



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD
ECOLOGÍA

EVALUACIÓN DEL EFECTO LETRINA BAJO LOS DORMIDEROS DEL MONO
AULLADOR (*Alouatta palliata mexicana*) EN LOS TUXTLAS, VERACRUZ, MÉXICO

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

CARMEN VÁZQUEZ RIBERA

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. ELLEN ANDRESEN

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. LUCRECIA ARELLANO GÁMEZ

INSTITUTO DE ECOLOGÍA, A.C., CONAHCYT

DR. GUILLERMO IBARRA MANRÍQUEZ

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

MORELIA, MICHOACÁN, AGOSTO DE 2024



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

**PROTESTA UNIVERSITARIA DE INTEGRIDAD Y
HONESTIDAD ACADÉMICA Y PROFESIONAL**

(Graduación con trabajo escrito)

De conformidad con lo dispuesto en los artículos 87, fracción V, del Estatuto General, 68, primer párrafo, del Reglamento General de Estudios Universitarios y 26, fracción I, y 35 del Reglamento General de Exámenes, me comprometo en todo tiempo a honrar a la institución y a cumplir con los principios establecidos en el Código de Ética de la Universidad Nacional Autónoma de México, especialmente con los de integridad y honestidad académica.

De acuerdo a lo anterior, manifiesto que el trabajo escrito titulado:

Evaluación del efecto letrina bajo los dormideros del mono aullador (*Alouatta palliata mexicana*) en Los Tuxtlas, Veracruz, México

Que presenté para obtener el grado de MAESTRO(A) EN CIENCIAS BIOLÓGICAS, es original, de mí autoría y lo realicé con rigor metodológico exigido por el Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas, citando las fuentes de ideas, textos, imágenes, gráficos u otro tipo de obras empleadas para su desarrollo.

En consecuencia, acepto que la falta de cumplimiento de las disposiciones reglamentarias y normativas de la Universidad, en particular las ya referenciadas en el Código de Ética, llevará a la nulidad de los actos de carácter académico administrativo del proceso de obtención de mi grado académico.

Atentamente

VÁZQUEZ RIBERA CARMEN

No de cuenta UNAM: 312596848

(Nombre, firma y número de cuenta del estudiante)



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD
ECOLOGÍA

EVALUACIÓN DEL EFECTO LETRINA BAJO LOS DORMIDEROS DEL MONO
AULLADOR (*Alouatta palliata mexicana*) EN LOS TUXTLAS, VERACRUZ, MÉXICO

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

CARMEN VÁZQUEZ RIBERA

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. ELLEN ANDRESEN

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. LUCRECIA ARELLANO GÁMEZ

INSTITUTO DE ECOLOGÍA, A.C., CONAHCYT

DR. GUILLERMO IBARRA MANRÍQUEZ

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

MORELIA, MICHOACÁN, AGOSTO DE 2024

COORDINACIÓN GENERAL DE ESTUDIOS DE POSGRADO
COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

ENTIDAD IIES

OFICIO: CGEP/CPCB/IIES-M/0454/2024

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM.
Presente

Me permito informar a usted que, en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **22 de abril de 2024**, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**, en el campo de conocimiento de **ECOLOGÍA**, de la estudiante, **VÁZQUEZ RIBERA CARMEN** con número de cuenta **312596848**, con la tesis titulada, **“EVALUACIÓN DEL EFECTO LETRINA BAJO LOS DORMIDEROS DEL MONO AULLADOR (Alouatta palliata mexicana) EN LOS TUXTLAS, VERACRUZ, MÉXICO”**, realizada bajo la dirección de la **DRA. ELLEN ANDRESEN**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DRA. EK DEL VAL DE GORTARI
Vocal: DR. EDUARDO MENDOZA RAMÍREZ
Vocal: DR. JUAN CARLOS SERIO SILVA
Vocal: DR. LEONEL ARTURO LÓPEZ TOLEDO
Secretario: DR. GUILLERMO IBARRA MANRÍQUEZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 06 de junio de 2024

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ARTURO CARLOS II BECERRA BRACHO

c. c. p. Expediente del alumno

ACBB/LTC/EARR/ltc



Agradecimientos institucionales

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM por la oportunidad de realizar esta tesis.

Al Consejo Nacional de Humanidades Ciencias y Tecnologías (CONAHCyT) por la beca otorgada.

Al laboratorio de Interacciones Planta-Animal del Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad (UNAM) por el financiamiento para realizar el trabajo de campo de este proyecto.

A la Dra. Ellen Andresen por la dirección de esta tesis.

A los miembros del comité tutor, la Dra. Lucrecia Arellano Gámez y el Dr. Guillermo Ibarra Manríquez, por todas sus valiosas aportaciones y su apoyo durante este trabajo.

Agradecimientos personales

A Ellen, por ser una tutora tan generosa. Por el ejemplo que das, por todas las enseñanzas y por la calidez. Gracias por hacer tan rica mi experiencia en la maestría, y por la disposición interminable para guiarme y acompañarme en mi formación científica.

A Santos Pérez Ferman, por haber sido el mejor guía y maestro todos los días durante mi trabajo de campo. Por haber compartido conmigo tanto conocimiento, pero también por la amistad, las risas, los taquitos salvadores a media mañana, las canciones, y la hospitalidad infinita que hicieron de mi estancia en Los Tuxtlas un tiempo inolvidable y tan feliz. Desde las madrugadas esperando los aullidos de los monos en la oscuridad de la selva, hasta los días libres en Balzapote, tu presencia fue el corazón de este trabajo, y te agradezco profundamente por ello.

A Santiago Sinaca, por hacer posible esta tesis con todo su conocimiento y sabiduría. Fue para mí un privilegio enorme poder recorrer y conocer la selva de Los Tuxtlas a su lado. Mis agradecimientos y mi admiración son infinitos.

A Rosamond Coates, por su invaluable apoyo a esta tesis, por todas las fotos y datos que logró enviar a pesar de los constantes obstáculos técnicos, y por hacer de mi estancia en la estación una experiencia tan acogedora y formativa.

A Guillermo Ibarra por su constante guía, por aventarse los largos viajes para acompañarme al campo, y por compartir conmigo tanto conocimiento y su amor por Los Tuxtlas.

Al Dr. Francisco Mora, por el apoyo en los análisis de este trabajo, y por la paciencia y generosidad en las consultas “rapidísimas” que nunca lo fueron.

Al personal de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, por facilitar el trabajo de campo de este proyecto, y por hacer tan amenas las estancias en la estación.

A los miembros del jurado de esta tesis, la Dra. Ek del Val de Gortari, el Dr. Juan Carlos Serio Silva, el Dr. Eduardo Mendoza Ramírez, el Dr. Leonel López Toledo, y el Dr. Guillermo Ibarra Manríquez por la revisión y aportaciones a este trabajo.

A Escarlet, por ser una increíble compañera en campo.

A Magdalena y a sus tres hijas, Azul, Norma y Marisol, por abrirme la puerta de su casa en Balzapote con tanto cariño y hospitalidad.

A Gerardo y Nata, por ser mis tíos adoptivos en Morelia. Gracias por las comidas deliciosas, los buenos chismes, las risas, y todo el apapacho.

A Mariana, por haber compartido la vida conmigo en toda esta aventura, desde ese primer viaje lleno de nervios a una nueva ciudad, y a lo largo de la plática inagotable que a partir de ese momento no paró ni un minuto. Tu amistad es un tesoro para mí.

A Bernardo, Gerardo, y Mariana, por ser mi familia moreliana, mis paisanes, mis cómplices de aventuras. Ustedes son la felicidad pura que significó esta etapa para mí.

A mi familia, Eulalia, Lorenzo, María, Anna y Ángel, por ser un clan tan bonito, y por ser mi soporte incondicional en la vida. Los quiero.

Índice

.....	1
Resumen.....	1
Abstract.....	3
1. Introducción.....	5
2. Antecedentes.....	7
2.1 Zonas de defecación, letrinas y efectos letrina	7
2.2 Primates neotropicales, <i>Alouatta palliata</i> mexicana y el efecto letrina	8
2.3 Efecto letrina en la comunidad de plantas.....	10
2.4 Escarabajos coprófagos y el efecto letrina	11
3. Objetivos e hipótesis.....	13
4. Métodos	15
4.1 Zona de estudio	15
4.2 Conducta de defecación y ubicación de dormideros y zonas de defecación de <i>A. p. mexicana</i>	16
4.3 Establecimiento de plántulas desde el banco de semillas: efecto de la zona de defecación de <i>A. p. mexicana</i> y de la actividad de los escarabajos coprófagos	17
4.4 Comunidad de plantas juveniles en zonas de defecación y zonas control	20
4.5 Cuestionario sobre comportamientos de descanso y defecación de <i>A. palliata</i>	21
4.6 Análisis de datos.....	21
5. Resultados.....	26
5.1 Establecimiento de plántulas desde el banco de semillas: efecto de la zona de defecación de <i>A. p. mexicana</i> y de la actividad de los escarabajos coprófagos	26
5.2 Comunidad de plantas juveniles en zonas de defecación y zonas control	30
5.3 Descripción de la conducta y zonas de defecación de <i>A. p. mexicana</i>	35
5.4 Respuestas al cuestionario de conducta de defecación de <i>A. palliata</i>	35
6. Discusión	37
6.1 Establecimiento de plántulas desde el banco de semillas: efecto de la zona de defecación de <i>A. p. mexicana</i> y de la actividad de los escarabajos coprófagos	37
6.2 Efecto de las zonas de defecación de <i>A. p. mexicana</i> en la comunidad de plantas juveniles	41
6.3 Conducta de defecación de <i>A. p. mexicana</i> y el efecto letrina	44
6.4 Conclusiones	48

Referencias.....	49
Apéndices.....	56
<i>Apéndice 1. Cuestionario</i>	56
<i>Apéndice 2. Resultados adicionales</i>	59
<i>Apéndice 3. Composición de los grupos de Alouatta palliata mexicana</i>	62
<i>Apéndice 4. Especies de plantas encontradas en el estudio</i>	63
<i>Apéndice 5. Resumen de respuestas al cuestionario</i>	69

Resumen

Los animales interactúan directa e indirectamente con los componentes bióticos y abióticos de su hábitat, jugando así papeles importantes en el funcionamiento de los ecosistemas. La defecación es una de las formas en las que los animales pueden interactuar con otros organismos y con los factores abióticos del ambiente. Algunas especies de animales tienen una conducta de defecación agregada en el tiempo y/o en el espacio, lo cual puede generar un efecto letrina en las zonas de defecación. Es decir, a través de la deposición agregada de heces pueden provocar características diferenciales (heterogeneidad) en el ambiente. Diversas especies de primates neotropicales tienen conductas de defecación que generan un efecto letrina en los bosques tropicales, en particular los monos aulladores del género *Alouatta*, que tienden a defecar de manera agregada bajo sus sitios de descanso o ‘dormideros’. Diferencias en los rasgos conductuales y sociales de cada especie de *Alouatta* pueden derivar en diferencias en la deposición espacial y temporal de heces. Sin embargo, los efectos letrina han tendido a asumirse como un patrón general del género, sin cuestionar si dicha generalización está justificada. *Alouatta palliata mexicana* es una especie de mono aullador presente en los bosques tropicales de México que cumple importantes funciones como dispersor de semillas, pero no se ha evaluado de manera cuantitativa si su conducta de defecación provoca efectos letrina bajo sus dormideros.

El efecto letrina derivado de la defecación de primates neotropicales puede ocurrir a través de diversos mecanismos, pero frecuentemente se traduce en diferencias en la comunidad de plantas bajo sus zonas de defecación respecto a otras zonas del bosque. Uno de los mecanismos que puede contribuir al efecto letrina es la interacción entre la defecación y la actividad de los escarabajos coprófagos. Estos insectos, a través del enterramiento de las heces y la excavación de suelo, pueden afectar las características del suelo y la dinámica del banco de semillas, con consecuencias para el establecimiento de plántulas. Un patrón de defecación agregada podría fomentar la actividad de los escarabajos y acrecentar las consecuencias de su actividad.

En este trabajo se evaluó si la defecación de *A. p. mexicana* bajo sus dormideros genera efectos letrina en la comunidad de plantas en el bosque tropical lluvioso de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (Veracruz, México). Para ello, se identificaron zonas de defecación del mono

aullador, y se evaluó la abundancia, riqueza, y composición de las plantas juveniles en estas zonas y se compararon con otras zonas del sotobosque (zonas control). Además, se realizó un experimento para evaluar si la zona de defecación de los monos y la actividad de los escarabajos coprófagos contribuyen a generar un efecto letrina en el establecimiento de plántulas a partir del banco de semillas. Finalmente, se describió la conducta de defecación de *A. p. mexicana*, y se recopiló información de expertos para evaluar si el comportamiento observado en este estudio para la subespecie es representativo del comportamiento de la especie *A. palliata*.

En general, no se encontró evidencia de que *A. p. mexicana* genere un efecto letrina en sus dormideros, ni en los patrones de plantas juveniles establecidas, ni a través del mecanismo de interacción con escarabajos coprófagos. Únicamente se encontró menor abundancia y riqueza de plántulas emergidas a partir del banco de semillas en zonas de defecación que en zonas control, para especies cuyas semillas son defecadas por los monos. Este resultado fue contrario a lo esperado, pero no se observó en las plantas juveniles. La conducta de defecación de esta especie en la zona de estudio no parece ser suficientemente agregada espacialmente y, por lo tanto, no genera heterogeneidad en la comunidad de plantas entre sus zonas de defecación y otras zonas del sotobosque. Este resultado contrasta con los efectos letrina reportados para otras especies de *Alouatta*, reafirmando la idea de que las diferencias en las características conductuales de las especies, incluso cercanamente emparentadas, pueden derivar en interacciones distintas con el ambiente. Este estudio contribuye a comprender mejor el papel ecológico de *A. p. mexicana* en los bosques tropicales donde habita.

Abstract

Animals interact directly and indirectly with the biotic and abiotic components of their habitat, thus playing important roles in the functioning of ecosystems. Defecation is one of the ways in which animals can interact with other organisms and with abiotic factors in the environment. Some animal species have a defecation behavior that generates an aggregated deposition of feces, in time and/or space, which can in turn generate a latrine effect in defecation areas. That is, through a clumped deposition of feces they can cause differential characteristics (heterogeneity) in the environment. Several species of Neotropical primates have defecation behaviors that generate a latrine effect in tropical forests, in particular howler monkeys of the genus *Alouatta* that tend to defecate in an aggregated manner under their sleeping sites. However, although differences in the behavioral and social traits among *Alouatta* species may result in differences in spatial and temporal fecal deposition, latrine effects have tended to be assumed as a general pattern of the genus, without questioning whether such a generalization is warranted. *Alouatta palliata mexicana* is a species of howler monkey present in the tropical forests of Mexico that fulfills important functions as a seed disperser, but whether its defecation behavior causes latrine effects under its sleeping sites has not been assessed.

The latrine effect derived from the defecation of Neotropical primates can occur through various mechanisms, but often translates into differences in the plant community under their defecation areas with respect to other areas of the forest. One of the mechanisms that may contribute to the latrine effect is the interaction between the defecation and the activity of dung beetles. These insects, through burial of feces and soil excavation, can affect soil characteristics and seed bank dynamics, with consequences for seedling establishment. A clumped defecation pattern could encourage beetle activity and increase the consequences of their activity.

In this study, we sought to evaluate whether the defecation of *A. p. mexicana* under its sleeping sites generates latrine effects on the plant community in the tropical rainforest of the Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (Veracruz, Mexico). For this purpose, howler monkey defecation zones were identified, and the abundance, richness, and composition of juvenile plants in these zones were evaluated and compared with other understory zones (control zones). In addition, an experiment was conducted to evaluate whether the defecation zone and the activity of

coprophagous beetles contribute to the generation of a latrine effect in the establishment of seedlings from the seed bank. Finally, the defecation behavior of *A. p. mexicana* was described, and expert information was collected to evaluate whether the behavior observed for the subspecies in this study is potentially representative of the behavior of the species *A. palliata*.

In general, there was no evidence that *A. p. mexicana* generates a latrine effect in its sleeping sites, neither in the patterns of established juvenile plants, nor through the mechanism of interaction with coprophagous beetles. Only lower abundance and richness of seedlings emerging from the seed bank were found in defecation zones compared to control zones, for species whose seeds are defecated by monkeys. This result was contrary to expectation but was not observed in juvenile plants. The defecation behavior of this species in the study area does not seem to be sufficiently aggregated and, therefore, does not generate heterogeneity in the plant community between its defecation areas and other understory zones. This result contrasts with the latrine effects reported for other *Alouatta* species, reaffirming the idea that differences in the behavioral characteristics of even closely related species may result in distinct interactions with the environment. This study contributes to a better understanding of the role of *A. p. mexicana* in tropical forests.

1. Introducción

Las interacciones ecológicas juegan un papel fundamental en la estructuración y funcionamiento de los ecosistemas (Mittelbach y McGill, 2019). Los organismos pueden modificar las condiciones ecológicas de su hábitat a través de sus interacciones con otras especies y/o con los componentes abióticos. En el caso de los animales, la conducta es un elemento que determina cómo son sus interacciones, y por lo tanto la forma en que participan en la estructuración de sus comunidades (Mortelliti, 2023). Los hábitos de uso del espacio, periodos de actividad, forrajeo, territorialidad, así como los hábitos de descanso y defecación, son ejemplos de aspectos conductuales mediante los cuales los animales pueden modificar su hábitat.

La formación de letrinas es un tipo de conducta de defecación que se da en distintas especies animales cuando la deposición de heces ocurre de manera agregada en el tiempo y en el espacio. Entre los animales de bosques neotropicales para los cuales se ha estudiado la defecación en letrinas de manera más extensa, se encuentran diversas especies de primates que depositan heces de manera agregada bajo sus sitios de descanso o ‘dormideros’ (Irwin et al., 2004; González-Zamora et al., 2012; Bravo y Cueto, 2020). Puesto que estos animales suelen ser dispersores de semillas de múltiples especies de plantas, el efecto de sus conductas de defecación es relevante para la ecología de la comunidad vegetal en su hábitat (Andresen et al., 2018). Los grupos de diversas especies de primates neotropicales pasan períodos de descanso largos en el dosel, al final de los cuales suelen defecar de manera grupal (Julliot, 1996). En el sotobosque, debajo de estos dormideros, se generan entonces zonas en las que se depositan altas densidades de excretas y orina (Bravo y Cueto, 2020). En estas zonas se han encontrado, para diversas especies de primates, características diferentes respecto a otras zonas del bosque, por ejemplo, en las densidades de semillas y plántulas, la diversidad o composición de plantas, las propiedades del suelo, o la presencia y actividad de otros organismos (Pouvelle et al., 2009; Bravo, 2012; Whitworth et al., 2019). Podemos referirnos a la ocurrencia de estas características diferenciales en las zonas de defecación de monos como “efecto letrina” (Pouvelle et al., 2009).

Los efectos letrina en las zonas de defecación de monos son variables. Los efectos en las plantas que se establecen en estas zonas pueden ser positivos o negativos (Fuzessy et al., 2022). Las zonas de defecación reciben una mayor lluvia de semillas dispersadas por monos, que puede

traducirse en una mayor densidad y/o crecimiento de plántulas, tanto por la mayor concentración de semillas en el suelo (Anzures-Dadda et al., 2011; Bravo, 2012; Feer et al., 2013), como por una mayor disponibilidad de nutrientes (Feeley, 2005; Bravo y Cueto, 2020). Por otro lado, la presencia de más herbívoros, depredadores de semillas o patógenos en las zonas de defecación puede ser perjudicial para las plantas (Russo y Augspurger, 2004; Bravo y Cueto, 2020).

La interacción de las defecaciones de los monos con los invertebrados del suelo, particularmente con los escarabajos coprófagos, es un mecanismo que puede contribuir a generar un efecto letrina (Feer et al., 2013). La actividad de excavación y remoción de heces que realizan los escarabajos puede modificar las características del suelo y de las condiciones para las semillas y plántulas presentes en él (Andresen y Levey, 2004). Puesto que las zonas de defecación de monos son también zonas de mayor concentración de recursos para los escarabajos, se ha propuesto que su actividad en ellas podría ser parcialmente responsable de los efectos letrina observados (Fuzessy et al., 2022).

La mayoría de los estudios sobre letrinas de primates se han enfocado en monos aulladores (*Alouatta* spp.) y monos araña (*Ateles* spp. En monos aulladores, el efecto letrina se ha estudiado para varias especies en diversos puntos de su distribución, que abarca desde México a Argentina. Para *Alouatta palliata mexicana*, el efecto letrina no ha sido estudiado, a pesar de que se conocen muchos otros aspectos de la especie, como su función en la dispersión de semillas de múltiples especies de árboles en su hábitat (Estrada y Coates-Estrada, 1984).

El presente trabajo tuvo como objetivo determinar si la defecación de *A. p. mexicana* bajo sus dormideros influye en la comunidad de plantas a través de un efecto letrina y si dicho efecto podría verse favorecido por la interacción entre las defecaciones de los monos y la actividad de los escarabajos coprófagos. Para ayudar en la interpretación de los resultados encontrados, se describió de manera general la conducta de defecación de la especie mediante observaciones en campo y opiniones de expertos.

2. Antecedentes

2.1 Zonas de defecación, letrinas y efectos letrina

La defecación es uno de los comportamientos a través de los cuales los animales pueden afectar a otros organismos y a los factores abióticos del ambiente. En particular, diversas especies animales tienen conductas que provocan un patrón de defecación agregada en el tiempo y en el espacio (Schupp et al., 2002). A las zonas del hábitat que reciben de manera concentrada las heces y orina como resultado de este comportamiento, frecuentemente se les denomina “letrinas” (Irwin et al., 2004). Esta conducta se ha estudiado principalmente en mamíferos (Dinerstein, 1991; Fragoso, 1997; Ben-David et al., 1998), y sus consecuencias para otros componentes de los ecosistemas, como las comunidades de plantas, también han sido objeto de diversas investigaciones (González-Zamora et al., 2012; Abiyu et al., 2015). Las letrinas pueden jugar papeles importantes en la comunicación y vida social de los mamíferos (Wronski et al., 2013; Dröscher y Kappeler, 2014). El material fecal de los animales juega, además, un papel importante en el ciclo de nutrientes de los ecosistemas (Slade et al., 2016) y la defecación puede también estar asociada a otros procesos ecológicos importantes. Por ejemplo, en el caso de la interacción mutualista entre vertebrados frugívoros y plantas, la defecación es un mecanismo de dispersión de las semillas. Asimismo, las heces pueden representar un importante recurso para la alimentación y/o reproducción de otros grupos de organismos, como los escarabajos coprófagos (Hanski y Cambefort, 1991).

El término letrina se ha utilizado de diversas maneras en estudios de mamíferos. Si bien, a grandes rasgos, se refiere a la deposición agregada de heces y orina, el uso del término es variado entre estudios. Algunos autores identifican una zona como letrina basándose en la observación directa de la conducta de defecación agregada temporal y/o espacialmente de animales (Bravo, 2009), mientras que otros definen un sitio como letrina utilizando características de la vegetación o el suelo de una zona que está distintivamente influida por la deposición de heces (Rodgers et al., 2015; Whitworth et al., 2019). Sin embargo, no necesariamente todas las zonas de defecación de animales que tienen conductas de este tipo se traducen en características diferenciales de estas zonas respecto a otras zonas del hábitat. El término letrina puede connotar este supuesto, aunque no siempre haya evidencia al respecto. Por otro lado, el concepto de “efecto letrina” se ha utilizado para referirse a las características bióticas y/o abióticas diferenciales de las zonas de defecación de

primates con comportamiento de letrina, en comparación con otras zonas del sotobosque (Pouvelle et al., 2009). El efecto letrina puede reflejarse, por ejemplo, en diferencias en las densidades de semillas y/o plántulas de especies cuyas semillas son defecadas, en las propiedades del suelo, y la presencia o actividad de otros organismos (Pouvelle et al., 2009; Bravo, 2012; Whitworth et al., 2019). Es decir, puede ser una diferencia en una característica biótica o abiótica del hábitat, que se genera como resultado de una conducta de defecación agregada espacial y/o temporalmente. La importancia de los efectos letrina recae en que provocan heterogeneidad en el hábitat (Whitworth et al., 2019), la cual es un factor que influye en la estructuración de las comunidades bióticas (Ben-Hur y Kadmon, 2020).

Puesto que este trabajo pone a prueba la existencia de características diferenciales en las zonas de defecación de una especie de primate, es decir pone a prueba la existencia de un efecto letrina, se evitará el uso *a priori* del término ‘letrina’ en favor de ‘zona de defecación’. Aun cuando el término letrina se ha utilizado para ciertas especies de monos, es importante no asumir que los resultados encontrados para una especie son generalizables a otras especies, aunque sean similares o estén cercanamente emparentadas, sin tomar en cuenta también las diferencias entre ellas, y las condiciones ambientales particulares de cada sitio.

2.2 *Primates neotropicales, Alouatta palliata mexicana y el efecto letrina*

Diversas especies de primates neotropicales tienen un sistema social y uso del espacio que provoca patrones de defecación agregada. La mayoría de las especies viven en grupos (Fernandez-Duque et al., 2012), por lo que todos los individuos realizan muchas de sus actividades de manera coordinada. Esto quiere decir que buscan alimento, forrajean, se mueven de un lugar a otro, y descansan en grupo. Para el descanso, es bastante frecuente que elijan lugares en los árboles, denominados “dormideros”, donde pasan la noche o períodos de descanso diurnos. En varias especies se ha documentado que, al despertar en la mañana, o al terminar el descanso, varios individuos del grupo suelen defecar antes de comenzar su actividad de forrajeo (Julliot, 1996). Además, se ha visto que los mismos dormideros pueden ser usados repetidamente. Por lo tanto, los primates que tienen este comportamiento pueden provocar una deposición de heces agregada que puede generar efectos letrina (Feeley, 2005; Pouvelle et al., 2009; González-Zamora et al., 2012).

El efecto letrina en los neotrópicos se ha estudiado principalmente en los géneros *Ateles* y *Alouatta* (Pouvelle et al., 2009; Dos Santos Neves et al., 2010; González-Zamora et al., 2012; Bravo y Cueto, 2020) puesto que estos primates tienden a producir una deposición agregada de heces bajo sus dormideros. El género *Alouatta* tiene una distribución que abarca desde México hasta Argentina, y las especies para las que se ha reportado más frecuentemente un efecto letrina son *A. seniculus*, *A. caraya*, y *A. guariba* (Julliot, 1997; Russo, 2005; Bravo, 2012). A partir de estos estudios, se ha tendido a generalizar que todos los monos aulladores producen efectos letrina (Arroyo-Rodríguez et al., 2015). Si bien las especies del género comparten muchas características, también existen diferencias ecológicas importantes entre ellas. En particular, las diferencias en la dieta, patrones de actividad, uso del espacio, tamaño del grupo y comportamiento social conllevan diferencias en los comportamientos y, por ende, en los patrones de defecación (Andresen, 1999; Wehncke et al., 2004; Ponce-Santizo et al., 2006; Bravo, 2009; Amato y Estrada, 2010), que a su vez pueden, o no, producir efectos letrina en las zonas de defecación.

A. palliata se ha estudiado ampliamente en términos de sus hábitos de forrajeo, dieta, su papel en la dispersión de semillas, y las interacciones de sus defecaciones con escarabajos coprófagos (Milton, 1980; Estrada, 1984; Estrada y Coates-Estrada, 1991a; Asensio et al., 2007; Cristóbal-Azkarate y Arroyo-Rodríguez, 2007). En una revisión de distintos trabajos, Behie y Pavelka (2015) reportan un tamaño promedio de 15 individuos por grupo; la especie tiene los grupos más grandes reportados para *Alouatta*, pero también la mayor variación en tamaño grupal. Para *A. palliata* también se han reportado los ámbitos hogareños de mayor tamaño, aunque esto depende del tamaño de los grupos (Fortes et al., 2015). Al igual que las demás especies del género, la dieta de *A. palliata* es folívora-frugívora, y su consumo de hojas y frutos es más balanceado en comparación con otras especies de *Alouatta* (Garber et al., 2015). La especie presenta conducta de defecación grupal, pero todavía no se ha evaluado si ocurren efectos letrina como consecuencia de sus patrones de defecación, ni se han comparado explícitamente las conductas de defecación entre especies. *Alouatta palliata mexicana*, la subespecie presente en México es el objeto del presente trabajo, y hasta el momento, sólo un estudio en fragmentos de bosque en Chiapas ha reportado un efecto letrina de esta especie, donde se observaron mayores densidades de algunas especies de plantas en las zonas de defecación (Anzures-Dadda et al., 2011). Es relevante determinar si esta especie genera consistentemente efectos letrina, como se ha reportado más ampliamente para otras especies del género (Bravo, 2012; Feer et al., 2013; Fuzessy et al., 2022), especialmente para

entender sus funciones en los ecosistemas donde habita. Además, esta información nos permitirá evaluar qué tan válido es hacer generalizaciones sobre el papel ecológico a nivel de género, o sobre una misma especie a través de toda su área de distribución.

2.3 Efecto letrina en la comunidad de plantas

Los efectos letrina documentados para plantas en zonas de defecación de primates pueden ser variables en su tipo, intensidad y signo (positivos/negativos). Uno de los efectos letrina más comúnmente reportados es una mayor densidad de plántulas en las zonas de defecación (Julliot, 1997; Anzures-Dadda et al., 2011; Muñoz Lazo et al., 2011; Bravo, 2012; Zarate et al., 2019). Este patrón puede deberse a distintas causas. Si las zonas de defecación reciben una mayor lluvia de semillas a través de las excretas, esto puede conducir a una mayor densidad de plántulas. Varios estudios han reportado mayor densidad de semillas en el suelo en las zonas de defecación de monos (Pouvelle et al., 2009; Feer et al., 2013). El patrón también puede resultar de una mayor disponibilidad de nutrientes en el suelo por la incorporación de materia fecal (Feeley, 2005; Bravo y Cueto, 2020). Sin embargo, los efectos de las zonas de defecación no necesariamente son benéficos para las plantas (Fuzessy et al., 2022). Mayores densidades de plántulas o de semillas también pueden implicar mayor atracción de herbívoros, depredadores de semillas y/o patógenos, y competencia intra o interespecífica (Augspurger, 1983; Schupp et al., 2002; Forrister et al., 2019). Por eso, en las zonas de defecación también se han reportado mayores tasas de mortalidad per cápita de semillas y plántulas, asociadas a este tipo de mecanismos denso-dependientes (Russo y Augspurger, 2004; Bravo y Cueto, 2020). Al afectarse la densidad de algunas especies de plantas en las zonas de defecación, la diversidad y composición de la comunidad de plantas también puede verse afectada (Stevenson, 2011; González-Zamora et al., 2015; Bravo, 2022).

Por otro lado, los patrones de desplazamiento de las especies de monos en términos de la distancia recorrida, área del territorio, o frecuencia en la recurrencia de uso de sitios, generan diferentes patrones de lluvia de semillas (Muñoz Lazo et al., 2011; González-Zamora et al., 2015). También, la agregación en la conducta de defecación puede tener consecuencias en la supervivencia de las semillas defecadas. Por ejemplo, se ha registrado que la defecación agregada puede conllevar a menores tasas de supervivencia per cápita de las semillas con respecto a lo documentado para un patrón disperso de defecación (Wehncke et al., 2004; Russo, 2005). En un

estudio preliminar, Amato y Estrada (2010) reportaron que *A. palliata* probablemente dispersa un mayor número de semillas que *A. pigra*, pero a la vez *A. palliata* utiliza áreas mayores durante el día, por lo que su lluvia de semillas probablemente es menos densa que la de *A. pigra*. Las características de la zona de defecación en la que puede, o no, ocurrir un efecto letrina son resultado del patrón de deposición de heces, y por ello es sumamente relevante tomar en cuenta las diferencias entre especies.

Finalmente, diversos estudios realizados sobre los efectos letrina se han enfocado específicamente en las especies de plantas dispersadas por monos (Russo y Augspurger, 2004; Anzures-Dadda et al., 2011; Zarate et al., 2019). Sin embargo, otros tipos de efecto letrina (e.g., cambios en el suelo, mayor actividad de escarabajos coprófagos) también pueden afectar la dinámica de semillas y plantas juveniles de cualquier especie cuyas semillas lleguen a esos sitios por medio de otros vectores de dispersión (Feer et al., 2013). Por lo tanto, es relevante evaluar si la conducta de defecación de esta especie de primate provoca o no efectos letrina que se vean reflejados en la comunidad de plantas en el sotobosque.

2.4 Escarabajos coprófagos y el efecto letrina

Los efectos que las letrinas de primates pueden tener sobre la comunidad de plantas pueden ocurrir a través de diversos mecanismos. Uno de estos es la interacción entre las defecaciones de los primates y los escarabajos coprófagos (Andresen y Levey, 2004; Andresen y Urrea-Galeano, 2022). Debido a que las heces de mamíferos son un recurso esencial para este grupo de invertebrados, se ha observado que las zonas bajo los dormideros donde ocurre mayor agregación de heces pueden atraer mayor cantidad de escarabajos coprófagos (Scarabaeinae) o aumentar su actividad de enterramiento de heces y excavación de suelo (Feer et al., 2013; Whitworth et al., 2019; Fuzessy et al., 2022).

La actividad de los escarabajos coprófagos puede afectar a las plantas de diversas maneras. Por un lado, sus efectos en la dinámica del suelo son ampliamente conocidos, ya que la relocalización de las heces bajo la superficie puede modificar algunas características del suelo mediante la bioturbación y la incorporación de nutrientes (Nichols et al., 2008). Estos procesos pueden ser benéficos para el establecimiento y crecimiento de las plantas (Pouville et al., 2008;

Dos Santos Neves et al., 2010; Santos-Heredia et al., 2016). Por otro lado, los escarabajos también interactúan directamente con las plantas a través de las semillas. Su papel como dispersores secundarios de semillas defecadas por primates y otros mamíferos, recae en el desplazamiento accidental de las semillas que se encuentran dentro de las heces (Andresen y Urrea-Galeano, 2022), las cuales pueden ser transportadas a condiciones más o menos favorables para su supervivencia y/o germinación (Urrea-Galeano et al., 2019; Fuzessy et al., 2022). Adicionalmente, mediante la construcción de túneles y excavación de suelo, también es relevante el efecto de estos insectos sobre la dinámica del banco de semillas (Feer et al., 2013). Por ejemplo, se ha visto que semillas enterradas pueden ser movidas hacia capas más superficiales, lo que puede favorecer el establecimiento de plántulas (Santos-Heredia y Andresen, 2014; Ocampo-Castillo y Andresen, 2018; Urrea-Galeano et al., 2019).

El efecto de los escarabajos es particularmente importante en las primeras etapas del ciclo de vida de las plantas, es decir, semillas y plántulas (Andresen y Urrea-Galeano, 2022). Dado que las zonas de defecación de monos frugívoros pueden tener una mayor cantidad y diversidad de semillas (Feer et al., 2013), es relevante entender el papel que pueden tener los escarabajos en moldear un efecto letrina en la comunidad de plantas juveniles. Pocos estudios han vinculado este mecanismo directamente con zonas de defecación. En particular, se ha encontrado evidencia de que la actividad de escarabajos varía con respecto al uso del espacio de los monos, registrándose una mayor tasa de entierro de semillas, germinación, y establecimiento de plántulas en zonas de defecación de *A. guariba* (Fuzessy et al., 2022), así como una mayor actividad de escarabajos en zonas con una mayor frecuentación de *A. seniculus* (Feer et al., 2013). Sin embargo, nuestro conocimiento es limitado y aún no sabemos si los efectos letrina observados en la comunidad de plantas en las zonas de defecación de monos están mediados, al menos en parte, por la actividad de escarabajos coprófagos.

3. Objetivos e hipótesis

General

Evaluar si la defecación de *Alouatta palliata mexicana* provoca efectos letrina en la comunidad de plantas en el sotobosque bajo sus dormideros.

Particulares

1. Determinar si el establecimiento de plántulas a partir del banco de semillas es mayor en zonas de defecación de *A. p. mexicana* que en zonas control, y si este efecto se ve acentuado por la actividad de escarabajos coprófagos.
2. Determinar si la conducta de defecación de los monos se traduce en diferencias en la comunidad de plantas juveniles del sotobosque, contrastando zonas de defecación y zonas control.
3. Describir la conducta de defecación y deposición de heces de *A. p. mexicana* en las áreas de bosque de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (Veracruz, México), y evaluar cualitativamente, mediante estas observaciones y la opinión de expertos, si la defecación de *A. palliata* podría provocar efectos letrina a través de su área de distribución.

Hipótesis 1: *A. p. mexicana* provoca un efecto letrina en el establecimiento de plántulas en sus zonas de defecación al incorporar semillas al banco de semillas a través de sus heces, y al atraer la actividad de escarabajos coprófagos.

- **Predicción 1:** En zonas de defecación de *A. p. mexicana*, la comunidad de plántulas que emerjan del banco de semillas tendrá mayor abundancia y riqueza, así como una mayor proporción de especies de plantas cuyas semillas son defecadas por los monos.
- **Predicción 2:** Habrá mayor establecimiento de plántulas en lugares con actividad de escarabajos coprófagos, y este efecto será mayor en zonas de defecación de monos que en zonas control.

Hipótesis 2: *A. p. mexicana* provoca un efecto letrina en la comunidad de plantas juveniles del sotobosque en sus zonas de defecación.

- **Predicción 1:** La comunidad de plantas juveniles del sotobosque en las zonas de defecación de *A. p. mexicana* tendrá mayor abundancia y riqueza, y diferirá en términos de la composición respecto a la de zonas control.
- **Predicción 2:** Las zonas de defecación de *A. p. mexicana* tendrán mayor abundancia y/o riqueza de plantas cuyas semillas son defecadas por los monos.

4. Métodos

4.1 Zona de estudio

El estudio se llevó a cabo en las áreas de bosque tropical de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBTLT), Veracruz, México (18°35'6" N, 95°04'30" O), una reserva con una extensión de 640 ha de selva alta perennifolia de origen biogeográfico principalmente Neotropical (Ibarra-Manríquez et al., 1997). La EBTLT es una de las zonas núcleo de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. El clima de la región es cálido de tipo A según la clasificación de Koeppen (Soto y Gama, 1997). La precipitación media anual registrada en la EBTLT es de 4201 mm, y la temperatura media anual es de 24.1°C (Gutiérrez-García y Ricker, 2011). La geología del sitio se caracteriza por ser parte del macizo volcánico de Los Tuxtlas, y los suelos provienen principalmente de ceniza volcánica basáltica (Flores-Delgadillo et al., 1999). En el sitio de estudio, la selva se caracteriza por la presencia de árboles altos, frecuentemente con contrafuertes. También los arbustos, palmas, y lianas son elementos estructurales importantes en el sitio. El dosel tiene entre 30 y 35 m de altura, y entre las especies que alcanzan estas alturas se encuentran *Brosimum alicastrum*, *Damburneya ambigens*, y *Poulsenia armata*. Otras especies forman estratos medios o bajos, como *Pseudolmedia glabrata* o *Astrocaryum mexicanum* respectivamente.

Entre las diversas especies de mamíferos presentes en la EBTLT, existe una población de monos aulladores de la subespecie *A. p. mexicana* (Cortés-Ortiz et al., 2015). Estrada (1984) reportó un promedio de 9.12 individuos por grupo en el sitio. Sus conductas de alimentación, su papel como dispersores de semillas, y la interacción de sus defecaciones con escarabajos coprófagos han sido documentados en diversos estudios en la zona (Estrada, 1984; Estrada y Coates-Estrada, 1984; Estrada y Coates-Estrada, 1991a; Asensio et al., 2007; Cristóbal-Azkarate y Arroyo-Rodríguez, 2007). Al igual que todas las especies de monos aulladores, *A. p. mexicana* es un primate folívoro-frugívoro y en Los Tuxtlas el mayor consumo de frutos ocurre entre abril y octubre (Estrada y Coates-Estrada, 1991b).

4.2 Conducta de defecación y ubicación de dormideros y zonas de defecación de *A. p. mexicana*

Esta parte del estudio se llevó a cabo en los meses de junio y julio de 2022, lo que coincide con la época de fructificación de múltiples especies de árboles de la región (Estrada, 1984). Para identificar los dormideros y las zonas de defecación de *A. p. mexicana*, se hicieron seguimientos de cuatro grupos de monos cuyos ámbitos hogareños son cercanos a las instalaciones y senderos de la EBTLT (Fig. 1). El seguimiento iniciaba antes del amanecer para localizar algún grupo a través de sus vocalizaciones. Para hacerlo más rápidamente, se procuraba tener una idea general del área donde un grupo pasaría la noche por medio de las vocalizaciones durante el atardecer del día previo al seguimiento. El primer grupo identificado era el que se seguía durante el día, generalmente hasta las 3 p.m. (la duración del seguimiento fue variable). Durante los periodos de observación, se registraron los eventos de defecación grupal, tanto aquellos que ocurrieron temprano en la mañana (después del descanso nocturno), así como los que ocurrieron a lo largo del día al término de periodos largos de reposo. Se consideraron como zonas de defecación las zonas del sotobosque donde más de dos individuos defecaron tras un periodo prolongado de descanso y mientras el grupo no se encontraba en desplazamiento. No fue posible determinar de manera consistente el número exacto de individuos que defecaron en cada evento de defecación grupal. Las zonas de defecación se delimitaron de manera aproximada, marcando los puntos donde se observaron montículos de heces en el suelo y/o la vegetación del sotobosque inmediatamente después de los eventos de defecación. Estas marcas se utilizaron posteriormente para montar el experimento y realizar las observaciones correspondientes al primer y segundo objetivo. Se identificaron 22 zonas de defecación distintas durante el periodo de seguimiento de monos. De éstas, 12 correspondieron a eventos de defecación ocurridos después del descanso nocturno, y 10 correspondieron a eventos de defecación ocurridos después de un descanso diurno.

Para cada zona de defecación, se estableció una zona control a 25 m de distancia. Esta distancia permitió a su vez alejarse de la influencia de la defecación, y también utilizar ubicaciones con características de vegetación y luz similares a la zona de defecación para minimizar el error por variaciones ambientales, obteniéndose en total 22 sitios pareados.

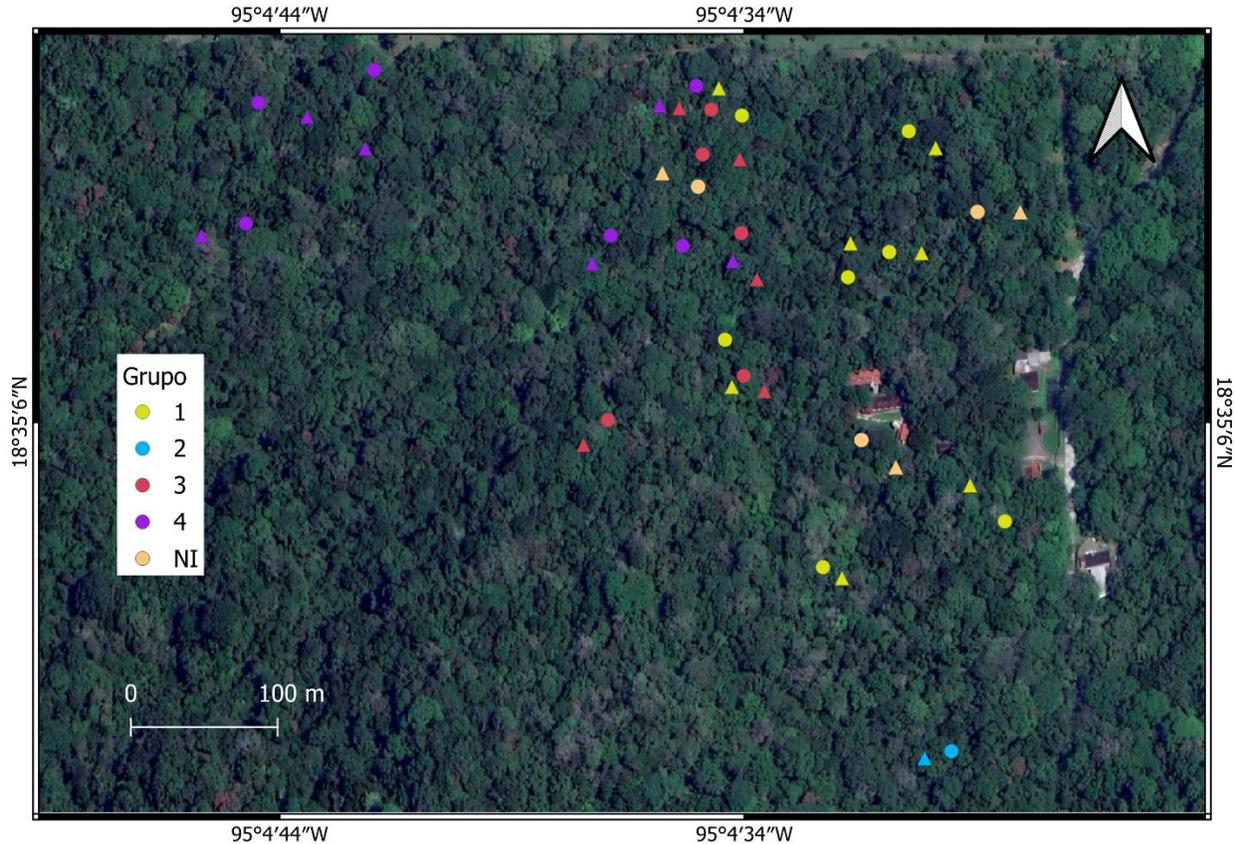


Figura 1. Mapa de la ubicación de los 22 sitios pareados. Cada par consistió en una zona de defecación (círculos) y una zona control (triángulos). Los diferentes colores corresponden a cuatro grupos distintos de *A. p. mexicana* observados en la zona (NI: grupo no identificado).

4.3 Establecimiento de plántulas desde el banco de semillas: efecto de la zona de defecación de *A. p. mexicana* y de la actividad de los escarabajos coprófagos

Se realizó un experimento de campo basado en la metodología de Santos-Heredia y Andresen (2014), y Urrea-Galeano et al. (2019) para determinar si la defecación de *A. p. mexicana* provoca un efecto letrina favoreciendo el establecimiento de plántulas a partir del banco de semillas en sus sitios dormitorio. Además, este experimento evaluó si la actividad de los escarabajos en los micrositos donde caen las heces contribuye a este efecto letrina. El experimento se montó en días posteriores (mínimo 2, máximo 18) al registro del evento de defecación, debido a que no era posible hacerlo sin detener el seguimiento de los monos. Dado que el objetivo principal del experimento fue explorar la existencia de diferencias en el banco de semillas, el cual no es afectado por la defecación *per se*, este desfase no debió afectar el efecto que se puso a prueba. En el área

de cada zona de defecación y cada zona control, se colocaron tres pares de parcelas circulares de 36 cm de diámetro (0.1 m²) (Fig. 2). Las parcelas de un mismo par se colocaron lo más juntas posible (≤ 50 cm). En las zonas de defecación, los pares de parcelas se colocaron en lugares donde previamente (durante los seguimientos de monos) se habían observado excretas de mono. La distancia entre los tres pares de parcelas varió entre 2 y 6 m, dependiendo del tamaño de la zona de defecación. En cada zona control, las parcelas se colocaron en una disposición espacial similar a la de la zona de defecación asociada. Dentro de las parcelas, no se eliminó la hojarasca del suelo para conservar lo más posible las condiciones naturales, pero se eliminaron las plántulas presentes. Las parcelas se delimitaron usando cubetas plásticas cuyo fondo había sido removido. Los bordes de las cubetas eran de 10 cm de altura, y fueron enterradas a 5 cm de profundidad con el fin de delimitar la actividad de escarabajos coprófagos dentro del área de las parcelas. El área de la elipse englobando el triángulo formado por los tres pares de parcelas se utilizó como medida proxy del tamaño del área central de la zona de defecación. El área promedio de esta elipse en todas las zonas utilizadas fue de 13.7 m² (rango: 2 – 57.6 m²). Esta medida no refleja el tamaño real total de las zonas de defecación puesto que el triángulo formado por las parcelas no englobó todos los puntos donde se observaron heces de mono.

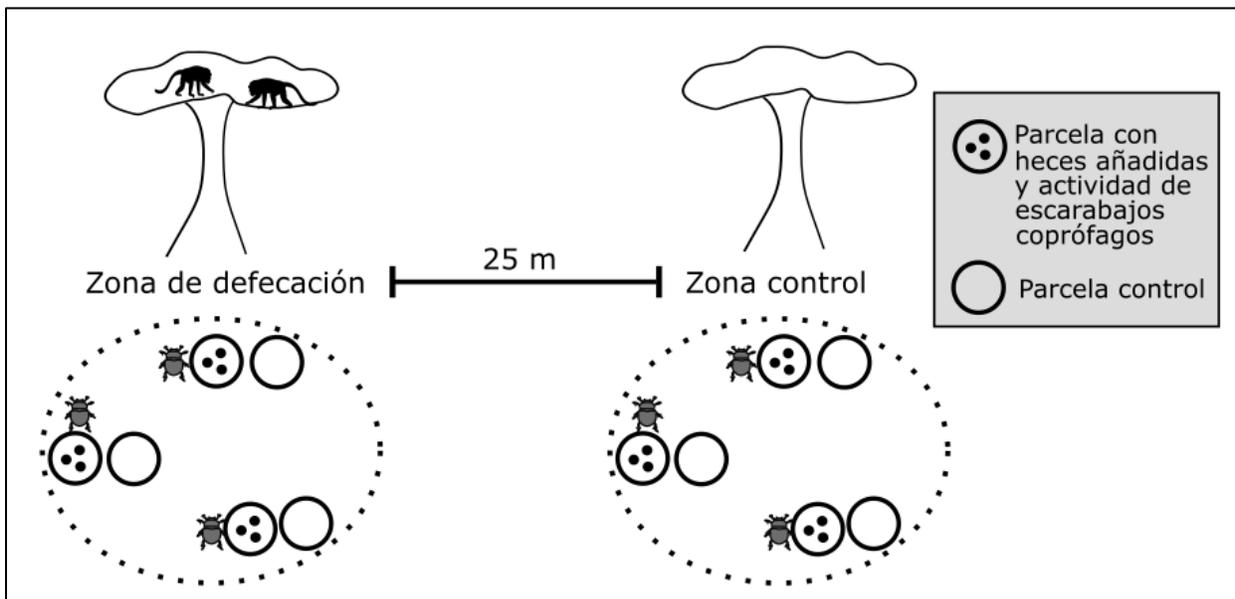


Figura 2. Diagrama del diseño experimental de un sitio pareado del experimento para evaluar el efecto de la defecación de *A. p. mexicana* y de la actividad de escarabajos coprófagos el cual se replicó en los 22 sitios pareados de nuestro estudio.

Para evaluar el efecto de la actividad de escarabajos coprófagos en el establecimiento de plántulas a partir del banco de semillas, se simuló la deposición de heces en la mitad de las parcelas experimentales. Es decir, a las parcelas de cada par se les aplicó uno de dos tratamientos: (i) con 50 g de excretas frescas y actividad de escarabajos, y (ii) sin excretas (y por lo tanto sin actividad de escarabajos). En el estudio de Urrea-Galeano et al. (2019), que se llevó a cabo en el mismo sitio de estudio, no se encontraron diferencias entre un tratamiento con heces y acceso a escarabajos, y un tratamiento con heces sin acceso a escarabajos, por lo que este último tratamiento no se incluyó en el presente estudio. Se utilizaron heces de cerdo doméstico, como se realizó en Urrea-Galeano et al. (2019), por la posibilidad de conseguir las cantidades necesarias de manera constante para el experimento, lo cual no era posible con heces de *A. p. mexicana*. Se ha observado que la actividad de los escarabajos coprófagos es similar para ambos tipos de heces (Marsh et al., 2013).

Los 50 g de heces se dividieron en tres montículos de tamaños iguales para simular el tamaño de las heces que caen en las zonas de defecación de monos. Después de 48 h, se revisó que todas las heces hubieran sido removidas y enterradas por escarabajos coprófagos, y todas las parcelas se taparon con tela de tul para evitar la llegada de semillas adicionales a aquellas presentes en el banco de semillas, pero sin impedir el paso de aire, luz y agua. Cuando no todo el material fecal había sido removido después de 48 h, se reemplazó el sobrante con heces frescas, y se hicieron nuevas revisiones hasta que la totalidad de los 50 g fuera enterrada. De este modo se aseguró que todas las parcelas hubieran estado sujetas a actividad de escarabajos coprófagos, aunque no se cuantificó directamente esta actividad.

Se monitoreó el establecimiento de plántulas en las parcelas cada 15 días durante seis meses. En cada revisión se registró el número de plántulas nuevas y se tomaron fotografías para su posterior identificación. Lamentablemente, la baja calidad de un alto porcentaje del material fotográfico no permitió hacer la identificación de todos los individuos, por lo que para los análisis se utilizaron únicamente los datos de abundancia de plántulas, con excepción de los datos correspondientes a la última revisión del experimento. En la última revisión, se identificaron en campo todas las plántulas presentes en las parcelas con la ayuda de expertos.

4.4 Comunidad de plantas juveniles en zonas de defecación y zonas control

Para determinar si la defecación de *A. p. mexicana* genera un efecto letrina que se refleje en diferencias en la composición de la comunidad de plantas juveniles del sotobosque, se llevó a cabo un muestreo (marzo de 2023) en las 22 zonas de defecación y 22 zonas control identificadas durante el seguimiento de monos. En cada zona se delimitaron tres cuadros de 2×2 m. Cada cuadro se colocó a un metro de distancia de uno de los tres pares de parcelas utilizados en el experimento anterior. En cada zona, los tres cuadros se colocaron en orientaciones N, S, y E respecto a sus respectivos pares de cubetas con el fin de colocar sistemáticamente los cuadros en todos los sitios y evitar sesgos. Dentro de los cuadros se hizo un muestreo de todas las plantas menores a 1 m de altura, excluyendo los helechos. Para determinar cuáles especies de las encontradas son dispersadas por *A. p. mexicana*, se realizó una revisión de la literatura (Estrada y Coates-Estrada, 1984; Wehncke et al., 2004; Asensio et al., 2007; Amato y Estrada, 2010; Dias y Rangel-Negrín, 2015), y una consulta adicional con un experto naturalista y parataxónomo (Sr. Santiago Sinaca Colín). Así, se clasificaron las especies de plantas registradas en tres categorías de acuerdo con el consumo de sus frutos por parte de los monos: (i) frutos que son tragados completos por los monos y las semillas son expulsadas en las excretas (SEM-FRU); (ii) frutos cuya pulpa es consumida por los monos, pero la semilla es escupida (FRU); (iii) frutos no son consumidos por los monos (NC).

Durante la realización de este muestreo se encontraron abundancias muy altas de plántulas del árbol *Damburneya ambigens* (S.F. Blake) Trofimov (Lauraceae), mucho mayores a las de cualquier otra especie observada. Los frutos de esta especie son consumidos por el mono aullador sin que la semilla, por lo general, sea tragada. Estos eventos de germinación masiva se encontraron debajo de árboles adultos de la misma especie y por el alto número de plantas, era evidente que se debían, principalmente, a la lluvia de semillas producida por estos individuos. Está descrito que esta especie de árbol genera tapetes monoespecíficos de plántulas después de sus pulsos reproductivos (Dirzo et al., 2014). Sin embargo, estos tapetes de plántulas bajo árboles parentales se encontraron más frecuentemente en las zonas de defecación que en las zonas control. La abundancia tan alta de esta especie, con un sesgo hacia las zonas de defecación, podría llevar a conclusiones erróneas sobre el efecto de los monos si no se tomara en cuenta la abundancia de los conoespecíficos adultos. Por lo tanto, para controlar el efecto de los árboles parentales de *D. ambigens*, se realizó un registro de los árboles adultos en las zonas de defecación y en las zonas

control, tomando en cuenta a los árboles cuya copa estuviera directamente sobre las zonas de defecación y controles. El enfoque principal de este muestreo fue identificar a los árboles parentales de *D. ambigens*, pero también se registraron los árboles adultos de otras especies que estuvieran sobre las zonas de defecación y con una altura suficiente para ser utilizados por los monos como dormideros o como alimento (es decir, se excluyó a árboles pequeños o del estrato medio) con el fin de caracterizar mejor las zonas de defecación y zonas control. Se comparó la abundancia, riqueza y diámetro del tronco a la altura del pecho (DAP) de estos árboles en zonas de defecación vs. zonas control por medio de pruebas de *t*.

4.5 Cuestionario sobre comportamientos de descanso y defecación de *A. palliata*

Durante el seguimiento de monos se observó que, a pesar de que la especie presentó claros eventos de defecación grupal en zonas de descanso, la conducta no fue tan agregada espacialmente en comparación con aquella descrita para otras especies del género *Alouatta* (Bravo, 2009; Pouvelle et al., 2009). A raíz de esto, sumado a que existe poca información sobre los patrones de defecación de *A. palliata*, se decidió implementar un cuestionario (Apéndice 4), dirigido a investigadores con experiencia en observación de *A. palliata*. Fue enviado a 57 personas. El objetivo del cuestionario fue recabar información de expertos sobre los hábitos de defecación y descanso de *A. palliata*. En particular, se buscó hacer una caracterización más sólida de su conducta y patrones de defecación, y evaluar si el comportamiento observado en este estudio es potencialmente representativo a nivel especie. Aunque este estudio está enfocado en *A. p. mexicana*, el cuestionario se generalizó a nivel de especie para abarcar información más general.

4.6 Análisis de datos

- *Establecimiento de plántulas desde el banco de semillas: efecto de la zona de defecación de A. p. mexicana y de la actividad de los escarabajos coprófagos*

Para evaluar el papel de las zonas de defecación de *A. p. mexicana* y el papel de los escarabajos coprófagos en el establecimiento de plántulas a partir del banco de semillas, se ajustó un modelo lineal generalizado de efectos mixtos (GLMM). Se modeló la abundancia acumulada de plántulas establecidas en las parcelas (la abundancia total acumulada de todas las revisiones que se llevaron a cabo a través del tiempo) en función de dos factores fijos, i) la zona (zonas de defecación vs.

zonas control), ii) la actividad de escarabajos (con actividad de escarabajos por las heces añadidas vs. sin heces añadidas ni actividad de escarabajos), y de iii) la interacción entre ambos factores. Como factores aleatorios se incluyeron de manera anidada el sitio (el par de cada zona de defecación y su zona control asociada), el área (la zona individual única sin importar si era zona de defecación o control), y el par (identificador único de cada par de parcelas en los que se aplicó, o no, el tratamiento de heces añadidas). Se utilizó una distribución de error Poisson, puesto que las abundancias son conteos. Este modelo (y todos los GLMM en este trabajo) se realizó con la función *glmmTMB* del paquete ‘glmmTMB’ (Brooks et al., 2017) en el software R (R Core Team, 2023). La significancia estadística se evaluó con la función *Anova* del paquete ‘car’ (Fox y Weisberg, 2019), y las estimaciones basadas en el modelo para presentar los gráficos se hicieron con el paquete ‘emmeans’ (Lenth, 2023).

Al hacer una exploración gráfica del patrón de establecimiento de plántulas a lo largo del tiempo, se observó un pico de emergencia de plántulas en la primera revisión del experimento. Por lo tanto, también se ajustó un modelo con la misma estructura que la antes mencionada sólo para las abundancias de esta primera revisión, para evaluar un posible efecto de “pulso” al inicio del experimento. También se ajustó un modelo de las mismas características para las abundancias de todas las plantas presentes en la última revisión del experimento, en el que además se incluyó como predictor el tipo de consumo de la especie de planta por los monos según la revisión de la literatura realizada (semilla tragada vs. semilla no tragada vs. fruto no consumido) y su interacción con la zona (defecación vs. control). Este predictor pudo incluirse en este modelo porque para estos datos sí se contaba con la identidad de las especies en las parcelas. La interacción entre el tipo de consumo y la zona son de particular interés en este estudio (más que el tipo de consumo por sí mismo) porque si existiera un efecto letrina por la lluvia de semillas provenientes de las heces de *A. p. mexicana*, se esperaría que las plantas cuyos frutos son consumidos por los monos tragándose la semilla tendrían una mayor presencia en las zonas de defecación. Diferencias entre la abundancia o riqueza de especies, considerando solamente su tipo de consumo, podrían deberse a múltiples causas irrelevantes en este estudio, pero el factor se incluyó en el modelo para poder evaluar la interacción de los factores. Este modelo se ajustó con una corrección de inflación por ceros. También se modeló el número de especies de plántulas observadas en la última revisión, usando un modelo con la misma estructura que el modelo de abundancia antes mencionado.

Para evaluar si los ensambles de plantas presentes en las parcelas al final del experimento difirieron en su composición entre las zonas de defecación y las zonas control, y en función de la actividad de escarabajos, se realizó un análisis de varianza multivariado no paramétrico (PERMANOVA). Las pruebas de hipótesis se realizaron por permutaciones. El diseño anidado del experimento se tomó en cuenta al establecer la estructura de las permutaciones, de modo que se generaron tres pruebas de hipótesis para probar por separado el efecto de la zona, de la actividad de escarabajos, y el efecto conjunto de ambos tratamientos sobre la composición. Se utilizó el método “jaccard” como índice de similitud para calcular las distancias. La prueba se realizó con la función *adonis2* del paquete ‘vegan’ (Oksanen et al., 2019).

Se realizó un análisis de la 4° esquina, o “4th corner” que permite asociar atributos de las especies con características del hábitat donde se observaron las especies (Dray y Legendre, 2008). Con esta prueba se evaluó si el tipo de consumo de las especies por parte de los monos (en este caso considerado el atributo), tiene una relación con el tipo de zona o la actividad de escarabajos coprófagos (la característica del hábitat). Se utilizó la función *fourthcorner* del paquete ‘ade4’ (Dray y Dufour, 2007) utilizando el modelo de permutaciones tipo 6, recomendado por los autores, y un ajuste múltiple de valores de *p* de tipo *Bonferroni*.

- *Efecto de la conducta de defecación de A. p. mexicana en la comunidad de plantas juveniles del sotobosque*

Para evaluar el papel de las zonas de defecación de monos en la abundancia de plantas juveniles en las zonas de defecación, se ajustó un GLMM. Se agruparon las abundancias de los tres cuadros en los que se muestreó en cada zona. Como factores fijos se incluyeron la zona (zona de defecación vs zona control), el tipo de consumo de la especie de planta por parte de los monos (SEM-FRU vs. FRU vs. NC), la interacción entre ambos factores, y la abundancia de árboles adultos de *D. ambigens*. Como factor aleatorio se incluyó el sitio. Se utilizó una distribución de error normal con una transformación “log1p” de los datos, que mostró un ajuste más apropiado que una distribución Poisson. Además, se ajustó un modelo idéntico, pero excluyendo todos los datos de abundancias de plántulas de *D. ambigens* en la variable de respuesta. Se excluyó esta especie para evaluar su efecto individual sobre el análisis y poder compararlo directamente con el modelo anterior. Se ajustaron modelos con las mismas características para evaluar el efecto de los factores sobre el número observado de especies.

Se hicieron estimaciones de diversidad de las zonas de defecación y las zonas control por medio de extrapolación e interpolación de números de Hill basada en cobertura para orden de diversidad 1 y 2. Se omitió la estimación de orden 0 puesto que las coberturas de muestra (sample coverage) de algunas de las muestras eran muy bajas, y los resultados poco confiables (Chao et al., 2014). Se omitirá la presentación de resultados de orden 1 por ser muy similares a los de orden 2 (diversidad de especies dominantes). Las estimaciones se realizaron por medio del paquete ‘iNEXT’ (Hsieh et al., 2022), siguiendo la metodología propuesta por Chao et al. (2014). Esta estimación se hizo dos veces, una con todos los individuos juveniles, y otra excluyendo los datos de *D. ambigens*. Se ajustaron GLMMs para evaluar la diversidad de orden 2 en términos de la defecación de monos (zona de defecación vs. control), y de la abundancia de adultos de *D. ambigens*. Se incluyó el sitio como factor aleatorio, y se utilizó una distribución de error normal con una transformación \log_{1p} . Se ajustaron modelos iguales con las estimaciones excluyendo a los juveniles de *D. ambigens* por las mismas razones expuestas en el párrafo anterior.

Se realizó un análisis de redundancia (RDA) para evaluar si la composición de plantas jóvenes responde a la defecación de monos, y qué tan condicionada está por los árboles adultos presentes en las zonas de defecación. Se realizó una transformación “hellinger” de la matriz de abundancias de especie \times zonas, y se incluyeron como variables condicionadas las abundancias de seis especies de árboles adultos: *Ampelocera hottlei*, *Brosimum alicastrum*, *Cecropia obtusifolia*, *Damburneya ambigens*, *Poulsenia armata* y *Pseudolmedia glabrata*. Incluir variables condicionadas permite controlar el efecto de éstas sobre la matriz de respuesta cuando se calcula el efecto del predictor de interés. En este caso, incluir a estas especies de árboles como variables condicionadas permite distinguir si las zonas de defecación tienen un efecto sobre la composición de plantas jóvenes, una vez tomado en cuenta el efecto de los individuos parentales de estas especies. Se decidió incluir únicamente a estas seis especies por ser aquellas con abundancias > 5 individuos y por estar presentes tanto en zonas de defecación, como en zonas control. Incluir a las especies que sólo se encontraron presentes en uno de los tratamientos no aporta suficiente información para calcular adecuadamente la ordenación. Se hizo un análisis de varianza por permutaciones para determinar si la defecación de monos tuvo un efecto significativo sobre la composición de plantas juveniles, usando cada sitio (par de zona de defecación y control) como bloque.

Se realizó un análisis de la 4^o esquina para evaluar si el tipo de consumo de las especies por parte de los monos tuvo una relación con el tipo de zona. Se utilizó la función *fourthcorner* del paquete 'ade4', utilizando el modelo de permutaciones tipo 6, y un ajuste múltiple de valores de p de tipo *Bonferroni*.

- *Cuestionario sobre los patrones de defecación de A. palliata*

Las respuestas al cuestionario sobre los hábitos de *A. palliata* se sistematizaron separando respuestas abiertas y respuestas de opción múltiple. Se hicieron conteos y se calcularon porcentajes para las respuestas a preguntas de opción múltiple. Se evaluó cualitativamente la relación entre diferentes categorías de respuestas, como el país del sitio de estudio, el tamaño de área, y el tipo de vegetación con las respuestas sobre la conducta de monos.

5. Resultados

5.1 Establecimiento de plántulas desde el banco de semillas: efecto de la zona de defecación de A. p. mexicana y de la actividad de los escarabajos coprófagos

La abundancia acumulada de plántulas establecidas no difirió entre las zonas donde los monos defecaron y las zonas control ($\chi^2 = 0.01$, $p = 0.92$; Fig. 3). La abundancia de plántulas tampoco difirió entre las parcelas donde hubo actividad de escarabajos coprófagos y las parcelas donde no la hubo ($\chi^2 = 1.25$, $p = 0.26$). La interacción entre los factores tampoco fue significativa ($\chi^2 = 0.47$, $p = 0.49$; Fig. 3). El resultado fue igual cuando se analizaron las abundancias de plántulas en la primera revisión del experimento: ni la defecación de *A. p. mexicana* ($\chi^2 = 0.95$, $p = 0.33$), ni la actividad de escarabajos coprófagos ($\chi^2 = 0.64$, $p = 0.42$), ni la interacción entre ambos factores ($\chi^2 = 0.08$, $p = 0.78$) afectaron la abundancia de plántulas.

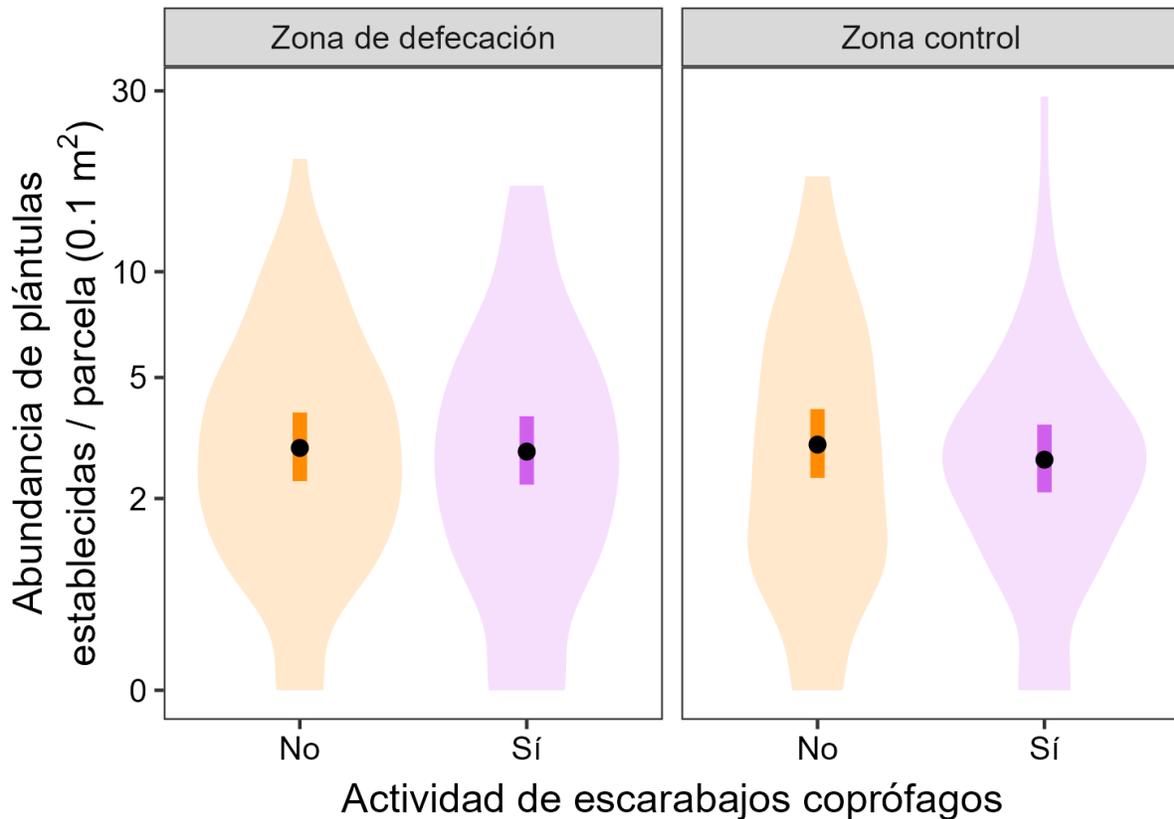


Figura 3. Abundancia de plántulas establecidas en función de la zona (zona de defecación de *A. p. mexicana* y zonas control) y la actividad de escarabajos coprófagos (sin heces añadidas y por lo tanto sin actividad de escarabajos en color naranja vs. con heces añadidas y actividad de escarabajos en color morado). Los círculos negros representan la media estimada, y las barras de error muestran el intervalo de confianza del 95%. Las áreas sombreadas muestran la distribución de los datos observados.

Cuando analizamos la abundancia de plántulas presentes al término del experimento, tampoco encontramos un efecto del tipo de zona ($\chi^2 = 0.29, p = 0.59$), de la actividad de escarabajos coprófagos ($\chi^2 = 0.01, p = 0.92$), o de la interacción entre estos factores ($\chi^2 = 0.02, p = 0.88$). Sin embargo, el tipo de consumo tuvo un efecto significativo ($\chi^2 = 28.65, p < 0.001$), siendo las especies del grupo NC las más abundantes, las del grupo SEM-FRU las de valores intermedios, y las especies del grupo FRU las menos abundantes (Fig. 4a-c). La interacción entre el tipo de zona y tipo de consumo por parte de los monos también tuvo un efecto significativo ($\chi^2 = 22.81, p < 0.001$; Fig. 4a-c). La abundancia de plántulas de especies del grupo FRU fue mayor en zonas de defecación que en zonas control ($Z.ratio = -2.38, p < 0.05$; Fig. 4b), mientras que el patrón fue inverso para especies del grupo SEM-FRU ($Z.ratio = 3.54, p < 0.001$; Fig. 4a). Para especies del

grupo NC la abundancia de plántulas no varió entre tipos de zonas ($Z.ratio = -1.17, p = 0.24$; Fig. 4c).

La riqueza de plántulas establecidas al final del experimento tampoco varió significativamente en función del tipo de zona ($\chi^2 = 0.49, p = 0.48$), ni de la actividad de escarabajos coprófagos ($\chi^2 = 1.08, p = 0.30$), ni de la interacción entre estos factores ($\chi^2 = 0.10, p = 0.75$). En este caso la interacción entre el tipo de zona y el tipo de consumo por parte de los monos también fue significativa ($\chi^2 = 6.26, p < 0.05$; Fig. 4d-e). La riqueza de plántulas del grupo FRU no mostró diferencias significativas, aunque se observó una tendencia a mayor valor en zonas de defecación ($Z.ratio = -1.80, p = 0.07$; Fig. 4e), mientras que para especies SEM-FRU la tendencia marginalmente significativa fue inversa, con mayor riqueza en zonas control ($Z.ratio = 1.85, p = 0.06$; Fig. 4d). La riqueza de plántulas no varió entre tipos de zonas para el grupo NC ($Z.ratio = 0.18, p = 0.85$; Fig. 4f).

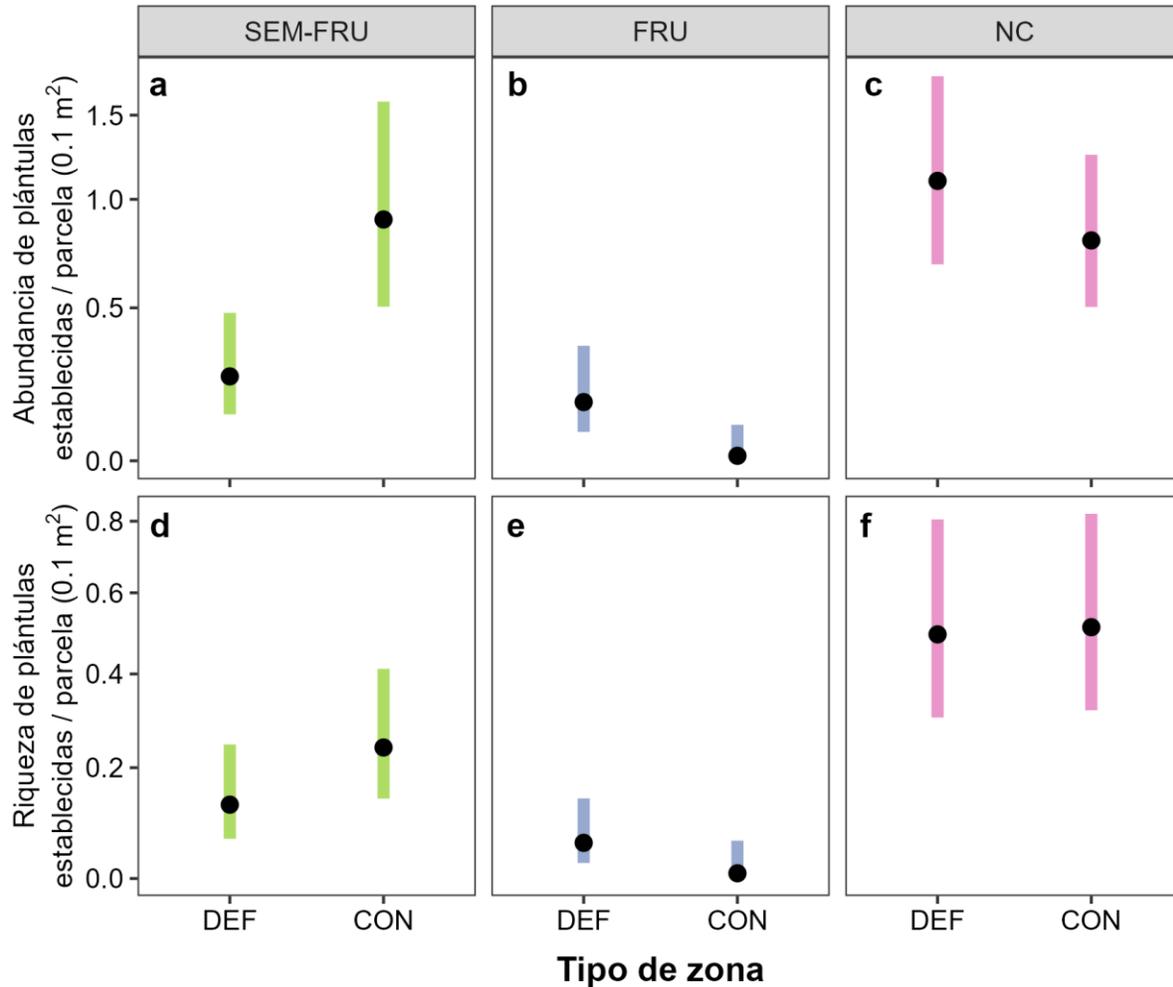


Figura 4. Abundancia (a,b,c) y riqueza de especies (d,e,f) de plántulas establecidas al término del experimento en función del tipo de zona (DEF = zona de defecación de *A. p. mexicana*, CON = zona control), y tipo de especie según el consumo de los monos (SEM-FRU = fruto consumido tragándose la semilla, FRU = fruto consumido sin tragarse la semilla, NC = fruto no consumido). La interacción entre ambos factores fue estadísticamente significativa para las dos variables de respuesta. Los círculos negros representan la media estimada, y las barras de error muestran el intervalo de confianza del 95%.

La composición de especies de plántulas presentes al término del experimento no difirió significativamente en zonas de defecación de monos vs. zonas control, ni entre parcelas con actividad de escarabajos coprófagos vs. parcelas sin actividad (Tabla 1; Apéndice 2: Fig.A1). Tampoco hubo un efecto significativo de la interacción entre ambos factores. El análisis de la 4°

esquina tampoco mostró asociaciones significativas entre el tipo de consumo de las especies y el tipo de zona en la composición de especies de plántulas al término del experimento, ni con la actividad de escarabajos coprófagos. Los valores de p para todas las combinaciones entre tratamientos y tipo de consumo fueron iguales a 1.

Tabla 1. Resultados del PERMANOVA (g.l. = grados de libertad, SC = suma de cuadrados) para evaluar el efecto del tipo de zona (zona de defecación vs. zona control), actividad de escarabajos coprófagos (con vs. sin), y la interacción entre ambas variables en la composición de plántulas emergidas del banco de semillas en la última revisión del experimento.

Variable	g.l.	SC	F	p
Tipo de zona (TZ)	1	0.043	0.230	0.493
Actividad de escarabajos (AE)	1	0.023	0.126	0.653
TZ * AE	1	0.029	0.153	0.312

5.2 Comunidad de plantas juveniles en zonas de defecación y zonas control

La abundancia de plantas juveniles no fue afectada por el tipo de zona ($\chi^2 = 0.20$, $p = 0.66$), ni por el tipo de consumo de las especies ($\chi^2 = 5.49$, $p = 0.06$), ni por la interacción entre ambos factores ($\chi^2 = 4.64$, $p = 0.10$; Fig. 5a-c). Sin embargo, la abundancia de individuos adultos de *D. ambigens* sí tuvo un efecto significativo sobre la abundancia de plantas juveniles ($\chi^2 = 18.33$, $p < 0.001$) (Apéndice 2: Fig.A2-a). A mayor abundancia de individuos adultos de *D. ambigens*, hubo mayor abundancia de plantas juveniles. Al eliminar del análisis a las plantas jóvenes de *D. ambigens*, el efecto de los adultos de esta especie ya no fue significativo ($\chi^2 = 0.004$, $p = 0.95$) (Apéndice 2: Fig.A2-b), pero sí hubo diferencias entre especies de diferentes tipos de consumo por los monos ($\chi^2 = 249.94$, $p < 0.001$; Fig. 5d-f). Se observó una menor abundancia de juveniles de especies del grupo FRU, abundancia intermedia para especies del grupo SEM-FRU, y mayor abundancia de especies del grupo NC, tanto en zonas de defecación como en zonas control. Sin embargo, no hubo un efecto del tipo de zona ($\chi^2 = 2.36$, $p = 0.13$), ni de la interacción entre el tipo de consumo y el tipo de zona ($\chi^2 = 0.38$, $p = 0.83$; Fig. 5).

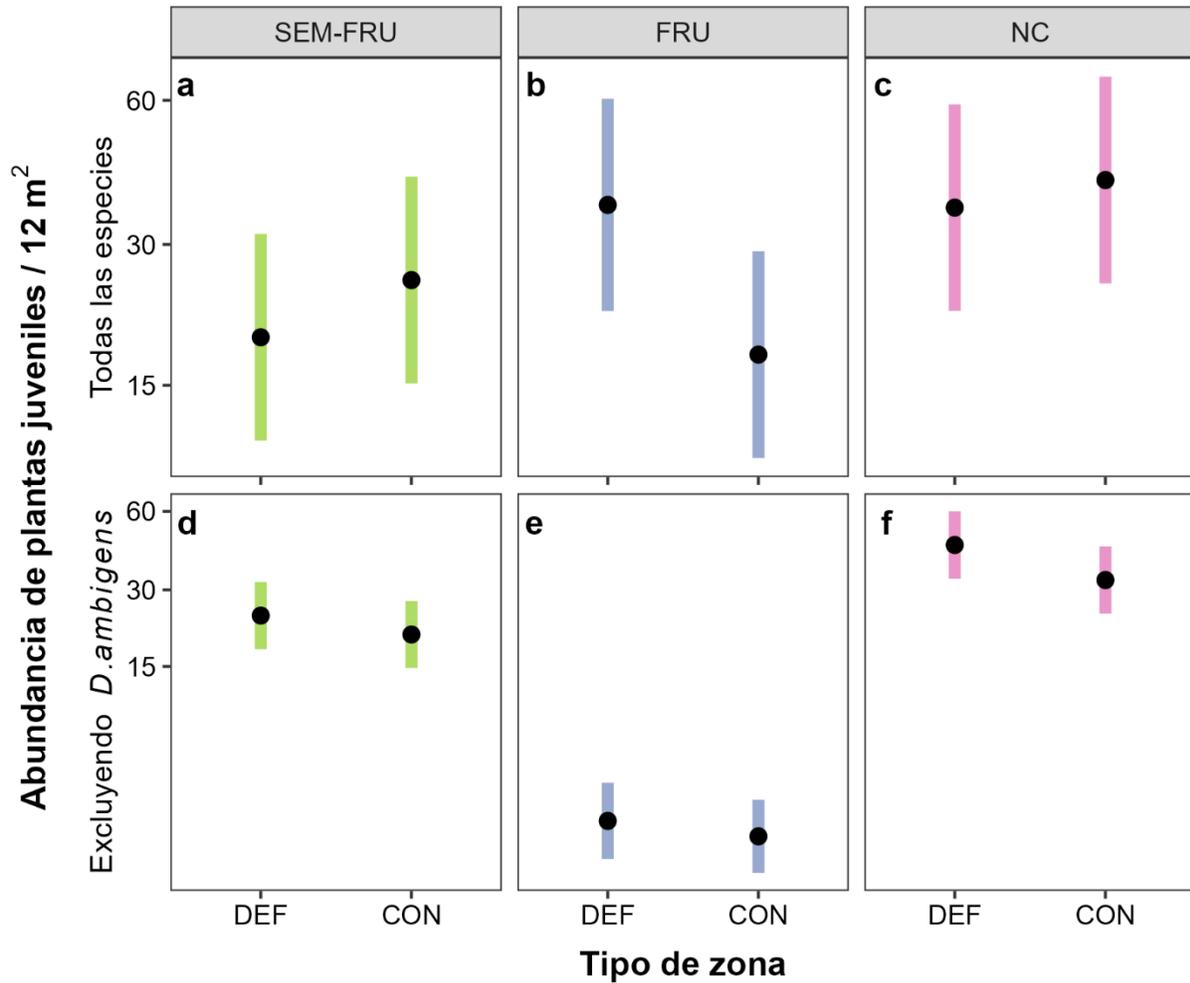


Figura 5. Abundancia de plantas juveniles en función del tipo de zona (DEF = zona de defecación de *A. p. mexicana*, CON = zona control), y del tipo de especie según el consumo de los monos (SEM-FRU = fruto consumido tragándose la semilla, FRU = fruto consumido sin tragarse la semilla, NC = fruto no consumido) cuando todas las especies se incluyeron en el análisis (a, b, c), y cuando se excluyeron los juveniles de *Damburneya ambigens* del análisis (d, e, f). Los círculos negros representan la media estimada, y las barras de error muestran el intervalo de confianza del 95 %.

El número de especies observado tampoco varió significativamente en función del tipo de zona ($\chi^2 = 0.59$, $p = 0.44$; Fig. 6). Para esta variable, la abundancia de adultos de *D. ambigens* no tuvo un efecto significativo ($\chi^2 = 0.08$, $p = 0.08$). El tipo de consumo sí tuvo un efecto significativo

($\chi^2 = 538.45, p < 0.001$), con mayor número de especies cuyo fruto no es consumido por los monos (NC), seguido de especies cuyo fruto (FRU) es consumido tragándose la semilla, y por último frutos que son consumidos sin tragarse la semilla (SEM-FRU). Al igual que con la abundancia, la interacción entre tipo de consumo y tipo de zona no fue significativa ($\chi^2 = 0.76, p = 0.68$; Fig. 6). Se observaron los mismos patrones cuando se excluyó del análisis a las plantas jóvenes de *D. ambigens*.

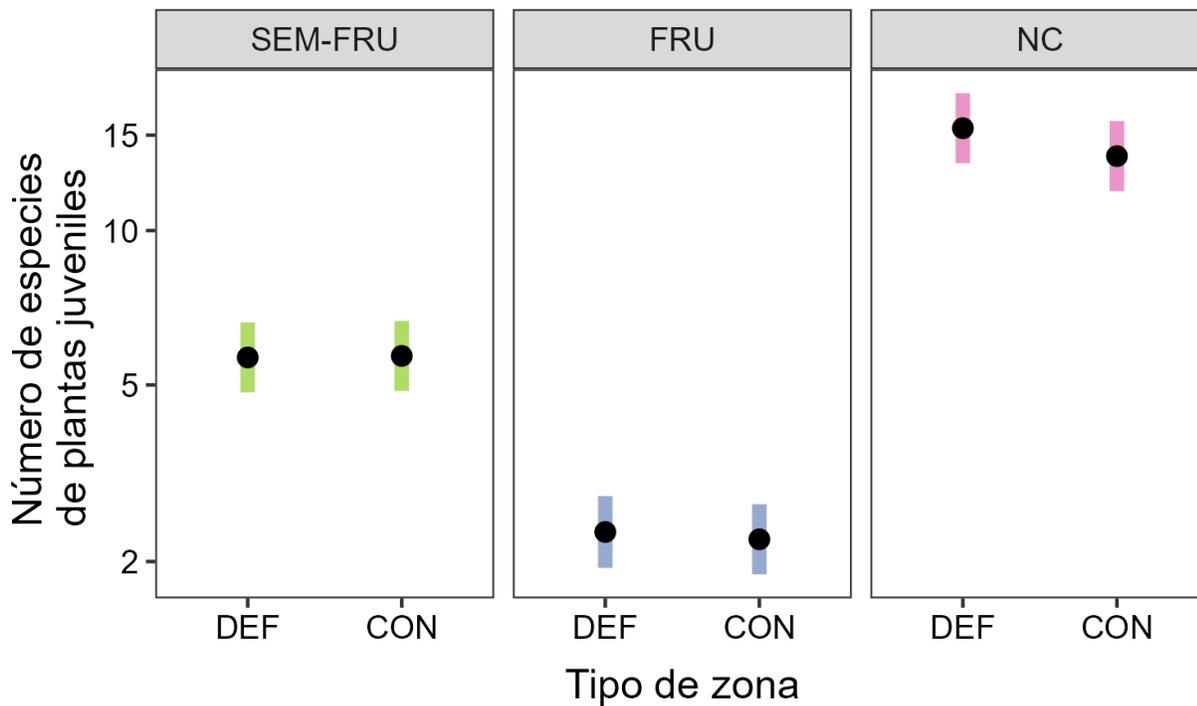


Figura 6. Número de especies de plantas juveniles en función del tipo de zona (DEF = zona de defecación natural de grupos de *A. p. mexicana*, CON = zona control), y del tipo de especie según el consumo de los monos (SEM-FRU = fruto consumido tragándose la semilla, FRU = fruto consumido sin tragarse la semilla, NC = fruto no consumido). Los círculos negros representan la media estimada, y las barras de error muestran el intervalo de confianza del 95 %.

La diversidad estimada de orden $q = 2$, (el número equivalente de especies dominantes), no varió significativamente con el tipo de zona ($\chi^2 = 0.05, p = 0.82$), pero sí en función de la abundancia de adultos de *D. ambigens* ($\chi^2 = 20.67, p < 0.001$; Fig. 7). A mayor abundancia de adultos de *D. ambigens*, disminuyó el número de especies dominantes. Al eliminar a los juveniles

de *D. ambigens* del análisis, ni el tipo de zona ($\chi^2 = 0.07, p = 0.79$), ni los adultos de *D. ambigens* ($\chi^2 = 1.17, p = 0.28$) tuvieron un efecto significativo.

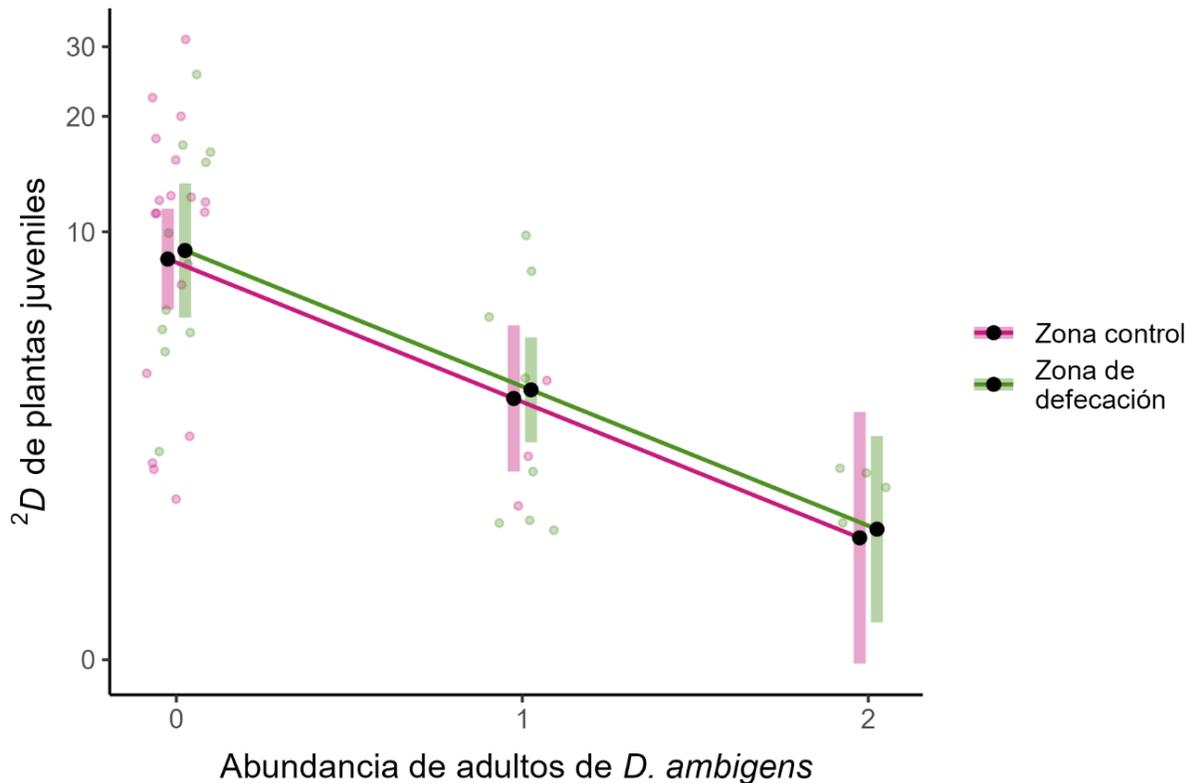


Figura 7. Diversidad estimada de orden $q = 2$ en función de las zonas de defecación de grupos de *A. p. mexicana* y de la abundancia de adultos de *D. ambigens* calculada con todos los individuos de plantas juveniles. Los puntos negros representan la media estimada, y las barras de error muestran el intervalo de confianza del 95 %.

En el análisis de varianza por permutaciones del RDA, no se encontró un efecto del tipo de zona en la composición de plantas jóvenes ($F = 1.32, p = 0.12$) (Fig. 8). Del total de variación explicada por el RDA, un mayor porcentaje fue explicado por los árboles adultos, es decir la variable condicionada (Fig. 8a), que, por el tipo de zona, la variable explicativa (Fig. 8b). El análisis de la 4ª esquina no mostró asociaciones significativas entre el tipo de consumo de las especies y el tipo de zona en la composición (Apéndice 2: TablaA1).

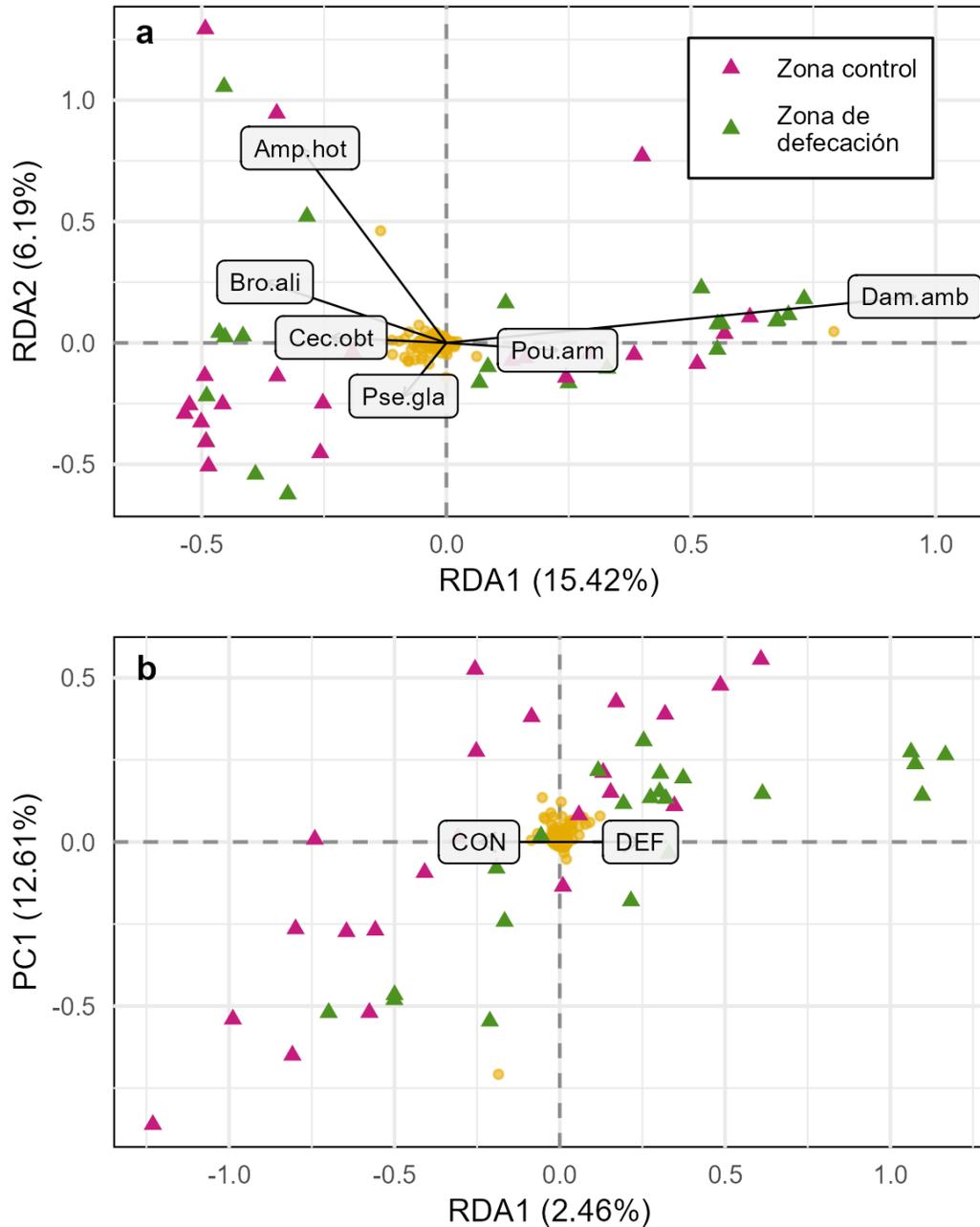


Figura 8. Análisis de redundancia (RDA) de la composición de especies en función del tipo de zona, condicionado por el efecto de los árboles adultos más abundantes. **a.** Los árboles adultos más abundantes en las zonas de defecación (variable condicionada) representan el 30.14 % de la variación explicada. Amp.hot = *Ampelocera hottlei*, Bro.ali = *Brosimum alicastrum*, Cec.obt = *Cecropia obtusifolia*, Dam.amb = *Damburneya ambigens*, Pou.arm = *Poulsenia armata*, Pse.gla = *Pseudolmedia glabrata*. **b.** El tipo de zona (variable de respuesta), zona de defecación (DEF) y zona control (CON), representan el 2.46 % de la variación explicada. Puesto que sólo hay una variable explicativa, sólo hay un eje de ordenación por RDA. El eje y es una ordenación no restringida (PC), es decir, variación no explicada por la variable de respuesta. Los círculos amarillos representan las especies de plantas juveniles y los triángulos representan los sitios.

5.3 Descripción de la conducta y zonas de defecación de *A. p. mexicana*

El promedio de individuos de *A. p. mexicana* de los cuatro grupos observados en la zona de estudio fue de 7.5 individuos por grupo (Apéndice 3). En los periodos de observación, desde las 5:30 h hasta aproximadamente las 15:00 h, los grupos generalmente realizaron de dos a tres eventos de defecación grupal (i.e., > 2 individuos defecaron), con otros eventos de defecación individual ocurriendo esporádicamente a lo largo del día. Durante los eventos de defecación grupal los individuos no siempre se encontraban en el mismo árbol. Ocasionalmente, algunos individuos estuvieron en árboles aledaños, o en zonas alejadas de la copa de un mismo árbol, por lo que las heces no siempre cayeron de manera espacialmente concentrada en el suelo, sino de manera dispersa debajo de las diferentes ramas de descanso. Se observó que una proporción de las heces generalmente quedaba adherida en las capas de vegetación al momento de caer, y/o se rompía en porciones más pequeñas durante la caída, debido a que los monos descansan en las copas de árboles altos y los individuos no descendían para defecar (como se ha observado en otras especies de *Alouatta*). Por lo tanto, según las características de la vegetación de cada zona, la cantidad de heces que llegaba al suelo podía ser muy variable. En el periodo de observación de dos meses hubo dos eventos de recurrencia de uso de una zona de descanso, y por lo tanto de defecación. Las heces fueron depositadas aproximadamente en la misma zona, pero no en los mismos sitios exactamente.

En las zonas de defecación se registraron 35 especies distintas de árboles adultos, y en las zonas control se registraron 36 (Apéndice 4). Del total de especies registradas, 18 estuvieron presentes en ambos tipos de zona. El número de especies de árboles adultos por zona de defecación no difirió significativamente con respecto a las zonas control ($t = -0.97$, $p = 0.34$); tampoco la abundancia fue distinta ($t = -1.01$, $p = 0.32$). Únicamente el DAP difirió significativamente ($t = -2.49$, $p = 0.01$), siendo mayor el promedio de esta variable en las zonas de defecación que en las zonas control.

5.4 Respuestas al cuestionario de conducta de defecación de *A. palliata*

Se recibieron respuestas al cuestionario de 28 personas (Apéndice 5) que realizaron estudios con *A. palliata* en México (64 %) y en Costa Rica (36 %), en diversos tipos de vegetación (e.g., bosque

primario, bosque secundario, agroecosistema, etc. Las respuestas provenientes de ambos países fueron cualitativamente similares. Tampoco hubo diferencias notables en las respuestas según el tamaño del área del estudio, ni del tipo de vegetación, aunque el número pequeño de respuestas sólo permite llegar a conclusiones preliminares tentativas.

Con respecto a las zonas de descanso, el 36 % de los entrevistados observó a los monos usar ciertos árboles de manera repetida para dormir en las noches, y el 44 % indicó haber observado un uso repetido de árboles y de zonas (i.e., no necesariamente los mismos árboles exactamente pero sí una misma zona general). Sólo el 4 % no observó uso repetido de árboles o zonas (16 % no especificó). Las respuestas respecto a la frecuencia de la recurrencia de uso fueron variables (Apéndice 5: Pregunta 2). Varios de los expertos entrevistados mencionaron la disponibilidad de alimento como determinante en el uso de ciertos árboles o zonas. En algunos casos se mencionó que la recurrencia en el uso de un árbol para el descanso se observó durante varios días seguidos, mientras que en otros casos se observó un uso repetido más espaciado temporalmente (periodos de varias semanas o meses). Sobre el comportamiento de defecación, el 56 % de las respuestas reportó que la mayoría de los individuos de un grupo defecan desde el árbol o la zona donde pasaron la noche, el 21 % respondió que al menos la mitad de los individuos lo hace, y sólo el 4 % indicó que menos de la mitad del grupo lo hace (24 % no especificó). El 33 % de las respuestas reportó dos eventos de defecación grupal al día, y el 61 % reportó tres o más. Con respecto a la acumulación de heces en el suelo, el 48 % indicó que observó muchas heces en el suelo, el 28 % indicó que observó pocas heces en el suelo, y el 20 % indicó que observó ambas situaciones en un porcentaje similar (4 % no especificó). Las respuestas respecto al tamaño del área del suelo en la que cae la materia fecal estuvieron divididas, con un 28 % indicando áreas de 5×5 m, 28 % áreas de 10×10 m y 20 % áreas de 20×20 m (16 % no especificó). El 32 % reportó que las heces caen recurrentemente en los mismos lugares del bosque cuando los monos usan repetidamente un árbol o una zona para descansar, el 16 % reportó que las heces caen en lugares distintos, y el 16 % reportó ambas situaciones con frecuencias similares (36 % no especificó).

6. Discusión

6.1 Establecimiento de plántulas desde el banco de semillas: efecto de la zona de defecación de *A. p. mexicana* y de la actividad de los escarabajos coprófagos

No se detectó un efecto letrina para el establecimiento de plántulas a partir del banco de semillas en las zonas de defecación de *A. p. mexicana*. Es decir, no se observaron diferentes abundancias de plántulas en zonas de defecación y zonas control a lo largo de los seis meses del experimento. Este resultado contrasta con lo reportado por Fuzessy et al. (2022), quienes encontraron que *A. guariba* genera patrones de mayor germinación de semillas y establecimiento de plántulas en sus zonas de defecación. Uno de los efectos letrina más comúnmente reportados en asociación a las zonas de defecación de distintos géneros de primates neotropicales, entre ellos *Alouatta*, es una mayor lluvia de semillas a través de la defecación de los monos (e.g., González-Zamora et al., 2015). Esto, a su vez, puede provocar que se acumulen mayores densidades de semillas en el banco de semillas del suelo (Pouvelle et al., 2009; Feer et al., 2013; González-Zamora et al., 2015). Este es uno de los posibles mecanismos por los cuales en las zonas de defecación podría observarse mayor establecimiento de plántulas, y densidad de plantas juveniles. Por lo tanto, la ausencia de diferencias en establecimiento de plántulas entre zonas de defecación y zonas control observada en este estudio podría deberse a que no existen diferencias en la lluvia y/o el banco de semillas. Es posible que el patrón de defecación de *A. p. mexicana* en el sitio de estudio no sea lo suficientemente agregado en el espacio o en el tiempo como para generar áreas con bancos de semillas más abundantes (ver sección 6.3).

Previamente se había observado que las semillas pequeñas (~ 1 mm) de *Cecropia* y *Ficus*, géneros que incluyen especies pioneras consumidas por los monos, son más abundantes en el banco de semillas de las zonas de defecación (Pouvelle et al., 2008). A pesar de que las especies de estos géneros son una parte importante de la dieta de *A. p. mexicana* (Estrada, 1984), de manera interesante, no se registró ninguna plántula de *Cecropia obtusifolia* ni de ninguna especie de *Ficus* en el estudio. Esto no necesariamente significa que no se encuentren presentes en el banco de semillas. En el caso de *C. obtusifolia*, posiblemente las condiciones lumínicas del bosque maduro no favorezcan su establecimiento en las zonas estudiadas puesto que es una especie pionera que requiere de la apertura de claros para germinar (Álvarez-Buylla, 1997). Esto también pudo ser el

caso para especies de *Ficus*, en las que, además, la mortalidad de semillas puede ser muy alta, y encontrar individuos jóvenes en condiciones naturales es difícil (e.g., *Ficus yoponensis*; (Ibarra-Manríquez y Sánchez-Ríos, 1997). Asimismo, ciertas especies de *Ficus* tienen afinidades hemiepífitas, por lo que la germinación de plántulas no necesariamente ocurre en el sotobosque. Si (Putz y Holbrook, 1986). Pero si existiera un efecto letrina en las características del banco de semillas, este no se vio reflejado en los datos del presente estudio. Sin embargo, los resultados del experimento brindan información indirecta sobre el banco de semillas, por lo que sería necesario cuantificar directamente su composición.

Tampoco se observó que la actividad de escarabajos coprófagos favoreciera el establecimiento de plántulas a partir del banco de semillas en ninguno de los dos tipos de zona (defecación y control) (Fig. 3). Otros estudios han reportado que las zonas de defecación provocan mayor actividad de algunos organismos (Whitworth et al., 2019), incluyendo escarabajos coprófagos (Fuzessy et al., 2022), posiblemente por el hecho de recibir mayor concentración de material fecal. Además, como se discutirá más adelante, la actividad de los escarabajos puede promover el establecimiento de plántulas (Santos-Heredia y Andresen, 2014). El resultado encontrado sugiere que *A. p. mexicana* no provoca una deposición de heces lo suficientemente agregada como para atraer mayor cantidad de escarabajos coprófagos, o alternativamente, que, aunque exista mayor atracción de escarabajos, esta no se traduce necesariamente en mayor función de los escarabajos, como lo observó Salgado Ávila (2022) con la dispersión secundaria de semillas.

Es importante reconocer que la falta de efecto de la actividad de escarabajos coprófagos también puede deberse parcialmente a que no fue posible iniciar el experimento en el mismo momento en el que se observaron los eventos de defecación. Al establecer el experimento días después, la atracción generada por las heces de los monos muy probablemente se reduce, y sólo si existieran diferencias en el banco de semillas por una recurrencia de uso de las zonas de defecación, o si esta recurrencia generara mayor presencia de escarabajos en la zona de manera persistente, esperaríamos observar un mayor efecto de la actividad de escarabajos asociado a las zonas de defecación. También se debe considerar que, por un lado, el tamaño pequeño de parcelas usadas en el experimento podría inhibir la actividad de escarabajos de mayor tamaño, que son los más eficientes funcionalmente (Larsen et al., 2005). Por otro lado, aunque Marsh et al. (2013) reportaron buena efectividad al usar heces de cerdo doméstico para atraer escarabajos coprófagos,

usar este tipo de heces puede no ser idóneo (Amézquita y Favila, 2010), particularmente cuando se quiere inferir sobre su interacción con otro tipo de heces, de *A. p. mexicana* en este caso.

El hecho de que no se encontrara un efecto positivo de la actividad de escarabajos sobre el establecimiento de plántulas para ningún tipo de zona difiere de los resultados reportados previamente (Santos-Heredia y Andresen, 2014; Ocampo-Castillo y Andresen, 2018), incluido un trabajo en el mismo sitio de estudio y siguiendo una metodología similar (Urrea-Galeano et al., 2019). Se ha visto que, al excavar el suelo para enterrar las heces, los escarabajos mueven las semillas que se encuentran enterradas en el suelo, muchas de las cuales podrían encontrar mejores condiciones para su germinación y por lo tanto se favorece el establecimiento (Urrea-Galeano et al., 2019). Considerando también los efectos positivos que los escarabajos tienen sobre las condiciones físicoquímicas y en la concentración de materia orgánica del suelo (Nichols et al., 2008; Pouvelle et al., 2008), se esperaba ver mayor establecimiento de plántulas tras su actividad. El no encontrar los resultados esperados sugiere que posiblemente el efecto de los escarabajos en la germinación y establecimiento sea débil, y que pueda ser opacado por otros mecanismos más influyentes, como las condiciones de luz, temperatura, humedad, o la presencia de enemigos naturales, que afectan el establecimiento de plántulas (Denslow, 1987; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993; Khurana y Singh, 2001). Por otro lado, en este estudio no se midió directamente la actividad de escarabajos en el experimento, sino que se corroboró indirectamente a través de la remoción y enterramiento de heces en las parcelas experimentales, pero en diversas ocasiones este proceso tomó más de las 48 h establecidas. Las características de las heces utilizadas pudieron haber afectado en este respecto, puesto que no siempre se pudieron conseguir heces totalmente frescas). Pero también es importante mencionar la posibilidad de que, como sugieren estas observaciones, el periodo relativamente corto en el que se realizó el experimento haya coincidido con un periodo de baja actividad de escarabajos coprófagos. Esto podría haber ocurrido debido a un período de días de altas temperaturas y sin precipitación que ocurrió durante el montaje del experimento (Andresen, 2008; Correa et al., 2021).

La falta de efectos de las zonas de defecación de *A. p. mexicana* y de la actividad de escarabajos coprófagos fue persistente a lo largo del experimento. La implementación de los tratamientos podría haber ocasionado un efecto al inicio del experimento que podría haberse perdido a lo largo del tiempo. Este “efecto de pulso” coincidiría con evidencia que ha mostrado

que los efectos de la deposición heterogénea de nutrientes, como aquella de la deposición de heces y orina de animales, pueden no perdurar en el tiempo (Buscardo et al., 2022). Sin embargo, tampoco se observó un efecto de los tratamientos inmediatamente después de iniciado el experimento. Aunque sí se observó un pico general de abundancia en el establecimiento de plántulas justo después de iniciar el experimento, no hubo diferencias entre tratamientos. Esto sugiere que el patrón de emergencia de plántulas que se observó a lo largo del experimento muy posiblemente respondió a otros factores ambientales, probablemente relacionados a la precipitación (Apéndice 2: Fig.A3). También es posible que el proceso de montaje del experimento haya influido los resultados, al menos parcialmente. A pesar de que se perturbó lo menos posible la estructura del suelo y de la hojarasca al enterrar las cubetas en el suelo, inevitablemente fue perturbado el suelo en los bordes de la parcela, lo cual pudo promover la germinación de algunas semillas. Sin embargo, esta perturbación fue igual en todos los tratamientos.

Las plántulas establecidas al término del experimento tampoco difirieron en abundancia o en riqueza respecto al tipo de zona o a la actividad de los escarabajos coprófagos (Fig. 4), en congruencia con el resto de los resultados observados. Sin embargo, la abundancia y la riqueza relativa de plantas difirió según el tipo de consumo de los monos. De manera interesante, las especies cuyos frutos son consumidos por los monos tragándose la semilla (SEM-FRU), fueron menos abundantes en las zonas de defecación que en las zonas control, mientras que lo contrario ocurrió con el grupo cuyos frutos son consumidos sin tragarse la semilla (FRU). Esto es contrario a lo que se hubiera esperado, basado en los estudios que han observado que las zonas de defecación de primates tienen mayor abundancia de plántulas de las especies cuyas semillas son defecadas (Julliot, 1997). Sin embargo, este patrón puede ser considerado un efecto letrina en tanto es una característica diferencial entre dormitorios y zonas control. La mayor abundancia de plántulas FRU en zonas de defecación (que coincide con la tendencia no significativa observada para plántulas de especies NC cuyos frutos no son consumidos por monos (Fig. 4)) sugiere la existencia de un efecto letrina potencialmente ligado a mejores condiciones fisicoquímicas del suelo en las zonas de defecación. Respecto a la menor abundancia de plántulas de especies SEM-FRU en zonas de defecación, los experimentos que se han realizado respecto a la viabilidad y éxito de germinación de semillas después de pasar por el tracto digestivo de monos aulladores han mostrado predominantemente efectos positivos o neutros (Arroyo-Rodríguez et al., 2015), por lo que esto no parecería una explicación plausible al patrón observado. Este efecto letrina puede deberse a

otro patrón reportado, en el que las semillas en presencia de heces pueden tener una probabilidad de supervivencia menor por estar más sujetas al ataque de enemigos naturales, o por un efecto denso-dependiente negativo cuando ocurre una mayor concentración de semillas en las zonas de defecación (Russo y Augspurger, 2004; Wehncke et al., 2004; Russo, 2005).

La composición de especies no fue afectada por el tipo de zona o por la actividad de escarabajos coprófagos. Esto es congruente con la idea de que el banco de semillas probablemente no difiera entre zonas de defecación y zonas control, y congruente con el patrón observado para la abundancia total acumulada a lo largo del experimento. Pero, por otro lado, la falta de variación de la composición de especies respecto al tipo de consumo (según el análisis de la 4° esquina) contrasta con las diferencias significativas encontradas para las plántulas emergidas presentes en la última revisión del experimento, de acuerdo con los diferentes tipos de consumo por parte de los monos. Esta aparente contradicción enfatiza la importancia de reconocer que se puede llegar a conclusiones distintas dependiendo de cómo se realice un análisis, aun partiendo de los mismos datos (Silberzahn et al., 2018; Gould et al., 2023). Como se mencionó en la metodología, en este estudio no fue posible finalmente hacer la identificación de todas las plantas emergidas a lo largo del experimento, sino sólo de aquellas presentes al final. Para concluir de manera más robusta respecto a los efectos en la composición, sería relevante recabar obtener estos datos en estudios futuros.

6.2 Efecto de las zonas de defecación de A. p. mexicana en la comunidad de plantas juveniles

Al igual que para las plántulas emergidas desde el banco de semillas, la abundancia de plantas jóvenes no fue distinta en zonas de defecación de *A. p. mexicana* en comparación con las zonas control del sotobosque. Es decir, en esta parte del estudio tampoco se encontró evidencia de que la conducta de defecación de monos genere un efecto letrina en términos de la densidad de plantas jóvenes. Esto contrasta con uno de los efectos letrina más comúnmente reportados en otros estudios (Julliot, 1997; Bravo, 2012); la mayor densidad de plantas jóvenes ha sido una de las características más comunes en zonas de defecación de otras especies de *Alouatta* y de primates de otros géneros como *Ateles*. Se ha puesto a prueba si este patrón es resultado de la mayor deposición de semillas en las zonas de defecación, o si otros mecanismos también favorecen el establecimiento de plantas jóvenes, y se ha sugerido que la densidad de semillas depositadas no es el único mecanismo que afecta el patrón de reclutamiento de plantas jóvenes en las zonas de defecación. Por ejemplo, la

conducta de defecación de los primates puede crear condiciones en sus zonas de defecación que favorecen el desarrollo de las plantas, como mayor disponibilidad de nutrientes (Bravo y Cueto, 2020), o la ya mencionada interacción con escarabajos coprófagos u otros invertebrados en el suelo. Incluso en los casos que han reportado efectos denso-dependientes negativos en la supervivencia per cápita para plantas en zonas de defecación, el resultado neto respecto a la abundancia puede seguir siendo positivo con respecto a otras zonas, dada la abundante y recurrente lluvia de semillas provocada por la defecación de los monos (Russo y Augspurger, 2004). Sin embargo, los resultados de este estudio sugieren que, ni una lluvia diferencial de semillas, ni otros mecanismos asociados a la conducta de defecación son suficientemente fuertes para aumentar la abundancia de plantas en las zonas de defecación. Este resultado también contrasta con el único estudio que ha reportado de manera cuantitativa un efecto letrina para *A. p. mexicana* (Anzures-Dadda et al., 2011). En dicho estudio se encontró que la densidad de plantas juveniles de 4 de 7 especies de árboles analizadas en fragmentos de bosque tropical en Chiapas fue entre 4 y 18 veces mayor en los dormideros de *A. p. mexicana*. Sin embargo, en fragmentos, donde el número de árboles grandes para descanso es limitado, el efecto letrina posiblemente sí ocurra por una mayor recurrencia de uso de los mismos sitios para descansar y defecar.

Las abundancias de plantas juveniles según los tipos de consumo por parte de los monos no fueron distintas en zonas de defecación y zonas control. Si existiera un efecto letrina en términos de la deposición diferencial de semillas, se hubiera esperado ver mayores abundancias de plantas cuyas semillas son defecadas por monos (SEM-FRU) en los sitios de defecación. Para las plántulas emergidas del banco de semilla se observó el efecto letrina contrario al esperado (ver sección anterior), pero esto ya no se observó a nivel de plantas juveniles, lo que sugiere que el efecto observado en el experimento no perdura en el tiempo.

Cabe mencionar que sí se observó una variabilidad importante en la abundancia de plantas jóvenes, especialmente asociada a los tapetes de plántulas de la especie *D. ambigens*. Estos tapetes fueron más frecuentes en las zonas de defecación, pero este efecto fue explicado por la presencia de árboles adultos de esta especie, y no por el tipo de zona. *Damburneya ambigens* tuvo una abundancia mucho mayor entre las plantas juveniles que cualquier otra de las especies registradas, lo cual tiene implicaciones importantes. En primer lugar, es relevante tomar en cuenta que las plantas registradas en un muestreo de este tipo pueden depender fuertemente de la estacionalidad

y la fenología de las especies. En este caso, el muestreo coincidió con un momento de germinación masiva de semillas de *D. ambigens*. Sin embargo, esta no es la única especie de árbol en la zona que tiene este tipo de eventos masivos de germinación y establecimiento. Otras especies, como *Ampelocera hottlei* o *Brosimum alicastrum*, cuyos frutos también son consumidos por monos, también germinan de manera masiva cuando los frutos caen de los árboles, generando tapetes de plántulas que pueden desaparecer en un plazo de días o semanas (G. Ibarra-Manríquez, comunicación personal). Si el muestreo se hubiera realizado en otro momento del año, probablemente otras especies hubieran tenido una representación importante en los datos. Por ello, al evaluar el efecto letrina en la comunidad de plantas, es importante controlar el efecto de la presencia de árboles adultos, como se hizo en este estudio para *D. ambigens*.

Damburneya ambigens es uno de los árboles más comunes en el bosque tropical en Los Tuxtlas, y el más abundante en el dosel (Bongers et al., 1988). Los frutos de este árbol son consumidos por los monos, pero, en general, las semillas no son dispersadas por defecación, sino que sólo la pulpa es consumida y la semilla es escupida. La mayor frecuencia de árboles adultos de *D. ambigens* en las zonas de defecación indica que probablemente los grupos de *A. p. mexicana* en Los Tuxtlas tienen una preferencia por usar estos árboles como sitios de descanso. Se ha descrito que la especie tiene una distribución agregada en manchones de mayor densidad local (Dirzo et al., 1997), que probablemente los monos utilizan preferentemente (Dirzo et al., 1997). Esto coincide con las descripciones de uso de hábitat de *Alouatta*, donde se describe su preferencia por utilizar ramas grandes y estables del estrato alto del dosel durante los periodos de descanso y alimentación (Youlatos y Guillot, 2015). Sin embargo, esto no implica que la abundancia de plantas juveniles bajo los árboles parentales se vea influida por la conducta de defecación de la especie.

El número de especies de plantas juveniles tampoco difirió entre tipos de zonas. Aún si la abundancia es fuertemente dependiente de la caída de semillas bajo los árboles parentales, y el efecto de la defecación de monos no es significativo en términos de densidad de individuos, el número de especies presentes podría diferir entre tratamientos. Esto es debido a que las zonas de defecación reciben semillas que fueron consumidas en otra zona y defecadas después de que el grupo de monos se traslada (Estrada y Coates-Estrada, 1984). Sin embargo, este estudio no muestra que *A. p. mexicana* aumente el número de especies en sus zonas de defecación en comparación a otras zonas del bosque, ni siquiera de aquellas que son dispersadas por ellos. Aunado a esto,

tampoco se observaron diferencias en la diversidad de especies dominantes respecto a las zonas de defecación, sino sólo respecto a la abundancia de árboles adultos de *D. ambigens*. Es decir, sí se observó variación en la diversidad de especies dominantes, con una tendencia a mayor diversidad en zonas de defecación. Pero al igual que para las abundancias, ésta no sólo se explicó por la presencia de adultos de *D. ambigens*, sino que, al eliminar a los juveniles de la especie del análisis, la variación disminuyó fuertemente porque se debía principalmente a la dominancia de esta especie en particular.

Al igual que en el experimento de plántulas emergidas desde el banco de semillas, tampoco se detectó un efecto letrina en la composición de especies de plantas juveniles, ni se detectó una asociación entre las especies dispersadas por *A. p. mexicana* y sus zonas de defecación. En los casos donde se ha detectado un efecto letrina en primates, se ha planteado la idea de que los monos realizan una “jardinería” accidental, que a largo plazo puede determinar la distribución espacial de las especies que consumen en sus áreas de vida (Julliot, 1996; Russo y Augspurger, 2004), y por consecuencia modifica la composición de la vegetación. La falta de asociación entre plantas juveniles de especies defecadas por monos y sus zonas de defecación no respalda esta idea para *A. p. mexicana* en Los Tuxtlas. De hecho, en general, la variación en la composición de plantas juveniles estuvo más relacionada con la presencia de árboles parentales que con el tipo de zona (defecación y control), lo cual concuerda con lo observado en términos de las abundancias, número de especies y diversidad de especies dominantes de plantas juveniles.

6.3 Conducta de defecación de *A. p. mexicana* y el efecto letrina

La conducta de defecación que se observó para *A. p. mexicana* en Los Tuxtlas coincide, en ciertos aspectos, con aquella descrita para otras especies de *Alouatta* para las que se han documentado efectos letrina. En particular, los grupos observados en este estudio presentaron eventos de defecación grupal en los que varios miembros del grupo defecaron en un lapso corto de tiempo después de un período de descanso, nocturno o diurno. Al igual que en lo reportado en el cuestionario, los grupos observados tuvieron más de un evento de defecación grupal al día, por lo que no sólo las zonas de defecación posteriores al descanso nocturno deben ser consideradas al evaluar el efecto letrina. Además, en el cuestionario realizado las respuestas indican que, en general, la mayoría de los miembros del grupo participan en estos eventos de defecación grupal.

Aunque se registraron eventos de defecación solitaria esporádicamente a lo largo del día, los eventos de defecación grupal fueron constantes y predecibles. Estas observaciones sugerirían que *A. p. mexicana* podría generar algún tipo de efecto letrina, como lo hacen otras especies. Sin embargo, los resultados de este trabajo no presentan evidencia que apoye esta hipótesis. Diversos factores pueden estar detrás de este resultado.

En primer lugar, durante la deposición de heces se observó que los individuos de un mismo grupo podían encontrarse en ramas separadas, a veces por distancias de hasta 15 m, o incluso ocasionalmente en árboles aledaños separados por distancias mayores. En consecuencia, las heces solían caer en un patrón disperso en el suelo, además de que parte del material frecuentemente se quedaba adherido en la vegetación. Las respuestas del cuestionario indicaron variabilidad en el tamaño del área del suelo donde quedan depositadas las heces de *A. palliata*, y como ya se mencionó, en este trabajo la cercanía observada entre individuos al defecar también fue variable. Por otro lado, *A. seniculus*, una de las especies para las que se han documentado efectos letrina, desciende algunos metros desde las ramas de descanso antes de defecar, y los grupos utilizan ramas en zonas con menos interferencia de vegetación hacia el sotobosque (Gilbert, 1997), algo que no se observó en *A. p. mexicana*. Esto sugiere una deposición de heces más agregada espacialmente en otras especies de *Alouatta*, que la observada para *A. p. mexicana*. Por ejemplo, Salgado Ávila (2022) reportó que las heces de *A. p. mexicana* en Los Tuxtlas cayeron dispersas en áreas de entre 80 y 200 m², mientras que para *A. seniculus* se han reportado áreas de defecación de 17 m² en promedio (Andresen, 2002), y Bravo y Cueto (2020) reportan letrinas de sólo 5 m de diámetro para grupos de *A. caraya* en las que es visible la acumulación de heces y plántulas. Estas diferencias podrían ser relevantes en la falta de efecto letrina encontrado en este trabajo.

Aunque en el presente estudio no se cuantificó la cantidad de heces depositada en el sotobosque, Salgado Ávila (2022) reportó un promedio de 50.7 g totales colectados después de los eventos de defecación de aproximadamente 5 individuos en Los Tuxtlas. En contraste, para *A. seniculus* se ha reportado la recolección de 400 g de heces, en promedio, después de eventos de defecación grupal (Andresen, 2002). En el cuestionario, el 28 % de las respuestas indicaron que para *A. palliata* no se observan grandes cantidades de heces en el suelo, y el 20 % que sólo a veces pueden observarse grandes cantidades de heces en el suelo. Las variaciones en este factor pueden ser importantes en la generación de efecto letrina, y sería relevante hacer más estudios

comparativos al respecto. El tamaño de grupo, otro posible factor relevante, parece una razón improbable para explicar la falta de efecto letrina puesto que los grupos observados en este trabajo (promedio = 7.5) están en general dentro del rango reportado para otras especies de *Alouatta* (Fortes et al., 2015) para las que sí se ha reportado efecto letrina. Es probable que lo encontrado en este estudio sea generalizable a otras poblaciones de *A. palliata*, dada la coincidencia de diversas respuestas del cuestionario. Sin embargo, *A. palliata* puede tener tamaños de grupo más numerosos (los mayores reportados dentro del género, de hasta 40 individuos) (Fortes et al., 2015), como puede verse en las respuestas del cuestionario (Anexo 5), por lo que este factor podría generar variación importante en la ocurrencia e intensidad de efectos letrina a lo largo de su distribución. Lo anterior debería ponerse a prueba en futuros estudios.

Otro punto importante es la recurrencia de uso de árboles o de zonas como lugares de descanso. Aunque la deposición de heces tras un solo evento de defecación no sea muy concentrada, podría observarse un efecto letrina si existiera un uso recurrente de esa misma zona de descanso que permitiera acumular material fecal y semillas a lo largo del tiempo. En el período de dos meses de observación de monos de este estudio únicamente se registraron dos árboles usados dos veces cada uno. Esta observación apoya la idea de que probablemente la conducta de defecación de *A. p. mexicana* no sea suficientemente agregada en el tiempo para generar efectos letrina. En otras especies de monos, por ejemplo, del género *Ateles*, existe una fidelidad tan fuerte de sitios de descanso, que incluso permite identificar ciertas letrinas de monos visualmente en el sotobosque por la abundancia de plántulas, semillas, o heces en el suelo (Whitworth et al., 2019). En el sitio de estudio no fue posible identificar de esta manera las zonas de defecación de *A. p. mexicana*. No obstante, sí se observó que los monos tienden a usar ciertas áreas de manera recurrente y a desplazarse por ciertas rutas. Estas observaciones coinciden tanto con aquellas reportadas en otros estudios para la especie (Milton, 1980; Estrada, 1984), como con las respuestas obtenidas en el cuestionario realizado (Apéndice 5). En este último existió un consenso en que los monos usan, con distintos grados de recurrencia, ciertas zonas y/o árboles, aunque el grado parece ser variable, tal vez dependiendo del contexto particular y de las características del hábitat. Probablemente los grupos que habitan en fragmentos de menor tamaño hacen un uso más frecuente de sus zonas de descanso, de manera similar a lo que reporta Bravo (2009) para grupos de *A. caraya*.

Los ejemplos concretos de recurrencia registrados en el período de observación (repetición de árboles y de zonas) sugieren que, aunque tal vez de manera menos marcada que en otras especies, los monos utilizan ciertos dormideros de manera más recurrente que otros. Julliot (1996) clasificó dormideros de *A. seniculus* según su recurrencia de uso, y a lo largo de un periodo de observación de dos años detectó que el 35 % de las defecaciones observadas ocurrieron en cinco sitios de descanso principales, pero que el 50 % del total de sitios registrados fueron usados sólo ocasionalmente. También cabe mencionar que varios de los estudios que han reportado efecto letrina se han enfocado en los dormideros usados más frecuentemente por los monos (Julliot, 1997; Feer et al., 2013) o en sitios con acumulación visible de semillas defecadas (Whitworth et al., 2019), lo cual no necesariamente representa el efecto general de la conducta de defecación de la especie. En las distintas zonas de defecación usadas en el presente estudio se observaron diferencias que podrían no deberse al azar, sino a distintos niveles de recurrencia de uso como el reportado por Julliot (1996), pero esto sólo podría corroborarse haciendo seguimiento de los grupos de monos por más tiempo. En futuros trabajos con *A. p. mexicana*, sería importante realizar seguimientos de largo plazo de los grupos para poder clasificar las zonas de defecación respecto a la recurrencia de su uso, y así evaluar si este aspecto temporal de la agregación genera un posible efecto letrina en las zonas más utilizadas, que no es detectable al considerar zonas que son usadas menos frecuentemente.

Cabe mencionar que existe la posibilidad de que, si la especie genera un efecto letrina, este esté ocurriendo a una escala espacial mayor a la estudiada. Algunas de las zonas de defecación registradas en el estudio son muy cercanas entre ellas. Esto reafirma que los monos no utilizan el espacio de manera aleatoria, sino que se mueven con base en la disponibilidad de alimento y de árboles adecuados para descansar, pero que tal vez la recurrencia de uso de zonas de esta especie debe evaluarse a mayor escala. Posiblemente la distancia a la que se establecieron las zonas control no refleja correctamente el uso del espacio de los grupos de monos, y el efecto de su defecación ocurre de manera más dispersa, pero en escalas mayores. Nuevamente, para evaluar esto deberán hacerse estudios a más largo plazo que pongan mayor énfasis en el uso del espacio de la especie.

6.4 Conclusiones

En general, en el estudio no se encontró evidencia de efecto letrina de *Alouatta palliata mexicana* en la comunidad de plantas del sotobosque bajo sus dormideros, con una excepción. La única característica diferencial se observó en la abundancia y riqueza de plántulas establecidas de especies cuyas semillas son defecadas por los monos, las cuáles fueron menores en zonas de defecación que en zonas control, contrario al efecto letrina comúnmente reportado. Para el resto de los factores evaluados en el estudio, no se observó un efecto letrina, ni en la emergencia de plántulas desde el banco de semillas en zonas de defecación en interacción con la actividad de escarabajos coprófagos, ni en los ensambles de plantas juveniles presentes en el sotobosque. La conducta de defecación observada no parece ser suficientemente agregada espacialmente para crear condiciones diferenciales entre sus zonas de defecación y otras zonas del sotobosque, pero el componente de agregación temporal todavía debe ser evaluado en futuros estudios.

La conducta de defecación de los animales puede tener consecuencias importantes en sus hábitats. Diferentes especies de primates neotropicales han demostrado tener un efecto letrina que se refleja en la comunidad de plantas en sus zonas de defecación, y que puede generar heterogeneidad en los bosques, pero no se encontró evidencia de que este fuera el caso para *A. p. mexicana* en Los Tuxtlas, Veracruz, independientemente de su importante papel como dispersor de semillas. En caso de que estudios adicionales corroboren que *A. palliata mexicana* no provoca efectos letrina sobre la comunidad de plantas, esto no implica que las funciones ecológicas de este primate no sean relevantes, sino sugiere que la generalización entre especies, incluso del mismo género, puede no reflejar apropiadamente los procesos reales en los ecosistemas. Las diferencias en las características conductuales y/o físicas entre las especies y entre los contextos en los que habitan pueden moldear distintas formas de interacción entre los animales y sus hábitats. A pesar de que todavía son necesarios más estudios que profundicen el vínculo entre la conducta y los mecanismos subyacentes, este estudio contribuye a entender qué papel juega esta especie de primate en los ecosistemas donde habita.

Referencias

- Abiyu, A., Teketay, D., Glatzel, G., y Gratzner, G. (2015). Tree seed dispersal by African civets in the Afromontane Highlands: too long a latrine to be effective for tree population dynamics. *African Journal of Ecology*, 53(4), 588–591.
- Álvarez-Buylla, E. (1997). Historia natural de las especies: *Cecropia obtusifolia*. En González-Soriano, R. Enrique Dirzo, & R. C. Vogt (Eds.), *Historia Natural de Los Tuxtlas* (pp. 109–114). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Amato, K. R., y Estrada, A. (2010). Seed dispersal patterns in two closely related howler monkey species (*Alouatta palliata* and *A. pigra*): A preliminary report of differences in fruit consumption, traveling behavior, and associated dung beetle assemblages. *Neotropical Primates*, 17(2), 59–66.
- Amézquita, S., y Favila, M. E. (2010). Removal rates of native and exotic dung by dung beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae) in a fragmented tropical rain forest. *Environmental Entomology*, 39(2), 328–336.
- Andresen, E. (1999). Seed dispersal by monkeys and the fate of dispersed seeds in a Peruvian rain forest. *Biotropica*, 31(1), 145–158.
- Andresen, E. (2002). Primary seed dispersal by red howler monkeys and the effect of defecation patterns on the fate of dispersed seeds. *Biotropica*, 34(2), 261–272.
- Andresen, E., Arroyo-Rodríguez, V., y Ramos-Robles, M. (2018). Primate seed dispersal: Old and new challenges. *International Journal of Primatology*, 39(3), 443–465.
- Andresen, E., y Levey, D. J. (2004). Effects of dung and seed size on secondary dispersal, seed predation, and seedling establishment of rain forest trees. *Oecologia*, 139(1), 45–54.
- Andresen, E., y Urrea-Galeano, L. A. (2022). Effects of dung beetle activity on tropical forest plants. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10.
- Anzures-Dadda, A., Andresen, E., Martínez, M. L., y Manson, R. H. (2011). Absence of howlers (*Alouatta palliata*) influences tree seedling densities in tropical rain forest fragments in Southern Mexico. *International Journal of Primatology*, 32(3), 634–651.
- Arroyo-Rodríguez, V., Andresen, E., Bravo, S. P., y Stevenson, P. R. (2015). Seed dispersal by howler monkeys: Current knowledge, conservation implications, and future directions. En *Howler Monkeys: Behavior, Ecology, and Conservation* (pp. 111–139). Springer New York.
- Asensio, N., Cristobal-Azkarate, J., Dias, P. A. D., Veá, J. J., y Rodríguez-Luna, E. (2007). Foraging habits of *Alouatta palliata mexicana* in three forest fragments. *Folia Primatologica*, 78(3), 141–153.
- Augsburger, C. K. (1983). Offspring recruitment around tropical trees: Changes in cohort distance with time. *Oikos*, 40(2), 189.

- Behie, A. M., y Pavelka, M. S. M. (2015). Fruit as a Key Factor in Howler Monkey Population Density: Conservation Implications. En *Howler Monkeys: Behavior, Ecology, and Conservation* (pp. 357–382). Springer New York.
- Ben-David, M., Bowyer, R. T., Duffy, L. K., Roby, D. D., y Schell, D. M. (1998). Social behavior and ecosystem processes: River otter latrines and nutrient dynamics of terrestrial vegetation. *Ecology*, 79(7), 2567–2571.
- Ben-Hur, E., y Kadmon, R. (2020). Heterogeneity–diversity relationships in sessile organisms: a unified framework. *Ecology Letters*, 23(1), 193–207.
- Bongers, F., Popma, J., Castillo, J. M., y Carabias, J. (1988). Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio*, 74(1), 55–80.
- Bravo, S. P. (2009). Implications of behavior and gut passage for seed dispersal quality: The case of black and gold howler monkeys. *Biotropica*, 41(6), 751–758.
- Bravo, S. P. (2012). The impact of seed dispersal by black and gold howler monkeys on forest regeneration. *Ecological Research*, 27(2), 311–321.
- Bravo, S. P. (2022). The role of howler monkeys (*Alouatta caraya*) in the primary succession of the Paraná flooded forest (Argentina). *Biotropica*, 54(1), 71–77.
- Bravo, S. P., y Cueto, V. R. (2020). Directed seed dispersal: The case of howler monkey latrines. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 42(December 2019), 125509.
- Brooks, M. E., Kristensen, K., Benthem, K. J., van, Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A., Skaug, H. J., Mächler, M., y Bolker, B. M. (2017). glmmTMB balances speed and flexibility among packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *The R Journal*, 9(2), 378–400.
- Buscardo, E., Geml, J., Schmidt, S. K., Freitas, H., Souza, A. P., Cunha, H. B., y Nagy, L. (2022). Nitrogen pulses increase fungal pathogens in Amazonian lowland tropical rain forests. *Journal of Ecology*, 110(8), 1775–1789.
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K., y Ellison, A. M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84(1), 45–67.
- Correa, C. M. A., da Silva, P. G., Puker, A., Gil, R. L., y Ferreira, K. R. (2021). Rainfall seasonality drives the spatiotemporal patterns of dung beetles in Amazonian forests in the arc of deforestation. *Journal of Insect Conservation*, 25(3), 453–463.
- Cortés-Ortiz, L., Rylands, A. B., y Mittermeier, R. A. (2015). The taxonomy of howler monkeys: Integrating old and new knowledge from morphological and genetic studies. En *Howler Monkeys: Adaptive Radiation, Systematics, and Morphology* (pp. 55–84). Springer.

- Cristóbal-Azkarate, J., y Arroyo-Rodríguez, V. (2007). Diet and activity pattern of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in Los Tuxtlas, Mexico: Effects of habitat fragmentation and implications for conservation. *American Journal of Primatology*, 69(9), 1013–1029.
- Denslow, J. S. (1987). Tropical rainforest gaps and the tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18(1), 431–451.
- Dias, P. A. D., y Rangel-Negrín, A. (2015). Diets of howler monkeys. En *Howler Monkeys: Behavior, Ecology, and Conservation* (Vol. 2, pp. 21–56). Springer New York.
- Dinerstein, E. (1991). Seed dispersal by greater one-horned rhinoceros (*Rhinoceros unicornis*) and the flora of rhinoceros latrines. *Mammalia*, 55(3), 355–362.
- Dirzo, R., Ibarra-Manríquez, G., y Sánchez-Garduño, C. (1997). Historia natural de las especies: *Nectandra ambigens*. En E. González-Soriano, R. Dirzo, & R. C. Vogt (Eds.), *Historia Natural de Los Tuxtlas* (pp. 124–129). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. B., y Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345(6195), 401–406.
- Dos Santos Neves, N., Feer, F., Salmon, S., CHateil, C., y Ponge, J. F. (2010). The impact of red howler monkey latrines on the distribution of main nutrients and on topsoil profiles in a tropical rain forest. *Austral Ecology*, 35(5), 549–559.
- Dray, S., y Dufour, A.-B. (2007). The ade4 package: Implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22(4).
- Dray, S., y Legendre, P. (2008). Testing the species traits-environment relationships: The fourth corner problem revisited. *Ecology*, 89(12), 3400–3412.
- Dröscher, I., y Kappeler, P. M. (2014). Maintenance of familiarity and social bonding via communal latrine use in a solitary primate (*Lepilemur leucopus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68(12), 2043–2058.
- Estrada, A. (1984). Resource use by howler monkeys (*Alouatta palliata*) in the rain forest of Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *International Journal of Primatology*, 5(2), 105–131.
- Estrada, A., y 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(2), 77–91.
- Estrada, A., y Coates-Estrada, R. (1991a). Howler monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: Ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 7(4), 459–474.
- Estrada, A., y Coates-Estrada, R. (1991b). Howler monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: Ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 7(4), 459–474.

- 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(1), 99–102.
- Feer, F., Ponge, J. F., Jouard, S., y Gomez, D. (2013). Monkey and dung beetle activities influence soil seed bank structure. *Ecological Research*, 28(1), 93–102.
- Fernandez-Duque, E., Di Fiore, A., y Huck, M. (2012). The behavior, ecology, and social evolution of New World monkeys. En *Evolution of Primate Societies* (pp. 43–64).
- Flores-Delgadillo, L., Sommer-Cervantes, I., Alcalá-Martínez, J. R., y Álvarez-Sánchez, J. (1999). Estudio morfogénico de algunos suelos de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 16(1), 81–88.
- Forrister, D. L., Endara, M.-J., Younkin, G. C., Coley, P. D., y Kursar, T. A. (2019). Herbivores as drivers of negative density dependence in tropical forest saplings. *Science*, 363(6432), 1213–1216.
- Fortes, V. B., Bicca-Marques, J. C., Urbani, B., Fernández, V. A., y da Silva Pereira, T. (2015). Ranging behavior and spatial cognition of howler monkeys. En *Howler Monkeys: Behavior, Ecology, and Conservation* (pp. 219–255). Springer New York.
- Fox, J., y Weisberg, S. (2019). *An R companion to applied regression* (Third). Sage.
- Fragoso, J. M. V. (1997). Tapir-generated seed shadows: Scale-dependent patchiness in the Amazon rain forest. *The Journal of Ecology*, 85(4), 519.
- Fuzessy, L., Sobral, G., y Culot, L. (2022). Linking howler monkey ranging and defecation patterns to primary and secondary seed dispersal. *American Journal of Primatology*, 84(2), 1–11.
- Garber, P. A., Righini, N., y Kowalewski, M. M. (2015). Evidence of alternative dietary syndromes and nutritional goals in the genus *Alouatta*. En *Howler Monkeys: Behavior, Ecology, and Conservation* (pp. 85–109). Springer New York.
- Gilbert, K. A. (1997). Red howling monkey use of specific defecation sites as a parasite avoidance strategy. *Animal Behaviour*, 54(2), 451–455.
- González-Zamora, A., Arroyo-Rodríguez, V., Escobar, F., Oyama, K., Aureli, F., y Stoner, K. E. (2015). Sleeping-tree fidelity of the spider monkey shapes community-level seed-rain patterns in continuous and fragmented rain forests. *Journal of Tropical Ecology*, 31(4), 305–313.
- González-Zamora, A., Arroyo-Rodríguez, V., Oyama, K., Sork, V., Chapman, C. A., y Stoner, K. E. (2012). Sleeping sites and latrines of spider monkeys in continuous and fragmented rainforests: Implications for seed dispersal and forest regeneration. *PLoS ONE*, 7(10), 1–11.
- Gould, E., Fraser, H. S., Parker, T. H., Nakagawa, S., Griffith, S. C., Vesk, P. A., Fidler, F., Hamilton, D. G., Abbey-Lee, R. N., Abbott, J. K., Aguirre, L. A., Alcaraz, C., Aloni, I., Altschul, D., Arekar, K., Atkins, J. W., Atkinson, J., Baker, C., Barrett, M., ... Zitomer, R.

- A. (2023). Same data, different analysts: variation in effect sizes due to analytical decisions in ecology and evolutionary biology. *EcoevoRxiv*. Preprint. Versión 3 (2023-11-08). <https://doi.org/10.32942/X2GG62>.
- Gutiérrez-García, G., y Ricker, M. (2011). Climate and climate change in the region of Los Tuxtlas (Veracruz, Mexico): A statistical analysis. *Atmosfera*, 24(4), 347–373.
- Hanski, I., & Cambefort, Y. (Eds.). (1991). *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press.
- Hsieh, T., Ma, K., y Chao, A. (2022). iNEXT: iNterpolation and EXTrapolation for species diversity. En *R package version 3.0.0* (R package version 2.0.17).
- Ibarra-Manríquez, G., Martínez-Ramos, M., Dirzo, R., y Núñez-Farfán, J. (1997). La vegetación. En E. González-Soriano, R. Dirzo, & R. C. Vogt (Eds.), *Historia Natural de Los Tuxtlas* (pp. 61–86). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ibarra-Manríquez, G., y Sánchez-Ríos, G. (1997). Historia natural de las especies: *Ficus yoponensis*. En E. González-Soriano, R. Dirzo, & R. C. Vogt (Eds.), *Historia Natural de Los Tuxtlas* (pp. 116–119). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Irwin, M. T., Samonds, K. E., Raharison, J. L., y Wright, P. C. (2004). Lemur latrines: Observations of latrine behavior in wild primates and possible ecological significance. *Journal of Mammalogy*, 85(3), 420–427.
- Julliot, C. (1996). Seed dispersal by red howling monkeys (*Alouatta seniculus*) in the tropical rain forest of French Guiana. *International Journal of Primatology*, 17(2), 239–258.
- Julliot, C. (1997). Impact of seed dispersal by red howler monkeys *Alouatta seniculus* on the seedling population in the understorey of tropical rain. *Journal of Ecology*, 85(4), 431–440.
- Khurana, E., y Singh, J. S. (2001). Ecology of tree seed and seedlings: Implications for tropical forest conservation and restoration. *Current Science*, 80(6), 748–757.
- Larsen, T. H., Williams, N. M., y Kremen, C. (2005). Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecology Letters*, 8(5), 538–547.
- Lenth, R. V. (2023). *Emmeans: estimated marginal means, aka least-squares means* (R package version 1.8.7).
- Marsh, C. J., Louzada, J., Beiroz, W., y Ewers, R. M. (2013). Optimising bait for pitfall trapping of Amazonian dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae). *PLoS ONE*, 8(8), 1–8.
- Milton, K. (1980). *The Foraging Strategy of Howler Monkeys : A Study in Primate Economics*. Columbia University Press.
- Mittelbach, G. G., y McGill, B. J. (2019). *Community Ecology* (Second Edi). Oxford University Press.
- Mortelliti, A. (2023). The importance of animal behavior for ecosystem services. *Trends in Ecology & Evolution*, 38(4), 320–323.

- Muñoz Lazo, F. J. J., Culot, L., Huynen, M. C., y Heymann, E. W. (2011). Effect of resting patterns of tamarins (*Saguinus fuscicollis* and *Saguinus mystax*) on the spatial distribution of seeds and seedling recruitment. *International Journal of Primatology*, 32(1), 223–237.
- Nichols, E., Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amezcua, S., y Favila, M. E. (2008). Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*, 141(6), 1461–1474.
- Ocampo-Castillo, J., y Andresen, E. (2018). Interacciones entre semillas y escarabajos del estiércol (Scarabaeinae) en un bosque tropical seco. *TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*, 21(1), 24–33.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P. R., O’Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H., Szoecs, E., y Wagner, H. (2019). *Vegan: community ecology package* (R package version 2.6-4).
- Ponce-Santizo, G., Andresen, E., Cano, E., y Cuarón, A. D. (2006). Dispersión primaria de semillas por primates y dispersión secundaria por escarabajos coprófagos en Tikal, Guatemala. *Biotropica*, 38(3), 390–397.
- Pouville, S., Feer, F., y Ponge, J. F. (2008). Topsoil as affected by dung deposition under resting places of red howler monkey (*Alouatta seniculus*). *Pedosphere*, 18(6), 691–698.
- Pouville, S., Jouard, S., Feer, F., Tully, T., y 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(3), 239–248.
- Putz, F. E., y Holbrook, N. M. (1986). Notes on the natural history of hemiepiphytes. *Selbyana*, 9(1), 61–69.
- Rodgers, T. W., Giacalone, J., Heske, E. J., Pawlikowski, N. C., y Schooley, R. L. (2015). Communal latrines act as potentially important communication centers in ocelots *Leopardus pardalis*. *Mammalian Biology*, 80(5), 380–384.
- 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(3), 243–253.
- Russo, S. E., y Augspurger, C. K. (2004). Aggregated seed dispersal by spider monkeys limits recruitment to clumped patterns in *Virola calophylla*. *Ecology Letters*, 7(11), 1058–1067.
- Salgado Ávila, V. I. (2022). Comunidad de escarabajos coprófagos (*Coleoptera: Scarabaeinae*) y su función en la dispersión secundaria de semillas en dormideros de monos aulladores (*Alouatta palliata*) en Los Tuxtlas, Veracruz. *Tesis de licenciatura en Biología, UAEM*.
- Santos-Heredia, C., y Andresen, E. (2014). Upward movement of buried seeds: Another ecological role of dung beetles promoting seedling establishment. *Journal of Tropical Ecology*, 30(5), 409–417.

- Santos-Heredia, C., Andresen, E., del-Val, E., Zárate, D. A., Nava Mendoza, M., y Jaramillo, V. J. (2016). The activity of dung beetles increases foliar nutrient concentration in tropical seedlings. *Biotropica*, 48(5), 565–567.
- Schupp, E. W., Milleron, T., y Russo, S. E. (2002). Limitation and the origin and maintenance of forests. En D. J. Levey, W. R. Silva, & M. Galetti (Eds.), *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation* (pp. 19–33). CABI.
- Silberzahn, R., Uhlmann, E. L., Martin, D. P., Anselmi, P., Aust, F., Awtrey, E., Bahník, Bai, F., Bannard, C., Bonnier, E., Carlsson, R., Cheung, F., Christensen, G., Clay, R., Craig, M. A., Rosa, A. D., Dam, L., Evans, M. H., Cervantes, I. F., ... Nosek, B. A. (2018). Many analysts, one data set: Making transparent how variations in analytic choices affect results. *Advances in Methods and Practices in Psychological Science*, 1(3), 337–356.
- Slade, E. M., Roslin, T., Santalahti, M., y Bell, T. (2016). Disentangling the ‘brown world’ faecal–detritus interaction web: dung beetle effects on soil microbial properties. *Oikos*, 125(5), 629–635.
- Soto, M., y Gama, L. (1997). Climas. En E. González-Soriano, R. Dirzo, & R. C. Vogt (Eds.), *Historia Natural de Los Tuxtlas* (pp. 7–24). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Stevenson, P. R. (2011). The abundance of large ateline monkeys is positively associated with the diversity of plants regenerating in neotropical forests. *Biotropica*, 43(4), 512–519.
- Urrea-Galeano, L. A., Andresen, E., Coates, R., Mora Ardila, F., y Ibarra-Manríquez, G. (2019). Dung beetle activity affects rain forest seed bank dynamics and seedling establishment. *Biotropica*, 51(2), 186–195.
- Vázquez-Yanes, C., y Orozco-Segovia, A. (1993). Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24(1), 69–87.
- Wehncke, E. V., Valdez, C. N., y Domínguez, C. A. (2004). Seed dispersal and defecation patterns of *Cebus capucinus* and *Alouatta palliata*: Consequences for seed dispersal effectiveness. *Journal of Tropical Ecology*, 20(5), 535–543.
- Whitworth, A., Whittaker, L., Huarcaya, R. P., Flatt, E., Morales, M. L., Connor, D., Priego, M. G., Forsyth, A., y Beirne, C. (2019). Spider monkeys rule the roost: Ateline sleeping sites influence rainforest heterogeneity. *Animals*, 9(12), 1–16.
- Wronski, T., Apio, A., Plath, M., y Ziege, M. (2013). Sex difference in the communicatory significance of localized defecation sites in Arabian gazelles (*Gazella arabica*). *Journal of Ethology*, 31(2), 129–140.
- Youlatos, D., y Guillot, D. (2015). Howler monkey positional behavior. En *Howler Monkeys: Behavior, Ecology, and Conservation* (pp. 191–218). Springer New York.
- Zarate, D. A., Andresen, E., y Santos-Heredia, C. (2019). Seed fate and seedling recruitment in monkey latrines in rustic cocoa plantations and rain forest in southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 35(1), 18–25.

Apéndices

Apéndice 1. Cuestionario sobre hábitos de descanso y defecación de *A. palliata* enviado a expertos.

Información sobre sitios de descanso y defecación de *Alouatta palliata*

Este cuestionario es parte de un proyecto de investigación de maestría en el que nos interesa recabar información de expertos sobre el patrón de descanso y defecación de *Alouatta palliata*. Completar el cuestionario demora aproximada 15 minutos. Toda la información se mantendrá totalmente anónima. La información será utilizada para una tesis de maestría y publicaciones científicas. Las respuestas no serán utilizadas para otros fines.

- Estas preguntas sólo deben ser contestadas para *A. palliata* en caso de haber observado alguna de las siguientes circunstancias para grupo(s) de monos de por lo menos tres individuos (sin contar infantes): (i) monos en los árboles donde pasan la noche y/o despiertan en la mañana, (ii) monos defecando después de un periodo de descanso (nocturno o diurno).
- Las respuestas pueden estar basadas en algún proyecto de investigación o en observaciones de historia natural provenientes de la experiencia propia de trabajar con *A. palliata* en campo.
- Por favor contesta el cuestionario para un grupo de monos que hayas estudiado. Si has estudiado más de un grupo, puedes contestar para aquel grupo que recuerdes mejor y podrás añadir la información de otros grupos en las preguntas 8 y 9.

A. Información de grupo de monos:

Si alguna información no la tienes o no aplica, por favor responde "NA".

- Duración aproximada del estudio:
- Año(s) en que se llevó a cabo el estudio:
- Localidad y país del estudio:
- Número de individuos en el grupo (puede ser aproximado):
- Tipo de vegetación (marca sólo un óvalo):
 - Bosque maduro/primario
 - Bosque secundario
 - Bosque ripario
 - Agroecosistema
 - Otros:
- Indicar tamaño aproximado del área (marca solo un óvalo)
 - < 10 ha
 - 10 - 50 ha
 - 51-100 ha
 - 101 - 500 ha
 - 500 ha

- Densidad aproximada de *A. palliata* en el sitio (ejemplos: “30 individuos en 45 h”; “3 individuos/ha”):

B. Comportamiento del grupo de monos:

1. ¿Observaste al grupo usar de manera repetida los mismos árboles o zonas para dormir en las noches?

- a) Sí, algunos árboles los usaron más de una vez
- b) Sí, algunas zonas las usaron más de una vez, pero no exactamente los mismos árboles dentro de la zona
- c) Sí, observé tanto (a) como (b)
- d) No (ve directo a la pregunta 3)
- e) No lo sé (ve directo a la pregunta

2. Cuando los monos usaron los árboles o zonas de manera repetida, ¿qué frecuencia aproximada observaste? (Ejemplos: "En 3 meses observé que usaron un mismo árbol entre 3 y 5 veces"; "En 10 días de observación vi un uso repetido de un árbol")

3. Si observaste el grupo al amanecer ¿cuántos individuos del grupo defecaban en el árbol/zona donde habían pasado la noche?

- a) La mayoría de los individuos
- b) Aproximadamente la mitad del grupo
- c) Menos de la mitad del grupo
- d) No lo sé
- e) No observé que defecaran

4. Si hiciste seguimiento de días completos (amanecer a anochecer), ¿cuántos eventos de defecación grupal (o sea que varios individuos defecaran) después de un periodo de descanso observaste en un día? (Selecciona todas las opciones que correspondan)

- a) 1
- b) 2
- c) 3
- d) 4
- e) >4
- f) NA

5. Si observaste al grupo defecando después de un periodo de descanso, ¿cómo describirías la acumulación de heces en el suelo?

- a) La mayoría de veces observé mucha materia fecal en el suelo
- b) La mayoría de veces observé pocas heces en el suelo
- c) Observé (a) y (b) un número similar de veces
- d) Otros:

6. Si observaste al grupo defecando, ¿en promedio, aproximadamente en qué área del suelo del bosque estimas que caía la materia fecal?

- a) 5 x 5 m
- b) 10 x 10 m

- c) 20 x 20 m
- d) No sé
- e) Otros:

7. Las veces que observaste que los monos usaban repetidamente un árbol o zona para pasar la noche, ¿las heces también cayeron repetidamente en el mismo lugar del bosque?

- a) Generalmente sí
- b) Generalmente no; aunque usaron los mismos árboles o zonas para dormir, defecaban en lugares distintos y las heces no caían en los mismos lugares repetidamente
- c) Observé (a) y (b) en frecuencias similares
- d) No sé
- e) Otros:

8. ¿Has observado otro(s) grupo(s) de monos para los cuales darías las mismas respuestas?

- a) Sí (*Siguiente sección (C)*)
- b) No (*Pregunta 9*)

C. Información de grupo(s) de monos con el mismo comportamiento

- Agrega las características que tengas sobre los grupos de monos cuyas respuestas sean las mismas a las que acabas de responder.
- Si alguna información no la tienes o no aplica, por favor responde "NA".

*Se repiten preguntas de la sección **Información de grupo de monos (1)***

9. ¿Has observado otro(s) grupo(s) de monos para los cuales darías al menos una respuesta diferente sobre sus sitios de descanso y/o defecación (preguntas 1 a 7) a las que diste anteriormente?

- a) Sí (*Se repiten preguntas de secciones **Información de grupo de monos** y **Comportamiento del grupo de monos***)
- b) No

10. Por favor, agrega cualquier información u observaciones que quieras compartir sobre uso de árboles/zonas de descanso y/o patrones de defecación de *Alouatta palliata*. Además, si conoces algún trabajo con información sobre estos temas (tesis, artículo, libro) y quisieras compartirlo, por favor agrega la(s) cita(s).

11. Si conoces a alguna(s) persona(s) que consideras que podría llenar este cuestionario, por favor agrega su nombre y/o contacto.

Apéndice 2. Resultados adicionales

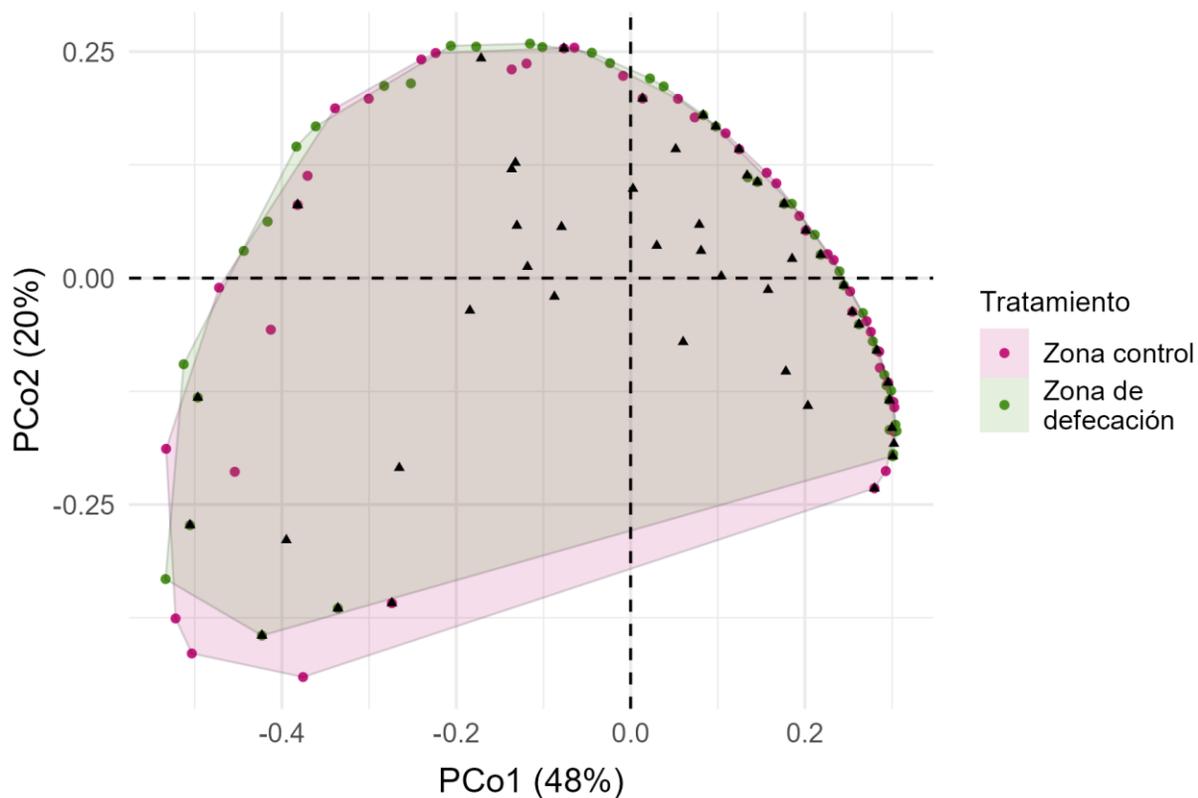


Figura A1. Análisis de coordenadas principales (PCoA) en el que se basa el PERMANOVA comparando el grupo de zonas de defecación de *A. p. mexicana* con las zonas control. Los círculos representan los sitios y los triángulos negros representan las especies de plántulas establecidas durante el experimento de establecimiento a partir del banco de semillas. DEF = zona de defecación, CON = zona control.

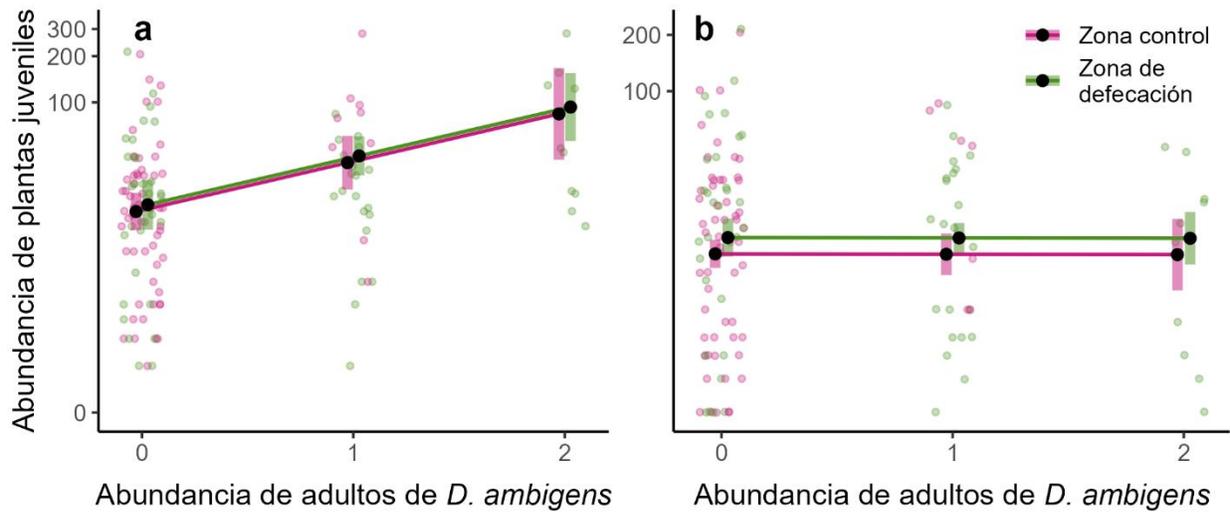


Figura A2. Abundancia de plantas juveniles en función del tipo de zona y de la abundancia de adultos de *D. ambigens*. (a) Abundancias de todos los individuos registrados. (b) Abundancias excluyendo a la especie *D. ambigens*. Los puntos negros representan la media estimada, y las barras de error muestran el intervalo de confianza del 95%. Los puntos de colores corresponden a la abundancia observada en cada sitio.

Tabla A1. Resultados del análisis de la 4° esquina. Valores de p para las combinaciones entre zonas de defecación (ZD) y zonas control (C), y tipos de consumo por parte de *A. palliata* (SEM-FRU = consumo de fruta tragándose semilla, FRU = consumo de fruta sin tragarse semilla, NC = sin consumo de fruta).

	ZD	C
SEM-FRU	0.274	0.305
FRU	1	1
NC	1	1

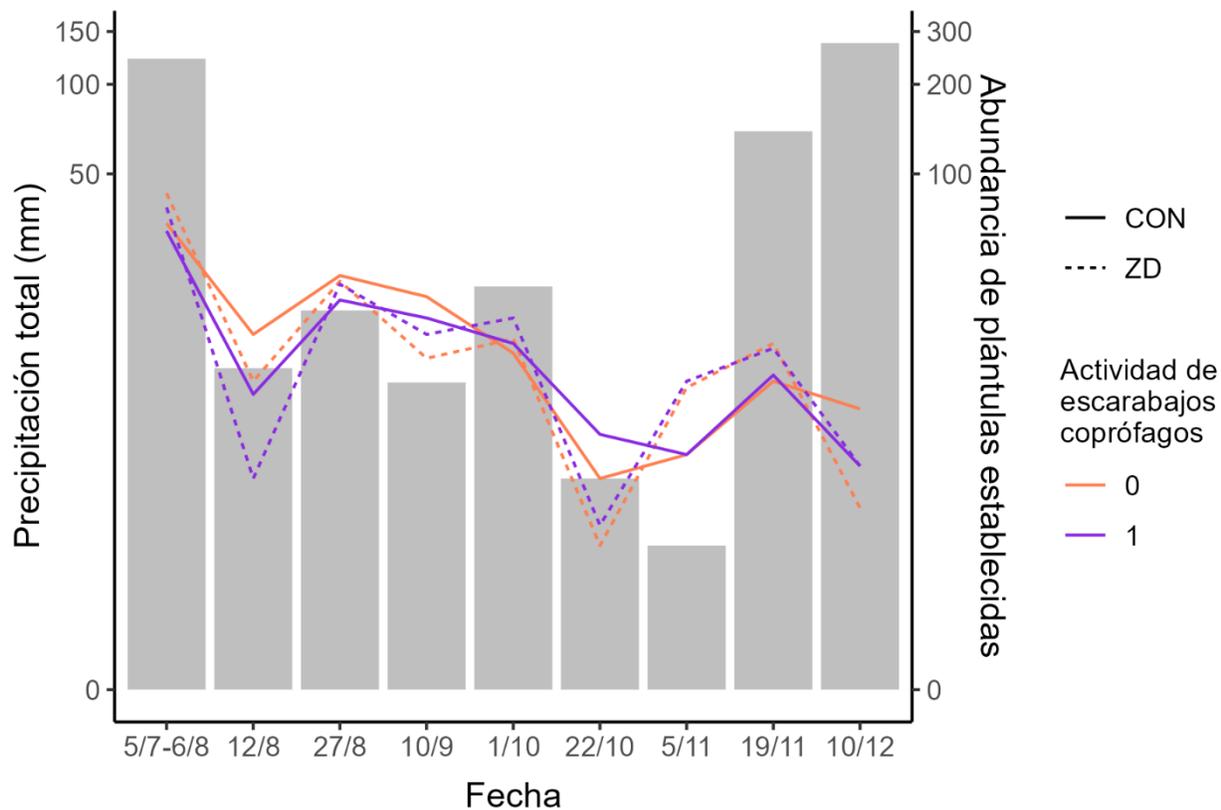


Figura A3. Abundancia de plántulas que emergieron en cada revisión del experimento entre julio y diciembre, y precipitación total (mm) registrada en el periodo. ZD = zona de defecación, CON = zona control.

Apéndice 3. Composición de los grupos de *Alouatta palliata mexicana* observados en la zona alrededor de la Estación de Los Tuxtlas en junio y julio de 2022.

Grupo	Número de individuos	Estructura observada
1	5	2 hembras adultas 2 machos adultos 1 juvenil
2	7	3 hembras adultas 2 machos 1 juvenil 1 infante
3	10	3 / 4 hembras adultas* 3 macho adultos 2 / 3 juveniles * 1 infante
4	8	2 hembras adultas 4 machos adultos 1 juvenil 1 infante

*No se pudo determinar con certeza si uno de los individuos todavía era un juvenil o si era una hembra joven

Apéndice 4. Especies de plantas encontradas en el estudio. Para los 22 sitios del estudio (Fig. 1): se muestran (i) las especies de plantas juveniles (< 1 m de altura) de todas las forma de vida, excepto helechos, presentes en áreas de 12 m² en zonas de defecación y zonas control (sección 4.4), (ii) todas las especies de plántulas establecidas a partir del banco de semillas al término del experimento en las parcelas circulares de 36 cm de diámetro (sección 4.3), y (iii) los árboles adultos (excluyendo árboles pequeños de altura insuficiente para ser utilizados por *A. p. mexicana*) registrados en las zonas de defecación y zonas control (sección 4.4). DEF = zona de defecación, CON = zona control. ¹ = fruto consumido por *A. p. mexicana* tragándose la semilla (SEM-FRU); ² = fruto consumido sin tragarse la semilla (FRU); ³ = fruto no consumido (NC).

Especie	(i) Plantas juveniles		(ii) Experimento		(iii) Árboles adultos	
	CON	DEF	CON	DEF	CON	DEF
<i>Abuta panamensis</i> ²	x	x				
<i>Acalypha diversifolia</i> ³	x			x		
<i>Acalypha skutchii</i> ³	x	x				
<i>Aiouea inconspicua</i> ³		x				
<i>Albizia purpusii</i> ¹					x	
<i>Albizia tomentosa</i> ³		x				
<i>Allophylus camptostachys</i> ³	x	x				
<i>Ampelocera hottlei</i> ¹	x	x	x	x	x	x
<i>Amphilophium paniculatum</i> ³		x				
<i>Amphitecna tuxtlensis</i> ³	x	x				
<i>Anemopaegma chrysanthum</i> ³	x					
<i>Annona mucosa</i> ¹		x				
<i>Anthurium flexile</i> ³			x	x		
<i>Anthurium pentaphyllum</i> ³			x	x		
<i>Aphelandra aurantiaca</i> ³	x	x				
<i>Ardisia compressa</i> ²	x					
<i>Ardisia tuerckheimii</i> ³		x				
<i>Aristolochia ovalifolia</i> ³		x		x		
<i>Aspidosperma megalocarpon</i> ³	x	x			x	
<i>Astrocaryum mexicanum</i> ³	x	x				
<i>Bactris mexicana</i> ³	x	x		x		
<i>Brosimum alicastrum</i> ¹	x	x		x	x	x
<i>Bunchosia lindeniana</i> ³	x	x				
<i>Bursera simaruba</i> ²	x	x			x	x
<i>Callichlamis latifolia</i> ³	x	x				
<i>Calophyllum brasiliense</i> ³	x	x				
<i>Capparidastrum tuxtlense</i> ³		x				

Especie	(i) Plantas juveniles		(ii) Experimento		(iii) Árboles adultos	
	CON	DEF	CON	DEF	CON	DEF
<i>Casearia tacanensis</i> ³	x	x				
<i>Cecropia obtusifolia</i> ¹					x	x
<i>Celtis iguanaea</i> ¹		x				
<i>Chamaedorea alternans</i> ³	x	x				
<i>Chamaedorea ernesti-augustii</i> ³	x	x				
<i>Chamaedorea oblongata</i> ³	x	x				
<i>Chamaedorea pinnatifrons</i> ³	x	x				
<i>Chamaedorea tepejilote</i> ³	x	x	x			
<i>Chrysophyllum venezuelanense</i> ²						x
<i>Cissus biformifolia</i> ¹				x		
<i>Cissus gossypifolia</i> ¹	x	x				
<i>Clarisia biflora</i> ¹	x	x			x	
<i>Coccoloba hondurensis</i> ¹	x	x				
<i>Combretum laxum</i> ³	x	x				
<i>Connarus schultesii</i> ³	x	x				
<i>Connarus schultesii</i> ³	x	x				
<i>Cordia megalantha</i> ³		x		x	x	
<i>Cordia stellifera</i> ¹	x		x		x	x
<i>Costus dirzoi</i> ³	x	x	x			
<i>Costus scaber</i> ³	x	x				
<i>Crateva tapia</i> ³	x	x			x	x
<i>Crossopetalum parviflorum</i> ³		x				
<i>Croton schiedeanus</i> ³	x	x			x	
<i>Cupania glabra</i> ³	x	x				
<i>Cupania macrophylla</i> ³						x
<i>Cymbopetalum baillonii</i> ¹	x	x	x	x	x	x
<i>Cynanchum peraffine</i> ³	x					
<i>Cynometra retusa</i> ²	x	x			x	
<i>Damburneya ambigena</i> ²	x	x	x	x	x	x
<i>Damburneya gentlei</i> ³	x	x				
<i>Damburneya salicifolia</i> ²		x				
<i>Dendropanax arboreus</i> ¹	x					x
<i>Desmoncus orthacanthos</i> ³				x		
<i>Dialium guianense</i> ¹	x					x
<i>Dichapetalum donnell-smithii</i> ³	x	x				
<i>Dieffembachia oerstedii</i> ³	x	x				
<i>Dioscorea composita</i> ³			x	x		
<i>Diospyros nigra</i> ¹	x	x			x	

Especie	(i) Plantas juveniles		(ii) Experimento		(iii) Árboles adultos	
	CON	DEF	CON	DEF	CON	DEF
<i>Dussia mexicana</i> ²					X	
<i>Eugenia acapulcensis</i> ¹	X	X				X
<i>Eugenia capuli</i> ³	X	X		X		
<i>Eugenia inirebensis</i> ¹		X				
<i>Eugenia macrocarpa</i> ³	X	X				
<i>Eugenia mexicana</i> ¹	X					
<i>Faramea occidentalis</i> ³	X	X	X			
<i>Ficus apollinaris</i> ¹					X	X
<i>Ficus aurea</i> ¹						X
<i>Ficus isophlebia</i> ¹					X	X
<i>Ficus yoponensis</i> ¹					X	X
<i>Forsteronia acouci</i> ³	X	X	X	X		
<i>Garcinia intermedia</i> ³	X	X	X	X		
<i>Genipa americana</i> ¹		X				
<i>Geonoma pinnatifrons</i> ³	X			X		
<i>Gouania lupuloides</i> ³	X	X				
<i>Guamia sp</i> ³	X	X				
<i>Guarea glabra</i> ³	X	X		X	X	X
<i>Guarea guidonia</i> ³	X	X				X
<i>Hampea nutricia</i> ³	X	X				
<i>Hiraea fagifolia</i> ³	X					
<i>Hirtella triandra</i> ¹		X				
<i>Ilex costaricensis</i> ³					X	
<i>Inga mexicana</i> ¹	X	X				
<i>Inga nobilis</i> ¹	X					
<i>Inga paterno</i> ¹		X			X	
<i>Inga sinacae</i> ¹	X	X				X
<i>Iresine arbuscula</i> ³				X		
<i>Itzaea sericea</i> ³	X	X				
<i>Jacartia dolichaula</i> ³				X		
<i>Licaria velutina</i> ³	X	X				
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i> ³	X					X
<i>Machaerium floribundum</i> ³	X	X				
<i>Mansoa hymenaea</i> ³	X					
<i>Mansoa verrucifera</i> ³	X	X				
<i>Mappia racemosa</i> ³					X	
<i>Mascagnia rivularis</i> ³	X	X				
<i>Maytenus purpusii</i> ³		X				
<i>Mollineria viridiflora</i> ³		X				
<i>Monstera tuberculata</i> ³			X	X		

Especie	(i) Plantas juveniles		(ii) Experimento		(iii) Árboles adultos	
	CON	DEF	CON	DEF	CON	DEF
<i>Mortoni dendron guatemalense</i> ³	X	X				X
<i>Nectandra reticulata</i> ²	X	X				
<i>Neea psychotrioides</i> ³		X				
<i>Ocotea dendrodaphne</i> ³		X				
<i>Ocotea heydeana</i> ³	X					
<i>Ocotea uxpanapana</i> ²	X					X
<i>Oeceoclades maculata</i> ³		X				
<i>Omphalea oleifera</i> ²	X	X		X		X
<i>Orthion oblanceolatum</i> ³	X	X				
<i>Palicourea faxlucens</i> ³	X	X				
<i>Palicourea tetragona</i> ³	X	X	X	X		
<i>Parathesis conzattii</i> ³	X					
<i>Passiflora helleri</i> ³			X	X		
<i>Paullinia clavigera</i> ³	X	X				
<i>Paullinia venosa</i> ³	X	X				
<i>Philodendron seguine</i> ³			X			
<i>Pimenta dioica</i> ³		X				
<i>Piper aequale</i> ³	X	X	X	X		
<i>Piper amalago</i> ³	X		X	X		
<i>Piper hispidum</i> ³		X	X	X		
<i>Piper sp</i> ³	X					
<i>Platymiscium dimorphandrum</i> ³						X
<i>Pleopeltis polypodioides</i> ³			X			
<i>Pleuranthodendron lindenii</i> ¹	X	X	X		X	
<i>Poulsenia armata</i> ¹	X	X	X	X	X	X
<i>Pouteria campechiana</i> ²					X	
<i>Pouteria durlandii</i> ³	X	X			X	
<i>Pouteria reticulata</i> ²	X					
<i>Pouteria rhynchocarpa</i> ³	X	X				
<i>Pouteria sapota</i> ²	X					X
<i>Prestonia portobellensis</i> ³	X	X				
<i>Pristimera celastroides</i> ³		X	X			
<i>Pseudolmedia glabrata</i> ¹	X	X	X	X	X	X
<i>Psiguria triphylla</i> ³		X				
<i>Psychotria flava</i> ³	X	X				
<i>Psychotria papantlensis</i> ³	X	X				
<i>Psychotria simiarum</i> ³	X	X				
<i>Psychotria veracruzensi</i> ³	X					
<i>Pterocarpus rohrii</i> ³					X	

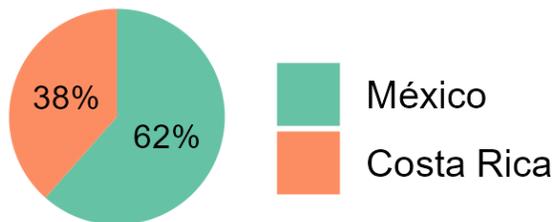
Especie	(i) Plantas juveniles		(ii) Experimento		(iii) Árboles adultos	
	CON	DEF	CON	DEF	CON	DEF
<i>Quararibea funebris</i> ³	X	X			X	
<i>Quararibea yunckerii</i> ³	X	X		X		
<i>Randia pterocarpa</i> ³	X	X				
<i>Randia retroflexa</i> ³	X	X				
<i>Renealmia mexicana</i> ³				X		
<i>Rheinhardtia gracilis</i> ³	X	X				
<i>Rhodospatha wendlandii</i> ³			X	X		
<i>Rinorea guatemalensis</i> ³	X	X	X		X	
<i>Robinsonella mirandae</i> ³					X	
<i>Rourea glabra</i> ³		X				
<i>Salacia cordata</i> ³	X	X				
<i>Schaueria parviflora</i> ³	X	X	X			
<i>Senegalia hayesii</i> ³	X	X				
<i>Senna multijuga</i> ³		X				
<i>Serjania mexicana</i> ³		X				
<i>Sideroxylon portoricense</i> ²	X	X			X	X
<i>Siparuna thecaphora</i> ³				X		
<i>Smilax aristolochiifolia</i> ³	X	X	X			
<i>Smilax domingensis</i> ³	X	X				
<i>Smilax regelii</i> ³	X	X	X			
<i>Spathiphyllum cochlearispathum</i> ³	X	X				
<i>Spigelia palmeri</i> ³	X					
<i>Spondias radlkoferi</i> ¹					X	X
<i>Stizophyllum riparium</i> ³			X			
<i>Strychnos tabascana</i> ³	X	X				
<i>Syngonium podophyllum</i> ³			X	X		
<i>Tabernaemontana alba</i> ³		X	X			
<i>Tabernaemontana donell-smithii</i> ¹	X	X				
<i>Tanaecium pyramidatum</i> ³	X	X				
<i>Tapirira mexicana</i> ¹	X	X				
<i>Tetracera volubilis</i> ³	X	X				
<i>Tetrorchidium rotundatum</i> ³					X	X
<i>Thelypteris rhachiflexuosa</i> ³			X			
<i>Tournefortia glabra</i> ³	X					
<i>Trichilia breviflora</i> ³	X	X				
<i>Trichilia martiana</i> ³	X	X				X
<i>Trichilia moschata</i> ³	X					
<i>Trichospermum mexicanum</i> ³						X
<i>Trichostigma octandrum</i> ¹	X					

Especie	(i) Plantas juveniles		(ii) Experimento		(iii) Árboles adultos	
	CON	DEF	CON	DEF	CON	DEF
<i>Trophis mexicana</i> ¹	x	x	x	x		
<i>Turpinia occidentalis</i> ³	x				x	x
<i>Vatairea lundellii</i> ³						x
<i>Vochysia guatemalensis</i> ³	x	x				

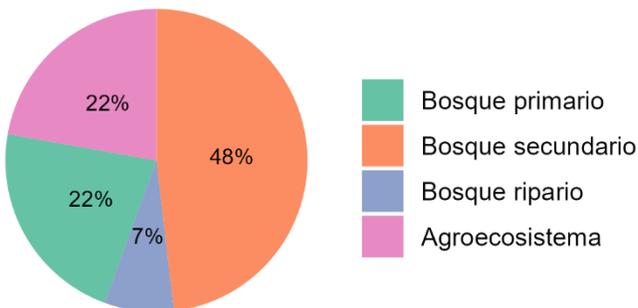
Apéndice 5. Resumen de respuestas al cuestionario sobre hábitos de descanso y defecación de *A. palliata* (excepto preguntas 8, 9 y 11). Se obtuvieron 28 respuestas al cuestionario. Si para una pregunta no se obtuvieron 28 respuestas, se especifica el número.

A. Información de grupo de monos

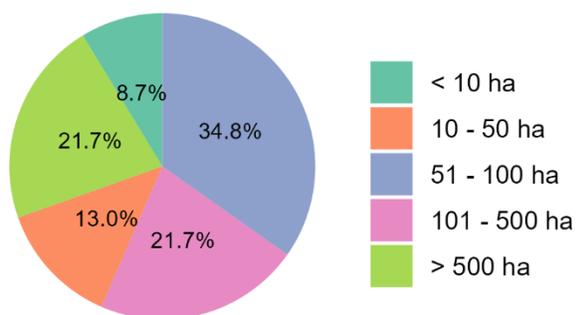
- Años de los estudios realizados: **Desde 1972 hasta 2023**
- País de estudio:



- Promedio de individuos por grupo (26 respuestas): **10.4 individuos (rango: 3 - 25)**
- Tipo de vegetación:



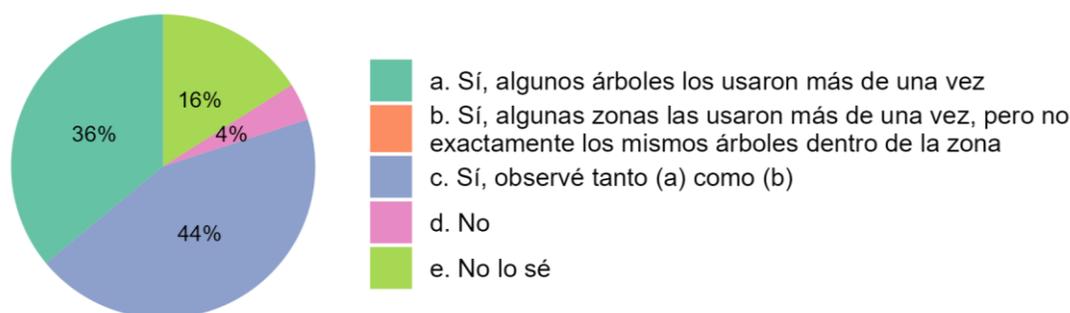
- Tamaño del área de estudio (26 respuestas):



- Densidad promedio (18 respuestas): **1.1 monos / ha (rango: 0.1- 4.6)**

B. Comportamiento de grupo de monos:

1. ¿Observaste al grupo usar de manera repetida los mismos árboles o zonas para dormir en las noches?



2. Cuando los monos usaron los árboles o zonas de manera repetida, ¿qué frecuencia aproximada observaste? (20 respuestas)

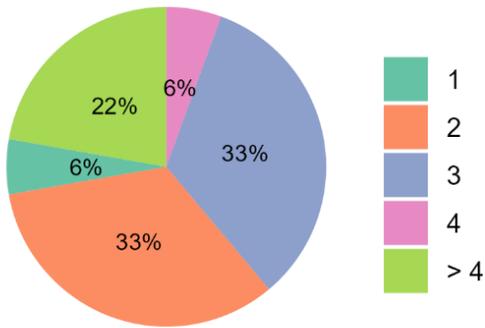
- No tengo el dato exacto. Aproximadamente, 4 días seguidos de un mismo árbol, y cambiaban de área, a veces se quedaban de nuevo 3 - 4 días en la nueva área y regresaban a la primera. Todo depende de la cantidad de alimento disponible.
- La mayoría de los estudios que refiero se realizaron en isla Agaltepec (Catemaco) con aulladores introducidos, por ello, los animales ocupaban zonas y árboles de manera regular.
- Observé por 80 horas focal cada grupo, en los grupos de *A. palliata*, usaban algunos cuadrantes del fragmento en 2 ocasiones registradas, algunos pocos cuadrantes 3 ocasiones.
- Repetían árboles/zonas en función de las temporadas en que tenían frutos. El viento también condicionaba las zonas en que solían pasar las noches.

- En los 8 meses de estudio, los animales diariamente utilizaban al menos tres arboles de *Ficus lundelli* diariamente (para alimentación o descanso).
- No te puedo responder esto, hace mucho tiempo. Pero podrían pasar más de dos tres días seguidos en el mismo árbol si tenía mucha fruta
- En una semana de observación vi un uso repetido de árboles de una misma zona, sea por descanso que por alimentación
- He llegado a ver el uso repetido de un mismo árbol durante un par de semanas (alrededor de 15 días).
- En un par de ocasiones usaron los mismos árboles y dependía mucho del tamaño del fragmento
- En 3 meses observé que usaron un mismo árbol entre 7 y 10 veces
- En 10 días de observación vi un uso repetido de un árbol
- En un mes usaron una zona entre 2 y 3 veces
- En 3 semanas vi un uso repetido de zonas
- En un mes, tres veces.
- One of our social groups only slept in 2 of the same trees each night per month. In 5 months, one of our groups used the same tree 10-15 times. For the other group, this is unknown.
- I don't have this specific info recorded but I would say in 1 month, I observed the same tree used 1-3 times.
- I would observe monkeys use the same 5 trees approximately every other day over 3 months.
- In a week they would use the same tree 2 times when they were near a fruit source.
- In 14 months I observed the same tree used 24-29 times
- 8-10 times per month

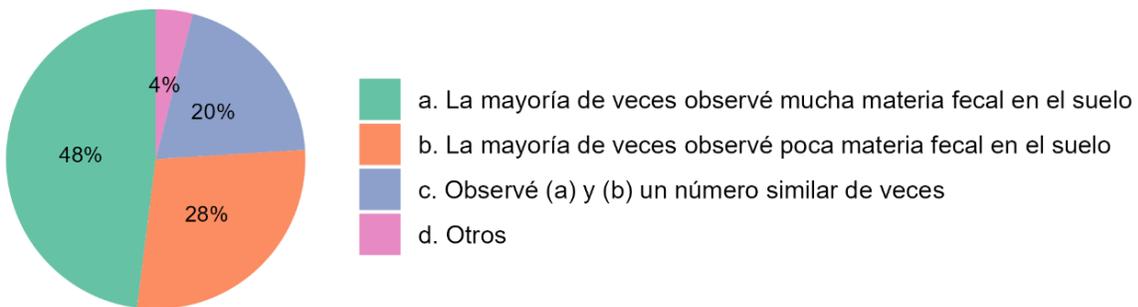
3. Si observaste el grupo al amanecer ¿cuántos individuos del grupo defecaban en el árbol/zona donde habían pasado la noche?



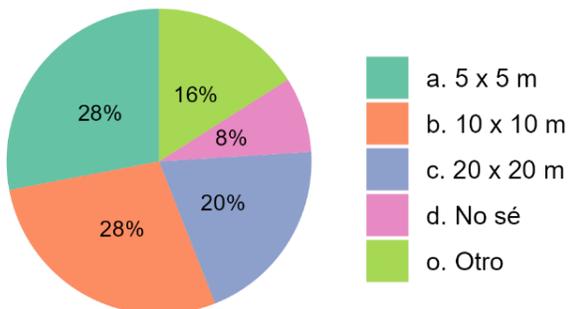
4. Si hiciste seguimiento de días completos (amanecer a anoecer), ¿cuántos eventos de defecación grupal (o sea que varios individuos defecaran) después de un periodo de descanso observaste en un día? (21 respuestas)



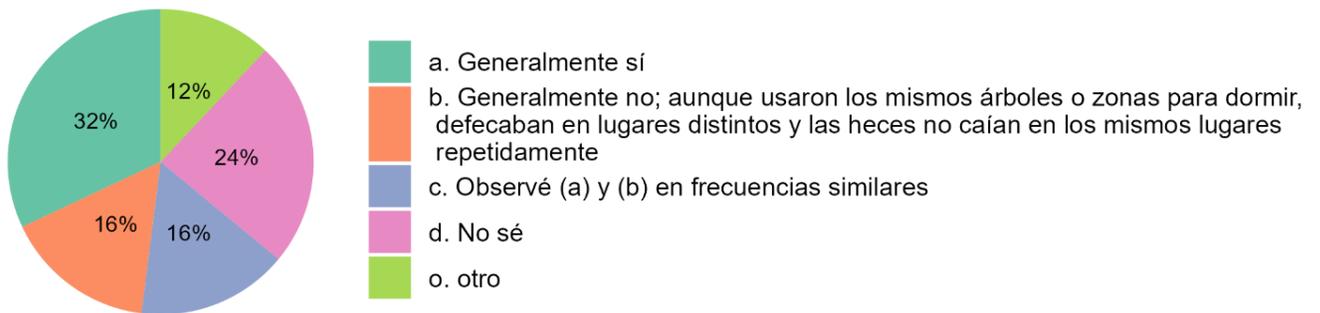
5. Si observaste al grupo defecando después de un periodo de descanso, ¿cómo describirías la acumulación de heces en el suelo?



6. Si observaste al grupo defecando, ¿en promedio, aproximadamente en qué área del suelo del bosque estimas que caía la materia fecal?



7. Las veces que observaste que los monos usaban repetidamente un árbol o zona para pasar la noche, ¿las heces también cayeron repetidamente en el mismo lugar del bosque?



10. Por favor, agrega cualquier información u observaciones que quieras compartir sobre uso de árboles/zonas de descanso y/o patrones de defecación de *Alouatta palliata*.

- Cuando defecaban los animales, si se venían "por olas", yo colecté para estudios parasitológicos entonces tenía que obtener muestras de 3 o más días del mismo individuo (adulto). Usualmente, uno o dos individuos iban a un lugar/rama y posteriormente otro(s) lo seguían y ya sea que usaran el mismo árbol (mayoría de veces) o rama (de uno a dos individuos máximo posterior al primero). La zona de defecación dependía también del árbol y que tan extenso fuera su dosel/ramas. Algunos árboles eran extensos y había monos en varias ramas distintas y otros árboles, eran menos frondosos entonces usaban árboles continuos para descansar.
- En mi experiencia personal, según lo observado, yo sugiero que los monos aulladores generalmente tienen rutas de tránsito y forrajeo, dentro de la cuál ellos utilizan árboles de manera repetida para forrajear (por la naturaleza de su especie), otros para descansar (que a veces coinciden con los mismos donde forrajearon) y otros que solo utilizan para transitar. He observado que es común que los árboles que utilizan para descansar suelen ser árboles grandes, altos y con suficiente sombra y, muchas veces al terminar su episodio de descanso dan paso a defecar generalmente en el mismo árbol
- En áreas más extensas (específicamente la región de Uxpanapa, Veracruz) también parece haber una preferencia por ciertos árboles. Aunque no seguimos al mismo grupo durante varios días continuos, los guías locales generalmente sabían en donde estarían los monos por esta preferencia y en varias ocasiones observamos heces frescas sobre heces secas (aunque la mayoría de las heces eran retiradas por insectos).
- Generalmente la defecación se produce después del descanso, por la mañana y al mediodía aproximadamente. Mis periodos de observación iban de 6 am a 5 pm; algunas veces los observé defecando una tercera vez en ese periodo, pero no era tan habitual. Los árboles donde descansan se basan en el alimento disponible, sobre todo fruta madura.
- Cuando los monos defecan desde árboles muy altos, un poco más del 90% de las heces quedan sobre las hojas de los árboles del sotobosque, y la cantidad de heces disponible sobre el suelo del bosque es realmente muy muy poca.
- Nosotros colectamos heces para cuantificación hormonal, y no siempre caen hasta el suelo, la mayoría de las veces queda en ramas u hojas, en pequeñas porciones, ocasionalmente caen completas hasta el suelo

- Mientras los monos defecaban tranquilamente desde arriba de los árboles de descanso, nunca defecaban desde los árboles de alimentación. Después de alimentarse, se desplazaban de un árbol y defecaban.
- He observado defecar a esta especie justo después del descanso y en desplazamientos a otros árboles, posteriores a un evento de alimentación.
- Algunas veces llegué a ver que los monos defecaban ante la presencia de un animal o algún ruido no familiar que los perturbara
- Nunca tuve la impresión de que los monos aulladores tuvieran unos lugares de defecación.
- En Chiapas la hora de defecación fue de 9 am a 10 am y en Costa Rica de 6 am a 7 am
- Vocalizaciones antes de defecar.
- For our more well-studied group, the monkeys have been sleeping and defecating in the same area consistently for at least 7 years (and possibly before that). They are extremely consistent with where they sleep and defecate. For our less-studied group, I am not sure what their consistency is over the years.
- Resting trees and feeding trees are different but both have feces accumulate when they are in them.
- Generally, sleeping trees were among the largest trees in the group's home range.