



---

---

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
**Centro de Investigaciones en Ecosistemas**

**“PRESENCIA DE *ALOUATTA PIGRA* Y REGENERACIÓN EN  
FRAGMENTOS FORESTALES DE LA SELVA LACANDONA”**

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA

ANA MARÍA GONZÁLEZ DI PIERRO

**DIRECTORA DE TESIS: DRA. JULIETA BENÍTEZ MALVIDO**

**COMITÉ TUTOR: DRA. KATHRYN E. STONER Y DR. ALEJANDRO ESTRADA**

**MÉXICO, D.F.**

**Junio, 2011**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

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

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 17 de enero del 2011, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de DOCTORA EN CIENCIAS de la alumna **GONZÁLEZ DI PIERRO ANA MARÍA** con número de cuenta **503005339**, con la tesis titulada: "**Presencia de *Alouatta pigra* y regeneración en fragmentos forestales de la Selva Lacandona**", bajo la dirección de la Dra. Julieta Benítez Malvido.

Presidente:	Dr. Miguel Martínez Ramos
Vocal:	Dra. Alma Delfina Lucia Orozco Segovia
Vocal:	Dra. Guadalupe Williams Linera
Vocal:	Dr. Juan Carlos Serio Silva
Secretario:	Dra. Julieta Benítez Malvido
Suplente:	Dr. Eduardo Mendoza Ramírez
Suplente:	Dr. Alejandro Estrada Medina

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 25 de abril del 2011.



Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga  
Coordinadora del Programa

c.c.p. Expediente de la interesada

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco antes que nada al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, a todo su personal académico y administrativo por todo el apoyo recibido durante mi trabajo. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca de doctorado que me concedieron y por lo proyectos financiados otorgados al Dr. Miguel Martínez Ramos, Dra. Julieta Benítez Malvido y Dra. Kathryn E. Stoner (2002-C01-0597, 2005-51043, 2006-1-56799, 2007-79121). A la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) por permitirme trabajar en la Reserva de la Biósfera Montes Azules.

Quiero agradecer de manera muy especial a mi tutora la Dra. Julieta Benítez Malvido quien no sólo me ha brindado todo el apoyo académico que hizo posible la realización de este proyecto, sino también su dedicación y amistad. ¡Gracias Jujú!

A mi comité tutor, la Dra. Kathy Stoner y el Dr. Alejandro Estrada quienes han estado conmigo no sólo durante mi doctorado sino en la mayor parte de mi formación académica y quienes me han brindado su conocimiento académico y profesional, además de su paciencia en los momentos difíciles de mi vida académica y personal. Dr. Estrada de manera muy especial quiero agradecerle su dedicación, aunque parezca una insignificancia, el hecho de siempre contestar mis correos, de revisar a tiempo mis trabajos y de siempre firmar todos los papeles que he necesitado y enviarlos con tiempo, hace más fácil la vida de un estudiante y lo valoro enormemente.

A los miembros de mi jurado, Dra. Julieta Benítez Malvido, Dr. Miguel Martínez Ramos, Dr. Eduardo Mendoza, Dra. Alma Orozco, Dra. Guadalupe Williams, Dr. Alejandro Estrada y Dr. Juan Carlos Serio quienes ayudaron a mejorar este trabajo con sus atinadas observaciones. Juan Carlos tu has influido de manera muy importante no sólo en

mi formación académica sino también para ser una mejor persona, espero seguir aprendiendo de tu amor por los monos y a ser agradecida con todas aquellas personas que aún con detalles que parecen insignificantes, hacen posible realizar nuestro trabajo. ¡Espero ya no darte tanta lata!

Gracias a Víctor Arroyo por tantos meses de esfuerzo puestos en gran parte de este trabajo.

Quiero agradecer a tanta gente del Ciego y la UNAM que me ha brindado su apoyo y me dieron tanto de su tiempo para que durante mi doctorado todo fuera más fácil: Dr. Francisco Espinosa, Armando Rodríguez, Lolita, Alex, Aída, Heberto, Alberto, Lobato, Lilia Espinosa y Lilia Jiménez.

A la tropa más importante en mi vida ¡MI FAMILIA! A mi madre Annamaria, pilar fundamental en mi vida, gracias a tu infinito amor y dedicación estoy aquí ahora. A mi padre (q.e.p.d) de quien aprendí una de las cosas más importantes en la vida, la honestidad, gracias papi!. A mis hermanos: Eduardo por tu gran corazón e innata inteligencia, te admiro por encima de todo; Javier (q.e.p.d) por seguir conmigo siempre; Carlos por tu enorme bondad, tu buen humor que me ha ayudado a sobrellevar momentos duros y especialmente por tu lucha por la vida; Alis por enseñarme que se puede lograr lo que uno quiere a pesar de todas las pruebas tan duras que nos pone la vida, hermanos, ¡los amo profundamente!. A mis cuñadas y cuñado: Fer por estar siempre ahí, entenderme y financiarme tantas cosas que he necesitado, Belis por tu forma de ver la vida que me ha hecho relajarme, por esas pláticas y tardes con un licorcito y por tu buen humor que me han hecho darme cuenta que hay cosas más importantes que un doctorado y Keko gracias por los binoculares, sé lo que te costó desprenderte de ellos. A los miembros más pequeños de la tropa quienes son como

mis hijos: Cipox, Pingüino, Colochito y el nuevo integrante Leo, sin mis niños mi vida no sería igual, con ellos aprendí que no importa cuántas veces te tropieces en el camino, por ellos, siempre vale la pena levantarse. ¡Los amo más allá de lo imaginable!

A mi segunda familia, mi familia de la Selva, Doña Chana, gran mujer, Don Manuel, Juanita, Memo, Vivi, gracias por cuidarme con tanto amor, por apoyarme siempre, los llevo en mi corazón y los quiero aún en la distancia.

A mis grandes amigas con quienes he compartido buenos y difíciles momentos gran parte de mi vida: Gato, Colocha, Aurín, Chío, Bere y Ale, gracias por seguir a mi lado, por emprender nuevos proyectos y a pesar de todo seguir juntas.

A mis amigos, casi hermanos: Erika y Juan Luis, gracias por hacerme la vida más grata, por esas interminables y amenas charlas y por su apoyo y amistad incondicional. Se han convertido en una parte fundamental en mi vida. ¡Los quiero profundamente!

A Ise y Moy, por tantos momentos juntos, no sólo académicos sino también personales, por sus conocimientos estadísticos que han permitido que este trabajo mejore, por darme una sobrina preciosa mi Mati y por ser antes que todo mis amigos.

A Evinha y Bráulio, gracias por esos momentos inolvidables en la Selva, gracias por compartir no sólo sus conocimientos, sino por su valiosa y entrañable amistad.

A Waly y Omarcito gracias por enseñarme que además de las personas hay otros seres en el mundo que también nos necesitan. Los admiro de verdad.

A Carito y Diego, por comenzar a compartir conmigo la vida de los monos, conocer su mundo y por la que en poco tiempo se ha convertido en una maravillosa amistad.

A mi gran, gran amiga Ximena García Orth, gracias por tanta paciencia, por enseñarme el verdadero significado de la palabra amistad y principalmente por estar conmigo más allá de la distancia. ¡Te quiero mucho Xime!

A mis amigos del Ciego: Adri (Charquito), Ale González, Irene, Cynthia, Alfredo, con quienes he compartido muy buenos momentos.

Agradezco profundamente no sólo el apoyo académico sino también sus enseñanzas de la vida y su amistad a la Dra. Alicia Castillo, Dr. Alejandro Casas, Dra. Ellen Andresen y Dra. Ek del Val, gracias por sus consejos y y todo el tiempo que me dedicaron cuando más los necesité.

Muchas gracias a todos y cada uno de ustedes y a todas aquellas personas que sin quererlo omití y que fueron parte importante durante la realización de este proyecto.

¡Gracias!

***Por último, pero no menos importante quiero agradecer a uno de los miembros más importantes dentro de mi tropa: mi Guariba, Rafael Lombera, gracias mi amor por tu apoyo incondicional, por enseñarme tantas cosas de ese lugar tan hermoso que es la selva. Gracias por compartir conmigo tanto conocimiento de ese lugar que amo, por identificar las especies y por tu invaluable ayuda en campo, sin ella no hubiera sido tan fácil, pero en especial gracias guariba, gracias por seguir recorriendo los senderos de la selva y escuchar juntos al amanecer el maravilloso aullido de los saraguatos. ¡TE AMO!.***

## DEDICATORIA

*A te mamma: Grazie di esserci sempre stata per me, di essere ancora oggi al mio fianco con tutto il tuo incomparabile amore e la tua struggente tenerezza. TI AMO!*

*A los aulladores:*

*No es sólo un punto negro en la rama de un árbol, no es sólo un grito que se escucha a grandes distancias, es un saraguato! Y ese grito... ¡Es el aullido que nos dice que la selva sigue viva!*



## ÍNDICE

RESUMEN GENERAL .....	9
ABSTRACT .....	12
ESTRUCTURA DE LA TESIS.....	15
INTRODUCCIÓN GENERAL .....	16
Fragmentación y regeneración de selvas tropicales .....	16
Dispersión de semillas en bosques tropicales.....	17
El papel de los primates en la regeneración de las selvas .....	19
El mono aullador <i>Alouatta pigra</i> como dispersor de semillas .....	21
OBJETIVO GENERAL .....	24
Objetivos específicos.....	25
Hipótesis.....	25
Predicciones.....	26
Sitio de estudio .....	26
Especie de estudio .....	29
LITERATURA CITADA.....	32
CAPITULO I.....	43
Interacción del mono aullador negro <i>Alouatta pigra</i> con ocho especies de plantas de semilla grande en la Selva Lacandona: implicaciones para la regeneración de la selva.....	44
CAPITULO II.....	71

Effects of the Physical Environment and Primate Gut Passage on the Early Establishment of <i>Ampelocera hottlei</i> Standley in Rainforest fragments.....	72
CAPITULO III .....	80
Anomalous regeneration of tropical rainforest fragments: the role of a non-specialized fruit eating primate .....	81
DISCUSIÓN GENERAL .....	117
Fragmentación y regeneración de selvas .....	117
Ingestión de semillas por frugívoros y germinación .....	119
Efectos de la fragmentación sobre factores bióticos y abióticos .....	120
Presencia de <i>Alouatta pigra</i> y su efecto en la regeneración de la selva .....	123
LITERATURA CITADA.....	130

## RESUMEN GENERAL

La fragmentación y deforestación causan grandes cambios en las selvas tropicales, afectando su estructura y función. La fragmentación afecta negativamente la regeneración de la selva debido a que produce cambios abióticos y bióticos que impactan procesos importantes como la polinización, la dispersión y germinación de semillas, así como reclutamiento y establecimiento de plántulas. Los primates son importantes dispersores de semillas de diversas especies de plantas. Sin embargo, muchas especies de árboles con semillas grandes (> 1 cm de longitud) son principalmente dispersadas por primates. Existen varios estudios sobre dispersión de semillas por vertebrados frugívoros y sobre el efecto de la ingestión de semillas sobre la germinación, sin embargo, son pocos los que evalúan la eficiencia de los primates como dispersores primarios de semillas considerando además el efecto del ambiente físico (e.g., luz y temperatura) y biológico (e.g., ingestión de semillas) simultáneamente. Diversos estudios han mostrado que los monos aulladores (*Alouatta* spp.) influyen en la distribución y composición de diferentes especies de plantas en selvas conservadas y fragmentadas. Se ha referido que son la plasticidad en la dieta y su estructura social flexible, los factores por los que los aulladores se adaptan a vivir en hábitat perturbados. Más del 80% de las especies de árboles en selvas tropicales producen frutos que son dispersados por vertebrados frugívoros.

En el presente trabajo, durante 12 meses, estudié simultáneamente el efecto del ambiente físico y biológico (ingestión de semillas) sobre la germinación de semillas y establecimiento temprano de plántulas, así como las implicaciones para la regeneración de la selva. Realicé el seguimiento de seis grupos de monos aulladores, tres dentro de la

Reserva de la Biósfera Montes Azules y otros tres, cada uno dentro de un fragmento de selva en la Región de Marqués de Comillas, Chiapas. En el primer capítulo de esta tesis: “*Interacción del mono aullador negro *Alouatta pigra* con ocho especies de plantas de semilla grande en la Selva Lacandona: Implicaciones para la regeneración*” determiné las especies de plantas con semilla grande que forman parte de la dieta del mono aullador negro en fragmentos de selva, determiné que estructuras de las plantas consume principalmente y evalué el efecto de la ingestión de semillas por el mono aullador negro sobre el porcentaje y la tasa de germinación en 8 especies de plantas (*Ampelocera hottlei*, *Abuta panamensis*, *Castilla elastica*, *Dialium guianense*, *Garcinia intermedia*, *Spondias mombin*, *Pourouma bicolor*, *Trophis racemosa*). El 68.90% del tiempo de alimentación (3688 minutos) los monos consumieron frutos maduros; mientras que el 31.09% lo dedicaron a consumir hojas inmaduras. De las ocho especies de plantas estudiadas, las semillas ingeridas de cinco especies presentaron un porcentaje de germinación mayor que las semillas control y para todas las especies con excepción de *G. intermedia*, la tasa de germinación fue significativamente mayor en las semillas ingeridas. Estos resultados demuestran en general que la ingestión de semillas por *A. pigra* aumenta el porcentaje y la tasa de germinación de semillas de las principales especies en su dieta. En el segundo capítulo: “*Effects of the physical environment and primate gut passage on the early establishment of *Ampelocera hottlei* Standley in Rainforest fragments*”, evalué si la germinación de semillas de *A. hottlei* en diferentes hábitat (selva continua, fragmentos ocupados por aulladores y fragmentos con ausencia de aulladores), estaba afectada por la temperatura del suelo, la incidencia de luz y la ingestión por *A. pigra*. Comparé la supervivencia y la tasa relativa de crecimiento de las plántulas en los diferentes hábitat

provenientes de semillas ingeridas y control. La germinación fue significativamente mayor en la selva continua que en los fragmentos, con una tasa de germinación mayor para las semillas ingeridas en fragmentos. La germinación disminuyó al incrementar la temperatura y la luz siendo significativamente más alta para las semillas ingeridas, además la supervivencia y la tasa relativa de crecimiento de las plántulas fue mayor para aquellas provenientes de semillas ingeridas. Los resultados sugieren que las poblaciones de *A. hootlei* pueden estar limitadas en los fragmentos debido a cambios en el medio ambiente físico y a la ausencia del importante dispersor *A. pigra*, lo que tendría consecuencias negativas para la regeneración de esta especie de árbol. Finalmente en el tercer capítulo: “*Anomalous regeneration of tropical rainforest fragments: the role of a non-specialized fruit eating primate*”, comparé los patrones de riqueza de especies y densidad de árboles adultos, plántulas y semillas de la comunidad en general y de aquellas especies principalmente dispersadas por aulladores. En general encontré que los patrones de la comunidad total de árboles, plántulas y semillas estudiados fue altamente variable entre los diferentes hábitat, sin embargo la riqueza de especies y la densidad de especie dispersadas principalmente por aulladores fueron consistentemente más bajas en los fragmentos sin monos comparado con los fragmentos ocupados por aulladores y la selva continua. La composición de la lluvia de semillas de especies dispersadas por primates dentro de los fragmentos sin monos mostró la similitud más baja comparado con los demás estadios de vida. Estos resultados muestran evidencia de que la desaparición de monos aulladores en los fragmentos puede modificar la estructura de la vegetación y la diversidad de especies de árboles al reducir el reclutamiento de un gran número de especies dispersadas por estos primates, que son características de selva primaria.

## ABSTRACT

Deforestation and fragmentation cause large changes in tropical forests affecting their structure and function. Fragmentation negatively affects forest regeneration because it produces physical, biological and ecological changes that adversely affect important biological processes such as pollination, seed dispersal, seed germination and seedling establishment. Howler monkeys (*Alouatta* spp.) influence the distribution and composition of different plant species in tropical rain forests and in the remaining forest fragments. The plasticity in howlers' diet and their flexible social structure are factors which allow them to adapt to live in disturbed habitats. More than 80 % of tree species in tropical forests produce fruits that are dispersed by frugivorous vertebrates. Primates are especially important seed dispersers for large-seeded species (> 1 cm in length). There are several studies on seed dispersal by vertebrate frugivores and their effect on seed germination; however, few studies have evaluated the efficiency of primates as primary seed dispersers in continuous and fragmented forests. Even fewer studies have evaluated *in situ* the effect of the physical (e.g. light and temperature) and biological (e.g. seed ingestion) environment and their combined effect on regeneration. In this work, I studied these aspects during 12 months. I used focal observations of six howler monkey groups, three within the Montes Azules Biosphere Reserve and three in forest fragments in the region of Marqués de Comillas, Chiapas. In the first chapter of this thesis: "Interaction of the black howler monkey *Alouatta pigra*, with eight species of large-seeded plants in the Lacandona Forest: Implication for regeneration", I identified the plant species with large seeds that are part of the diet of black howler monkeys in forest fragments, I determined the plant structure

consumed by howlers, and I evaluated the effect of seed ingestion by the black howler monkey on the percentage and rate of germination from eight large-seeded plant species mainly consumed by primates (e.g., *Ampelocera hottlei*, *Abuta panamensis*, *Castilla elastica*, *Dialium guianense*, *Garcinia intermedia*, *Spondias mombin*, *Pourouma bicolor*, *Trophis racemosa*). Seventy percent of feeding time was devoted to ripe fruits, while 30% was devoted to consuming immature leaves. Of the eight studied plant species, seed ingestion in five species had a positive effect on germination percentage; whereas in all but one species (*Garcinia intermedia*) germination rate was significantly higher for ingested seeds. These results show that seed ingestion by *A. pigra* increases the percentage and rate of seed germination of the top plant species in the diet of howlers. In the second chapter: “Effects of the physical environment and primate gut passage on the early establishment of *Ampelocera hottlei* Standley in rainforest fragments”, I tested if germination of *A. hottlei* seeds in different habitats (i.e. continuous forest, fragments with howlers, fragments without howlers) was affected by understory temperature, light incidence and ingestion by *A. pigra*. I compared seedling survival and relative growth rate (height) among habitats and between ingested and control seeds (from mature fruits). In general, germination was higher in continuous forest than in fragments (occupied or not), with higher germination rates for ingested seeds in fragments. Germination decreased with increasing temperature and light incidence with this relationship being significantly higher for ingested seeds. Indeed seedling survival and relative growth rate were higher in continuous forest than in fragments. These results suggest that populations of *A. hottlei* can be limited in fragments where changes in the understory physical environment and the extirpation of *A. pigra* will likely have deleterious consequences for the regeneration of this tree species. Finally in the

third chapter: “Anomalous regeneration of tropical rainforest fragments: the role of a non-specialized fruit eating primate”, I compared patterns of total tree species richness and density of tree, seedling and seed assemblages with those of species principally dispersed by howlers. I found that patterns of overall assemblages were highly variable among habitats, but that species richness and density of primate-dispersed species were consistently lower in unoccupied fragments compared to occupied fragments and continuous forest. The seed rain composition of primate-dispersed species within the unoccupied fragments showed the lowest similarity with other life-stages. These results provided evidence that the extirpation of howler monkeys from rainforest fragments can modify forest regeneration by reducing the recruitment of a large number of primate-dispersed plant species which are characteristic of old-growth forests.



## **ESTRUCTURA DE LA TESIS**

Esta tesis consta de tres capítulos precedidos por una introducción general y termina con una discusión general y conclusiones. El primer capítulo se centra en la determinación de especies de plantas con semilla grande ( $> 1\text{cm}$ ) que forman parte de la dieta de *A. pigra*, así como, la descripción de las partes de las plantas que fueron más consumidas. Además, evalué el efecto que la ingestión de semillas tiene sobre el porcentaje y la tasa de germinación de ocho especies de plantas. En el segundo capítulo evalué los efectos del medio ambiente físico (e.g., incidencia de luz y temperatura) y el paso por el tracto digestivo de monos aulladores sobre la germinación *in situ* y el establecimiento de una especie de árbol de selva primaria (*Ampelocera hottlei*). Finalmente, en el tercer capítulo evalué el efecto de la presencia de monos aulladores en la densidad y riqueza de especies en la lluvia de semillas, banco de plántulas y comunidad árboles, en fragmentos de selva y hábitat continuo.

## INTRODUCCIÓN GENERAL

### **Fragmentación y regeneración de selvas tropicales**

Existe evidencia de que la fragmentación afecta negativamente el potencial regenerativo de las selvas tropicales ya que produce cambios importantes en el medio ambiente físico y biológico. Los cambios microambientales afectan la incidencia de luz en los bordes así como la temperatura y la humedad dentro de los fragmentos (Kapos 1989, Camargo y Kapos 1995). En los fragmentos de selva se presentan elevadas tasa de mortalidad de árboles de gran porte que generalmente producen el mayor aporte de semillas (Lovejoy et al. 1986, Alvarez-Buylla et al. 1996, Laurance 1991, Bierregaard et al. 1992), una disminución en la lluvia de semillas debido a cambios en la fenología de los árboles (Lovejoy et al. 1983), bajo establecimiento y alta mortalidad de plántulas (Benítez-Malvido 1998, Benítez-Malvido y Martínez-Ramos 2003), reducción en la germinación de semillas (i.e., menor viabilidad; Bruna 1999; González-Di Pierro et al., en prensa) y reducciones importantes en la abundancia de polinizadores y dispersores de semillas (Lovejoy et al. 1983, Didham et al. 1996) (Figura 1). La alteración de la regeneración de la vegetación en fragmentos de selva es producto de cambios físicos y biológicos dentro del fragmento así como de la pérdida de diversidad genética de muchas especies de plantas producto del aislamiento de las poblaciones (Cascante et al. 2002 González-Di Pierro et al. en prensa).

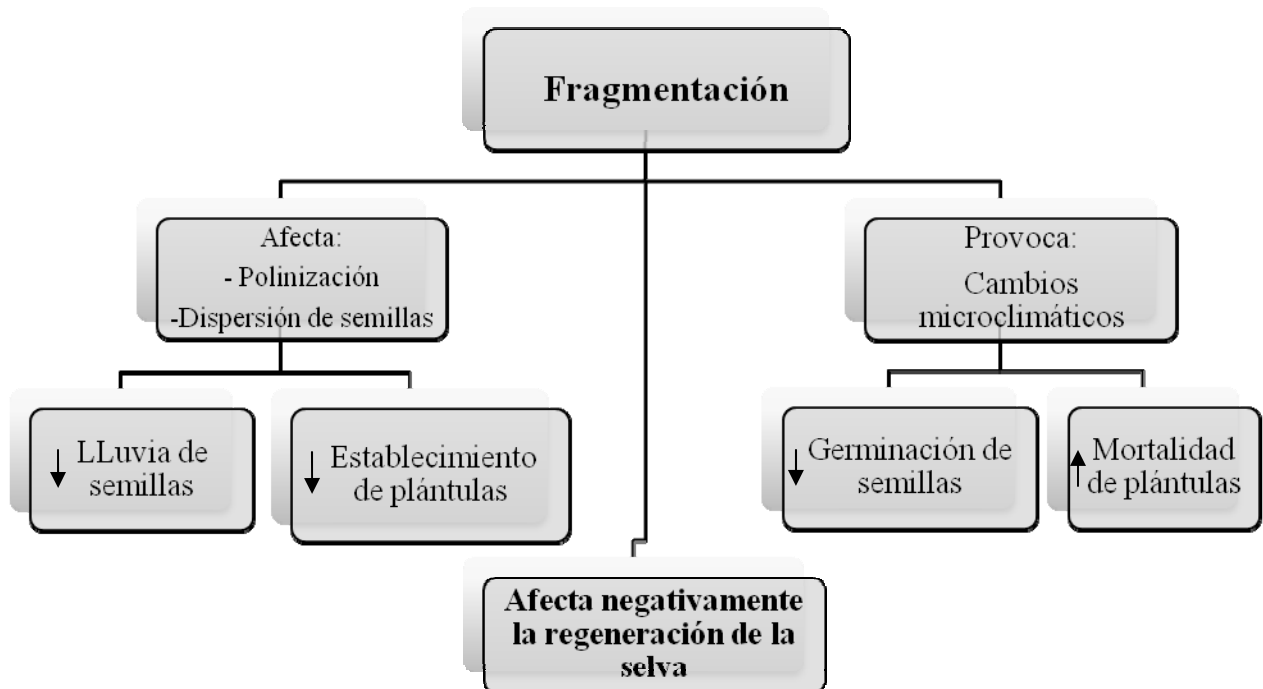


Figura 1. Diagrama que representa cómo la fragmentación afecta diferentes factores abióticos y bióticos involucrados en la regeneración de la selva con consecuencias negativas sobre el reclutamiento y establecimiento de plántulas y el mantenimiento de la biodiversidad (↓ Disminución, ↑ Aumento).

### Dispersión de semillas en bosques tropicales

Los procesos que involucran a la dispersión de semillas en los bosques tropicales son elementos básicos para comprender los patrones de la diversidad y distribución de árboles. La dispersión ocurre cuando uno o varios agentes (e.g., viento, agua, gravedad o animales) transportan la semilla y la depositan en algún sitio apropiado para que germine y se establezca como plántula, reclutándose un nuevo individuo para la población. La clasificación de los tipos de dispersión se establece sobre la base del agente dispersante. Uno de estos tipos es la zoocoria, es decir, la dispersión realizada por animales. La zoocoria

se divide en diferentes clases, una de las cuales es la endozoocoria, en la que las diásporas son ingeridas y transportadas dentro del animal sin afectarm la viabilidad de las mismas (van der Pijil, 1982). Las semillas dispersadas por endozoocoria las producen la mayoría de los arbustos, árboles y lianas tropicales (Howe y Smallwood, 1982). En este trabajo cuando utilizo el término dispersión, me refiero a dispersión por endozoocoria.

Algunos estudios han mostrado las relaciones entre la dispersión de las semillas y la estructura de la vegetación adulta (Fleming y Heithaus 1981, Garber 1986, Tester et al.1987, Herrera et al. 1994). Estos estudios involucran el seguimiento de las semillas, desde que son desprendidas de la planta adulta por dispersores primarios, hasta su germinación. Por ende, la dispersión de semillas es un proceso que liga la etapa final del ciclo reproductivo de las plantas adultas con la estructura de la vegetación, y por ello influye en la colonización de nuevos hábitats y en el mantenimiento de la diversidad, lo que tiene importantes implicaciones para la sucesión, la regeneración y la conservación de la vegetación (Wang y Smith 2002).

Los animales influyen la distribución espacial de las plantas, ya que mueven las semillas lejos del árbol madre modificando la composición y tamaño del banco de semillas en el suelo (Fuentes 2000). La dispersión de semillas por animales es un mecanismo muy importante de diseminación de propágulos en las selvas tropicales (Tabarelli y Peres 2002).

La dispersión de semillas favorece a las plantas, no sólo por el movimiento de las semillas lejos del árbol parental (Schupp 1993, Willson y Traveset 2000), lo que evita la mortalidad de las semillas por densodependencia (Janzen 1970) y por los efectos sobre la germinación causados por el paso a través del tracto digestivo de vertebrados (Van der Pijl 1982). Se ha observado que la ingestión de semillas por frugívoros incrementa el porcentaje

y la tasa de germinación (Traveset 1998, Benítez-Malvido et al. 2003) y que la velocidad de germinación de algunas semillas está afectada positivamente por el paso a través del tracto digestivo de algunos primates (Howe 1980).

### **El papel de los primates en la regeneración de las selvas**

Todos los primates neotropicales son frugívoros en mayor o menor medida, convirtiéndolos en importantes dispersores de semillas (Oliveira y Ferrari 2000) y por consecuencia participan en la regeneración de las selvas (Garber 1986, Chapman 1989, 1995; Estrada y Coates-Estrada 1984, 1991, Andresen 1999, 2002, Julliot 1994, 1996, Lambert 1999, 2001). Estos animales tragan o escupen un gran número de semillas dispersándolas y algunas especies de primates pueden defecar grandes cantidades y dispersarlas a grandes distancias del árbol progenitor (Estrada y Coates-Estrada 1984, Corlett y Lucas 1990, Lambert 1999, 2001). En un estudio realizado con *Lagothrix lagothricha* en Colombia se encontró que este primate dispersa más de 25,000 semillas/km<sup>2</sup>/día de 112 especies de plantas y que el 90% de las semillas son depositadas entre 100 y 500 metros del árbol parental (Stevenson 2000). En los Tuxtlas, Veracruz, México, *Alouatta palliata* dispersa por endozoocoria las semillas de cinco especies de la familia Moraceae entre 10 y 800 m del árbol progenitor (Estrada y Coates-Estrada 1984).

La disminución en la abundancia de primates puede dar lugar a la pérdida de dispersores de semillas conduciendo a una reducción en la lluvia semillas de la vegetación original (Bierregard et al. 1992). En un estudio realizado en Uganda con chimpancés, se encontró que estos primates se mueven fácilmente entre fragmentos y dispersan las semillas de muchas especies de plantas (Chapman et al. 2003), y que individuos de otras especies

de primates (e.g., *Cercopithecus* sp.) se mueven a través de selvas perturbadas depositando un gran número de semillas (Kaplin y Lambert 2002). Los resultados muestran que estas semillas pueden germinar, contribuyendo potencialmente a la regeneración en bosques perturbados.

A pesar de que existen muchos dispersores de semillas la importancia de los primates radica en el tipo de semilla que pueden dispersar. La dispersión de semillas grandes es de un interés particular en la restauración de los bosques debido a que los mamíferos grandes son los dispersores primarios de estas semillas. Las semillas pequeñas son dispersadas comúnmente por aves y murciélagos y es poco probable que estos grupos dispersen las semillas grandes que son características de especies de árboles de selva primaria (Foster y Janson 1985). Chapman y Onderdonk (1998) encontraron una disminución en el reclutamiento de especies de plantas de semillas grandes en fragmentos de selva en Kibale, África y sugieren que esto se debe a la disminución en las poblaciones de primates en los fragmentos. De este modo, los primates en particular, no sólo benefician a diferentes especies de árboles al dispersar las semillas y favorecer su germinación, sino que contribuyen a moldear la estructura de las comunidades vegetales que constituyen su hábitat. Las interacciones entre árboles y primates también pueden ser negativas, como en el caso de la depredación de semillas. Sin embargo, probablemente, tanto las interacciones positivas como negativas, juegan papeles importantes en la estabilidad y composición de las comunidades donde ellas ocurren (Howe 1986).

### **El mono aullador *Alouatta pigra* como dispersor de semillas**

Seis especies del género *Alouatta* (*A. palliata*, *A. pigra*, *A. seniculus*, *A. caraya*, *A. fusca* y *A. belzebul*) han sido reconocidas como dispersoras de semillas en el Neotrópico (Estrada y Coates-Estrada 1984, Galetti et al. 1994, Emmons y Feer 1990). Por ejemplo, En la Guyana Francesa *A. seniculus* consume los frutos de ca. 100 especies de plantas, dispersando también las semillas (Julliot 1996); mientras que en los Tuxtlas, Veracruz, *A. palliata* consume los frutos de 11 especies de plantas alimentándose el 80% del tiempo de frutos maduros (Estrada y Coates-Estrada 1984); y *A. pigra* en Belice se alimenta de los frutos de 25 especies de árboles (Marsh y Loiselle 2003).

La disponibilidad de recursos en fragmentos aislados, es un factor clave que influye en la presencia de primates a largo plazo (Terborgh 1986). Sin embargo, los primates del género *Alouatta* son de los que tienen mayor capacidad para persistir en los fragmentos de bosque del neotropico (Bicca-Marques 2003, Estrada y Coates-Estrada 1984, Lovejoy et al. 1986, Silver et al. 1998, Feeley y Terborgh 2006, Boyle 2008, Boyle y Smith 2010). Su amplia tolerancia a los cambios de la calidad del hábitat se ha relacionado con un alto grado de folivoría, una dieta diversa y flexible, así como el uso de ámbitos hogareños pequeños. Todo esto y su estructura social flexible son los factores por los que se adapta a vivir en hábitat perturbados (Bicca-Marques 2003). Debido a sus hábitos folívoro-frugívoros estos primates parecen influir en la distribución y composición de árboles en fragmentos de selva (Chapman 1989, Estrada y Coates-Estrada 1986, Garber y Lambert 1998).

Los monos aulladores brindan servicios ecológicos importantes como la dispersión primaria de semillas, sin embargo los estudios sobre su función en la dispersión y efecto sobre la germinación de semillas *in situ*, así como el efecto del medio ambiente físico en

estos procesos sobre la germinación, reclutamiento y establecimiento de plántulas en hábitat tropicales alterados (e.g., fragmentos, corredores riparios, bosques secundarios, plantaciones, etc.) son escasos (Estrada y Coates-Estrada 1993, Serio-Silva y Rico-Gray 2002, Righini et al. 2004). En el caso del mono aullador negro, *A. pigra*, en particular, los estudios son aún más escasos. De hecho *A. pigra* es una de las especies del género menos conocidas y cuyas poblaciones están bajo riesgo debido a las altas de deforestación y fragmentación de su hábitat (Estrada et al. 2005).

La información disponible indica que en Tikal, Guatemala, este primate juega un papel importante como dispersor primario de semillas de especies de árboles como *Brosimum alicastrum*, y *Pouteria campechiana* (Ponce-Santizo et al. 2006). Asimismo, en Belice se evaluó el impacto de estos primates en la composición de la comunidad de árboles (i.e., juveniles y adultos) en fragmentos de selva, encontrándose que el reclutamiento y composición de la comunidad de plántulas estaba fuertemente relacionada con la presencia del mono aullador, esto debido a que la mayoría de las especies registradas fueron aquellas dispersadas por este primate. Sin embargo, los autores concluyen que aún cuando los monos aulladores influyen en la estructura de la vegetación, también sugieren que la perturbación del hábitat puede tener mayores consecuencias (Marsh y Loiselle 2003).

En la Selva Lacandona, México, *A. pigra* es uno de los frugívoros del dosel más importantes en los fragmentos pequeños, esto es debido a su tamaño corporal (6-8 kg, Reid 1997) y abundancia en esta región (14.4 individuos/km<sup>2</sup>, Estrada et al. 2004). Por ende, esta especie de primate al dispersar semillas grandes ( $\geq 1$  cm de longitud; e.g., *Abuta panamensis*, *Ampelocera hottlei*, *Dialium guianense*) puede jugar un papel importante en la



regeneración dentro de fragmentos pequeños de selva (i.e., <10 ha) donde otros frugívoros dispersores no pueden subsistir (e.g., el mono araña, *Ateles geoffroyi*; Boyle et al. 2010).

En la Selva Lacandona se ha observado que los monos aulladores pueden subsistir en fragmentos pequeños de selva (i.e., < 10 ha; Aranda 2000, Estrada et al. 2004). En el caso particular de *A. pigra*, he observado a los grupos de monos desplazándose entre fragmentos pequeños de selva cruzando por diversos tipos de vegetación alterada (e.g., vegetación riparia, bosques secundarios, potreros, caminos, etc.).

### **Relevancia para la conservación**

El cambio del uso de la tierra ha provocado la deforestación y fragmentación de grandes extensiones de bosques en todo el planeta (Whitmore 1980, Ehrlich y Wilson 1991, Vitousek et al. 1997), y esto resulta en la extinción de muchas especies de flora y fauna (Watlin y Donnelly 2006). El bosque tropical lluvioso ha sido uno de los más afectados, con tasas de deforestación anual que varían entre 100,000 y 150,000 km<sup>2</sup> (Achard et al. 2002). De hecho, México es el cuarto país con mayor deforestación a nivel mundial después de Indonesia, Nueva Guinea y Brasil (FAO 2007). Esto ha provocado la destrucción de las selvas tropicales quienes significan el hábitat preferente para los primates (Marsh 2003, Estrada et al. 2006). Considerando que los primates son importantes dispersores de semillas (Garber 1986, Chapman 1989, 1995, Estrada y Coates-Estrada 1984, 1991, Andresen 1999, 2002, Julliot 1994, 1996, Lambert 1999, 2001), la interrupción de este mutualismo puede ocasionar grandes cambios en la composición de la vegetación en los bosques tropicales (Chapman et al. 2003) ya que las especies de árboles características de selva madura (semillas > 1 cm), dispersadas por frugívoros, serán

reemplazadas por aquellas especies de árboles características de ambientes alterados dispersadas, generalmente, por medios abióticos. El papel que juegan los animales dispersores de semillas en la regeneración debe ser evaluado en términos de su efecto sobre la riqueza y composición de la comunidad de plántulas (Andresen 2002). Por lo tanto es esencial entender las interacciones mutualistas como la frugivoría y la dispersión de semillas tanto en ambientes conservados como en ambientes alterados y así poder determinar la magnitud del impacto de las actividades humanas sobre el mantenimiento de la diversidad de la regeneración de avanzada (i.e., plántulas y juveniles en el sotobosque) a largo plazo dentro de los fragmentos de selva. Los fragmentos de selva de diferentes formas y tamaños dominan hoy en día el paisaje de muchas selvas tropicales.

El propósito de este trabajo es destacar el papel potencial de los monos aulladores negros (*A. pigra*) en la regeneración y mantenimiento de la biodiversidad de la comunidad de árboles en sus diferentes estadios de vida (i.e., semillas, plántulas y adultos) tanto en selva continua como en fragmentos de selva. Este estudio representa una base importante para proponer estrategias de manejo de las especies de primates y su hábitat, favoreciendo así la integridad y el buen funcionamiento de este complejo ecosistema.

## **OBJETIVO GENERAL**

Evaluar el papel que desempeña el mono aullador negro (*Alouatta pigra*) en la regeneración de fragmentos de vegetación en la Selva Lacandona, Chiapas.

### **Objetivos específicos**

1. Evaluar el efecto de la ingestión de semillas (> 1 cm) por monos sobre la germinación y establecimiento temprano de plántulas.
2. Determinar cómo se afectan los patrones de germinación de semillas y la supervivencia y crecimiento de sus plántulas en fragmentos y selva continua.
3. Describir la estructura y composición de la vegetación en tres estadios de vida (i.e., semillas, plántulas y árboles adultos) en fragmentos con presencia y ausencia de monos aulladores y en la selva continua y determinar una posible correlación entre la incidencia de aulladores y las características de la vegetación.

### **Hipótesis**

1. El paso de las semillas por el tracto digestivo de los monos afecta positivamente su capacidad y tasa de germinación.
2. Las semillas en fragmentos de selva tienen menor capacidad de germinación que las semillas en selva continua, debido a los cambios microambientales drásticos que se presentan en los fragmentos.
3. Los monos aulladores tienen un efecto positivo sobre el potencial de regeneración de la selva en hábitat conservados y fragmentados mediante la facilitación en la germinación y el establecimiento de plántulas.

## **Predicciones**

1. Las semillas ingeridas (Escarificación, fertilización desinhibición) por monos aulladores tendrán mayor tasa y porcentaje de germinación así como tendrán una mayor supervivencia que las semillas no ingeridas, tanto en selva continua como en fragmentos de selva.
2. La fragmentación y ausencia del mono aullador negro afectarán negativamente la regeneración de la selva, debido a que algunas especies de árboles dependen de estos primates para la dispersión y germinación de sus semillas.
3. La riqueza y diversidad de árboles, plántulas y semillas será mayor en la selva continua que en los fragmentos de selva, debido a que hay una pérdida de dispersores y cambios microclimáticos drásticos.

## **Sitio de estudio**

Este estudio se llevó a cabo en la Selva Lacandona, Chiapas, en la porción sur de la Reserva de la Biosfera Montes Azules (RBMA) y en la región de Marqués de Comillas, Chiapas (Figura 2). La selva húmeda en la reserva cubre alrededor de 3,310 km<sup>2</sup> (16°07'58''N, 90°56'36''W) (Medellín 1994). La región de Marqués de Comillas está delimitada por el Río Lacantún (16°05'58"N, 90°52'36"W) en frontera con Guatemala. La colonización en esta región comenzó hace 30-40 años, provocando la rápida desaparición y fragmentación de la selva (Mendoza y Dirzo 1999, Mariaca-Méndez 2002).

La Selva Lacandona constituye uno de los últimos reductos de selvas tropicales lluviosas del país y junto con el Petén guatemalteco y las selvas de Belice, Campeche y

Quintana Roo forman uno de los macizos de selva húmeda tropical más importante de Mesoamérica, ya que mantienen una continuidad y conforman una extensa masa forestal (Mendoza y Dirzo 1999, Cuarón 2000). El clima en la región es cálido húmedo con una temperatura media anual de 22°C, con temperaturas en el mes más frío superiores a los 18°C (Herrera-MacBryde y Medellín 1997). La precipitación anual es de 3000 mm la cual se concentra (88%) entre junio y noviembre (época lluviosa) (Medellín y Equihua 1998; Figura 3).

La mayor parte del área en la Reserva de la Biósfera Montes Azules (RBMA), está cubierta por selva tropical lluviosa (Siebe et al. 1995). La estructura de la selva cambia a través de las diferentes unidades geomorfológicas. La selva más alta (con algunos árboles que alcanzan arriba de los 50m de altura) se encuentra en suelos aluviales, así como algunas áreas que se inundan periódicamente. La selva mediana (con algunos árboles que alcanzan arriba de los 30m de altura) cubre los lomeríos bajos y las sierras kársticas. Junto a estas selvas, algunas zonas de la RBMA están cubiertas por vegetación sabanoide (con árboles de 15m de altura máximo) (Siebe et al. 1995). La selva se encuentra en buen estado de conservación, con solamente algunos bosques secundarios cerca del Río Lacantún, donde hubo desmontes en las décadas de los setentas y ochentas. En la región de Marqués de Comillas, existe una matriz de los mismos tipos de vegetación, pero también hay un mosaico de vegetación antropogénea, que incluye pastizales inducidos para ganadería, cultivos (milpas y cacaotales) y acahuales (Cuarón 2000).

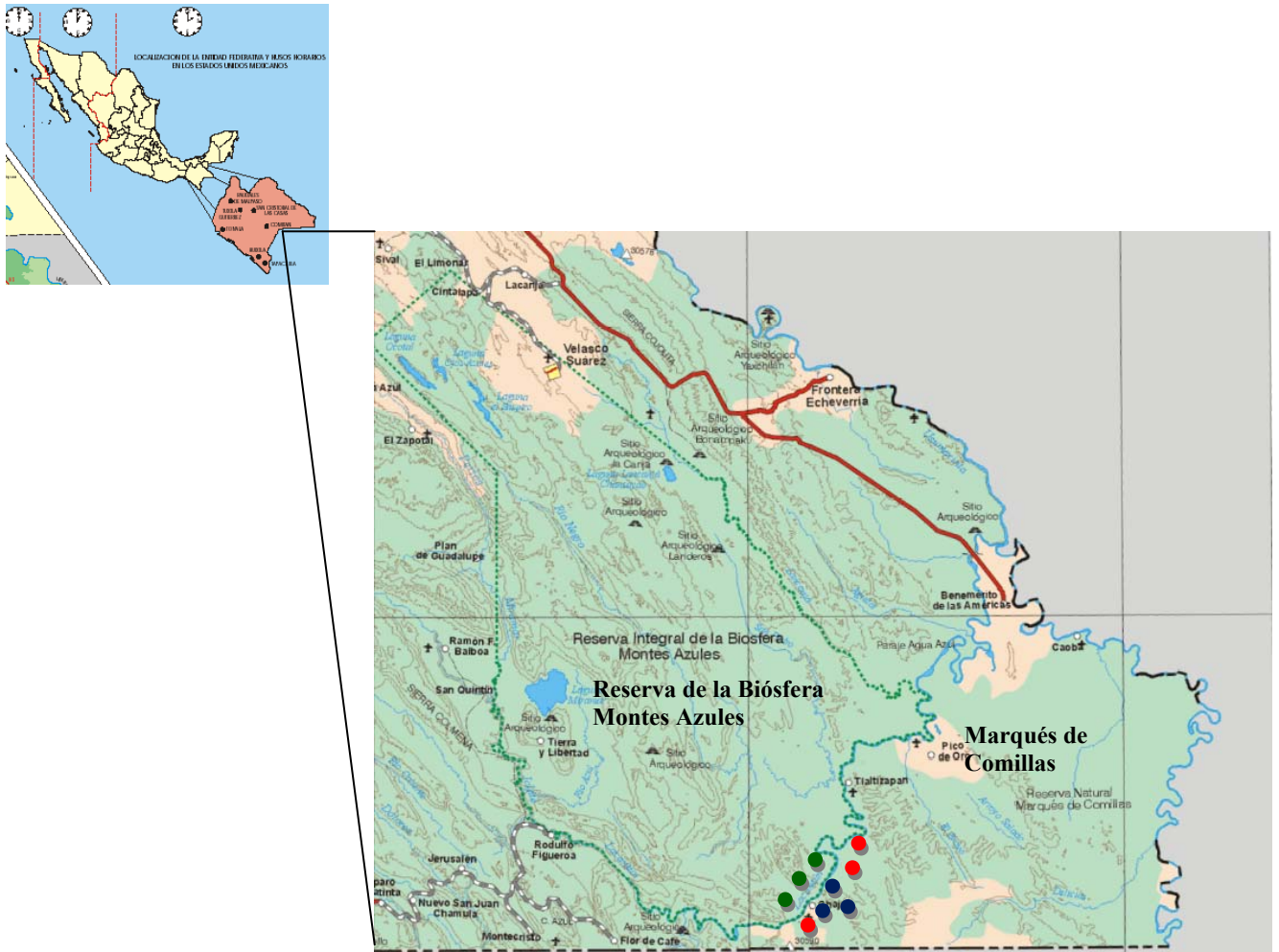


Figura 2. Mapa de la zona de estudio, los puntos verdes representan los sitios donde los grupos de monos fueron monitoreados dentro de la Reserva de la Biósfera Montes Azules, los puntos rojos indican los fragmentos con monos aulladores y los puntos azules los fragmentos sin monos.

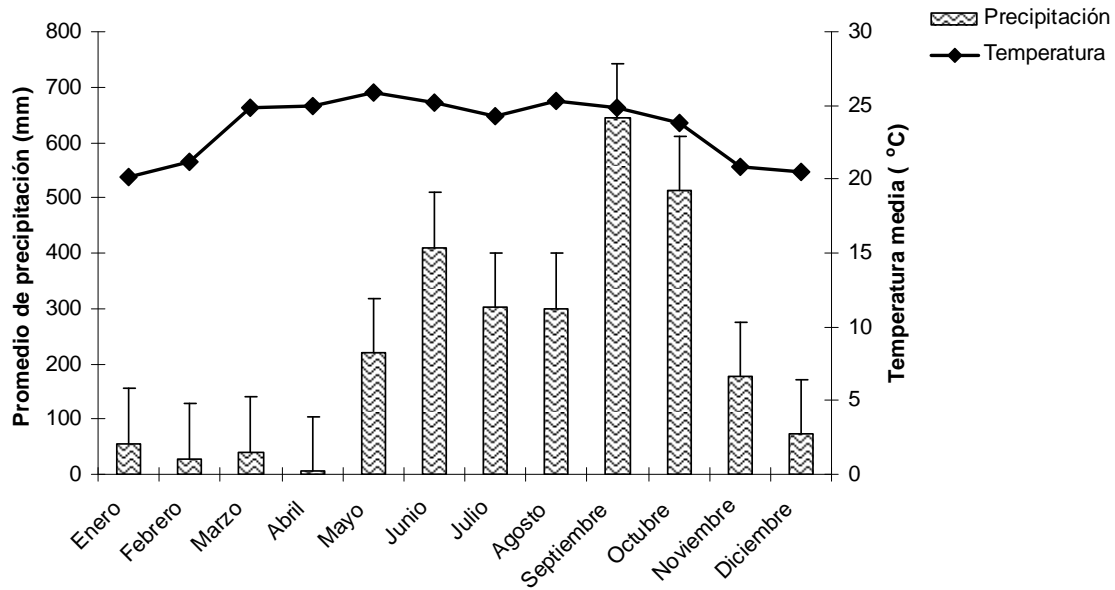


Figura 3. Distribución de la precipitación mensual y temperatura en Chajul, Chiapas. Los datos corresponden a los años en que se llevó a cabo el estudio (Comisión Federal de Electricidad, División Hidrométrica Sureste). Las barras corresponden a las medias  $\pm$  ES

### Especie de estudio

El mono aullador negro, *Alouatta pigra*, es una de las tres especies nativas de primates de México (Figura 3). De acuerdo con Rylands et al. (2006) esta especie se encuentra en México, Guatemala y Belice. El mono aullador negro está catalogado en peligro de extinción por la Norma Oficial Mexicana (PROY-NOM-059-ECOL-2000). Las principales amenazas para la supervivencia de esta especie incluyen la pérdida de hábitat y los altos niveles de explotación (cacería para alimento o mascotas) a la que ha sido objeto. Esta situación los coloca dentro de las tres principales especies de mamíferos más cazadas y afectadas por el tráfico ilegal como mascotas en el sureste mexicano (Cuarón 2000, Duarte-Quiroga y Estrada 2003).

Se ha registrado que el tamaño promedio de las tropas de *A. pigra* en la RBMA es de 5.54 individuos, el promedio de machos adultos es de 1.85, de hembras adultas 2.31, de juveniles 0.69 y de infantes de 0.69. En la Región de Marqués de Comillas se ha reportado un tamaño promedio de las tropas de 5.08 individuos, el promedio de machos adultos 1.75, hembras adultas 2.33, juveniles 0.67 e infantes 0.33 (Van Belle y Estrada 2006). En un estudio realizado a lo largo (40 km) del Río Lacantún, tanto del lado de la Reserva como de la región de Marqués de Comillas, la densidad de monos aulladores que se reporta hasta este momento en la RBMA es de 14.4 individuos/km<sup>2</sup> y en la región de Marqués de Comillas es de 13.3 individuos/km<sup>2</sup> (Estrada et al. 2004).

El mono aullador negro *A. pigra* está catalogado principalmente como folívoro, sin embargo dependiendo de la estación y el sitio, también pueden consumir frutas y flores de muchas especies de árboles (Silver et al. 1998, Rivera y Calmé 2006, Pavelka y Knopff 2004). Se ha encontrado que esta especie responde a la variación en la abundancia estacional de los recursos, alimentándose de hojas de enero a marzo y de frutos de abril a julio (Pavelka y Knopff 2004). Este último periodo corresponde al final de la estación seca y el inicio de la estación lluviosa en el sitio de estudio.

La dieta de los aulladores comprende principalmente frutos, hojas y flores que pertenecen a las familias Moraceae, Fabaceae, Sapotaceae y Lauraceae (Estrada y Coates-Estrada 1984, Estrada et al. 1999, Gaulin y Gaulin 1982, Julliot y Sabatier 1993, Milton 1980, Stoner 1996). En la Reserva de la Biosfera Calakmul se encontró, que los monos aulladores *Alouatta pigra* se alimentaron el 50% del tiempo de *Ficus* sp., mientras que en los fragmentos tuvieron una dieta más variada. Los individuos de *Ficus* sp., fueron muy



raros en los fragmentos y estuvieron ausentes en los sitios de muestreo (Rivera y Calmé 2006).

El periodo de fructificación de las familias de árboles de las cuales se alimentan los monos aulladores se presenta de mayo a agosto (Martínez-Ramos com. pers.), lo cual corresponde con la temporada de lluvias en el sitio de estudio.



Figura 3. Mono aullador negro *Alouatta pigra* en la Reserva de la Biósfera de Montes Azules, Chiapas, México (fotografía por: R. Lombera)

## LITERATURA CITADA

- Achard, F., H. D. Eva, H. Stibig, P. Mayaux, J. Gallego, T. Richards, & J. Malingreau. 2002. Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. *Sciences* 297: 999-1002.
- Andresen, E. 1999. Seed dispersal by monkeys and the fate of dispersed seeds in a Peruvian rainforest. *Biotropica* 31: 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: 261-272.
- Alvarez-Buylla, E. R., R. García-Barrios, C. Lara-Moreno, & M. Martínez-Ramos. 1996. Demographic and genetic models in conservation biology: Applications and perspectives for tropical rain forest tree species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 387-421.
- Aranda, J. M. 2000. Guía de los Mamíferos Silvestres de Chiapas. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Xalapa, Veracruz, México. 198 pp.
- Benítez-Malvido, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* 12: 380-389.
- Benítez-Malvido, J., & M. Martínez-Ramos. 2003. Influence of edge exposure on tree seedling species recruitment in tropical rain forest fragments. *Biotropica* 35: 530-541.
- Benítez-Malvido, J., E. Tapia., I. Suazo., E. Villaseñor., & J. Alvarado. 2003. Germination and seed damage in tropical dry forest plants ingested by iguanas. *Journal of Herpetology* 37: 301-308.

- Bicca-Marques, 2003. How do howler monkeys cope with habitat fragmentation? Pages 283-303 in L. K. Marsh, editor. Primates in fragments: Ecology and conservation. Kluwer Academic/Plenum publishers.
- Boyle, S. A. 2008. Human impacts on primate conservation in central Amazonia. *Tropical Conservation Science* 1: 6:17.
- Boyle, S. A., & A. T. Smith. 2010. Can landscape and species characteristics predict primate presence in forest fragments in the Brazilian Amazon? *Biological Conservation* 143: 1134-1143.
- Bruna, E. M. 1999. Seed germination in rainforest fragments. *Nature* 402: 139.
- Bierregaard, R. O., T. E. Lovejoy, V. Kapos, A. A. Dos Santos, & R. W. Hutchings. 1992. The biological dynamics of tropical rainforest fragments. *BioScience* 42: 859-866.
- Camargo, J. L., & V. Kapos. 1995. Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 11: 205-221.
- Chapman, C. A. 1989. Primate seed dispersal: The fate of dispersed seeds. *Biotropica* 21: 148-154.
- Chapman, C. A. 1995. Primate seed dispersal: Coevolution and conservation implication. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 4: 74-82.
- Chapman, C. A., & D. A. Onderdonk. 1998. Forest without primates: Primate/plant codependency. *American Journal of Primatology* 45: 127-141.
- Chapman, C. A., L. J. Chapman, K. Vulinec, A. Zanne, & M. J. Lawes. 2003. Fragmentation and alteration of seed dispersal processes: An initial evaluation of dung beetles, seed fate, and seedling diversity. *Biotropica* 35: 382-393.

- Corlett, R. T., & P. W. Lucas. 1990. Alternative seed-handling strategies in primates: seed-spitting by long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Oecologia* 82: 166-171.
- Cuarón, A. D. 2000. Effects of land-cover changes on mammals in a Neotropical region: a modeling approach. *Conservation Biology* 14: 1676-1692.
- Didham, R. K., J. Ghazoul, N. E. Stork, & A. J. Davis. 1996. Insects in fragmented forest: a functional approach. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 255-260.
- Duarte-Quiroga, A., & A. Estrada. 2003. Primates as pets in Mexico City: An assessment of the species involved, source of origin, and general aspects of treatment. *American Journal of Primatology* 61: 53-60.
- Emmons, L. H., & F. Feer. 1990. *Neotropical Rainforest Mammals: A Field Guide*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Ehrlich, P. R., & E. O. Wilson. 1991. Biodiversity studies: Science and policy. *Science* 253: 758-762.
- Estrada, A., & R. Coates-Estrada. 1984. Fruit eating and seed dispersal by howling monkeys (*Alouatta palliata*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, México. *American Journal of Primatology* 6: 77-91.
- Estrada, A., & R. Coates-Estrada. 1986. A preliminary study of resource overlap between howling monkeys (*Alouatta palliata*) and other arboreal mammals in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* 9: 27-37.
- Estrada, A., & R. Coates-Estrada. 1991. Howling monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabeidae) and seed dispersal: Ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Journal of Tropical Ecology* 7: 459-474.

- Estrada, A., & R. Coates-Estrada. 1993. Aspects of ecological impact of howling monkeys (*Alouatta palliata*) on their habitat: A review. Pages 87-117 in A. Estrada, E. Rodríguez Luna, R. López-Wilchis, and R. Coates-Estrada, editors. Avances en: Estudios Primatológicos en México I, Asociación Mexicana de Primatología, A.C. y Patronato Pro-Universidad Veracruzana, A. C. Xalapa, Veracruz, México.
- Estrada, A., & R. Coates-Estrada. 1996. Tropical rain forest fragmentation and wild populations of primates at Los Tuxtlas, Mexico. *International Journal of Primatology* 17: 759-783.
- Estrada, A., S. J. Solano, T. Ortiz-Martines, & R. Coates-Estrada. 1999. Feeding and general activity patterns of a howler monkey (*Alouatta palliata*) troop living in a forest fragment at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* 48: 167-183.
- Estrada, A., & S. Mandujano. 2003. Investigaciones con *Alouatta* y *Ateles* en México. *Neotropical Primates* 11: 147-156.
- Estrada, A., L. Luecke, S. Van Belle, E. Barrueta, & M. Rosales-Meda. 2004. Survey of black howler (*Alouatta pigra*) and spider (*Ateles geoffroyi*) monkeys in the Mayan sites of Calakmul and Yaxchilán, Mexico and Tikal, Guatemala. *Primates* 45: 33-39.
- Estrada, A., J. Sáenz, C. Harvey, E. Naranjo, D. Muñoz, & M. Rosales-Meda. 2006. Primates in agroecosystems: Conservation value of some agricultural practices in Mesoamerican landscapes. Pages 437-440 in A. Estrada, P. A. Garber, M. S. M. Pavelka and L. Luecke, editors. *New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates Distribution, Ecology, Behavior, and Conservation*. Springer, New York.

FAO, 2007. State of the World's Forest 2007. Rome: Food and agriculture organization of the United Nations.

Feeley, K. J., & J. W. Terborgh. 2006. Habitat fragmentation and effect of herbivore (Howler monkey) abundances on bird species richness. *Ecology* 87: 144-150.

Fleming, T. H., & E. R. Heithaus. 1981. Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forest. *Biotropica* 13: 45-53.

Foster, S., & C. H. Janson. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology* 66: 773-780.

Fuentes, M. 2000. Frugivory, seed dispersal and plant community ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 487-488.

Galetti, M., F. Pedroni, & L. P. C. Morellato. 1994. Diet of the brown howler monkey *Alouatta fusca* in a forest fragment in Southeastern Brazil. *Mammalia* 1: 111-118.

Garber, P. A. 1986. The ecology of seed dispersal in two species of callitrichid primates (*Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*). *American Journal of Primatology* 10: 155-170.

Garber, P. A., & J. E. Lambert. 1986. Primates as seed dispersers: Ecological processes and directions for future research. *American Journal of Primatology* 45: 3-8.

Gaulin, J. C., & C. K. Gaulin. 1982. Behavioral ecology of *Alouatta seniculus* in cloud forest. *International Journal of Primatology* 3: 1-32.

Herrera, C. M., P. Jordano, L. López-Soria, & J. A. Amat. 1994. Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs* 64: 315-44.

- Herrera-MacBryde, O., & R. A. Medellín. 1997. Lacandon Rain Forest region, México. Pages 125-129 in S. D. Davis, V. H. Heywood, O. Herrera-Macbryde, J. Villalobos and A. C. Hamilton, editors. Centres of plant diversity, a guide and strategy for their conservation. IUCN Publications Unit, Cambridge, U. K.
- Howe, H.F. 1980. Monkey dispersal and waste of a Neotropical fruit. *Ecology* 61: 944-959.
- Howe, H. F., & J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Howe, H. F. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. Pages 123-189 in D. R. Murray editor. *Seed dispersal*. Academic Press New York.
- Janson, C. H. 1983. Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a Neotropical forest. *Science* 219: 187-189.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *The American Naturalist* 104: 521-528.
- Julliot, C., & D. Sabatier. 1993. Diet of the red howler monkey (*Alouatta seniculus*) in French Guiana. *International Journal of Primatology* 14: 527-550.
- Julliot, C. 1994. Frugivory and seed dispersal by red howler monkeys: Evolutionary aspect. *Revue Ecologie (Terre Et Vie)* 49: 331-341.
- Julliot, C. 1996. Fruit choice by red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in a tropical rain forest. *American Journal of Primatology* 40: 261-282.
- Kaplin, B. A., & J. E. Lambert. 2002. A review of seed dispersal effectiveness by *Cercopithecus* monkeys: Implications for seed input into degraded areas. Pages 351-364 in D. J. Levey, W. R. Silva, and M. Galetti, editors. *Seed dispersal and*

- frugivory: Ecology, evolution and conservation, CABI Publishing, Wallingford, Oxfordshire.
- Kapos, V. 1989. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 5: 173-185.
- Lambert, J. E. 1999. Seed handling in chimpanzees (*Pan troglodytes*) and redbtail monkeys (*Cercopithecus ascanius*): Implications for understanding hominoid and cercopithecine fruit-processing strategies and seed dispersal. *American Journal of Physical Anthropology* 109: 365-386.
- Lambert, J. E. 2001. Red-Tailed Guenons (*Cercopithecus ascanius*) and *Strychnos mitis*: Evidence for plant benefits beyond seed dispersal. *International Journal of Primatology* 22: 189-201.
- Laurance, W. R. 1991. Edge effects in tropical forest fragments: application of a Model for the design of nature reserves. *Biological Conservation* 57: 205-219.
- Lovejoy, T. E., R. O. Bierregaard, J. M. Rankin, & H. O. R. Shubart. 1983. Ecological dynamics of forest fragments. Pages 377-384 in S. L. Sutton, T. C. Whitmore, & A. C. Chadwick, editors. *Tropical rain forest: Ecology and management*. Blackwell Scientific, Oxford, United Kingdom.
- Lovejoy, T. E., R. O. Bierregaard, A. B. Rynalds, J. R. Malcom, C. E. Quintela, L. E. Harper, K. S. Brown, A. H. Powel, H. O. R. Shubart, & M. B. Hays. 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. Pages 257-285 in M. E. Soulé, editor. *Conservation biology: The sciences of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.



- Mariaca-Méndez, R. 2002. Marqués de Comillas, Chiapas: Procesos de inmigración en el trópico húmedo de México. Tesis Doctoral, Universidad Iberoamericana, México.
- Marsh, L. K. 2003. Primates in fragments: Ecology and conservation. Kluwer Academic/Plenum, Publishers, New York. 404p.
- Marsh, L. K., & B. A. Loiselle. 2003. Recruitment of black howler fruit trees in fragmented forests of Northern Belize. *International Journal of Primatology* 24: 65-86.
- Medellín, R. 1994. Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Conservation Biology* 8: 780-799.
- Medellín, R. A., & M. Equihua. 1998. Mammal species richness and habitat use in rainforest an abandoned agricultural fields in Chiapas, México. *Journal of Applied Ecology* 35: 13-23.
- Mendoza, E., & R. Dirzo. 1999. Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): evidence for the declaration of the northernmost tropical hot-spot. *Biodiversity and Conservation* 8: 1621-1641.
- Milton, D., P. J. Van Soest, & J. B. Robertson. 1980. Digestive efficiencies of wild howler monkeys. *Physiological Zoology* 53: 402-409.
- Oliveira, A. C. M., & S. F. Ferrari. 2000. Seed dispersal by black-handed tamarins, *Saguinus midas niger* (Callitrichinae, Primates): implications for the regeneration of degraded forest habitats in eastern Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 16: 709-716.
- Pavelka, M. S. M., & K. H. Knopff. 2004. Diet and activity in black howler monkeys (*Alouatta pigra*) in southern Belize: Does degree of frugivory influence activity level? *Primates* 45: 105-111.

- Ponce-Santizo, G., E. Andresen, E. Cano, & A. D. Cuarón. 2006. Primary dispersal of seeds by primates and secondary dispersal by dung beetles in Tikal, Guatemala. *Biotropica* 38: 390-397.
- Reid, F. A. 1997. A field guide to the mammals of Central America and southern Mexico. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Righini, N., J. C. Serio-Silva, V. Rico-Gray, & R. Martínez-Mota. 2004. *Zoo Biology* 23: 273-278.
- Rivera, A., & S. Calmé. 2006. Forest fragmentation and its effects on the feeding ecology of black howlers (*Alouatta pigra*) from the Calakmul area in Mexico. Pages 189-213 in A. Estrada, P. A. Garber, M. Pavelka, and L. Luecke editors. *New perspectives in the study of mesoamerican primates. Distribution, ecology, behavior, and conservation*. Kluwer, New York.
- Rylands, A. B., R. A. Mittermeier, J. Hines, C. Groves, & L. Cortés-Ortiz. 2006. Taxonomy and distributions of Mesoamerican primates. Pages 29-79 in A. Estrada, P. A. Garber, M. S. M Pavelka, L. Luecke, editors. *New perspectives in the study of Mesoamerican primates: Distribution, ecology, behavior and conservation*. Kluwer, New York.
- Schupp, E. W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Plant Ecology* 107/108: 15-29.
- Serio-Silva, J. C., & V. Rico-Gray. 2002. Interacting effects of forest fragmentation and howler monkey foraging on germination and dispersal of fig seeds. *Oryx* 36: 266-271.

- Siebe, C., M. Martínez-Ramos, G. Segura-Warnholtz, J. Rodríguez-Velázquez, & S. Sánchez-Beltrán. 1995. Soil and vegetation patterns in the tropical rain forest at Chajul Southeast México. Pages 40-45 in Simorangkir, editor. Proceeding of International Congress on Soils of Tropical Forest Ecosystems. 3<sup>rd</sup> Conference on Forest Soils. Mulawarman University Press, Samarinda, Indonesia.
- Silver, C. S., L. E. T. Ostro, C. P. Yeager, & R. Horwich. 1998. Feeding ecology of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in Northern Belize. *American Journal of Primatology* 45: 263-279.
- Stoner, K. E. 1996. Habitat preferences and seasonal patterns of activity and foraging in two troops of mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*) in a rainforest in northeastern Costa Rica. *International Journal of Primatology* 17: 1-30.
- Tabarelli, M., & C. A. Peres. 2002. Abiotic and vertebrate seed dispersal in the Brazilian Atlantic forest: Implication for forest regeneration. *Biological Conservation* 106: 165-176.
- Terborgh, J. 1986. Community aspects of frugivory in tropical forests. Pages 371-384 in A. Estrada, and T. H. Fleming, editors. *Frugivores and Seed Dispersal*. Junk, Dordrecht.
- Tester, M., D. C. Paton, N. Reid, & R. T. Lange. 1987. Seed dispersal by birds and densities of shrubs under trees in arid South Australia. *Transactions of the Royal Society of South Australia* 111: 1-5.
- Traveset, A. 1998. Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1: 151-190.

- Van Belle, S., & A. Estrada. 2006. Demographic features of *Alouatta pigra* populations in extensive and fragmented forests. Pages 121-142 in A. Estrada, P. A. Garber, M. S. M. Pavelka, and L. G. Luecke, editors. *New perspectives in the study of Mesoamerican primates: distribution, ecology, and conservation*. New York: Springer.
- Van der Pijl, L. 1982. *Principles of dispersal in higher plants*. Spring-Verlag, Berlin, 214 p.
- Vitousek, P. M., H. A. Mooney, J. Lubchenco, & J. M. Melillo. 1997. Human domination of earth's ecosystems. *Sciences* 277: 494-499.
- Wang, B. C., & T. B. Smith. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 379-385.
- Watlin, J. I., & M. A. Donnelly. 2006. Fragments as islands: a synthesis of faunal responses to habitat patchiness. *Conservation Biology* 20: 1016-1025.
- Whitmore, T. C. 1980. The conservation of tropical rain forest. See Soule & Wilcox 1980, pp. 303-18.
- Willson, M. K., & A. Traveset. 2000. The ecology of seed dispersal. Pages 85-110 in M. Fenner, editor. *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CABI Publishing, Wallingford, UK.

## **CAPITULO I**

**Interacción del mono aullador negro *Alouatta pigra* con ocho especies de plantas de semilla grande en la Selva Lacandona: implicaciones para la regeneración de la selva**

(Preparado para Journal of Tropical Ecology)

**Ana María González-Di Pierro<sup>a</sup>, Rafael Lombera<sup>b</sup>, Susana Guillén<sup>a</sup>, Julieta Benítez Malvido<sup>a</sup>**

<sup>a</sup>Centro de Investigaciones en Ecosistemas (CIEco), Universidad Nacional Autónoma de México, Antigua carretera a Pátzcuaro No. 8701, Ex-Hacienda de San José de la Huerta, Tel. (443) 322-2780 , Morelia, Michoacán, México

<sup>b</sup>3<sup>a</sup> Calle norte s/n Boca de Chajul, Municipio de Marqués de Comillas, Chiapas.

## RESUMEN

La mayoría de las especies de árboles en las selvas tropicales producen frutos que están adaptados para ser consumidos y dispersados por vertebrados frugívoros. Los primates son importantes dispersores de semillas de muchas especies de plantas, especialmente para aquellas especies que presentan un tamaño de semilla grande ( $> 1$  cm de longitud). En el presente trabajo se determinaron las especies de plantas con semilla grande que forman parte de la dieta del mono aullador negro *Alouatta pigra*, en fragmentos de selva de tamaño similar (3-6 ha); la parte de las plantas consumida y el efecto de la ingestión de semillas sobre el porcentaje y tasa de germinación de estas especies de plantas. En la Selva Lacandona, Chiapas, dentro de tres fragmentos de selva se siguieron tres grupos de monos durante tres días consecutivos en un periodo de seis meses. Se registró la alimentación, se colectaron las heces inmediatamente después de su deposición, se extrajeron todas las semillas mayores a 1 cm y se identificaron a especie, forma de crecimiento y grupo funcional. Se colectaron 281 frutos maduros de al menos 3 árboles por especie. Se identificaron ocho especies de plantas con semillas grandes en las heces del mono aullador negro; 7 especies de árboles y 1 especie de liana. Durante el periodo de estudio el 68.9 % del tiempo de alimentación los monos lo dedicaron a consumir frutos maduros; mientras que el 31.10 % restante lo dedicaron a consumir hojas inmaduras de estas ocho especies. En cinco de las ocho especies las semillas ingeridas presentaron un porcentaje de germinación significativamente mayor que las semillas control. Para todas las especies, con excepción de *Garcinia*, la tasa de germinación fue significativamente mayor en las semillas ingeridas que en las semillas control. Los resultados muestran que en general la ingestión de semillas por el mono aullador negro aumenta el porcentaje y tasa de germinación de semillas de las especies tope en su dieta. Nuestros resultados sugieren que el mono aullador negro es un dispersor importante y su presencia juega un papel relevante para la regeneración del bosque tropical en el sitio de estudio.

## **Introducción**

El paso por el tracto digestivo es crítico durante la dispersión de semillas por endozoocoria (Chambers & MacMahon 1994, Kay 1992). Este evento puede afectar positiva o negativamente la germinación o tener un efecto neutro (Traveset & Verdú 2002). La ingestión de semillas enteras por vertebrados es a menudo el mecanismo más importante de la dispersión de semillas, en particular en los bosques tropicales (Charles-Dominique 1993, Van Roosmalen 1985). Las plantas con frutos carnosos suelen producir una gran cantidad de semillas que son dispersadas por muchas especies de vertebrados (Jordano 1992). Sin embargo, se espera que exista una mayor especificidad entre frugívoros y plantas zoócoras con semillas grandes, simplemente porque hay menos especies de frugívoros capaces de manejar y/o ingerir estas semillas. Este espectro angosto de los servicios que brinda la dispersión de semillas grandes al pasar por el tracto digestivo se agrava aún más cuando, por ejemplo, las especies de frugívoros de gran tamaño han sido extirpadas de forma selectiva por la caza de subsistencia o destrucción de su hábitat.

Muchas especies de plantas dependen de los animales como agentes dispersores de sus semillas, logrando, de esta forma, colonizar nuevos sitios y/o alcanzar micrositios adecuados y/o seguros para la germinación (*sensu* Harper 1977) y escapar de depredadores presentes debajo del árbol adulto (Howe 1986). Considerando que en selvas tropicales húmedas el 90% de las especies de árboles son dispersadas por animales, y que la dispersión de semillas es crítica para el reclutamiento de plántulas, la desaparición generalizada de dispersores pone en riesgo la regeneración de la selva y el mantenimiento de la biodiversidad (Benítez-Malvido y Martínez-Ramos 2003, Cordeiro y Howe 2003). El mutualismo vertebrado-semilla puede resultar benéfico para las plantas, no sólo por el



movimiento de las semillas lejos del árbol parental (Schupp 1993, Willson y Traveset 2000), sino también por los efectos sobre la germinación al pasar por el tracto digestivo de los vertebrados (Van der Pijl 1982). Los frugívoros pueden afectar la germinación de las semillas directamente de tres maneras: 1) a través de la escarificación de la testa de la semilla lo cual incrementa la permeabilidad de la semilla al agua (efecto de escarificación); 2) removiendo los inhibidores de la germinación al separar las semillas de la pulpa (efecto de desinhibición); y 3) aumentando la germinación y crecimiento de la plántula por la materia fecal que rodea la semilla (efecto de fertilización) (Traveset y Verdú 2002).

Los primates son considerados importantes dispersores primarios de muchas especies de plantas en bosques tropicales (Fleming *et al.* 1987). El mono aullador *Alouatta* spp. es reconocido como dispersor importante de semillas en el Neotrópico (Estrada y Coates-Estrada 1984, Galetti *et al.* 1994). Aunque estos primates han sido catalogados principalmente como folívoros, también se alimentan de frutos y flores de varias especies de plantas (Milton *et al.* 1980, Stoner 1996). De hecho, hay estudios que demuestran que estos primates se alimentan de los frutos de muchas especies de plantas. En la Guyana Francesa, por ejemplo, los monos aulladores dispersaron las semillas de más de 100 especies de plantas (Julliot y Sabatier 1993, Julliot 1996) y en Amazonia Central los monos aulladores dispersaron las semillas de 137 especies de plantas (Andresen 2002). Además, estos primates, no sólo se alimentan de los frutos de árboles sino también de los de otras formas de crecimiento como lianas (Martins 2009). En la Selva Lacandona, las lianas juegan un papel importante en los patrones de alimentación de *A. pigra* (González-Di Pierro y Benítez-Malvido datos no publicados).

Se ha observado que la ingestión de semillas por frugívoros incrementa el porcentaje y la tasa de germinación (Howe 1980, Traveset 1998, Benítez-Malvido *et al.* 2003). Los monos aulladores son importantes consumidores de frutos (Milton 1980) y se ha documentado que una gran cantidad de semillas pasan por el tracto digestivo sin sufrir daño aparente (Estrada y Coates-Estrada 1984). Sin embargo, son pocos los estudios en México con el género *Alouatta* relacionados con la ingestión y germinación de semillas (Estrada y Coates-Estrada 1993, Serio-Silva y Rico-Gray 2002, Righini *et al.* 2004), y no se ha documentado el efecto del paso de las semillas por el tracto digestivo de *A. pigra* sobre la germinación de especies de plantas de semilla grande ( $\geq 1$  cm) principalmente dispersadas por primates.

El objetivo de este trabajo fue evaluar el efecto de la ingestión de semillas sobre la germinación de semillas grandes ( $\geq 1$  cm) principalmente consumidas por aulladores. En la región de Marqués de Comillas realizamos observaciones de grupos de monos aulladores en fragmentos de selva, para determinar las especies de plantas tope en su dieta y evaluar el efecto de la ingestión de semillas sobre su porcentaje y tasa de germinación.

## **Métodos**

### **Sitio de estudio**

El estudio se realizó en la Selva Lacandona, Chiapas, México (16°07'58''N, 90°56'36''W), en tres fragmentos (3-6 ha) con una tropa de monos aulladores negros cada uno, en la región de Marqués de Comillas (RMC), Chiapas. Los fragmentos de selva tienen composición florística similar (González-Di Pierro *et al.* en prensa). La temperatura media

anual es superior a los 22° C y la precipitación promedio anual es de 3000mm, el 88% de esta precipitación se concentra de junio a noviembre (Medellín y Equihua 1998).

### **Especie de estudio**

El mono aullador negro, *Alouatta pigra*, es una de las tres especies nativas de primates de México. Este primate está presente en México, Guatemala y Belice, pero la mayor parte (ca. 80%) de su ámbito de distribución se encuentra en México (Rylands *et al.* 2006). La densidad de población de *A. pigra* en la RMC, se estimó en 0.13 individuos/ha (Estrada *et al.* 2004). El mono aullador negro es un primate que puede prevalecer en fragmentos pequeños de selva (< 10 ha) (Estrada *et al.* 2002, Van Belle y Estrada 2006, Boyle 2008). Este primate, a pesar de no ser un frugívoro especializado, pasa más del 50% de su tiempo de alimentación consumiendo frutos (Silver *et al.* 1998, Pavelka y Knopff 2004, Rivera y Calmé 2006), como consecuencia ha sido considerado un importante dispersor de semillas para muchas especies de plantas en las selvas Neotropicales (Marsh y Loiselle 2003). En los tres fragmentos de estudio el mono aullador negro se alimenta de frutos maduros, frutos inmaduros, hojas maduras, hojas inmaduras, flores y peciolo de 30 especies de árboles y lianas (3688 minutos de observación total); mientras que en selva continua se ha registrado que se alimentan de 27 especies de plantas (2334 minutos de observación total) y se ha observado que en la Selva Lacandona, el mono aullador negro también dedica más del 50% del tiempo consumiendo frutos maduros, mientras que en fragmentos de selva dedican más del 30% (González-Di Pierro y Benítez-Malvido datos no publicados)

### **Especies de semilla grande ( $\geq 1\text{cm}$ ) consumidas por el mono aullador**

En cada uno de los tres fragmentos, seguimos a los grupos de aulladores durante tres meses en la temporada seca (febrero-abril 2007) y tres meses en la temporada de lluvia (agosto-octubre 2007), durante tres días consecutivos alternando los grupos cada nueve días. El seguimiento se realizó de las 7:00am a las 17:00pm, se registró comportamiento (enfocándose en patrones de forrajeo) por medio del muestreo de animal focal (Martin y Bateson 1991) que consiste en observar a un individuo durante cinco minutos y registrar su comportamiento. Después de cada observación, se cambió aleatoriamente a otro individuo, tratando de registrar la misma cantidad de observaciones para todos los individuos. Para cada registro de forrajeo, se identificaron las especies de plantas y las partes de la planta consumidas por *A. pigra*.

Se seleccionaron las especies de plantas principalmente dispersadas por monos que tuvieran semillas  $\geq 1\text{ cm}$  (Andresen 2005). En el momento del seguimiento de los grupos, removimos las semillas de las heces defecadas por los monos. Las semillas fueron identificadas a especie y clasificadas según su forma de crecimiento (i.e., árboles; arbusto, lianas, palmas) y grupo funcional (i.e., demandantes de luz y/o tolerantes a la sombra) (Benítez-Malvido *et al.* 2001, Pennington y Sarukhán 1998, Ibarra-Manríquez *et al.* 1997).

### **Ingestión y germinación de semillas**

Para determinar el porcentaje y la tasa de germinación, una vez identificadas las semillas ( $\geq 1\text{cm}$ ) ingeridas por los monos, colectamos semillas directamente de 281 frutos maduros en los árboles y/o del suelo (control). Tanto las semillas ingeridas como las semillas control fueron lavadas, para retirar el material fecal y la pulpa en su caso. Sembramos las semillas

en viveros construidos en el sitio de estudio. Colocamos de 5-10 semillas de cada especie en charolas plásticas con arena de río lavada como sustrato. Utilizamos por lo menos 3 charolas plásticas por cada especie de planta. Revisamos las semillas diariamente durante 60 días y consideramos a la semilla germinada cuando observamos la emergencia de la radícula. La germinación máxima fue definida como el porcentaje acumulado de semillas germinadas después de 60 días desde que fueron sembradas; también se registró la tasa de germinación.

### **Análisis estadísticos**

#### **Germinación de semillas ingeridas y control**

Examinamos el efecto de la ingestión sobre la tasa de germinación de las semillas (proporción de semillas que germinaron por día) usando modelos lineares generalizados (GLM, Crawley 1993) y análisis de devianza. En los modelos, la proporción acumulada de semillas germinadas fue la variable dependiente; el tiempo (días después de la siembra) fue la variable independiente continua; y la ingestión de semillas (factor con dos niveles) fue la variable independiente categórica. Usamos un error binomial y una función logística, como se indica para las variables dependientes proporcionales; en este tipo de error la devianza (equivalente a la varianza en un modelo con un tipo de error normal) explicado por las variables independientes puede ser considerada como un valor aproximado a  $\chi^2$  (Crawley 1993). El porcentaje acumulado de las semillas germinadas ( $y$ ) después de  $t$  días fue dado por el siguiente modelo:

$$y = \frac{e^{[(a + (bt) - (ct^2))]} - 1}{1 + e^{[(a + (bt) - (ct^2))]}}$$

El coeficiente  $a$  es el intercepto  $y$  (comienzo de la germinación), el coeficiente  $b$  es la tasa de germinación inicial y  $c$  es el coeficiente que indica si la tasa de germinación inicial incrementa (en este caso  $c$  adopta un valor negativo) o disminuye (en este caso  $c$  adopta un valor positivo) con el tiempo. El efecto de la ingestión de semillas sobre la tasa de germinación fue evaluado por la devianza, explicada por la interacción de este factor con el tiempo lineal o cuadrático ( $t^2$ ). Realizamos los análisis estadísticos usando el software GLIM versión 3.77 (Royal Statistical Society 1985).

## Resultados

### Especies de semilla grande consumidas por el mono aullador negro

Se encontraron ocho especies con semillas  $\geq 1$  cm en las heces del mono aullador negro estas especies representaron el 30 % de su dieta: *Abuta panamensis*, *Ampelocera hottlei*, *Castilla elastica*, *Dialium guianense*, *Garcinia intermedia*, *Pourouma bicolor*, *Spondias bombin* y *Trophis racemosa* (Tabla 1). Las semillas colectadas corresponden a siete especies de árboles y una especie de liana (i.e., *A.panamensis*). De acuerdo a su historia de vida seis de las especies fueron clasificadas como especies tolerantes a la sombra, características de selva madura o vegetación primaria y dos especies demandantes de luz o característica de vegetación secundaria (i.e., *C. elastica* y *P. bicolor*; Tabla 2).

El 68.9% del tiempo los monos se alimentaron de frutos maduros y el 31.1% de hojas inmaduras de las especies de semilla grande (Tabla 1). Aunque se encontraron

semillas de *C. elastica* y *T. racemosa* en las heces del mono aullador, no se registraron individuos consumiendo frutos de estas dos especies de árbol durante el periodo de estudio.

### **Efecto de la ingestión sobre la germinación de semillas**

Todos los modelos logísticos ajustados fueron significativos y explicaron más del 90% de la variación en la germinación de las especies a través del tiempo, excepto para *S. mombin* en la que el modelo explica más del 60% (Tabla 3). El tiempo de germinación explica un alto porcentaje del total de la devianza en siete de las ocho especies (47.4% en *A. panamensis*, 84.8% en *A. hottlei*, 67% en *C. elastica*, 73.9% en *G. intermedia*, 66.1% en *P. bicolor*, 37.8% en *S. mombin* y 57.6% en *T. racemosa*), en *D. guianense* el tiempo explicó sólo el 14.2% (Tabla 3). En todos los casos el tiempo cuadrático fue significativo, indicando que la tasa de germinación declina con el tiempo. El modelo muestra que hubo un efecto significativo de la ingestión de semillas al inicio de la germinación (Tabla 3), mostrando que las semillas ingeridas de seis de las ocho especies comenzaron a germinar más rápido que las semillas control (*A. panamensis*, *A. hottlei*, *C. elastica*, *D. guianense*, *P. bicolor* y *S. mombin*) (Fig. 1).

En todas las especies, la interacción *tiempo x ingestión de semillas* fue significativa (Tabla 3, Fig. 1), indicando que las pendientes de las curvas que describen la tasa de germinación, variaron entre semillas ingeridas y control a través del tiempo. Las semillas ingeridas de todas las especies (excepto en *G. intermedia*), germinaron más rápido que las control. En *G. intermedia*, la tasa de germinación máxima se alcanzó más rápido en las semillas control y el porcentaje de germinación fue mayor (Fig. 1e). Las especies que no presentaron diferencias significativas en el porcentaje final de germinación entre semillas

ingeridas y control fueron *C. elastica* y *A. hottlei*; mientras que para el resto de las especies las semillas ingeridas tuvieron un porcentaje mayor de germinación.

## DISCUSIÓN

### Frugivoría y germinación de semillas

Los monos aulladores consumieron los frutos maduros las hojas inmaduras de las ocho especies con semilla grande registradas en las heces (Tabla 1). Sin embargo, para *C. elastica* y *T. racemosa* no se observaron a los monos alimentándose de los frutos de estas especies, lo que indica que hay que ampliar las horas de observación en el registro de la dieta de los monos o que los monos buscan alimento en otros fragmentos y/o en la matriz de vegetación que los rodea (e.g., bosques secundarios). De cualquier manera, los resultados indican que estos primates defecan las semillas intactas favoreciendo así la germinación y es probable que la regeneración de estas ocho especies en fragmentos de selva.

En general existió un efecto positivo de la ingestión de semillas sobre la tasa de germinación en siete de las ocho especies estudiadas. A excepción de *G. intermedia*, las semillas ingeridas germinaron más rápidamente durante la primera semana del experimento que las semillas control. Las semillas de *G. intermedia* presentan una sustancia pegajosa y espesa que seca rápidamente, la cual es posible que tenga efectos bactericidas y fungicidas (Di Stefano et al. 2006). Observamos que la mayoría de las semillas ingeridas de esta especie fueron atacadas por hongos por lo que es probable que al pasar estas semillas por el tracto digestivo de los monos aulladores esta sustancia sea lavada y por lo tanto afecte negativamente su germinación.



La mayor diferencia en el porcentaje de germinación entre semillas ingeridas y control se presentó en *D. guianense* (72% ingeridas, y 5% control). Las semillas de esta especie presentan una testa muy dura y necesitan de una alta humedad para germinar (Pennington y Sarukhán 1998), por lo que la humedad proporcionada al pasar por el tracto digestivo de los monos puede influir de manera importante en la germinación de esta especie. De hecho observamos que los monos aulladores consumieron únicamente los frutos maduros de *D. guianense* y no otra estructura de esta especie de árbol (Tabla 2). La ingestión de semillas no tuvo un efecto sobre el porcentaje final de germinación para *C. elastica* y *A. hottlei*. En un estudio previo de germinación *in situ* en la Selva Lacandona, se observó que la ingestión de semillas de *A. hottlei* por *A. pigra*, favoreció la tasa de germinación de semillas presentes en fragmentos, además, de que las plántulas provenientes de semillas ingeridas tuvieron un mayor crecimiento y supervivencia (González-Di Pierro *et al.* En prensa). Las semillas que germinan más rápido aumentan las posibilidades de escapar de los depredadores de semillas (Schupp 1988a, b). En tanto que un crecimiento mayor de las plántulas reduce los riesgos de mortalidad debido a los daños mecánicos ocasionados por la caída de hojarasca y ramas y por depredadores (Clark y Clark 1989).

### **El mono aullador negro como dispersor de semillas**

A pesar de que existen muchos dispersores de semillas, la importancia de los primates radica en el tipo de semilla que pueden dispersar. La dispersión de semillas grandes es de un interés particular en la restauración de los bosques tropicales debido a que los mamíferos grandes son los dispersores primarios de estas semillas. Las semillas pequeñas son dispersadas comúnmente por aves y murciélagos y es poco probable que estos grupos

dispersen las semillas grandes que son características de especies de árboles de selva primaria (Foster y Janson 1985). Chapman y Onderdonk (1998) encontraron una disminución en el reclutamiento de especies de plantas de semillas grandes en fragmentos de selva en Kibale, África y sugieren que esto se debe a la disminución en las poblaciones de primates en los fragmentos.

Las evidencias en este estudio muestran la importancia de los monos aulladores como dispersores primarios de semillas. Sin la presencia de los monos, es probable que un amplio y diversificado grupo de plantas (principalmente de semilla grande) tenga su dispersión y subsecuente regeneración comprometida.

Es necesario realizar estudios a largo plazo y con un mayor número de especies de plantas para determinar de manera más contundente la eficiencia de *A. pigra* como dispersor de semillas. Además, es importante realizar estudios que evalúen el efecto de escarificación, desinhibición y fertilización de las semillas, debido a que la suma de estos factores representa el efecto total del paso por el tracto digestivo de los monos sobre la germinación (Samuels y Levey 2005). De esta manera se puede conocer el efecto de la presencia de *A. pigra* sobre el reclutamiento de plantas y la composición de la estructura vegetal y por lo tanto su efecto sobre la regeneración de la selva. Sin embargo, los resultados sugieren que *A. pigra* favorece a la dispersión de las especies de plantas que consumen, por lo tanto si los monos aulladores desaparecen de los fragmentos es muy probable que estas especies sean perjudicadas en la ausencia de estos primates.

## **AGRADECIMIENTOS**

Esta investigación fue apoyada por CONACyT y UNAM (CB2005-C01-51043, CB2006-56799, 2007-79121 y IN220008). Agradecemos al Posgrado en Ciencias Biológicas por el apoyo otorgado a AMGDP. Queremos agradecer a las personas de Chajul, Marqués de Comillas Chiapas que apoyaron en el trabajo de campo: Guillermo Lombera y Fabián Lombera, así como a M. Méndez-Toribio por la ayuda con los análisis estadísticos.

### LITERATURA CITADA

- ANDRESEN, E. 2002. Primary seed dispersal by red howler monkeys and the effect of defecation patterns of the fate of dispersed seeds. *Biotropica* 34: 261-272.
- ANDRESEN, E. 2005. Interacción entre primates semillas y escarabajos coprófagos en bosques húmedos tropicales: Un caso de diplocoria. *Universidad y Ciencia* 2: 73-84.
- BENÍTEZ-MALVIDO, J., MARTÍNEZ-RAMOS, M., & CECCON, E. 2001. Seeds rain vs seed bank and the effect of vegetation cover on the recruitment of tree seedlings in tropical successional vegetation. *Dissertationes Botanicae* 346: 185-203.
- BENÍTEZ-MALVIDO, J. & MARTÍNEZ-RAMOS, M. 2003. Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia. *Conservation Biology* 17: 389-400.
- BENÍTEZ-MALVIDO, J., TAPIA, E., SUAZO, I., VILLASEÑOR, E., & ALVARADO J. 2003. Germination and seed damage in tropical dry forest plants ingested by iguanas. *Journal of Herpetology* 37: 301-308.
- BOYLE, S. A. 2008. Human impacts on primate conservation in central Amazonia. *Tropical Conservation Science* 1: 6-17.

- CHAMBERS, J. C. & MACMAHON, J. A. 1994. A day in the life of a seed: Movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Review of Ecology and Systematic* 25: 263–292.
- CHAPMAN, C. A., & ONDERDONK, D. A. 1998. Forest without primates: Primate/plant codependency. *American Journal of Primatology* 45: 127-141.
- CLARK, D. B., & CLARK, D. A. 1989. The Role of Physical Damage in the Seedling Mortality Regime of a Neotropical Rain Forest. *Oikos* 55: 225-230.
- CORDEIRO, N. J. & HOWE, H. F. 2003. Forest fragmentation severs mutualism between seed dispersers and an endemic African tree. *Proceedings of the National Academy of Science* 24: 52–56.
- CRAWLEY, M. J. 1993. GLIM for ecologist. –Blackwell.
- DI STEFANO, J. F., MARIN, W. A., & DÍAZ, M. A. 2006. Raíz secundaria embrional asociada a la germinación de *Garcinia intermedia* (Clusiaceae) y su posible papel en la supervivencia de las plántulas. *Revista de Biología Tropical* 3: 927-934.
- ESTRADA, A., & COATES-ESTRADA, R. 1984. Fruit eating and seed dispersal by howling monkeys (*Alouatta palliata*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* 6: 77-91.
- ESTRADA, A. & COATES-ESTRADA, R. 1993. Aspects of ecological impact of howling monkeys (*Alouatta palliata*) on their habitat: A review. Pp. 87-117 in Estrada, A., Rodríguez Luna, E., López-Wilchis, R., & Coates-Estrada, R. (eds.). *Avances en: Estudios Primatológicos en México I*, Asociación Mexicana de Primatología, A.C. y Patronato Pro-Universidad Veracruzana, A. C. Xalapa, Veracruz, México.

- ESTRADA, A., JUAN-SOLANO, S, ORTÍZ-MARTÍNEZ, T. J, & COATES-ESTRADA, R. 1999. Feeding and general activity patterns of a howler monkey (*Alouatta palliata*) troop living in a forest fragment at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology*. 48: 167-183.
- ESTRADA, A., MENDOZA, A., CASTELLANOS, L., PACHECO, R., VAN BELLE, S., GARCÍA, Y., & MUÑOZ. D. 2002. Population of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in a fragmented landscape in Palenque, Chiapas, Mexico. *American Journal of Primatology* 58: 45-55.
- ESTRADA, A., VAN BELLE, S., & GARCÍA DEL VALLE, Y. 2004. Survey of black howler (*Alouatta pigra*) and spider (*Ateles geoffroyi*) monkeys along the Río Lacantún, Chiapas, Mexico. *Neotropical Primates* 12: 70-75.
- FLEMING, T. H., BREITWHISCH, R., & WHITESIDES, G. H. 1982. Patterns of tropical vertebrate frugivore diversity. *Annual Review in Ecology and Systematics* 18: 91-109.
- FOSTER, S., & JANSON, C. H. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants.
- GALETTI, M., PEDRONI, E., & MORELLATO, L. P. C. 1994. Diet of the brown howler monkey *Alouatta fusca* in a forest fragment in southeastern Brazil. *Mammalia* 58: 111-118.
- GONZÁLEZ-DI PIERRO, A. M., ARROYO-RODRÍGEZ, V., MÉNDEZ-TORIBIO, M., ZERMEÑO-HERNÁNDEZ, I., STONER, K., ESTRADA, A., BENÍTEZ-MALVIDO, J. 2010. Effects of the physical environment and primate gut passage

- on the early establishment of an old-growth forest tree species in rain forest fragments. *Biotropica* in press.
- HARPER, J. L. 1977. *Population biology of plants*. London Academic Press, London. 892 pp.
- HOWE, H. F. 1986. Seed dispersal by birds and mammals. Pp. 123-189 in Murray, J. (ed.). *Seed Dispersal*. Academic Press, Sidney, Australia.
- HOWE, H. F. 1980. Monkey dispersal and waste of a Neotropical fruit. *Ecology* 61: 944-959.
- IBARRA-MANRÍQUEZ, G., MARTÍNEZ-RAMOS, M., DIRZO, R., & NÚÑEZ-FARFÁN, J. 1997. La vegetación. Pp. 61–85 in González-Soriano, E., Dirzo, R., & Vogt, R. C. (eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*, UNAM, México, D.F.
- JORDANO, P. 1992. Fruits and Frugivory. Pp. 105–156 in Fenner, M. (ed.). *Seeds: The Ecology of Regeneration in Natural Plant Communities*. CAB International Wallingford, UK.
- JULLIOT, C., & SABATIER, D. 1993. Diet of the red howler monkey (*Alouatta seniculus*) in French Guiana. *International Journal of Primatology* 14: 527-550.
- JULLIOT, C. 1996. Seed dispersal by red howling monkeys (*Alouatta seniculus*) in the tropical rain forest of French Guiana. *International Journal of Primatology* 17: 239-258.
- MARSH, L. K., & LOISELLE, B. A. 2003. Recruitment of black howler fruit trees in fragmented forests of Northern Belize. *International Journal of Primatology* 24: 65-86.

- MARTIN, P., & BATESON, P. 1991. *Measuring Behaviour. An introductory guide.* Cambridge University Press.
- MARTINS, M. M. 2009. Lianas as a food resource for brown howlers (*Alouatta guariba*) and southern muriquis (*Brachyteles arachnoides*) in a forest fragment. *Animal Biodiversity and Conservation* 32: 51-58.
- MENDES, S. L. 1989. Estudio ecológico de *Alouatta fusca* (Primates: Cebidae) en la Estación Biológica de Caratinga, MG. *Revsta Nordestina de Biología* 6: 71-104.
- MEDELLÍN, R. & EQUIHUA, M. 1998. Mammal species richness and habitat use in rainforest and abandoned agricultural fields in Chiapas, México. *Journal of Applied Ecology* 35: 13-23.
- MILTON, K., VAN SOEST, P. J., ROBERTSON, J. 1980. Digestive efficiencies of wild monkeys. *Physiological Zoology* 53: 402.
- PAVELKA, M. S. M., & KNOPFF, K. H. 2004. Diet and activity in black howler monkeys (*Alouatta pigra*) in southern Belize: Does degree of frugivory influence activity level? *Primates* 45: 105-111.
- PENNINGTON, T. D., AND J. SARUKHÁN. 1998. *Árboles tropicales de México.* 1st Ed. UNAM-FCE, Mexico, D.F.
- PINTO, L. P., & SETZ, E. Z. F. 2004. Diet of *Alouatta belzebul discolor* in an Amazonian Rain Forest of Northern Mato Grosso State, Brazil. *International Journal of Primatology* 25: 1197-1211.
- RIGHINI, N., SERIO-SILVA, J. C., RICO-GRAY, V., & MARTÍNEZ-MOTA, R. 2004. Effect of different primate species on germination of *Ficus* (Urostigma) seeds. *Zoo Biology* 23: 273-278.

- RIVERA, A., & CALMÉ. S. 2006. Forest fragmentation and its effects on the feeding ecology of black howlers (*Alouatta pigra*) from the Calakmul area in Mexico. Pp. 189-213 in Estrada, A., Garber, P. A., Pavelka, M. S. M., & Luecke, L. (eds.). *New perspectives in the study of Mesoamerican primates: Distribution, ecology, behavior and conservation*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, New York.
- RYLANDS, A. B., GROVES, C. P., MITTERMEIER, R. A., CORTÉS-ORTIZ, L., & HINES, J. H. 2006. Taxonomy and distributions of Mesoamerican primates. Pp. 29-79 in Estrada, A., Garber, P. A., Pavelka, M. S. M., & Luecke, L. (eds.). *New perspectives in the study of Mesoamerican primates: Distribution, ecology, behavior and conservation*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, New York.
- SCHUPP, E.W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 107/108: 15-29.
- SCHUPP, E. W. 1998a. Factors affecting post-dispersal seed survival in a tropical forest. *Oecologia* 76: 525-530.
- SCHUPP, E. W. 1998b. Seed and early seedling predation in the forest understory and in treefall gaps. *Oikos* 51: 71-78.
- SERIO-SILVA, J. C. & RICO-GRAY, V. 2002. Interacting effects of forest fragmentation and howler monkey foraging of germination and dispersal of fig seeds. *Oryx* 36: 1-6.



- SILVER, C. S., OSTRO, L. E. T., YEAGER, C. P., & HORWICH, R. 1998. Feeding ecology of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in Northern Belize. *American Journal of Primatology* 45: 263-279.
- STONER, K. E. 1996. Habitat selection and seasonal patterns of activity and foraging of mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*) in Northeastern Costa Rica. *International Journal of Primatology* 17: 1-30.
- TRAVESET, A. 1998. Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1: 151-190.
- TRAVESET, A., RIERA, N., & MAS, R. E. 2002. Passage through bird guts causes interspecific differences in seed germination characteristics. *Functional Ecology*. 15: 669-675.
- VAN BELLE, S., & ESTRADA, A. 2006. Demographic features of *Alouatta pigra* populations in extensive and fragmented forests. Pp. 121-142 in Estrada, A., Garber, P. A., Pavelka, M. S. M., & Luecke, L. (eds.). *New perspectives in the study of Mesoamerican primates: Distribution, ecology, behavior and conservation*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, New York.
- VAN DER PIJL, L. 1982. *Principles of Dispersal in Higher Plants*. 3a ed. Springer Verlag, Berlin. 214 p.
- VAN ROOSMALEN, M. G. M. 1985. *Fruits of the Guianan Flora*. Veenman, Wageningen, The Netherlands.

WILLSON, M. K. & TRAVESET, A. 2000. The ecology of seed dispersal. Pp. 85-110 in  
M. Fenner. (ed.). *Seeds: The Ecology of Regeneration in Natural Plant  
Communities*. CAB International Wallingford, UK.

**Tabla 1.** Porcentaje del tiempo total de alimentación (3688 minutos) de las especies de plantas de semilla grande ( $\geq 1$  cm) encontradas en las heces fecales del mono aullador negro y parte de la planta consumida en fragmentos de selva. FM= Fruto maduro, HI= Hoja inmadura.

Especie	Parte de la planta consumida (minutos)		Tiempo total por especie (minutos)	%
	FM	HI		
<i>Abuta panamensis</i>	83.9	35.62	119.52	3.24
<i>Ampelocera hottlei</i>	238.4	0	238.4	6.47
<i>Castilla elastica</i>	0	68.08	68.08	1.85
<i>Dialium guianense</i>	238.18	0	238.18	6.46
<i>Garcinia intermedia</i>	86.06	0	86.06	2.33
<i>Pourouma bicolor</i>	75.75	30	105.75	2.87
<i>Spondias mombin</i>	59.01	0	59.01	1.60
<i>Trophis racemosa</i>	0	218.91	218.91	5.93
<b>Tiempo total por parte</b>	781.3	352.61	1133.91	30.75
<b>%</b>	68.90	31.09	100	

**Tabla 2.** Lista de las especies de plantas estudiadas en este trabajo, en tres fragmentos de selva, en la Selva Lacandona, Chiapas. (Grupo ecológico y dispersores basado en Benítez-Malvido *et al.* 2001, Pennington y Sarukhán 1998, Ibarra-Manríquez *et al.* 1997, A. González-Di Pierro datos no publicados.)

<b>Especie</b>	<b>Familia</b>	<b>Forma de vida</b>	<b>Grupo funcional</b>	<b>Tamaño de la semilla (cm)</b>	<b>Dispersores (endozoocoria)</b>
<i>Abuta panamensis</i>	Menispermaceae	Liana	Primaria	3	Aves, primates
<i>Ampelocera hottlei</i>	Ulmaceae	Árbol	Primaria	1.5	Aves, primates
<i>Castilla elastica</i>	Moraceae	Árbol	Pionera	1	Aves, murciélagos, primates
<i>Dialium guianense</i>	Fabaceae	Árbol	Primaria	1.5	Primates
<i>Garcinia intermedia</i>	Clusiaceae	Árbol	Primaria	2	Primates
<i>Pourouma bicolor</i>	Urticaceae	Árbol	Pionera	1.5	Aves, primates
<i>Spondias mombin</i>	Anacardiaceae	Árbol	Primaria	3	Aves, primates
<i>Trophis racemosa</i>	Moraceae	Árbol	Primaria	1	Aves, primates

**Tabla 3.** Análisis de devianza de semillas germinadas ingeridas y control de especies de plantas consumidas principalmente por monos aulladores en la Selva Lacandona, Chiapas, México.

<b>Especies</b>	<b>Factor</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>DEVIANZA (~X<sup>2</sup>)</b>	<b>D.F</b>	<b>P</b>
<i>Abuta panamensis</i>	Ingestión de semillas	0.15785	109.90	1	<0.001
	Tiempo	0.47471	330.5	1	<0.001
	Tiempo 2	0.08569	59.66	1	<0.001
	Tiempo x ingestión de semillas	0.21708	151.14	1	<0.001
	Modelo	0.93534	651.2	4	
	Residual	0.06463	45.06	115	
	Total		696.21	119	
<i>Ampelocera hottlei</i>	Ingestión de semillas	0.00292	20.8	1	<0.001
	Tiempo	0.84879	6035.0	1	<0.001
	Tiempo 2	0.08620	612.9	1	<0.001
	Tiempo x ingestión de semillas	0.02652	188.6	1	<0.001
	Modelo	0.96444	6857.3	4	
	Residual	0.03547	252.22	115	
	Total		7110.1	119	
<i>Castilla elastica</i>	Ingestión de semillas	0.00779	27.16	1	<0.001
	Tiempo	0.67066	2336.0	1	<0.001
	Tiempo 2	1.90906	655.0	1	<0.001
	Tiempo x ingestión de semillas	0.03904	136.0	1	<0.001
	Tiempo 2 x ingestión de semillas	0.00267	9.3	1	<0.001
	Modelo	0.90823	3163.46	5	
	Residual	0.09164	319.20	114	
Total		3483.1	119		
<i>Dialium guianense</i>	Ingestión de semillas	0.78717	589.8	1	<0.001
	Tiempo	0.14248	106.76	1	<0.001
	Tiempo 2	0.01810	13.563	1	<0.001
	Tiempo x ingestión de semillas	0.02054	15.395	1	<0.001
	Modelo	0.98031	734.51	4	
	Residual	0.03168	23.748	115	
	Total		749.26	119	
<i>Garcinia intermedia</i>	Ingestión de semillas	0.02314	26.195	1	<0.001
	Tiempo	0.73941	836.8	1	<0.001
	Tiempo 2	0.07361	83.31	1	<0.001
	Tiempo x ingestión de semillas	0.07156	80.99	1	<0.001

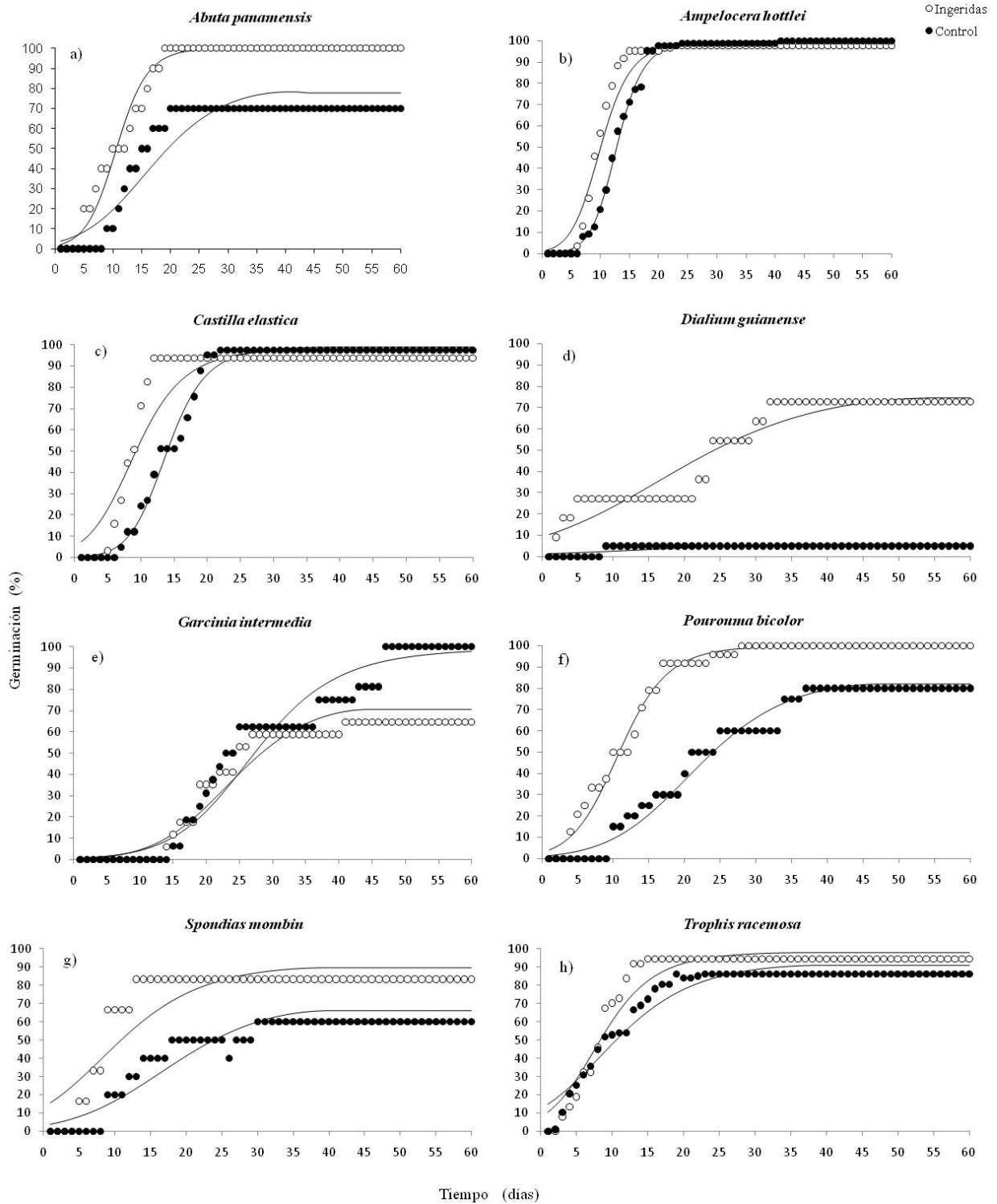
Presencia de *Alouatta pigra* y regeneración en fragmentos forestales de la Selva Lacandona

	Tiempo 2 x ingestión de semillas	0.00607	6.87	1	<0.001
	Modelo	0.91424	1034.16	5	
	Residual	0.08616	97.47	114	
	Total		1131.16	119	
<i>Pourouma bicolor</i>	Ingestión de semillas	0.16264	265.45	1	<0.001
	Tiempo	0.66154	1079.7	1	<0.001
	Tiempo 2	0.04342	70.87	1	<0.001
	Tiempo x ingestión de semillas	0.10447	170.51	1	<0.001
	Modelo	0.97207	1586.53	4	<0.001
	Residual	0.02793	45.59	115	
	Total		1632.1	119	
<i>Spondias mombin</i>	Ingestión de semillas	0.22873	102.65	1	<0.001
	Tiempo	0.37881	170	1	<0.001
	Tiempo 2	0.21887	98.21	1	<0.001
	Modelo	0.62584	280.86	3	<0.001
	Residual	0.17349	77.86	16	
	Total		448.77	119	
<i>Trophis racemosa</i>	Ingestión de semillas	0.03171	73.11	1	<0.001
	Tiempo	0.57647	1329.00	1	<0.001
	Tiempo 2	0.25735	593.30	1	<0.001
	Tiempo x ingestión de semillas	0.02401	55.37	1	<0.001
	Tiempo 2 x ingestión de semillas	0.01206	27.81	1	<0.001
	Modelo	0.90162	2078.60	5	
	Residual	0.09835	226.74	114	
	Total		2305.40	119	

**Lista de Figuras:**

**Figura 1.** Modelos log-lineares ajustados para las semillas ingeridas y control de ocho especies dispersadas por aulladores en la Selva Lacandona, Chiapas.

Figura 1.





## **CAPITULO II**

## Effects of the Physical Environment and Primate Gut Passage on the Early Establishment of *Ampelocera hottlei* Standley in Rain Forest Fragments

Ana M. González-Di Pierro, Julieta Benítez-Malvido<sup>1</sup>, Moisés Méndez-Toribio, Isela Zermeño, Víctor Arroyo-Rodríguez, Kathryn E. Stoner

Centro de Investigaciones en Ecosistemas (CIEco), Universidad Nacional Autónoma de México, Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701, Ex-Hacienda de San José de la Huerta, CP 58090, Morelia, Michoacán, México

and

Alejandro Estrada

Estación de Biología 'Los Tuxtlas', Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, San Andrés Tuxtla, Veracruz, México

### ABSTRACT

The regeneration of many tropical trees is threatened by forest fragmentation because it produces major physical, biological and ecological changes that limit seed germination and seedling establishment. We analyzed the regenerative potential of an old growth forest tree species—*Ampelocera hottlei* (Ulmaceae)—in three contrasting habitats located in the Lacandona rain forest, southeastern Mexico: continuous forest, fragments occupied by black howler monkeys (*Alouatta pigra*) and fragments unoccupied by howlers. We tested if germination of *A. hottlei* seeds among habitats was affected by understory temperature, light incidence and ingestion by *A. pigra*. We compared seedling survival and relative growth rate in height ( $RGR_{Ht}$ ) for 20 d among habitats and between ingested and control seeds (from mature fruits). Germination was higher in continuous forest than in fragments (occupied or not), with higher germination rates for ingested seeds in fragments. Temperature and light incidence were lower in continuous forest than in fragments. Germination decreased with increasing temperature and light incidence with this relationship being significantly higher for ingested seeds. Seedling survival was higher in continuous forest than in fragments, whereas  $RGR_{Ht}$  did not differ among habitats. In addition, survival and  $RGR_{Ht}$  were higher in seedlings originating from ingested seeds. Overall, our results suggest that the populations of *A. hottlei* can be limited in fragments where changes in the understory physical environment and the extirpation of *A. pigra* will likely have deleterious consequences for the regeneration of *A. hottlei* and possibly for other tree species, ultimately affecting forest composition and structure.

Abstract in Spanish is available at <http://www.blackwell-synergy.com/loi/btp>.

**Key words:** *Alouatta pigra*; dispersal; fragmentation; micro-environmental conditions; regeneration.

FRAGMENTATION PRODUCES MAJOR PHYSICAL, biological and ecological changes within remaining tropical rain forest. The reduction of forest cover, coupled with shifts in landscape patterns of use (e.g., reduction in fragment size, increase in fragment isolation and increase of total forest edge; Fahrig 2003) can affect the reproduction of tropical trees via changes in pollination (Cunningham 2000), seed production (Cascante *et al.* 2002), seed dispersal (McEuen & Curran 2004), seed predation (Galetti *et al.* 2006), seed germination (Bruna 1999) and seedling recruitment and survival (Benítez-Malvido & Martínez-Ramos 2003). As a consequence, the regenerative potential of many tropical tree species in forest fragments may be reduced.

For old growth tropical tree species (*i.e.*, shade-tolerant, large-seeded, long-lived species), the deleterious effects of fragmentation may be amplified because most species are locally rare and patchily distributed, and therefore, have small population densities (e.g., Da Silva & Tabarelli 2000). Furthermore, many old growth forest species are animal dispersed, and therefore, the loss of many animal species as a consequence of habitat fragmentation may limit their dispersal and recruitment success (e.g., primates: Chapman & Onderdonk 1998). Also, the dispersal agents for large-seeded (> 1 cm

length) old growth forest tree species are often large (> 1 kg) and hence, at greater risk of extinction in fragments (e.g., with greater hunting pressures, lower reproductive rates, smaller population sizes, and in many cases, with larger home range requirements; Melo *et al.* 2010).

Among the most important seed dispersers of large-seeded tree species are primates (Howe & Smallwood 1982, Chapman & Chapman 1995, Chapman & Russo 2006). Primates play a key role in the regeneration of fragmented tropical ecosystems (see Chapman & Onderdonk 1998), not only because they transport seeds away from parent trees to sites with a higher probability of seedling establishment (Herrera 2002), but also because they have important positive effects on seed germination caused by the passage of seeds through their digestive tract (Samuels & Levey 2005, Robertson *et al.* 2006). These effects include the scarification, deinhibition and fertilization of seeds. Through scarification of the seed coat, the permeability for water and gases increases; through separation of the seeds from the pulp (deinhibition), germination inhibitors are removed; and through fecal material surrounding the seeds (fertilization), germination and seedling growth are enhanced (Robertson *et al.* 2006).

Seed germination and seedling establishment are also typically affected by the physical environment (Forget 1997, Nicotra *et al.* 1999, Probert 2000). Micro-environmental changes in small forest

Received 7 December 2009; revision accepted 23 September 2010.

<sup>1</sup>Corresponding author; e-mail: [jbenitez@oikos.unam.mx](mailto:jbenitez@oikos.unam.mx)

© 2011 The Author(s)

Journal compilation © 2011 by The Association for Tropical Biology and Conservation

fragments (< 10 ha) and along forest edges include higher light incidence and penetration, higher temperature and lower humidity (reviewed by Saunders *et al.* 1991). Old growth forest species establish mainly under the forest canopy. Therefore, increased light and temperature within fragments may negatively affect seed germination, and seedling survival and growth of old growth forest species (Cramer *et al.* 2007).

This is a study of the relative importance of dispersal conditions vs. physical environmental conditions for a large-seeded, animal-dispersed tree species. We examined the effects of temperature, light incidence and primate gut passage on the early establishment of *Ampelocera hottlei* (Ulmaceae) in three contrasting habitats located in the Lacandona rain forest, southeastern Mexico: continuous forest, forest fragments occupied by black howler monkeys (*Alouatta pigra*), and forest fragments unoccupied by howlers. We tested if understory temperature and light conditions differed among habitats and if variations in these environmental conditions affected the germination and early establishment of *A. hottlei* seedlings originating from seeds ingested by howler monkeys. We predicted that seed germination and early seedling establishment (*i.e.*, survival and growth) will be greater in continuous forest than in fragments that are subject to shifts in the physical environment. We also predicted that gut passage will favor seed germination and early seedling establishment.

This is the first study utilizing an experimental framework to assess *in situ* seed germination (for an example with a herbaceous species see Bruna 1999) and seedling recruitment of a large-seeded, shade-tolerant tree species in forest fragments (but see Benítez-Malvido & Martínez-Ramos 2003, Cramer *et al.* 2007). Furthermore, this is the first study documenting the effect of the passage through the digestive tract of *A. pigra* on these processes under field conditions. Studies of seed germination *in situ* are important because they permit to assess changes in germination without altering the natural physical and biological micro-environments (*e.g.*, micro-organisms, soil characteristics, light and/or temperature; see Morpeth & Hall 2000 and Robertson *et al.* 2006).

## METHODS

**STUDY SITE.**—Fieldwork was conducted in southern Chiapas, Mexico, in the Lacandona region (16°05'58" N, 90°52'36" W; elevation 10–50 m asl). This region, covering parts of Mexico, Guatemala and Belize, encompasses the largest area of tropical rain forest in Mesoamerica and one of the most important in the Neotropics (Mendoza & Dirzo 1999). The original vegetation in the area is lowland tropical rain forest, with trees reaching heights of 45 m. The climate is hot and humid with mean annual precipitation and temperature of 2874 mm and 25°C, respectively (Estrada *et al.* 2004).

The study was conducted in two adjacent areas separated by the Lacantún river: the Marqués de Comillas region (MCR, eastern side of the river), and the Montes Azules Biosphere Reserve (MABR, western side). Human colonization of MCR began about 30–40 yr ago, and cattle ranching resulted in rapid deforestation and forest fragmentation. Approximately 50 percent of the land

surface of MCR today is used for agricultural purposes. The protected area of MABR was created in 1978 and consists of approximately 300,000 ha of mature undisturbed forest (Mendoza & Dirzo 1999).

**PRIMATES IN THE STUDY AREA.**—Two primate species are present in the study area: the black-handed spider monkey (*Ateles geoffroyi*) and the black howler monkey (*A. pigra*). Although spider monkeys in the study area disperse seeds of a large number of plant species (González-Zamora *et al.* 2009), they are absent in small forest fragments (< 10 ha) (A. M. González-Di Piero, pers. obs.). In contrast, *A. pigra* is very common in forest fragments (Estrada *et al.* 2002), and in fact, in MCR this primate can be found in very small fragments (< 1 ha, A. M. González-Di Piero, pers. obs.). Earlier reports indicate a population density of 0.13 individuals/ha within the MCR, and of 0.14 individuals/ha within the MABR for this species (Estrada *et al.* 2004). Individuals of *A. pigra* devote as much as 50 percent of their feeding time to fruit consumption, mainly from the families Moraceae, Lauraceae and Fabaceae (Pavelka & Knopff 2004). As a consequence, *A. pigra* is considered an important seed disperser for numerous tree species in Neotropical forests (Marsh & Loiselle 2003).

**AMPELOCERA HOTTLEI STANDLEY (ULMACEAE).**—This tree occurs from Mexico to Nicaragua in old growth tropical rain forests (Todzia 1989). Adult individuals are up to 30 m tall, the wood is hard and is used for construction. Fruits are yellow, up to 1.5 cm long and 1.2 cm wide with a soft endocarp 1 mm thick; one seed is found per fruit, up to 1.2 cm long (Todzia 1989; A. M. González-Di Piero, unpubl. data). This tree species is very common (individuals > 10 cm in diameter) in the study region, being present in all of our study sites (except for one forest fragment), with an average density of 76 stems/ha (ranging from 0 to 220 stems/ha; Table 1). Seedlings (plants 1–100 cm tall) of *A. hottlei* are also very common in the study area (on average 1 seedling/m<sup>2</sup>; Lemus-Albor 2006). The available information shows that *A. hottlei* is dispersed by howler monkeys (Estrada & Coates-Estrada 1984), spider monkeys (*A. geoffroyi*; González-Zamora *et al.* 2009), other large primates (Link & Stevenson 2004) and even by small rodents (Steven & Marcel 1999).

**SAMPLING DESIGN.**—We selected three habitat types encompassing: three fragments occupied by howlers (OFR); three unoccupied fragments (UFR) within the MCR, all of similar sizes (Table 1); and as a control, we selected three sites in the continuous forest (CF) of MABR separated by at least 2 km from each other. OFR contained only one group of howlers each, and were isolated by 1–7 km from each other and from the continuous forest. UFR contained no primates for at least 8 yr and were isolated by 1–5 km. Each of the CF sites was occupied by one different group of howler monkeys (Table 1).

Fragments and continuous forest did not differ in terms of tree species richness. Vegetation structure, however, differed among habitats. In particular, CF and OFR present greater density of emergent trees, greater basal area, greater density of tree food species

TABLE 1. Study habitats and characteristics of *Ampelocera hottlei* trees within the Montes Azules Biosphere Reserve (MABR) and the Marqués de Comillas region (MCR), Chiapas, Mexico.

Habitat	Size (ha)	Location	IT	TWM	Age (years) <sup>a</sup> <i>Ampelocera hottlei</i> <sup>b</sup>	
					dbh ± SE (cm)	Density (stems/1 ha)
Continuous forest						
Estación		MABR			63 ± 16	60
Río		MABR			60 ± 28	90
Tablero		MABR			60 ± 6	150
Occupied fragments						
Isla	3	MCR	30		40 ± 6	220
Aforación	6	MCR	20		55 ± 18	50
Playón	3	MCR	20		55 ± 13	40
Unoccupied fragments						
Albergue	6	MCR	25	8	21 ± 2	30
Arca	3	MCR	30	20	31 ± 1	40
Mardonio	4	MCR	25	25	—	0

<sup>a</sup>For each fragment: IT, isolation time; TWM, time without monkeys (years).

<sup>b</sup>Based on the sum of all trees with dbh > 10 cm sampled in ten randomly located 50 × 2 m plots (Gentry 1982).

used by howlers, and a closer canopy than UFr (A. M. González-Di Piero & J. Benítez-Malvido, unpubl. data). We included UFr to investigate if tree regeneration (e.g., *A. hottlei*) in fragments is affected by changes in vegetation structure and the physical environment in conjunction with the loss of seed dispersers (e.g., *A. pigra*).

SEED COLLECTION AND GERMINATION TRIALS.—From April to June (2007) seeds were collected within the CF and OFr from mature fruits (control seeds) under 30 trees of *A. hottlei* where howlers fed and from howlers' feces (ingested seeds). Feces were collected immediately after defecation in forest areas where our howler groups fed. Average gut passage time in howlers is 21 h (Estrada & Coates-Estrada 1984) and groups spent *ca* 45 min feeding in *A. hottlei* trees (A. M. González-DiPiero, pers. obs.). To prevent fungal infection and/or predation, ingested seeds were washed to remove the leaf fiber; whereas seeds from mature fruits were washed to remove the pulp. We obtained 270 seeds from 270 mature fruits from 30 *A. hottlei* trees and 270 seeds from 43 fecal samples.

At each of the nine sites, we randomly placed six 1-m<sup>2</sup> plots (we randomly assigned three plots to control seeds and three plots to ingested seeds) separated by at least 1 m. In each 1-m<sup>2</sup> plot, we placed ten seeds. These plots were located within a 50 × 20 m block (0.1 ha) that was previously established in the center of the fragments in order to minimize the impact of edge effects on the study. In continuous forest sites, blocks were established at forest interiors (> 100 m from forest edge) that were used by howler monkey groups. We protected the plots against seed predators (e.g., large ants and rodents) with a 1-mm mesh, which could have affected germina-

tion and seedling establishment even for this shade-tolerant tree species (but see Benítez-Malvido *et al.* 2001). Every 5 d during 60 d we counted the number of germinated seeds. Seeds were considered germinated when the radicle emerged from the seed coat. Maximum germination was defined as the cumulative percentage of seeds germinated after 60 d since sowing date; whereas germination rate refers to the proportion of seeds germinating per day.

SEEDLING SURVIVAL AND GROWTH.—After the 60 d germination trial we estimated seedling survival (*S*) within each plot for 20 d as:  $S = (N_f/N_i) \times 100$ ; where  $N_f$  is the number of seedlings at the end of the period and  $N_i$  is the initial number of seedlings. To evaluate seedling growth, we measured height of each seedling every 5 d during 20 d. We obtained the relative growth rate in height ( $RGR_H$ ) as:  $\ln C_2 - \ln C_1 / t_2 - t_1$ ; where  $\ln C_2$  and  $\ln C_1$  are the natural logarithms of height in centimeters at time (*t*) 1 and 2 (Chiariello *et al.* 1989). Cattle intruded into some of the study fragments destroying several experimental plots and therefore seedlings could not be monitored for a longer period of time.

PHYSICAL ENVIRONMENT.—During the germination trials we measured temperature and canopy openness (%) within each plot at each of the nine sites. For all sites, temperature at soil surface was recorded every 5 d during 60 d with an atmosphere thermometer. For all plots, measurements were taken between 0900 and 1100 h. Average temperature per plot over 60 d was used for the statistical analyses.

We used hemispherical photographs to estimate light incidence under the forest canopy within each plot. One photograph was taken at the center of each plot using a Nikon Coolpix 995 digital camera (70 cm height, toward the zenith and oriented to the north), with a fisheye lens Nikon FC-E8, during three consecutive days early in the morning (0600 h). To avoid the influence of sunlight in radiation calculations, photographs were taken on uniformly overcast days. We analyzed the hemispherical photographs using Hemiview V. 2.01 (Delta-T Devices Ltd.). We used the value for visible sky derived from photographs. This value is correlated to direct, diffuse and global site factors (Montgomery 2004). Values of visible sky vary from 0 to 1, with 1 being completely open and 0 completely closed. When multiplied by 100, visible sky becomes percent canopy openness (visible sky × 100 = % canopy openness). We used canopy openness (%) to assess light incidence under the forest canopy within each plot.

STATISTICAL ANALYSES.—The effect of habitat type and seed ingestion on maximum cumulative germination and germination rate was evaluated using analysis of deviance based on general linear models (Crawley 1993). In our model, the cumulative proportion of germinating seeds was the dependent variable, time (days after sowing date) was a continuous independent variable, and habitat type (factor with three levels) and seed ingestion (factor with two levels) were categorical independent variables. We used a binomial error and a logistic link function as indicated for proportional dependent variables; in this error type, the deviance (equivalent of variance in a model with a normal type error) explained by

independent variables can be considered to be an approximated  $\chi^2$  value (Crawley 1993). The cumulative proportion of germinating seeds ( $y$ ) after  $t$  days was then calculated by the next model:

$$y = \frac{e^{[(a+(bt)-(ct^2))]} }{1 + e^{[(a+(bt)-(ct^2))]} }$$

Here, coefficient  $a$  is the  $y$  intercept (starting germination), coefficient  $b$  is the initial germination rate and  $c$  is a coefficient indicating whether the initial germination rate increases (in such case,  $c$  adopts a negative value) or decreases (in such case,  $c$  adopts a positive value) with time. The effect of habitat type and seed ingestion on germination rate was evaluated by the deviance explained by the interaction of each or both of these factors with the linear or the quadratic time ( $t^2$ ) term. In those cases in which a term was not significant it was removed from the model.

The effects of habitat type (three levels), and seed ingestion (two levels) on overall seedling survival were analyzed by a two-way analysis of deviance for binomial errors; whereas growth ( $RGR_H$ ), was analyzed by a two-way ANOVA. When overdispersion (*i.e.*, when the residual deviance is larger than the residual degrees of freedom) was found in the error term of the model, the data were rescaled using William's procedure for adjusting for overdispersion with binomial errors (Crawley 1993). In cases in which a term was found to be significant, the individual levels of the term were compared with *post hoc t*-test (Crawley 1993).

To test for differences in temperature and of canopy openness (%) among habitats we used one-way ANOVAs. To test the effect of temperature and canopy openness on seed germination, seedling survival and growth between ingested and control seeds we used two analyses of covariance (*i.e.*, proportion of germination, seedling survival or growth = [temperature or canopy openness] + seed ingestion + [temperature or canopy openness]  $\times$  seed ingestion) with generalized lineal models (Crawley 1993). Data were arcsine square root transformed when necessary. Statistical analyses were conducted using software GLIM version 3.77 (Royal Statistical Society 1985, Green & Payne 1994).

## RESULTS

**SEED GERMINATION.**—The logistic adjusted model was significant and explained more than 93 percent of the variation on germination behavior throughout time (Table 2; Fig. 1). The factors *habitat type* and *time* explained a high percentage of the total variance (32% and 38%, respectively). Most seeds germinated before 30 d except for control seeds in UFr (Fig. 1). The significance of the terms *habitat type* and the interaction *habitat type*  $\times$  *seed ingestion* indicate that there were differences in these factors at starting germination. Although the cumulative germination percentage after the 60 d trial was significantly higher for control seeds in fragments, ingested seeds germinated before (*i.e.*, higher germination rate Table 2; Fig. 1).

The interaction terms *time*  $\times$  *habitat*, *time*  $\times$  *seed ingestion* and *time*  $\times$  *habitat*  $\times$  *seed ingestion* were significant, showing that in CF ingested seeds germinate faster than in OFr and UFr. The quadratic

TABLE 2. Analysis of deviance for the number of germinating seeds of *Ampelocera hottlei* under different habitat types (continuous forest, fragments occupied by howler monkeys and fragments without howlers) and two germination conditions (ingested by primates or not).

Factor	Deviance			<i>P</i>
	$r^2$	(approximately $\chi^2$ )	df	
<i>Habitat type</i>	0.31830	455.30	2	< 0.001
<i>Habitat type</i> $\times$ <i>seed ingestion</i>	0.01938	27.73	3	< 0.001
<i>Time</i>	0.38227	546.80	1	< 0.001
<i>Time</i> $\times$ <i>habitat</i>	0.01005	14.38	2	< 0.001
<i>Time</i> $\times$ <i>seed ingestion</i>	0.00493	7.06	1	< 0.001
<i>Time</i> $\times$ <i>habitat</i> $\times$ <i>seed ingestion</i>	0.06105	87.33	2	< 0.001
<i>Time</i> <sup>2</sup>	0.12730	182.10	1	< 0.001
<i>Time</i> <sup>2</sup> $\times$ <i>habitat</i> $\times$ <i>seed ingestion</i>	0.00938	13.43	5	< 0.001
Model	0.93266	1334.13	17	
Residual	0.01954	96.22	54	
Total		1430.4	71	

time term was significant, indicating that germination rate declined as time advanced. The interaction term *time*<sup>2</sup>  $\times$  *habitat*  $\times$  *seed ingestion* was significant, indicating that the slopes and inflexion points of curves describing germination rates varied significantly among habitats and between ingested and control seeds throughout time, with seeds in UFr showing the lowest germination rates for control and ingested seeds (Table 2 and Fig. 1). Maximum cumulative germination percentage of seeds was reached at different times among habitats and seed condition (*i.e.*, ingested or not) declining from CF (82.6%) to OFr (72.5%) and UFr (55.9%) (Table 2; Fig. 1). In CF maximum germination was greater for ingested seeds; whereas in fragments for control seeds.

**SEEDLING SURVIVAL AND GROWTH.**—Seedling survival was highly variable (ranging from 50% to 100%) and differed between habitats ( $\chi^2 = 14.9$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0.001$ ). Survival (mean  $\pm$  SD) was greater in CF ( $98.7 \pm 3.1\%$ ), than in UFr ( $88 \pm 13.9\%$ ) and OFr ( $85 \pm 20.6\%$ ) (Fig. 2). There was a significant effect of seed ingestion on seedling survival ( $\chi^2 = 22.6$ ,  $df = 1$ ,  $P < 0.0001$ ). Survival was significantly greater in seedlings originating from ingested seeds ( $100 \pm SD$  0%) than from control ones ( $81.7 \pm 17.2\%$ ) for all habitats (Fig. 2). Differences in survival among habitats were caused by seedlings originating from control seeds. Seedlings showed no differences in  $RGR_H$  among habitat types but seedlings originating from ingested seeds had an overall significantly greater  $RGR_H$ , ( $F_{1,14} = 12.2$ ,  $P = 0.004$ ) than those from control seeds. On average (mean  $\pm$  SD), 20 d after germination, seedlings originating from ingested seeds grew taller than those from control seeds (seedling height =  $14.8 \pm 0.6$  cm vs.  $12.1 \pm 1.4$  cm, respectively).

**PHYSICAL ENVIRONMENT.**—Temperature (mean  $\pm$  SD) was significantly greater in UFr ( $28 \pm 0.3^\circ\text{C}$ ; range =  $27$ – $28^\circ\text{C}$ ), than in OFr ( $26 \pm 0.3^\circ\text{C}$ ; range =  $26$ – $27^\circ\text{C}$ ) and CF ( $26 \pm 0.1^\circ\text{C}$ ; range =  $26.2$ – $26.5^\circ\text{C}$ ) ( $F_{2,15} = 51.2$ ,  $P < 0.001$ ); whereas canopy openness (mean  $\pm$  SD) was significantly lower in CF ( $0.044 \pm 0.005\%$ ) than in

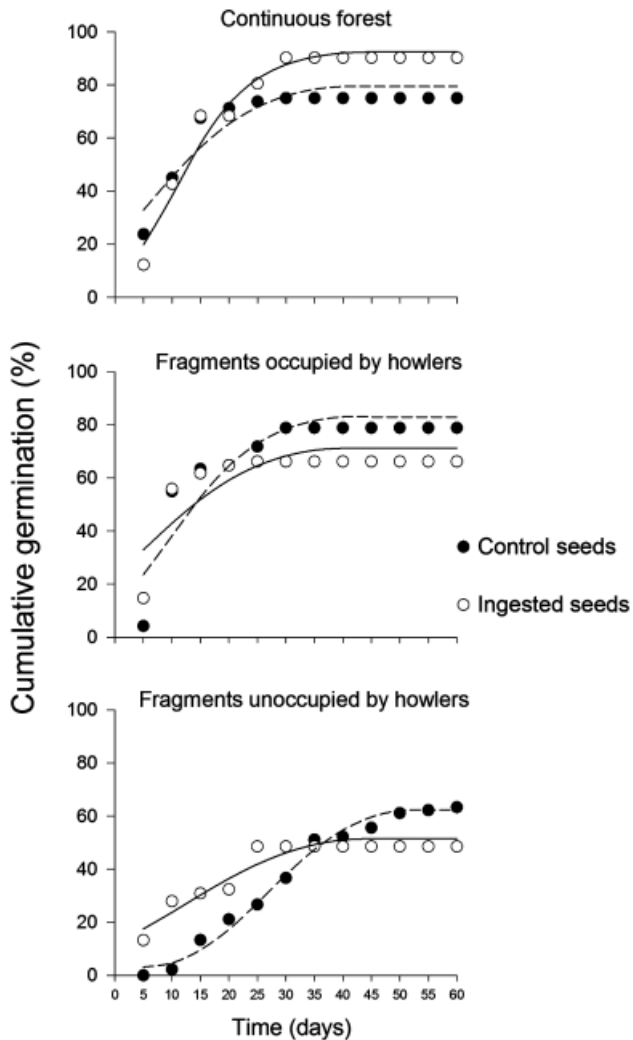


FIGURE 1. Fitted log-linear models to germination of *Ampelocera hottlei* seeds ingested by howler monkeys (*Alouatta pigra*): empty circles; and control seeds (from ripe fruits): filled circles, within three habitat types in Chiapas, México.

OFR ( $0.055 \pm 0.009\%$ ) and UFR ( $0.057 \pm 0.008\%$ ) ( $F_{2,15} = 5.2$ ,  $P = 0.02$ ). Small shifts in temperature and canopy openness within fragments affected seed germination. Germination declined significantly with increasing temperature and canopy openness ( $\chi^2 = 26.61$ ,  $df = 1$ ,  $P < 0.001$ ; and  $\chi^2 = 15.96$ ,  $df = 1$ ,  $P < 0.001$ , respectively) (Fig. 3). However, ingested seeds were more sensitive to changes in environmental variables than control seeds (*i.e.*, the interaction term of the model was significant;  $\chi^2 = 8.97$ ,  $df = 1$ ,  $P < 0.01$ ; and  $\chi^2 = 14.20$ ,  $df = 1$ ,  $P < 0.001$ , respectively). In fact, under lower values of temperature and canopy openness, seed germination was greater for ingested seeds than for control seeds (Fig. 3). There was no significant effect of temperature and canopy openness on seedling survival and growth.

## DISCUSSION

Overall, our results showed that seed germination and seedling survival of the tropical tree *A. hottlei* are reduced in fragments through

modifications on the understory physical environment (*i.e.*, light and temperature) and biotic interactions. Changes in the physical environment at forest fragments did not affect the early establishment of *A. hottlei* seedlings as strongly as the presence of frugivores. Seedlings survived and grew the same among habitat types (CF, OFr and UFr) as long as seeds went through the guts of howlers; whereas seedlings originating from control seeds survived better in continuous forest than in forest fragments. Reduced germination and seedling establishment in forest fragments might ultimately limit the recruitment to later life stages and compromise the capacity of forest to regenerate, and the maintenance of biodiversity (Benítez-Malvido & Martínez-Ramos 2003). However, our findings highlight the relevance of seed dispersers in the regeneration of fragmented forests, indicating that their presence (*e.g.*, howler monkeys) may ameliorate the deleterious effects of fragmentation on forest regeneration.

Although the passage through the digestive tract of howlers did not significantly modify overall germination success (%) as predicted, ingested seeds of *A. hottlei* germinated generally faster than control ones and seedlings from ingested seeds had overall higher survival and growth. It is likely that ingested seeds experienced a scarification process making them more sensitive to the micro-environmental conditions present in the different habitats. The removal or thinning of the seed coat increases the permeability of seeds allowing the exchange of gases and water. This reduces the

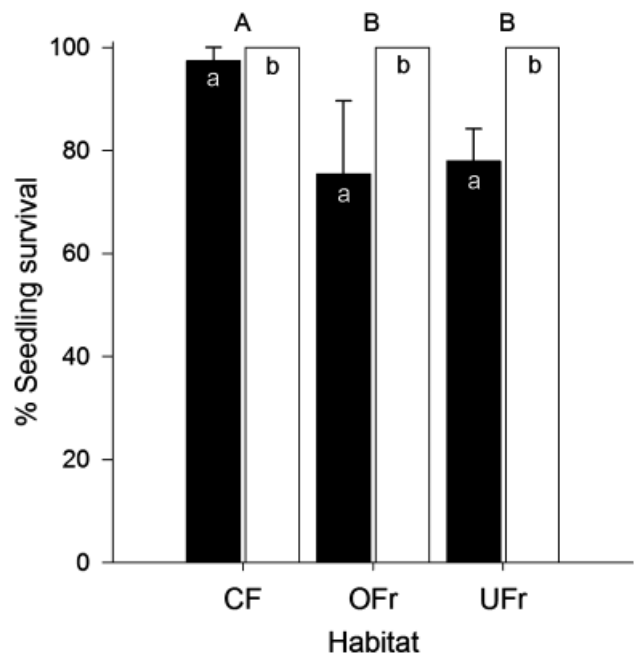


FIGURE 2. Percentage *Ampelocera hottlei* seedling survival (mean  $\pm$  1 SE) from control seeds (black bars) and seeds ingested by howler monkeys (*Alouatta pigra*; gray bars) in continuous forest (CF), fragments occupied by howler monkeys (OFR) and unoccupied fragments (UFR) in Chiapas, Mexico. Different capital letters indicate significant differences among habitats and different lowercase letters indicate significant differences between ingested and control seeds within habitats ( $t$ -test  $> 2$ ,  $P < 0.05$ ).

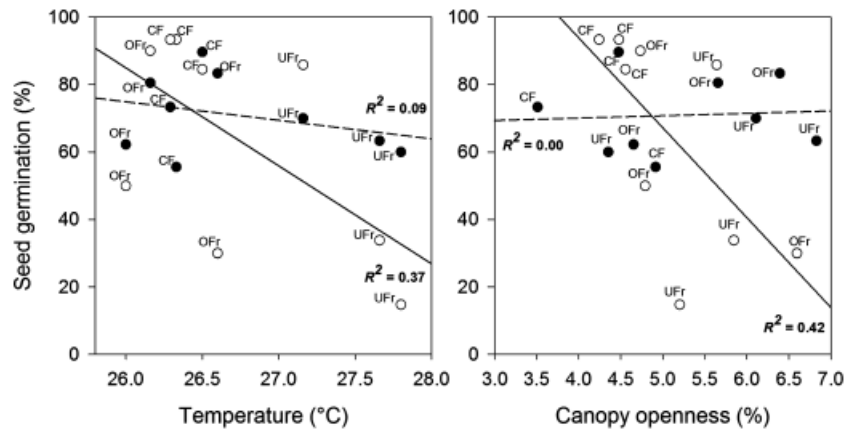


FIGURE 3. Linear regression for the effect of temperature (left side) and percent canopy openness (light incidence; right side) on the proportion of germination of *Ampelocera hottlei* seeds ingested by howler monkeys (*Alouatta pigra*) and control seeds (from ripe fruits) among habitat types. Continuous lines and empty circles refer to *A. hottlei* ingested seeds while dotted lines and filled circles indicate control seeds. The habitat type where each study site is located is indicated near each point (CF, continuous forest; OFr, fragments occupied by howler monkeys; UFr, unoccupied fragments).

time needed for seeds to germinate because they require a lower internal pressure to break the seed coat (Lambert 2001, Paulsen & Högestedt 2002). In addition, it is likely that scarification reduces the energy costs of seed germination. Saved energy could then be spent on subsequent seedling growth favoring seedling survival in the short term (see Paulsen & Högestedt 2002). Another possibility is that howlers selectively fed on the largest fruits and seeds with higher concentrations of carbohydrates or fats (see Julliot 1996). Larger seeds and seedlings may have greater tolerance for physical and biotic mortality risks (Paz *et al.* 1999, Paz & Martínez-Ramos 2003). This study did not test however, the effect of fruit pulp on seed germination and seedling survival and growth. Further studies are necessary to accurately assess the final fate of nondispersed *A. hottlei* seeds as is the case for trees within the UFr.

Howler monkeys may favor *A. hottlei* recruitment in continuous and fragmented habitats for several reasons. First, seedlings that grow faster and stronger possess a competitive advantage over other understory plants. Second, growing faster reduces mortality risks due to mechanical damage by canopy falling debris and provides escape from seed and seedling predators (Schupp 1988). Third, the saved energy at the time of germination could be allocated (in addition to growth) to the production of chemical defenses against herbivores and pathogens (Paulsen & Högestedt 2002). Finally, primates disperse *A. hottlei* seeds allowing the colonization of new sites far away from the parental trees. In fact, in the study site dispersal distance in *A. hottlei* ranged from 50 to 375 m (A. M. González-Di Piero & J. Benítez-Malvido, unpubl. data).

Seed dispersal by vertebrates is an important mutualistic relationship influencing rain forest regeneration. Consequently, disruption of seed dispersal by animals could predispose some tropical trees to local extinction, altering the composition and structure of the vegetation (Chapman & Chapman 1995, Cordeiro & Howe 2003, Cordeiro *et al.* 2009). Although many studies have documented the importance of primates as primary seed dispersers in tropical forests (Chapman & Chapman 1995, Peres & Van Roos-

malen 2002, Chapman & Russo 2006), the ultimate consequences of primate seed dispersal are rarely evaluated (see Kaplin & Lambert 2002). Few studies have forged a link between a particular frugivore/disperser and the fate of deposited seeds and even fewer have followed the fate of seedlings for any length of time (but see Howe *et al.* 1985, Forget 1997). Monitoring the fate of dispersed seeds is critical to expand our understanding of how primates and dispersers in general, influence subsequent plant demographic processes in continuous and fragmented forests.

This study shows that physical and biological factors influencing seed germination and seedling establishment should be taken into account for a more accurate interpretation of the results when investigating forest regeneration in altered and conserved tropical systems. The length of time that seedlings can be monitored, however, determines the interpretation of the results and limits the possibilities for generalization. In spite of this limitation (*e.g.*, time to monitor seedling survival), this study highlights that the persistence of *A. hottlei* populations could be limited in forest fragments, in which changes in the understory physical environment and local extinction of howler monkeys will likely have deleterious consequences for the regeneration of old growth forest species.

## ACKNOWLEDGMENTS

This research was supported by grants from CONACyT (2002-C01-0597, 2005-51043, 2006-1-56799, 2007-79121) and UNAM (IN220008). The Posgrado en Ciencias Biológicas (UNAM) and CONACyT are greatly acknowledged for providing a doctorate scholarship to AMGP. We thank CONANP for granting permits to work in the MABR and CIECo, UNAM, for providing logistical support. We thank M. Martínez-Ramos, R. Chazdon and S. Guillén for early comments on this manuscript. We are grateful to R. Lombera Estrada, for field assistance. This manuscript was written while JBM was on sabbatical at the

Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Connecticut supported by UNAM and CONACyT.

## LITERATURE CITED

- BENÍTEZ-MALVIDO, J., AND M. MARTÍNEZ-RAMOS. 2003. Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia. *Conserv. Biol.* 17: 389–400.
- BENÍTEZ-MALVIDO, J., M. MARTÍNEZ-RAMOS, AND E. CECCON. 2001. Seed rain vs. seed bank, and the effect of vegetation cover on the recruitment of tree seedlings in tropical successional vegetation. *Diss. Bot.* 346: 185–203.
- BRUNA, E. M. 1999. Seed germination in rain forest fragments. *Nature* 402: 139.
- CASCANTE, A., M. QUESADA, J. J. LOBO, AND E. A. FUCHS. 2002. Effects of dry tropical forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman*. *Conserv. Biol.* 16: 137–147.
- CHAPMAN, C. A., AND L. J. CHAPMAN. 1995. Survival without dispersers: Seedling recruitment under parents. *Conserv. Biol.* 9: 675–678.
- CHAPMAN, C. A., AND D. A. ONDERDONK. 1998. Forest without primates: Primate/plant codependency. *Am. J. Primatol.* 45: 127–141.
- CHAPMAN, C. A., AND S. E. RUSSO. 2006. Primate seed dispersal: Linking behavioral ecology with forest community structure. In C. J. Campbell, A. F. Fuentes, K. C. MacKinnon, M. Panger, and S. Bearder (Eds.). *Primates in perspective*, pp. 510–525. Oxford University Press, Oxford, UK.
- CHIARELLO, N., H. A. MOONEY, AND K. WILLIAMS. 1989. Growth, carbon allocation and cost of plant tissues. In R. W. Pearcy, J. Ehleringer, H. A. Mooney, and P. W. Rundell (Eds.). *Plant physiological ecology. Field methods and instrumentation*, pp. 327–365. Chapman & Hall, New York, New York.
- CORDEIRO, N. J., AND H. F. HOWE. 2003. Forest fragmentation severs mutualism between seed dispersers and an endemic African tree. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 24: 52–56.
- CORDEIRO, N. J., H. J. NDANGALASI, J. P. MCENTEE, AND H. F. HOWE. 2009. Disperser limitation and recruitment of an endemic African tree in a fragmented landscape. *Ecology* 90: 1030–1041.
- CRAMER, J. M., R. C. G. MESQUITA, T. V. BENTOS, B. MOSER, AND G. B. WILLIAMSON. 2007. Forest fragmentation reduces seed dispersal of *Duckeodendron cestroides*, a central Amazon endemic. *Biotropica* 39: 709–718.
- CRAWLEY, M. 1993. *GLIM for ecologists*. Blackwell Scientific, Cambridge, UK.
- CUNNINGHAM, S. A. 2000. Depressed pollination in habitat fragments causes low fruit set. *Proc. R. Soc. Biol. Sci. Ser. B* 267: 1149–1152.
- DA SILVA, J. M. C., AND M. TABARELLI. 2000. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature* 404: 73–74.
- ESTRADA, A., AND R. COATES-ESTRADA. 1984. Fruit eating and seed dispersal by howling monkeys (*Alouatta palliata*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Am. J. Primatol.* 6: 77–91.
- ESTRADA, A., A. MENDOZA, L. CASTELLANOS, R. PACHECO, S. VAN BELLE, Y. GARCÍA, AND D. MUÑOZ. 2002. Population of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in a fragmented landscape in Palenque, Chiapas, Mexico. *Am. J. Primatol.* 58: 45–55.
- ESTRADA, A., S. VAN BELLE, AND Y. GARCÍA DEL VALLE. 2004. Survey of black howler (*Alouatta pigra*) and spider (*Ateles geoffroyi*) monkeys along the Río Lacantún, Chiapas, Mexico. *Neotrop. Primates* 12: 70–75.
- FAHRIG, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 487–515.
- FORGET, P. M. 1997. Effect of microhabitat on seed fate and seedling performance in two rodent-dispersed tree species in rain forest in French Guiana. *J. Ecol.* 85: 693–703.
- GALETTI, M., C. I. DONATTI, A. S. PIRES, P. R. GUIMARAES, AND P. JORDANO. 2006. Seed survival and dispersal of an endemic Atlantic forest palm: The combined effects of defaunation and forest fragmentation. *Bot. J. Linn. Soc.* 151: 141–149.
- GENTRY, A. H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evol. Biol.* 15: 1–84.
- GONZÁLEZ-ZAMORA, A., V. ARROYO-RODRÍGUEZ, O. M. CHAVES, S. SÁNCHEZ-LÓPEZ, K. E. STONER, AND P. RIBA-HERNÁNDEZ. 2009. Diet of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in Mesoamerica: Current knowledge and future directions. *Am. J. Primatol.* 70: 1–13.
- GREEN, F. B. M., AND C. PAYNE. 1994. *GLIM 4: The statistical system for generalized linear interactive modeling*. Clarendon Press, Oxford, UK.
- HERRERA, C. M. 2002. Seed dispersal by vertebrates. In C. M. Herrera and O. Pellmyr (Eds.). *Plant-animal interactions, an evolutionary approach*, pp. 185–208. Blackwell, Oxford, UK.
- HOWE, H. F., E. W. SCHUPP, AND L. C. WESTLEY. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology* 66: 781–791.
- HOWE, H. F., AND J. SMALLWOOD. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 13: 201–228.
- JULLIOT, C. 1996. Fruit choice by red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in a tropical rain forest. *Am. J. Primatol.* 40: 261–282.
- KAPLIN, B. A., AND J. E. LAMBERT. 2002. A review of seed dispersal effectiveness by *Cercopithecus* monkeys: Implications for seed input into degraded areas. In D. J. Levey, W. R. Silva, and M. Galetti (Eds.). *Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation*, pp. 351–364. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- LAMBERT, J. E. 2001. Red-tailed Guenons (*Cercopithecus ascanius*) and *Strychnos mitis*: Evidence for plant benefits beyond seed dispersal. *Int. J. Primatol.* 22: 189–201.
- LEMUS-ALBOR, A. 2006. Efecto de borde sobre la interacción planta-patógeno herbívoro en Chajul, Chiapas. MSc dissertation, Universidad Nacional Autónoma de México.
- LINK, A., AND P. R. STEVENSON. 2004. Fruit dispersal syndromes in animal disseminated plants at Tinigua National Park, Colombia. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 77: 319–334.
- MARSH, L. K., AND B. A. LOISELLE. 2003. Recruitment of black howler fruit trees in fragmented forests of Northern Belize. *Int. J. Primatol.* 24: 65–86.
- MCÉUEN, A. B., AND L. M. CURRAN. 2004. Seed dispersal and recruitment limitation across spatial scales in temperate forest fragments. *Ecology* 85: 507–518.
- MELO, F. P. L., E. MARTINEZ-SALAS, J. BENITEZ-MALVIDO, AND G. CEBALLOS. 2010. Reduced recruitment of large-seeded seedlings in small rain forest patches of Southern Mexico. *J. Trop. Ecol.* 26: 35–43.
- MENDOZA, E., AND R. DIRZO. 1999. Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): Evidence for the declaration of the northernmost tropical hotspot. *Biodiversity Conserv.* 8: 1621–1641.
- MONTGOMERY, R. A. 2004. Effects of understory foliage on patterns of light attenuation near the forest floor. *Biotropica* 36: 33–39.
- MORPETH, D. R., AND A. M. HALL. 2000. Microbial enhancement of seed germination in *Rosa corymbifera* 'Laxa'. *Seed Sci. Res.* 10: 489–494.
- NICOTRA, A. B., R. L. CHAZDON, AND S. V. B. IRIARTE. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80: 1908–1926.
- PAULSEN, R. R., AND G. HÖGSTEDT. 2002. Passage through bird guts increases germination rate and seedling growth in *Sorbus aucuparia*. *Funct. Ecol.* 16: 608–616.
- PAVELKA, M. S. M., AND K. H. KNOPFF. 2004. Diet and activity in black howler monkeys (*Alouatta pigra*) in southern Belize: Does degree of frugivory influence activity level? *Primates* 45: 105–111.
- PAZ, H., AND M. MARTÍNEZ-RAMOS. 2003. Seed mass and seedling performance within eight species of *Psychotria* (Rubiaceae). *Ecology* 84: 439–450.
- PAZ, H., S. J. MAZER, AND M. MARTÍNEZ-RAMOS. 1999. Seed mass, seedlings emergence and environmental factors in seven rain forest *Psychotria* (Rubiaceae). *Ecology* 80: 1594–1606.
- PERES, C. A., AND M. VAN ROOSMALEN. 2002. Primate frugivory in two species-rich Neotropical forests: Implications for the demography of large-



- seeded plants in overhunted areas. *In* D. J. Levey, W. R. Silva, and M. Galetti (Eds.). *Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation*, pp. 406–421. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- PROBERT, R. J. 2000. The role of temperature in the regulation of seed dormancy and germination. *In* M. Fenner (Ed.). *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*, pp. 261–291. University of Southampton, Southampton, UK.
- ROBERTSON, A. W., A. TRASS, J. J. LADLEY, AND D. KELLY. 2006. Assessing the benefits of frugivory for seed germination: The importance of the de-inhibition effect. *Funct. Ecol.* 20: 58–66.
- Royal Statistical Society. 1985. GLIM (general linear interactive model), version 3.77. Royal Statistical Society, London, UK.
- SAMUELS, I. A., AND D. J. LEVEY. 2005. Effects of gut passage on seed germination: Do experiments answer the questions they ask? *Funct. Ecol.* 19: 365–368.
- SAUNDERS, D. A., R. J. HOBBS, AND C. R. MARGULES. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conserv. Biol.* 5: 18–32.
- SCHUPP, E. W. 1988. Factors affecting post-dispersal seed survival in a tropical forest. *Oecologia* 76: 525–530.
- STEVEN, B. W., AND R. MARCEL. 1999. Small rodents as significant dispersers of tree seeds in a Neotropical forest. *J. Veg. Sci.* 10: 165–174.
- TODZIA, C. A. 1989. A revision of *Ampelocera* (Ulmaceae). *Ann. Mo. Bot. Gard.* 76: 1987–1102.

## **CAPITULO III**

**RH:** Primates and forest regeneration

**Anomalous regeneration of tropical rainforest fragments: the role of a non-specialized fruit eating primate**

**Ana María González-Di Pierro<sup>1</sup>, Julieta Benítez-Malvido<sup>1\*</sup>, Víctor Arroyo-Rodríguez<sup>1</sup>, Rafael Lombera<sup>2</sup>, Kathryn E. Stoner<sup>1</sup> and Alejandro Estrada<sup>3</sup>**

<sup>1</sup>Centro de Investigaciones en Ecosistemas (CIEco), Universidad Nacional Autónoma de México, Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701, Ex-Hacienda de San José de la Huerta, Tel. (443) 322-2780, Morelia, Michoacán, México

<sup>2</sup>3<sup>a</sup> Calle norte s/n Boca de Chajul, Municipio de Marqués de Comillas, Chiapas.

<sup>3</sup>Estación de Biología “Los Tuxtlas”, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, San Andrés Tuxtla, Veracruz, México.

\* Author of correspondence [jbenitez@oikos.unam.mx](mailto:jbenitez@oikos.unam.mx)

**Word count:** 6, 946

## Summary

1. Most tropical trees are animal-dispersed, and therefore, generalized extirpation of fruit-eating animals from rainforest fragments may disrupt the seed rain and seedling banks with negative consequences on forest regeneration. This hypothesis has been mainly tested for specialized frugivorous species, but the impact of more folivorous species such as howler monkeys on regeneration within fragments remains poorly understood.
2. In the Lacandona rainforest, Mexico, we selected 6 forest fragments of similar sizes (ca. 3-6 ha), 3 occupied (OFr) and 3 unoccupied (UFr) by black howlers (*Alouatta pigra*), and 3 sites in continuous forest (CF) as experimental controls. We compared patterns of species richness and density on adult trees (> 10 cm dbh), seedlings (10-100 cm tall) and seed assemblages with those of the species principally dispersed by howlers (i.e., top food plant species with seeds > 1 cm in length).
3. We found that patterns of overall assemblages were highly variable among habitats, but that species richness and density of primate-dispersed species were consistently lower in UFr compared to OFr and CF. For all plant life-stages, the observed proportions of primate-dispersed species in UFr were consistently lower than those expected by chance. The seed rain composition of primate-dispersed species within the UFr showed the lowest similarity (Jaccard Index) with other life-stages than in OFr and CF. In fact, UFr showed the lowest similarity between tree and seed species dispersed by primates.
4. *Synthesis.* We conclude that the extirpation of howler monkeys from fragments can modify regeneration by reducing the recruitment of a large number of primate-

dispersed plant species which are characteristic of old-growth forests. The conservation of howler monkeys is therefore critical for the maintenance of tropical rainforest biodiversity and function.

**Key-words:** *Alouatta pigra*, howler monkeys, Lacandona forest, seed rain, seedling bank, seed dispersal, tree species

## Introduction

Seed dispersal and seedling recruitment represent two crucial phases in the process of rainforest regeneration. As most tropical tree species are animal-dispersed, and the main dispersal vectors are vertebrate frugivores (Gentry 1982; Howe & Smallwood 1982), wide disruption of seed dispersal by vertebrates could predispose many tropical trees to local extinction, altering the composition and structure of the vegetation (Chapman & Chapman 1995; Cordeiro & Howe 2001; Cordeiro *et al.* 2009; González-Di Piero *et al. in press*). This is particularly critical in fragmented tropical forest landscapes still retaining high levels of tree species diversity (Silva & Tabarelli 2000; Arroyo-Rodríguez *et al.* 2009) where many frugivorous vertebrates have disappeared (e.g. Andrés 1994).

It has been proposed that as fragmentation proceeds, forest integrity will suffer from increasingly less effective mutualisms between plants and animals (Cordeiro & Howe 2009). However, current evidence comes mainly from studies analyzing specialized frugivores (e.g. birds: Cordeiro & Howe 2001; primates: Chapman & Ordendonk 1998), and the role of more folivorous species such as howler monkeys (genus *Alouatta*, hereafter referred as ‘howlers’) remains poorly understood (Di Fiore & Campbell 2007). Compared

to other primate species, howlers are able to prevail in small forest fragments (< 10 ha) and to use and cross the vegetation matrix in the immediate areas around them (see Boyle 2008; Asensio *et al.* 2009; Boyle & Smith 2010). This behaviour denotes the important potential role of this non-specialized frugivore on seed dispersal in human-disturbed forests.

In general, the role of large primates as dispersers is particularly critical for large-seeded plant species (> 1 cm length; Howe & Smallwood 1982). In fact, in many cases seed dispersal services provided by primates cannot be compensated by other frugivores (Clark *et al.* 2001). In Neotropical forests, howlers have been reported to be important seed dispersers of a large number of plant species (Estrada & Coates-Estrada 1984). Their daily travel in search of leaves and fruits, coupled with a slow food gut passage rate (on average 21 hours), favours the dispersal of the ingested seeds away from their source of origin (Estrada & Coates-Estrada 1984). Similar to other Ateline primate species, the presence of howlers may have critical implications for forest regeneration (Stevenson & Aldana 2008). In some Neotropical forests, areas occupied by howlers presented higher seedling recruitment and higher abundance and diversity of seeds and seedlings than those unoccupied by howlers (Julliot 1997; Marsh & Loiselle 2003; Pouvelle *et al.* 2009). However, the impact of habitat loss and fragmentation on this important mutualistic relationship remains unknown.

The disappearance of primates from fragments may result in a further impoverishment of the flora, impacting the medium- and long-term recovery of the forest, especially of large-seeded tree species characteristic of old-growth tropical forests (Melo *et al.* 2007, 2010; Stevenson & Aldama 2008). We tested this hypothesis by analyzing the seed rain and seedling bank assemblages within 3 habitat types: forest fragments occupied

by black howlers (OFr); fragments unoccupied by primates (UFr); and continuous forests (CF), in a biologically diverse region, the Lacandona rainforest, southern Mexico. We estimated differences in density, species richness and composition of the seed rain and seedling bank assemblages across habitats. To evaluate how primate dispersal influences seed and seedling assemblages, we compared overall seed and seedling community attributes, with those of the species principally dispersed by howlers (i.e. top food plant species with seeds > 1 cm in length). We also sampled the tree community (>10 cm dbh) in all habitats to assess to what extent the seed and seedling assemblages were influenced by the presence of adult trees (i.e. availability of seed sources). We predicted that primate-dispersed plant species in the seed rain and seedling bank would decrease from CF to OFr to UFr.

## **Materials and methods**

### STUDY AREA

Fieldwork was conducted during the period September 2006 to September 2007 at the Lacandona rainforest, Chiapas, Southeastern Mexico (16°07'58" N, 90°56'36" W, 120 m asl.). The Selva Lacandona region comprises part of Guatemala in Central America (Medellín 1994). Forest conversion (e.g., farming, cattle raising, etc.) in the area began in the 60's dramatically reducing the original forested area (500,000 ha) by two-thirds in the last 40 years (Mendoza & Dirzo 1999; De Jong *et al.* 2000). However, this region encompasses the largest remaining portion of tropical rainforest in Mesoamerica (Gómez-Pompa & Dirzo 1995). The primary vegetation type is lowland tropical rainforest, reaching up to 40 m in height in alluvial terraces. There are around 4000 species of vascular plants

(Martinez et al. 1994). Temperature averaged  $23.9 \pm$  °C, and annual rainfall was  $2881.2 \pm$  mm (from year 2000 to 2006; Comisión Federal de Electricidad, Mexico, unpublished data).

The study was conducted in 2 adjacent areas separated by the Lacantún river: the Marqués de Comillas region (MCR, eastern side of the river), and the Montes Azules Biosphere Reserve (MABR, western side). The landscape of this region includes forest fragments of a variety of sizes, cattle pastures, croplands and secondary forests of various ages. The protected area of MABR was created in 1978 and consists of 3310 km<sup>2</sup> of mature undisturbed forest (Gómez-Pompa & Dirzo 1995).

#### HOWLER MONKEYS IN LACANDONA

Two primate species are present in the region, the black howler (*Alouatta pigra*) and the spider monkey (*Ateles geoffroyi*). Howlers are more prevalent in forest fragments than spider monkeys (Estrada et al. 2002; Van Belle & Estrada 2006; Boyle 2008; Boyle & Smith 2010). In fact, spider monkeys are usually absent in fragments  $\leq 30$  ha (A. M. González-Di Pierro & A. Estrada pers.obs.). The black howler monkey is present in Mexico, Guatemala and Belize, but most (ca. 80%) of its distribution range is found in Mexico (Rylands *et al.* 2006). It is one of the largest Mesoamerican primates. The conservation status of the species is “Endangered” according to the IUCN Red List (<http://www.iucnredlist.org/apps/redlist/search>; Marsh *et al.* 2008), and habitat loss is probably the most important threat affecting populations throughout its range (Arroyo-Rodríguez & Dias 2009). Studies in Belize and Mexico report that about 50% of howler’s diet consists of fruits (Pavelka & Knopff 2004; Rivera & Calmé 2006), suggesting that this



species is an important seed disperser. Howler population density within the MABR is 0.13 individuals/ha (Estrada *et al.* 2004), but within the study fragments (3 to 6 ha, see below) population density averaged 1.2 individuals/ha. Average home range size of black howlers in continuous forest is < 25 ha (Crockett 1998).

## HABITAT TYPES

We selected 3 fragments occupied (OFr; 6, 3, and 3 ha in area, respectively) by black howlers and 3 unoccupied fragments (UFr 6, 4, and 3 ha in area, respectively) in the MCR. OFr contained 1 group of howlers each (the 6 ha fragment, 6 individuals; and the 3 ha fragments, 4 individuals each) and were isolated by 1-7 km from each other. UFr contained no primates for the last 8-25 years (mean = 18 years) and were isolated by 1-5 km from each other. All fragments have been isolated from continuous forest for at least 20 years. Continued human disturbance in the fragments is limited to extraction of firewood. In the continuous forest (CF) within the MABR we selected 3 groups of howlers in sites separated by 2 km. The size of each group was 9, 7 and 4 individuals, respectively.

## TREE SAMPLING

We used Gentry's (1982) protocol to sample trees in UFr, OFr and CF. Within each site, we randomly located ten 50 × 2 m transects (0.1 ha). We minimized edge effects by locating all transects at least 100 m from the edge (Laurance *et al.* 2002). In CF, transects were established at forest interiors (> 100 m from forest edge) that were used as foraging sites by howlers. In each transect we recorded all trees (dbh ≥ 10 cm) and identified them to species. To assess the importance of different tree species, we calculated the importance

value index (IVI) by summing the density, the frequency and basal area of each species within each habitat (Moore & Chapman 1986).

#### SEED RAIN AND SEEDLING BANK

The seed rain and seedling bank were sampled within 50 × 20 m blocks (0.1-ha, same as above) placed at the centre of each fragment in order to minimize the impact of edge effects. In the continuous forest sites, 0.1 ha blocks were located in the same areas where trees were sampled. For all habitats, within each 0.1-ha block, we sampled tree seedlings (10-100 cm tall) in 10 randomly located 1-m<sup>2</sup> plots, and identified them to species. For the seed rain, we randomly placed 20 seed traps (50 cm in diameter and 1 m tall) within the 0.1 ha blocks. The seed traps were active for 24 hours, and seeds were collected once every 15 days during 6 months. Collected seeds were identified to the lowest possible taxonomic level.

#### DISPERSAL SYNDROMES

Dispersal syndromes of seeds were classified as: (1) Primate, species with seeds > 1 cm in length principally dispersed by primates (*A. geoffroyi* and *A. pigra*) and representing top food species for howlers (> 80 % of their food feeding time; Stoner & González-Di Pierro 2006); (2) Biotic, species with seeds < 1 cm dispersed by primates and other vertebrates; and (3) Abiotic, species with variable-sized seeds dispersed by wind and gravity. As some small-seeded tree species (i.e., seeds < 1 cm in length; e.g. *Ficus*, *Cecropia*) can also be dispersed by birds, bats and other vertebrates that may be less constrained by fragment size and isolation (Medellin & Gaona 1999; Wright et al 2007; Melo et al. 2007, 2010), we

focused our study on large-seeded species (i.e., > 1 cm in length). Hereafter, we will refer to these species as primate-dispersed species, because some of these species can also be dispersed by spider monkeys in CF, the only study habitat where both primate species coexist.

## DATA ANALYSIS

We assessed differences in species richness of trees, seedlings and seeds among habitats by constructing mean species-individual based accumulation curves after 100 randomizations using the EstimateS program (Colwell 1997). Because the resulting curves underestimate species richness (Colwell & Coddington 1994), we used those non-parametric methods suggested to be the best estimators of species richness in Costa Rican rainforests (Chazdon *et al.* 1998). These estimators are based on species incidence (presence/absence); incidence-based coverage estimators (ICE) Chao-2 and Jack-2. Colwell & Coddington (1994) describe these methods in detail.

Differences in tree, seedling and seed abundance among habitat types were tested through generalized linear models. As suggested for count response variables we fixed a Poisson distribution with a log-link function, and corrected for overdispersion (Crawley 2002). To identify the levels of each factor that statistically differed from each other we used post-hoc analyses with contrasts (Crawley 2002). We also tested for differences in density of trees with diameter at breast height (dbh) > 60 cm among habitats, because of the strong association of howlers (i.e., presence and abundance) with large trees (Arroyo-Rodríguez *et al.* 2007).

To determine whether the proportion of species and individuals within each dispersal syndrome differed among habitat types we used  $\chi^2$  tests. We used a cluster analysis (based on Jaccard coefficients) to assess the similarity of primate-dispersed species among plant life-stages (seeds, seedlings, and trees) and habitat types, using the MultiVariate Statistical Package program for Windows, version 3.0 (Kovach 1998). To discriminate between the influence (presence) of howlers from that of adult tree species (i.e. seed and seedling sources) on the seed rain and seedling bank, we compared primate-dispersed species similarity between trees and seeds within each habitat type. We predicted that if the effect of howlers on the seed rain composition is higher than that of adult trees, the similarity between trees and seeds will be greater in CF and OFr than in UFr. Additionally, we used linear least square regression analysis to evaluate the relationship between primate-dispersed tree and seed species richness within each site, and analyzed the differences among habitat types in the residuals. We predicted that if howlers have an important effect on the seed rain, the residuals for UFr will be negative; i.e., the values for UFr in the scatter plot will be under the values predicted by the regression line, whereas in OFr and CF the residuals will be within or above the values predicted by the regression line. All statistical analyses were performed using JMP software (version 7.0, SAS Institute, Cary, N.C.).

## **Results**

Overall, we recorded 1242 trees (mean density per site = 138 stems/ ha, range = 122 to 153 stems/0.1 ha) belonging to 36 families and 104 species. From these, 38 species (37%) were classified as primate-dispersed. All habitats presented food tree species for howlers (Table

1). However, the sum of the IVI of these species was higher in CF (IVI = 6.7) and OFr (IVI = 6.5) than in UFr (IVI = 4.7). With regard to seedlings, we recorded 511 individuals (mean density per site = 5.7 individuals/1 m<sup>2</sup>, range = 2.8 to 9.0 individuals/1 m<sup>2</sup>) belonging to 45 species. From these, 24 species (53%) were classified as primate-dispersed. Finally, we recorded 1508 seeds (mean density per site = 550 seeds/4 m<sup>2</sup>, range = 280 to 761 seeds/4 m<sup>2</sup>) belonging to 87 species, from which 21 species (24%) were classified as primate-dispersed

#### SPECIES RICHNESS AND HABITAT TYPE

Mean ( $\pm$ SD) species-individual accumulation curves showed no differences among habitats in overall tree species richness (Fig. 1), averaging  $61 \pm 2$  species (Table 2). However, primate-dispersed tree species richness was greater in CF and OFr than in UFr (Fig. 1; Table 2). Overall seedling species richness was greater in OFr and UFr than in CF, but primate-dispersed seedling species richness was greater in CF and OFr than in UFr (Fig. 1; Table 2). Finally, overall seed species richness and primate-dispersed seed species richness were greater in CF than in OFr and UFr (Fig. 1; Table 2). In all habitats, the 3 non-parametric estimators showed that the average percentage of recorded tree, seedling and seed species was high (75%, 80%, and 71%, respectively), being notably higher when considering the primate-dispersed species in UFr than in CF and OFr (Table 2).

#### TREE, SEEDLING AND SEED DENSITIES

The overall mean tree density per site did not differ among habitat types, but the average density of primate-dispersed tree species was significantly greater in CF and OFr than in

UFr ( $\chi^2 = 26.2$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0.0001$ ; Fig. 2); whereas the mean  $\pm$  SD density of large trees (dbh > 60 cm) was higher in CF,  $34 \pm 4$  stems; and OFr,  $32 \pm 2.5$  stems; than in UFr,  $19 \pm 0.6$  stems ( $\chi^2 = 14.1$ ,  $df = 2$ ,  $P = 0.0001$ ). The overall mean seedling density was significantly greater in CF than in OFr and UFr ( $\chi^2 = 13.9$ ,  $df = 2$ ,  $P = 0.001$ ); whereas the mean density of primate-dispersed seedling species was significantly higher in CF, followed by OFr and UFr ( $\chi^2 = 45.0$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0.0001$ ; Fig. 2). Finally, overall mean seed density was significantly greater in UFr, than in CF and OFr ( $\chi^2 = 58.32$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0.0001$ ), but regarding primate-dispersed species, average seed density was significantly greater in CF and OFr than in UFr ( $\chi^2 = 129.7$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0.0001$ ; Fig. 2).

#### HABITAT TYPE AND PLANT LIFE-STAGE

Overall, for all life-stages and habitat types, most species were primate and biotic-dispersed (i.e. number of species and individuals); whereas abiotic-dispersed species were generally rare. The proportion of tree ( $\chi^2 = 4.8$ ,  $df = 4$ ,  $P = 0.31$ ), seedling ( $\chi^2 = 5.9$ ,  $df = 4$ ,  $P = 0.21$ ) and seed ( $\chi^2 = 3$ ,  $df = 4$ ,  $P = 0.56$ ) species within each dispersal category were independent of habitat type. However, for all life-stages the proportion of primate-dispersed species tended to be lower within UFr, and the observed proportion of primate-dispersed species within UFr was notably lower than that expected by chance (Fig. 3a). With regard to the proportion of individuals, we found that the proportion of trees ( $\chi^2 = 46.6$ ,  $df = 4$ ,  $P < 0.0001$ ), seedlings ( $\chi^2 = 51.9$ ,  $df = 4$ ,  $P < 0.0001$ ) and seeds ( $\chi^2 = 736.2$ ,  $df = 4$ ,  $P < 0.0001$ ) within each dispersal category differed among habitat types, being the observed proportion of primate-dispersed species in UFr lower than expected by chance in all life-stages,

whereas for CF the observed proportion of primate-dispersed species was higher than that expected by chance (Fig. 3b).

#### PRIMATE-DISPERSED SPECIES SIMILARITY

Almost half (44%) of the primate-dispersed species were the same across all plant-life-stages and habitat types (Jaccard coefficient of similarity averaged  $0.44 \pm 0.1$  (Fig. 4). With only one exception (the UFr' seed rain), we found 3 large groups: trees, seedlings, and seeds (Fig. 4). The greatest similarity in species composition among different habitat types was recorded for trees; being greater when comparing CF and OFr (71% of species shared). In contrast, the UFr' seed rain showed the lowest similarity with the rest of the habitat types and life-stages, sharing only 27% of species with trees from CF and OFr.

#### HOWLERS AND SEED AND SEEDLING ASSEMBLAGES

The Jaccard coefficient of similarity of primate-dispersed species between trees and seeds differed among habitat types ( $\chi^2 = 6.2$ ,  $df = 2$ ,  $P = 0.045$ ), being lower in UFr,  $0.28 \pm 0.03$ ; than in OFr,  $0.33 \pm 0.02$ . However, contrary to our expectations, the value for CF,  $0.29 \pm 0.03$ ; was lower than that observed in OFr ( $\chi^2 = 4.32$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.04$ ) and did not differ from those observed in UFr ( $\chi^2 = 0.16$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.69$ ). Analyzing the residuals of the linear regression between primate-dispersed tree species richness and primate-dispersed seed species richness, we verified that residuals for UFr were negative and significantly lower than those observed in OFr, being the residuals for CF within the regression line (Fig. 5).

## Discussion

As predicted, we found evidence suggesting that extirpation of primates from forest fragments at Lacandona lead to disruptions in the seed rain and seedling banks, with potential detrimental effects for rainforest regeneration and the maintenance of biodiversity and forest structure. In addition to the loss of dispersal services, the reduced number of primate-dispersed species in the seed rain and seedling banks within UFr may also be associated with other factors including: (1) reduced availability of seed sources (i.e., large trees); and (2) unfavourable environmental conditions for seedling recruitment (González-Di Pierro et al. in press).

### PRIMATE SEED DISPERSAL SERVICES

The seed rain falling beneath a mature tree is composed of seeds produced by the tree itself (local seeds) and by other trees (immigrant seeds via dispersal agents). Our results indicated that the presence of howlers and not just that of source trees is an important factor affecting seed rain and seedling bank assemblages. First, while we found a high similarity in primate-dispersed tree assemblages among habitats (> 65% of species shared), the seed rain in UFr showed the lowest similarity with the rest of plant life-stages across habitats (Fig. 4).

Second, the similarity of primate-dispersed species between adult trees and the seed rain was lower in UFr than in Ofr. Third, all values recorded for UFr were under those predicted by the regression line (i.e., tree vs. seed primate-dispersed species) calculated for all sites (Fig. 5).

Similar to our results, other studies have reported that local extirpation or depletion of frugivorous vertebrates can negatively affect seed rain and seedling bank assemblages,



particularly those of large-seeded tree species (Cordeiro & Howe 2001; Stevenson & Aldana 2008; Cordeiro *et al.* 2009; Melo *et al.* 2010). Regarding howlers, evidence shows that these non-specialized frugivorous primates are important dispersers for a large number of old-growth forest species (Estrada & Coates-Estrada 1984), and that howlers can affect seed diversity within the soil seed banks (Pouvelle *et al.* 2009), and seedling recruitment and diversity (Julliot 1997; Marsh & Loiselle 2003). Thus, although we found that most of the seeds and seedlings in our study habitats are dispersed by animals, large-seeded species dispersed by primates were the most affected within UFr. In contrast, small-seeded species dispersed by animals (e.g., primates, birds and bats) seemed to be less constrained by the loss of large primates, dominating the seed and seedling assemblages within UFr. This finding indicates that seed dispersal is an important limiting factor for the recruitment of large-seeded seedlings in UFr (Melo *et al.* 2007, 2010; González-Di Pierro *et al.* *in press*), and that dispersal services provided by primates cannot be compensated by other frugivorous animals (Clark *et al.* 2001).

The fact that, contrary to our expectations, the similarity in primate-dispersed species between trees and seeds for CF was lower than that observed in OFr could be due to differences in howler population densities and home ranges among habitat types.

Population density in OFr is 10 times greater than that in CF, and howlers have greater home ranges in CF than in OFr. Thus, a greater population density and smaller home range size in OFr could increase species similarity due to a more intensive use of food sources (e.g. food trees) as compared to CF.

## TREE ASSEMBLAGES

The loss of primate-dispersed trees within UFr could as well be related to other causes and not solely to reduced dispersal, as howler disappearance from UFr is a relatively recent event (8 to 25 years) and most Neotropical trees are known to be long-lived (Martínez-Ramos & Alvarez-Buylla 1998). Instead, we suggest that the low numbers of primate-dispersed trees within UFr might be a consequence of post-fragmentation anthropogenic activities such as logging. Some important food tree species for howlers (e.g. *Ampelocera hottlei*, *Dialium guianense*, and *Licania hipoleuca*) are commonly logged in the area for building and fuel. In addition, edge effects can exacerbate the mortality rates of many large trees (Laurance *et al.* 2000; Fig. 6). This is particularly true for shade-tolerant species, such as most of the food species used by howlers.

Furthermore, the loss of these food tree species for howlers could explain the disappearance of primates from UFr (Fig. 6). Hunting in the study area does not appear to be a plausible explanation for their absence in UFr because people rarely use howlers for food and/or pets (A.M. González-Di Pierro & A.Estrada pers. obs.). We found that UFr lack important food sources, as the IVI and size of food tree species was significantly lower in UFr than in OFr and CF (Table 1). Because larger trees (> 60 cm dbh) produce greater amounts of food than smaller ones (Chapman *et al.* 1992), the lack of large trees may reduce food availability. This could negatively affect the distribution of howlers in highly fragmented landscapes with detrimental effects on the dispersal services offered by these primates. Another possible explanation is that the number of primate-dispersed tree species has always been low in the forest patches conforming now the UFr.

## EFFECTS OF ENVIRONMENTAL CONDITIONS

The lower density of large trees and therefore the more open canopy in UFr results in changes in the understory environment increasing light incidence and temperature (A.M.González-Di Pierro., in press). As most large-seeded species germinate and grow under the shade (Withmore 1989), reduced seedling density and richness of large-seeded primate-dispersed species within UFr could be related to unfavourable environmental conditions. In contrast small seeded-species, dispersed by animals, or by air and gravity, could have been less constrained by habitat modification and by the loss of large frugivore primates, dominating the seed and seedling assemblages within UFr (Benítez-Malvido 1998; Medellín & Gaona 1999; González-Di Pierro, in press).

#### CONCLUSIONS AND IMPLICATIONS FOR CONSERVATION

Accelerated deforestation, fragmentation and transformation of tropical rainforests can have critical detrimental impacts on animal and plant species, both directly (e.g. edge effects, logging, hunting; Laurance & Peres 2006) and indirectly through less effective mutualisms between plants and animals (e.g. Cordeiro *et al.* 2009). Tropical rainforest integrity largely depends on mutualisms between plants and animals (e.g. pollination and seed dispersal), and hence, disruption of biotic interactions can have detrimental effects on forest composition, structure and function. We showed that the extirpation of howlers from forest fragments can modify forest regeneration by reducing the recruitment of a large number of large-seeded primate-dispersed plant species.

Howler monkeys are able to inhabit very small forest fragments (< 10 ha) where other primate species (e.g. *Ateles*) cannot survive (e.g. Estrada & Coates-Estrada 1996; Boyle 2008; Boyle & Smith 2010). This species also moves throughout the matrix and uses

landscape elements such as secondary forests, isolated trees, live fences and neighbouring forest fragments (as small as 0.3 ha) to supplement its diet (Asensio et al. 2009). Therefore, conservation of howler populations could have important positive effects on forest regeneration in highly fragmented landscapes such as the Lacandona rainforest and may prevent the future impoverishment of the flora in this region (Silva & Tabarelli 2000).

### **Acknowledgments**

This research was supported by grants from CONACyT and UNAM (CB2005-C01-51043, CB2006-56799, 2007-79121 and IN220008). The Posgrado en Ciencias Biológicas (UNAM) and CONACyT are greatly acknowledged for providing a doctorate scholarship to AMGP. We thank CONANP for granting permits to work in the MABR and UNAM, for providing logistical support. A postdoctoral fellowship given to V.A.R by UNAM are gratefully acknowledged. M. Martínez-Ramos and M. Quesada are warmly acknowledged for comments made on a first draft of the manuscript.

### **Literature cited**

- Andrén, H. (1994). Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*, **71**, 355-366.
- Arroyo-Rodríguez, V., Mandujano, S. Benítez-Malvido, J. & Cuende-Fantón, C. (2007) The influence of large tree density on howler monkey (*Alouatta palliata mexicana*) presence in very small rainforest fragments. *Biotropica*, **39**, 760-766.

- Arroyo-Rodríguez, V., Pineda, E., Escobar, F. & Benítez-Malvido, J. (2009) Value of small patches in the conservation of plant-species diversity in highly fragmented rainforest. *Conservation Biology*, **23**, 729-739.
- Asensio, N., Arroyo-Rodríguez, V., Dunn, J.C. & Cristóbal-Azkarate, J. (2009) Conservation value of landscape supplementation for howler monkeys living in forest patches. *Biotropica*, **41**, 768-773.
- Benítez-Malvido, J. (1998) Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology*, **12**, 380-389.
- Boyle, S.A. (2008) Human impacts on primate conservation in central Amazonia. *Tropical Conservation Science*, **1**, 6-17.
- Boyle, S.A. & Smith A.T. (2010) Behavioral modifications in northern bearded saki monkeys (*Chiropotes satanaschiropotes*) in forest fragments of central Amazonia. *Primates* **51**, 43-51.
- Chapman, C.A., Chapman, L.J., Wingham, R., Hunt, K., Gebo, D. & Gardner, L. (1992) Estimators of fruit abundance of tropical trees. *Biotropica*, **24**, 527-531.
- Chapman, C.A. & Chapman, L.J. (1995) Survival without dispersers: seedling recruitment under parents. *Conservation Biology*, **9**, 675-678.
- Chapman, C.A. & Onderdonk, D.A. (1998) Forest without primates: Primate/plant codependency. *American Journal of Primatology*, **45**, 127-141.
- Chazdon, R.I., Colwell, R.K., Denslow, J.S. & Guariguata., M.R. (1998) Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forests of NE Costa Rica. Forest Biodiversity Research Monitoring

- and Modeling. Conceptual Background and Old World Case Studies (eds F. Dallmeier & J. Comiskey), pp. 285-309. Parthenon Publishing, Paris, France.
- Clark, C. J., Poulsen, J.R., & Parker, V.T. (2001) The role of arboreal seed dispersal groups on the seed rain of a lowland tropical forest. *Biotropica*, **33**, 606-620.
- Colwell, R. K., & Coddington, J.A. (1994) Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, **345**, 101-118.
- Colwell, R.K. (1997) Estimates: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 6. User's guide and application. University of Connecticut, Storrs, Connecticut. Available at: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- Cordeiro, N. J., & Howe, H.F. (2001) Low recruitment of trees dispersed by animals in African forest fragments. *Conservation Biology*, **15**, 1733-1741.
- Cordeiro, N. J., Ndangalasi, H.J., McEntee, J.P., & Howe, H.F. (2009) Disperser limitation and recruitment of an endemic African tree in a fragmented landscape. *Ecology*, **90**, 1030-1041.
- Crawley, M. J. (2002) Statistical computing. An introduction to data analysis using S-plus. John Wiley & Sons Ltd, London, UK.
- Crockett, C.M. (1998) Conservation biology of the genus *Alouatta*. *International Journal of Primatology*, **19**, 549-578.
- De Jong, B.H.G., Ochoa-Ganona, S., Castillo-Santiago, M.A., Ramírez-Marcial, M. & Cairns, M.A. (2000) Carbon flux and patterns of land-use/land-cover change in the Selva Lacandona, Mexico. *Ambio*, **29**, 504-511.

- Di Fiore, A., & Campbell, C.J. (2007) The Atelines: variation in ecology, behavior, and social organization. *Primates in perspective* (eds C. Campbell, A. Fuentes, K.C. Mackinnon, M. Panger & S. Bearder), pp. 155-185. Oxford, Oxford University Press.
- Estrada, A., & Coates-Estrada, R. (1984) Fruit eating and seed dispersal by howling monkeys (*Alouatta palliata*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology*, **6**, 77-91.
- Estrada, A., & Coates-Estrada, R. (1996) Tropical rain rainforest fragmentation and wild populations of primates at Los Tuxtlas. *International Journal of Primatology*, **5**, 759-783.
- Estrada, A., Mendoza, A., Castellanos, L., Pacheco, R., Van Belle, S., García, Y., & Muñoz, D. (2002) Population of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in a fragmented landscape in Palenque, Chiapas, Mexico. *American Journal of Primatology*, **58**, 45-55.
- Estrada, A., Van Belle, S., & García del Valle, Y. (2004) Survey of black howler (*Alouatta pigra*) and spider (*Ateles geoffroyi*) monkeys along the Río Lacantún, Chiapas, Mexico. *Neotropical Primates*, **12**, 70-75.
- Gentry, A.H. (1982) Patterns of Neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology*, **15**, 1-85.
- Gómez-Pompa, A., & Dirzo, R. (1995) Atlas de las áreas naturales protegidas de México. CONABIO-INE, Mexico City.
- Howe, H.F., & Smallwood, J. (1982) Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **13**, 201-228.

- Julliot, C. (1997) Impact of seed dispersal by red howler monkeys *Alouatta seniculus* on the seedling population in the understory of tropical rain forest. *Journal of Ecology*, **85**, 431-440.
- Kovach, W.L. (1998) MVSP—a multivariate statistical package for Windows, Ver 3.0. Kovach Computing Services, Pentraeth.
- Laurance, W.F., Delamonica, P., Laurance, S.G., Vasconcelos, H.L. & Lovejoy, T.E. (2000) Rain forest fragmentation kills big trees. *Nature*, **404**, 836.
- Laurance, W.F., Albernaz, A.K.M., Schroth, G., Fearnside, P.M., Bergen, S., Venticinque, E.M., & Da Costa, C. (2002) Predictors of deforestation in the Brazilian Amazon. *Journal of Biogeography*, **29**, 737-748.
- Laurance, W.F., & Peres, C.A. (2006) Emerging threats to tropical forests. University of Chicago Press, Chicago.
- Marsh, L.K., & Loiselle, B.A. (2003) Recruitment of black howler fruit trees in fragmented forests of Northern Belize. *International Journal of Primatology*, **24**, 65-86.
- Marsh, L.K., Cuarón, A.D., Cortés-Ortiz, L., Shedden, A., Rodríguez-Luna, E., & de Grammont, P.C. (2008) *Alouatta pigra*. In IUCN 2008. 2008 IUCN Red List of Threatened Species. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Downloaded on 30 March 2009.
- Martínez-Ramos, M., & Alvarez-Buylla, E.R. (1998) How old are tropical rain forest trees? *Trends in Plant Science*, **3**, 400-105.
- Medellín, R. (1994) Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Conservation Biology*, **8**, 780-799.
- Medellin, R.A., & Gaona, O. (1999) Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, Mexico. *Biotropica*, **31**, 478-485.



- Melo, F.P.L., Lemire, D., & Tabarelli, M. (2007) Extirpation of large-seeded seedlings from the edge of a large Brazilian Atlantic forest fragment. *Ecoscience*, **14**, 124-129.
- Melo, F.P.L., Martínez-Salas, E., Benítez-Malvido, J., & Ceballos, G. (2010) Forest fragmentation reduces recruitment of large-seeded tree species in a semi-deciduous tropical forest of southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, **26**, 35-43.
- Mendoza, E., & Dirzo, R. (1999) Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): evidence for the declination of the northernmost tropical hot-spot. *Biodiversity and Conservation*, **8**, 1621-1641.
- Moore, P.D., & Chapman, S.B. (1986) *Methods in Plant Ecology*. Blackwell Scientific, Oxford.
- Pavelka, M.S.M., & Knopff, K.H. (2004) Diet and activity in black howler monkeys (*Alouatta pigra*) in southern Belize: Does degree of frugivory influence activity level? *Primates*, **45**, 105-111.
- Pouvelle, S., Jouard, S., Feer, F., Tully, T., & Ponge, J.F. (2009) The latrine effect: impact of howler monkeys on the distribution of small seeds in a tropical rain-forest soil. *Journal of Tropical Ecology*, **25**, 239-248.
- Rivera, A., & Calmé, S. (2006) Forest fragmentation and its effects on the feeding ecology of black howlers (*Alouatta pigra*) from the Calakmul area in Mexico. *New perspectives in the study of Mesoamerican primates: Distribution, ecology, behaviour and conservation* (eds A. Estrada, P.A. Garber, M.S.M. Pavelka, & L. Luecke), pp. 189-213. Kluwer, New York.

- Rylands, A.B., Groves, C.P., Mittermeier, R.A., Cortés-Ortiz, L., & Hines, J.H. (2006) Taxonomy and distributions of Mesoamerican primates. New perspectives in the study of Mesoamerican primates: Distribution, ecology, behaviour and conservation (eds A. Estrada, P.A. Garber, M.S.M. Pavelka, & L. Luecke), pp. 29-79. Kluwer, New York.
- Silva, J.M.C., & Tabarelli, M. (2000) Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature*, **404**, 72-74.
- Stevenson, P.R., & Aldama, A.M. (2008) Potential effects of Ateline extinction and forest fragmentation on plant diversity and composition in the western Orinoco Basin, Colombia. *International Journal of Primatology*, **29**, 365-377.
- Stoner, K.E., & González-Di Pierro, A.M. (2006) Intestinal parasitic infections in *Alouatta pigra* in tropical rainforest in Lacandona, Chiapas, Mexico: Implications for behavioral ecology and conservation. New perspectives in the study of Mesoamerican primates: Distribution, ecology, behavior and conservation (eds A. Estrada, P.A. Garber, M.S.M. Pavelka, & L. Luecke), pp. 215-240. Kluwer, New York.
- Stoner, K.E., Riba-Hernández, P., Vulinec, K., & Lambert, J.E. (2007) The role of mammals in creating and modifying seed shadows in tropical forest and some possible consequences of their elimination. *Biotropica*, **39**, 326-327.
- Tabarelli, M., Lopes, A.V., & Peres, C.A. (2008) Edge-effects drive tropical forest fragments towards an early-successional system. *Biotropica*, **40**, 657-661.
- Van Belle, S. & Estrada, A. (2006) Demographic features of *Alouatta pigra* populations in extensive and fragmented forests. New perspectives in the study of Mesoamerican

- primates: Distribution, ecology, behaviour and conservation (eds A. Estrada, P.A. Garber, M.S.M. Pavelka, & L. Luecke), pp. 121-142. Kluwer, New York.
- Withmore, T.C. (1989) Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology*, **70**, 536-538.
- Wright, S.J., Hernandez, A., Condit, R. (2007) The bushmeat harvest alters seed banks by favoring large seeds, and seeds dispersed by bats, birds, and wind. *Biotropica* **39**, 363-371.

**Table 1.** The ten plant species with the highest importance value index (IVI) within continuous forest and forest fragments (3 occupied by black howler monkeys and 3 unoccupied by primates) at the Lacandona rainforest, Mexico. Species that are food resources for howler monkeys are indicated.

Family	Species	IVI	Food species
Continuous forest			
Moraceae	<i>Brosimum alicastrum</i>	0.52	Yes
Meliaceae	<i>Guarea excelsia</i>	0.40	Yes
Moraceae	<i>Ficus</i> sp.	0.36	Yes
Ulmaceae	<i>Ampelocera hottlei</i>	0.22	Yes
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i>	0.19	Yes
Anacardiaceae	<i>Spondias mombin</i>	0.15	Yes
Moraceae	<i>Trophis racemosa</i>	0.15	Yes
Fabaceae	<i>Acacia usumacintensis</i>	0.13	Yes
Moraceae	<i>Castilla elastica</i>	0.12	Yes
Fabaceae	<i>Albizia leucocalyx</i>	0.11	Yes
Occupied fragments			
Fabaceae	<i>Dialium guianense</i>	0.53	Yes
Moraceae	<i>Brosimum alicastrum</i>	0.46	Yes
Fabaceae	<i>Pterocarpus bayesii</i>	0.28	Yes

Ulmaceae	<i>Ampelocera hottlei</i>	0.26	Yes
Moraceae	<i>Ficus</i> sp.	0.21	Yes
Moraceae	<i>Castilla elastica</i>	0.19	Yes
Chrysobalanaceae	<i>Licania platypus</i>	0.18	Yes
Sapotaceae	<i>Pouteria campechiana</i>	0.16	Yes
Moraceae	<i>Trophis racemosa</i>	0.15	Yes
Meliaceae	<i>Guarea excelsia</i>	0.11	Yes
Unoccupied fragments			
Moraceae	<i>Castilla elastica</i>	0.30	Yes
Lauraceae	<i>Nectandra ambigens</i>	0.26	No
Fabaceae	<i>Vatairea lundellii</i>	0.24	No
Boraginaceae	<i>Cordia bicolor</i>	0.21	Yes
Fabaceae	<i>Schizolobium arboretum</i>	0.19	Yes
Fabaceae	<i>Inga</i> sp.	0.19	Yes
Bombacaceae	<i>Pachira aquatica</i>	0.19	No
Flacoutiaceae	<i>Casearia</i> sp.	0.16	No
Annonaceae	<i>Xylophia frutescens</i>	0.15	No
Araliaceae	<i>Dendropanax</i> sp.	0.12	No

---

**Table 2.** Non-parametric estimators for tree, seedling and seed species richness in continuous forest (CF, n = 3 sites) and forest fragments (3 occupied by howler monkeys, OFr, and 3 unoccupied by primates, UFr) studied at the Lacandona rainforest, Chiapas, Mexico.<sup>a</sup>

	Habitat	S <sub>obs</sub>	Mean	ICE	Chao-2	Jack-2	Mean	%
<i>Overall species assemblages</i>								
Trees	CF	63	33.7 (4.7)	95.6	95.0	66.0	85.6 (16.9)	73.6
	OFr	61	33.3 (2.1)	93.9	89.7	63.3	82.3 (16.6)	74.1
	UFr	59	34.7 (1.5)	87.4	85.9	60.6	78.0 (15.1)	75.7
Seedlings	CF	24	17.0 (6.1)	31.2	32.5	26.1	29.9 (3.4)	80.2
	OFr	31	22.0 (7.8)	44.7	40.4	33.6	39.5 (5.6)	78.4
	UFr	26	22.0 (2.3)	34.0	33.8	27.7	31.8 (3.6)	81.7
Seeds	CF	51	24.0 (0.6)	81.5	89.7	53.6	74.9 (18.9)	68.1
	OFr	48	23.0 (1.7)	68.1	69.4	47.7	61.7 (12.2)	77.8
	UFr	46	29.0 (5.6)	77.4	80.0	45.1	67.5 (19.4)	68.1
<i>Species mainly dispersed by primates</i>								
Trees	CF	26	16.0 (3.1)	34.2	31.2	25.4	30.3 (4.5)	85.9
	OFr	26	12.0 (0.6)	33.4	29.8	26.3	29.8 (3.6)	87.2
	UFr	15	12.0 (1.0)	18.1	16.1	15.0	16.4 (1.6)	91.5
Seedlings	CF	17	12.0 (1.5)	20.9	20.3	17.6	19.6 (1.8)	86.7
	OFr	17	14.0 (0.6)	23.2	20.2	16.3	19.9 (3.5)	85.4

	UFr	13	7.0 (1.5)	16.5	13.4	13.9	14.6 (1.7)	89.4
Seeds	CF	16	13.0 (1.0)	20.0	19.8	15.8	18.5 (2.4)	86.3
	OFr	14	9.0 (0.6)	17.1	16.6	13.5	15.7 (2.0)	89.0
	UFr	8	6.0 (0.6)	9.0	8.5	7.7	8.4 (0.7)	95.2

---

<sup>a</sup> Results for overall plant species assemblages and species dispersed by howlers are shown separately. The observed total species richness ( $S_{obs}$ ) is indicated, as are the three different non-parametric estimators based on the incidence of species (presence/absence): incidence-based coverage estimator (ICE), Chao-2, and Jack-2 estimators. The mean ( $\pm$  SD) of  $S_{obs}$  (per study site), the mean ( $\pm$  SD) of the three estimators, and the percentage of species recorded ( $S_{obs}/\text{mean of estimator} \times 100$ ) are also indicated.

## Figure legends

**Fig. 1.** Species–individual based accumulation curves (mean  $\pm$  1 SD) for tree, seedling and seed rain assemblages recorded in continuous forest (black points), and fragments occupied (white points), and unoccupied (grey points) by howlers monkeys at the Lacandona rainforest, Mexico. Patterns of overall tree, seedling and seed rain assemblages (first row) are compared with those species mainly dispersed by primates (i.e., large-seeded species, > 1 cm in length; second row).

**Fig. 2.** Density of trees, seedlings and seeds recorded in 3 sites within continuous forest (CF), 3 fragments occupied by black howler monkeys (OFr), and 3 fragments unoccupied by primates (UFr) at the Lacandona rainforest, Mexico. We separately show data for the overall assemblages, and for the species principally dispersed by primates. Different letter indicate significant differences among habitat types (contrast tests,  $P < 0.05$ ).

**Fig. 3.** Percentage of trees, seedlings and seed species (A) and individuals (B) with different dispersal syndromes within the 3 habitat types at the Lacandona rainforest, Mexico. We indicate both the observed values and the deviation (observed values minus the expected by chance). Forest types: CF, continuous forest; OFr, fragments occupied by howler monkeys; UFr, fragments unoccupied by primates. Dispersal syndromes: Primate, top food species for howler monkey with seeds > 1 cm in length; Biotic, species dispersed by primates and other vertebrates with seeds < 1 cm; and Abiotic, species dispersed by wind and gravity.



**Fig. 4.** Cluster analysis (Jaccard coefficient) of plant life-stages (seeds, seedlings, and trees) in 3 habitat types (CF, continuous forest; OFr, fragments occupied by howler monkeys; UFr fragments unoccupied by primates) at Lacandona, Mexico. Grouping was performed based on the similarities of the primate-dispersed species in each sample.

**Fig. 5.** Scatter plot for the relationship between primate-dispersed tree species richness and primate-dispersed seed species richness within each habitat type (CF, continuous forest; OFr, fragments occupied by howler monkeys; UFr, fragments unoccupied by primates) at the Lacandona rainforest, Mexico. Significant differences among habitats in the residuals are indicated with different letters (contrast tests,  $P < 0.05$ ).

Figure 1.

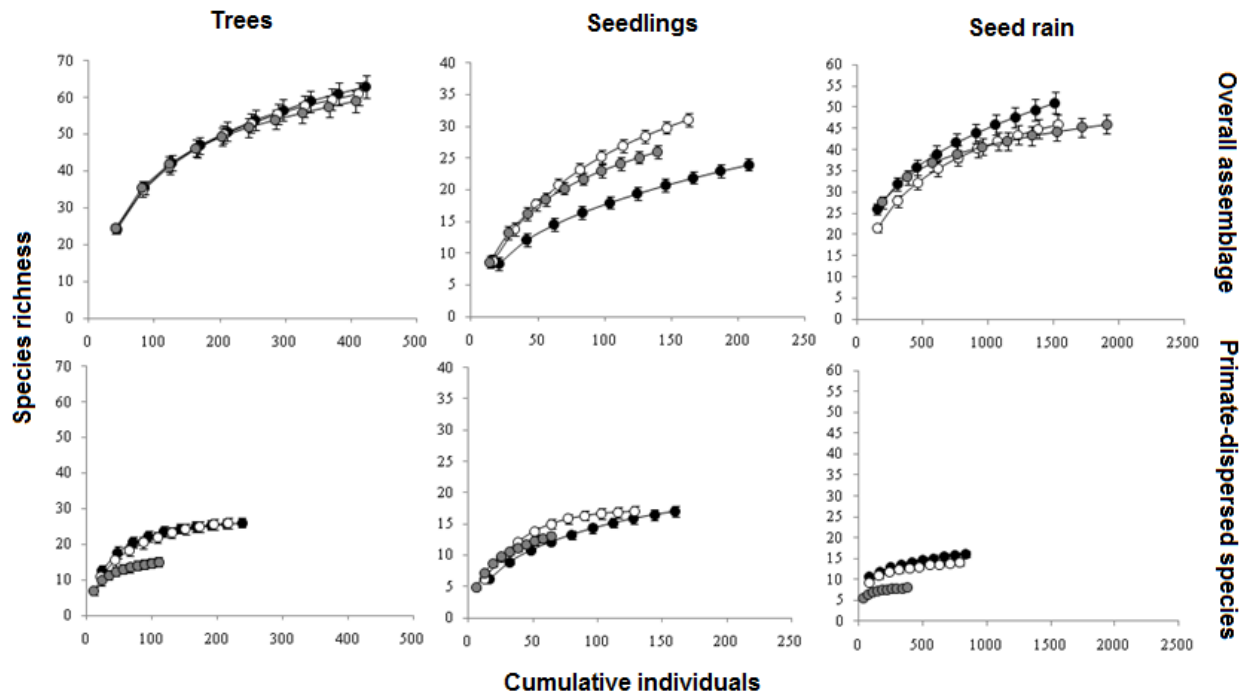


Figure 2.

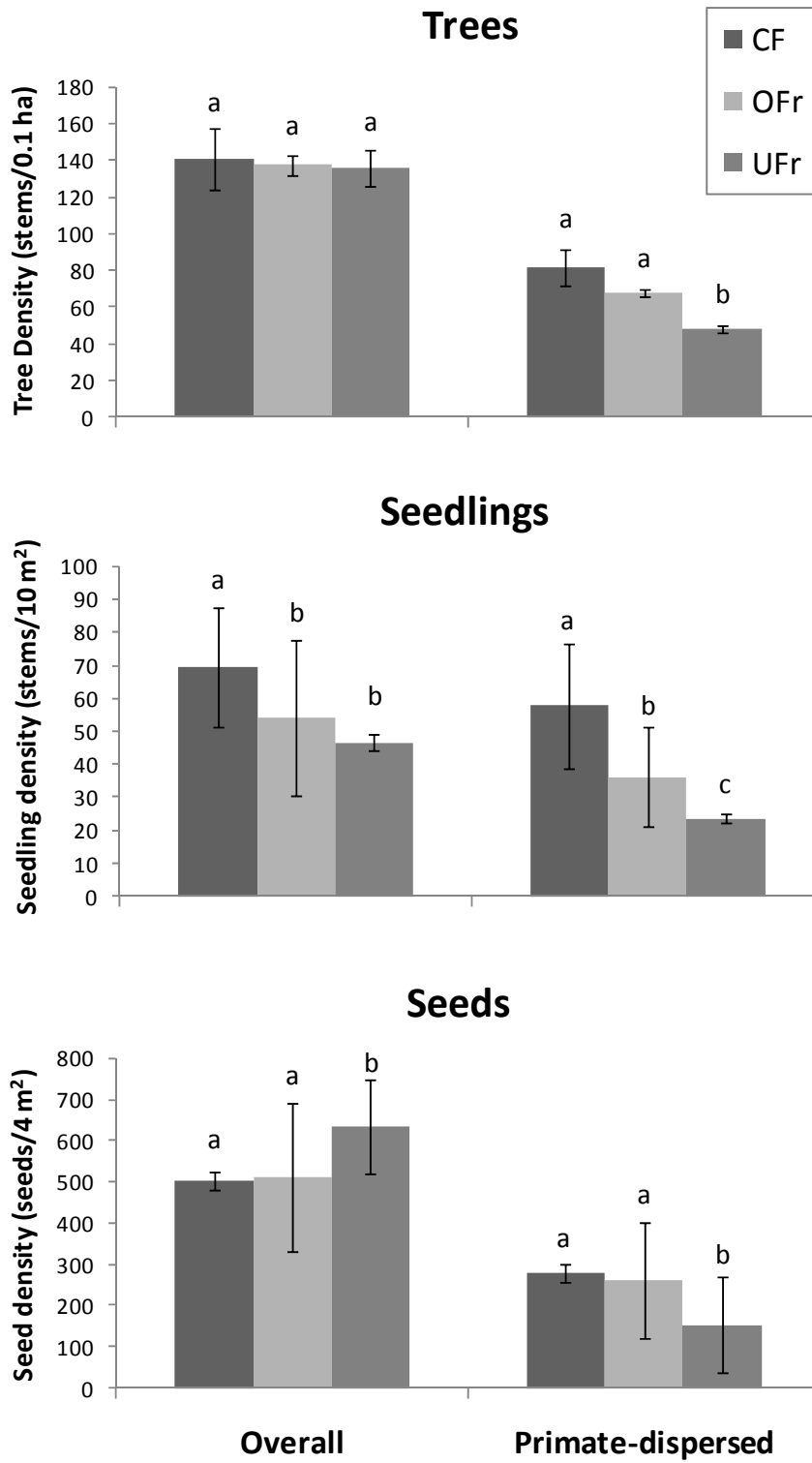


Figure 3.

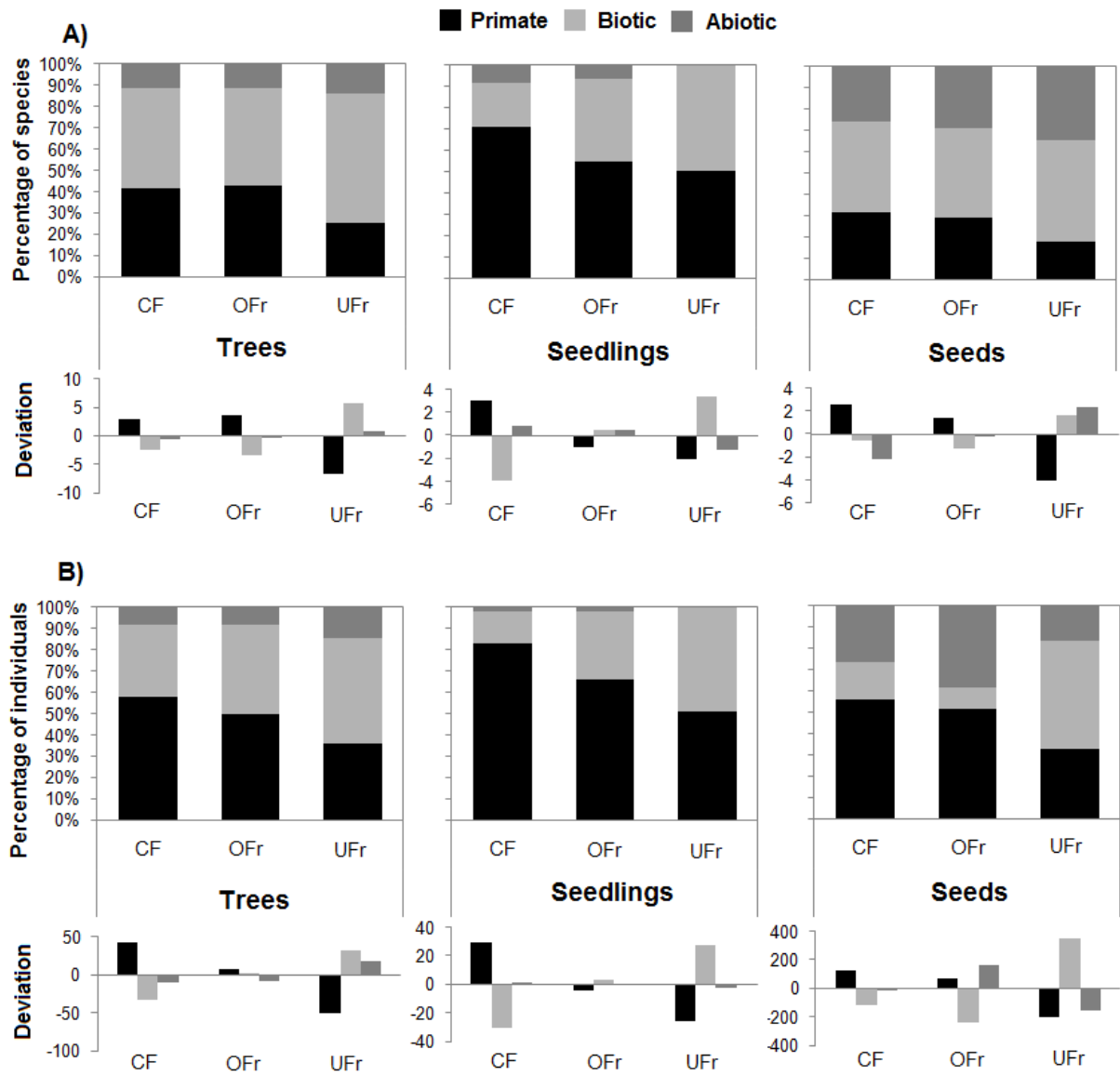


Figure 4.

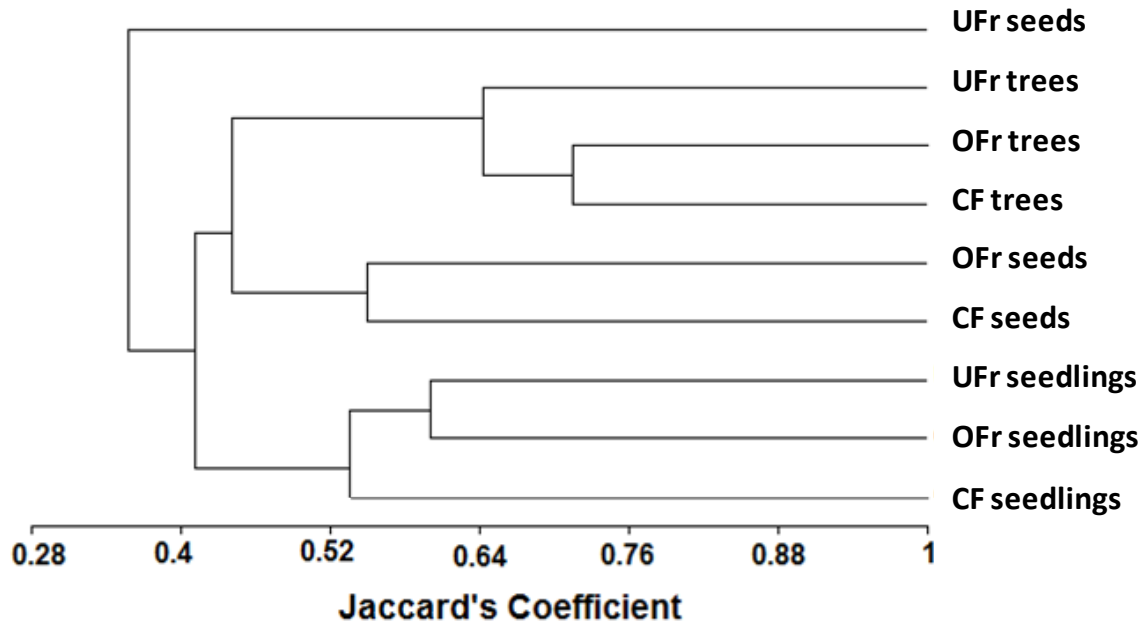
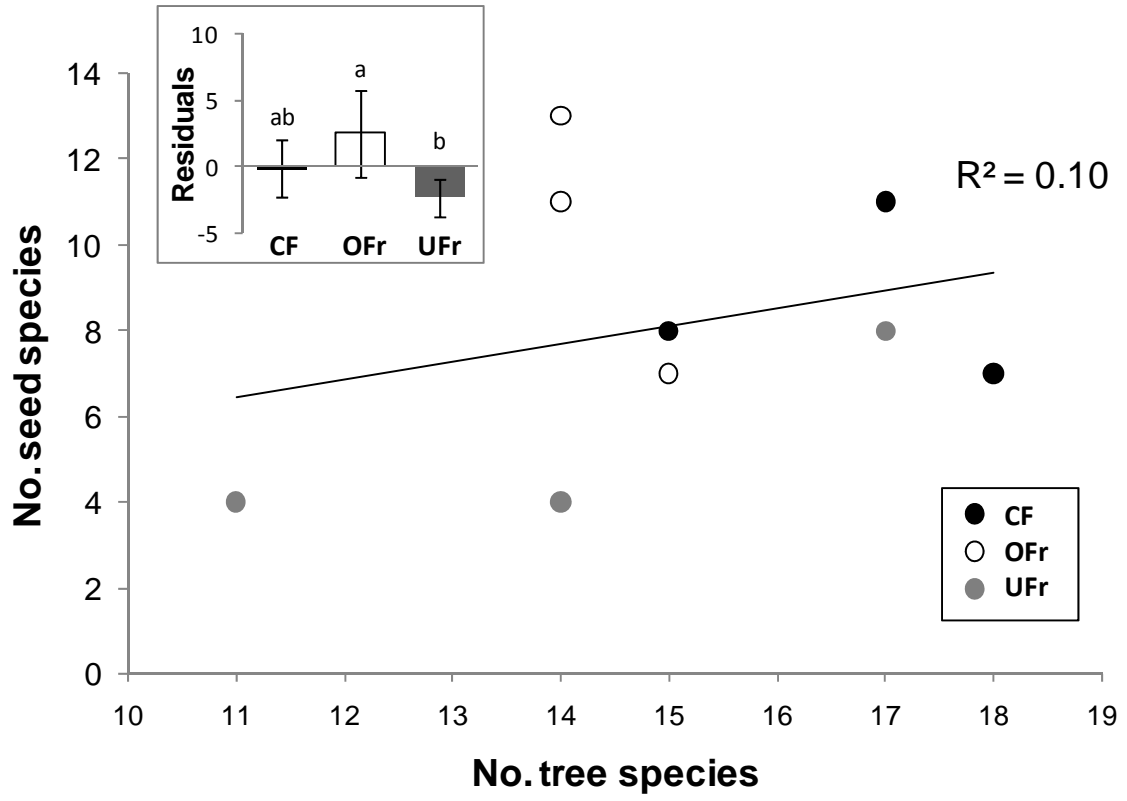


Figure 5.



## DISCUSIÓN GENERAL

### Fragmentación y regeneración de selvas

La fragmentación propicia la extinción de muchas especies de flora y fauna (Burkey y Reed 2006), además de que afecta negativamente las relaciones mutualistas como la dispersión de semillas y polinización, factores sumamente complejos en las selvas tropicales. De hecho la relación mutualística entre las plantas y sus dispersores animales representa una de las interacciones más ampliamente distribuidas en el mundo (Herrera 1989). Como se ha visto a lo largo de este trabajo, la alteración de estas relaciones mutualistas (e.g., la dispersión) tiene efectos negativos sobre la regeneración de la selva, además, la dispersión afecta otros aspectos de interés ecológico, como la dinámica de las poblaciones de plantas, invasiones y diversidad de especies (Malanson y Cairns 1997).

Se ha observado que las interacciones bióticas entre plantas y animales en fragmentos difieren de aquellas en hábitat no fragmentado (Malanson y Cairns 1997, Gazoul 2005). La evidencia de que la fragmentación causa algunos cambios predecibles que tienen influencia en el valor de la conservación de los fragmentos y su viabilidad a largo plazo es contundente. Por ejemplo, está claro que hay disminuciones predecibles de la abundancia de ciertos grupos de animales tales como los primates (Estrada y Coates-Estrada 1996, Onderdonk y Chapman 2000). Estos cambios dan como resultado un bajo reclutamiento de árboles (Benítez-Malvido 1998; Chapman y Ondendonk 1998; Laurance et al. 1998; Cordeiro y Howe 2001). La disminución en la abundancia de animales dispersores de semillas como los primates y la incapacidad de algunos de ellos para cruzar claros de bosque puede dar lugar a la pérdida de dispersores de semillas conduciendo a una

reducción en la lluvia semillas de la vegetación original (Bierregaard et al. 1992). Por ejemplo, en los lugares donde existe cacería, los frugívoros de gran tamaño (e.g., monos aulladores) son los más susceptibles a desaparecer (Fa et al. 2005), por lo tanto, en estos sitios las especies de plantas con semillas que son principalmente dispersadas por estos frugívoros (semillas grandes características de selva madura) son menos abundantes (Wright et al. 2007).

Desafortunadamente, no se sabe si los dispersores que no son primates pueden asumir el papel de los primates, ya que esta información es muy difícil de obtener. Para los árboles tropicales que producen millones de semillas en su vida, un dispersor puede remover sólo un pequeño número de estas, pero si las coloca en un sitio favorable podría teóricamente tener una gran contribución en la propagación de la siguiente generación. Para evaluar esta cuestión se necesitan estudios que contrasten la distribución de plántulas en áreas en donde la comunidad de primates está intacta comparando con áreas en donde estos animales han sido drásticamente reducidos o ya no existan (Chapman y Onderdonk 1998), precisamente este es uno de las contribuciones de este trabajo. Por ejemplo, como se ha mencionado anteriormente, en la Selva Lacandona, Chiapas, parece ser que el mono aullador negro *Alouatta pigra* y el mono araña *Ateles geoffroyi* son los únicos dispersores de *Dialium guianensis*. Sin embargo, *A. pigra* parece ser el dispersor más importante en fragmentos de selva pequeños (1-10 ha) debido a que actualmente es difícil encontrar al mono araña en estos fragmentos (A.M. González-Di Pierro y A. Estrada obs. pers.). Además, el mono aullador tiene la capacidad de habitar y alimentarse en lugares con vegetación secundaria y de cruzar sitios perturbados (pastizales y cultivos) para trasladarse a otros fragmentos



(González-Di Pierro obs.pers), lo que podría indicar que estos animales juegan un papel importante en la dispersión de semillas y por lo tanto en la regeneración de la selva.

### **Ingestión de semillas por frugívoros y germinación**

Durante mucho tiempo la dieta de los monos aulladores (*Alouatta pigra*) fue catalogada principalmente como folívora, sin embargo estudios recientes han demostrado que dependiendo de la abundancia estacional de los recursos, esta especie de primate puede ser altamente frugívora (Silver et al. 1998, Rivera y Calmé 2006, Pavelka y Knopff 2004). Esto coincide con lo reportado para otras especies de aulladores como *A. belzebul* (Pinto y Setz 2004), *A. palliata* (Estrada et al. 1999, Milton 1980, Stoner 1996), *A. seniculus* (Julliot 1996), y *A. guariba* (Mendes 1989) donde encontraron diferencias en la composición de la dieta y una alta frugivoría. En el Capítulo I de esta tesis reporto que alrededor del 70% del tiempo de alimentación, los monos lo dedicaron a consumir frutos maduros, y el 30% lo dedicaron a consumir hojas inmaduras. Debido a su dieta frugívora entonces estos primates son considerados importantes dispersores de semillas para una gran variedad de especies de plantas en el Neotrópico.

Un factor importante de la dispersión de semillas es el efecto de desinhibición, escarificación y fertilización que tiene el paso de las semillas por el tracto digestivo que comúnmente favorecen la germinación (Robertson et al. 2006). En esta tesis he mostrado evidencia experimental que indica un efecto positivo del paso por el tracto digestivo de *A. pigra* sobre la tasa de germinación de semillas de siete especies de plantas. En términos de la planta, germinar más rápido le da ventajas, ya que aumentan las probabilidades de escapar de los depredadores de semillas (Schupp 1988a,b).

Los servicios ecológicos que brinda *A. pigra* como dispersor de semillas quizás sean más importantes todavía para las especies de plantas con semilla grande (>1cm) como *Ampelocera hottlei* (Ulmaceae), *Spondias mombin* (Anacardiaceae) y *Dialium guianense* (Lauraceae) debido principalmente a que el número potencial de dispersores se reduce al aumentar el tamaño de la semilla (Jordano 1995). Además, independientemente de que el paso por el tracto digestivo de los monos aulladores afecte o no la germinación y el establecimiento temprano de las especies de plantas de las cuales se alimenta, este estudio muestra evidencia contundente de que *A. pigra* tiene papel positivo en la regeneración de la selva y en el mantenimiento de la integridad de la estructura (e.g., composición y riqueza de especies) de la comunidad de plántulas en fragmentos de selva, a través de su función como dispersor de semillas.

### **Efectos de la fragmentación sobre factores bióticos y abióticos**

Existe evidencia que la fragmentación afecta negativamente el potencial regenerativo de las selvas tropicales, ya que produce cambios importantes en el medio ambiente físico como aumento en la penetración de luz y temperatura y disminución de la humedad (Kapos 1989, Camargo y Kapos 1995) y en el medio ambiente biológico como la disminución en la lluvia de semillas (Lovejoy et al. 1983), bajo establecimiento y alta mortalidad de plántulas (Benítez-Malvido 1998, Benítez-Malvido y Martínez-Ramos 2003); reducción en la germinación de semillas (Bruna 1999); y alteraciones importantes en diferentes interacciones bióticas como lo son la polinización y dispersión de semillas (Lovejoy et al. 1983, Didham et al. 1996).

Los resultados de esta tesis (ver Capítulo II) apoyan la idea de que existe un efecto negativo de la fragmentación sobre la germinación de semillas, sin embargo existe una red compleja de factores que influyen en la capacidad de germinación de las semillas de *Ampelocera hottlei*. Aún cuando el paso por el tracto digestivo de los monos no modificó significativamente el porcentaje de germinación, sí existe evidencia de que las semillas ingeridas experimentan un proceso de escarificación haciéndolas más sensibles a las condiciones microambientales presentes en los diferentes hábitat. Las semillas de *Ampelocera hottlei*, presentan una testa dura (Pennington y Sarukhán 1998) que puede retardar la germinación, por lo que es necesario pasar por un proceso de escarificación para poder germinar (A. M. González-Di Pierro, obs.pers.). Se ha documentado que el paso de las semillas por el tracto digestivo de los animales les confiere una mayor permeabilidad ya que los ácidos gástricos tienen un efecto de escarificación que hace al embrión más susceptible a los cambios microambientales como la luz y la temperatura lo que desencadena la germinación (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993, Lambert 2001). Este estudio, encontró también que la ingestión no sólo afecta positivamente la sobrevivencia de las semillas, sino que tiene un efecto positivo muy importante sobre el crecimiento y en la sobrevivencia de las plántulas. .

Los resultados de este trabajo sugieren que los cambios ocurridos en la semilla durante el paso por el tracto digestivo modifican los requerimientos de luz y temperatura necesarios para su germinación. En este estudio encontramos que la combinación de ingestión de semillas, baja radiación directa y baja temperatura aumentó la proporción de germinación. A diferencia de las semillas de especies de árboles pioneras la mayoría de

las especies de árboles de selva madura, como es el caso de *A. hottlei*, la germinación se da aún con condiciones de poca luz (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1984)

Se ha encontrado que en muchos casos la fluctuación de temperatura puede romper la latencia en muchas semillas y en ocasiones la luz juega un papel más preponderante en la germinación (Totterdel y Roberts 1980), sin embargo, en otros casos la germinación de las semillas más bien depende de la combinación de una serie de condiciones ambientales que interactúan en espacio y tiempo, como la luz y la temperatura (Pons y Schröder 1986). Incluso existen algunas especies de semillas que necesitan ser escarificadas de forma natural o artificial para lograr germinar (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993).

La suma de los efectos de escarificación, desinhibición y fertilización representan el total del efecto del paso del tracto digestivo sobre la germinación (Samuels y Levey 2005). Sin embargo, es importante considerar las condiciones bajo las cuales se realizan los experimentos de germinación. Diversos estudios se han llevado a cabo en laboratorio o invernaderos, en lugar de en condiciones de campo (Burrows 1997, Traveset 1998, Traveset y Verdú 2002), en esta tesis mostramos que además del paso por el tracto digestivo de los monos, pero las condiciones microambientales también influyen de manera importante en la germinación de las semillas y la sobrevivencia de las plántulas.

La eficiencia de los dispersores de semillas se puede apreciar cuando se evalúan factores cómo: el sitio en donde se depositan las semillas, el momento en que son dispersadas, la cantidad y diversidad de semillas que dispersan, la selección de los frugívoros en determinados frutos con características particulares como la calidad de los nutrientes y el tipo de semilla que contienen (Wang y Smith 2002). Todos estos factores

influyen en la germinación, en el éxito de establecimiento y sobrevivencia de las plántulas. Además, la dispersión de semillas es un factor crucial para comprender los patrones de la diversidad y distribución de árboles en sistemas boscosos, ya que es un proceso que liga la etapa final del ciclo reproductivo de las plantas adultas con la estructura de la vegetación, y por ello influye en la colonización de nuevos hábitat y en el mantenimiento de la diversidad, lo que tiene importantes implicaciones para la sucesión, la regeneración y la conservación de la vegetación (Wang y Smith 2002).

Si el mono aullador es el único dispersor de *A. hottlei* en fragmentos pequeños de selva y tiene la capacidad de habitar y alimentarse en lugares con vegetación secundaria así como de cruzar sitios perturbados (pastizales y cultivos) para trasladarse a otros fragmentos, esto podría indicar que estos primates juegan un papel importante en la dispersión de semillas, germinación y por lo tanto en la regeneración en particular para esta especie de árbol de selva primaria.

### **Presencia de *Alouatta pigra* y su efecto en la regeneración de la selva**

La dispersión de semillas y el reclutamiento de plántulas, representan dos fases cruciales en el proceso de la regeneración de la selva. Como muchas especies de árboles tropicales son dispersadas por animales y los principales vectores de dispersión son los frugívoros vertebrados (Gentry 1982, Howe y Smallwood 1982, Stoner et al. 2007a, b), la ruptura de este mutualismo puede predisponer a muchos árboles tropicales a la extinción local, alterando la composición y estructura de la vegetación (Chapman y Chapman 1995, Cordeiro y Howe 2001, 2003, Cordeiro et al. 2009, Tsujino y Yumoto 2009).

En este trabajo (ver Capítulo III) encontramos evidencia que sugiere que la ausencia de primates en fragmentos de selva lleva a una alteración en la lluvia de semillas y el banco de plántulas con posibles efectos negativos para la regeneración de la selva y el mantenimiento de la biodiversidad. Encontramos que los fragmentos sin monos presentaron consistentemente menos especies de plantas dispersadas por primates que la selva continua y los fragmentos con monos así como también presentaron una menor proporción de especies e individuos dispersadas por primates en la lluvia de semillas y el banco de plántulas. La composición de la lluvia de semillas en los fragmentos sin monos también mostró la menor similitud en especies dispersadas por primates que con el resto de los hábitat y los estadios de vida. Sin embargo, aunado a la pérdida de servicios que brindan los primates como lo es la dispersión de semillas, estos resultados también pueden estar asociados a otros factores como son la reducción en la disponibilidad de recursos semilleros (e.g., árboles grandes) y las condiciones ambientales desfavorables para el reclutamiento de plántulas.

La lluvia de semillas que cae bajo un árbol maduro está compuesta por semillas producidas por el árbol mismo y por otros árboles (vía agentes de dispersión). Los resultados de este trabajo indican que la presencia de aulladores es un factor importante que afecta la lluvia de semillas y el banco de plántulas, aunque encontré una alta similitud en las especies de árboles dispersadas por primates entre hábitat, la lluvia de semillas en los fragmentos sin monos mostraron la más baja similitud con el resto de los estadios de vida en los diferentes hábitat, además la similitud de especies dispersadas por primates entre árboles adultos y la lluvia de semillas fue menor en los fragmentos sin monos que en los fragmentos con monos.

Similar a estos resultados, otros estudios han reportado que la ausencia de vertebrados frugívoros puede afectar negativamente la lluvia de semillas y el banco de plántulas, particularmente de aquellas especies de semilla grande (Cordeiro y Howe 2001, Stevenson y Aldana 2008, Cordeiro et al. 2009, Melo et al. 2010). Con respecto a los primates se ha encontrado que la desaparición de estos animales tiene efectos negativos sobre la regeneración en particular de especies de semilla grande, las cuales suelen ser especies de selva primaria. Ganzhorn et al. (1999), encontraron en fragmentos en Madagascar que la presencia del lémur (*Eulemur fulvus*) resultó en una alta regeneración de las especies dispersadas por este primate en los fragmentos donde estaba presente. En Uganda, África, en fragmentos de selva donde las poblaciones de primates han disminuido se encontró una menor densidad y riqueza de especies de plántulas, particularmente de especies de semilla grande comparada con la selva continua donde las poblaciones de primates permanecen estables (Chapman y Onderdonk 1998).

En particular, con respecto a los monos aulladores, existe evidencia que estos frugívoros no especializados son importantes dispersores de un gran número de especies de árboles de selva primaria (Estrada y Coates-Estrada 1984), que pueden afectar la diversidad de semillas dentro del banco de semillas presentes en el suelo (Pouville et al. 2009), así como el reclutamiento y diversidad de plántulas (Julliot 1997, Marsh y Loiselle 2003). Aún cuando encontré que la mayoría de las semillas y plántulas en los sitios de estudio fueron dispersadas por animales, las especies de semilla grande dispersadas por primates fueron las más afectadas en los fragmentos sin presencia de aulladores. Estos resultados indican que la dispersión de semillas es un factor limitante para el reclutamiento de plántulas de especies de semilla grande en los fragmentos sin monos (Melo et al. 2007, 2010). Si bien es

cierto que otros dispersores de semillas como aves, roedores y murciélagos juegan un papel importante en el reclutamiento de especies de semillas pequeñas y medianas, parece ser que no son capaces de compensar los servicios que proveen los frugívoros grandes como los primates en particular para las especies de semilla grande (Babweteera y Brown 2009, Cramer et al. 2007, Melo et al. 2010).

Los resultados obtenidos en los diferentes capítulos de esta tesis muestran que el mono aullador negro *A. pigra* en la Selva Lacandona es un importante dispersor de semillas, ya que el paso de las semillas por el tracto digestivo de este primate afecta positivamente la germinación. Además de que la desaparición de los monos aulladores de los fragmentos de selva modifica la estructura y composición de la vegetación y puede modificar la regeneración de la selva al reducir el reclutamiento de un gran número de especies de semilla grande dispersadas por primates.

La importancia de *A. pigra* para la regeneración en los fragmentos de selva es aún mayor si tomamos en cuenta que estos primates son capaces de habitar fragmentos de selva pequeños (< 10 ha) donde la única otra especie de primate (*Ateles geoffroyi*) que habita la Lacandona no puede sobrevivir (e.g. Estrada y Coates-Estrada 1996, Boyle 2008). Además el mono aullador se mueve a lo largo de hábitat muy perturbados como árboles aislados, cercas vivas y fragmentos de bosque muy pequeños (3 ha) para complementar su dieta (Asensio et al. 2009). De hecho en la región de Marqués de Comillas, Chiapas donde se llevó a cabo este trabajo el mono aullador negro es capaz de moverse a través de fragmentos de selva, cruzar pastizales para llegar a sitios de vegetación secundaria donde dispersa especies de plantas que acarrea desde los fragmentos y que muy probablemente no se encuentran en hábitat fuertemente alterados, ayudando así su recuperación ecológica (A.



M. González-Di Pierro, obs. Pers.). Por lo tanto, los esfuerzos de conservación que se lleven a cabo en las selvas tropicales, particularmente en la Selva Lacandona, deben tomar en cuenta el papel de los monos aulladores como dispersores de semillas principalmente de especies de semilla grande que suelen ser especies de selva primaria, con el fin de mantener la biodiversidad en esa región.

Sin embargo el esfuerzo realizado en esta investigación para enfatizar la importancia de la presencia de dispersores de semillas en selvas fragmentadas es aún insuficiente. Además de utilizar al mono aullador como especie dispersora de semillas focal, es necesario estudiar el papel de otros frugívoros como dispersores de semillas en ambientes alterados (e.g., fragmentos de selva, vegetación secundaria y potreros abandonados), como por ejemplo la martucha (*Pothos flavus*). Asimismo, es necesario incluir un mayor número de especies de árboles característicos de selvas maduras, para una mejor comprensión del papel de los dispersores primarios y secundarios (i.e., escarabajos coprófagos) en la regeneración de la selva en ambientes alterados. El seguimiento del desempeño de las plántulas producto de semillas ingeridas por dispersores en relación a aquellas producto de semillas no ingeridas es deseable para determinar si el paso por el tracto digestivo de los frugívoros tiene un efecto a largo plazo ( $> 1$  año) sobre el crecimiento y sobrevivencia de las diferentes especies de árboles. Debido a que la fragmentación del bosque tropical es un proceso dinámico su estudio debe de llevarse a cabo a escalas temporales y espaciales amplias (i.e., a nivel de paisaje y dar seguimiento por un tiempo  $> 3$  años) ya que de esta forma se podrá evaluar con mayor precisión los efectos de la fragmentación sobre los diferentes niveles de organización biológica (i.e., individuos, poblaciones, comunidades y ecosistemas).

## CONCLUSIONES GENERALES

- 1) Los monos aulladores (*A. pigra*) en fragmentos de selva, en la Selva Lacandona, pasan mayor tiempo (68.9%) consumiendo frutos inmaduros que hojas inmaduras (31.1%).
- 2) El paso de las semillas por el tracto digestivo de los monos aulladores tiene un efecto positivo sobre la germinación, sobrevivencia y crecimiento de plántulas de algunas especies de semilla grande.
- 3) Los cambios microambientales en los fragmentos de selva, en la Selva Lacandona, afectan negativamente la germinación y sobrevivencia de una especie de selva primaria consumida por aulladores (*Ampelocera hottlei*). Sin embargo las semillas de esta especie ingeridas por aulladores germinaron más rápido que las semillas control y las plántulas de estas semillas ingeridas sobrevivieron en un 100%. Esto quiere decir que la población de *A. hottlei* puede verse limitada en fragmentos debido a los cambios microambientales y a la ausencia del mono aullador negro.
- 4) La desaparición de los monos aulladores puede tener consecuencias negativas en la regeneración de la selva, al afectar la composición en la lluvia de semillas, banco de plántulas y composición de árboles, ya que la riqueza y densidad de especies dispersadas por primates se presentaron en un número más bajo en los fragmentos sin presencia de primates. La desaparición de los primates entonces, de los fragmentos reduce el reclutamiento de un gran número de especies características de selva primaria.
- 5) En términos de manejo y conservación de la Selva Lacandona, es necesario tomar en cuenta el papel que juegan los monos aulladores como dispersores primarios de



## LITERATURA CITADA

- Anzures-Dadda, A. Consecuencias de la fragmentación de la selva sobre las poblaciones de monos aulladores (*Alouatta palliata*) y su papel en la dispersión de semillas y el establecimiento de plántulas de árboles en el norte de Chiapas, México. Tesis de Doctorado, Instituto de Ecología, A.C.
- Arroyo-Rodríguez, V., S. Mandujano, J. Benítez-Malvido, & C. Cuende-Fanton. 2007. The influence of large tree density on howler monkey (*Alouatta palliata mexicana*) presence in very small rain forest fragments. *Biotropica* 39: 760-766.
- Asensio, N., V. Arroyo-Rodríguez, J. C. Dunn, & J. Cristóbal-Azkarate. 2009. Conservation value of landscape supplementation for howler monkeys living in forest patches. *Biotropica* 41: 768-773.
- Babweteera, F., & N. Brown. 2009. Can remnant frugivore species effectively disperse tree seeds in secondary tropical rain forests? *Biodiversity and Conservation* 18: 1611-1627.
- Benítez-Malvido, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* 12: 380-389.
- Benítez-Malvido, J., M. Martínez-Ramos, & E. Ceccon. 2001. Seeds rain vs seed bank and the effect of vegetation cover on the recruitment of tree seedlings in tropical successional vegetation. *Dissertationes Botanicae* 346: 185-203.
- Benítez-Malvido, J., & M. Martínez-Ramos. 2003. Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia. *Conservation Biology* 17: 389-400.
- Bierregaard, R. O., T. E. Lovejoy, V. Kapos, A. A. dos Santos, & R. W. Hutchings. 1992. The biological dynamics of tropical rainforest fragments. *BioScience* 42: 859-866.

- Boyle, S. A. 2008. Human impacts on primate conservation in central Amazonia. *Tropical Conservation Science* 1: 6-17.
- Bruna, E. M. 1999. Seed germination in rainforest fragments. *Nature* 402:139.
- Burkey, T. V., & D. H. Reed. 2006. The effects of habitat fragmentation on extinction risk: mechanisms and synthesis. *Songklanakarin Journal of Sciences and Technology* 28: 9-37.
- Burrows, C. J. 1997. Reproductive ecology of New Zealand forests: Germination behaviour of seeds in varied conditions. *New Zealand Natural Sciences* 23: 53-69.
- Camargo, J. L. C., & V. Kapos. 1995. Complex edge effects on soil moisture and microclimate in Central Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 11: 205-221.
- Chapman, C. A., & L. J. Chapman. 1995. Survival without dispersers: seedling recruitment under parents. *Conservation Biology* 9: 675-678.
- Chapman, C. A., & D. A. Onderdonk. 1998. Forest without primates: Primate/plant codependency. *American Journal of Primatology* 45: 127-141.
- Chiarello, A. G. 2003. Primates of the Brazilian Atlantic forest: The influence of forest fragmentation on survival. Pages 91-121 in L. K. Marsh, editor. *Primates in fragments: Ecology and Conservation*. Kluwer Academic/Plenum Press, New York.
- Cordeiro, N. J., & H. F. Howe. 2001. Low recruitment of trees dispersed by animals in African forest fragments. *Conservation Biology* 15: 1733-1741.
- Cordeiro, N. J., H. J. Ndangalasi, J. P. McEntee, & H. F. Howe. 2009. Disperser limitation and recruitment of an endemic African tree in a fragmented landscape. *Ecology* 90: 1030-1041.

- Cramer, J. M., R. C. G. Mesquita, G. B. Williamson. 2007. Forest fragmentation differentially affects seed dispersal of large and small-seeded tropical trees. *Biological Conservation* 137: 415-423.
- Cristóbal-Azkarate, J., J. Veá, N. Asensio, & E. Rodríguez-Luna. 2005. Biogeographical and floristic predictors of the presence and abundance of mantled howlers (*Alouatta palliata mexicana*) in rainforest fragments at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* 67: 209-222.
- Didham, R. K., J. Ghazoul, N. E. Stork, & A. J. Davis. 1996. Insects in fragmented forest: a functional approach. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 255-260.
- Di Stefano, J. F., Marin, W. A., & M. A. Díaz. 2006. Raíz secundaria embrional asociada a la germinación de *Garcinia intermedia* (Clusiaceae) y su posible papel en la supervivencia de las plántulas. *Revista de Biología Tropical* 3: 927-934.
- Estrada, A., & R. Coates-Estrada. 1984. Fruit eating and seed dispersal by howling monkeys (*Alouatta palliata*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* 6: 77-91.
- Estrada, A., & R. Coates-Estrada. 1996. Tropical rain rainforest fragmentation and wild populations of primates at Los Tuxtlas. *International Journal of Primatology* 5: 759-783.
- Estrada, A., S. Juan-Solano, T. J. Ortiz-Martínez, & R. Coates-Estrada. 1999. Feeding and general activity patterns of a howler monkey (*Alouatta palliata*) troop living in a forest fragment at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* 48: 167-183.

- Ganzhorn, J. U., J. Fietz, E. Rakotovo, D. Schwab, & D. Zinner. 1999. Lemurs and the regeneration of dry deciduous forest in Madagascar. *Conservation Biology* 13: 794-804.
- Gazoul, J. 2005. Pollen and seed dispersal among dispersed plants. *Biological Reviews*. 80: 413-443.
- Gentry, A. H. 1982. Patterns of Neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* 15: 1-85.
- Gilbert, K. A. 2003. Primates and fragmentation of the Amazon forest. Pages 145-157 in L. K. Marsh, editor. *Primates in Fragments: Ecology and conservation*. Kluwer Academic/Plenum, Publishers.
- Herrera, C. M. 1989. Seed dispersal by animals: a role in Angiosperm diversification. *American Naturalist*. 133: 309-322.
- Howe, H. F., & J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Idani, G. 1986. Seed dispersal by pygmy chimpanzees (*Pan paniscus*): A preliminary report. *Primates* 27: 441-447.
- Jordano, P. 1995. Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: A comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. *American Naturalist* 145: 163-191.
- Julliot, C. 1996. Seed dispersal by red howling monkeys (*Alouatta seniculus*) in the tropical rain forest of French Guiana. *International Journal of Primatology* 17: 239-258.

- Julliot, C. 1997. Impact of seed dispersal by red howler monkeys *Alouatta seniculus* on the seedling population in the understorey of tropical rain forest. *Journal of Ecology* 85: 431-440.
- Kapos, V. 1989. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 5:173-185.
- Lambert, J. E. 2001. Red-Tailed guenons (*Cercopithecus ascanius*) and *Strychnos mitis*: Evidence for plant benefits beyond seed dispersal. *International Journal of Primatology* 22: 189-201.
- Laurance, W. F., L. V. Ferreira, J. M. Rankin-de Merona, S. G. Laurance, R. Hutchings, & T. E. Lovejoy. 1998. Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. *Conservation Biology* 12: 460-464.
- Lovejoy, T. E., R. O. Bierregaard, J. M. Rankin, & H. O. R. Schubart. 1983. Ecological dynamics of tropical forests fragments. Pages 377-84 in S. L. Sutton, T. C. Whitmore, and A. C. Chadwick, editors. *Tropical rainforest: ecology and management*, Blackwell, Oxford.
- Malanson, G. P., & Cairns, D. M. 1997. Effects of dispersal, population delays and forest fragmentation on tree migration rates. *Plant Ecology* 131: 67-79.
- Marsh, L. K., & B. A. Loiselle. 2003. Recruitment of black howler fruit trees in fragmented forests of Northern Belize. *International Journal of Primatology* 24: 65-86.
- Melo, F. P. L., D. Lemire, & M. Tabarelli. 2007. Extirpation of large-seeded seedlings from the edge of a large Brazilian Atlantic forest fragment. *Ecoscience* 14: 124129.



- Melo, F. P. L., E. Martínez-Salas, J. Benítez-Malvido, & G. Ceballos. 2010. Forest fragmentation reduces recruitment of large-seeded tree species in a semi-deciduous tropical forest of southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 26: 35-43.
- Mendes, S. L. 1989. Estudio ecológico de *Alouatta fusca* (Primates: Cebidae) en la Estación Biológica de Caratinga, MG. *Revista Nordestina de Biología* 6: 71-104.
- Milton, D., P. J. Van Soest, J. B. Robertson. 1980. Digestive efficiencies of wild howler monkeys. *Physiological Zoology* 53: 402-409.
- Onderdonk, D. A., & C. A. Chapman. 2000. Coping with forest fragmentation: The primates of Kibale National Park, Uganda. *International Journal of Primatology* 21: 587-611.
- Pavelka, M. S. M., & K. H. Knopff. 2004. Diet and activity in black howler monkeys (*Alouatta pigra*) in southern Belize: Does degree of frugivory influence activity level? *Primates* 45: 105-111.
- Pennington, T. D., & J. Sarukhán. 1998. *Árboles Tropicales de México*. 1ª Edición. UNAM-FCE, México, D.F.
- Pinto, L. P., & Setz, E. Z. F. 2004. Diet of *Alouatta belzebul discolor* in an Amazonian Rain Forest of Northern Mato Grosso State, Brazil. *International Journal of Primatology* 25: 1197-1211.
- Pons, T. L., & H. F. J. M. Schröder. 1986. Significance of temperature fluctuation and oxygen concentration for germination of the rice field weeds *Fimbristylis littoralis* and *Scirpus juncoides*. *Oecologia* 68: 315-319.

- Pouvelle, S., S. Jouard, F. Feer, T. Tully, & J. F. Ponge. 2009. The latrine effect: impact of howler monkeys on the distribution of small seeds in a tropical rain-forest soil. *Journal of Tropical Ecology* 25: 239-248.
- Rivera, A., & S. Calmé. 2006. Forest fragmentation and its effects on the feeding ecology of black howlers (*Alouatta pigra*) from the Calakmul area in Mexico. Pages 189-213 in A. Estrada, P. A. Garber, M. S. M. Pavelka, and L. Luecke, editors. *New perspectives in the study of Mesoamerican primates: Distribution, ecology, behavior and conservation*. Kluwer, New York.
- Robertson, A. W., A. Trass, J. J. Ladley, & D. Kelly. 2006. Assessing the benefits of frugivory for seed germination: the importance of the deinhibition effect. *Functional Ecology* 20: 58-66.
- Samuels, I. A., & D. J. Levey. 2005. Effects of gut passage on seed germination: do experiments answer the questions they ask? *Functional Ecology* 19: 365-368.
- Sautu, A., J. M. Baskin, C. C. Baskin, J. Deago, & R. Condit. 2007. Classification and ecological relationships of seed dormancy in a seasonal moist tropical forest, Panama, Central America. *Seed Science Research* 17: 127-140.
- Schupp, E. W. 1998a. Factors affecting post-dispersal seed survival in a tropical forest. *Oecologia* 76: 525-530.
- Schupp, E. W. 1998b. Seed and early seedling predation in the forest understory and in treefall gaps. *Oikos* 51: 71-78.
- Silver, S. C., L. E. T. Ostro, C. P. Yeager, & R. Horwich. 1998. The feeding of the black howler monkey *Alouatta pigra* in northern Belize. *American Journal of Primatology* 45: 263-279.

- Stevenson, P. R., & A. M. Aldana. 2008. Potential effects of Ateline extinction and forest fragmentation on plant diversity and composition in the western Orinoco Basin, Colombia. *International Journal of Primatology* 29: 365-377.
- Stoner, K. E. 1996. Habitat preferences and seasonal patterns of activity and foraging in two troops of mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*) in a rainforest in northeastern Costa Rica. *International Journal of Primatology* 17: 1-30.
- Stoner, K. E., P. Riba-Hernández, K. Vulinec, & J. E. Lambert. 2007a. The role of mammals in creating and modifying seed shadows in tropical forest and some possible consequences of their elimination. *Biotropica* 39: 326-327.
- Stoner, K. E., K. Vulinec, J. Wright, & C. A. Peres. 2007b. Hunting and plant community dynamics in tropical forest: A synthesis and future directions. *Biotropica* 39: 385-392.
- Todd-Bockarie, A. H., & M. L. Duryea. 1993. Seed pretreatment methods to improve germination of the multi-purpose West African forest species *Dialium guineense*. *Forest Ecology and Management* 57: 257-273.
- Totterdel, S., & E. H. Roberts, E. H. 1980. Characteristics of alternating temperatures which stimulate loss of dormancy in seeds of *Rumex obtusifolius* L. and *Rumex crispus* L. *Plant Cell and Environment* 3: 3-12.
- Traveset, A. 1998. Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. *Perspective in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1/2: 151-190.
- Traveset, A., & M. Verdú. 2002. A meta-analysis of gut treatment on seed germination. Pages 339-350 in D. J. Levey, M. Galetti, W. R. Silva, editors. *Frugivores and seed*

- dispersal: ecological, evolutionary and conservation issues. CAB International, Wallingford.
- Tsujino, R., & T. Yumoto. 2009. Topography-specific seed dispersal by Japanese macaques in a lowland forest on Yakushima Island, Japan. *Journal of Animal Ecology* 78: 119-125.
- Vargas-Simón, G., E. J. Moguel-Ordóñez, & R. F. Molina-Martínez. 2003. Caracterización del fruto, semilla y estudios de germinación del guapaque (*Dialium guianense* (Aubl. Sandwith.)). *Universidad y Ciencia* 19: 77-83.
- Vázquez-Yanes, C., & A. Orozco-Segovia. 1984. Fisiología ecológica de las semillas de árboles de la selva tropical. *Ciência*. P. 191-201.
- Vázquez-Yanes, C., & A. Orozco-Segovia. 1993. Patterns of Seed Longevity and Germination in the Tropical Rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 24: 69-87.
- Wang, B. C., & T. B. Smith. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 379-385.