



El Colegio de la Frontera Sur

Impacto de la extracción forestal en los sitios dormideros y
patrones de deposición de semillas de *Ateles geoffroyi*
yucatanensis en Nuevo Becal, Calakmul, México.

TESIS

Presentada como requisito parcial para optar al grado de
Maestría en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural

Por: Guadalupe Velázquez Vázquez

2015

Dedicatoria

A Dios

A mis padres y

Hermanos

*Por acompañarme en este y otros caminos por recorrer, por llenarme de amor,
esperanza, fortaleza y enseñarme a que nada es imposible.*

Agradecimientos

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por otorgarme la beca para realizar mi maestría en El Colegio de la Frontera Sur, unidad Campeche y una estancia en el Departamento de Ecología de la Universidad de Sherbrooke. Al Programa de Apoyo a las Tesis de Maestría (PATM) de El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR).

A la Dirección de la Reserva de la Biosfera de Calakmul, Campeche y autoridades del ejido Nuevo Becal por permitirme desarrollar este trabajo. A mi tutor, el Dr. Rafael Reyna Hurtado y a mis asesores la Dra. Sophie Calmé y el Dr. Víctor Arroyo Rodríguez, por aceptar formar parte de mi comité y brindarme valiosos comentarios que sin duda ayudaron a mejorar el contenido de este trabajo. Les agradezco enormemente toda la confianza, paciencia y apoyo brindado durante el desarrollo de este proyecto.

Un agradecimiento especial a los miembros del comité la Dra. Ligia, el Dr. Juan Carlos y el Dr. Unai por sus valiosas sugerencias para mejorar la tesis. También quiero agradecer al Dr. Darío Navarrete por el apoyo y asesoría en el uso de sistemas de información geográfica, a la M. en C. Mirna Canúl por el apoyo en la identificación de especies de semillas. A mis guías de campo Nicolás Arias y Gilberto Domínguez, y a mis asistentes de campo Joseph Taylor y Rafael Escalante por todo su valioso apoyo.

A todos mis amigos y personas que conocí en mi estancia en ECOSUR y en la Université de Sherbrooke, sin duda me llenaron de buena vibra y me dejaron muy lindos recuerdos. Finalmente agradezco a todas las personas que directa o indirectamente contribuyeron a la elaboración de este trabajo.

ÍNDICE

CAPITULO I

1. Introducción.....	6
2. Objetivos	
2.1 Objetivo general.....	14
2.1 Objetivos particulares.....	14

CAPITULO II.

Sleeping sites of spider monkeys (<i>Ateles geoffroyi</i>) in logged and unlogged forest.....	15
Abstract.....	17
Introduction.....	18
Methods.....	20
Results.....	24
Discussion.....	26
References.....	30

CAPITULO III.

Impacto de la extracción forestal en los patrones de dispersión de semillas por el mono araña en Calakmul, México.....	43
Resumen.....	44
Introducción.....	45
Material y métodos.....	47
Resultados.....	49
Discusión.....	52

CAPITULO IV.

3. Discusión y conclusiones generales.....	55
Referencias bibliográficas.....	57

1. Introducción

Entre los procesos ecológicos más importantes que intervienen en la dinámica de los ecosistemas se encuentra la dispersión de semillas (Howe y Smallwood, 1982). El proceso de dispersión juega un papel importante en la demografía de las poblaciones de plantas y en la estructura y composición de las comunidades vegetales (Terborgh et al., 2002). Los agentes de dispersión pueden ser tanto abióticos (viento, agua), como bióticos (animales) (Chambers y MacMahon, 1994). La dispersión de semillas por animales, es una de las interacciones biológicas más ampliamente distribuidas en el mundo (Webb y Peart, 2000; Wenny, 2001). En los bosques tropicales se estima que más del 75% de las especies de plantas leñosas son dispersadas por vertebrados (Jordano, 2000; Terborgh et al., 2002).

El tipo de dispersión de semillas más generalizado es la endozoocoria que se presenta cuando un animal ingiere un fruto y luego defeca las semillas (Herrera, 1986; Howe, 1989; Andresen, 2002; Link y Di Fiore, 2006). Esta relación ecológica planta-animal es de tipo mutualista, ya que tanto la planta como el animal se benefician. Mediante la ingestión de los frutos, los animales obtienen alimento, y al ingerir las semillas y defecarlas fuera del sitio donde fueron consumidas, la planta logra dispersar sus semillas fuera del árbol parental, donde una mayor acumulación de semillas puede incrementar la mortalidad y limitar su reclutamiento (Wang y Smith, 2002).

El proceso de dispersión es muy importante porque confiere diversas ventajas ecológicas a las plantas, las cuales pueden ser expresadas a través de tres hipótesis (revisado por Howe y Smallwood, 1982): 1) hipótesis del escape de Janzen (1970) y Connell (1971), 2) hipótesis de colonización, y 3) hipótesis de dispersión dirigida (Howe, 1989). La hipótesis del escape propone que la probabilidad de sobrevivencia es mayor

para las semillas, a medida que la distancia al árbol parental aumenta, ya que bajo estos árboles se presenta una alta mortalidad de semillas y/o plántulas, causada por la acción de depredadores y/o patógenos, así como por la competencia intraespecífica por recursos limitantes como la luz y nutrientes. La hipótesis de colonización plantea que entre mayor sea el número de sitios de deposición donde los dispersores defequen las semillas (deposición aleatoria con patrón disperso), mayor será la probabilidad de que éstas encuentren sitios adecuados para su establecimiento (Howe y Smallwood, 1982). La hipótesis de dispersión dirigida establece que algunas semillas pueden ser depositadas en micro sitios con características especiales (e.g. claros de bosque) donde la supervivencia de las semillas o plántulas será mayor. Estos factores podrían disminuir la alta mortalidad que se presenta en los estadios más críticos en el ciclo de vida de las plantas (semillas y plántulas) (Howe y Miriti, 2004).

Desde la perspectiva de la planta no solo es importante la cantidad de semillas dispersadas, sino también la calidad de la dispersión; aspecto relacionado con la eficacia del dispersor (Schupp et al., 2002). Ambos componentes (calidad y cantidad) dependen de las características conductuales y morfológicas del dispersor (i.e. manipulación de los frutos y semillas) (Julliot, 1996; Jordano, 2000). La cantidad de dispersión se refiere al número de semillas dispersadas, el cual depende del número y el tiempo que duran las visitas del dispersor así como a la cantidad de semillas dispersadas por visita. La calidad se refiere tanto al procesamiento interno (tratamiento que se da a la semilla al pasar por el tracto digestivo) así como a la manipulación externa de las semillas y la probabilidad que las semillas sean defecadas sin daños y que se establezcan en sitios apropiados para su germinación y establecimiento (Schupp, 1993).

Entre los principales animales dispersores de semillas se encuentran los primates (Andresen, 2002; Stevenson et al., 2002; Chapman y Russo, 2006; Arroyo-Rodríguez et al., 2015). Los primates constituyen entre el 25 y 40% de la biomasa total de vertebrados frugívoros del bosque tropical (Chapman, 1995). Se encuentran entre los vertebrados frugívoros arbóreos más grandes y son capaces de remover una gran cantidad de semillas a través de grandes distancias, desempeñando un importante papel en la dinámica del bosque (Balcom y Chapman, 2003; Wotton y Kelly, 2012).

En general, los primates pueden dispersar semillas a través de dos patrones de deposición, de manera “dispersa” en especies que defecan de manera solitaria, como *Ateles* sp, *Cebus capucinus* y *Brachyteles arachnoides*, o de manera “agregada” cuando las especies defecan en grupo, como *Alouatta* spp (Howe, 1989; Russo y Augspurger, 2004; Wehncke et al., 2004; Chapman y Russo, 2006; Ponce-Santizo et al., 2006). Sin embargo, la mayoría de las especies de primates son sociales y es común que al final del día los individuos se agrupen en sitios dentro de su área de actividad conocidos como “sitios dormideros” (González-Zamora et al., 2012).

Los sitios dormideros pueden estar formados por uno o más árboles donde depositan una gran cantidad de excretas con semillas de diversas especies, por lo que estos sitios pueden funcionar como focos de reclutamiento de plántulas y tener un papel de gran relevancia para el mantenimiento y regeneración del bosque (Chapman, 1989; Julliot, 1996; Andresen, 2002; Russo y Augspurger, 2004; Muñoz et al., 2011; Gonzales-Zamora et al., 2014).

La agrupación de semillas en los “sitios dormideros” puede aumentar la mortalidad de semillas (Janzen, 1970; Connell, 1971). Sin embargo, se ha demostrado que la mortalidad debida a patógenos o depredadores no está necesariamente

correlacionada con la densidad de semillas y plántulas debajo del árbol parental o de un árbol dormidero (Terborgh, 1993; Burkey, 1994). De hecho, se ha encontrado que debajo de los árboles dormideros se presenta un alto reclutamiento de plántulas debido al alto contenido de nutrientes (Feeley, 2005). Asimismo, el arribo constante y la alta concentración de semillas en estos sitios, puede saturar a los depredadores ocasionando menor daño que en las semillas distribuidas aleatoriamente y de manera dispersa (Augspurger y Kitajima, 1992).

Feeley (2005) encontró que las áreas donde los monos aulladores (*Alouatta* spp.) depositan sus excretas con mayor frecuencia están enriquecidas en nitrógeno (N) y fosforo (P) en comparación con las áreas de los alrededores. Dos Santos et al. (2010) mostraron que las letrinas de monos aulladores rojos (*Alouatta seniculus*), además de estar enriquecidas en nutrientes, tienen un pH más elevado, lo cual incrementa la fertilidad del suelo. La gran cantidad de nutrientes debajo de los árboles dormideros favorece principalmente la germinación de plantas con altos requerimientos de nutrientes como lianas y árboles pioneros (Pouvelle et al., 2009). Del mismo modo, Bravo (2011) mostró que las letrinas de monos aulladores (*Alouatta caraya*) presentaban hasta cuatro veces más densidad de plántulas en comparación con los alrededores. Otro estudio con el gorila (*Gorilla gorilla*) mostró que la tasa de supervivencia de plántulas fue mayor en los sitios en donde se presentaba hasta el 50% de sus defecaciones (Tutin et al., 1991). Por lo anterior, es evidente que la deposición agregada de semillas en los sitios dormideros no necesariamente afecta su sobrevivencia.

Los primates dispersan semillas también de manera dispersa en diferentes lugares a lo largo de sus recorridos diarios (Russo y Augspurger, 2004; Chaves et al.,

2011). Siguiendo la hipótesis de escape de Janzen (1970) y Connell (1971) y la hipótesis de colonización de Howe y Smallwood (1982) esto permitiría a las semillas alcanzar nuevos hábitats que pueden tener condiciones favorables para su establecimiento y así mantener la diversidad genética. La dispersión va a depender de los patrones de movimiento de las especies dispersoras, que generalmente aumenta con el tamaño del dispersor (Wotton y Kelly, 2012). Así, *Lagothrix lagothricha* dispersa semillas a distancias desde 100 m hasta 1.5 km (Stevenson, 2000). Especies de menor tamaño como *Cebus capucinus* y *Cebus apella* dispersan semillas a distancias de 100-400 m del árbol parental (Wehncke y Dominguez, 2007).

A través de estos dos patrones de deposición los primates pueden cubrir superficies importantes del bosque con excretas que contienen un alto número de semillas y nutrientes (Schupp et al., 2002; Russo y Augspurger, 2004). Sin embargo, la eficacia en la dispersión de semillas por las diferentes especies de primates es muy variable y depende de características como su comportamiento, tamaño, patrón de forrajeo, tasas de retención de alimentos y porcentaje de frugivoría, entre otras (Schupp, 1993; Amato y Estrada, 2010). Por ejemplo, algunas especies pueden presentar un porcentaje de frugivoría alto (e.g. 88.0% en el mono capuchino, *Cebus* spp.; Wehncke y Domínguez, 2007). Sin embargo otras tienen una dieta altamente variable y pueden sobrevivir con bajo consumo de frutos (e.g. mono aullador *Alouatta* spp. Dias y Rangel-Negrín, 2015). Algunas especies de primates pueden dispersar frutos con semillas muy grandes. Por ejemplo, *L. lagothricha* dispersa semillas de un tamaño entre 18 y 33 mm de largo (Stevenson et al., 2005). En especies de primates más pequeñas, como el tamarino (*Leontopithecus rosalia*), las semillas dispersadas tienen un promedio de 3 mm de diámetro (Lapenta y Oliveira, 2008). Otras especies de

primates generalmente dañan las semillas que consumen (Chapman y Chapman, 1996). Por lo tanto, si bien todas las especies de primates pueden dispersar semillas por endozoocoria su eficacia como dispersores puede ser variable.

El mono araña (*Ateles geoffroyi*) es uno de los principales dispersores de semillas del Neotrópico; características como su tamaño, comportamiento, movimientos, y dieta lo convierten en un dispersor eficaz de semillas (González-Zamora et al., 2009; 2014; Chaves et al., 2011). Presenta un alto nivel de frugivoría al dedicar entre 55 y 85% de su tiempo a alimentarse de una alta diversidad de frutos. A través de su rango de distribución en Mesoamérica, se alimenta de 364 especies de plantas incluyendo géneros como *Brosimum*, *Manilkara*, *Ficus* y *Spondias* entre otras (González-Zamora et al., 2009). Aunado a su dieta, su tamaño corporal mayor que otros primates le permite ingerir y dispersar una gran cantidad de semillas, sobre todo semillas grandes (e.g. *Manilkara zapota*; Gutiérrez-Granados y Dirzo, 2010). Además, las semillas que pasan por el tracto digestivo de este primate presentan altos porcentajes de éxito en su germinación (e.g. 83.3%; Chaves et al., 2011). Los tiempos cortos de retención de semillas en el tracto digestivo y la alta movilidad del mono araña le permite depositar una gran cantidad de semillas de manera dispersa en una gran superficie de bosque (Link y Di Fiore, 2006). Además, defecan de manera agregada debajo de los sitios dormideros. Generalmente, los sitios dormideros se encuentran cerca de árboles de alimentación (Chapman et al., 1989), de tal manera que a través del año, de acuerdo a la disponibilidad de recursos, rotan el uso de estos sitios; debido a este comportamiento se les ha denominado forrajeadores de múltiples sitios centrales (Chapman et al., 1989). Los sitios dormideros pueden estar distribuidos dentro de un área de actividad que puede ser muy amplia, comúnmente de más de 100 ha (Asensio et al., 2012). Así,

los monos araña contribuyen al intercambio genético, mantenimiento y regeneración de los ecosistemas donde viven. Esto es de gran relevancia sobre todo actualmente que la mayor parte de los ecosistemas donde estos primates habitan son paisajes fragmentados y/o sujetos a actividades de extracción forestal (González-Zamora y Mandujano, 2003; Chaves et al., 2011).

La extracción forestal es una actividad que ocasiona impactos negativos en muchas especies de plantas y animales (Asner et al., 2005; Aide et al., 2013). En esta actividad se talan árboles de gran tamaño y de interés comercial como la caoba (*Swietenia* sp.) y el cedro rojo (*Cedrella* sp.) (Gutiérrez-Granados y Dirzo, 2009). Muchas veces se utiliza maquinaria pesada para talar y arrastrar a largas distancias a través de la apertura de senderos de arrastre ocasionando una serie de efectos negativos, pues además del daño directo provocado por la extracción de madera, se presentan daños colaterales (Thiollay, 1997; Aleixo, 1999). Por ejemplo, en Malasia, Johns (1992) encontró que la extracción de 3.3% de los árboles provoca que el 50.9% de los árboles circundantes sean eliminados o dañados. Del mismo modo, Uhl y Vieira (1989) encontraron que la extracción de 1.7% de árboles en Pará, Brasil, ocasionó daño al 26% de los árboles vecinos. En otro trabajo, en Belice, Whitman et al. (1997) encontraron que la extracción de árboles de *Swietenia macrophylla* dañaba alrededor del 50% de los árboles vecinos.

La extracción de madera puede modificar el dosel de los árboles, lo que podría alterar la disponibilidad de recursos y el uso del hábitat afectando principalmente a animales dependientes del dosel como los primates arborícolas, así como el papel que estos animales desempeñan como dispersores de semillas. De hecho, se ha mostrado que la tala afecta la presencia de primates como el mono araña ocasionando efectos

directos en el reclutamiento y diversidad de especies dispersadas por esta especie como *Manilkara zapota* (Gutiérrez-Granados y Dirzo, 2009). Lo anterior puede tener importantes consecuencias en la dinámica, estructura y composición de las poblaciones de plantas (Chapman et al., 2007; Stevenson y Aldana, 2008). Sin embargo, la información es escasa pero de gran interés sobre todo actualmente que los monos araña están siendo obligados a habitar paisajes modificados por el hombre. Con base en lo anterior en este estudio se presenta información acerca de la distribución, densidad y características de sitios dormideros y los patrones de deposición de semillas por el mono araña (*Ateles geoffroyi yucatanensis*) entre un bosque sujeto a extracción forestal y uno fuera del área sujeta al manejo forestal.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo General

- Comparar las características de los sitios dormideros y la dispersión de semillas a través de los patrones de deposición agregado y disperso por el mono araña (*Ateles geoffroyi yucatanensis*) entre sitios sujetos a explotación forestal y sitios fuera del área de explotación forestal en el ejido Nuevo Becal en Calakmul, México.

2.2 Objetivos Particulares

- Describir las características de los sitios dormideros, su densidad, distribución espacial dentro de sus áreas de acción y la distancia entre dormideros en un bosque explotado y uno conservado.
- Determinar la cantidad y diversidad de especies de semillas encontradas en los sitios dormideros en ambos sitios de estudio.
- Ubicar los eventos de deposición de excretas a través de los movimientos de los monos, la frecuencia, distancia entre deposiciones, y las especies de semillas dispersadas.

El primer objetivo particular de este estudio se realizó con cuatro grupos de monos araña y se describe en el segundo capítulo que fue sometido a la revista *American Journal of Primatology*. El segundo y tercer objetivos particulares se realizaron con dos de esos grupos y se presentan en el tercer capítulo que será sometido como nota científica a la revista *Neotropical Primates*.

CAPITULO II.

Sleeping sites of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in logged and unlogged tropical forests

Manuscrito enviado a la revista American Journal of primatology



Short title: Sleeping sites of spider monkeys

Sleeping sites of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in logged and unlogged tropical forests

GUADALUPE VELÁZQUEZ-VÁZQUEZ^{1*}, RAFAEL REYNA-HURTADO¹, VICTOR ARROYO-RODRÍGUEZ², SOPHIE CALMÉ³, MATHIEU LÉGER-DALCOURT³, AND DARÍO A. NAVARRETE⁴

¹Departamento de Conservación de la Biodiversidad, El Colegio de la Frontera Sur, (ECOSUR), Campeche, Campeche, México.

²Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Morelia, Michoacán, México.

³Département de biologie, Université de Sherbrooke, Quebec, Canadá.

⁴Laboratorio de Información Geográfica, El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.

*Correspondence to: Guadalupe Velázquez-Vázquez, Departamento de Conservación de la Biodiversidad, El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), ghavg@hotmail.com

Abstract

Selective logging can have negative effects on biodiversity, as well as on key ecological processes such as seed dispersal and forest regeneration; yet the impact that timber extraction may have on animal behavior and habitat use has been poorly explored. We tested if the density, distribution, and composition of sleeping sites (SS) used by spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) differ between two logged and two unlogged forests in the Calakmul region, southeastern Mexico. A total of 74 SS (0.11 SS/ha) were recorded. The density of SS did not differ between forest conditions. Most (97.2%) SS were located in medium-stature semi-evergreen forest, and only 2.8% in low-stature seasonally inundated forest. In all four sites, the vast majority of SS were found within areas of intense use (core areas) within the activity area, thus showing an aggregated spatial distribution, particularly in areas containing a greater density of feeding trees. Approximately half (51.4%) of the SS were composed of one single large tree (42.2 ± 21.9 cm, mean diameter \pm SD), from a small number of tree species such as *Lonchocarpus castelloyi*, *Bucida buceras* and *Lysiloma latisiliquum*. The current level of timber extraction seems to have a low impact on the density, distribution and composition of SS. Yet because the selected sleeping trees are subject to timber extraction, the availability of SS are expected to decrease in the coming decades, potentially modifying the habitat use and ranging pattern of this primate species, as well as their role as seed dispersers.

Keywords: activity area; core area; Mexico; latrine; Neotropical primates; seed dispersal; sleeping tree; timber extraction.

INTRODUCTION

Selective logging is a pervasive driver of forest degradation across the tropics [Asner et al., 2009], with negative impacts on many plant and animal species [Fredericksen & Fredericksen, 2002; Heydon & Bulloh, 1997; Putz et al., 2001], including primates [Chapman et al., 2002; Gutiérrez-Granados et al., 2010; Johns, 1992]. Logging can also alter soil properties and forest regeneration [reviewed by Malhi et al., 2014; Putz et al., 2001], as well as ecological interactions such as frugivory, seed dispersal and seedling recruitment [e.g., Gutiérrez-Granados et al., 2010; Johns, 1992]. Nevertheless, the impact that timber extraction may have on animal behavior and habitat use is largely unknown, particularly for primates [but see Chapman et al., 2000]. This information is required to design effective conservation strategies; particularly considering that timber extraction is an economically important activity that is increasingly common in tropical forests worldwide [Ariyanti et al., 2008; Asner et al., 2005; Berry et al., 2010; Malhi et al., 2014].

For herbivorous primates that are principally tree-dwellers, timber extraction can modify the tree canopy, potentially altering resource availability and habitat use. Sleeping sites (SS) are an important resource for many tree-dwelling primates, which depend on suitable SS for their daily activity patterns and survival [e.g., Anderson, 1998; Smith et al., 2007]. The selection of SS by primates depends on many factors. For example, nocturnal monkeys (*Aotus* spp.), gibbons (*Hylobates lar*), and spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) select SS composed of one or several closely spaced large trees with dense foliage to sleep, most probably as a strategy to hide from predators and as protection from adverse climatic conditions [Aquino & Encarnación, 1986; González-Zamora et al., 2012; Reichard, 1998]. Also, many primate species (e.g., *Ateles geoffroyi*, *Callithrix jacchus*, *Collobus vellerosus*, *Saguinus* spp.) select SS located near available food resources to reduce travel costs and increase foraging efficiency [Asensio et al., 2012a; Chapman, 1989; González-Zamora et al., 2014; Mendes-Pontes & Lira, 2005; Smith et al., 2007;

Teichroeb et al., 2012]. Thus, the loss and alteration of SS as a consequence of selective logging could limit the persistence of primates in human-modified tropical landscapes, but to our knowledge, no study to date has tested the effect of timber extraction on primates' selection of SS.

Here, we tested if the density, distribution, and composition of SS used by spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) differ between logged and unlogged forests in the Calakmul region, southeastern Mexico. In this region, ca. 200 km² are being devoted to timber extraction following the norms established by the Forest Stewardship Council. Yet the impact that such management practices may have on primates is unknown. Spider monkeys show fission-fusion social dynamics [Aureli & Schaffner, 2008], i.e., they split to forage in subgroups of variable size and composition during the day, and may congregate in larger subgroups in the evening to sleep in SS formed by one or several sleeping trees [Chapman, 1989; González-Zamora et al., 2012, 2014; Russo & Augspurger, 2004]. As they often return to the same SS after their feeding excursions, they have been considered “multi-central place foragers” [sensu Chapman et al., 1989]. Spider monkeys deposit copious amounts of dung and seeds in latrines located beneath SS [González-Zamora et al., 2012, 2014, 2015; Russo et al., 2006]. For example, González-Zamora et al. [2014] found that 8 communities of spider monkeys deposited > 45,000 seeds (> 5 mm in length) from 68 plant species during a 13-mo period. Thus, spider monkeys' latrines represent hotspots of seedling recruitment, hence having a key role in forest regeneration [González-Zamora et al., 2014, 2015; Russo & Augspurger, 2004; Russo & Chapman, 2011]. Understanding the impact that selective logging may have on the density, spatial distribution and composition of SS has, therefore, critical ecological and conservation implications. Such information is particularly urgent because spider monkeys are increasingly forced to inhabit human-modified landscapes, which are subject to timber and wood extraction.

We hypothesized that timber extraction limits the availability of suitable sleeping trees. In particular, we predicted that the density of SS will be lower in logged than in unlogged forests. Also, because the availability of food resources may be lower and spatially more dispersed in logged than in unlogged forests, the distribution of SS will be spatially more dispersed in logged forests. Regarding the composition and structure of SS, we predicted that monkeys will rely on fewer tree species and smaller trees in logged forests, particularly if sleeping trees are subject to timber extraction.

METHODS

Study Area

We performed the study in the Nuevo Becal *ejido*, a communally shared land adjacent to the Calakmul Biosphere Reserve, Calakmul municipality, Campeche, Mexico (18°40'07.7" N, 89°12'34.3" O) (Fig. 1). This *ejido* has an extension of 520 km², of which 200 km² are devoted to timber extraction. The climate is warm and sub-humid, with annual temperatures averaging 27 °C, and annual precipitation ranging from 600 to 1200 mm [García et al., 2002]. A dry season occurs from December to May, and a rainy season from June to September. The vegetation is mainly composed of medium-stature semi-evergreen forest, with trees reaching heights of 20-25 m, and low-stature seasonally inundated forest, with a tree stratum below 15 m. Low- to medium-stature seasonal forests (with trees ranging from 5 to 15 m in height), and secondary forests are also present in the study sites [Vester et al., 2007].

Study Sites and Primates' Ranging Behaviour

We studied 4 independent spider monkeys' (*Ateles geoffroyi yucatanensis*) groups: two groups ("Bajo" and "Cedral") located in conserved (i.e., unlogged) forests (C1 and C2, hereafter)

separated by at least 5 km, and two groups (“Xiate” and “Frontera”) in logged forests (L1 and L2, hereafter) separated by at least 2 km (Fig. 1). We observed each subgroup during a 15-days period per month for 5 consecutive months in 2014 (C1 and L1: January-May; C2 and L2: March-July). We sampled as many focal individuals as possible using focal animal sampling. Data were collected from dawn to dusk, totaling 248 h of focal observations (47.5 h in C1, 52.4 h in C2, 69.4 h in L1, and 78.8 h in L2). Once a subgroup was located, we followed a randomly selected focal adult individual for the greatest amount of time possible, ideally until they started resting at night in a SS. When the focal individual was lost of sight, we followed another adult individual from the same subgroup or searched a different subgroup. We recorded the spatial location of focal individuals every 10 min to estimate the activity area and core area of each group (see below). In order to assess the association between SS distribution and the availability of feeding trees we identified and recorded the location (with GPS) of all tree species used by the monkeys to feed (see below).

Density and Spatial Distribution of Sleeping Sites

The SS were defined as one or more trees in which the monkey rested and underneath which excrements had accumulated in latrines. González-Zamora et al. [2012] considered all latrines located at < 10 m among each other as belonging to the same SS in the Lacandona rainforest, Mexico, but based on our direct observations of groups before dawn in the study sites, we found subgroups sleeping in trees located up to 35 m among each other. Thus, to be more conservative in our estimations of SS density within each site, all latrines located at < 35 m among each other were considered as belonging to the same SS. We calculated the density of SS by dividing the number of SS by the activity area of each group. To assess the spatial distribution of SS, we recorded the geographic location of all SS with a GPS, as well as the vegetation type

where they were located. When SS were composed of two or more trees, their geographic location was estimated from the centroid of such group of sleeping trees. All sleeping trees were identified at the species level and the diameter at breast height (DBH) was measured. To estimate the availability of trees that could be potentially used as sleeping trees, we recorded all trees with a DBH ≥ 10 cm in 30 randomly distributed 50×2 -m plots in C1 and L1 (3,000 m² of sampling area per site), and in 74 circular plots of 10-m radius each in sites C2 and L2 (23,247 m² of sampling area per site).

We estimated inter-SS distances with the Hawth's Tools-Nearest neighbor extension for ArcGIS 9.3. To evaluate the spatial distribution of the SS we used the Average Nearest Neighbor (ANN) index:

$$ANN = \frac{\bar{D}_o}{\bar{D}_E}$$

where \bar{D}_o is the average distance between each SS and its closest neighbor, and \bar{D}_E is the average expected distance expressed as a function of a random pattern.

$$\bar{D}_o = \sum_{i=1}^n d_i$$

$$\bar{D}_E = \frac{0.5}{\sqrt{n/A}}$$

where d_i is the distance between SS $_i$ and its nearest neighboring SS, n is the total number of SS, and A is the area that encapsulates all the recorded SS. Values of ANN < 1 indicate an aggregated distribution, and values > 1 a dispersed pattern [Mitchell, 2005].

Activity Area of Spider Monkeys

We used the minimum convex polygon (MCP) and Fixed Kernel methods to estimate the activity area (MCP and Fixed Kernel) and core areas (Fixed Kernel) of each group based on the density distribution of primate locations; i.e., according to Fixed Kernel activity areas were defined as the 95% probability contour and core areas as the 50% probability contour. We calculated both areas with the Hawth's tools extension in ArcGis 9.3 software.

Selection of Sleeping Trees

To identify the preference of spider monkeys for specific sleeping tree species, we used the Manly's standardized selection index [Manly et al., 2002], which is one of the simplest and most effective methods for measuring resource preference. It is based on the selection ratio w_i , which is defined as the proportional use divided by the proportional availability of each resource: i.e., $w_i = o_i/\pi_i$, where o_i is the proportion of the sleeping trees used from the species i , and π_i is the proportion of available trees from the species i in the activity area (see vegetation sampling above). A w_i value > 1 indicates a positive selection, < 1 indicates avoidance, and a value around 1 indicates that the species of sleeping tree is used proportionally to its availability. We used the χ^2 statistic to test for significant deviations from 1 [Manly et al., 2002].

Distribution of SS and the Availability of Feeding Trees

To test if the distribution of SS was related to the availability of feeding trees, we determined the number of feeding trees in the Moore neighborhood [Moore, 1962; Kary, 2004] of SS and in a similar number of sites selected at random within the home range of the group. To do this, we constructed a grid with a cell size of 1 ha on the map of activity areas (Fig. 1). This cell size is smaller than spider monkeys' daily foraging movements [1.0-1.5 km: Link & Di Fiore,

2006; 0.5 km: by Asensio et al., 2009], allowing for the detection of potential neighboring effects. We then calculated the number of feeding trees within each of the 8 cells neighboring the cells containing SS and randomly selected cells (where no SS had been detected) with the Hawth's Tools-Sampling Tools function in ArcGis 9.3. We finally used a simple logistic regression to test if the presence of SS is positively related to the abundance of feeding trees within its Moore neighborhood.

Statistical Analyses

To test for differences between logged and unlogged forests in the density of SS and in mean inter-SS distances we used Student's t-tests. To test for differences among sites in the size (DBH) of sleeping trees, we used analyses of variance (ANOVA). We also used Student's t-tests to evaluate if the DBH of sleeping trees was significantly higher than the DBH of available trees within the activity area (one analysis per species). All statistical analyses were performed in the Statistics v. 17.0 software (SPSS Inc., Chicago, IL, USA). We finally compared the number of SS and feeding trees between the activity areas and the core areas with a χ^2 test using the HABUSE software [Byers et al., 1984].

RESULTS

Density of Sleeping Sites

In total, we recorded 74 SS in 668.7 ha of sampling area (i.e., 0.11 SS/ha). Considering the activity area of each spider monkey group, the density of SS did not differ significantly between forest conditions ($t = 1.66$, $df = 2$, $P = 0.24$), being 0.11 and 0.16 SS/ha in L1 and L2, and 0.04 and 0.10 SS/ha in C1 and C2, respectively.

Spatial Distribution of Sleeping Sites and Feeding Trees

In all study sites, SS had an aggregated distribution (C1: ANN = 0.74, $P = 0.002$; C2: ANN = 0.92, $P = 0.050$; L1: ANN = 0.43, $P < 0.0001$; L2: ANN = 0.68, $P < 0.0001$). Most SS (61.4%) were separated by less than 100 m among each other. Although mean inter-SS distance was 3 times higher in C2 (336.3 ± 279.5 m, mean \pm SD), than in L2 (84.8 ± 40.4 m), L1 (91.5 ± 55.1 m) and C1 (98.1 ± 67.2 m), it did not differ significantly between forest conditions ($t = 0.39$, $df = 1$, $P = 0.76$).

The presence of SS was positively related to the abundance of feeding trees in their Moore neighborhood (logistic regression, $\chi^2 = 8.31$, $P < 0.01$). The core areas of each group represented less than 20% of the activity area in all sites (Table I). In most cases, the numbers of SS and feeding trees present within core areas were significantly greater than expected by chance (i.e., considering the number of SS and feeding trees in the activity area; Table I).

All SS recorded in C1, C2, and L2 were found in medium-stature semi-evergreen forest. Although most (14 SS, 87.5%) sleeping sites in L1 were also located in this forest type, 2 SS (12.5%) were found in low-stature seasonally inundated forest (Fig. 1).

Characteristics of Sleeping Sites

Approximately half (51.4%) of the SS were composed of a single sleeping tree and showed only one latrine (Table II). The average (\pm SD) DBH of sleeping trees was 42.2 ± 21.9 cm, which did not differ among sites ($F_{3,127} = 1.28$, $P = 0.28$; Fig. 2). In total, we recorded 128 sleeping trees from 21 species, with more than half (55%) of the trees belonging to three species: *Bucida buceras* (Combretaceae), *Lonchocarpus castelloi* (Fabaceae), and *Lysiloma latisiliquum* (Leguminosae) (Table III). Spider monkeys actively selected some of the tree species, such as *B. buceras* and *L. castelloi* in C1, an unidentified species (locally called “celestillo”) and *L.*

latisiliquum in C2, *Talisia oliviformis* and *Swietenia macrophylla* in L1, and “celestillo” and *L. castelloi* in L2 (Table III). In most cases, the sleeping trees showed a DBH higher than the conspecific trees that were not used as sleeping trees within their respective activity areas; yet, the difference was not significant for all species (Table III).

DISCUSSION

This paper describes the density, distribution, and composition of SS used by spider monkeys, and assesses, for the first time, the impact that timber extraction may have on SS characteristics. Our findings reveal that there are at least 0.11 SS/ha in the study region; most of them (97.2%) located in medium-stature semi-evergreen forest. In all study sites, SS showed an aggregated distribution, particularly in core areas within their activity area, which contained a greater density of feeding trees. Approximately half of the SS were composed of one single large tree, from a small number of tree species, particularly from *Lonchocarpus castelloi*, *Bucida buceras* and *Lysiloma latisiliquum*. Interestingly, and contrary to our expectations, the density, distribution and composition of SS did not differ between logged and unlogged forests, suggesting that current levels of timber extraction have had a low impact on SS characteristics

The diet of spider monkeys is principally composed of fruits [Di Fiore et al., 2008; González-Zamora et al., 2009] whose availability is strongly variable in time and space. Thus, to reduce travel costs and increase their foraging efficiency, spider monkeys usually place their SS close to their feeding areas [e.g., Chapman et al., 1989]. This means that the density and distribution of SS could be highly variable across sites [e.g., Asensio et al. 2012a; González-Zamora et al., 2012], depending on the distribution and availability of food resources [Asensio et al. 2012b; Chapman et al., 1989; González-Zamora et al., 2015]. Consistent with these ideas, we found that the density of SS was strongly variable across sites (ranging from 0.04 to 0.16 SS/ha),

but the vast majority of SS were distributed in medium-stature semi-evergreen forest, which is the vegetation type with higher fruit availability (i.e., with larger trees and a higher number of plant species consumed by mammals) in the region [Reyna-Hurtado et al., 2009]. Also, the occurrence of SS was positively related to the density of feeding trees, and most SS were found in the core of activity areas, which are known to have a higher concentration of food trees [Asensio et al. 2012a; Ramos-Fernández et al., 2013].

Interestingly, the density of SS recorded for our study area was far below the figures reported by González-Zamora et al. [2012] for the Lacandona rainforest, Mexico (0.25 SS/ha). This can be related to the fact that the spatial and temporal variation in fruit availability is higher in medium-stature semi-evergreen forests than in rainforests, thus promoting SS to be spatially more dispersed in the former than in the latter vegetation type. In fact, the scarcity of fruiting trees in seasonal forests can lead spider monkeys to stay near feeding trees until they are depleted [Chapman, 1987]. This may explain why the density of SS is notably lower in seasonal medium-stature semi-evergreen forests than in non-seasonal tropical rainforests. Furthermore, we cannot rule out the possibility that the differences were caused by the definition of SS as González-Zamora et al. (2012) determined a shorter range (max 10 m among latrines) to define the spatial limits of a SS while in our study we used a larger range (max 35 m).

Regarding the composition of SS, we verified that, as previously reported [González-Zamora et al., 2012], spider monkeys do not select SS at random, but they usually used SS composed of 1-2 large trees from a few tree species (Tables II and III). The species that were actively selected by the monkeys included *Bucida buceras*, *Lysiloma latisiliquum*, and *Lonchocarpus casteloi*. These tree species have a similar architecture, such as tall (up to 18 m high) and straight trunks, with large crowns (i.e., with abundant and very long lateral branches). Thus, in agreement with previous studies [Chapman, 1989; González-Zamora et al., 2012; Pozo,

2005], spider monkeys may select SS that: (i) are adequate for their suspensory locomotion, (ii) give support and comfort in the face of adverse climatic conditions, and (iii) give protection against predators [also see Di Bitetti et al., 2000; Teichroeb et al., 2012; Youlatos, 2002]. Similar results have been reported for other primates, such as tamarins (*Saguinus mystax* and *S. fuscicollis*) [Heymann, 1995; Smith et al., 2007] and the black-and white snub-nosed monkey (*Rhinopithecus bieti*) [Cui & Xiao, 2006].

Furthermore, the majority (60%) of sleeping trees belonged to species subject to timber extraction due to their commercial value, such as mahogany (*Swietenia macrophylla*), and particularly the three species most frequently used as SS: black olive (*Bucida buceras*), machiche (*Lonchocarpus castilloi*), and Caribbean walnut (*Lysiloma latisiliquum*). It is therefore highly probable that the availability of sleeping trees will decrease in the coming decades, potentially threatening the maintenance of spider monkey populations, as well as their key ecological roles (e.g., seed dispersal) [Chapman et al., 2002; Chaves et al., 2011; González-Zamora et al., 2014, 2015; Plumptre & Reynolds, 1994].

Ecological and Conservation Implications

This study supports the idea that SS are an important resource for spider monkeys. They do not select SS at random, but they use large trees from a small subset of tree species whose architecture may provide protection from predators and adverse climatic conditions [Aquino & Encarnación, 1986; González-Zamora et al., 2012; Reichard, 1998]. Also, SS are strategically located near available food resources to increase foraging efficiency [Asensio et al., 2012a; Chapman, 1989; González-Zamora et al., 2014; Mendes-Pontes & Lira, 2005; Smith et al., 2007; Teichroeb et al., 2012]. In fact, SS showed a clumped distribution, and most of them were separated by less than 100 m among each other. Because these monkeys deposit copious amounts

of dung and seeds in latrines located beneath SS [González-Zamora et al., 2012, 2014; Russo et al., 2006], particularly beneath those more frequently used [González-Zamora et al., 2015], and these latrines may represent hotspot of seedling recruitment [Russo & Augspurger, 2004; Russo & Chapman, 2011], the repeated use of SS by spider monkeys may contribute to create a patchy spatial distribution of preferred fruit-tree species [i.e., “food gardens” sensu Milton 1980] through the forest [Arroyo-Rodríguez et al., 2015; González-Zamora et al., 2012, 2014, 2015]. In fact, because many food species are subject to timber extraction [Bolland et al., 2006] spider monkeys would be dispersing such tree species, thus contributing to the maintenance of these tree species in logged forests. Additional long-term studies in the region are required to monitor the availability of sleeping trees and the dynamics of primate populations in logged forests to guarantee that current levels of timber extraction are sustainable and do not compromise the persistence of this endangered primate species [see Brown & Gurevitch, 2004; Chapman et al., 2002; Plumptre & Reynolds, 1994].

ACKNOWLEDGMENTS

GVV obtained a MSc scholarship from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, CONACYT and an internship from the Ecology Department of the University of Sherbrooke. ECOSUR and the University of Sherbrooke provided the funding required for the field work. A special thank is extended to those who helped with field work, including J. Taylor, R. Escalante, N. Arias, G. Domínguez, H. Marshall, M. Lafrenière, C. Martineau, F. Beaulieu, L. Gaillard, M. Chénier, and S. Côté-Bourgoin. We thank the authorities of the Nuevo Becal ejido for allowing us to carry out this study. This project was approved by the authorities from ECOSUR, Université de Sherbrooke, Reserva de la Biosfera de Calakmul (REBICA) and Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT).

REFERENCES

- Anderson JR. 1998. Sleep, sleeping sites, and sleep-related activities: awakening to their significance. *American Journal of Primatology* 46:63–75.
- Aquino R, Encarnación F. 1986. Characteristics and use of sleeping sites in *Aotus* (Cebidae : Primates) in the Amazon lowlands of Peru. *The American Naturalist* 11:319–331.
- Ariyanti NS, Bos MM, Kartawinata K, et al. 2008. Bryophytes on tree trunks in natural forests, selectively logged forests and cacao agroforests in Central Sulawesi, Indonesia. *Biological Conservation* 141:2516-2527.
- Arroyo-Rodríguez V, Andresen E, Bravo SP, Stevenson PR. 2015. Seed dispersal by howler monkeys: current knowledge, conservation implications, and future directions. In: Kowalewski M., Garber, P.A., Cortés-Ortiz, L., Urbani, B., Youlatos, D., editors. *Howler Monkeys: Behavior, Ecology and Conservation*. New York: Springer. p. 111–139.
- Asensio N, Korstjens AH, Aureli F. 2009. Fissioning minimizes ranging costs in spider monkeys: a multiple-level approach. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63:649–659.
- Asensio N, Lusseau D, Schaffner CM, Aureli F. 2012a. Spider monkeys use high-quality core areas in a tropical dry forest. *Journal of Zoology* 287:250–258.
- Asensio N, Schaffner CM, Aureli F. 2012b. Variability in core areas of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in a tropical dry forest in Costa Rica. *Primates* 53:147–56.
- Asner GP, Knapp DE, Broadbent EN, et al. 2005. Selective logging in the Brazilian Amazon. *Science* 310:480–481.
- Asner GP, Rudel TK, Aide TM, et al. 2009. A contemporary assessment of change in humid tropical forests. *Conservation Biology* 23:1386–95.

- Aureli F, Schaffner CM. 2008. Social interactions, social relationships and the social system of spider monkeys. In: Campbell CJ, editors. Spider monkeys: behavior, ecology and evolution of the genus *Ateles*. Cambridge University Press. p 236–265.
- Berry NJ, Phillips OL, Lewis SL, et al. 2010. The high value of logged tropical forests: lessons from northern Borneo. *Biodiversity and Conservation* 19:985–997.
- Brown KA, Gurevitch J. 2004. Long-term impacts of logging on forest diversity in Madagascar. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 101:6045–6049.
- Bolland LP, Drew AP, Vergara-Tenorio C. 2006. Analysis of a natural resources management system in the Calakmul Biosphere Reserve. *Landscape and Urban Planning* 74:223–241.
- Byers CR, Steinhorst RK, Krausman PR. 1984. Clarification of a technique for analysis of utilization-availability data. *Journal of Wildlife Management* 48:1050–1053.
- Chapman CA. 1987. Patch use and patch depletion by the spider and howling monkeys of Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Behaviour* 105:99–116
- Chapman CA. 1989. Spider monkey sleeping sites: Use and availability. *American Journal of Primatology* 18:53–60.
- Chapman CA, Chapman LJ, McLaughlin RL. 1989. Multiple central place foraging by spider monkeys: travel consequences of using many sleeping sites. *Oecologia* 79:506–511.
- Chapman CA, Balcom SR, Gillespie TR, et al. 2000. Long-term effects of logging on African primate communities: a 28-year comparison from Kibale National Park, Uganda. *Conservation Biology* 14:207–217.
- Chaves OM, Stoner KE, Arroyo-Rodríguez V, et al. Effectiveness of spider monkeys (*Ateles geoffroyi vellerosus*) as seed dispersers in continuous and fragmented rainforests in Southern Mexico. *International Journal of Primatology* 32:177–192.

- Cui LW, Xiao W (2006) Sleeping sites of black-and white snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus bieti*) at Baima Snow Mountain, China. *Journal of Zoology* 270: 192–198.
- Di Bitetti MS, Maris E, Vidal L, et al. 2000. Sleeping site preferences in Tufted Capuchin monkeys (*Cebus apella nigrinus*). *American Journal of Primatology* 274:257–274.
- Di Fiore A, Link A, DEW JL. 2008. Diets of wild spider monkeys. In C. J. Campbell (Ed.). *Spider monkeys: Behavior, ecology and evolution of the genus Ateles*. Cambridge University Press, New York. p 81–137.
- Fredericksen NJ, Fredericksen TS. 2002. Terrestrial wildlife responses to logging and fire in a Bolivian tropical humid forest. *Biodiversity and Conservation* 11:27–38.
- García G, Palacio-Prieto JL, Ortiz-Pérez MA. 2002. Reconocimiento geomorfológico e hidrográfico de la Reserva de la Biosfera de Calakmul, México. *Investigaciones Geográficas. Boletín del Instituto de Geografía, UNAM* 48:7-23.
- González-Zamora A, Arroyo-Rodríguez V, Chaves OM, et al. 2009. Diet of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in Mesoamerica: current knowledge and future directions. *American Journal of Primatology* 71:8–20.
- González-Zamora A, Arroyo-Rodríguez V, Oyama K, et al. 2012. Sleeping sites and latrines of spider monkeys in continuous and fragmented rainforests: implications for seed dispersal and forest regeneration. *PLoS ONE* 7:e46852.
- González-Zamora A, Arroyo-Rodríguez V, Escobar F, et al. 2014. Contagious deposition of seeds in spider monkeys sleeping trees limits effective seed dispersal in fragmented landscapes. *PLoS ONE* 9:e89346.
- González-Zamora A, Arroyo-Rodríguez V, Escobar F, et al. 2015. Sleeping tree fidelity of the spider monkeys shapes community-level seed rain patterns in continuous and fragmented rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 31:305–313.

- Gutiérrez-Granados G, Dirzo R. 2010. Indirect effects of timber extraction on plant recruitment and diversity via reductions in abundance of frugivorous spider monkeys. *Journal of Tropical Ecology* 26:45–52.
- Heydon MJ, Bulloh P. 1997. Mousedeer densities in a tropical rainforest: the impact of selective logging. *Journal of Applied Ecology* 34:484–496.
- Heymann EW. 1995. Sleeping habits of tamarins, *Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis* (Mammalia: Primates: Callitrichidae), in north-eastern Peru. *Journal of Zoology* 237: 211–226.
- Johns AD. 1992. Effects of “selective” timber extraction on rain forest structure and composition and some consequences for frugivores and folivores. *Biotropica* 20:31–37.
- Kari J. 2004. Theory of cellular automata: A survey. *Theoretical Computer Science* 334: 3-33.
- Link A, Di Fiore A. 2006. Seed dispersal by spider monkeys and its importance in the maintenance of Neotropical rain forest diversity. *Journal of Tropical Ecology* 22:235–246.
- Malhi Y, Gardner TA, Goldsmith GR, et al. 2014. Tropical forests in the Anthropocene. *Annual Review of Environmental Resources* 39:125–159.
- Manly BF, McDonald LL, Thomas DL, et al. 2002. Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies. Massachusetts: Kluwer Press. p 214.
- Mendes-Pontes AR, Lira SM. 2005. Sleeping sites of common marmosets (*Callithrix jacchus*) in defaunated urban forest fragments: a strategy to maximize food intake. *Journal of Zoology* 266:55–63.
- Milton K. 1980. The foraging strategy of howler monkeys. New York: Columbia University Press. p 426.
- Mitchell A. 2005. The ESRI guide to GIS analysis, Vol. 2: spatial Measurements and Statistics. Esri Press: Redlands, CA, USA. p 220-252.

- Moore EF. 1962. Machine models of self-reproduction, Proc. Symp. in Applied Mathematics 14:17–33
- Plumptre AJ, Reynolds V. 1994. The effect of selective logging on the primate populations in the budongo Forest Reserve, Uganda. *Journal of Applied Ecology* 31:631–641.
- Pozo WE. 2005. Caracterización de los dormitorios usados por *Ateles belzebuth* en el parque Nacional Yasuní, Ecuador. *Neotropical Primates* 13:27–34.
- Putz FE, Blate GM, Redford KH, et al. 2001. Tropical forest management and conservation of biodiversity: An overview. *Conservation Biology* 15:7–20.
- Ramos-Fernández G, Smith Aguilar SE, Schaffner CM, et al. 2013. Site fidelity in space use by spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in the Yucatan Peninsula, Mexico. *PLoS ONE* 8: e62813.
- Reichard U. 1998. Sleeping sites, sleeping places, and presleep behavior of gibbons (*Hylobates lar*). *American Journal of Primatology* 62:35–62.
- Reyna-Hurtado R, Rojas-Flores E, Tanner GW. 2009. Home range and habitat preferences of white-lipped peccary groups (*Tayassu pecari*) in a seasonal tropical forest of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Journal of Mammalogy* 90:1199-1209.
- Russo SE, Augspurger CK. 2004. Aggregated seed dispersal by spider monkeys limits recruitment to clumped patterns in *Virola calophylla*. *Ecology Letters* 7:1058–1067.
- Russo SE, Portnoy S, Augspurger CK. 2006. Incorporating animal behavior into seed dispersal models: Implications for seed shadows. *Ecology* 87: 3160–3174.
- Russo SE, Chapman CA. 2011. Primate seed dispersal: Linking behavioral ecology with forest community structure. In: Campbell CJ, Fuentes AF, MacKinnon KC, Panger M, Bearders S, editors. *Primates in perspective*. Oxford: Oxford University Press. p 523–534.
- Smith AC, Knogge C, Huck M, et al. 2007. Long-term patterns of sleeping site use in wild saddleback (*Saguinus fuscicollis*) and mustached tamarins (*S. mystax*): effects of foraging,

thermoregulation, predation, and resource defense constraints. *American Journal of Physical Anthropology* 134: 340–53.

Teichroeb JA, Holmes JA, Sicotte P. 2012. Use of sleeping trees by ursine colobus monkeys (*Colobus vellerosus*) demonstrates the importance of nearby food. *Primates* 53:287–296.

Vester HFM, Lawrence D, Eastman JR, et al. 2007. Land change in the southern Yucatan and Calakmul Biosphere Reserve: effects on habitat and biodiversity. *Ecological Applications* 17:989–1003.

Youlatos D. 2002. Positional behavior of black spider monkeys (*Ateles paniscus*) in French Guiana. *International Journal of Primatology* 23:1071–1093.

Table I. Activity area and core area of spider monkeys in two logged (L1 and L2) and two conserved (C1 and C2) sites in Calakmul, Mexico. The number of sleeping sites (SS) and feeding trees (FT) within the core areas and activity areas are also indicated. The symbols (-, +, =) indicate if the number of SS and FT was significantly lower, higher, or equal that expected based on their availability within their activity area.

Sites	Activity area (ha)	Core area, ha (%)		Core area		Activity area		<i>P</i>
				Obs.	Exp.	Obs.	Exp.	
C1	202.0	24.5 (12.1)	SS	8 (+)	2.66	14 (-)	19.33	< 0.01
			FT	19 (+)	7.52	43 (-)	54.49	< 0.01
C2	161.8	13.5 (8.3)	SS	4 (+)	0.58	3 (-)	6.41	< 0.01
			FT	29 (+)	5.89	42 (-)	65.10	< 0.01
L1	144.3	28.0 (19.4)	SS	4 (=)	3.10	12 (=)	12.88	0.57
			FT	100 (+)	30.8	59 (-)	128.0	< 0.01
L2	160.6	18.0 (11.2)	SS	11 (+)	3.24	18 (-)	25.75	< 0.01
			FT	22 (+)	6.16	33 (-)	48.84	< 0.01

Table II. Characteristics, abundance, and density of sleeping sites (SS) used by spider monkeys in two logged and two unlogged (i.e., conserved) sites.

Sites	SS per site		SS characteristics		
	Abundance	Density (SS/ha)	No. trees, and latrines	Number	(%)
<i>Conserved sites</i>					
C1	23	0.10	1, 1	9	(39.1)
			4, 4	1	(4.3)
			2, 3	2	(8.7)
			2, 1	3	(13.0)
			1, 2	2	(8.7)
			2, 2	4	(17.4)
			4, 5	1	(4.3)
			2, 3	1	(4.3)
C2	7	0.04	1, 1	6	(85.7)
			4, 4	1	(14.3)
<i>Logged sites</i>					
L1	16	0.11	1, 1	8	(50.0)
			2, 2	4	(25.0)
			2, 3	1	(6.3)
			3, 4	2	(12.5)
			2, 1	1	(6.3)
L2	28	0.16	1, 1	15	(53.6)
			3, 3	6	(21.4)
			4, 4	1	(3.6)
			2, 1	4	(14.3)
			2, 2	2	(7.1)

Table III. Use and availability of tree species for spider monkey sleeping sites (*Ateles geoffroyi yucatanensis*) in conserved and managed sites. The density of trees is expressed as the number of individuals / sampled and available Surface area. A Manly index (w_i) in bold indicates selection by the species. Significant values of the Student's t-test at the $\alpha = 0.05$ threshold are indicated in bold.

Species	N ^o trees and (density)		w_i	Average DBH and (range) (cm)		<i>t</i>
	Used	Available		Used	Available	
<i>Conserved sites</i>						
C1						
<i>Sickingia salvadorensis</i>	1 (4.95)	7 (0.23)	0.56	30.6	17.7 (12.0-27.7)	-
<i>Swietenia macrophylla</i>	7 (3.56)	10 (0.33)	2.78	40.2 (28.3-51.9)	37.7 (28.0-45.2)	0.68
<i>Bucida buceras</i>	9 (4.45)	4 (0.13)	8.94	59.5 (25.5-114)	51.4 (36.3-83.7)	0.54
<i>Lonchocarpus castelloi</i>	4 (1.98)	4 (0.13)	3.98	43.9 (40.4-47.4)	21.6 (12.4-33.1)	4.17
<i>Pouteria</i> spp.	4 (1.98)	60 (2.00)	0.27	33.5 (29.9-35.0)	17.0 (10.2-31.2)	5.85
<i>Caesalpinia gaumeri</i>	6 (2.97)	7 (0.23)	3.41	36.4 (23.9-42.0)	32.7 (11.5-67.7)	0.48
<i>Brosimum alicastrum</i>	1 (4.95)	46 (1.53)	0.09	49	27 (10.2-151.8)	-
<i>Exothea diphylla</i>	4 (1.98)	5 (0.17)	3.18	26.3 (22.9-33.4)	15.4 (10.5-20.7)	3.48
<i>Ficus cotinifolia</i>	2 (9.90)	7 (0.23)	1.14	29.1 (22.0-36.3)	28.4 (10.8-50.0)	0.06
<i>Cosmocalyx spectabilis</i>	1 (4.95)	4 (0.13)	0.99	22.1	24.2 (18.4-35.0)	-
<i>Vitex gaumeri</i>	1 (4.95)	5 (0.17)	0.80	82.1	24.0 (12.4-37.2)	-
C2						
<i>Lonchocarpus castelloi</i>	1 (6.18)	16 (0.06)	0.15	24.4	28.9 (10.6-57.2)	-
<i>Lysiloma latisiliquum</i>	3 (1.85)	3 (0.01)	2.50	32.7 (28.0-41.2)	48.2 (39.2-63.6)	1.76
Unidentified	4 (2.47)	1 (0.00)	10.00	37.8 (25.9-61.8)	21.1	-
<i>Managed sites</i>						
L1						
<i>Brosimum alicastrum</i>	5 (3.46)	40 (1.33)	0.40	51.9 (30.4-72.9)	32.2 (10.2-76.4)	2.41
<i>Swietenia macrophylla</i>	7 (4.85)	8 (0.27)	2.81	32.4 (30.2-39.2)	30.9 (10.5-46.3)	0.29
<i>Talisia oliviformis</i> .	2 (2.00)	3 (0.10)	3.21	27.1 (23.4-29.9)	25.5 (14.5-42.0)	1.86
<i>Bucida buceras</i>	3 (2.00)	7 (0.23)	1.37	33.7 (25.4-40.7)	30.8 (15.6-65.8)	0.26
<i>Ficus</i> sp.	4 (2.77)	6 (0.20)	2.14	72.9 (29.6-142.6)	18.6 (10.2-29.6)	2.47

<i>Swietenia macrophylla</i>	3 (2.00)	3 (0.10)	3.21	36.9 (28.0-42.7)	38.4 (35.0-43.3)	0.29
<i>Lysiloma latisiliquum</i>	1 (6.93)	2 (0.07)	1.60	148.0	34.1 (30.1-38.2)	-
<i>Exothea diphylla</i>	1 (6.93)	8 (0.27)	0.40	31.6	16.9 (10.2-31.8)	-
<i>Protium copal</i>	1 (6.93)	13 (0.43)	0.24	14.3	18.9 (10.3-41.5)	-
L2						
<i>Manilkara zapota</i>	1 (6.23)	93 (0.40)	0.12	38.6	34.4 (10.2-78.8)	-
<i>Bucida buceras</i>	4 (2.49)	24 (0.10)	1.81	44.2 (22.5-90.5)	35.1 (11.3-87.9)	0.76
<i>Caesalpinia mollis</i>	2 (1.25)	-		26.5 (23.1-29.9)	-	-
<i>Caesalpinia gaumeri</i>	1 (6.23)	4 (0.02)	2.71	23.2	48.1 (34.3-62.0)	-
<i>Ficus</i> sp.	3 (1.87)	59 (0.26)	0.55	51.3 (20.0-79.3)	34.7 (12.2-153.0)	1.26
<i>Licaria peckii</i>	1 (6.23)	12 (0.05)	0.90	30.0	19.7 (10.2-39.4)	-
<i>Lonchocarpus casteloi</i>	3 (1.87)	2 (0.01)	16.26	30.5 (24.5-34.5)	29.5 (19.3-38.8)	0.11
<i>Lysiloma latisiliquum</i>	10 (6.23)	12 (0.05)	9.04	41.7 (16.2-53.8)	32.3 (12.1-61.0)	1.51
Unidentified	4 (2.49)	1 (0.00)	43.37	37.8 (25.9-61.8)	21.1	-
<i>Pouteria</i> sp.	1 (6.23)	130 (0.57)	0.08	24.1	15.0 (10.0-40.3)	-
<i>Protium copal</i>	1 (6.23)	37 (0.16)	0.29	19.3	16.3 (10.2-85.6)	-
<i>Pseudobombax ellipticum</i>	3 (1.87)	11 (0.01)	2.96	69.4 (52.2-80.3)	69.4 (12.8-80.3)	2.49
<i>Simarouba glauca</i>	1 (6.23)	9 (0.04)	1.20	29.2	20.0 (11.7-47.1)	-
<i>Swartzia cubensis</i>	2 (1.25)	13 (0.06)	1.67	26.7 (23.8-29.6)	33.3 (12.1-77.2)	0.48
<i>Swietenia macrophylla</i>	1 (6.23)	5 (0.00)	2.17	51.4	31.6 (18.9-43.8)	-

FIGURE LEGENDS

Figure 1. Location of the study forest sites within the Campeche State, Mexico. The small polygons with the black outline represent activity areas of the four groups of spider monkeys. The spatial distribution of sleeping sites (▲) and feeding trees (+) used by four groups of spider monkeys within their activity areas are also indicated. Such areas were estimated with the minimum convex polygon method (blue line) and with the Fixed Kernel method at 95% (yellow line) and 50% (red line). The groups are located in two logged forests [L1 and L2] and two conserved (i.e., unlogged) forests [C1 and C2].

Figure 2. Diameter at breast height of trees used as sleeping sites by the spider monkey in two logged (L1 and L2) and two unlogged (C1 and C2) forests. The median (solid line), 25th and 75th percentiles (boundaries of boxes), 10th and 90th percentiles (whiskers above and below box plots), and each outlier (points outside 10th and 90th) are indicated for each site.

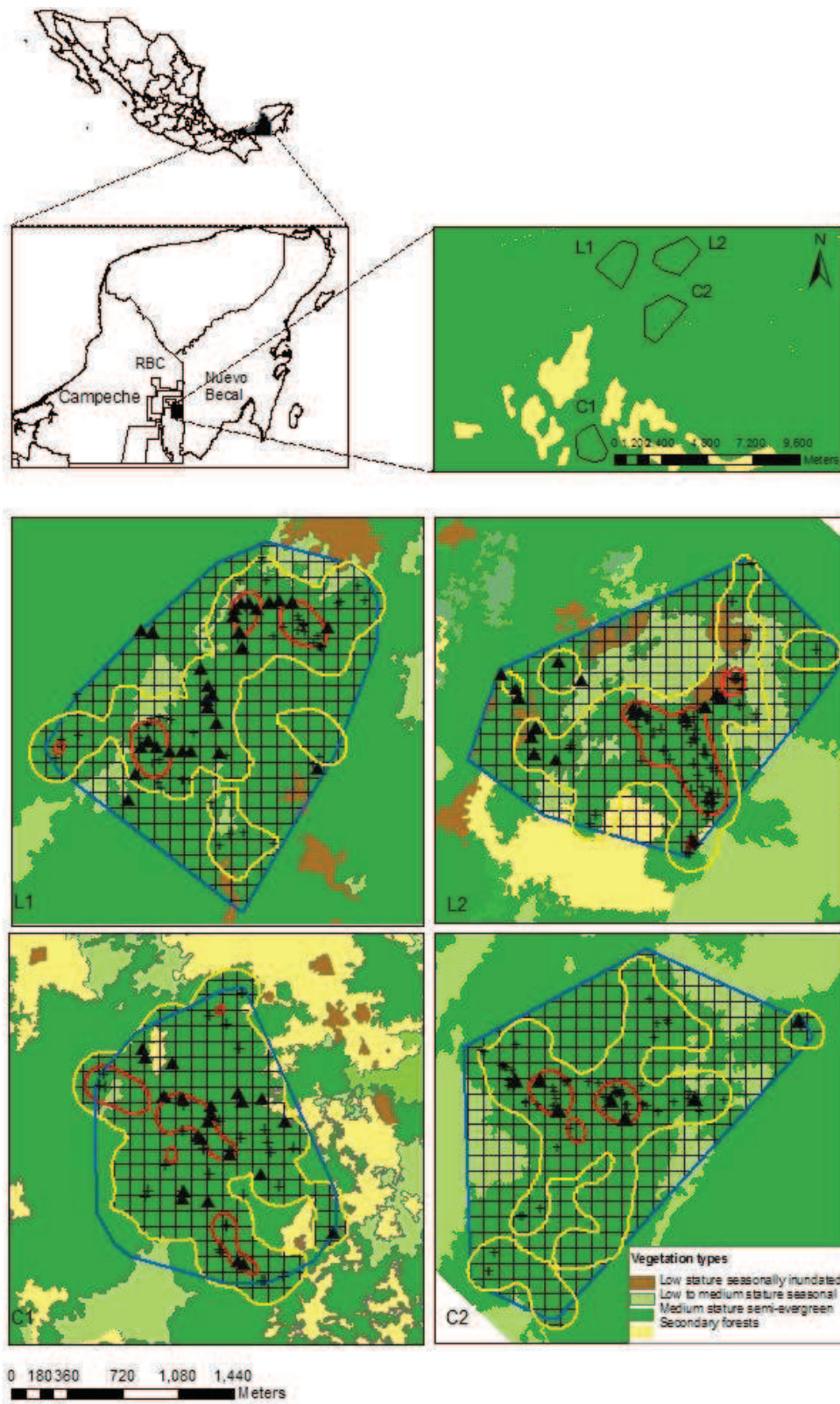


Figure 1

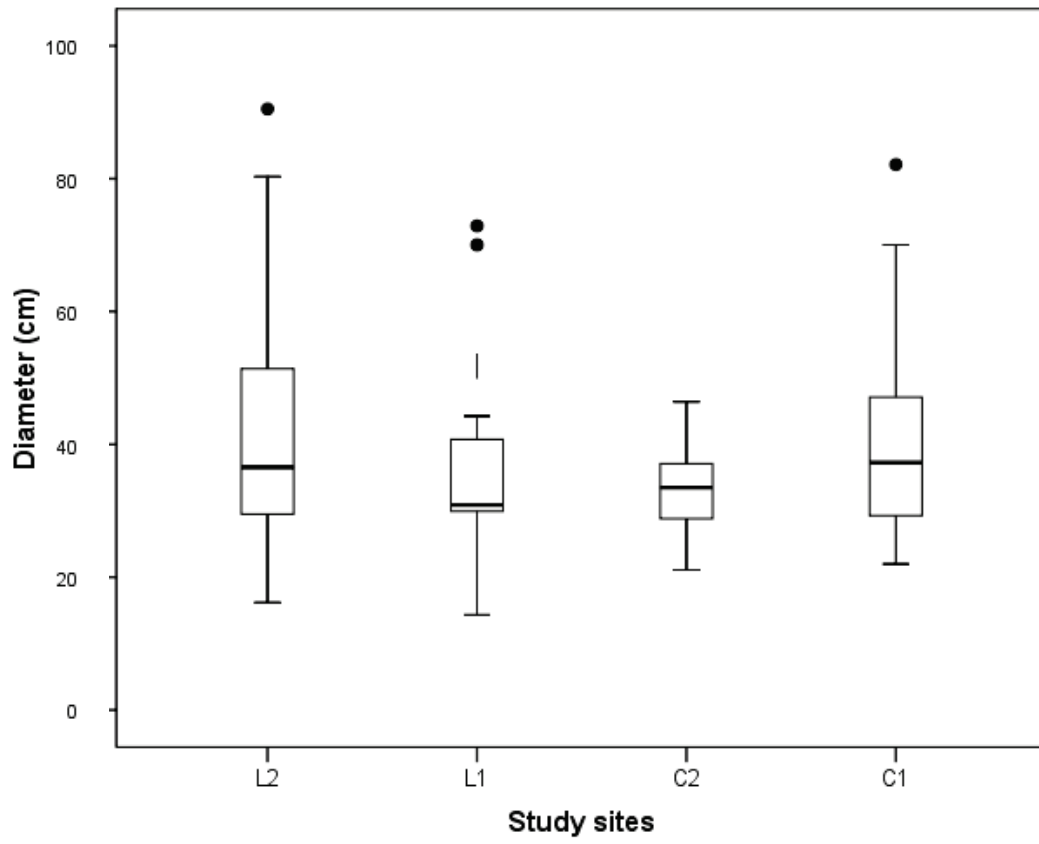


Figure 2

CAPITULO III.

Impacto de la extracción forestal en los patrones de dispersión de semillas por el mono araña en Calakmul, México

Manuscrito en preparación



Fotografía: Rafael Escalante

Impacto de la extracción forestal en los patrones de dispersión de semillas por el mono araña en Calakmul, México

Guadalupe Velázquez-Vázquez¹, Rafael Reyna-Hurtado², Sophie Calmé³, Víctor Arroyo-Rodríguez³, Joseph Taylor⁴

¹Departamento de Conservación de la Biodiversidad, El Colegio de la Frontera Sur, (ECOSUR), Campeche, Campeche, México.

²Département de biologie, Université de Sherbrooke, Québec, Canada J1K 2R.

³Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Morelia, Michoacán, México.

⁴The University of Manchester, Oxford road, M13 9PL, Reino Unido, Manchester Lancashire.

Resumen

La extracción forestal puede ocasionar impactos negativos en plantas y animales y en procesos ecológicos como la dispersión de semillas, afectando principalmente a especies dependientes del dosel como los primates arborícolas. En este estudio evaluamos el impacto de la extracción forestal en los patrones de dispersión de semillas: agregado (semillas debajo de árboles dormideros) y disperso (a través de sus recorridos) con dos grupos de *A. Geoffroyi* que habitan un área forestal comunitaria en Calakmul, México; un grupo se encuentra en una área sujeta a extracción forestal, y otro en un sitio conservado fuera del área forestal. Encontramos que los monos araña pueden remover las semillas de los árboles que se alimentan a distancias >300 m, depositando un rango de 1-4 especies de semillas por excreta. Asimismo, debajo de los árboles dormideros encontramos un total de 18 especies de semillas en el sitio conservado, y 12 en el sitio explotado. Los árboles dormideros usados de manera más frecuente presentaron una mayor diversidad de especies de semillas. La abundancia de semillas por especie en el sitio conservado fue 2.68 veces mayor que en el sitio aprovechado. En ambos sitios, las especies principalmente dispersadas fueron *Dyospiros* sp. y *Pseudolmedia oxyphyllaria*. La mayoría (95%) de excretas colectadas en ambos sitios presentaron semillas intactas (i.e. no dañadas). Aunque encontramos algunas diferencias en los patrones de deposición en el sitio explotado vs conservado, debido al pequeño tamaño muestral, estos resultados deben ser tomados con cautela, pero sugieren que la efectividad de los monos araña como dispersores de semillas es menor en bosques sujetos a extracción forestal.

Palabras clave: dispersión de semillas, árboles dormideros, patrón agregado, patrón disperso, región Calakmul.

Introducción

En Latinoamérica, como en el resto del mundo, los bosques han estado sujetos en las últimas décadas a un rápido proceso de destrucción y fragmentación principalmente por actividades antrópicas (Aide et al., 2013; Malhi et al., 2014). Actualmente, la extracción de madera es una de las principales actividades económicas que se están desarrollando en los bosques tropicales y cada vez incrementan en frecuencia y extensión (Asner et al., 2005). Esta actividad ocasiona una serie de impactos negativos en plantas y animales, pues además del daño directo provocado por los árboles talados, una gran cantidad de árboles adyacentes mueren o se vuelven más susceptibles al ataque de plagas y enfermedades (Johns, 1988; Whitman et al., 1997). Por tanto, la extracción forestal provoca cambios en la vegetación que afecta principalmente a animales de tamaño medio y grande como los primates (Tabarelli y Peres, 2002).

Los primates principalmente aquellos con una dieta basada en frutos (Andresen, 2002; Stevenson et al., 2002; Muñoz-Lazo et al., 2011) desempeñan un importante papel en la dispersión de semillas. La dispersión de semillas es uno de los procesos de mayor relevancia en la distribución de plantas, mantenimiento y regeneración de las comunidades vegetales (Howe y Smallwood, 1982). Los primates brindan diversos beneficios a las plantas al dispersar las semillas, entre los cuales se incluyen el transporte a largas distancias que favorece el intercambio genético entre poblaciones vegetales (Culot et al., 2010) y un riesgo disminuido de mortalidad de las semillas por competencia, depredadores, hongos y patógenos (Janzen, 1970; Connell, 1971). Sin embargo, la dispersión de semillas espacialmente agregada (semillas debajo de los dormideros) también puede saturar a los depredadores (Augspurger y Kitajima, 1992; Bravo, 2011) y la concentración de nutrientes como nitrógeno (N) y fósforo (P) en los dormideros producto de la materia fecal favorece la germinación y establecimiento de plántulas (Dos Santos

et al., 2010). Los dormideros pueden funcionar como focos de reclutamiento de semillas y plántulas en diferentes partes del bosque (González-Zamora et al., 2012). En ese sentido, ambos patrones de deposición son complementarios y ofrecen ventajas en la dispersión de semillas.

Entre los primates frugívoros, los monos araña se han catalogado como eficaces dispersores de semillas porque se alimentan de una alta diversidad de especies, depositan semillas en condición intacta (Chaves et al., 2011), incluso semillas de mayor tamaño que otros primates o taxa (Lapenta y Oliveira, 2008; Link y Di Fiore, 2006), a través de grandes distancias (Suarez, 2006). Además, usan varios árboles dormideros depositando altas cantidades de semillas de diversas especies bajo dichos árboles (Russo y Augspurger, 2004; Gonzales-Zamora et al., 2012; 2014). Sin embargo, esta función de los monos araña peligra fuera de las áreas naturales protegidas y tienen que sobrevivir en sitios fragmentados o sujetos a actividades de extracción forestal (González-Zamora y Mandujano, 2003; Gutiérrez-Granados y Dirzo, 2009). Debido a que la extracción forestal ha incrementado (Aide et al., 2013) y que no se sabe los impactos de esta actividad en varios procesos ecológicos, nos propusimos evaluar el patrón de deposición disperso y agregado de dos grupos de monos araña que habitan un sitio sujeto a extracción forestal y otro en donde no hay extracción forestal en el Ejido Nuevo Becal, Calakmul, México.

Se planteó la hipótesis de que la explotación forestal altera la estructura del bosque y la disponibilidad de recursos, en particular árboles usados para alimentarse y para descansar (González-Zamora et al., 2012). Por lo tanto, se espera que los monos del grupo donde hay explotación forestal viajen más lejos en búsqueda de recursos aumentando las distancias de dispersión. Asimismo, los monos pueden verse obligados a diversificar su dieta (Chaves et al., 2011) por lo tanto se espera que la diversidad y abundancia de semillas defecadas mediante el patrón agregado y disperso sea mayor en el sitio explotado. Asimismo, se espera que las letrinas

de los árboles dormideros utilizados con mayor frecuencia presenten una mayor diversidad de especies de semillas que las de dormideros utilizados ocasionalmente.

Material y métodos

Sitio de estudio. El estudio se llevó a cabo en el ejido Nuevo Becal, aledaño a la Reserva de la Biosfera de Calakmul, localizado en las coordenadas 19°15' y 17°48' N y 89°09'04'' y 90°29'05'' W, en la porción sureste del estado de Campeche, México. El ejido tiene una extensión de 520 km², de los cuales la mitad está destinada al aprovechamiento forestal. El clima es cálido subhúmedo (Aw), con una temperatura media anual alta de 27°C y una baja de 18°C. La precipitación media anual oscila entre 600-12000 mm (Galindo-Leal, 1999), con una fuerte estacionalidad. Se presenta una temporada seca de diciembre a mayo y una temporada de lluvias de junio a noviembre. La vegetación incluye selvas medianas subperennifolias que se caracterizan por presentar árboles que alcanzan alturas entre 20 y 25 m, selvas bajas inundables subcaducifolias con un estrato menor a 15 m, selvas bajas caducifolias con árboles de entre 5 y 15 m de altura y vegetación secundaria (Vester et al., 2007).

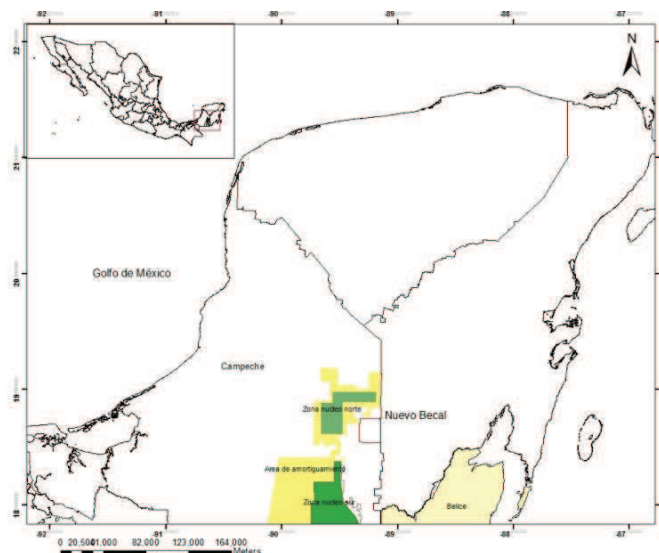


Figura 1. Ejido Nuevo Becal, región de Calakmul, sureste de México

Grupos de estudio. El estudio se desarrolló con dos grupos de monos araña (*Ateles geoffroyi yucatanensis*). Un grupo llamado a continuación (C1) se encuentra en un sitio donde no se presenta extracción forestal y otro grupo llamado (E1) se encuentra en un sitio donde se lleva a cabo extracción forestal. Cada grupo fue observado durante un periodo de 15 días por mes, durante la temporada seca, de enero a mayo de 2014, utilizando el método de registro animal focal (Altmann, 1974), tratando de mantener el mayor tiempo en contacto con el individuo focal. Todos los individuos focales eran adultos. Cuando el focal se perdía de vista, se continuaba el seguimiento con otro individuo del mismo sub grupo que se encontrara a ≤ 5 m del primer individuo focal.

Patrones de deposición disperso y agregado. Consideramos que un individuo dispersaba semillas de manera dispersa cuando defecaba de manera solitaria a lo largo de sus recorridos (Russo y Augspurger, 2004; Wehncke et al., 2004). El lugar de cada evento de defecación fue geoposicionado y la excreta fue colectada siempre y cuando cayera al piso o quedara en hojas o ramas. Las excretas fueron guardadas en una bolsa de plástico etiquetada con información de la hora, tipo de vegetación, y sexo del individuo que defecó (hembra, macho).

El patrón agregado se consideró cuando los monos defecaban debajo de los árboles que utilizaban para descansar (árboles dormidero). Debajo de dichos árboles se colocaron trampas de plástico de 1.40 x 1.40 m para colectar las semillas que defecaban. Únicamente se colectaron las semillas de los dormideros utilizados en más de una ocasión. Asimismo, todos los árboles que los monos utilizaban para descansar fueron identificados a nivel de especie y se registró el tipo de vegetación en donde se encontraban. Todas las trampas fueron revisadas cada semana y para evitar colectar semillas que eran dispersadas por el viento o animales, únicamente se colectaron las semillas encontradas en las heces o con adhesión de materia fecal (González-Zamora et al., 2014).

Las semillas colectadas fueron separadas y se evaluó su condición (intacta, dañada) (Stevenson, 2000). Sólo las semillas > 3 mm fueron analizadas. Las semillas entre 1-2 mm no fueron contadas individualmente y su número fue estimado en categorías (25-50, 50-200, >200) (Stevenson, 2000). La determinación taxonómica de las semillas colectadas se realizó con ayuda de los guías de campo, manuales de la región y la información se corroboró con expertos del Herbario de ECOSUR-Unidad Campeche.

Análisis de datos. Para estimar las distancias a las cuales eran diseminadas las semillas de manera dispersa se utilizaron únicamente los datos en los que se logró hacer un seguimiento del focal ≥ 4 horas iniciando desde el árbol del que el mono se alimentaba y corroborando que las semillas encontradas en las heces pertenecieran a la especie arbórea de la que se alimentó. Las distancias entre eventos de deposición se evaluaron con la prueba no paramétrica U de Man-Whitney. Las diferencias en el número de semillas dispersadas por especie en cada patrón de deposición y sitio de estudio se evaluó con la prueba no paramétrica log-likelihood ratio (G). Finalmente, utilizamos una regresión lineal para evaluar la relación entre la frecuencia de uso de dormideros y la riqueza de especies de semillas. Todos los análisis fueron elaborados con el programa Statistics 17.0 con un nivel de significancia $p < 0.05$.

Resultados

Patrón disperso. Se registraron un total de 115 eventos de deposición en ambos sitios de estudio, que contenían 1,495 semillas de una longitud de entre 1-35 mm. El 99% de las semillas colectadas en el sitio conservado (C1) y el 96% de las semillas colectadas en el sitio explotado (E1) se encontraron en condición intacta. Registramos una frecuencia de 4 deposiciones por individuo/día en C1 y 7 deposiciones por individuo/día en E1, con un rango de 1-4 especies de semillas por excreta en ambos sitios y un promedio y desviación estándar de 1.24 ± 0.56 y 1.12 ± 0.34 , respectivamente por excreta. La mayoría de las semillas encontradas en las excretas en C1

(68.8%) y E1 (92.9%) fueron semillas ≥ 3 mm alcanzando tamaños de hasta 35 mm. De acuerdo al número y tamaño promedio de semillas registradas por individuo/día, en el sitio explotado un individuo estaría dispersando 124.6 semillas ≤ 1 mm y 44.8 semillas ≥ 3 mm de longitud por día y en el sitio conservado 64 semillas ≤ 1 mm y 28 semillas ≥ 3 mm de longitud al día. Considerando el tamaño del grupo registrado en el sitio explotado de 25 individuos, se estarían dispersando 3115 semillas ≤ 1 mm y 1120 semillas ≥ 3 mm por día; en el sitio conservado el grupo de 20 individuos estarían dispersando 1280 semillas ≤ 1 mm y 560 semillas ≥ 3 mm por día. Anualmente, esto equivaldría a 403,200 semillas ≥ 3 mm y 1,121,400 semillas ≤ 1 mm en el sitio explotado y 201,600 semillas >3 mm y 467,200 semillas ≤ 1 mm en el sitio conservado.

Las distancias de dispersión fueron similares ($U= 3616$, $P= 0.24$) en el sitio conservado ($\pm DE$) (422.9 ± 310.6 m) y el sitio explotado (383.5 ± 329.9 m). La mayoría de los registros de las excretas se realizaron en selva mediana; sin embargo, también se registraron excretas en selva seca y selva baja, pues los monos se mueven continuamente entre estos tipos de vegetación.

Patrón agregado. Encontramos una mayor abundancia de árboles dormideros (SD) en el sitio conservado ($n=36$) que en el sitio explotado ($n=25$). En la mayoría de las observaciones los monos descansaban en uno o más árboles formando sitios dormideros (*Ver capítulo II*). En total, encontramos un total de 20 especies de semillas debajo de los árboles dormideros. En el sitio explotado se analizaron 12 dormideros, en donde encontramos 4068 semillas pertenecientes a 12 especies de plantas, 8 (66.6%) identificadas a nivel de especie y 3 (25%) a nivel de género y 1 (8.3%) a nivel de familia. En el sitio conservado, se analizaron 15 dormideros encontrando 10907 semillas pertenecientes a 18 especies de plantas, 11 (61.1%) identificadas a nivel de especie, 3 (16.6%) a nivel de género y 1(5.5%) a nivel de familia (Tabla 1). El número de semillas en los dormideros analizados fue 2.68 veces mayor en el sitio conservado que en el sitio explotado

($G=45.94$, $gl=1$, $p < 0.05$). Sin embargo, encontramos esta diferencia está dada sólo por ciertas especies: *Diospyrus* spp, *Cryosophila argentea*, *Brosimum alicastrum*, *Cupania glabra* y *Ficus* sp. Asimismo, encontramos que entre más usados los sitios dormideros, mayor riqueza de especies de semillas presentaban ($r=0.80$ en C1 y $r=0.83$ en E1; ambos $p < 0.001$).

Tabla 1. Especies de semillas registradas en los SD utilizados por *Ateles geoffroyi yucatanensis* en un sitio conservado (C1) y un sitio explotado (E1) en Nuevo Becal, Calakmul, México. Las especies están ordenadas en orden decreciente de registros.

Sitio/ Especies	Familia	N° de registros	% total de registros	N° semillas en SD	% semillas sin daño
Sitio conservado C1					
<i>Diospyros</i> spp.	Ebenaceae	30	100	6918	97
<i>Cryosophila argentea</i>	Arecaceae	15	50	261	98
<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i>	Moraceae	13	43.3	1661	99
<i>Reindhartia</i> spp.	Arecaceae	12	40	61	100
<i>Brosimum alicastrum</i>	Moraceae	12	40	40	100
<i>Ficus</i> sp	Moraceae	7	23.3	>850	/
<i>Cupania glabra</i>	Sapindacea	7	23.3	1071	98
<i>Manilkara zapota</i>	Sapotacea	6	20	11	100
<i>Bursera simaruba</i>	Burseraceae	3	10	8	100
<i>Eugenia capuli</i>	Myrtaceae	3	10	38	100
<i>Coccoloba acapulcensis</i>	Polygonaceae	3	10	13	100
N.I	N.I	2	6.7	6	100
<i>Protium copal</i>	Burseraceae	2	6.7	8	100
<i>Spondias</i> sp	Anacardiaceae	2	6.7	4	100

<i>Celtis iguanaea</i>	Canabaceae	2	6.7	4	100
<i>Dalbergia glabra</i>	Fabaceae	2	6.7	3	100
<i>Annonaceae</i> sp.	Annonaceae	2	6.7	1	100
<i>Burseraceae</i> sp.	Burseraceae	1	3.3	6	100
Sitio explotado E1					
<i>Diospyros</i> sp	Ebenaceae	13	72.2	1331	99
<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i>	Moraceae	13	72.2	1299	98
<i>Eugenia capuli</i>	Myrtaceae	8	44.4	363	100
<i>Cryosophila argentea</i>	Arecaceae	6	33.3	23	96
<i>Brosimum alicastrum</i>	Moraceae	5	27.8	72	100
<i>Cupania glabra</i>	Sapindaceae	5	27.8	553	99
<i>Ficus</i> sp	Moraceae	4	22.2	>600	/
N.I.	N.I	4	22.2	50	100
<i>Reindhartia</i> sp	Arecaceae	4	22.2	26	100
<i>Manilkara zapota</i>	Sapotaceae	2	11.1	4	100
<i>Coccoloba acapulcensis</i>	Polygonaceae	2	11.1	78	100
<i>Talisia oliviformis</i>	Sapindaceae	1	5.6	2	100

*N.I: especie no identificada.

Discusión

Los resultados de este trabajo muestran que los monos araña dispersaron importantes cantidades de semillas y las depositaron en condición intacta a través de sus recorridos y en los sitios que utilizaron para dormir, lo cual apoya la eficacia de los monos araña como dispersores de semillas tal como se ha reportado en otros estudios (Chaves et al., 2011; Link y Di Fiore, 2006).

Durante el periodo de estudio se registraron 20 especies de plantas dispersadas, sin embargo, para el género *Ateles* se ha reportado que son capaces de dispersar más de 70 especies (Chaves et al., 2011; González-Zamora et al., 2014). Los resultados en este trabajo pueden atribuirse al corto periodo de estudio, así como a la disponibilidad temporal de recursos (Chapman, 1989). Los monos araña pueden adaptar su dieta de acuerdo a la cantidad de alimento disponible (Suarez, 2006; Chaves et al., 2011). En la región de Calakmul los recursos disponibles durante la temporada seca para los animales frugívoros son escasos (Reyna-Hurtado, 2009), por lo tanto, es probable que la riqueza de especies dispersadas fuera mayor si se tomara en cuenta la temporada de lluvias.

De acuerdo, a nuestras predicciones los SD utilizados frecuentemente mostraron una mayor diversidad de especies de semillas. Lo anterior representa importantes implicaciones ecológicas pues además de una mayor diversidad de especies de semillas, una mayor cantidad de deposiciones de excretas implica un aumento en las concentraciones de nutrientes, semillas y plántulas (Bravo, 2011; Pouvelle et al., 2009; Wehncke y Di Bitetti, 2013) con impactos directos en el bosque (Russo et al., 2006). Sin embargo, debido a que en la extracción forestal se talan la mayoría de las especies arbóreas utilizadas como dormideros (*Ver capítulo II*) es probable que la disponibilidad de estos árboles se reduzca, disminuyendo el número de dormideros pero aumentando las concentraciones de semillas debajo de éstos sitios particularmente en los dormideros que se distribuyen en zonas de difícil acceso para realizar actividades de extracción forestal.

Nuestros resultados indican que los monos arañas son eficaces dispersores, por la calidad, cantidad y distancia de dispersión. Tal como se ha reportado en otros estudios (Chaves et al., 2011), casi todas las semillas salen intactas del paso por el tracto digestivo del mono araña. Con base en esto, puede argumentarse que el mono araña es un dispersor legítimo de las especies

vegetales reportadas en este estudio como *Diospyros* sp. *Ficus* spp. y *Pseudolmedia oxyphyllaria*, debido a que defeca una importante cantidad de semillas en condiciones viables. Además, los monos alejaron las semillas a distancias mayores a 300 m desde el árbol parental, lo cual contribuye a disminuir la alta mortalidad que se presenta bajo los con específicos (Janzen ,1970; Connell, 1971). Sin embargo, es importante mencionar que esta estimación se realizó con un tamaño de muestra limitado debido a la dificultad de realizar un registro continuo de los individuos focales (Link y Di Fiore, 2006). Sin embargo, los resultados muestran que los monos araña pueden movilizar semillas a distancias muy superiores a la dispersión posible sin su intervención, lo cual puede incidir en el intercambio genético entre poblaciones vegetales.

Del mismo modo, es importante mencionar que algunas de las especies dispersadas por los monos araña como *Dyospiros* sp, *Ficus* spp, *Brosimum alicastrum*, son catalogadas como especies pioneras en sitios abiertos, claros y acahuales (Fleming, 1988) las cuales se caracterizan por su crecimiento rápido que les permite la pronta formación de cobertura, y favorecen bajo sus copas a las especies de etapas sucesionales intermedias y tardías, lo cual indica que los monos araña son importantes para la dispersión de semillas dentro de la colonización temprana de plantas pioneras. Finalmente, es importante mencionar aún cuando no encontramos diferencias entre sitios se debe mantener un adecuado plan de manejo que permita la permanencia de especies que los monos utilizan potencialmente como árboles de alimentación y descanso asegurando el papel que esta especie desempeña como dispersor de semillas.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue posible gracias a la beca otorgada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) para llevar a cabo mis estudios de posgrado y al programa de Becas Mixtas para realizar una estancia en el extranjero en la Universidad de Sherbrooke, Canadá. Un agradecimiento especial a mis asistentes de campo Joseph Taylor y Rafael Escalante, así como a los guías de campo Nicolás Arias-Domínguez y Gilberto Domínguez. Finalmente agradezco a la Dirección de la Reserva de la Biosfera de Calakmul, Campeche y autoridades del ejido Nuevo Becal por su disposición para permitirme desarrollar este trabajo.

CAPITULO IV.

3. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES

La presente tesis es el primer estudio acerca de los sitios dormideros utilizados por el mono araña y la dispersión de semillas a través del patrón de deposición agregado y disperso en sitios sujetos a explotación forestal en Calakmul, México. A pesar de que estudios recientes han mostrado la importancia ecológica de los sitios dormideros como focos de reclutamiento de plántulas (Wehncke et al., 2004; Link y Di Fiore et al., 2006; Bravo, 2011; Gonzales-Zamora et al., 2012) la información referente acerca de la dispersión de semillas en bosques sujetos a explotación forestal es escasa.

Este estudio confirma la selectividad de los monos araña por elegir árboles dormideros de gran tamaño de pocas especies. Debido a que más de la mitad de las especies seleccionadas son especies sujetas a extracción forestal, es posible que las poblaciones de estas especies en el área de extracción disminuyan en las próximas décadas, lo cual podría modificar tanto el comportamiento de uso de los sitios dormideros, el patrón de espacial de los desplazamientos y en consecuencia, su eficacia como dispersor de semillas.

Otro hallazgo interesante fue que la mayoría de sitios dormideros presentaron una distribución agregada y se distribuyeron principalmente dentro de las áreas núcleo dentro de su ámbito hogareño, y cerca de sitios de alimentación, lo cual puede asociarse a que los monos araña han sido catalogado como forrajeadores de múltiples sitios centrales (Chapman et al., 1989), porque eligen descansar en sitios cercanos a

los sitios de alimentación, de esta manera reducen sus costos de viaje e incrementan su eficiencia de forrajeo (Milton, 1980). La distribución agregada de sitios dormideros y sobre todo en áreas núcleo implica que allí se concentran altas densidades de semillas en comparación con otras áreas que no utilizan.

En este estudio encontramos más de 10000 semillas (≥ 3 mm) de 20 especies, la mayoría en condición intacta, en un periodo de tiempo de 4 meses y solo en la temporada seca. En otros estudios de mayor duración (13 meses) se reportó que 8 grupos de monos araña depositaron hasta 45000 semillas (≥ 5 mm) pertenecientes a 68 especies debajo de sus dormideros (González-Zamora et al., 2014). Así, los dormideros pueden ser focos de reclutamiento de un alto número de semillas (Russo y Augspurger, 2004; Gonzales-Zamora et al., 2012; 2014). Sin embargo, tal como se ha indicado en otros estudios la distribución agregada de semillas puede afectar su sobrevivencia (Janzen, 1970; Connell, 1971). Por lo tanto, se requieren estudios a largo plazo que evalúen la supervivencia de semillas y plántulas.

Se ha reportado que los monos araña pueden contribuir a crear y/o mantener asociaciones vegetales como *Terminalia-Dialium* y *Brosimum-Dialium* en la selva Lacandona (González-Zamora et al., 2012). En este trabajo encontramos que las especies utilizadas para descansar como *Bucida buceras*, *Brosimum alicastrum* y las principales especies consumidas por los monos (*Dyospiros* spp. *Manilkara zapota*, *Ficus* spp.) son parte de asociaciones vegetales típicas de Calakmul, por tanto, es posible que la deposición constante de semillas en los principales sitios que utiliza para

dormir y alimentarse contribuya a crear o mantener este tipo de asociaciones vegetales (Martínez y Galindo-Leal, 2002).

Finalmente, aunque encontramos variaciones en la densidad de sitios dormideros, así como en los patrones de deposición en los sitios explotados y conservados, en general la extracción forestal no representó un impacto en las variables mencionadas. Sin embargo, debido a la selectividad de los monos hacia los SD, es importante asegurar un adecuado manejo forestal con una extracción forestal de baja intensidad, pues se ha reportado que la tala de alta intensidad afecta a las poblaciones de primates (Chapman et al., 2000). Asimismo, es importante implementar programas que permitan diversificar las especies de aprovechamiento y los usos que les dan (López, 2002).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aide M. T. Clark M.L. Grau R.H. Redo D. Bonilla-Moheno M. Riner G. Nuñez A. Muñiz M. 2013. Deforestation and reforestation of Latin America and the Caribbean (2001-2010). *Biotropica*. 45 (2) 262-271.
- Aleixo A. 1999. Effects of selective logging on a bird community in the Brazilian Atlantic Forest. *The Condor* 101:537–548
- Amato, K.R., Estrada, A. 2010. Seed dispersal patterns in two closely related howler monkey species (*Alouatta palliata* and *A. pigra*): A preliminary report of the differences in fruit consumption, traveling behavior, and associated dung beetle assemblages. *Neotropical Primates* 17(2) 59-66.
- Andresen, E. 2002. Primary Seed Dispersal by Red Howler Monkeys and the Effect of Defecation Patterns on the Fate of Dispersed Seeds. *Biotropica*, 34 (2): 261–272.
- Arroyo-Rodriguez, V., Andresen, E., Bravo, S.P., Stevenson, P.R. 2015. Seed dispersal by howler monkeys: current knowledge, conservation, implications, and future directions. In New York: Springer. DOI 10.1007/978-1-4939-1960-4_5.

- Asensio, N., Schaffner, C.M., Aureli, F. 2012. Variability in core areas of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in a tropical dry forest in Costa Rica. *Primates* 53:147–56.
- Asner, G.P., Knapp, D.E., Broadbent, E.N., Defries, R., Emerson, R. 2005. Selective logging in the Brazilian Amazon. *Science* 310:480–481.
- Augspurger, C.K., Kitajima, K. 1992. Experimental studies of seedling recruitment from contrasting seed distributions. *Ecology* 73:1270–1284.
- Balcomb, S.R., Chapman, C.A. 2003. Bridging the gap: Influence of seed deposition on seedling recruitment in a primate-tree interaction. *Ecological Monographs*. 73:625-642.
- Bravo, S.P. 2011. The impact of seed dispersal by black and gold howler monkeys on forest regeneration. *Ecological Research* 27:311–321.
- Bravo, S. P. 2011. The impact of seed dispersal by black and gold howler monkeys on forest regeneration. *Ecological Research* 27:311–321.
- Burkey, T.V. 1994. Tropical tree species diversity: a test of the Janzen-Connell model. *Oecologia*, 97,533-540.
- 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. Ecol. Syst.* 25:263-292.
- Chapman, C.A. 1989. Spider monkey sleeping sites: Use and availability. *American Journal of Primatology* 18: 53–60.
- Chapman CA, Chapman LJ, McLaughlin RL. 1989. Multiple central place foraging by spider monkeys: travel consequences of using many sleeping sites. *Oecologia* 79:506–511
- Chapman C.A. 1995. Primate seed dispersal. Coevolution and conservation implications. *Evolutionary Anthropology* 4:74-82.
- Chapman, C.A., Chapman, L.J. 1996. Frugivory and the fate of dispersed and non-dispersed seeds of six African tree species. *Journal of tropical Ecology*. 12:491-504.
- Chapman, C.A., Balcom, S.R., Gillespie, T.R. 2000. Long-term effects of logging on African primate communities: a 28-year comparison from Kibale National Park, Uganda. *Conservation Biology* 14:207–217.
- Chapman, C. A., Russo, S.E. 2006. Primate seed dispersal. Linking behavioral ecology with forest community structure. In Campbell, CJ, Fuentes, AF, MacKinnon, CK, Panger, M. Bearder (editors.). *Primates in perspective*. Oxford University Press. pp. 510–525.
- Chapman C.A. Naughton -Treves L. Lawes M.J. Wasserman M.D. Gillespie T.R. 2007. Population declines of colobus in western Uganda and conservation value of forest fragments. *International Journal of Primatology*. 28(3) 513-528.

- Chaves, O., Stoner, K., Arroyo-Rodriguez, V. 2011. Differences in Diet Between Spider Monkey Groups Living in Forest Fragments and Continuous Forest in Mexico. *Biotropica*, pp.1–9.
- Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rainforest trees. In: den Boer P.J & Gradwell, D.R (eds). *Dynamics of populations*. Center for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen 298-313 pp.
- Culot, L., Muñoz-Lazo F.J, Huynen, M.C. Poncin, P. Heymann, E.W.H 2010. Seasonal variation in seed dispersal by tamarins alters seed rain in a secondary rain forest. *International Journal of Primatology* 31:553–569.
- Dias, P.A., Rangel-Negrín, A. 2014. Diets of howler monkeys. En: Kowalewski M. et al. eds. *Howler Monkeys: Examining the Evolution, Physiology, Behavior, Ecology and Conservation of the Most Widely Distributed Neotropical Primate*. New York: Springer: 21-56.
- Dos Santos, N.N., Feer F., Salmon, S., Chateil, C., Ponge, J.F. 2010. The impact of red howler monkey latrines on the distribution of main nutrients and on topsoil profiles in a tropical rain forest. *Austral Ecology* 35: 549–559.
- Feeley, K. 2005. The role of clumped defecation in the spatial distribution of soil nutrients and the availability of nutrients for plant uptake. *Journal of Tropical Ecology* 21:99–102.
- Galindo-Leal C. 1999. La gran región de Calakmul: prioridades biológicas de conservación y propuesta de modificación de la Reserva de la Biosfera. Mexico City: World Wildlife Fund. 40 pp.
- González-Zamora, A., Mandujano, S. 2003. Uso de fragmentos por *Ateles geoffroyi* en el sureste de México. *Neotropical Primates* 11:172–175.
- González-Zamora A. Arroyo-Rodriguez V. Chaves O. Sanchez-López S. Stoner K.E. Riba-Hernández P.R. 2009. Diet of Spider Monkeys (*Ateles geoffroyi*) in Mesoamerica: Current Knowledge and Future directions. *American Journal of Primatology*.71: 8-20.
- González-Zamora, A., Arroyo-Rodríguez, V., Oyama, K., Sork, V., Chapman, C., Stoner, K.E. 2012. Sleeping sites and latrines of spider monkeys in continuous and fragmented rainforests: implications for seed dispersal and forest regeneration. *PloS one*, 7(10), p.e46852.
- González-Zamora, A., Arroyo-Rodríguez, V., Escobar, F., Rös, M., Oyama, K., Ibarra-Manríquez, G., Stoner, K.E. y Chapman, C. A. 2014. Contagious deposition of seeds in spider monkeys' sleeping trees limits effective seed dispersal in fragmented landscapes. *PloS one*, 9(2), p.e89346.
- Gutiérrez-Granados, G., Dirzo, R. 2009. Indirect effects of timber extraction on plant recruitment and diversity via reductions in abundance of frugivorous spider monkeys. *Journal of Tropical Ecology* 26:45-52.

- Herrera, C.M. . 1986. Vertebrate-dispersed plants: Why they don't behave the way they should. In Estrada, A., and Fleming, T.H (eds), Frugivores and seed dispersal, Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, Netherlands pp 5-18.
- Howe, H.F., Smallwood, J. 1982. Ecology of Seed Dispersal. Annual Review of Ecology and Systematics 13: 201–228.
- Howe, H.E. 1989. Scatter and clump-dispersal and seedling demography: Hypothesis and implications. Oecologia. 79:417-426.
- Howe, H.F., Miriti, M.N. 2004. No question: seed dispersal matters. Trends in Ecology and Evolution 15:434-436.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. American Naturalist, 104:501–528.
- Johns, A.D. 1992. Effects of “selective” timber extraction on rain forest structure and composition and some consequences for frugivores and folivores. Biotropica 20:31–37.
- Jordano, P. 2000. Fruits and frugivory. En Fenner M (ed) seeds: the ecology of regeneration in plant communities. CABI Publishing, Oxon, UK.410 pp.
- 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
- Lapenta, M.J., y Oliveira P. 2008. Some aspects of seed dispersal effectiveness of golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*) in a Brazilian Atlantic forest. Tropical Conservation Science. 1(2): 122–139.
- Link, A., Di Fiore, A. 2006. Seed dispersal by spider monkeys and its importance in the maintenance of neotropical rain forest diversity. Journal of Tropical Ecology 22:235–246.
- Martínez E, Galindo-Leal C. 2002. La vegetación de Calakmul, Campeche, México: clasificación, descripción y distribución. Boletín de la Sociedad Botánica de México 71: 7–32.
- Malhi, Y., Gardner, T.A., Goldsmith, G.R. 2014. Tropical forests in the Anthropocene. Annual Review of Environmental Resources 39:125–159.
- Milton, K. 1980. The foraging strategy of howler monkeys. New York: Columbia University Press.
- Muñoz Lazo, F.J.J., Culot, L., Huynen, M.-C. and Heymann, E.W., 2011. Effect of Resting Patterns of Tamarins (*Saguinus fuscicollis* and *Saguinus mystax*) on the Spatial Distribution of Seeds and Seedling Recruitment. International journal of primatology, 32(1): 223–237.
- Ponce-Santizo, G., Andresen, E., Cano, E. y Cuarón A. D. 2006. Dispersión primaria de semillas por primates y dispersión secundaria por escarabajos coprófagos en Tikal, Guatemala. Biotropical 38(3): 390-397.

- 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
- Reyna-Hurtado, R.. 2009. Conservation status of the white-lipped peccary (*Tayassu pecari*) outside the Calakmul Biosphere Reserve in Campeche , Mexico: a synthesis. *Tropical Conservation Science*, 2(2): 159–172.
- Russo, S.E. y Augspurger, C.K., 2004. Aggregated seed dispersal by spider monkeys limits recruitment to clumped patterns in *Virola calophylla*. *Ecology Letters*, [online] 7(11), pp.1058–1067.
- Schupp, E. W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 107:15-29.
- Schupp, E.W., Milleron, T. Russo, S.E. 2002. Dissemination limitation and the origin and maintenance of species-rich tropical forest. In: *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. Levey DJ, Silva WR. Galetti MM (eds). CAB International, Wallingford. pp 19-33.
- Stevenson, P.R. 2000. Seed dispersal by woolly monkeys (*Lagothrix lagothricha*) at Tinigua National Park, Colombia: dispersal distance, germination rates, and dispersal quantity. *American Journal of Primatology* 50: 275-289.
- Stevenson, P.R., Castellanos, M.C., Pizarro, J.C., Garavito, M., 2002. Effects of Seed Dispersal by Three Ateline Monkey Species on Seed Germination at Tinigua National Park , Colombia, *International Journal of Primatology*, 23(6):1187-1204.
- Stevenson P.R. Pineda M. y Samper T. 2005. Influence of seed size on dispersal patterns of woolly monkeys (*Lagothrix lagothricha*) at Tinigua Park, Colombia. *Oikos* 110:435-440.
- Stevenson P.R y Aldana A.M. 2008. Potential effects of Ateline extinction and forest fragmentation on plant diversity and composition in the western Orinoco, Basin, Colombia. *International Journal of Primatology*. 29 (2) 365-377.
- Suarez, S.A. 2006. Diet and Travel Costs for Spider Monkeys in a Nonseasonal, Hyperdiverse Environment. *International Journal of Primatology*, 27(2): pp.411–436.
- Tabarelli, M. Peres., C. A. 2002. Abiotic and vertebrate seed dispersal in the Brazilian Atlantic forest: implications for forest regeneration. *Biological Conservation*, [online] 106(2), pp.165–176.
- Terborgh, J.L., Riley, M.P., y Bolaños, R. 1993. Predation by vertebrates and invertebrates on the seeds of five canopy tree species of an Amazonian forest. *Vegetatio*, 375-386.
- Terborgh, J., Pitman, N., Silman, M., Schichter, H., and Nunez, P. V. 2002. Maintenance of tree diversity in tropical forests. In: Levey, D. J., Silva, W. R., and Galetti, M. (eds.), *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. CABI Publishing, New York. pp. 351–364

- Thiollay, J.M. 1997. Disturbance, selective logging and bird diversity: a Neotropical forest study. *Biodiversity and Conservation*. 1155–1173.
- Tutin, C.E.G. Williamson, E.A. Rogers, M.E., Fernandez, M. 1991. A case study of a plant-animal relationship: Colalizae and lowland gorillas in the Lopé Reserve, Gabon. *Journal of Tropical Ecology*, 69, 751-763.
- Uhl, C., Vieira, C.G.I. 1989. Ecological impacts of selective logging in the Brazilian Amazon: a case study from the Paragominas region of the state of Pará. *Biotropica* 21:98-106.
- Vester HFM, Lawrence D, Eastman JR, Turner BL, Calmé S, Dickson R, Pozo C, Sangermano F. 2007. Land change in the southern Yucatan and Calakmul Biosphere Reserve: effects on habitat and biodiversity. *Ecological Applications* 17:989-1003.
- Wang, B.C., Smith, T.B. 2002. closing the seed dispersal loop. *Trends Ecol Evol*. 17:379-385.
- Wehncke, E.V., Valdez, C.N., Dominguez, C.A. 2004. Seed dispersal and defecation patterns of *Cebus capucinus* and *Alouatta palliata*: consequences for seed dispersal effectiveness. *Journal of Tropical Ecology* 20:535–543
- Wehncke, E. V., Domínguez, C. A. 2007. Seed dispersal ecology of non-restricted frugivores, capuchin monkeys in three neotropical forests. *Journal of Tropical Ecology*, 23(05):519-228.
- Wehncke, E.V., Di Bitetti, M.S. 2013. *Cebus nigritus* impact the seedling assemblage below their main sleeping sites. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 48:142–146.
- Wenny, D.G. 2001. Advantages of seed dispersal: A re-evaluation of directed dispersal. *Evolutionary Ecology Research* 3: 51–74.
- Webb, C.O., Peart, D.R. 2000. Habitat associations of trees and seedlings in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology* 88: 464–478.
- Whitman, A.A., Hagan J.M., Brokaw N.V.L. 1997. A comparison of two bird survey techniques used in a subtropical forest. *Condor* 99:955-965
- Wotton, D.M., Kelly, D. 2012. Do larger frugivores move seeds further? Body size, seed dispersal distance, and a case study of a large, sedentary pigeon. *Journal of Biogeography* 39:1973-1983.