulas, aunque se observó una tendencia de menor germinación y establecimiento en los cacaotales. Resultados muy similares han mostrado que las plántulas de *Brosimum* desde fases muy tempranas de su desarrollo sobreviven mejor, aunque no significativamente, en el interior del bosque en comparación con sitios más abiertos (Poorter & Hayashida-Oliver 2000). Esto sugiere, aunque no de manera concluyente, que en las primeras fases de la regeneración, *Brosimum* podría desempeñarse mejor en sombra (semilla esciófita), en comparación con sitios de mayor luminosidad, tales como los cacaotales.

Al considerar la siguiente fase del reclutamiento de *Brosimum*, i.e. la supervivencia y crecimiento de las plántulas tempranas, los resultados tampoco mostraron diferencias entre los hábitats o los sitios de deposición. Al igual que para la fase anterior (germinación y establecimiento), en los cacaotales hay una fuerte tendencia que sugiere una menor supervivencia de plántulas tempranas en este hábitat en comparación al bosque. De nuevo, este resultado puede estar ligado a un proceso fisiológico, especie-específico (Poorter & Hayashida-Oliver 2000). El modelo de regresión mostró que la temperatura promedio del sitio puede ser un factor importante para la supervivencia de las plántulas tempranas. Los cambios en la estructura del dosel, como la pérdida del sotobosque y menor densidad de árboles adultos en los cacaotales (Zárte et al. 2014), pueden afectar las condiciones micro ambientales para el reclutamiento (Dawling & Burslem 2008). La temperatura del suelo puede ser influenciada por la incidencia de luz

directa sobre el suelo que rodea a la plántula (Farnsworth 2008). En este estudio la luz sobre el área de los cacaotales fue significativamente mayor que en el bosque, aunque no encontramos diferencias en la temperatura y humedad promedio alrededor de las plántulas. Todo esto probablemente sugiere un efecto mixto entre las propiedades fisiológicas de la especie (i.e. tolerante a la sombra) y/o un efecto ambiental, mediado por los cambios en el hábitat.

Para las plántulas tardías de *Brosimum* (aquellas establecidas naturalmente), los resultados mostraron un patrón diferente al de las plántulas tempranas. En este caso las plántulas de los sitios aleatorios en los cacaotales fueron las que experimentaron una supervivencia significativamente mayor, en comparación a los demás sitios. Una posible explicación de la diferencia entre plántulas tempranas y tardías puede estar relacionada con la edad de las dos cohortes y los diferentes filtros a los cuales han estado sometidas. Es de suponer que la cohorte de más edad (tardía) ha sufrido un adelgazamiento de sus densidades, producto de diferentes factores intrínsecos y/o extrínsecos (Dalling & Burslem 2008). Los análisis de regresión sugieren que la luz puede ser un factor determinante en esta fase avanzada del reclutamiento de *Brosimum*. Varios estudios sugieren que la luz favorece el crecimiento y la supervivencia de las plántulas de ciertas especies (e.g. *Virola koschnyi*: Iriarte & Chazdon 2005). Al considerar la luz, los resultados mostraron que los sitios aleatorios de los cacaotales, presentan una mayor incidencia de luz, que los demás sitios, sugiriendo que las áreas con mayor luz de los cacaotales favorecen el reclutamiento tardío.

Comunidades de plántulas

Todo lo anterior ha mostrado que en el caso particular de *Brosimum*, las semillas y plántulas experimentan diferentes niveles de mortalidad de acuerdo a diferencias ambientales. Sin embargo, de manera general, los cacaotales mantienen el reclutamiento de la especie y en algunos casos incluso favorecen ciertas fases del

reclutamiento (e.g. germinación en sitios letrina, supervivencia de plántulas tardías en sitios aleatorios).

En general, los resultados mostraron que independientemente del tipo de hábitat, las áreas que recurrentemente son utilizadas por los monos aulladores negros para descansar (letrinas) concentran una mayor abundancia de plántulas, y probablemente como consecuencia también una mayor riqueza, en comparación a sitios aleatorios. Además, este patrón general es preponderantemente determinado por aquellas especies de plantas que fueron observadas en la dieta de los monos aulladores (Zárate *et al.* 2014). Esto está de acuerdo con lo encontrado en otras investigaciones con monos aulladores (*Alouatta palliata*, Anzures-Dadda *et al.* 2011; *Alouatta caraya*, Bravo 2012; *Alouatta seniculus*, Julliot 1997), donde las letrinas son un foco importante de reclutamiento para la mayoría de especie de plantas que dispersan, con importantes consecuencias posibles para la estructuración de la vegetación. Sin embargo, un estudio encontró que la dispersión de semillas por monos aulladores no se refleja en ventajas de reclutamiento en la fase juvenil (1 m de altura; Marsh & Loiselle 2003). Esos resultados pueden ser producto de un efecto de hábitat o un efecto especie-específico y no necesariamente es un reflejo generalizado del reclutamiento de las especies dispersadas por monos aulladores en otros hábitats (Bravo 2012).

Por otro lado, los resultados no mostraron una restricción aparente del reclutamiento sobre las especies dispersadas por los aulladores en el hábitat perturbado. Esto difiere a otros estudios, en los cuales, la degradación de hábitat puede generar consecuencias negativas sobre la abundancia y/o movilidad de animales frugívoros, afectando severamente el proceso de dispersión mediado por estos animales (McConkey *et al.* 2012). En este tipo de escenarios las especies de plantas, principalmente aquellas con semillas grandes, pueden presentar una limitación en su reclutamiento al no ser dispersadas a sitios adecuados para su establecimiento (Cramer *et al.* 2007, Dalling & Burslem 2008). Por lo tanto, gracias a que los cacaotales de sombra estudiados mantienen parámetros de vegetación

muy similares a los observados en el bosque (Zárate *et al.* 2014), se mantiene también la presencia de primates (*Alouatta pigra* y *Ateles geoffroyi*) y otros animales frugívoros dispersores de semillas (Diego Zárate observación personal), facilitándose así la regeneración de la vegetación nativa en estos agroecosistemas.

En conclusión, las áreas utilizadas como áreas de descanso por los monos aulladores (letrinas) son un foco importante para el reclutamiento de las especies de árboles y lianas que consumen y cuyas semillas defecan. Este patrón fue similar entre los cacaotales de sombra evaluados en este estudio y el bosque, mostrando niveles análogos de diversidad en las letrinas de ambos hábitats. Un patrón agregado de semillas y plántulas puede estar vinculado con efectos denso dependientes negativos (Howe & Smallwood 1982). No obstante, un número elevado y constante de semillas que arriban a un lugar determinado (letrinas), producen una saturación de los factores de mortalidad que favorecen altos niveles de biodiversidad en estas áreas (Bravo 2012, Giombini *et al.* 2009, Julliot 1997, Russo & Augspurger 2004). Asimismo, al considerar una porción del ciclo de vida de una especie particular, i.e. *Brosimum*, se estableció que cada fase del reclutamiento, de semilla a plántula, puede estar restringida por diferentes factores. Todo esto sugiere que los agroecosistemas de sombra con baja intensidad de manejo y con una vegetación similar a la del bosque original, tal como es el caso de los cacaotales estudiados, tienen el potencial de promover el reclutamiento a largo plazo de diferentes especies de plantas dispersadas por los monos. Sin embargo, es muy probable que un manejo más intenso del cultivo (por ej. menor nivel de sombra, chapeo, etc.) podría generar efectos negativos sobre el desarrollo y reclutamiento de las plántulas de especies nativas en este tipo de agroecosistemas.

LITERATURA CITADA

ANDRESEN, E. 1999. Seed dispersal by monkeys and the fate of dispersed seeds in a Peruvian rain forest. *Biotropica* 31:145-158.

ANDRESEN, E. 2002. Primary seed dispersal by red howler monkeys and the effect of defecation pattern on the fate of dispersed seeds. *Biotropica* 34:261-272.

ANDRESEN, E. & LEVEY, D. J. 2004. Effects of dung and seed size on secondary dispersal, seed predation, and seedling establishment of rain forest trees. *Oecologia* 139:145-154.

ANDRESEN, E. & F. FEER. 2005. The role of dung beetles as secondary seed dispersers and their effect on plant regeneration in tropical rainforests. Pp. 331-349 en Forget, P.M., J. Lambert, P. Hulme & S. Vander Wall (eds.). *Seed fate: Predation, dispersal and seedling establishment*. CABI International. Oxon.

ANZURES-DADDA, A., ANDRESEN, E., MARTÍNEZ-VELÁZQUEZ, M. L. & MANSON, R. H. 2011. Howler monkey absence influences tree seedling densities in tropical rainforest fragments in southern Mexico. *International Journal Primatology* 32:634-651.

BECKMAN, N. G. & ROGERS, H. S. 2013. Consequences of seed dispersal for plant recruitment in tropical forests: interactions within the seedscape. *Biotropica* 45:666-681.

BECKMAN, N. G., NEUHAUSER, C. & MULLER-LANDAU, H. C. 2012. The interacting effects of clumped seed dispersal and distance- and density-dependent mortality on seedling recruitment patterns. *Journal of Ecology* 100:862-873.

BENÍTEZ-MALVIDO, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rainforests. *Conservation Biology* 12:380-389.

BRAVO, S. P. 2009. Implications of behavior and gut passage for seed dispersal quality: the case of black and gold howler monkeys. *Biotropica* 41:751-758.

BRAVO, S. 2012. The impact of seed dispersal by black and gold howler monkeys on forest regeneration. *Ecological Research* 27:311-321.

BURSLEM, D. F. R. P., PINARD, M. A. & HARTLEY, S. E. 2005. Biotic interactions in the tropics: Their role in the maintenance of species diversity. Cambridge University Press. Cambridge. 564 pp.

CHAPMAN, C. A. 1995. Primate seed dispersal: coevolution and conservation implications. *Evolutionary Anthropology* 4:74-82.

CRAMER, J., MESQUITA, R., BENTOS, T., MOSER, B. & WILLIAMSON, G. 2007. Forest fragmentation reduces seed dispersal of *Duckeodendron cestroides*, a central amazon endemic. *Biotropica* 39:709-718.

DALLING, J. W., & BURSLEM, D. F. R. P. 2008. Anthropogenic disturbance in tropical forests: toward a functional understanding of seedling responses. Pp. 332–351 en Leck, M. A., Parker, T. & Simpson, R. L. (eds.). *Seedling ecology and evolution*. Cambridge University Press. Cambridge.

DENNIS, A. J. & WESTCOTT, D. A. 2007. Estimating dispersal kernels produced by a diverse community of vertebrates. Pp. 201–228 en Dennis, A. J., Schupp, E. W., Green, R. J. & Westcott, D. A. (eds.). *See dispersal theory and its application in a changing world*. CABI Publishing. Oxon.

ERIKSSON, O. & EHRLÉN, J. 2008. Seedling recruitment and population ecology. Pp. 239–254 en Leck, M. A., Parker, T. & Simpson, R. L. (eds.). *Seedling ecology and evolution*. Cambridge University Press. Cambridge.

ESTRADA, A., VAN BELLE, S. & GARCÍA DEL VALLE, Y. 2008. A survey of black howler (*Alouatta pigra*) and spider (*Ateles geoffroyi*) monkeys along the río Lacantún, Chiapas, Mexico. *Neotropical Primates* 12:70-75.

FARNSWORTH, E. J. 2008. Physiological and morphological changes during early seedling growth: roles of phytohormones. Pp. 150-171 en Leck, M. A., V. T. Parker, & R. L. Simpson (eds.). *Seedling Ecology and Evolution*. Cambridge University Press. Cambridge.

FENNER, M. & THOMPSON, K. 2005. The ecology of seeds. Cambridge University Press. Cambridge. 264 pp.

GALETTI, M. & DIRZO, R. 2013. Ecological and evolutionary consequences of living in a defaunated world. *Biological Conservation* 163:1-6.

GIOMBINI, M.I., BRAVO, S.P. & MARTÍNEZ, M.F. 2009. Seed dispersal of the palm *Syagrus romanzoffiana* by tapirs in the semi-deciduous Atlantic forest of Argentina. *Biotropica* 41:408-413.

GONZÁLEZ, E. 1991. Recolección y germinación de semillas de 26 especies arbóreas del bosque húmedo tropical. *Revista Biología Tropical* 39:47-51.

GONZÁLEZ-ZAMORA, A., ARROYO-RODRÍGUEZ, V., ESCOBAR, F., RÖS, M., OYAMA, K., IBARRA-MANRÍQUEZ, G., STONER, K. E. & CHAPMAN, C. A. 2014. Contagious deposition of seeds in spider monkeys' sleeping trees limits effective seed dispersal in fragmented landscapes. *PLoS ONE* 9:e89346. doi:10.1371/journal.pone.0089346.

GOULART, F. F., JACOBSON, T. K. B., ZIMBRES, B. Q. C., MACHADO, R.B., AGUIAR, L. M. S. & FERNANDES G. W. 2012. Agricultural systems and the conservation of biodiversity and ecosystems in the tropics. Pp. 23-58 en Akeem Lameed, G. (ed.). *Biodiversity Conservation and Utilization in a Diverse World*. InTech, Chapters published. Rijeka.

HERWITZ, S. R. 1981. Regeneration of selected tropical tree species in Corcovado National Park, Costa Rica. *University of California Publications in Geography* 24:1-109.

HOLDRIDGE, L. R. 1967. Life zone ecology. Tropical Science Center. San José. 206 pp.

HOWE, H. F. & SMALLWOOD, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:201-228.

IRIARTE, S. B. B. & CHAZDON, R. L. 2005. Light-dependent seedling survival and growth of four tree species in Costa Rican second-growth rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 21:383-395.

JORDANO P. 2000. Fruits and frugivory. Pp. 125–165 en Fenner, M. (eds.). *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. CAB International. Wallingford.

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.

KURTEN, E. L. 2013. Cascading effects of contemporaneous defaunation on tropical forest communities. *Biological Conservation* 163:22-32.

LAWSON, C. L., MANN, D. J. & LEWIS, O. T. 2012. Dung beetles reduce clustering of tropical tree seedlings. *Biotropica* 44:271-275.

LECK, M. A., SIMPSON, R. L. & PARKER, V. T. 2008. Why seeds? Pp. 3-13 en Leck, M. A., Parker, T. & Simpson, R. L. (eds.). *Seedling ecology and evolution*. Cambridge University Press. Cambridge.

MARKL, J. S., SCHLEUNING, M., FORGET, P. M., JORDANO, P., LAMBERT, J. E., TRAVESET, A., WRIGHT, S. J. & BOHNING-GAESE, K. 2012. Meta-analysis of the effects of human disturbance on seed dispersal by animals. *Conservation Biology* 26:1072-1081.

MARSH, L. K. & LOISELLE, B. A. 2003. Recruitment of black howler fruit trees in fragmented forests on northern Belize. *International Journal of Primatology* 24:65-86.

MCCONKEY, K. R., PRASAD, S., CORLETT, R. T., CAMPOS-ARCEIZ, A., BRODIE, J. F., ROGERS, H. & SANTAMARIA, L. 2012. Seed dispersal in changing landscapes. *Biological Conservation* 146:1-13.

MEDELLÍN, R. A. & EQUIHUA, M. 1998. Mammal species richness and habitat use in rainforest and abandoned agricultural fields in Chiapas, México. *Journal of Applied Ecology* 35:13-23.

MORRIS, R. J. 2010. Anthropogenic impacts on tropical forest biodiversity: a network structure and ecosystem functioning perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society. Biological Sciences* 365:3709-3718.

PERFECTO, I. & VANDERMEER, J. 2008. Biodiversity conservation in tropical agroecosystems. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1134:173-200.

POORTER, L. & HAYASHIDA-OLIVER, Y. 2000. Effects of seasonal drought on gap and understorey seedlings in a Bolivian moist forest. *Journal of Tropical Ecology* 16:481-498.

POUVELLE, S., JOUARD, S., FEER, F., TULLY, T. & PONGE, J.-F. 2009. The latrine effect: impact of howler monkeys on the distribution of small seeds in a tropical rain-forest soil. *Journal of Tropical Ecology* 25:239-248.

R Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.

RUSSO, S. E. & CHAPMAN, C. 2011. Primate seed dispersal. Linking behavioral ecology with forest community structure. Pp. 523–534 en Campbell, C. J., Fuentes, A., MacKinnon, K. C., Bearder, S. & Stumpf, R. M. (eds.). *Primates in perspective*. Oxford University Press. Oxford.

RUSSO, S. E. 2005. Linking seed fate to natural dispersal patterns: factors affecting predation and scatter-hoarding of *Virola calophylla* seeds in Peru. *Journal of Tropical Ecology* 21:243-253.

RUSSO, S. E., & AUGSPURGER, C. K. 2004. Aggregated seed dispersal by spider monkeys limits recruitment to clumped patterns in *Virola calophylla*. *Ecology Letters* 7:1058-1067.

RUSSO, S. E., PORTNOY, S. & AUGSPURGER, C.K. 2006. Incorporating animal behavior into seed dispersal models: Implications for seed shadows and an example for a primate-dispersed tree. *Ecology* 87:3160-3174.

SANTOS-HEREDIA, C., ANDRESEN, E. & ZÁRATE, D. A. 2010. Secondary seed dispersal by dung beetles in a Colombian rain forest: effects of dung type and defecation pattern on seed fate. *Journal of Tropical Ecology* 26: 355–364.

SASAL, Y. & MORALES, J. M. 2012. Linking frugivore behavior to plant population dynamics. *Oikos* 122:95-103.

SCHUPP, E. W., MILLERON, T. & RUSSO, S. E. 2002. Dissemination limitation and the origin and maintenance of species-rich tropical forests. Pp. 19-33 en Levey, D. J., Silva, W. R. & Galetti, M. (eds.). *Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation*. CABI Publishing. Oxon.

SCHUPP, E.W. 2007. The suitability of a site for seed dispersal is context-dependent. Pp. 445–462 en Dennis, A. J., Schupp, E. W., Green, R. J. & Westcott, D. A. (eds.). *Seed dispersal theory and its application in a changing world*. CABI Publishing. Oxon.

SPIEGEL, O. & NATHAN, R. 2012. Empirical evaluation of directed dispersal and density-dependent effects across successive recruitment phases. *Journal of Ecology* 100:392-404.

WILLIAMS-GUILLÉN, K. & PERFECTO, I. 2010. Effects of agricultural intensification on the assemblage of leaf-nosed bats (Phyllostomidae) in a coffee landscape in Chiapas, Mexico. *Biotropica* 42:605-613.

ZÁRATE, D. A. ANDRESEN, E. ESTRADA, A. & SERIO-SILVA, J. C. 2014. Black howler monkey (*Alouatta pigra*) activity, foraging and seed dispersal patterns in shaded cocoa plantations versus rainforest in southern Mexico. *American Journal of Primatology* 76:890-899.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa general de las áreas de muestreo (polígonos delineados en negro) ubicadas en los cacaotales de sombra (área de color gris) y el bosque (área de color gris oscuro), localizados en el área antropogénica al este del río Lacantún (área punteada). También se muestran en blanco diferentes elementos del paisaje perturbado: áreas abiertas, cultivos temporales y permanentes, áreas de pastoreo y los pueblos aledaños.

Figura 2. Curvas de supervivencia de *Brosimum lactescens* con el método Kaplan-Meier para semillas (a), plántulas tempranas (b) y plántulas tardías (c). Más (+) muestra los momentos de censura.

Figura 3. Análisis de varianza anidado para la proporción de semillas vivas (a), proporción de semillas germinadas (b), proporción de plántulas establecidas (c), proporción de plántulas tempranas vivas (d) y proporción de plántulas tardías vivas (e). Las cajas representan el intervalo entre los percentiles 25 y 75. Las cajas blancas son para las letrinas y las cajas con rayas son para los sitios aleatorios. Los bigotes representan el valor mínimo y máximo.

Figura 4. Riqueza de especies de plántulas en cuatro tipos de sitios: letrinas en bosque, sitios aleatorios en bosque, letrinas en cacao y sitios aleatorios en cacao. Se agruparon las especies de plántulas de acuerdo al fruto en: todos los frutos (a), frutos carnosos con dispersión animal (b), frutos carnosos y observados en las defecaciones de los monos aulladores (c), y frutos carnosos no observados en las defecaciones de los monos aulladores (d). Las cajas representan el intervalo entre los percentiles 25 y 75. Las cajas blancas son para las letrinas y las cajas con

rayas son para sitios aleatorios. Los bigotes representan el valor mínimo y máximo y los círculos y asteriscos representan los valores extremos.

Figura 5. Abundancia de plántulas en cuatro tipos de sitios: letrinas en bosque, sitios aleatorios en bosque, letrinas en cacao y sitios aleatorios en cacao. Se agruparon las plántulas de acuerdo al fruto en: todos los frutos (a), frutos carnosos con dispersión animal (b), frutos carnosos y observados en las defecaciones de los monos aulladores (c), y frutos carnosos no observados en las defecaciones de los monos aulladores (d). Las cajas representan el intervalo entre los percentiles 25 y 75. Las cajas blancas son para las letrinas y las cajas con rayas son los sitios aleatorios. Los bigotes representan el valor mínimo y máximo y los círculos y asteriscos representan los valores extremos.

Figura 1.

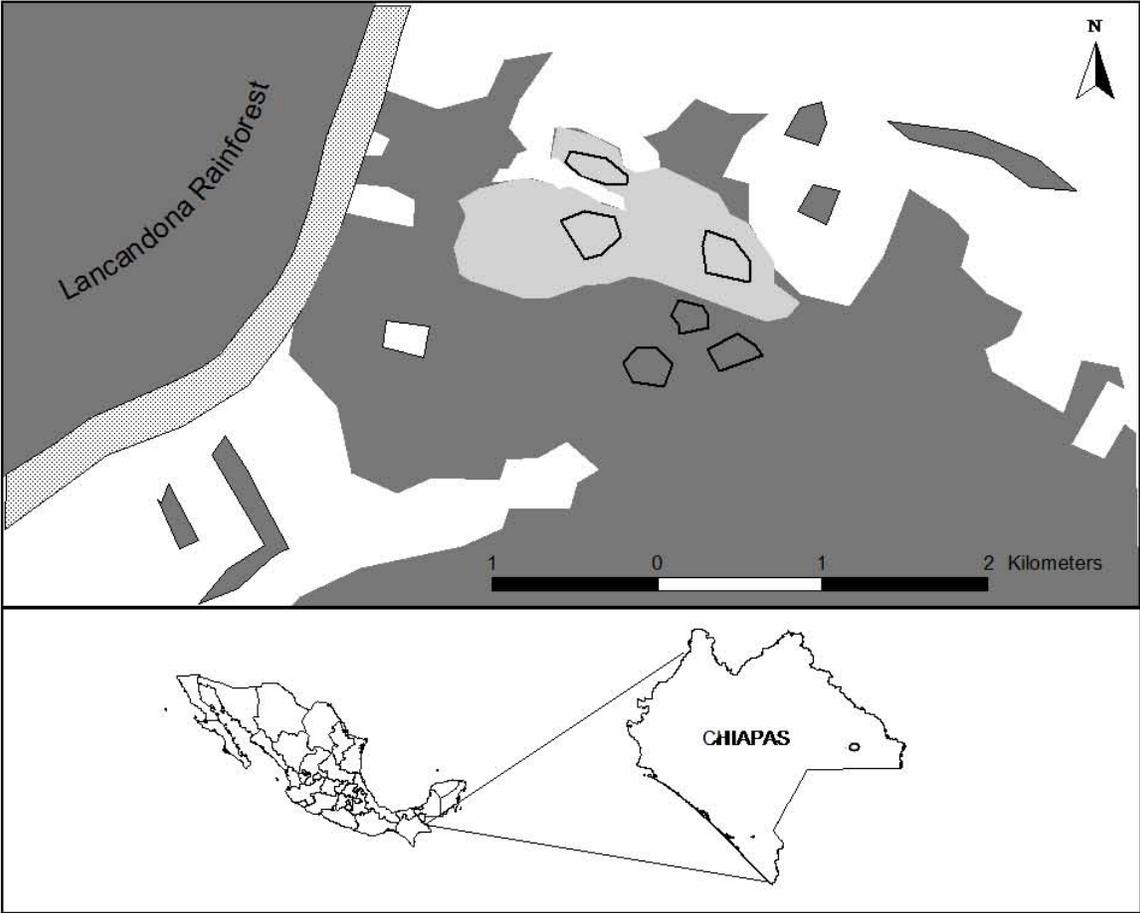


Figura 2.

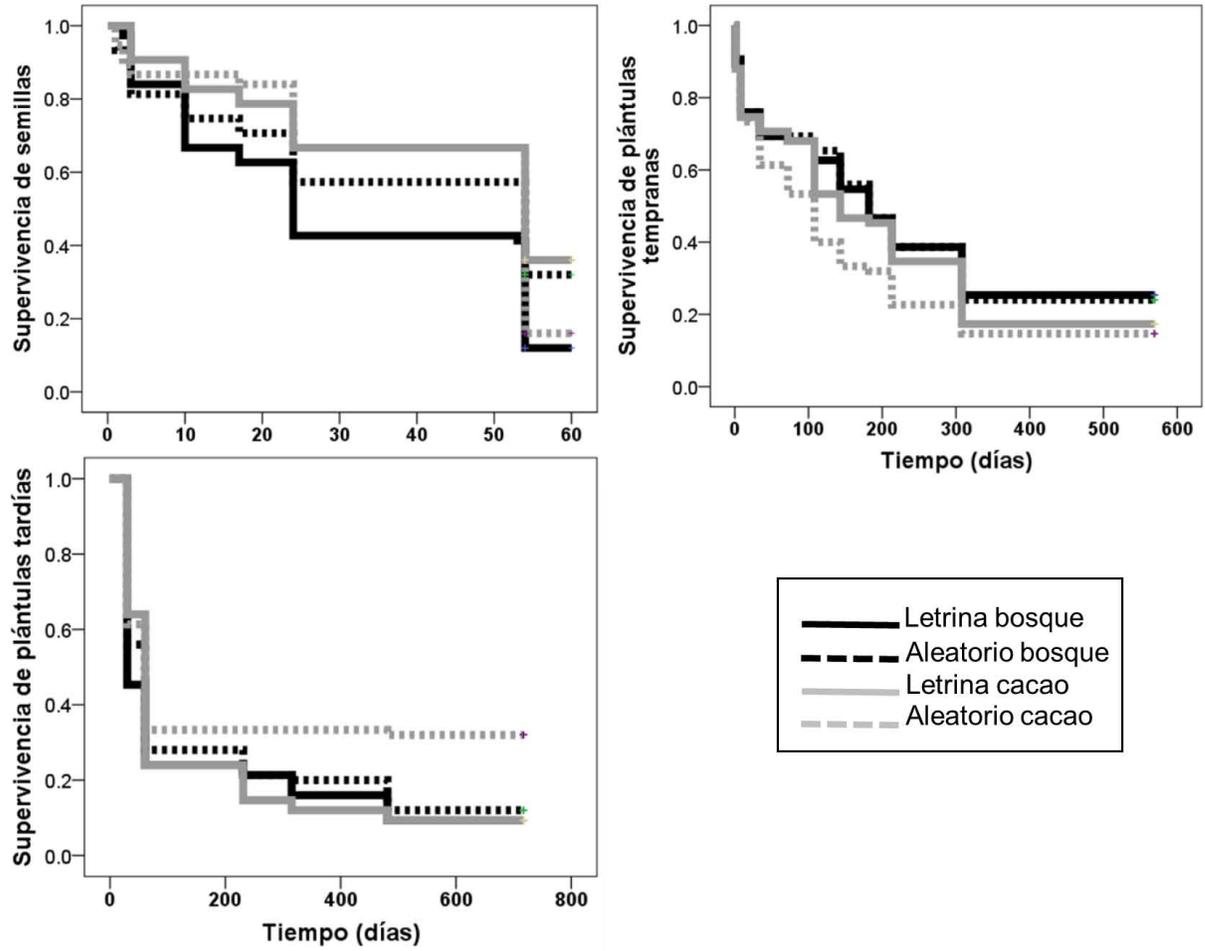


Figura 3.

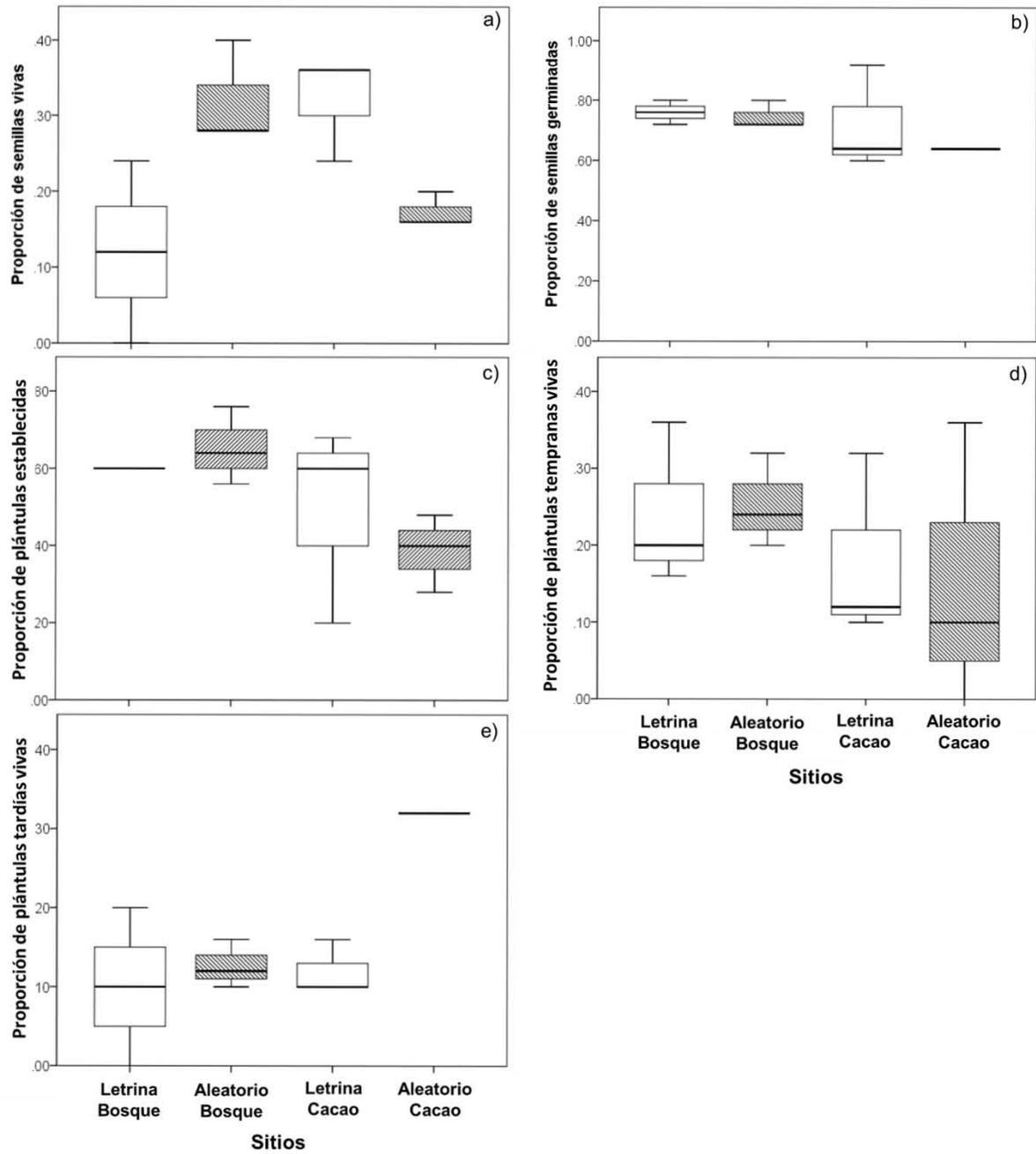


Figura 4.

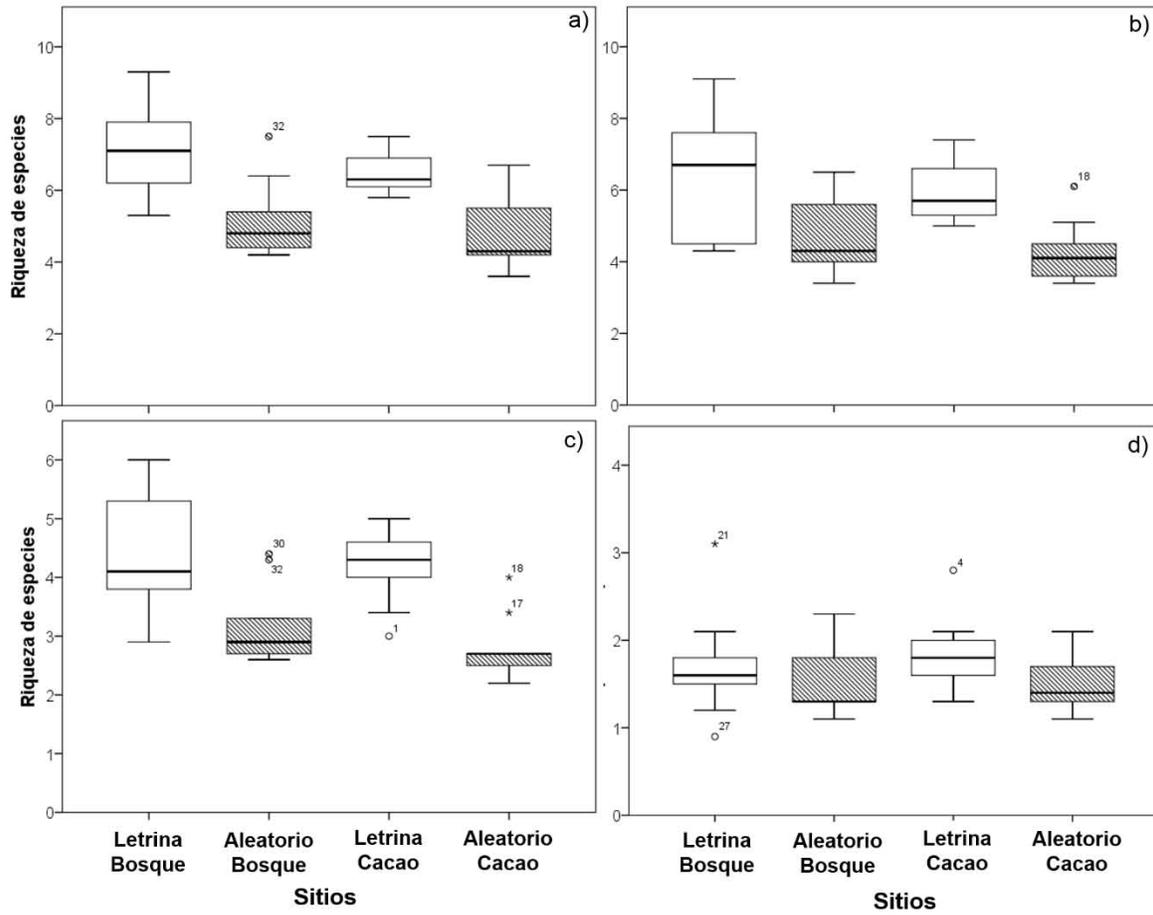
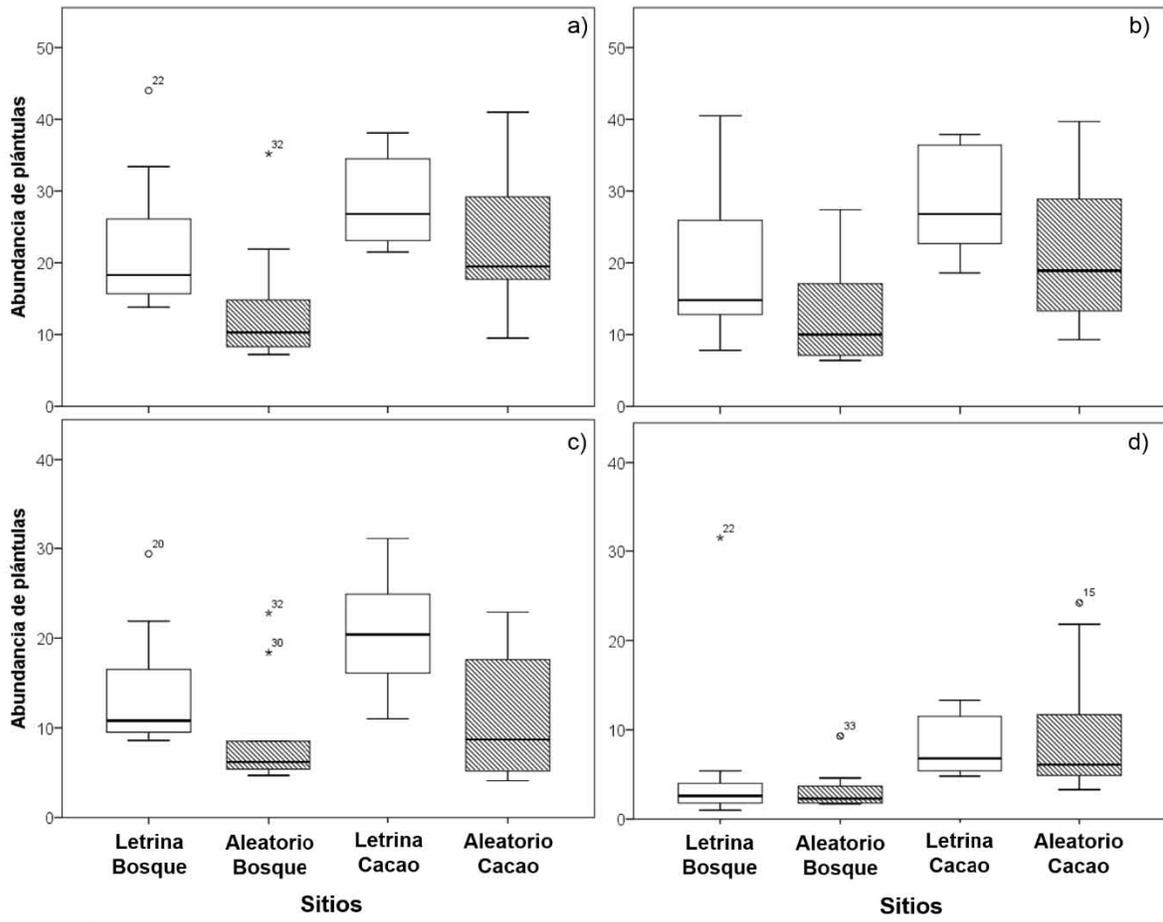


Figura 5



CAPITULO TERCERO

Lluvia de semillas y banco de plántulas en una transición entre cacao de sombra y bosque: implicaciones para el mantenimiento de la diversidad de árboles nativos en agroecosistemas bajo sombra

RESUMEN

Los agroecosistemas tropicales con sombra de especies nativas mantienen altos niveles de biodiversidad, aunque se desconoce cómo los procesos ecológicos de la lluvia de semillas y el establecimiento de plántulas son mantenidos en estos agroecosistemas. El objetivo general de este estudio fue cuantificar la lluvia de semillas y el banco de plántulas en cacaotales de sombra bajo manejo rústico y en bosque conservado, a través de un área de transición suave entre ambos hábitats. Para esto se colectó la lluvia de semillas usando trampas de semillas colocadas a lo largo de tres transectos de 450 m de longitud (la mitad de cada transecto en cada hábitat). Asimismo, en cada transecto se realizó un inventario de plántulas en parcelas de 1 m² y un inventario de árboles con diámetro a la altura del pecho ≥ 10 cm. En total se registraron 15,630 semillas y 1,388 plántulas de árboles. Se encontró que sólo el 9% de las semillas y el 30% de las plántulas se originaron de un evento de dispersión. Asimismo, el 94% de las semillas y el 80% de las plántulas que se originaron de un evento de dispersión, fueron dispersadas por animales frugívoros. Al evaluar el efecto de la posición en el transecto y del tipo de hábitat sobre la lluvia de semillas y el establecimiento de plántulas, únicamente se encontró un número significativamente mayor de especies de semillas dispersadas por viento en el bosque y un número mayor de plántulas con síndrome de dispersión por viento a lo largo de este mismo hábitat. En conclusión los cacaotales rústicos con sombra de especies nativas, tienen el potencial de favorecer el intercambio de semillas con los bosques adyacentes, así como el establecimiento de plántulas y su diversidad, gracias a la incursión de diferentes frugívoros (e.g. *Alouatta pigra*) atraídos al cultivo, aunque son necesarias investigaciones futuras para corroborar dicho flujo entre hábitats.

INTRODUCCIÓN

La lluvia de semillas y el establecimiento de plántulas juegan un papel primordial en la 'limitación del reclutamiento', un mecanismo que es crucial para el mantenimiento de la gran diversidad de plantas en estos ecosistemas (Nathan & Muller-Landau 2000, Muller-Landau *et al.* 2002, Terborgh *et al.* 2011, Vargas & Stevenson 2014). Estos procesos no sólo juegan un papel importante en la regeneración de la vegetación y el mantenimiento de la diversidad en bosques conservados, sino que también son cruciales para la recuperación de la vegetación en hábitats degradados (Wunderle 1997).

La recuperación de la vegetación tropical en hábitats degradados enfrenta dos grandes barreras. En primer lugar, la regeneración depende de la llegada de semillas, la cual a su vez depende de la ocurrencia de una fuente adecuada de propágulos, así como de la presencia del vector de dispersión de dichas semillas (Chapman & Chapman 1999, Holl 1999, Martínez-Garza *et al.* 2009, Svenning & Wright 2005, Wijdeven & Kuzee 2000). La segunda barrera la constituyen un gran número de factores bióticos y abióticos que afectan de manera negativa el destino de las semillas, limitando severamente el establecimiento de plántulas en áreas perturbadas (Dalling & Burslem 2008).

Las características de la lluvia de semillas en un momento y lugar dados dependen de la disponibilidad de semillas y de su dispersión. En bosques tropicales lluviosos, la dispersión de semillas de plantas leñosas con frutos carnosos ocurre predominantemente por medio de animales frugívoros (Jordano 2000), y por lo tanto la presencia de estos animales es crucial para la regeneración de la vegetación, no sólo en bosques conservados, sino también en áreas degradadas (Muscarella & Fleming 2007). Sin embargo, la degradación de los hábitats frecuentemente altera las abundancias y/o la movilidad de los animales frugívoros y por lo tanto el proceso de dispersión mediado por estos animales se puede ver severamente limitado (McConkey *et al.* 2012). Por este

motivo, la lluvia de semillas en áreas degradadas, en particular áreas abiertas como pastizales, está dominada por semillas dispersadas por viento (Holl 1999).

Para el caso de las semillas zoócoras que logran llegar a áreas abiertas, estas son dispersadas principalmente por aves y murciélagos (Faria *et al.* 2006, Wunderle 1997). Sin embargo, la mayoría de las semillas dispersadas por estos animales son de árboles pioneros (Wijdeven & Kuzee 2000), mientras que la llegada de semillas de árboles de sucesión tardía o de bosque maduro puede ser muy baja (Cramer *et al.* 2007). Esto último se debe a que estas especies frecuentemente tienen frutos y/o semillas grandes cuya dispersión depende de un grupo más restringido de animales frugívoros, incluyendo mamíferos terrestres y arbóreos de mayor tamaño (> 1 kg; Hamman & Curio 1999). Lamentablemente, las poblaciones de muchas de estas especies de animales desaparecen o disminuyen rápidamente en los paisajes perturbados (Gilbert 2003) con potenciales efectos de cascada que pueden llevar a cambios en la estructuración de las comunidades de plantas (Stevenson & Aldana 2008).

La mayoría de la información disponible sobre la lluvia de semillas y establecimiento de plántulas en áreas tropicales degradadas viene de estudios en áreas abiertas, e.g. pastizales (Holl 1999), y es poco lo que se conoce acerca de qué tan serias son las barreras de regeneración en sitios con otro tipo de perturbaciones (e.g. plantaciones forestales, cultivos bajo sombra). Por ejemplo, algunos estudios han mostrado que hábitats antropogénicos que mantienen cierta complejidad en la estructura y la composición de la vegetación (e.g. plantaciones forestales, cultivos bajo sombra) facilitan la llegada de animales dispersores de semillas (Chapman & Chapman 1999, Zamora & Montagnini 2007), sugiriendo que este tipo de áreas puede facilitar la regeneración de un mayor número de especies arbóreas, incluyendo especies de bosque maduro (Breitbach *et al.* 2010, Guevara *et al.* 1986, Hooper *et al.* 2004).

En el caso de los agroecosistemas tropicales bajo sombra que poseen un estrato arbóreo de especies nativas por encima del cultivo de interés económico (e.g. cafetales o cacaotales de sombra) se ha demostrado que permiten la persistencia de muchas especies de plantas y animales nativos (Estrada *et al.* 2012, Perfecto & Vandermeer 2008, Zárate *et al.* 2014). Sin embargo, es relativamente poco lo que se conoce acerca del mantenimiento de los diferentes procesos ecológicos necesarios para la regeneración natural de la vegetación nativa en estos agroecosistemas. El objetivo general de este estudio fue comparar, tanto la lluvia de semillas como el banco de plántulas establecidas, en cacaotales de sombra con manejo rústico y bosque conservado, a través de un área de transición entre ambos hábitats. De manera particular, se pretendió contestar las siguientes preguntas: (i) ¿Cuál es la importancia relativa en la lluvia de semillas y el banco de plántulas, de especies e individuos que fueron dispersados vs. no dispersados a lo largo de la transición entre los hábitats?, y (ii) Para las especies e individuos dispersados y no dispersados, ¿cuál es la importancia relativa de la dispersión por animales vs. dispersión por viento a lo largo de la transición entre los hábitats?

MÉTODOS

Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en el paisaje antropogénico al este del río Lacantún en la Selva Lacandona, en el ejido de “Playón de la Gloria”, municipio de Marqués de Comillas, estado de Chiapas, México (16° 8' 58.13" N - 90° 53' 40.27" W; Figura 1). La vegetación natural predominante corresponde al bosque tropical lluvioso (Holdridge 1967). Esta región registra una temperatura media anual de 24 a 26 °C con una precipitación media anual de 2,500 a 3,500 mm (Estrada *et al.* 2008).

La investigación se realizó en un área de 120 ha cubierta de plantaciones de cacao con diferencias de manejo (activas o inactivas, con o sin árboles de

sombra) que colindan con un bloque de bosque maduro relativamente bien conservado de más de 2,000 ha. Las plantaciones de cacao que se escogieron para este estudio son plantaciones activas y están bajo manejo rústico (*sensu* Moguel y Toledo 1999). En términos de vegetación nativa, estas plantaciones presentan valores de riqueza de especies de árboles similares a las observadas en el bosque, aunque tienen una menor densidad de árboles y lianas que el bosque (Zárate *et al.* 2014). Para ambos tipos de hábitat (cacaotal y bosque) las tres especies de árboles con mayor índice de valor de importancia (IVI) son las mismas: *Dialium guianense* Aubl. (IVI 20% - 27%) *Ampelocera hottlei* Standl. (IVI 13.5 % - 24%), y *Brosimum alicastrum* Berg (IVI 11.5% - 16.4%; Zárate *et al.* 2014), todas ellas dispersadas por animales frugívoros.

Diseño experimental y muestreo

Se ubicaron tres transectos en el área de transición entre el cacao y el bosque, perpendiculares al borde entre hábitats. Cada transecto fue de 450 m de largo, con la mitad de su extensión en cada hábitat (Figura 1). Los transectos estuvieron separados entre sí por aproximadamente 250 m. A lo largo de cada transecto se ubicaron 10 ‘estaciones experimentales’, una cada 50 m. En cada estación se colocó una trampa para medir la lluvia de semillas y dos parcelas para el registro de plántulas.

Lluvia de semillas.- Se colocaron un total de 30 trampas de semillas con un área de captura de 1 m² cada una (10 trampas por transecto). Las trampas fueron construidas con tela tul de tamaño 100 cm x 100 cm con 60 cm de profundidad y fueron atadas con hilos a ramas de la vegetación circundante, de tal manera que quedaron suspendidas a 1.5 m del suelo (Stevenson & Vargas 2008). Las trampas se revisaron quincenalmente durante 12 meses (julio del 2012 a junio del 2013). En cada revisión, las semillas, frutos y diásporas (de aquí en adelante referidas únicamente como ‘semillas’) que se encontraran en cada trampa fueron recogidas

y secadas en un horno a 50 °C durante tres días. En el caso de los frutos viables con semillas maduras y potencialmente germinables que fueron colectados en las trampas de semillas, se hizo una estimación del número de semillas por fruto y se incluyeron estos valores en el cálculo de semillas colectadas. Con la ayuda de expertos, cada semilla fue identificada hasta el menor nivel taxonómico posible. Las semillas fueron clasificadas según su morfología en dos grupos: (i) zoócoras: semillas acompañadas de alguna estructura carnosas y por lo tanto dispersadas por animales frugívoros, y (ii) anemócoras: semillas dispersadas por viento. Semillas con otros vectores de dispersión, tales como agua, adherencia al exterior de animales o animales granívoros terrestres no caerían en el tipo de trampa de semillas utilizado en este estudio, excepto en casos de caída debajo del árbol parental, los cuales no se consideraron producto de eventos de dispersión (ver abajo).

Banco de plántulas de especies arbóreas. - Durante el mes de septiembre del 2012 se contaron e identificaron, por única vez, todas las plántulas < 50 cm de altura de especies arbóreas, en un total de 60 parcelas de 1 m² (2 parcelas por estación, y 20 por transecto). Las dos parcelas de cada estación se colocaron a una distancia de 3 m a la izquierda y derecha de la trampa de semillas. Al igual que para las semillas, se categorizó cada especie de acuerdo a su más probable vector de dispersión primaria (zoocoria y anemocoria). Con la ayuda de expertos cada plántula fue identificada hasta el menor nivel taxonómico posible y a través de la literatura se identificó su más probable vector de dispersión.

Origen de semillas y plántulas de árboles: dispersadas vs. no dispersadas. - Para establecer si las semillas colectadas (únicamente de especies arbóreas) y las plántulas registradas fueron producto de un evento de dispersión, o si se originaron a partir de un árbol parental cercano, se realizó un inventario de todos los árboles con DAP ≥ 10 cm cuyo tronco estuviera dentro, y/o parte de la copa se proyectara sobre, un círculo de 20 m de radio alrededor de cada estación. Las semillas y plántulas con un individuo adulto de la misma especie dentro del área

circundante fueron catalogadas como ‘no dispersadas’ y las otras como ‘dispersadas’.

Análisis estadísticos

Las semillas de arbustos y lianas colectadas en las trampas de semillas se consideraron únicamente para la descripción general de la lluvia de semillas. En los demás análisis sólo se usaron las semillas de árboles, ya que únicamente para éstas se contó con el inventario de individuos adultos que permitiera clasificar su origen (dispersadas vs. no dispersadas). Todos los análisis que se describen a continuación se llevaron a cabo únicamente con especies arbóreas.

Para establecer el efecto del hábitat y de la posición en los transectos sobre la lluvia de semillas y el banco de plántulas, se analizaron los datos usando modelos lineales generalizados. Las variables independientes fueron el tipo de hábitat (factor con dos niveles: cacaotal, bosque) y la distancia con respecto al interior del cacaotal (variable continua con valores entre 0 y 450 m). Las variables de respuesta fueron: (i) número de semillas/plántulas (en el caso de semillas este valor representa el acumulado de semillas en cada estación a lo largo de un año de muestreo), (ii) número de especies de semillas/plántulas, (iii) proporción de semillas/plántulas zoócoras, y (iv) proporción de especies de semillas/plántulas zoócoras. Para los valores de frecuencia absoluta, se utilizó una distribución del error tipo “quasipoisson” con una función de vínculo tipo “log”, mientras que para los valores de frecuencia relativa la distribución del error fue “quasibinomial” con función de vínculo “logit”. Para ajustar el modelo a los datos se utilizó la función “glm”. Este análisis fue implementado con el programa estadístico R versión 3.1.0 paquete “multcom”.

Para evaluar las diferencias entre hábitats en la composición de todas las especies (dispersadas y no dispersadas) presentes en la lluvia de semillas y en el banco de plántulas, se realizaron dos análisis de escalamiento multidimensional no métrico. Para estos análisis se construyeron dos matrices de presencia

ausencia, donde las filas estuvieron representadas por las 30 estaciones. En una matriz las columnas fueron las especies arbóreas presentes en la lluvia de semillas (45 especies) y en la otra matriz las columnas fueron las especies arbóreas presentes en el banco de plántulas (36 especies). Estos datos fueron analizados a través del programa estadístico R (R Development Core Team 2013) con el paquete "vegan" versión 2.0-7.

RESULTADOS

Lluvia de semillas

En total se colectaron en las trampas, durante un año de muestreo, 18,254 semillas (12,406 en cacao, 5,848 en bosque) de un total de 137 especies de plantas leñosas (90 especies en cacao y 110 especies en bosque). De este número, 15,630 fueron de árboles (49 especies), 1,481 de lianas (33 especies), 605 de arbustos (16 especies) y 538 no identificadas (39 morfo especies). La mitad de las especies presentaron dispersión por animales frugívoros (33 especies de árboles, 6 especies de lianas y 10 de arbustos), mientras que la otra mitad presentaron dispersión por viento (16 especies de árboles, 27 especies de lianas y 6 especies de arbustos).

En el caso de las semillas de especies arbóreas se encontró que la mayoría de las semillas corresponden a semillas no dispersadas (91%), i.e. aquellas colectadas en la cercanía de un árbol potencialmente parental, y un menor porcentaje a semillas dispersadas (9%; $G = 108.870$, $gl = 1$, $P < 0.001$). En el caso de estas últimas, se encontró que las semillas dispersadas por frugívoros representan el mayor número de semillas dispersadas en ambos hábitat (1,335 semillas ó 94% dispersadas por animales, vs. 88 semillas ó 6% dispersadas por viento; $G = 168.493$, $gl = 1$, $P < 0.001$; Figura 2). Tanto para las semillas dispersadas por frugívoros como las semillas dispersadas por viento se encontró una tendencia que muestra los valores más altos en el bosque (animales: 933;

viento: 53) en comparación con los cacaotales (animales: 402; viento: 35; $G = 3.443$, $gl = 1$, $P = 0.063$; Figura 2a). Por el contrario, la gran mayoría de las semillas no dispersadas fueron colectadas en los cacaotales (75% de 10,854) y un menor número en el bosque (25% de 3,553; Figura 2b).

Respecto a las semillas no dispersadas, se encontró que en los cacaotales 78% fueron de *Ficus* (8,462 semillas) y 18 especies representaron el 22% (2,365) restante. Para el caso de las semillas no dispersadas en el bosque, 16 especies representaron el 94% (3,023 semillas) de las semillas colectadas. En ambos hábitats, luego de las semillas de *Ficus*, las semillas de *Dialium guianense* y *Ampelocera hottlei* fueron las más abundantes en las trampas de semillas. En el caso de las semillas dispersadas, *Ficus* representó el 81% (341 semillas) de las semillas dispersadas en los cacaotales, mientras que 15 especies representaron el 19% restante (80 semillas; Tabla 1). Por el contrario, en el bosque 17 especies representaron el 54% (505 semillas) de las semillas dispersadas, mientras que *Ficus* contribuyó con el 46% restante (Tabla 1).

Cuando se consideró el efecto del hábitat y la posición de la estación en el transecto sobre el número total de especies e individuos de semillas de árboles colectadas (sin tener en cuenta la procedencia), los resultados mostraron una diferencia marginalmente significativa en el número de semillas con síndrome de dispersión zoócora (hábitat: $F_{1,28} = 4.114$, $P = 0.052$; Anexo 1), con más semillas colectadas en los cacaotales que el bosque. Asimismo, los resultados también mostraron una diferencia significativa sobre el número de especies con síndrome de dispersión anemócora (hábitat: $F_{1,28} = 4.190$, $P = 0.050$; Anexo 1), esta vez con más especies colectadas en el bosque que en los cacaotales.

Al evaluar el efecto del tipo de hábitat para el número promedio de semillas y de especies de semillas de árboles dispersadas por animales o viento (originadas en un evento de dispersión), los resultados mostraron que únicamente para el caso del número de especies dispersadas por viento hubo una diferencia marginalmente significativa ($F_{1,28} = 4.093$, $P = 0.053$), con más especies en el

bosque que en el cacao (Figura 3d). Por otro lado, cuando se evaluó el efecto de la posición de la estación en el transecto, los resultados no mostraron diferencias significativas (Anexo 1, Figura 4a, b, c, d). Asimismo para la proporción de especies e individuos de semillas dispersadas, en ninguno de los casos (número de especies e individuos dispersados por animales frugívoros y por viento) se encontraron diferencias significativas.

En el caso de las semillas no dispersadas, se encontró que en el caso de semillas con síndrome de dispersión por animales frugívoros hay un número significativamente mayor de semillas en el cacao vs. el bosque ($F_{1,28} = 4.945$, $P = 0.035$; Figura 3e; Anexo 1). Para el caso de las especies sólo se observó una tendencia, no significativa, en el mismo sentido (Figura 3f; Anexo 1).

En ninguno de los casos (semillas dispersadas vs. no dispersadas) la posición de la estación a lo largo del transecto (desde interior del cacao hasta el interior del bosque) mostró un efecto significativo (Figura 4, Anexo 1). Asimismo para la proporción de especies e individuos de semillas no dispersadas, en ninguno de los casos (número de especies e individuos con síndrome de dispersión animal y por viento) se encontraron diferencias significativas.

Por otro lado, el análisis de ordenación de las especies de semillas arbóreas en la transición cacao - bosque no mostró ninguna agrupación aparente de las estaciones (stress = 0.3271; Linear fit, $R = 0.737$; Figura 5).

Banco de plántulas

En total se registraron 1,388 plántulas (bosque = 630; cacao = 758) de árboles nativos (38 especies; bosque = 27, cacao = 31) a lo largo de la transición cacao - bosque, donde el 90% de las plántulas (1,246) registradas en las parcelas de vegetación presentaron síndrome de dispersión zoócoro (Figura 6).

En términos de densidad relativa, cinco especies representaron el 79% y 80% del total de individuos registrados en bosque y cacao, respectivamente: *Ampelocera hottlei* (29% y 38%), *Brosimum alicastrum* (19% y 22%), *Brosimum*

lactescens (10% y 12.4%), *Vatairea lundellii* (12% y 4.5%) y *Castilla elástica* (8.4% y 3%; Tabla 1).

Por otro lado, al considerar la procedencia de las plántulas (de semillas dispersadas vs. no dispersadas) encontramos que el 30% (410 plántulas) del total de plántulas censadas fueron producto de un evento de dispersión (bosque: 192 vs. cacaotal: 218). Esto fue similar en los cacaotales y el bosque ($G = 0.4858$, $gl = 1$, $P = 0.485$). Sin embargo, para las plántulas dispersadas encontramos una relación significativa entre el hábitat y el síndrome de dispersión ($G = 43.455$, $gl = 1$, $P < 0.001$). En este caso, el porcentaje de plántulas dispersadas en cacao por animales frugívoros fue mayor que lo esperado (61%; Figura 6a), mientras que en el bosque hubo un mayor porcentaje (78%) de plántulas dispersadas por viento (Figura 6a). Para las plántulas no dispersadas, el hábitat y el síndrome de dispersión resultaron ser independientes ($G = 0.693$, $gl = 1$, $P = 0.405$; Figura 6b).

Cuando se evaluó el efecto del hábitat y la posición de la estación en el transecto sobre el número total de especies e individuos de plántulas (sin tener en cuenta la procedencia), los resultados solamente mostraron un incremento significativo del número de plántulas dispersadas por viento en dirección hacia el interior del bosque (posición de la estación: $F_{1,27} = 8.600$, $P = 0.006$; Anexo 1).

Al evaluar el efecto del tipo de hábitat sobre el número de especies e individuos de plántulas dispersadas por animales frugívoros o viento (originadas en un evento de dispersión), sólo se encontró una diferencia marginalmente significativa sobre el número de especies de plántulas con síndrome de dispersión zoócoro ($F_{1,28} = 3.168$, $P = 0.086$), con más especies registradas en el cacao (Figura 7b) y el número de individuos de plántulas dispersadas por viento ($F_{1,28} = 3.634$, $P = 0.067$), con más individuos de plántulas registradas en el bosque (Figura 7c). Por otro lado, cuando se consideró la posición de la estación en el transecto, nuestros resultados sólo mostraron un incremento significativo del número de plántulas dispersadas por viento en dirección hacia el interior del bosque ($F_{1,27} = 8.319$, $P = 0.007$; Figura 8c). Asimismo, para la proporción de

especies e individuos de plántulas originadas a través de un evento de dispersión, en ninguno de los casos (número de especies e individuos con síndrome de dispersión animal y por viento) se encontraron diferencias significativas.

En el caso de las plántulas no dispersadas, no se encontró ningún efecto significativo (Figuras 7 y 8; Anexo 1). Asimismo no se encontraron diferencias significativas en síndrome de dispersión animal y por viento para la proporción de especies e individuos de plántulas no dispersadas.

Por otro lado, al igual que con las semillas, el análisis de ordenación de las especies de plántulas arbóreas en la transición cacao - bosque no mostró ninguna agrupación aparente entre los sitios (stress = 0.3271; Linear fit, R = 0.737; Figura 9).

DISCUSIÓN

En un contexto general, los resultados muestran que los cacaotales con manejo rústico mantienen un patrón de lluvia de semillas y establecimiento de plántulas muy semejantes a lo encontrado en los bosques conservados adyacentes. Otras investigaciones que han evaluado el rol de la lluvia de semillas y el establecimiento de plántulas en plantaciones forestales han encontrado patrones similares al nuestro (Zamora & Montagnini 2007). Esto sugiere que potencialmente este tipo de cultivos bajo sombra con manejo rústico conservan una estructura y composición vegetal que permiten mantener y atraer animales dispersores, los cuales, a su vez, contribuyen a la regeneración de la vegetación nativa en estos sistemas agroforestales (Zárate *et al.* 2014, Capítulo 2).

En general, al considerar la procedencia de las semillas y plántulas de árboles se encontró que en ambos hábitats, la mayoría de los individuos registrados en las trampas de semillas y en las parcelas de vegetación provienen de eventos no dispersivos (91% de las semillas y 70% de las plántulas). Esto concuerda con otros estudios en los que se ha encontrado que la mayoría de

individuos presentes en la lluvia de semillas y en el banco de plántulas provienen de elementos no dispersados (bajo el parental; Barbosa & Pizo 2006, Clark *et al.* 2001, 2005, Terborgh *et al.* 2011). Sin embargo, algunos de los autores de estos estudios, afirman que los elementos no dispersados (semillas y plántulas jóvenes bajo los parentales) contribuyen poco o nada a las fases más tardías del reclutamiento, mientras que las semillas y plántulas que logran evadir los efectos dependientes de la distancia y de la densidad tienen mayor probabilidad de contribuir a las siguientes generaciones (Terborgh *et al.* 2011). Por otro lado, otros autores han reportado que la mayoría de semillas que arriban a las trampas de semillas o se establecen en un micro-sitio tienen su origen en la dispersión activa (Martínez-Ramos & Soto 1993, Webb *et al.* 2001). Estas diferencias entre los estudios pueden ser consecuencia de la composición local de dispersores y su efectividad, así como diferencias metodológicas tales como número de trampas usadas, forma en la que estimen la dispersión (mediante modelos o de manera empírica), duración del estudio, entre otros.

La dispersión por animales frugívoros es la forma dominante de diseminación de semillas en los bosques tropicales (Howe & Smallwood 1982, Martínez-Ramos & Soto-Castro 1993). Incluso en estudios que evalúan la lluvia de semillas en ambientes altamente degradados (e.g. pastizales inducidos), la dispersión por animales resulta ser la más común (Martínez-Garza *et al.* 2009). En el presente estudio se encontró que la mayoría de las semillas y plántulas de especies arbóreas originadas por un evento de dispersión, tanto en cacaotales como en bosque, corresponden a individuos y especies adaptados para la dispersión por animales frugívoros. Esto sugiere fuertemente que algunos frugívoros que utilizan como hábitats permanentes o temporales a los cultivos de sombra contribuyen de manera directa a través de la dispersión de semillas con la regeneración de la vegetación en estos sistemas arbóreos (Zamora & Montagnini 2007, Zárate *et al.* 2014).

Dentro del grupo de animales frugívoros que indudablemente utilizan los cacaotales de sombra, se encuentran aves y murciélagos frugívoros (Faria *et al.* 2009). Estos grupos de organismos dispersan hacia hábitat degradados principalmente semillas pequeñas, las cuales frecuentemente pertenecen a especies de sucesión temprana (Medellín & Gaona 1999). Por otro lado, las semillas de bosque maduro, frecuentemente de tamaño grande, pueden verse limitadas por la ausencia de otros grupos de dispersores (e.g. mamíferos arbóreos) en sistemas perturbados (Cramer *et al.* 2007). Sin embargo, algunas especies animales capaces de dispersar semillas grandes, tales como monos aulladores y monos araña se han encontrado en el área de los cacaotales del presente estudio, usando recurrentemente y/o permanentemente este tipo de agroecosistemas (Zárate *et al.* 2014). Los resultados mostraron que el 83% de las semillas colectadas en los cacaotales fueron semillas con un tamaño ≤ 1 mm, principalmente del género *Ficus*, mientras que en el bosque, el mayor número de semillas dispersadas (52% de 15 especies), correspondió a especies con semillas ≥ 3 mm. En un estudio previo se encontró que la mayoría de semillas dispersadas por los monos en los cacaotales correspondieron al género *Ficus*. Asimismo, la densidad relativa de *Ficus* spp. en los cacaotales fue de un orden de magnitud mayor que en el bosque (7% vs. 0.7%, Zárate *et al.* 2014). Entonces, los cacaotales de sombra, a pesar de tener una estructura y composición vegetal de alta calidad, pueden estar experimentando una fuerte limitación de semillas grandes de especies arbóreas, probablemente debido a la remoción de árboles con semillas grandes del cultivo (Zárate *et al.* 2014). Las decisiones de manejo de este tipo pueden ser fundamentales en determinar la biodiversidad que estos sistemas van a mantener a largo plazo.

Los agroecosistemas arbóreos que han sufrido cambios en la estructura de la vegetación, en las características del suelo y en las condiciones micro climáticas, pueden afectar a la biodiversidad asociada a estas plantaciones (Perfecto & Vandermeer 2008). Sin embargo, los resultados del presente estudio

no mostraron un efecto del tipo de hábitat, ni de la posición de las estaciones a lo largo de la transición bosque – cacaotal, sobre el número de especies o individuos de plántulas con síndrome de dispersión animal. En teoría, la supervivencia de semillas y plántulas depende de características morfo-fisiológicas (germinación, latencia), de la disponibilidad de recursos abióticos (luz, humedad) y de la acción de organismos mutualistas o antagonistas (Clark & Poulsen 2001, Dalling & Burslem 2008, Holl 1999, Martínez-Garza & González-Montagut 1999, Muller-Landau *et al.* 2002). No obstante, estos cacaotales de sombra aparentemente mantienen características bióticas y abióticas muy semejantes a las encontradas en el bosque, permitiendo la regeneración natural de la vegetación (Capítulo 2) y favoreciendo el mantenimiento de la diversidad de plántulas en este tipo de plantaciones.

En el caso de las especies con síndrome de dispersión anemocórico, los resultados mostraron que un número menor de semillas y de plántulas se establecieron en los cacaotales que en el bosque. La densidad de árboles con síndrome de dispersión anemócoro en los cacaotales fue igual a la encontrada en el bosque (30 individuos en 0.3 ha en ambos hábitat, Zárate *et al.* 2014), y por lo tanto no explica la menor presencia de semillas y plántulas en los cacaotales. Se ha visto que la dispersión por viento puede ser la forma predominante de dispersión de semillas en áreas degradadas (Martínez-Garza *et al.* 2009). No obstante, el establecimiento de plántulas de especies anemócoras puede verse limitado por el tamaño de sus semillas, asociado a la presencia abundante de hojarasca en el suelo de los cacaotales (Ingle 2003, Diego Zárate observación personal). Sin embargo, la baja presencia de plántulas dispersadas por viento en los cacaotales estudiados puede ser consecuencia directa del bajo número de semillas con este síndrome.

Implicaciones para el mantenimiento de la riqueza de especies arbóreas en sistemas agroforestales

Los vectores bióticos y abióticos de dispersión de semillas tienen un efecto crucial sobre los patrones de distribución de las especies de árboles tropicales (Beckman & Rogers 2013). Sin embargo, cuando un sistema es modificado, los cambios en el hábitat traen consigo una serie de efectos de cascada, entre los cuales se pueden encontrar las alteraciones en el comportamiento del vector de dispersión, con cambios en las distancias de dispersión de semillas (Breitbach *et al.* 2012). Dichos cambios, pueden reducir las probabilidades de reclutamiento de plántulas y juveniles, afectando la diversidad y composición de la comunidad de plantas (Beckman & Rogers 2013). En esta investigación, los resultados sugieren que los cacaotales rústicos con sombra de especies nativas, podrían estar favoreciendo el intercambio de semillas con los bosques adyacentes, mediado por diferentes vectores de dispersión. Esto podría contribuir a un enriquecimiento constante del banco de semillas de estos sistemas alterados (Tschardt *et al.* 2005). Sin embargo, esto debe ser corroborado con estudios futuros donde se evalúe el flujo de semillas por especies focales altamente móviles y frugívoras como las aves, los murciélagos y los monos araña.

LITERATURA CITADA

BARBOSA, K. C. & PIZO, M. A. 2006. Seed rain and seed limitation in a planted gallery forest in Brazil. *Restoration Ecology* 14:504-515.

BECKMAN, N. G. & ROGERS, H. S. 2013. Consequences of seed dispersal for plant recruitment in tropical forests: interactions within the seedscape. *Biotropica* 45:666-681.

BREITBACH, N., LAUBE, I., STEFFAN-DEWENTER, I. & BÖHNING-GAESE, K. 2010. Bird diversity and seed dispersal along a human land-use gradient: high seed removal in structurally simple farmland. *Oecologia* 162:965-976.

BREITBACH, N., BÖHNING-GAESE, K., LAUBE, I. & SCHLEUNING, M. 2012. Short seed-dispersal distances and low seedling recruitment in farmland populations of bird-dispersed cherry trees. *Journal of Ecology* 100:1349-1358.

CHAPMAN, C. A. & CHAPMAN, L. J. 1999. Forest restoration in abandoned agricultural land: a case study from East Africa. *Conservation Biology* 13:1301-1311.

CLARK, C.J., POULSEN, J.R., & PARKER, V. T. 2001. The role of arboreal seed dispersal groups on the seed rain of a lowland tropical forest. *Biotropica* 33:606-620.

CLARK, C.J., POULSEN, J. R., BOLKER, B. M., CONNOR, E. F. & PARKER, V. T. 2005. Comparative seed shadows of bird, monkey, and wind-dispersed trees. *Ecology* 86:2684-2694.

CRAMER, J., MESQUITA, R., BENTOS, T., MOSER, B. & WILLIAMSON, G. 2007. Forest fragmentation reduces seed dispersal of *Duckeodendron cestroides*, a central amazon endemic. *Biotropica* 39:709-718.

DALLING, J. W., & BURSLEM, D. F. R. P. 2008. Anthropogenic disturbance in tropical forests: toward a functional understanding of seedling responses. Pp. 332–351 en Leck, M. A., Parker, T. & Simpson, R. L. (eds.). *Seedling ecology and evolution*. Cambridge University Press. Cambridge.

ESTRADA, A., VAN BELLE, S. & GARCÍA DEL VALLE, Y. 2008. A survey of black howler (*Alouatta pigra*) and spider (*Ateles geoffroyi*) monkeys along the río Lacantún, Chiapas, Mexico. *Neotropical Primates* 12:70-75.

ESTRADA, A., RABOY, B. E. & OLIVEIRA, L. C. 2012. Agroecosystems and primate conservation in the tropics: a review. *American Journal of Primatology* 74:696-711.

FARIA, D., LAPS, R. R., BAUMGARTEN, J. & CETRA, M. 2006. Bat and bird assemblages from forests and shade cacao plantations in two contrasting landscapes in the Atlantic rainforest of southern Bahia, Brazil. *Biodiversity Conservation* 15:587-612.

GILBERT, K. A. 2003. Primates and fragmentation of Amazon forest. Pp. 145-157 en Marsh, L. K. (ed.). *Primates in fragments: ecology and conservation*. Kluwer Academic/Plenum Publishers. New York.

GUEVARA, S., PURATA, E. & VANDER DER MAAREL, E. 1986. The role of remnant forest trees in tropical secondary succession. *Vegetatio* 66:77-84.

HAMANN, A & CURIO, E. 1999. Interactions among frugivores and fleshy fruit trees in a Philippine submontane rainforest. *Conservation Biology* 13:766-773.

HOLL, K. D. 1999. Factors limiting tropical moist forest regeneration in agricultural land: seed rain, seed germination, microclimate and soil. *Biotropica* 31:229-242.

HOOPER, E. R., LEGENDRE, P. & CONDIT, R. 2004. Factors affecting community composition of forest regeneration in deforested, abandoned land in Panama. *Ecology* 85:3313-3326.

HOWE, H. F., SMALLWOOD, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:201-228.

INGLE, N. 2003. Seed dispersal by wind, birds, and bats between Philippine montane rainforest and successional vegetation. *Oecologia* 134:251-261.

JORDANO, P. 2000. Fruits and frugivory. Pp. 125-166 en: Fenner, M. (ed.). *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. CABI Publisher. Wallingford.

MARTÍNEZ-GARZA, C. & GONZALEZ-MONTAGUT, R. 1999. Seed rain from forest fragments into tropical pastures in Los Tuxtlas, Mexico. *Plant Ecology* 145:255–265.

MARTÍNEZ-GARZA, C., FLORES-PALACIOS, A., DE LA PEÑA-DOMENE, M. & HOWE, H. F. 2009. Seed rain in a tropical agricultural landscape. *Journal of Tropical Ecology* 25:541-550.

MARTÍNEZ-RAMOS, M. & SOTO-CASTRO, A. 1993. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. *Vegetatio* 108:299-318.

MCCONKEY, K. R., PRASAD, S., CORLETT, R. T., CAMPOS-ARCEIZ, A., BRODIE, J. F., ROGERS, H. & SANTAMARIA, L. 2012. Seed dispersal in changing landscapes. *Biological Conservation* 146:1-13.

MEDELLÍN, R. A. & GAONA, O. 1999. Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats in Chiapas, Mexico. *Biotropica* 31:432-441.

MOGUEL, P. & TOLEDO, V. 1999. Biodiversity and conservation in traditional coffee systems of México. *Conservation Biology* 13:11-21.

MULLER-LANDAU, H. C., WRIGHT, S. J., CALDERÓN, O., HUBBELL, S. P. & FOSTER, R. B. 2002. Assessing recruitment limitation: concepts, methods and examples for tropical forest trees. Pp. 35-53 en Levey, J., Silva, W. R. &

Galetti, M. (eds.). *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CAB International. Oxfordshire.

MUSCARELLA, R. & T. FLEMING, H. 2007. The role of frugivorous bats in tropical forest succession. *Biological Reviews* 82:573-590.

NATHAN, R. & MULLER-LANDAU, H. C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 15:278-285.

PERFECTO, I. & VANDERMEER, J. 2008. Biodiversity conservation in tropical agroecosystems. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1134:173-200.

R CORE TEAM. 2013. R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. ISBN 3-900051-07-0. Available online at: <http://www.R-project.org>.

STEVENSON, P. R. & ALDANA, A. M. 2008. Potential effects of Ateline extinction and forest fragmentation on plant diversity and composition in the western Orinoco basin, Colombia. *International Journal of Primatology* 29:365-377.

STEVENSON, P.R. & VARGAS, I.N. 2008. Sample size and appropriate design of fruit and seed traps in tropical forests. *Journal of Tropical Ecology* 24:95-105.

SVENNING J. C. & WRIGHT, S. J. 2005. Seed limitation in a Panamanian forest. *Journal of Ecology* 93:853-862.

TERBORGH, J., ALVAREZ-LOAYZA, P., DEXTER, K., CORNEJO, F. & CARRASCO, C. 2011. Decomposing dispersal limitation: limits on fecundity or seed distribution? *Journal of Ecology* 99:935-944.

TSCHARNTKE, T., KLEIN, A. M., KRUESS, A., STEFFAN-DEWENTER, I. & THIES, C. 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. *Ecology Letters* 8:857-874.

VARGAS, I. N. & STEVENSON, P. 2013. Seed and establishment limitation: effects on plant diversity in an amazonian rain forest. *Biotropica* 45:737-746.

WEBB, C. O. & PEART, D. R. 2001 High seed dispersal rates in faunally intact tropical rain forest: theoretical and conservation implications. *Ecology Letters* 4:491-499.

WIJDEVEN, S. M. J. & M. E. KUZEE. 2000. Seed availability as a limiting factor in forest recovery processes in Costa Rica. *Restoration Ecology* 8:414-424.

WUNDERLE, J. M. 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* 99:223-235.

ZAMORA, O & MONTAGNINI, F. 2007. Seed rain and seed dispersal agents in pure and mixed plantations of native trees and abandoned pastures at La Selva Biological Station, Costa Rica. *Restoration Ecology* 15:453-461.

ZANFORLIN-MARTINI, A. M. & MÄES DOS SANTOS, F. A. 2007. Effects of distinct types of disturbance on seed rain in the Atlantic forest of NE Brazil. *Plant Ecology* 190:81-95.

ZÁRATE, D. A., ANDRESEN, E., ESTRADA, A. & SERIO-SILVA, J. C. 2014. Black howler monkey (*Alouatta pigra*) activity, foraging and seed dispersal patterns in shaded cocoa plantations versus rainforest in southern Mexico. *American Journal of Primatology* 76:890-899.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa general del área de estudio mostrando la ubicación de los transectos (líneas negras con puntos, donde cada punto representa una estación experimental) utilizados para medir la lluvia de semillas y el banco de plántulas, a lo largo de la transición entre cacao (gris claro) y bosque (gris oscuro). El área de estudio está localizada en el área antropogénica al este del río Lacantún y de la Reserva de la Biósfera de Montes Azules (REBIMA). También se muestran las áreas perturbadas abiertas (blanco), tales como cultivos temporales, áreas de pastoreo y poblados. El panel inferior de la figura muestra la ubicación de la región de estudio en el estado de Chiapas y en México.

Figura 2. Número de semillas dispersadas (a) y no dispersadas (b) en el bosque y los cacaotales. Las barras blancas representan las semillas con síndrome de dispersión por animales frugívoros y las barras negras las semillas dispersadas por viento.

Figura 3. Diagramas de caja y bigotes para el número de semillas y especies colectadas en trampas de semillas en cacao y bosque. Los paneles superiores son para semillas de árboles originadas de un evento de dispersión (a-d) y los paneles inferiores para semillas no dispersadas (e-h). Las cajas grises son para semillas cuyo vector de dispersión son animales frugívoros mientras que las cajas blancas son para semillas cuyo vector de dispersión es el viento. El asterisco (*) representa diferencias estadísticamente significativas.

Figura 4. Diagramas de caja y bigotes para el número de semillas y especies colectadas en trampas de semillas entre el cacao y bosque. El eje horizontal representa la posición de cada estación a lo largo de 450 m de transectos (n=3). El valor 0 representa la estación en el cacao más lejana al borde entre los hábitat,

y el valor 450 representa la estación en el bosque más lejana al borde entre los hábitat (las 5 primeras posiciones corresponden a cacao, mientras que las 5 últimas corresponden a bosque). Los paneles superiores son para semillas de árboles originadas de un evento de dispersión (a-d) y los paneles inferiores para semillas no dispersadas (e-h). Las cajas grises son para semillas cuyo vector de dispersión son animales frugívoros mientras que las cajas blancas son para semillas cuyo vector de dispersión es el viento.

Figura 5. Análisis de escalamiento multidimensional (NMDS) de presencia – ausencia de todas las especies de semillas colectadas a lo largo de la transición cacao-bosque. Los símbolos de triángulo y círculo representan las estaciones en el bosque y el cacao, respectivamente. La primera letra representa el transecto (a, b, c) y el número representa la posición de la estación en el transecto, donde 1 es el punto más interior de los cacaotales y 10 el punto más interior en el bosque.

Figura 6. Número de plántulas dispersadas (a) y no dispersadas (b) en el bosque y cacao. Las barras blancas representan las plántulas de especies zoócoras y las barras en negro las plántulas de especies anemócoras.

Figura 7. Diagramas de caja y bigotes para el número de plántulas y especies registradas en parcelas de 1 m² en cacao y bosque. Los paneles superiores son para plántulas de árboles originadas de un evento de dispersión (a-d) y los paneles inferiores para plántulas no dispersadas (e-h). Las cajas grises son para plántulas cuyo vector de dispersión son animales frugívoros mientras que las cajas blancas son para plántulas cuyo vector de dispersión es el viento. El asterisco (*) representa diferencias estadísticamente significativas.

Figura 8. Diagramas de caja y bigotes para el número de plántulas y especies registradas en parcelas de 1 m² en cacao y bosque. El eje horizontal representa la

posición de cada estación a lo largo de los 450 m de los transectos (n=3). El valor 0 representa la estación en el cacao más lejana al borde entre los hábitat, y el valor 450 representa la estación en el bosque más lejana al borde entre los hábitat (las 5 primeras posiciones corresponden a cacao, mientras que las 5 últimas corresponden a bosque). Los paneles superiores son para las plántulas de árboles originadas de un evento de dispersión (a-d) y los paneles inferiores para las plántulas no dispersadas (e-h). Las cajas grises son para plántulas cuyo vector de dispersión son animales frugívoros mientras que las cajas blancas son para plántulas cuyo vector de dispersión es el viento. El asterisco (*) representa diferencias estadísticamente significativas.

Figura 9. Análisis de escalamiento multidimensional (NMDS) de presencia – ausencia de todas las especies de plántulas registradas a lo largo de la transición cacao-bosque. Los símbolos de triángulo y círculo representan el bosque y el cacao, respectivamente. La primera letra representa el transecto (a, b, c) y el número representa la posición de la estación en el transecto, donde 1 es el punto más interior de los cacaotales y 10 el punto más interior en el bosque.

Figura 1.

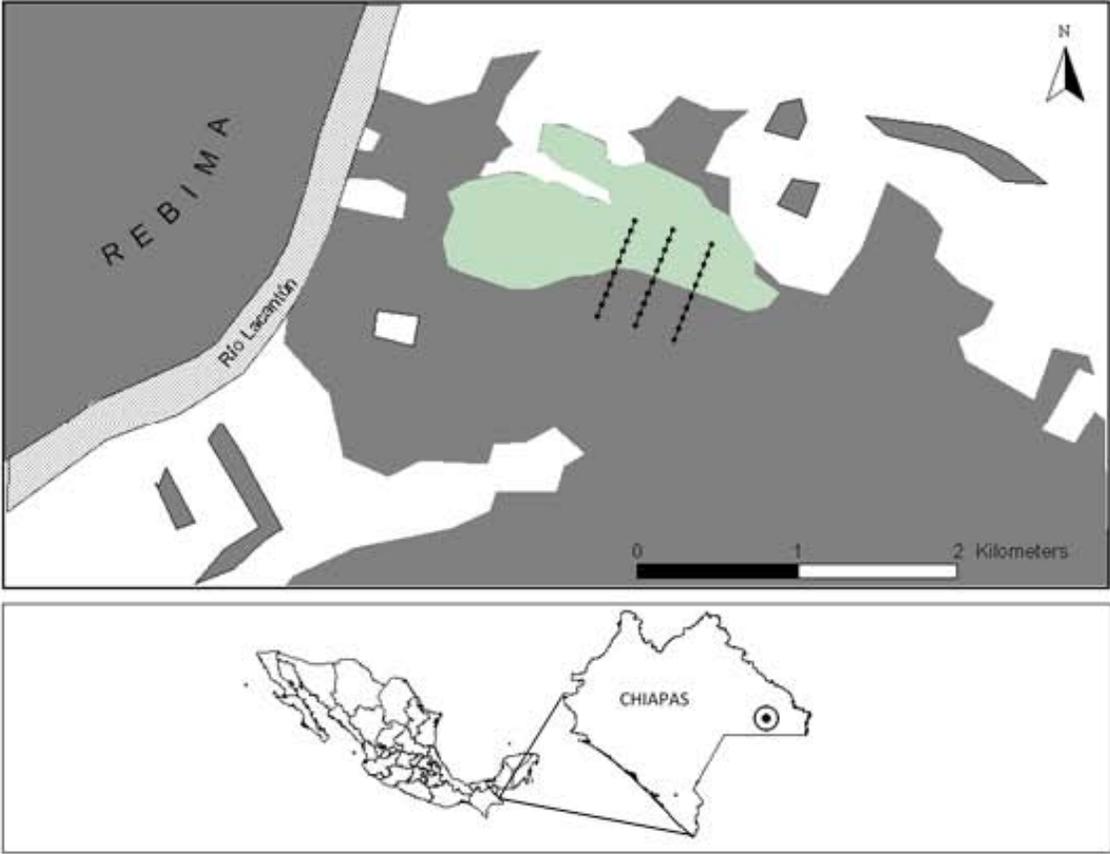


Figura 2

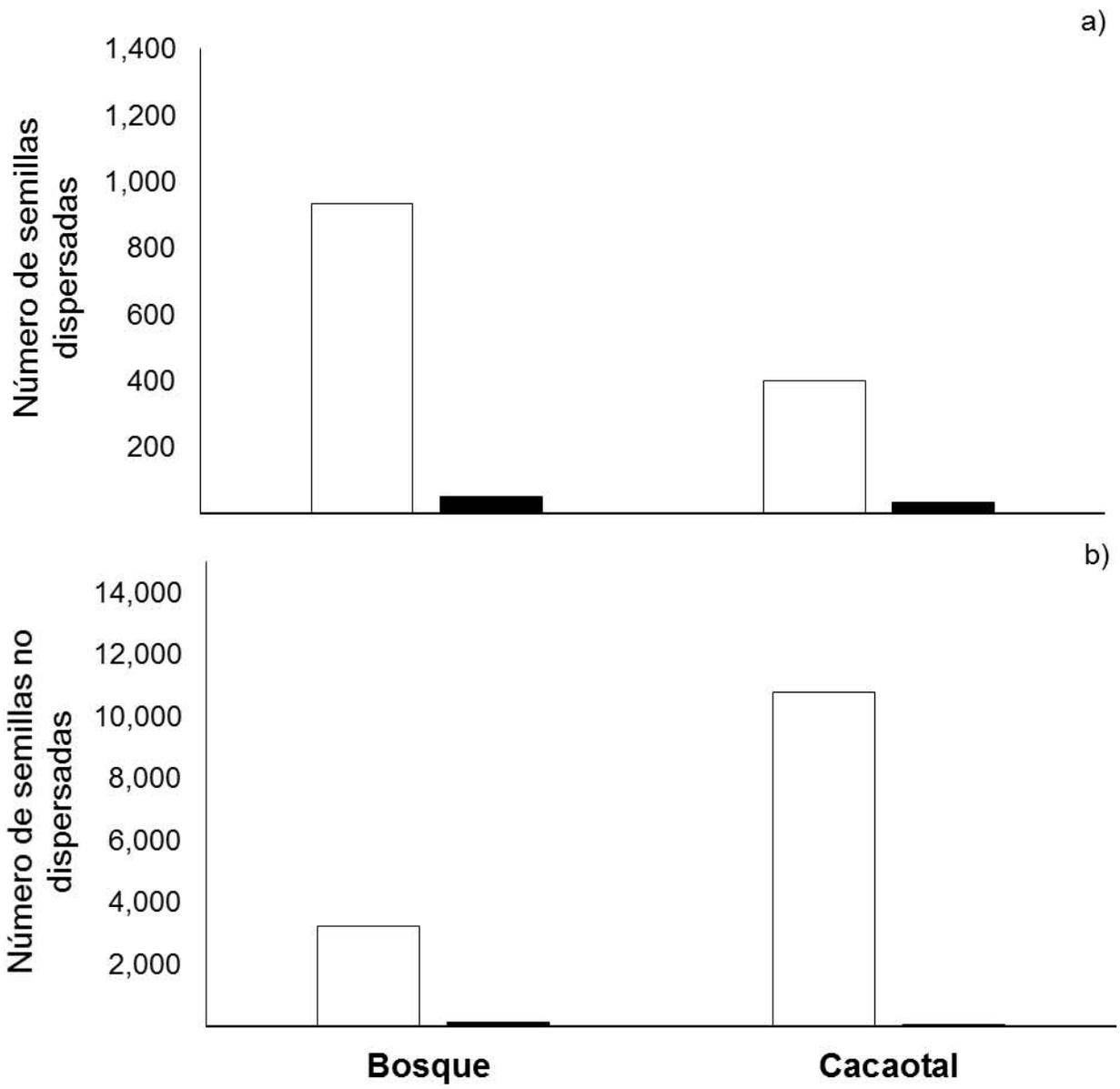


Figura 3

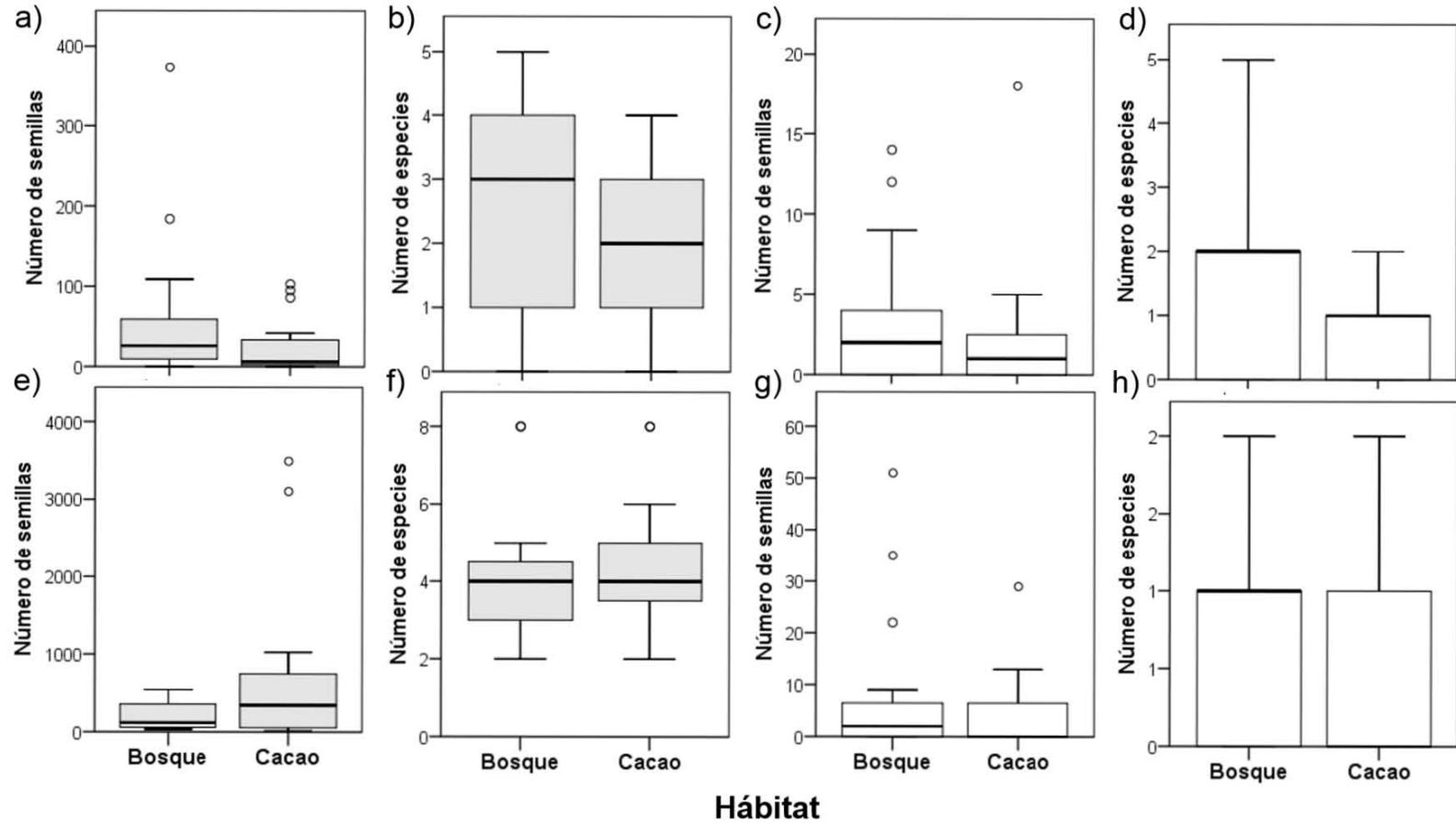


Figura 4

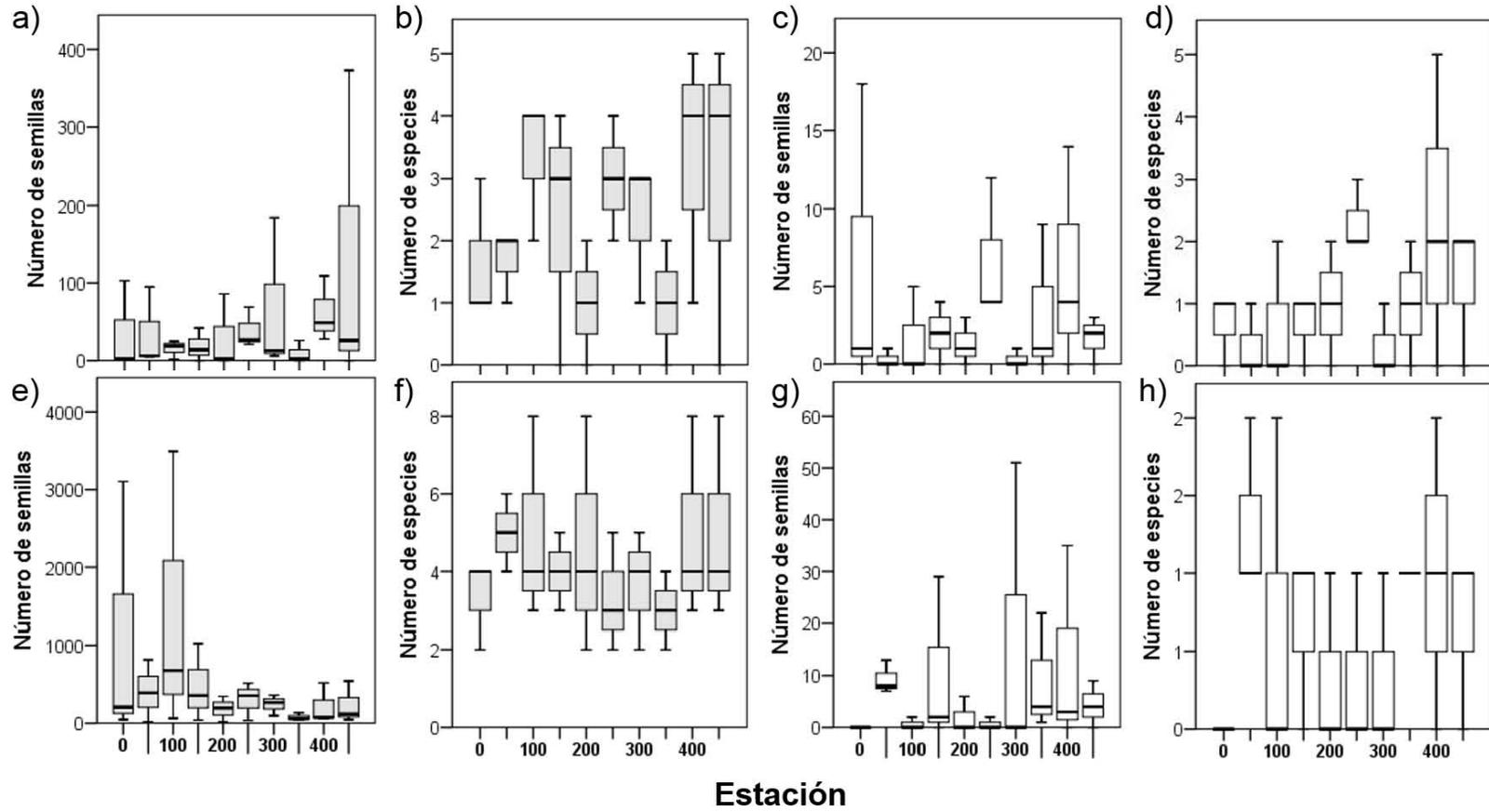


Figura 5

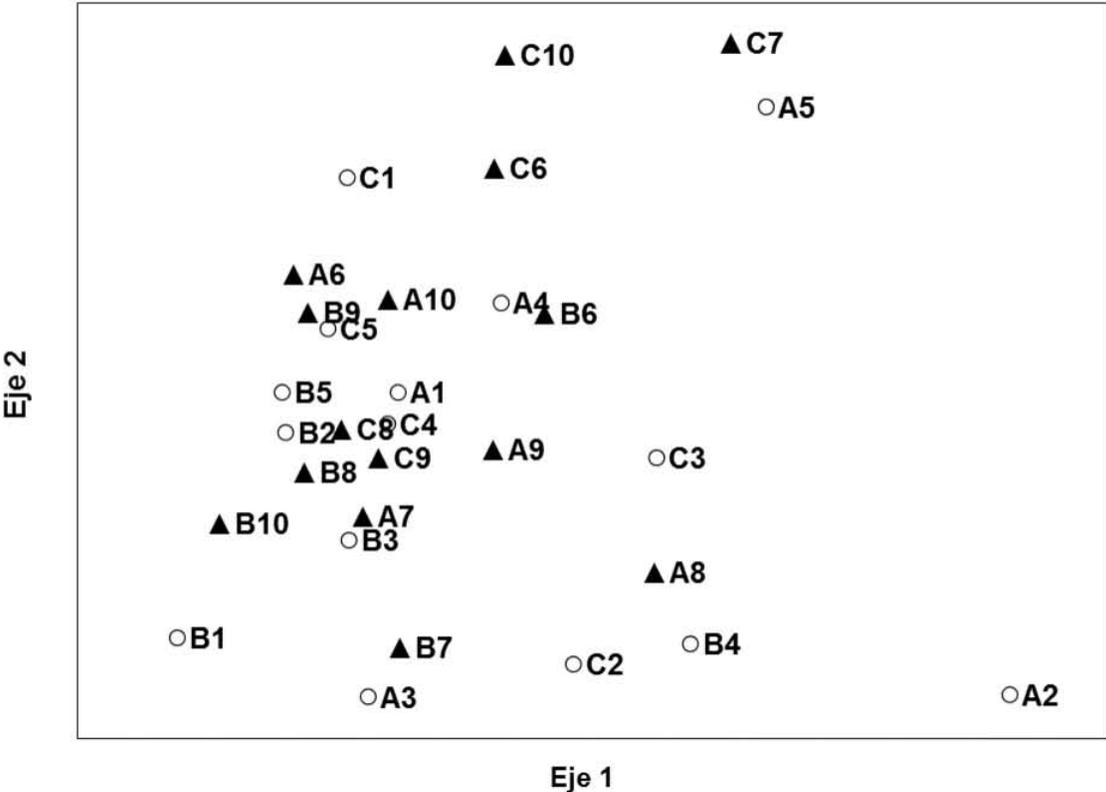


Figura 6

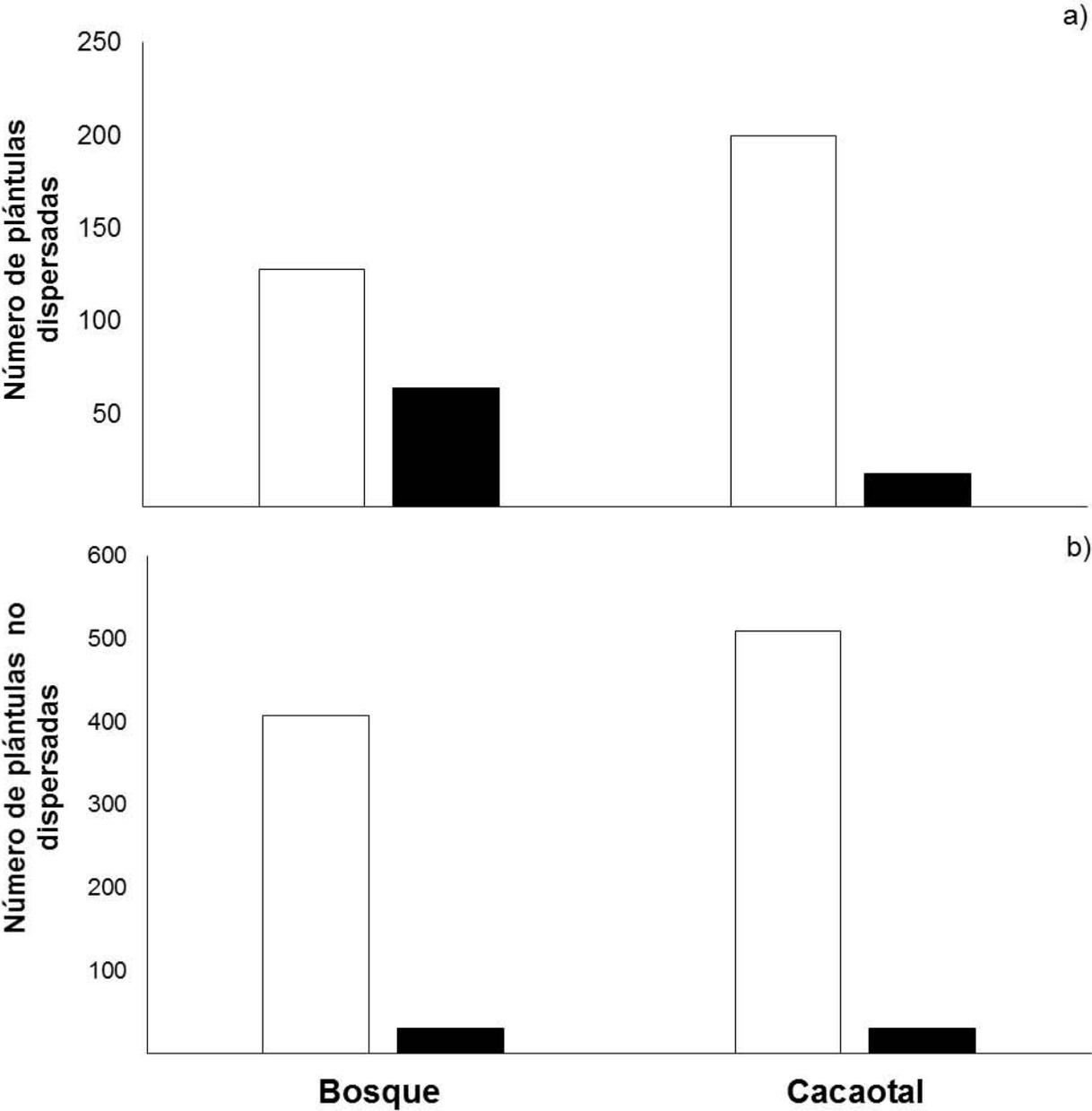


Figura 7

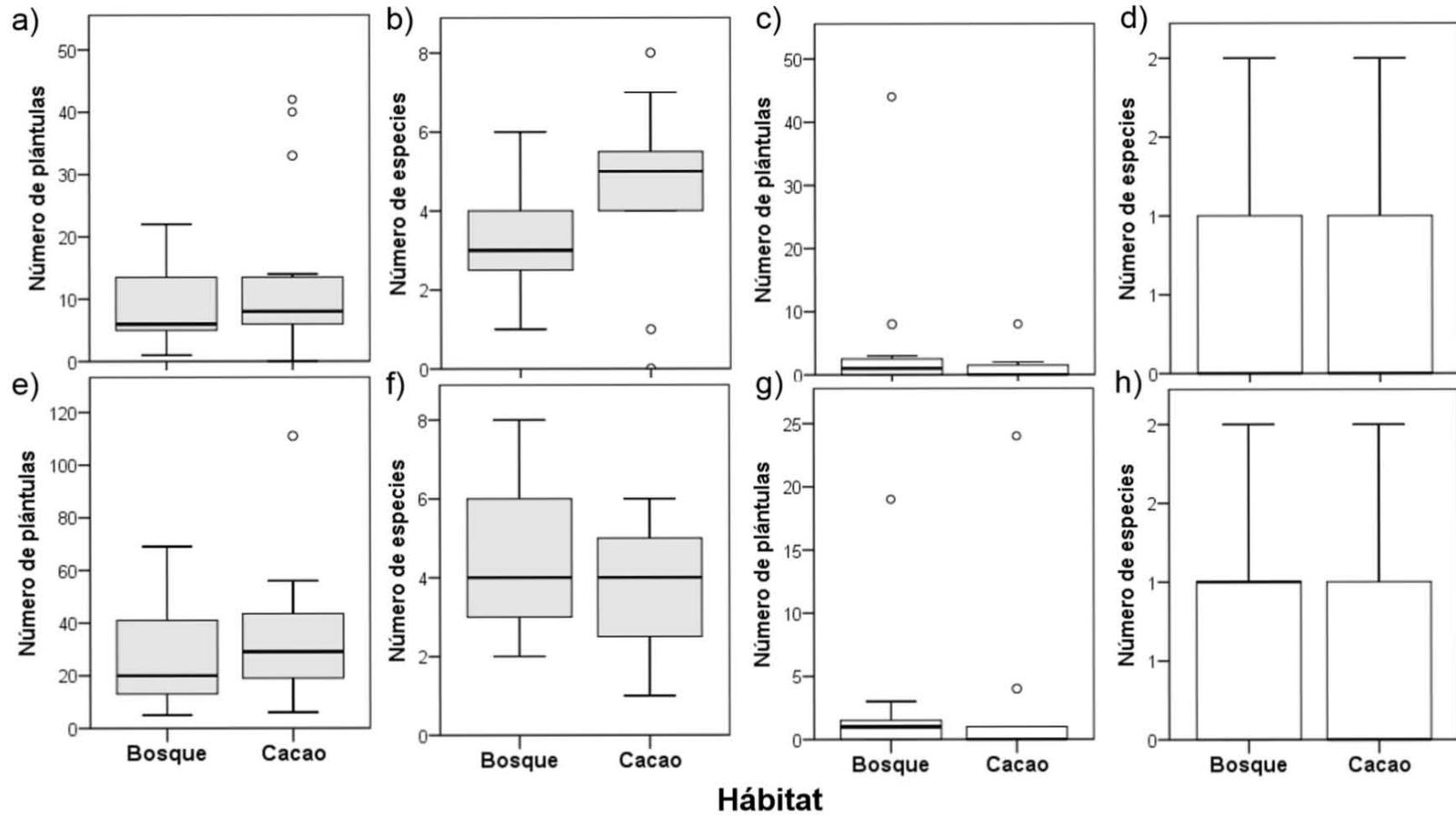


Figura 8

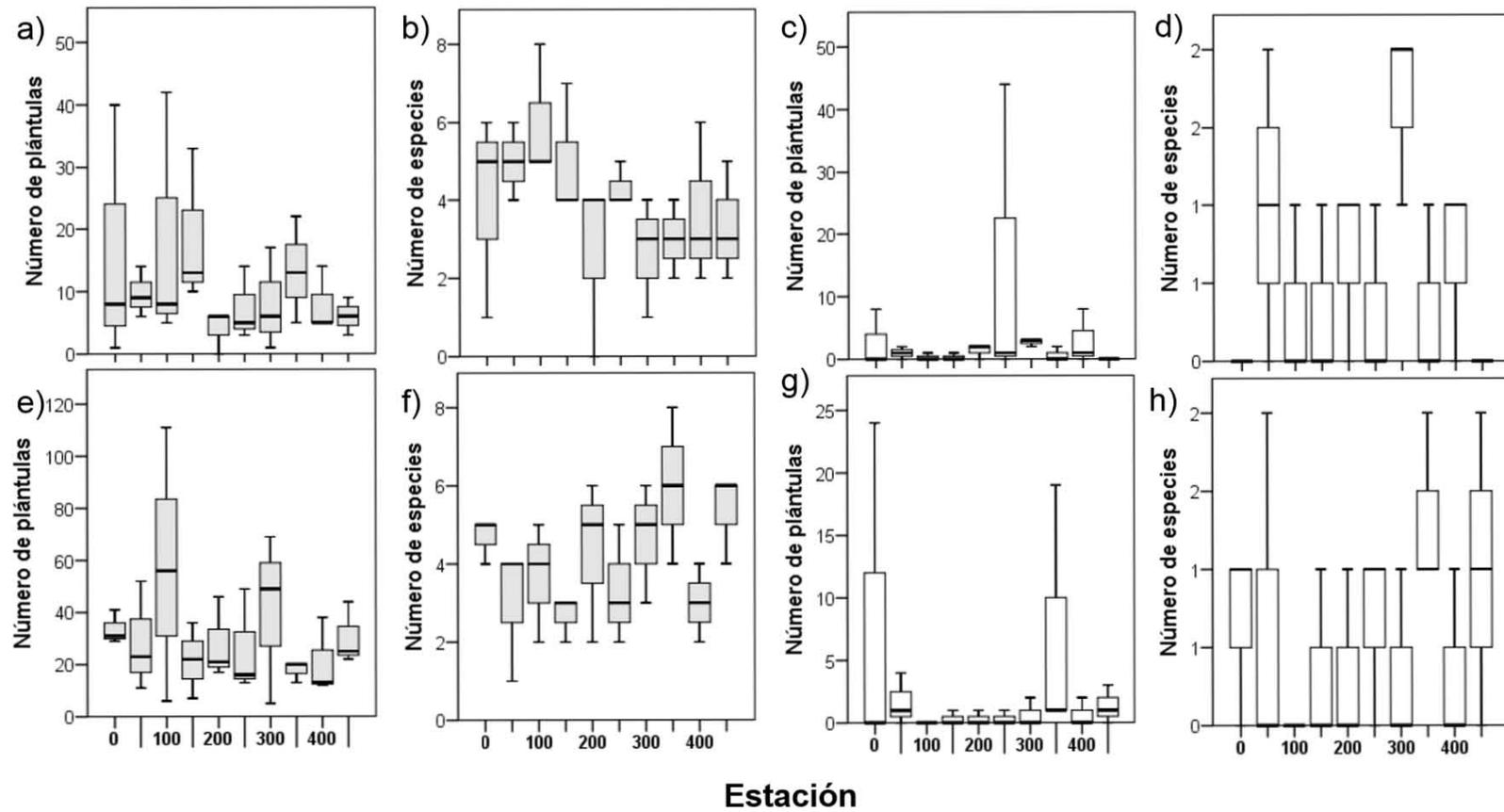


Figura 9

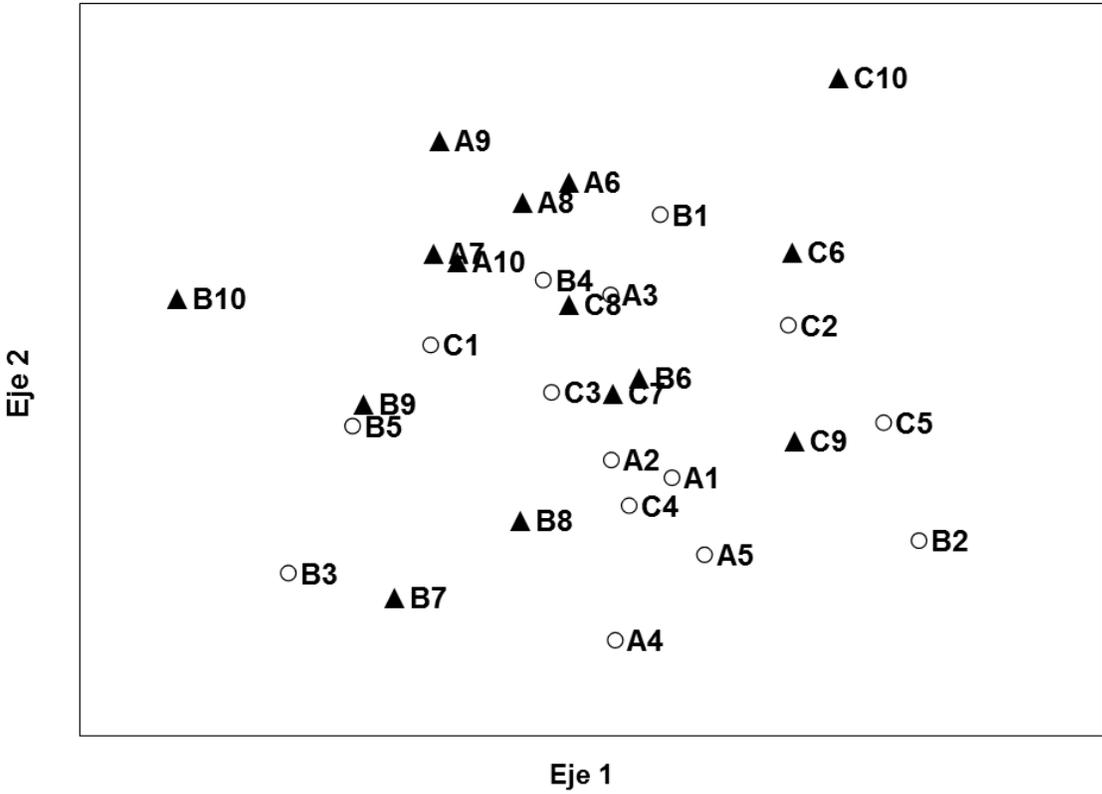


Tabla 1. Especies de semillas y plántulas de árboles originadas por un evento de dispersión (zoocoria o anemocoria) en cacaotal de sombra y bosque. Las semillas fueron colectadas quincenalmente durante 12 meses en 30 trampas de semillas a lo largo de la transición cacaotal–bosque. Asimismo, las plántulas fueron registradas por una única vez en 60 parcelas de 1 m². Las especies dispersadas por animales frugívoros con asterisco (*) representan las especies con un tamaño de semilla < 3 mm, el resto de especies tienen un tamaño de semilla ≥ 3 mm.

Familia	Especies	Número de semillas		Número de plántulas	
		Cacaotal	Bosque	Cacaotal	Bosque
Especies dispersadas por animales frugívoros					
Anacardiaceae	<i>Spondias radlkoferi</i>	2	1	-	-
Annonaceae	<i>Cymbopetalum penduliflorum</i>	-	1	3	-
Bombacaceae	<i>Quararibea funebris</i>	-	2	-	-
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i>	2	1	-	-
Burseraceae	<i>Protium racemoso</i>	-	-	1	-
Cannabaceae	<i>Trema micrantha</i> *	6	3	-	-
Caricaceae	<i>Jacaratia mexicana</i>	-	5	-	-
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella americana</i>	-	-	1	-
Chrysobalanaceae	<i>Licania hypoleuca</i>	-	-	1	-
Chrysobalanaceae	<i>Licaria capitata</i>	-	-	1	-
Clusiaceae	<i>Calophyllum brasiliense</i>	1	-	12	-
Fabaceae	<i>Cynometra retusa</i>	-	23	-	-
Fabaceae	<i>Dialium guianense</i>	2	159	1	-
Fabaceae	<i>Inga pavoniana</i>	-	-	4	12
Fabaceae	<i>Inga punctata</i>	-	-	-	4
Icacinaceae	<i>Calatola</i> sp.	-	-	1	-
Lauraceae	<i>Nectandra ambigens</i>	10	-	-	1
Lauraceae	<i>Nectandra globosa</i>	-	14	-	-
Malvaceae	<i>Theobroma cacao</i>	4	1	14	2
Meliaceae	<i>Guarea excelsa</i>	4	1	3	-
Meliaceae	<i>Guarea grandifolia</i>	12	179	-	-
Moraceae	<i>Brosimum lactescens</i>	5	84	19	31
Moraceae	<i>Brosimum alicastrum</i>	4	4	75	13
Moraceae	<i>Castilla elastica</i>	-	-	6	7

Moraceae	<i>Clarisia racemosa</i>	-	-	14	-
Moraceae	<i>Ficus</i> spp. *	327	428	-	-
Moraceae	<i>Trophis racemosa</i>	-	-	1	-
Myristicaceae	<i>Virola guatemalense</i>	4	3	9	18
Myrtaceae	<i>Eugenia</i> sp.	-	-	1	7
Rubiaceae	<i>Posoqueria latifolia</i>	-	-	5	-
Sapindaceae	<i>Cupania</i> sp.	-	-	-	1
Sapotaceae	<i>Dipholis minutiflora</i>	-	3	-	-
Sapotaceae	<i>Pouteria campechana</i>	-	-	2	1
Ulmaceae	<i>Ampelocera hottlei</i>	5	-	23	21
Urticaceae	<i>Cecropia obtusifolia</i> *	5	7	-	-
Urticaceae	<i>Cecropia peltata</i> *	14	17	-	-
Urticaceae	<i>Pourouma bicolor</i>	-	-	1	6
	cf. <i>Tapirira</i>	1	-	2	4
Número de individuos zoócoros		408	936	200	128
Número de especies zoócoras		17	19	23	14
Especies dispersadas por viento					
Bignoniaceae	<i>Tabebuia guayacan</i>	-	1	-	-
Bombacaceae	<i>Ochroma pyramidale</i>	1	6	-	-
Fabaceae	<i>Albizia leucocalyx</i>	-	-	-	3
Fabaceae	<i>Lonchocarpus rugosus</i>	-	3	-	-
Fabaceae	<i>Luehea speciosa</i>	18	13	-	-
Fabaceae	<i>Platymiscium yucatanum</i>	-	-	2	-
Fabaceae	<i>Pterocarpus hayesii</i>	1	2	8	-
Fabaceae	<i>Schizolobium parahyba</i>	6	14	3	-
Fabaceae	<i>Senna cobanensis</i>	-	2	-	-
Fabaceae	<i>Swietenia macrophylla</i>	-	1	-	-
Fabaceae	<i>Vatairea lundellii</i>	2	1	5	56
Rubiaceae	<i>Blepharidium mexicanum</i>	-	5	-	-
Tiliaceae	<i>Heliocarpus mexicanus</i>	-	1	-	-
Tiliaceae	<i>Trichospermum galeottii</i>	1	1	-	-
Vochysiaceae	<i>Vochysia guatemalensis</i>	-	-	-	5
Número de individuos anemócoros		29	50	18	64
Número de especies anemócoras		6	12	4	3
Número total de individuos		439	986	218	192
Número total de especies		23	31	27	17

Material suplementario

Anexo 1. Resultados de los modelos lineales generalizados. Las variables independientes fueron tipo de hábitat y la posición a lo largo del transecto. Las variables de respuesta fueron número de semillas y plántulas (especies e individuos) totales, dispersadas y no dispersadas.

	Síndromes	Total		Dispersadas		No dispersadas	
		Hábitat	Distancia	Hábitat	Distancia	Hábitat	Distancia
Semillas	Número de semillas (vector animal)	$F_{1,28} = 4.114$ $P = 0.052$	$F_{1,27} = 1.180$ $P = 0.287$	$F_{1,28} = 2.440$ $P = 0.130$	$F_{1,27} = 0.900$ $P = 0.351$	$F_{1,28} = 4.945$ $P = 0.035$	$F_{1,27} = 1.425$ $P = 0.443$
	Número de especies (vector animal)	$F_{1,28} = 0.064$ $P = 0.801$	$F_{1,27} = 1.577$ $P = 0.220$	$F_{1,28} = 0.867$ $P = 0.360$	$F_{1,27} = 0.006$ $P = 0.935$	$F_{1,28} = 0.367$ $P = 0.549$	$F_{1,27} = 1.843$ $P = 0.186$
	Número de semillas (viento)	$F_{1,28} = 1.513$ $P = 0.229$	$F_{1,27} = 0.021$ $P = 0.885$	$F_{1,28} = 0.672$ $P = 0.419$	$F_{1,27} = 1.348$ $P = 0.256$	$F_{1,28} = 0.672$ $P = 0.419$	$F_{1,27} = 1.348$ $P = 0.256$
	Número de especies (viento)	$F_{1,28} = 4.190$ $P = 0.050$	$F_{1,27} = 0.517$ $P = 0.478$	$F_{1,28} = 4.093$ $P = 0.053$	$F_{1,27} = 0.124$ $P = 0.726$	$F_{1,28} = 0.968$ $P = 0.334$	$F_{1,27} = 0.066$ $P = 0.797$
Plántulas	Número de plántulas (vector animal)	$F_{1,28} = 2.310$ $P = 0.140$	$F_{1,27} = 0.789$ $P = 0.3825$	$F_{1,28} = 1.756$ $P = 0.196$	$F_{1,27} = 0.495$ $P = 0.487$	$F_{1,28} = 0.640$ $P = 0.430$	$F_{1,27} = 0.248$ $P = 0.622$
	Número de especies (vector animal)	$F_{1,28} = 0.260$ $P = 0.614$	$F_{1,27} = 0.255$ $P = 0.617$	$F_{1,28} = 3.168$ $P = 0.086$	$F_{1,27} = 0.661$ $P = 0.423$	$F_{1,28} = 1.802$ $P = 0.191$	$F_{1,27} = 0.100$ $P = 0.754$
	Número de plántulas (viento)	$F_{1,28} = 1.705$ $P = 0.202$	$F_{1,27} = 8.600$ $P = 0.006$	$F_{1,28} = 3.634$ $P = 0.067$	$F_{1,27} = 8.319$ $P = 0.007$	$F_{1,28} = 0.001$ $P = 0.966$	$F_{1,27} = 1.744$ $P = 0.198$
	Número de especies (viento)	$F_{1,28} = 2.604$ $P = 0.118$	$F_{1,27} = 0.422$ $P = 0.521$	$F_{1,28} = 0.273$ $P = 0.605$	$F_{1,27} = 0.307$ $P = 0.584$	$F_{1,28} = 1.732$ $P = 0.199$	$F_{1,27} = 0.034$ $P = 0.854$

DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

Los cacaotales de sombra rústica promueven la conservación de los monos aulladores y su rol como dispersores de semillas

Una de las premisas fundamentales de esta investigación planteó que los agroecosistemas que poseen un estrato de árboles nativos por encima del cultivo de interés económico y que tienen una baja intensidad de manejo, permiten la persistencia de muchas especies de plantas y animales nativos, incluyendo primates (Bali *et al.* 2007, Estrada *et al.* 2012, Perfecto & Armbrecht 2003, Somarriba-Chávez *et al.* 2004). Conforme a lo encontrado en otras investigaciones realizadas en agroecosistemas de sombra con monos aulladores (*Alouatta palliata*: Muñoz *et al.* 2006, Williams-Guillén *et al.* 2006), los resultados presentados en esta investigación demostraron que los aulladores negros (*A. pigra*) pueden utilizar los cacaotales bajo manejo rústico (*sensu* Toledo & Moguel 2012) como hábitat permanente (Zarate *et al.* 2014). Asimismo, al comparar los patrones de forrajeo y alimentación de los monos que residen en los cacaotales con respecto a aquellos que habitan las áreas de bosque dentro del mismo paisaje, los resultados no mostraron diferencias y fueron comparables a los encontrados en otras investigaciones realizadas en diferentes tipos de hábitat (Tabla 1).

Tabla 1. Tabla comparativa del porcentaje de tiempo de actividad (a) y forrajeo (b) de monos aulladores (*Alouatta pigra* y *Alouatta palliata*) en diferentes tipos de hábitat. Los valores del presente estudio (Zárate *et al.* 2014) corresponden al promedio de los tres grupos estudiados en cada hábitat. Asterísco (*) representa Peciolos y tallos.

(a) Investigaciones	Especies	Hábitat	Alimentación	Descanso	Movimiento	Int. Sociales
Muñoz <i>et al.</i> 2006	<i>A. palliata</i>	Cacaotal	15	68	11	6
Williams - Guillén 2003	<i>A. palliata</i>	Cafetal	14	57	27	2
Zárate <i>et al.</i> 2014	<i>A. pigra</i>	Bosque	23	67	8	3
Silver <i>et al.</i> 1998	<i>A. pigra</i>	Bosque	24	62	10	4
Knopff & Pavelka 2006	<i>A. pigra</i>	Bosque	12	80	5	3
Pavelka & Knopff 2004	<i>A. pigra</i>	Bosque	19	66	7	4
Ponce-Santizo & Andresen 2006	<i>A. pigra</i>	Bosque	-	-	-	-
Zárate <i>et al.</i> 2014	<i>A. pigra</i>	Cacaotal	25	65	7	3
Pozo-Montuy & Serio-Silva 2006	<i>A. pigra</i>	Fragmento	20	-	-	-
Aristizabal-Borja <i>et al.</i> 2011	<i>A. pigra</i>	Fragmento	16	78	5	0
(b) Investigaciones	Especies	N. especies consumidas	Frutos	Hojas	Flores	Otros*
Muñoz <i>et al.</i> 2006	<i>A. palliata</i>	16	35	60	5	-
Williams - Guillén 2003 - Thesis	<i>A. palliata</i>	-	-	-	-	-
Zárate <i>et al.</i> 2014	<i>A. pigra</i>	-	29	54	7	2
Zárate <i>et al.</i> 2014	<i>A. pigra</i>	-	27	68	3	2
Pozo-Montuy & Serio-Silva 2006	<i>A. pigra</i>	15	17	76	5	1
Silver <i>et al.</i> 1998	<i>A. pigra</i>	74	41	45	11	3
Aristizabal-Borja <i>et al.</i> 2011	<i>A. pigra</i>	10	55	27	-	18
Knopff & Pavelka 2006	<i>A. pigra</i>	-	-	-	-	-
Pavelka & Knopff 2004	<i>A. pigra</i>	35	59	41	-	-
Ponce-Santizo & Andresen 2006	<i>A. pigra</i>	10	-	-	-	-

Una de las posibles explicaciones con respecto a la semejanza en los patrones de forrajeo y alimentación entre los monos aulladores del cacao y el bosque, es que los cacaotales de sombra conservan algunos parámetros de la vegetación muy similares a los del bosque. A pesar de que los cacaotales presentaron una reducción del 48% en la densidad de árboles nativos con un diámetro a la altura del pecho ≥ 10 cm, hubo similitud en la diversidad de especies de árboles y lianas entre ambos hábitats. Se podría pensar, entonces, que el parámetro de diversidad juega un papel importante en determinar la calidad de un agroecosistema como hábitat permanente para estos monos. Asimismo, los resultados también mostraron que otros parámetros como el DAP promedio y la altura promedio de los árboles nativos fueron significativamente más grandes en los cacaotales, sugiriendo que el agricultor mantiene los árboles más grandes como sombra para el cultivo, lo cual se traduce en un manejo adecuado para los monos.

La presencia y/o el incremento en el área basal de las especies vegetales más importantes para la dieta de los aulladores también pueden ser factores claves en determinar la presencia de los monos en un hábitat particular (Arroyo-Rodríguez *et al.* 2006, Stoner 1996). En este caso, los monos aulladores del cacao y del bosque concentraron su dieta en pocas especies de árboles, que representaron las especies predominantes en ambos hábitats (Zarate *et al.* 2014). Esto sugiere que este tipo de cacaotales de sombra puede albergar una alta proporción de recursos alimenticios preferidos por los monos aulladores. Por ejemplo, en otro estudio en cacaotales de sombra, Muñoz *et al.* (2006) encontraron que las especies más dominantes en la dieta de *A. palliata* fueron también las especies de árboles con mayor índice de valor de importancia dentro del cultivo. En este sentido, aunque los cacaotales de sombra mantienen un valor de densidad de árboles y lianas por debajo de los bosques nativos, sus altos niveles de diversidad de árboles y la presencia de especies importantes para la dieta de los aulladores, pueden reducir o incluso compensar el impacto negativo

de otros cambios en la vegetación (Arroyo-Rodríguez *et al.* 2007, Coates-Estrada & Estrada 1986).

Con respecto a las funciones ecológicas que los monos aulladores llevan a cabo en los cacaotales, encontramos que los monos aulladores mantienen su papel como dispersores de semillas de muchas de las especies de árboles y lianas presentes en el agroecosistema, en concordancia con lo sugerido por Estrada *et al.* (2012). Para el sitio de estudio se estimó que la población de aulladores residentes en los cacaotales puede dispersar más de 7,692 semillas grandes (≥ 0.3 cm) por km^{-2} por año y un número extremadamente alto (204,144) de semillas pequeñas (< 0.3 cm) por km^{-2} por año. Esto permite considerar a los aulladores como vectores significativos en la diseminación de semillas de árboles nativos, lo cual puede ayudar en la regeneración natural de las especies de plantas en dos niveles de importancias: i) una importancia ecológica para el mantenimiento de las poblaciones de plantas y de la demás biodiversidad y funciones asociadas, y ii) una importancia aplicada en términos de beneficios concretos para el agricultor (árboles de sombra, regeneración de plantas que pueden proveer productos maderables y no maderables).

Los cacaotales de sombra son hábitats adecuados para el reclutamiento de plántulas de especies dispersadas por los monos aulladores

Los patrones de reclutamiento de las plantas pueden ser afectados por diferentes procesos de degradación del hábitat, los cuáles desencadenan una serie de efectos tales como pérdida de dispersores, limitación en la diseminación de semillas, reducción en el reclutamiento de especies, y cambios en la composición de especies (Benítez-Malvido 1998, Cramer *et al.* 2007, Leck *et al.* 2008, Markl *et al.* 2012, Morris 2010). En el Capítulo 1 de esta tesis se muestra que los cacaotales rústicos estudiados promueven la conservación de los monos aulladores y de su rol funcional como dispersores de semillas. No obstante,

procesos subsecuentes a la dispersión, los cuales afectan la supervivencia y germinación de las semillas, el establecimiento de plántulas, así como la supervivencia y crecimiento de las plántulas, son los que últimamente definen el efecto neto de la dispersión de semillas por monos. En este contexto, se planteó que los cambios bióticos y abióticos que ocurren en los cacaotales podrían tener un efecto negativo sobre alguna de las fases post-dispersión, afectando directa o indirectamente los estados más tempranos del desarrollo de las plantas (Dalling & Burslem 2008).

Los resultados para la especie de planta focal (*Brosimum lactescens*) mostraron que, ni el hábitat, ni el sitio de deposición de semillas, tuvieron un efecto consistente sobre las diferentes fases del reclutamiento. Sin embargo, en algunos casos, específicamente la supervivencia de semillas en letrinas y la supervivencia de plántulas tardías en sitios aleatorios, los cacaotales tuvieron un efecto que favoreció significativamente el reclutamiento de esta especie, en comparación al bosque. En bosques tropicales se ha visto que en sitios aleatorios, con una menor agregación de defecaciones de animales frugívoros, se puede ver favorecida la supervivencia *per cápita* de semillas, al evadirse los efectos negativos denso dependientes (Russo 2005). Sin embargo, es posible que en los cacaotales este patrón se haya visto alterado por cambios bióticos en el hábitat que podrían reducir el número de depredadores de semillas, favoreciendo la supervivencia de semillas en las letrinas de los monos. Sin embargo, sería necesario probar esta hipótesis en estudios futuros.

En las fases de germinación, establecimiento de plántulas y supervivencia/crecimiento de plántulas tempranas, los resultados no mostraron efecto de hábitat o sitio de deposición. Sin embargo, para el caso de las plántulas tardías, i.e. aquellas plántulas que han experimentado por un periodo mayor de tiempo diferentes filtros ambientales, los resultados mostraron una mayor supervivencia en los sitios aleatorios de los cacaotales. Asimismo, los resultados sugieren que la luz puede ser un factor determinante de la supervivencia en esta

fase de las plántulas de *Brosimum* puesto que era diferente entre los sitios aleatorios y las letrinas.

Finalmente, los resultados mostraron que en ambos hábitats los sitios letrinas, que son utilizados recurrentemente por los monos aulladores, concentran una mayor riqueza y abundancia de especies de plantas nativas con síndrome de dispersión biótico, que los sitios aleatorios. Evidencia previa con monos aulladores en bosques conservados (*Alouatta caraya*, Bravo 2012; *Alouatta seniculus*, Julliot 1997) han demostrado que las letrinas son un foco importante de reclutamiento para la mayoría de especies de plantas que dispersan estos monos. La presente investigación corrobora que este patrón se mantiene en los cacaotales rústicos del sur de México.

La continuidad de la cobertura arbórea entre los cacaotales y el bosque favorece la incursión de animales dispersores y de semillas del bosque hacia el cacao

Esta investigación ha demostrado que los cacaotales de sombra estudiados permiten que especies de mamíferos frugívoros residentes, tales como *A. pigra*, mantengan su rol funcional como dispersores de semillas (Capítulo 1), y al mismo tiempo que las semillas dispersadas recluten de manera efectiva en este hábitat (Capítulo 2). Sin embargo, para completar nuestro entendimiento de las fases iniciales de la regeneración natural de las especies de plantas nativas que están presentes en estos agroecosistemas, es necesario incluir un estudio más general sobre la lluvia de semillas y el banco de plántulas que ocurren en los cacaotales rústicos. En este contexto, y partiendo del hecho que el bosque adyacente a los cacaotales representa una fuente de semillas de especies nativas, y que el cacaotal representa un hábitat adecuado para algunos animales frugívoros, se planteó que, en términos de abundancia y riqueza, puede existir una lluvia de semillas y un banco de plántulas similar en ambos ambientes. Sin embargo,

también se planteó que la lluvia de semillas y el banco de plántulas de especies dispersadas por animales frugívoros en el cacaotal podrían disminuir a medida que aumentara la distancia con respecto al bosque; no así para el caso de especies dispersadas por viento.

En esta investigación los resultados mostraron que los cacaotales estudiados con un manejo rústico mantienen parámetros similares a los del bosque para la lluvia de semillas y el banco de plántulas, y no se encontró un efecto de la distancia con respecto al bosque para las especies dispersadas por animales (Capítulo 3). Esto, junto con los resultados presentados en los dos primeros capítulos, corrobora que este tipo de plantaciones rústicas pueden mantener una estructura y composición vegetal similar al bosque, lo cual a su vez permite mantener y atraer animales dispersores, así como mantener los patrones de reclutamiento de las plantas en las fases iniciales de la regeneración.

Vale la pena recalcar que nuestros resultados también mostraron algunas diferencias interesantes entre hábitats. En particular, la mayoría de las semillas (83%) que componen la lluvia de semillas en los cacaotales corresponden al género *Ficus* y sólo un pequeño porcentaje a otras especies con semillas >3 mm. Un resultado análogo fue observado en el Capítulo 1, dado que los aulladores dispersaron una altísima cantidad de semillas de este género en los cacaotales. Esto no necesariamente indica un cambio en la composición de la lluvia de semillas debido a un cambio en los patrones de dispersión, sino que posiblemente refleja la composición de especies vegetales contenidas en los cacaotales. Esto se observó con la dieta de *Alouatta pigra* en los cacaotales, los cuales consumen y dispersan las especies vegetales contenidas dentro de su rango de hogar (Zárate *et al.* 2014). Esto puede ser reforzado por el hecho de que en esta misma área se encontró que la densidad relativa de *Ficus* spp. fue mucho mayor que en el bosque (Capítulo 1). En este contexto, los frutos de *Ficus* son un recurso alimenticio importante para muchísimas especies de frugívoros y por lo tanto, el mantener o aumentar la densidad de *Ficus* en los cacaotales podría ser una

estrategia de manejo que podría aumentar su capacidad de carga para la fauna. Sin embargo, esto podría tener importantes consecuencias, no tan positivas, si se presenta un cambio en la composición de la vegetación, y eventualmente disminuye la diversidad de la misma, hasta tener cacaotales dominados por *Ficus* en el dosel.

Un resultado inesperado fue el hecho de que el número de semillas y plántulas de especies dispersadas por viento fue mayor en el bosque que en el cacaotal. Aunque en algunos trabajos se ha demostrado que la dispersión por viento puede ser la forma predominante de diseminación en las áreas degradadas (Martínez-Garza *et al.* 2009), otros estudios sugieren que este tipo de semillas experimentan un distancia de dispersión muy inferior a las semillas dispersadas por animales (Clark *et al.* 2005). Asimismo, el tamaño pequeño de las semillas de muchas de las especies anemócoras y la presencia abundante de hojarasca en el suelo del cacao pueden limitar su reclutamiento (Ingle 2003).

En resumen, esta investigación demostró preliminarmente que los cacaotales rústicos en la región de la selva Lacandona pueden potencialmente facilitar el intercambio de semillas con los bosques adyacentes, gracias a la acción de diferentes vectores de dispersión animal que son atraídos por las características naturales del sistema. Esto contribuye con un enriquecimiento constante del banco de semillas y plántulas de diferentes fases sucesionales y permite una diversidad de especies arbóreas comparables con el bosque. Sin embargo, son necesarias nuevas investigaciones futuras que explícitamente midan el flujo de semillas del cacaotal al bosque y viceversa.

En conclusión, esta investigación ha demostrado que los cacaotales de sombra con un manejo rústico, i.e. plantas de cacao insertadas en el sotobosque del bosque nativo, permiten la persistencia de poblaciones saludables de monos aulladores (*Alouatta pigra*), los cuales, gracias a la complejidad en la estructura y composición de la vegetación que constituye el agroecosistema, mantienen su rol funcional como dispersores de semillas de especies de árboles nativos. Asimismo,

una vez que las semillas dispersadas alcanzan el suelo del agroecosistema se dan las condiciones necesarias para el reclutamiento de plántulas. Finalmente, este tipo de agroecosistemas, cuando se encuentran adyacentes al bosque, tienen el potencial de favorecer la incursión de animales dispersores y de semillas del bosque hacia el cacao, aunque son necesarias investigaciones futuras para corroborar dicho flujo entre hábitats.

Sin embargo, no todos los agroecosistemas de sombra son equiparables. Si consideramos el tipo de configuración del paisaje y/o la intensidad de manejo para diferentes cultivos o localidades, estos pueden variar ampliamente en tiempo y espacio, afectando la calidad del hábitat y su influencia sobre la dinámica de reclutamiento de las especies de plantas. En este estudio, los cacaotales de sombra son explotados con una muy baja intensidad, sin el uso de herbicidas ni agroquímicos. Además, están inmersos en una configuración de paisaje “ecológicamente amigable” con más de 120 ha de área continua de cultivos de sombra y adyacente a un área de bosque de más de > 2,000 ha bien conservada, representando un caso muy favorable para mantener los procesos ecológicos naturales intactos. Sin embargo, las características de los agroecosistemas pueden ser altamente variables y son necesarios estudios futuros que consideren plantaciones de cacao que difieran en aspectos de manejo y configuración espacial. Tales estudios permitirían establecer, de manera más generalizable, qué características de los agroecosistemas son las más importantes en determinar si son adecuados para mantener monos aulladores y las funciones ecológicas que desempeña. Por último, esto sólo será de utilidad si los agricultores locales comparten el objetivo de conservación de la naturaleza como un objetivo a largo plazo dentro de sus planes de manejo. Finalmente, es importante tener en cuenta que a pesar de su calidad como hábitat para la biodiversidad y para el mantenimiento de funciones y servicios ecosistémicos, los agroecosistemas no son un sustituto de las áreas naturales conservadas.

LITERATURA CITADA

ARROYO-RODRÍGUEZ, V., MANDUJANO, S., BENÍTEZ-MALVIDO, J. & CUENDE-FANTON, C. 2007. The Influence of large tree density on howler monkey (*Alouatta palliata mexicana*) presence in very small rain forest fragments. *Biotropica* 39:760-766.

BALI, A., KUMAR, A. & KRISHNASWAMY, J. 2007. The mammalian communities in coffee plantations around a protected area in the Western Ghats, India. *Biological Conservation* 139:93-102.

BENITEZ-MALVIDO, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rainforests. *Conservation Biology* 12: 380–389.

BRAVO, S. 2012. The impact of seed dispersal by black and gold howler monkeys on forest regeneration. *Ecological Research* 27:311–321.

CLARK, C.J., POULSEN, J. R., BOLKER, B. M., CONNOR, E. F. & PARKER, V. T. 2005. Comparative seed shadows of bird, monkey, and wind-dispersed trees. *Ecology* 86:2684-2694.

COATES-ESTRADA, R. & ESTRADA, A. 1986. Fruiting and frugivores at a strangler fig in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 2:349-357.

CRAMER, J., MESQUITA, R., BENTOS, T., MOSER, B. & WILLIAMSON, G. 2007. Forest fragmentation reduces seed dispersal of *Duckeodendron cestroides*, a central amazon endemic. *Biotropica* 39:709-718.

DALLING, J. W., & BURSLEM, D. F. R. P. 2008. Anthropogenic disturbance in tropical forests: toward a functional understanding of seedling responses. Pp.

332–351 en Leck, M. A., Parker, T. & Simpson, R. L. (eds.). *Seedling ecology and evolution*. Cambridge University Press. Cambridge.

ESTRADA, A., RABOY, B. E. & OLIVEIRA, L. C. 2012. Agroecosystems and primate conservation in the tropics: a review. *American Journal of Primatology* 74:696-711.

INGLE, N. 2003. Seed dispersal by wind, birds, and bats between Philippine montane rainforest and successional vegetation. *Oecologia* 134:251-261.

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.

KNOPFF, K. H. & PAVELKA, M. S. M. 2006. Feeding competition and group size in *Alouatta pigra*. *International Journal of Primatology* 27:1059-1078.

LECK, M. A., SIMPSON, R. L. & PARKER, V. T. 2008. Why seeds? Pp. 3-13 en Leck, M. A., Parker, T. & Simpson, R. L. (eds.). *Seedling ecology and evolution*. Cambridge University Press. Cambridge.

MARKL, J. S., SCHLEUNING, M., FORGET, P. M., JORDANO, P., LAMBERT, J. E., TRAVESET, A., WRIGHT, S. J. & BOHNING-GAESE, K. 2012. Meta-analysis of the effects of human disturbance on seed dispersal by animals. *Conservation Biology* 26:1072–1081.

MARTÍNEZ-GARZA, C., FLORES-PALACIOS, A., DE LA PEÑA-DOMENE, M. & HOWE, H. F. 2009. Seed rain in a tropical agricultural landscape. *Journal of Tropical Ecology* 25:541–550.

MORRIS, R. J. 2010. Anthropogenic impacts on tropical forest biodiversity: a network structure and ecosystem functioning perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society Biological Sciences* 365:3709–3718.

MUÑOZ, D., ESTRADA, A., NARANJO, E. & OCHOA, S. 2006. Foraging ecology of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in a cacao (*Theobroma cacao*) plantation, Tabasco, Mexico. *American Journal of Primatology* 68:127-142.

PERFECTO, I. & ARMBRECHT, I. 2002. The coffee agroecosystem in the Neotropics: combining ecological and economic goals. Pp. 157-192 en Vandemeer, J. H. (ed.). *Tropical agroecosystems*. CRC Press, New York.

PONCE-SANTIZO, G., ANDRESEN, E., CANO, E. & CUARÓN, A. D. 2006. Dispersión primaria de semillas por primates y dispersión secundaria por escarabajos coprófagos en Tikal, Guatemala. *Biotropica* 38:390–397.

POZO-MONTUY, G. & SERIO-SILVA, J. C. 2006. Comportamiento alimentario de monos aulladores negros (*Alouatta pigra*, Lawrance Cebidae) en hábitat fragmentado en Balancán, Tabasco, México. *Acta Zoológica Mexicana* 22:53-66.

RUSSO, S. E. 2005. Linking seed fate to natural dispersal patterns: factors affecting predation and scatter-hoarding of *Virola calophylla* seeds in Peru. *Journal of Tropical Ecology* 21:243-253.

SILVER, S. C., OSTRO, L. E. T., YEAGER, C. P. & HORWICH, R. 1998. Feeding ecology of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in Northern Belize. *American Journal of Primatology* 45:263-279.

SOMARRIBA, E., HARVEY, C. A., SAMPER, M., ANTHONY, F., GONZÁLEZ, J., STAVER, D. & RICE, R. A. 2004. Biodiversity conservation in Neotropical coffee (*Coffea arabica*) plantations. Pp. 198-226 en Schroth, G., Da Fonseca, G., Harvey, C., Gascon, C., Lasconcelos, C. & Izac, A. (eds.). *Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes*. Island Press. Washington D.C.

STONER, K. E. 1996. Habitat selection and seasonal patterns of activity and foraging of mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*) in northeastern Costa Rica. *International Journal of Primatology* 17:1-30.

TOLEDO, V. M. & MOGUEL, P. 2012. Coffee and sustainability: The multiple values of traditional shaded coffee. *Journal of Sustainable Agriculture* 36:357-377

WILLIAMS-GUILLÉN, K. 2003. The behavioral ecology of mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*) living in a Nicaraguan shade coffee plantation. Ph.D. thesis, New York University. New York.

WILLIAMS-GUILLÉN, K., C. MCCANN, J. C., MARTÍNEZ SÁNCHEZ & FOONTZ, F. 2006. Resource availability and habitat use by mantled howling monkeys in a Nicaraguan coffee plantation: can agroforests serve as core habitat for a forest mammal? *Animal Conservation* 9:331-338.

ZÁRATE, D. A., ANDRESEN, E., ESTRADA, A. & SERIO-SILVA, J. C. 2014. Black howler monkey (*Alouatta pigra*) activity, foraging and seed dispersal patterns in shaded cocoa plantations versus rainforest in southern Mexico. *American Journal of Primatology* 76:890-899.