

**EFFECTOS DE LA DISPERSIÓN SECUNDARIA POR COLEÓPTEROS
COPRÓFAGOS SOBRE EL DESTINO DE SEMILLAS DE *ROLLINIA EDULIS*
(ANNONACEAE) DISPERSADAS POR DOS ESPECIES DE MONOS EN LA
SERRANÍA LAS QUINCHAS, COLOMBIA**

MARÍA CAROLINA SANTOS HEREDIA

**UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA
BUCARAMANGA
2007**

**EFFECTOS DE LA DISPERSIÓN SECUNDARIA POR COLEÓPTEROS
COPRÓFAGOS SOBRE EL DESTINO DE SEMILLAS DE *ROLLINIA EDULIS*
(ANNONACEAE) DISPERSADAS POR DOS ESPECIES DE MONOS EN LA
SERRANÍA LAS QUINCHAS, COLOMBIA**

MARÍA CAROLINA SANTOS HEREDIA

**Trabajo de grado presentado como requisito parcial para optar al título de:
Bióloga**

**DIRECTORA DEL PROYECTO
DOCTORA ELLEN ANDRESEN
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
ANDRESEN@OIKOS.UNAM.MX**

**UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA
BUCARAMANGA
2007**

AGRADECIMIENTOS

A mis padres y hermanas por su entrañable apoyo y paciencia durante todo el tiempo que le he dedicado a este trabajo.

A mi compañero y socio, Diego Alejandro Zarate Caicedo, por sus consejos, y su activa participación desde el comienzo de este trabajo.

A mis abuelos y tíos Heredia por su apoyo y sus oraciones.

A mí querida directora de tesis, la Doctora Ellen Andresen, por su confianza, sus consejos, su amistad y su permanente disposición para aclarar mis dudas, y hacer en su totalidad las correcciones de este trabajo.

Al Profesor Alfonso Villalobos por sus consejos.

A la Reserva de Aves El Paujil, por su apoyo logístico, en especial a la directora del parque Eliana Machado por su confianza, y a la familia Montero por contagiarnos de su alegría.

A los escarabajos coprófagos y a los monos por continuar maravillándome. A Fernando Vaz de Mello por la identificación de los escarabajos y a Fredy Molano por su ayuda como curador de la colección.

Y finalmente agradezco a los financiadores de esta investigación: Fundación ProAves, Universidad Nacional Autónoma de México y Ramiro Heredia.

A todos ustedes gracias por creer en mí, y por ayudarme a hacer este sueño realidad.

CONTENIDO

	Pág.
RESUMEN	8
ABSTRACT	9
INTRODUCCIÓN	10
1. ANTECEDENTES	
1.1 DISPERSIÓN DE SEMILLAS	13
1.2 PRIMATES DE LOS GÉNEROS <i>ATELES</i> Y <i>ALOUATTA</i> COMO DISPERSORES PRIMARIOS DE SEMILLAS	14
1.3 ESCARABAJOS COPRÓFAGOS COMO DISPERSORES SECUNDARIOS DE SEMILLAS	16
1.4 ESTUDIOS EN COLOMBIA	18
2. OBJETIVOS	20
3. METODOS	21
3.1 ÁREA DE ESTUDIO	21
3.2 MUESTREO DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS	23
3.3 DISPERSIÓN SECUNDARIA DE SEMILLAS POR ESCARABAJOS COPRÓFAGOS	24
4. RESULTADOS	
4.1 ENSAMBLES DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS	26
4.2 DISPERSIÓN SECUNDARIA DE SEMILLAS POR ESCARABAJOS COPRÓFAGOS	34
5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	38
6. LITERATURA CITADA	43

LISTA DE TABLAS

Pág.

Tabla 1. Abundancia de las especies de escarabajos coprófagos atraídos a las heces de *Alouatta seniculus* y *Ateles hybridus* en la Serranía Las Quinchas, Colombia. 27

Tabla 2. Preferencia alimenticia de las especies de escarabajos coprófagos con 10 o más individuos capturados con las trampas de caída. 33

LISTA DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Ubicación general de la Serranía las Quinchas, la cual se encuentra entre los departamentos de Santander y Boyacá, Colombia.	22
Figura 2. Curvas de rarefacción basadas en la rarefacción de la muestras, mostrando el número esperado de especies de escarabajos coprófagos en función del número acumulado de individuos, para el muestreo realizado con heces de <i>Alouatta</i> (cuadrados) y con heces de <i>Ateles</i> (triángulos).	30
Figura 3. Diagrama de rango-abundancia del ensamble de escarabajos coprófagos asociados a las heces de <i>Alouatta seniculus</i> (a) y <i>Ateles hybridus</i> (b).	31
Figura 4. Porcentaje de semillas de <i>R. edulis</i> enterradas por escarabajos coprófagos, dispuestas en los patrones de defecación agregados en dormitorio y dispersos al azar.	34
Figura 5. Porcentaje de semillas de <i>R. edulis</i> movidas horizontalmente por escarabajos coprófagos, dispuestas en los patrones de defecación agregados en dormitorio y dispersos al azar.	35
Figura 6. porcentaje de semillas de <i>R. edulis</i> depredadas dispuestas en los patrones de defecación agregados en dormitorio y dispersos al azar.	36
Figura 7. Diagramas de caja-bigotes para la profundidad de las semillas enterradas por escarabajos coprófagos cuando se encontraban en heces de ambas especies de mono.	38

RESUMEN

Título: Efectos de la dispersión secundaria por coleópteros coprófagos sobre el destino de semillas de *Rollinia edulis* (Annonaceae) dispersadas por dos especies de monos en la Serranía Las Quinchas, Colombia.*

Autor: Maria Carolina Santos Heredia**

Palabras clave: *Ateles hybridus*, *Alouatta seniculus*, escarabajos coprófagos, dispersión secundaria de semillas, destino de semillas.

Resumen: En este estudio se caracterizó la interacción entre semillas de *Rollinia edulis* (Annonaceae), los primates dispersores primarios (*Ateles hybridus* y *Alouatta seniculus*) y los escarabajos coprófagos (Scarabaeinae) dispersores secundarios de semillas, en un bosque tropical en Colombia. Mediante trampas de caída se comparó el ensamble de escarabajos atraídos a las heces de ambos monos. Se capturaron un total de 445 individuos y 38 morfoespecies con heces de *Alouatta*, mientras que con heces de *Ateles* se capturaron 346 individuos y 32 morfoespecies. Un análisis de rarefacción indicó que para un mismo nivel de captura (número de individuos), no hay diferencias significativas en el número de especies de escarabajos capturados con heces de ambas especies de mono. Mediante un experimento factorial, se evaluaron y cuantificaron los efectos del tipo de heces (*Ateles* y *Alouatta*) y del patrón de defecación (dormidero vs. al azar) sobre la dispersión secundaria de semillas por escarabajos. Cada semilla fue marcada y colocada en 10g de heces frescas de mono. Se usaron 220 semillas en el experimento. El tipo de heces y el patrón de defecación afectaron el destino postdispersión de las semillas debido que más semillas fueron enterradas por escarabajos cuando estaban en heces de *Alouatta* (68%) vs. heces de *Ateles* (53%), y mas semillas fueron enterradas cuando fueron dispuestas en patrón agregado (68%) vs. patrón disperso (53%). Las semillas enterradas por escarabajos sufrieron menores tasas de depredación que semillas no enterradas. Dado que el entierro de las semillas podría aumentar la probabilidad de establecimiento de la plántula, y ambos, el tipo de heces y el patrón de defecación afectan la probabilidad de entierro de la semilla, es importante tomar estos aspectos en consideración al determinar la calidad de la dispersión de semillas asociada a un dispersor primario.

* Trabajo de investigación

** Facultad de Ciencias, Escuela de Biología. Directora del proyecto: Doctora Ellen Andresen

ABSTRACT

Title: Secondary dispersal by dung beetles and fate of *Rollinia edulis* (Annonaceae) seeds dispersed by two primate species in the Serranía Las Quinchas, Colombia.*

Author: Maria Carolina Santos Heredia**

Key Words: *Ateles hybridus*, *Alouatta seniculus*, dung beetles, secondary seed dispersal, seed fate.

Abstract: In this study I characterized the interaction between seeds of *Rollinia edulis* (Annonaceae), the primary primate dispersers (*Ateles hybridus* and *Alouatta seniculus*) and dung beetles (Scarabaeinae) as the secondary dispersers, in a tropical rainforest in Colombia. By means of pitfall traps I compared the assemblages of beetles attracted to the dung of both primates species. A total of 445 and 38 morpho-species were captured with *Alouatta* dung, while 346 individuals and 32 morpho-species were captured with *Ateles* dung. A rarefaction analysis showed that at the same level of sampling effort (number of individuals), the number of dung beetle species captured with the dung of both monkey species was statistically homogeneous. Using a factorial experiment, the effects of type of dung (*Alouatta* vs. *Ateles*), and defecation pattern (clumped at sleeping sites vs. scattered at random locations) on the secondary dispersal of seeds by dung beetles, were evaluated and quantified. Each seed was individually marked with a nylon thread, and surrounded by 10 g of fresh monkey dung. A total of 220 seeds were used in the experiment. Dung type and defecation pattern affected post-dispersal seed fate of *R. edulis*, with more seeds being buried by dung beetles when surrounded by *Alouatta* (68%) vs. *Ateles* (53%) dung and more seeds buried when in a clumped (68%) vs. a scattered (53%) defecation pattern. Burial depth, horizontal movement of seeds and seed predation were not affected by dung type or defecation pattern. Seeds buried by dung beetles suffered lower predation levels than seeds not buried by beetles. Since seed burial could potentially increase the probability of seedling establishment, and both dung type and defecation pattern affect the probability of seed burial, it is important to take these aspects into consideration when assessing the seed dispersal quality associated with a primary disperser.

* Research

** Facultad de Ciencias, Escuela de Biología. Project advisor: Dr. Ellen Andresen.

INTRODUCCIÓN

La dispersión de semillas es un proceso fundamental para la regeneración de las especies vegetales (Howe y Smallwood 1982). En los bosques húmedos tropicales entre el 70 y el 90 % de las plantas leñosas tienen frutos morfológicamente adaptados para la dispersión por endozoocoria, es decir, a través de la ingesta de frutos por animales frugívoros (Jordano 2000).

El efecto de los animales frugívoros sobre la dispersión de semillas de una especie de planta se mide en términos de la efectividad de dispersión (Schupp 1993). La efectividad de dispersión depende, a su vez, de la cantidad y calidad de la dispersión (Schupp 1993). Numerosos estudios han demostrado que muchos primates son dispersores efectivos de semillas, debido a que pueden dispersar grandes cantidades de semillas, y porque generalmente no hay ningún efecto negativo del paso por el tracto digestivo, sobre la germinación de las semillas (Chapman 1995, Link y Di Fiore 2006, McConkey 2000, Poulsen *et al.* 2001, Stevenson *et al.* 2002, Traveset 1998, Wehncke *et al.* 2003). Además, debido a que muchas especies de primates tienen largos tiempos de retención de la ingesta, en comparación con frugívoros más pequeños como aves y murciélagos, las semillas pueden potencialmente ser depositadas en sitios lejanos (Chapman 1995, Andresen 2005), fuera de la influencia negativa de los árboles progenitores (Howe y Smallwood 1982). Otra característica de la dispersión por primates, en comparación con otros grupos de frugívoros, es que las semillas dispersadas casi siempre se encuentran rodeadas por una cantidad grande de materia fecal (Andresen 2005).

La presencia de heces de primates alrededor de las semillas afecta el destino post-dispersión de las semillas (Andresen 2002a, McConkey 2005) debido a que atrae a roedores (depredadores de semillas) y a escarabajos coprófagos

(Coleoptera: Scarabaeinae; dispersores secundarios de semillas; Andresen y Levey 2004). Es ampliamente reconocida la importancia del estiércol fresco de mamíferos como uno de los recursos alimenticios más importantes para los escarabajos coprófagos (Hanski y Camberfort 1991a). Mediante su comportamiento de re-localización de las heces bajo la superficie del suelo los escarabajos juegan un papel importante en varios procesos ecológicos tales como el reciclaje de nutrientes, la aireación del suelo y la dispersión secundaria de semillas (Vulinec 2000).

Aunque reconocido, el papel ecológico de los escarabajos coprófagos como dispersores secundarios de semillas ha sido cuantificado en muy pocos estudios (ver referencias en Andresen y Feer 2005). Al enterrar las semillas los escarabajos disminuyen la probabilidad de que éstas sean encontradas y depredadas por roedores, aumentando de esta manera la probabilidad de que se establezcan como plántulas (Andresen y Levey 2004). Por esto es necesario crear estrategias de conservación para las poblaciones de mamíferos resaltando que su disminución afecta, no sólo de forma directa la regeneración de las plantas a través de la disminución de la dispersión primaria, sino también de forma indirecta, a través del efecto sobre las comunidades de escarabajos, y la disminución de la dispersión secundaria (Andresen y Laurance 2007).

Se sabe que el resultado inmediato de la interacción entre semillas y escarabajos coprófagos, y por lo tanto el destino final de las semillas, depende en gran parte de la estructura y composición de la comunidad de Scarabaeinae que habita en una región y hábitat determinado (Andresen y Feer 2005). El destino de una semilla defecada va a depender del ensamble particular de escarabajos que sea atraído a una defecación particular (Andresen 2005), y esto depende en gran parte de características relacionadas con el dispersor primario. Entre las características más importantes, relacionadas con la especie de primate dispersor, que influyen

sobre el ensamble local de escarabajos, se incluyen el patrón de defecación y el tipo de heces (Andresen 2002b, Ponce-Santizo *et al.* 2006).

En Colombia prácticamente no existen estudios publicados sobre el papel que juegan los escarabajos coprófagos como dispersores secundarios de semillas defecadas por primates frugívoros. En este estudio se caracterizó la interacción entre semillas, los primates dispersores primarios y los escarabajos coprófagos dispersores secundarios. Para esto se describió y cuantifico los efectos de la dispersión secundaria por coleópteros coprófagos sobre el destino de semillas de *Rollinia edulis* (Annonaceae) dispersadas por dos especies de monos, *Ateles hybridus* y *Alouatta seniculus*, en la Serranía Las Quinchas, Colombia.

1. ANTECEDENTES

1.1. DISPERSIÓN DE SEMILLAS

En la literatura se reconocen tres principales hipótesis, las cuales no son mutuamente excluyentes, para explicar la evolución recurrente en los linajes de plantas de morfologías que permiten la dispersión de sus semillas: (a) la teoría de escape, (b) la teoría de colonización, y (c) la teoría de dispersión dirigida (Howe y Smallwood 1982). La teoría de escape (Janzen 1970, Connell 1971) dice que para la progenie es fundamental alejarse de la planta progenitora, para así evitar un área con altas probabilidades de mortalidad. Según esta teoría, la alta mortalidad se debe a factores y procesos (depredadores, patógenos, competencia) que dependen directamente de la densidad de los propágulos (semillas, plántulas), y/o la distancia de éstos a la planta progenitora (Howe y Mirita 2000). Según la teoría de la colonización, el hábitat donde una planta crecerá esta cambiando constantemente, es impredecible el sitio más favorable para la semilla y para que la plántula se establezca. Entonces, la planta progenitora, ante tal situación, debe dispersar tantas semillas a tantos lugares como sea posible para que algunas encuentren el lugar más favorable para su supervivencia, germinación y establecimiento. Y, finalmente, la teoría de la dispersión dirigida, señala que los agentes de la dispersión depositan las semillas en sitios que no son aleatorios, sino que son sitios con condiciones específicas que son más favorables para la supervivencia, germinación y establecimiento de las plántulas (Howe y Smallwood 1982). La importancia de cada una de estas tres ventajas depende de la especie de planta y puede incluso variar entre las poblaciones de la misma especie.

Las plantas pueden usar diversos mecanismos para dispersar sus semillas, entre los que se encuentran: (a) dispersión propia, es decir que las plantas mismas dispersan sus semillas, como es, por ejemplo, el caso de frutos con dehiscencia

explosiva; (b) dispersión abiótica, mediante la cual las semillas son dispersadas por agentes abióticos, como por ejemplo el agua y el viento; y (c) la dispersión biótica que es aquella realizada por los animales, como por ejemplo el caso de las semillas tragadas por los animales frugívoros (Andresen 2000).

Hasta un 90% de los árboles en bosques tropicales tienen frutos carnosos que atraen animales dispersores de semillas (Howe 1977) y la mayoría de estos frutos están morfológicamente adaptados para la dispersión por endozoocoria (Jordano 2000). En muchos de estos bosques tropicales los primates frugívoros son efectivos dispersores primarios de semillas (Labert y Kaplin 2001). En términos de la cantidad de dispersión, muchos primates pueden dispersar un alto número de semillas, debido a su gran tamaño corporal (en comparación con otros animales dispersores de semillas como aves y murciélagos) y debido a que algunas especies tienen dietas altamente frugívoras (Chapman 1995). En términos de la calidad de dispersión, ésta se ve afectada, en primer lugar, por el efecto que tiene el tracto digestivo sobre las semillas, y, en segundo lugar, por los patrones espaciales y las características asociadas con la deposición de las semillas (Schupp 1993). El paso por el tracto digestivo de la mayoría de las especies de primates no tiene efecto, o incluso puede tener un efecto positivo, sobre el porcentaje y/o la velocidad de germinación de las semillas (Chapman 1995). La calidad de la dispersión asociada con: cómo y dónde son depositadas las semillas es determinada por el destino post-dispersión de las semillas (Andresen y Feer 2005). Con respecto a este componente de la calidad de dispersión, el papel que juega cada especie de primate frugívoro en la dispersión primaria de semillas depende, entre otras características, de la estructura social, fisiología/morfología digestiva, dieta, y patrones de movimiento.

1.2. PRIMATES DE LOS GÉNEROS ATELES Y ALOUATTA COMO DISPERSORES PRIMARIOS DE SEMILLAS

Si bien tradicionalmente el enfoque de los estudios de dispersión de semilla por animales frugívoros en bosques tropicales fue sobre aves y murciélagos, en las últimas dos décadas ha surgido un gran reconocimiento por el papel de dispersores primarios que juegan los primates en estos ecosistemas (Chapman 1995, Lambert y Kaplin 2001). La dispersión de semillas por primates, además de proporcionar escape de la influencia negativa de la planta progenitora, permite que las semillas colonicen nuevos lugares, sitios potencialmente más favorables para el establecimiento de las plántulas (Howe y Smallwood 1982), debido a que disminuye la probabilidad de muerte por ataques patógenos (Packer y Clay 2000). Los monos del Nuevo Mundo de la subfamilia Atelinae pertenecientes a los géneros *Ateles* y *Alouatta* son efectivos dispersores de semillas para una gran variedad de especies vegetales (Andresen 1999, Feer 1999, Link y Di Fiore 2006, Stevenson *et al.* 2002). Estos primates tienen distintos patrones de comportamiento e incluyen en su dieta diferentes proporciones de frutas. Por lo general una gran cantidad de semillas son defecadas en lugares lejanos a los árboles progenitores, y el paso por el tracto digestivo puede tener efectos positivos sobre el tiempo de latencia y sobre la tasa de germinación de las semillas (Stevenson *et al.* 2002).

Las heces, al igual que el lugar y los patrones de defecación, pueden afectar el destino postdispersión de las semillas defecadas (McConkey 2000, Andresen 2002b). Los lugares y la forma cómo estas semillas son depositadas varían de acuerdo a la especie de dispersor primario (Andresen y Feer 2005). Por ejemplo, los *Ateles* son casi estrictamente frugívoros, lo cual los convierte en efectivos dispersores de semillas en términos de la cantidad de semillas que potencialmente dispersan (Klein y Klein 1977, Van Roosmalen 1985). Por otro lado, los cortos tiempos de retención de la ingesta (en promedio defecan cada 3 horas), sus desplazamientos largos (Shimooka 2005), su estructura social de fisión-fusión, y su comportamiento de defecación individual, predicen como patrón espacial predominante para las semillas depositadas por defecación al patrón disperso

(Andresen 1999, Entrevista Zárate-Caicedo 2006). Los monos del género *Alouatta*, por el contrario, consumen frutas y hojas, por lo cual potencialmente sus heces contendrán menos semillas. De igual forma, el largo tiempo de retención (más o menos defecan cada 12 horas, y el tiempo de retención de la ingesta puede ser de hasta 16 o 20 horas) y sus desplazamientos más cortos, su estructura social en tropas cohesivas (Defler 2003), su comportamiento de defecación grupal, predicen como patrón espacial predominante para las semillas depositadas por defecación al patrón agregado (Andresen 1999, 2002b; Estrada *et al.* 1999).

La materia fecal que rodea a las semillas defecadas por primates puede tener un efecto sobre el destino post-dispersión de las semillas, y por lo tanto es una característica importante que debe tenerse en cuenta cuando se quiere determinar la efectividad de un dispersor primario (Andresen 2002b). Por un lado, las heces atraen a roedores depredadores de semillas (Janzen 1986). Por otro lado, las heces atraen a los escarabajos coprófagos. Algunas de las semillas dispersadas por los primates son dispersadas secundariamente por escarabajos coprófagos (Chapman y Onderdonk 1998; Estrada y Coates-Estrada 1984, 1991; Andresen 2005). Diversos factores afectan la composición local del ensamble de escarabajos coprófagos que es atraído a una defecación y por tanto influyen en el destino post-dispersión de las semillas (Andresen y Feer 2005).

1.3. ESCARABAJOS COPRÓFAGOS COMO DISPERSORES SECUNDARIOS DE SEMILLAS

Los escarabajos coprófagos (Scarabaeinae, Coleóptera) se alimentan de heces, preferentemente aquellas de mamíferos herbívoros (Hansky y Cambefort 1991b). Después de localizar la materia fecal, la mayoría de las especies Neotropicales separan rápidamente una porción de heces y la entierran bajo la superficie del suelo (Hallffter y Edmonds 1982). Esta conducta tan particular conlleva numerosos beneficios ecológicos, además de dispersar accidentalmente las semillas

contenidas en la materia fecal, favorece al reciclaje de nutrientes (Mittal, 1993), aireación y fertilización de la tierra (Miranda *et al.* 1998), control de parásitos (Bergstrom *et al.*, 1976), entre otros.

Los escarabajos coprófagos, al remover las semillas del lugar de la deposición y al enterrarlas junto a las heces, disminuyen la probabilidad de depredación por roedores (Crawley 2000), consecuentemente aumentando la probabilidad de supervivencia de las semillas (Andresen 2001). Sin embargo, para las semillas enterradas, otros factores como el microclima (luz, humedad) y la profundidad de entierro pueden tener efectos positivo o negativo, de acuerdo a las características que cada semilla y plántula requieran para su germinación y establecimiento, respectivamente (Fenner 2000). Así por ejemplo, para algunas especies cuyas semillas germinadas no logran emerger como plántulas, si las semillas se encuentran enterradas, el entierro de semillas por escarabajos puede tener un efecto negativo (Andresen y Levey 2004). Sin embargo, se ha cuantificado que a nivel de la comunidad de árboles en un bosque Neotropical en Brasil, el efecto neto del entierro de semillas por escarabajos es positivo, es decir que, en promedio, más plántulas se establecen a partir de semillas defecadas que fueron enterradas por escarabajos, que de semillas defecadas que no fueron enterradas (Andresen y Levey 2004).

Los escarabajos coprófagos consideran a las semillas como contaminantes, debido a que estos escarabajos no comen semillas, comen heces (Andresen y Feer 2005). Sin embargo, la fuerte competencia intraespecífica de los escarabajos por las heces (Hansky y Cambefort 1991b) ha favorecido a las semillas, dado que los coprófagos invierten menor tiempo en separar a las semillas de las heces. Pero, la probabilidad de dispersión secundaria de la semilla por parte de los escarabajos depende, además de la competencia por este preciado recurso, de la estrategia de alimentación del escarabajo, del tamaño del escarabajo y del tamaño de la semilla (Andresen y Feer 2005). Por lo tanto, la probabilidad de dispersión

secundaria por escarabajos se puede ver afectada por cualquier variable que influya sobre la composición del ensamble particular de escarabajos que es atraído en un momento dado a una defecación dada (Andresen 2002a, 2005). Por ejemplo, se ha visto que la probabilidad de dispersión secundaria para una semilla puede depender en gran medida de la cantidad y del tipo de heces en que se encuentre la semilla, y de la disposición espacial de las heces y semillas en el suelo del bosque (Andresen 2002b, Andresen y Levey 2004, Ponce-Santizo *et al.* 2006).

Debido a la gran abundancia de estos escarabajos en los bosques tropicales (Davis *et al.* 2001) y que probablemente la mayoría de las heces de primates frugívoros (y otros mamíferos frugívoros) contienen semillas, es muy elevado el potencial de la dispersión secundaria de semillas por estos insectos (Andresen y Feer 2005) por lo tanto, es importante incorporar el estudio de la dispersión secundaria por escarabajos coprófagos en cualquier investigación que pretenda estimar la efectividad de un primate frugívoro como dispersor primario de semillas y de su importancia en el proceso de regeneración del bosque (Andresen y Feer 2005).

1.4. ESTUDIOS EN COLOMBIA

En Colombia los estudios que involucran a los escarabajos coprófagos de la familia Scarabaeinae se han enfocado en aspectos de diversidad (Medina *et al.* 2002), de la estructura de sus comunidades (Castellanos *et al.* 1999), la distribución altitudinal (Escobar y Chacón 2000, Escobar *et al.* 2005) y los efectos de las presiones antrópicas sobre este grupo de insectos (Lopera y Amézquita 1997). A nivel mundial, el reconocido papel ecológico de los escarabajos coprófagos como dispersores secundarios de semillas ha sido cuantificado en muy pocos estudios debido a las dificultades metodológicas de seguir el destino de las semillas, sobre todo con las más pequeñas (Andresen y Feer 2005). Diversos

aspectos de la dispersión secundaria de semillas por escarabajos coprófagos, han sido descritos y/o cuantificados por trabajos en México (Estrada y Coates-Estrada 1991), Guatemala (Ponce-Santizo *et al.* 2006), Brasil (Andresen 2002a, Andresen y Levey 2004, Vulinec 2002), Guayana Francesa (Feer 1999, Hingrat y Feer 2002), Perú (Andresen 1999), Uganda (Shepherd y Chapman 1998) y Colombia (Laverde *et al.* 2002).

Sólo un trabajo sobre el papel que juegan los escarabajos coprófagos como dispersores secundarios de semillas defecadas por animales frugívoros ha sido publicado para Colombia. En este trabajo se estudió la actividad de los escarabajos coprófagos asociados con excrementos de una especie de mono, los churucos (*Lagothrix lagothricha*), los cuales son dispersores primarios de semillas en el Parque Nacional Tinigua (Laverde *et al.* 2002). Los autores de este trabajo utilizaron tres tamaños diferentes de semillas para estimar los tiempos de remoción de las heces y el promedio de distancias de remoción horizontal y vertical hecha por los escarabajos paracópridos, telecópridos y endocópridos. Reportaron diferencias significativas entre los escarabajos con los tres tipos de estrategias alimenticias, respecto a los tiempos de llegada a las heces y a las distancias de remoción. Este trabajo resalta el papel que juegan los churucos como dispersores primarios de semillas, y el importante papel que los escarabajos coprófagos pueden jugar en el éxito o fracaso de las semillas y su contribución en el proceso de la dispersión en general (Laverde *et al.* 2002).

2. OBJETIVOS

Comparar los ensambles de escarabajos coprófagos atraídos a heces de dos especies de monos (*Ateles hybridus* y *Alouatta seniculus*) en La Serranía las Quinchas.

Cuantificar la dispersión secundaria de semillas de *Rollinia edulis* presentes en defecaciones de monos por parte de los escarabajos coprófagos.

Evaluar los efectos del tipo de heces (*Ateles* y *Alouatta*) y del patrón de defecación (agregada en dormitorio vs. dispersa en áreas al azar) sobre la dispersión secundaria de semillas por escarabajos coprófagos.

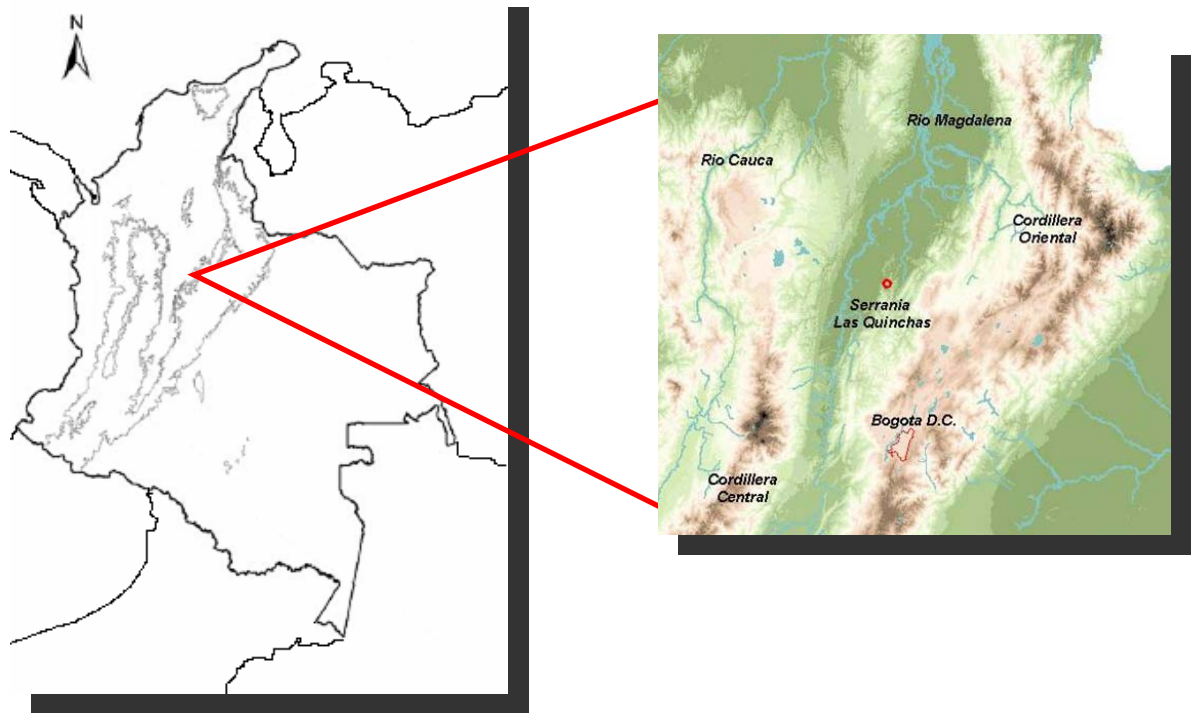
3. METODOS

3.1. ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó de julio a diciembre del 2006 en La Reserva Natural de las Aves El Paujil (RNAP) que se encuentra ubicada entre los municipios de Puerto Boyacá (Boyacá) y Cimitarra (Santander) en el corregimiento de Puerto Pinzón, Serranía Las Quinchas, Colombia (Balcázar *et al.* 2000). El área de la RNAP comprende 60 hectáreas localizadas entre los 170 y los 200m de altura. La RNAP se estableció en el año 2004 para la conservación de la vida silvestre. En la región la temperatura media anual es de 26,03° C, y fue relativamente constante durante los meses de estudio. La precipitación promedio anual en Puerto Boyacá es de 2072,2 mm. De abril a mayo se presenta el primer periodo de lluvias, y de septiembre a noviembre el segundo (BirdLife International 2005). La RNAP comprende bosque maduro y secundario. Según sus características vegetales y geomorfológicas, hace parte de la selva inferior (Cuatrecasas 1989).

La reserva protege una amplia gama de fauna y flora. Entre las especies de árboles destacan por su importancia *Ceiba pentandra* (Bombacaceae), *Pouteria* spp., (Sapotaceae) y *Clarisia racemosa* (Moraceae). La reserva cobija a un grupo de choibos (*Ateles hybridus*) y un grupo de monos aulladores (*Alouatta seniculus*), con 16 y 4 individuos, respectivamente. Cabe recalcar que *A. hybridus* es una especie que se encuentra clasificada como “En Peligro” según la lista roja de IUCN (Nowak 1999). Los *A. hybridus* consumen alrededor de 22 especies vegetales y pasan el 65% del tiempo alimentándose, del cual 48% dedican al consumo de frutos (Entrevista Zárate-Caicedo 2006).

Figura 1. Ubicación general del área de estudio. La Reserva Natural de Aves el Paujil, se encuentra en La Serranía Las Quinchas entre los departamentos de Santander y Boyacá, Colombia.



3.2. MUESTREO DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS

Para examinar si existen diferencias en los ensambles de escarabajos coprófagos atraídos a las heces de ambos primates, se utilizaron trampas de caída cebadas con heces frescas de *Ateles hybridus* y *Alouatta seniculus*. Cada trampa consistió en un recipiente plástico de 11 cm de diámetro y 11 cm de altura, llenado a un tercio de su capacidad con agua jabonosa y enterrado a ras del suelo. Para proteger las trampas de la lluvia, se emplearon platos plásticos de 30 cm de diámetro, a manera de techos, colocados con tres alambres (a manera de trípode) a unos 20 cm por encima de la trampa. Cada cebo consistió de 30 g de heces frescas colocados dentro de una bolsita de tul fino y sujetado con un gancho de la parte inferior central de los platos, de tal manera que quedó suspendido a unos 5 cm del borde superior de la trampa enterrada. Se utilizaron un total de 20 trampas de caída, 10 con heces de *Alouatta* y 10 con heces de *Ateles*. Se dispusieron las trampas a lo largo de dos transectos (10 trampas por transecto), uno para cada tipo de cebo. Las trampas estuvieron separadas por 50 m dentro de cada transecto, para evitar la interferencia entre trampas (Larsen y Forsyth 2005). La separación entre transectos fue de 100 m. Las trampas se abrieron al atardecer (16:00 – 18:00 h) y se mantuvieron abiertas por 24 horas. Al cabo de este tiempo todos los escarabajos de las trampas se recolectaron y posteriormente se identificaron. Se realizaron tres muestreos durante el período de estudio: en julio, septiembre y noviembre del 2006. La localización de las trampas fue la misma en los tres muestreos. Los escarabajos coprófagos se identificaron con la ayuda de claves y del experto Fernando Z. Vaz-de-Mello. La colección de referencia se encuentra en el Museo de Historia Natural de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, en Tunja, Boyacá, a cargo de Fredy Molano. Una copia de la colección se encuentra en el laboratorio de entomología de la Universidad Industrial de Santander.

Para establecer las diferencias en el número de individuos, número de especies, y preferencia alimenticia de las especies atraídas a las heces de mono aullador y mono araña se sumaron los datos obtenidos en los tres muestreos, y se consideró a cada trampa como una muestra independiente. Estos datos se analizaron con pruebas de *t* de Student, en el programa estadístico Systat 11 versión de prueba (SPSS 2006). Para verificar si existía preferencia por uno de los tipos de heces en las especies de escarabajos más abundantes (por lo menos 10 individuos) se llevaron a cabo pruebas de chi-cuadrado de bondad de ajuste. Además, se construyeron curvas de acumulación de especies para cada tipo de cebo y curvas de rango-abundancia (Feisinger 2001), en el programa Estimate 7.5 (Colwell 2005) y Past 1.64 (Hammer *et al.* 2001), respectivamente.

3.3. DISPERSIÓN SECUNDARIA DE SEMILLAS POR ESCARABAJOS COPRÓFAGOS

Para determinar el efecto que tienen los escarabajos coprófagos sobre el destino post-dispersión de semillas defecadas por monos, se utilizaron semillas de *Rollinia edulis* (Annonaceae). Se escogió esta especie de árbol porque presentó abundante fructificación en los meses de estudio, porque sus frutos son ingeridos y semillas defecadas intactas por ambas especies de monos, y porque las semillas son relativamente grandes facilitando esto el seguimiento de su destino. Con las semillas de *R. edulis* se realizó un experimento factorial con dos factores, y cada factor con dos niveles: (1) especie de mono (*Alouatta* vs. *Ateles*) y (2) tipo de defecación (agregada en dormitorio vs. dispersa en áreas al azar). Las semillas experimentales fueron obtenidas a partir de frutos colectados bajo árboles en fructificación. Las semillas fueron lavadas y se dejaron secar a la sombra. Cada semilla fue marcada pegándole un hilo nylon blanco de 60 cm de longitud para facilitar su seguimiento en el tiempo y espacio. Se utilizaron un total de 220 semillas (120 semillas con heces de *Alouatta* y 100 semillas con heces de *Ateles*).

En cada una de las repeticiones independientes para las combinaciones de los niveles de los dos factores (*Alouatta*-agregado n = 6, *Ateles*-agregado n = 5, *Alouatta*-disperso n = 6, *Ateles*-disperso n = 5) se utilizaron 10 semillas. Para el tratamiento de defecación agregada en dormitorio se localizaron los dormitorios de los monos la noche anterior, debido a que los sitios donde dormían variaban constantemente. Al día siguiente, muy temprano, en el lugar donde los monos despertaron y defecaron, se colectaron aproximadamente 100 g de las heces, los cuales dividimos en 10 porciones iguales de aproximadamente 10 g cada una. Cada una de las semillas experimentales marcadas, se colocaron dentro de una de las 10 porciones de heces. Luego fueron dispuestas las semillas con heces en el centro del área de defecación, usando una disposición regular, manteniendo una distancia de 40 cm entre semillas experimentales y marcando con un pequeño palito la posición exacta de cada semilla. Para el experimento del patrón disperso se prepararon las semillas de la misma manera pero fueron colocadas, individualmente, una cada 10 m, a lo largo de transectos. Se usaron 5 y 6 dormitorios diferentes para *Ateles* y *Alouatta*, respectivamente, en el patrón agregado. Igualmente, se escogieron 5 y 6 transectos independientes para el patrón disperso con heces de *Ateles* y *Alouatta*, respectivamente.

Se tomaron registros diarios del destino de las semillas experimentales (depredada o removida por roedores, enterrada por escarabajos, movida horizontalmente) durante los tres primeros días y luego una vez por semana. Los registros se continuaron hasta el final del experimento, durante 16 semanas. Las semillas enterradas se desenterraron para determinar su destino (viva, muerta, germinada). Las diferentes variables de respuesta (proporción de semillas enterradas, proporción de semillas movidas horizontalmente, proporción de semillas depredadas, proporción de semillas germinadas) se analizaron con un análisis de varianza factorial de dos vías, en el programa estadístico Systat 11 versión de prueba (SPSS 2006).

Mediante un experimento adicional complementario se cuantificó la profundidad a la que las semillas son enterradas por los escarabajos coprófagos. Para esto se utilizaron semillas secadas y pintadas con pintura blanca (de esta manera no atraen roedores, ni germinan), y marcadas con hilo nylon. Estas semillas se colocaron con ambos tipos de heces usando el mismo diseño que aquel usado para el patrón disperso de defecación. Estas semillas pintadas se reutilizaron. Se hicieron un total de 8 transectos independientes para cada tipo de heces, y en cada transecto se usaron 10 semillas. Luego de dos días se midió la profundidad de las semillas enterradas, así como la distancia horizontal a la que fueron movidas (enterradas o no). Se consideró a cada semilla como una muestra independiente y se comparó la frecuencia de semillas enterradas con ambos tipos de heces mediante una prueba de G de independencia (Williams 1976), con los datos dispuestos en una tabla de contingencia de dos vías. Para las profundidades sólo se consideraron a las semillas enterradas y se compararon entre los tipos de heces mediante una prueba de U en el programa Systat 11 versión de prueba (SPSS 2006).

4. RESULTADOS

4.1 ENSAMBLES DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS

Con respecto a los escarabajos coprófagos atraídos a las heces de ambos primates, se colectaron un total de 791 individuos distribuidos en 43 especies de la sub-familia Scarabaeinae. Asociados a las heces de *Alouatta* se colectaron un total de 445 individuos pertenecientes a 38 especies, y con heces de *Ateles* se colectaron un total de 346 individuos pertenecientes a 32 especies (Tabla 1). Mediante una prueba de *t* de Student, se encontraron diferencias estadísticas significativas en el número de especies capturadas con las heces de ambas especies de monos ($T=2.8$; $gl=18$; $p=0.012$), es decir que un mayor número de

especies de Scarabaeinae fueron atraídas a las heces de *Alouatta* que a las heces de *Ateles*. Por el contrario, mediante la prueba de *t* de Student, no se encontró diferencia estadística significativa en el número de individuos de Scarabaeinae capturados en las trampas de caída, cebadas con las heces de *Alouatta* vs. heces de *Ateles* ($T=0.965$; $gl=18$; $p=0.347$).

Tabla 1. Abundancia de las especies de escarabajos coprófagos atraídos a las heces de *Alouatta seniculus* y *Ateles hybridus* en la Serranía Las Quinchas, Colombia.

Morfoespecie	Especie	<i>Alouatta seniculus</i>	<i>Ateles hybridus</i>	Total	Porcentaje (%)
1	<i>Dichotomius</i> sp.1	7	1	8	1,0
2	<i>Eurysternus foedus</i>	5	1	6	0,8
3	<i>Eurysternus caribaeus</i>	7	5	12	1,5
4	<i>Canthon aequinoctialis</i>	93	31	124	15,7
5	<i>Deltochilum (Deltohyboma)</i> sp. 1	13	3	16	2,0
6	<i>Onthophagus</i> sp. 1	17	8	25	3,2
7	<i>Onthophagus</i> aff. <i>rubrescens</i>	19	2	21	2,7
8	<i>Ateuchus</i> sp.1	7	1	8	1,0
9	<i>Canthidium</i> sp.1	31	6	37	4,7
10	<i>Canthidium</i> sp.2	4	2	6	0,8
11	<i>Uroxys</i> sp.1	26	33	59	7,5
12	<i>Phanaeus</i> sp.1	2	0	2	0,3
13	<i>Canthidium</i> aff. <i>haroldi</i>	22	13	35	4,4
14	<i>Canthidium</i> sp.3	1	0	1	0,1
15	<i>Canthidium</i> sp.4	2	0	2	0,3
16	<i>Canthidium</i> sp.5	18	0	18	2,3
17	<i>Canthidium</i> sp.6	7	1	8	1,0
18	<i>Canthidium</i> sp.7	14	4	18	2,3
19	<i>Onthophagus</i> aff. <i>dicranoides</i>	2	2	4	0,5
20	<i>Onthophagus</i> aff. <i>haematopus</i>	4	2	6	0,8
21	<i>Ateuchus</i> sp.2	14	10	24	3,0
22	<i>Onthophagus</i> sp.2	26	1	27	3,4
23	<i>Uroxys</i> sp.2	47	117	164	20,7
24	<i>Onthophagus</i> aff. <i>acuminatus</i> sp.1	3	2	5	0,6

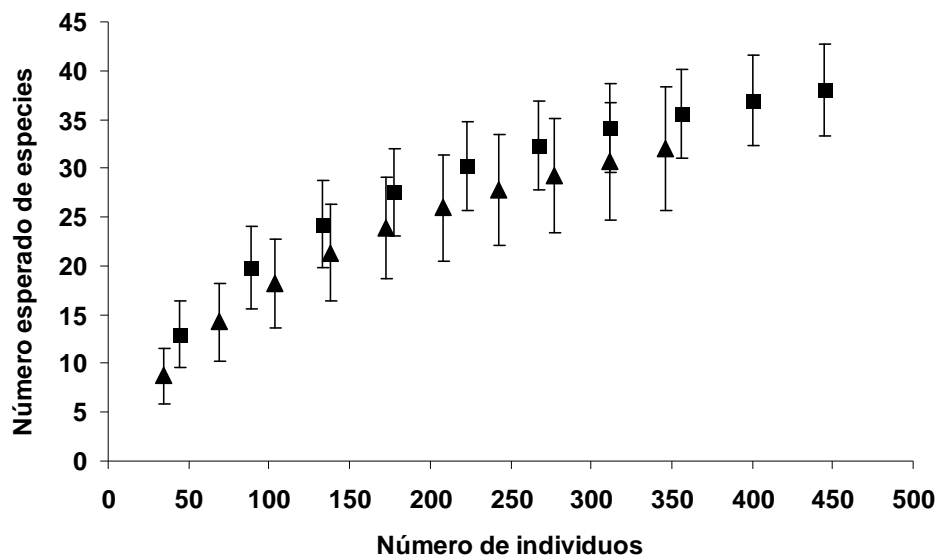
Tabla 1. (Continuación)

25	<i>Onthophagus aff. curvicornis</i>	28	0	28	3,5
26	<i>Ateuchus sp.3</i>	2	66	68	8,6
27	<i>Onthophagus sp.3</i>	2	3	5	0,6
28	<i>Canthidium sp.8</i>	2	0	2	0,3
29	<i>Deltochilum (Deltohyboma) sp. 2</i>	1	5	6	0,8
30	<i>Canthidium sp.9</i>	1	4	5	0,6
31	<i>Uroxys sp.3</i>	3	4	7	0,9
32	<i>Canthidium sp. 10</i>	0	3	3	0,4
33	<i>Onthophagus sp.4</i>	2	11	13	1,6
34	<i>Canthidium sp. 11</i>	0	1	1	0,1
35	<i>Onthophagus sp.5</i>	0	1	1	0,1
36	<i>Canthidium sp. 12</i>	0	1	1	0,1
37	<i>Canthon (Glaphyrocanthon) aff. subhyalinus</i>	0	1	1	0,1
38	<i>Canthidium sp. 13</i>	1	1	2	0,3
39	<i>Canthidium sp. 14</i>	3	0	3	0,4
40	<i>Onthophagus aff. acuminatus sp. 2</i>	3	0	3	0,4
41	<i>Coprophanaeus telamon nevinsoni</i>	3	0	3	0,4
42	<i>Phanaeus pyrois olsoufieffi</i>	2	0	2	0,3
43	<i>Deltochilum aff. orbigny</i>	1	0	1	0,1
Total de individuos		445	346	791	100
Total de Especies		38	32	43	

El número de especies que se registran en un muestreo está directamente relacionado con el número de individuos que se capturan. Esto es problemático cuando se quiere comparar la riqueza de especies en dos o más muestreos que no han alcanzado un valor asintótico (Gotelli y Colwell 2001). Debido a que las curvas de acumulación de especies muestran que en este estudio no se

alcanzaron los valores asintóticos (Fig. 2) podría ser que la diferencia en riqueza de especies detectada por la prueba de t sea un artefacto provocado por el hecho de que se capturaron más individuos con heces de *Alouatta* que de *Ateles* (aunque la diferencia no haya sido estadísticamente significativa). Por lo tanto, se hizo un análisis de rarefacción para ver si efectivamente el número de especies capturadas con heces de *Alouatta* es mayor al número de especies capturadas con heces de *Ateles*, a un mismo nivel de individuos capturados. Debido a que los escarabajos fueron colectados mediante muestras (trampas), las curvas de rarefacción (curvas esperadas de acumulación de especies) para cada especie de mono fueron construidas usando el método de rarefacción de muestras (Gotelli y Colwell 2001). Sin embargo, como sugieren Gotteli y Colwell (2001), para comparar la riqueza de especies capturada con heces de *Alouatta* y *Ateles*, las curvas se hicieron de tal manera que muestran el número esperado de especies de escarabajos como una función del número acumulado de individuos. Al comparar ambas curvas, es decir la curva esperada de acumulación de especies de *Ateles* y la curva esperada de *Alouatta*, a un mismo nivel de captura (346 individuos), se encontró que los intervalos de confianza al 95% de ambas curvas se sobrelapan. Esto indica que el número de especies de escarabajos capturadas con heces de *Alouatta* no difiere estadísticamente del número de especies capturadas con heces de *Ateles*, para un mismo número de individuos capturados.

Figura 2. Curvas de rarefacción basadas en la rarefacción de la muestras, mostrando el número esperado de especies de escarabajo coprófagos en función del número acumulado de individuos, para el muestreo realizado con heces de *Alouatta* (cuadrados) y con heces de *Ateles* (triángulos). Cada punto representa la suma de los datos de tres capturas (julio, septiembre, noviembre) para una trampa, teniéndose un total de 10 trampas para cada especie. Las barras de error asociadas a cada punto representan el intervalo de confianza al 95%.



Los diagramas de rango-abundancia (Fig. 3) de los ensambles de escarabajos atraídos a las heces de los primates, muestran que la distribución del arreglo de las abundancias de las especies de escarabajos (Scarabaeinae) capturados en trampas cebadas con heces de *Alouatta* o *Ateles* se ajustan a diferentes modelos básicos de diversidad (Moreno 2001). Las especies capturadas en las trampas cebadas con heces de *Alouatta* se aproximan a una línea recta en el gráfico de rango abundancia (Fig. 3a), indicando que las especies llegan a intervalos de tiempo irregulares, ajustándose al modelo de diversidad de series logarítmicas ($\rho=0.9676$). La serie logarítmica se ajusta mediante los valores de índice de diversidad alfa de Williams y el parámetro del muestreo ($\alpha=9.936$, $X=0.9782$). Por

el contrario las especies de escarabajos atraídos a las heces de *Ateles* (Fig. 3b) se ajustan al modelo básico de diversidad log- normal ($p= 0.8316$). Este ajuste indica que la distribución del número de individuos por especie es normal. La media y la varianza de los logaritmos de las abundancias de las especies capturadas ($\bar{x} = 0.2356$, $\sigma = 0.6028$) se obtienen para calcular los valores esperados de esta distribución.

Figura 3. Diagrama de rango-abundancia del ensamble de escarabajos coprófagos asociados a las heces de *Alouatta seniculus* (a) y *Ateles hybridus* (b). La abundancia de especies de Scarabaeinae atraídas a las heces de *A. seniculus* se ajusta al modelo logarítmico y la abundancia de especies de Scarabaeinae atraídas a las heces de *A. hybridus* se ajusta al modelo log- normal.

a)

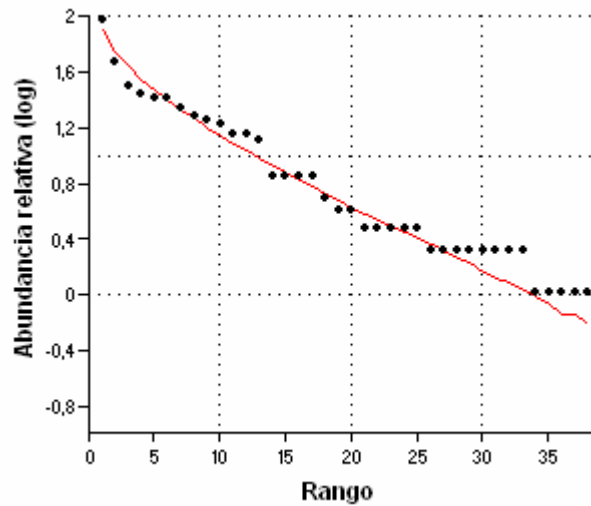
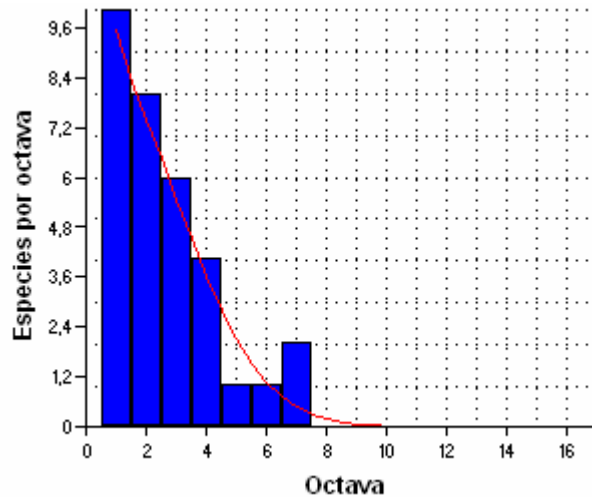


Figura 3. (Continuación)
b)



Con respecto a los patrones de dominancia de especies en el ensamble total de escarabajos capturados se observa que siete especies con más de 30 individuos, representaron el 61,56% del total de individuos capturados (Tabla 2). De éstas, las dos más abundantes representaron el 36,43% de todos los individuos capturados: *Uroxys* sp.2 con 164 individuos (20,73%) y *Canthon aequinoctialis* con 124 individuos (15,7%). Continuaron de manera decreciente *Ateuchus* sp.3 con 68 individuos (8,6%), *Uroxys* sp.1, *Canthidium* sp.1 y *Canthidium* aff. *haroldi* con 59 (7,5%), 37 (4,7%) y 35 (4,4%) individuos, respectivamente. Las especies menos abundantes fueron *Canthidium* sp.3, *Canthidium* sp.11, *Onthophagus* sp.5, *Canthidium* sp.12, *Canthon (Glaphirocanton)* aff. *subhyalinus* y *Deltochilum* aff. *orbigny*, con 1 individuo (0.1%) cada una. En el ensamble asociado a heces de *Alouatta* encontramos que *Canthon aequinoctialis* fue la especie dominante con 93 individuos (21%), y que en el ensamble asociado a heces de *Ateles* la especie dominante fue *Uroxys* sp.2 con 117 individuos (34%).

De 16 especies para las que se capturaron 10 o más individuos en total (Tabla 2), 5 especies no mostraron preferencia por el tipo de heces, 3 mostraron preferencia ($p < 0.05$) por las heces de *Ateles* (*Ateuchus* sp.3, *Onthophagus* sp.4 y *Uroxys* sp.2) y ocho especies por las de *Alouatta* (*Canthon aequinoctialis*, *Canthidium* sp.1,

Canthidium sp.5, *Canthidium* sp.7, *Deltochilum (Deltohyboma)* sp.1, *Onthophagus* aff. *rubescens*, *Onthophagus* aff. *curvicornis* y *Onthophagus* sp.2).

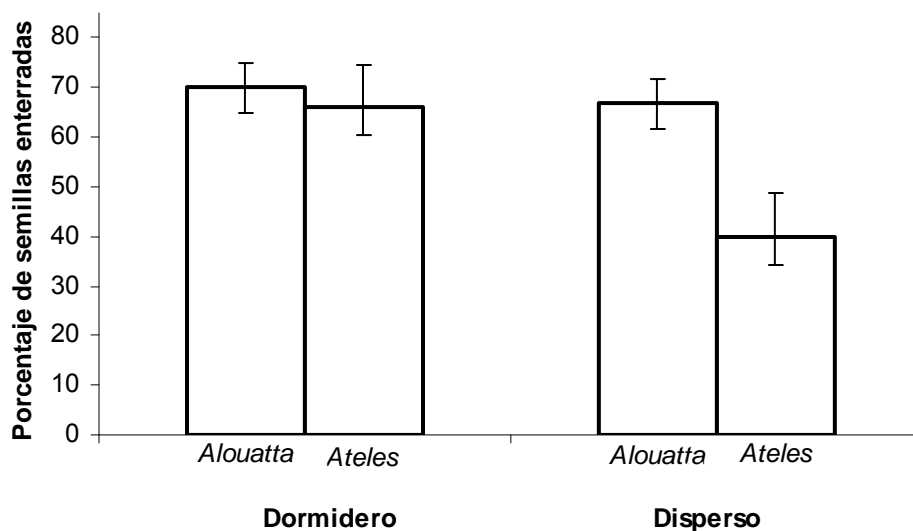
Tabla 2. Preferencia alimenticia de las especies de escarabajos coprófagos con 10 o más individuos capturados con las trampas de caída. Las últimas tres columnas indican el tipo de preferencia.

Morfoespecie	Especie	Valor calculado de chi-cuadrada	p	<i>Alouatta</i>	<i>Ateles</i>	sin preferencia
3	<i>Eurysternus caribaeus</i>	0.57735	0,563703			X
4	<i>Canthon aequinoctialis</i>	5.076479	<0.0001	X		
5	<i>Deltochilum (Deltohyboma)</i> sp. 1	2.5	0,012419	X		
6	<i>Onthophagus</i> sp. 1	1.8	0,071861			X
7	<i>Onthophagus</i> aff. <i>rubescens</i>	3.709704	0,000208	X		
9	<i>Canthidium</i> sp.1	4.109975	<0.0001	X		
11	<i>Uroxys</i> spp.1	0.911322	0,362126			X
13	<i>Canthidium</i> aff. <i>Haroldi</i>	3.538607	0,128190			X
16	<i>Canthidium</i> sp.5	1.521278	<0.0001	X		
18	<i>Canthidium</i> sp.7	4.242641	0,018422	X		
21	<i>Ateuchus</i> sp.2	2.357023	0,414216			X
22	<i>Onthophagus</i> sp.2	0.816497	<0.0001	X		
23	<i>Uroxys</i> sp.2	4.811252	<0.0001		X	
25	<i>Onthophagus</i> aff. <i>curvicornis</i>	5.466082	<0.0001	X		
26	<i>Ateuchus</i> sp.3	5.291503	<0.0001		X	
33	<i>Onthophagus</i> sp.4	7.76114	0,012555		X	

4.2 DISPERSIÓN SECUNDARIA DE SEMILLAS POR ESCARABAJOS COPRÓFAGOS

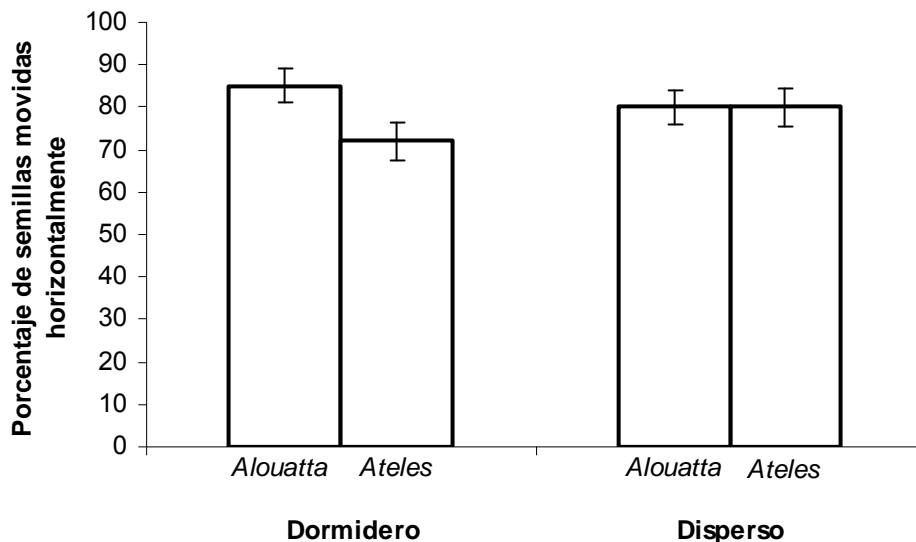
Durante los experimentos se utilizaron un total de 220 semillas, de las cuales los escarabajos coprófagos, enterraron 135 (61.4%) semillas (Fig. 4). Con los resultados del ANOVA factorial se encontró que los escarabajos coprófagos enterraron una proporción mayor de semillas de *Rollinia edulis* con heces de *Alouatta* (68,3%) que con heces de *Ateles* (53,0%; $F_{1,18}=8.090$, $p=0.011$), y que más semillas fueron enterradas con el patrón de defecación agregado (68,0%) que con el patrón disperso (53,3%; $F_{1,18}=7.402$, $p=0.014$). Asimismo, la interacción entre ambos factores también fue significativa ($F_{1,18}=4.42$, $p<0.05$), debido a que la diferencia entre *Alouatta* vs. *Ateles* es mucho más pronunciada cuando el patrón es disperso que cuando es agregado.

Figura 4. Porcentaje de semillas de *R. edulis* enterradas por escarabajos coprófagos, dispuestas en los patrones de defecación agregados en dormitorio y dispersos al azar. Los porcentajes se calcularon a partir de $n=6$ réplicas en el caso de *Alouatta seniculus* y $n=5$ réplicas en el caso de *Ateles hybridus*, con 10 semillas en cada réplica. Las barras de error representan error estándar.



De las 220 semillas utilizadas en los experimentos, 175 semillas (79.5%) fueron dispersadas horizontalmente por escarabajos coprófagos (Fig 5). Se encontró 51 por ciento de semillas de *R. edulis* movidas horizontalmente en los experimentos de los patrones agregados y 48 por ciento en los experimentos de patrón disperso. Aunque mayor proporción de semillas fueron movidas de forma horizontal en heces de *Alouatta* y dispuestas en patrón agregado, con el ANOVA factorial de dos vías se encontró que no hubo efectos estadísticamente significativos, para la proporción de semilla movidas horizontalmente, de ninguno de los dos factores, ni su interacción (patrón de defecación: $F_{1,18}=0.121$, $p=0.732$; tipo de heces ($F_{1,18}=2.257$, $p=0.150$); interacción ($F_{1,18}=0.023$, $p=0.150$).

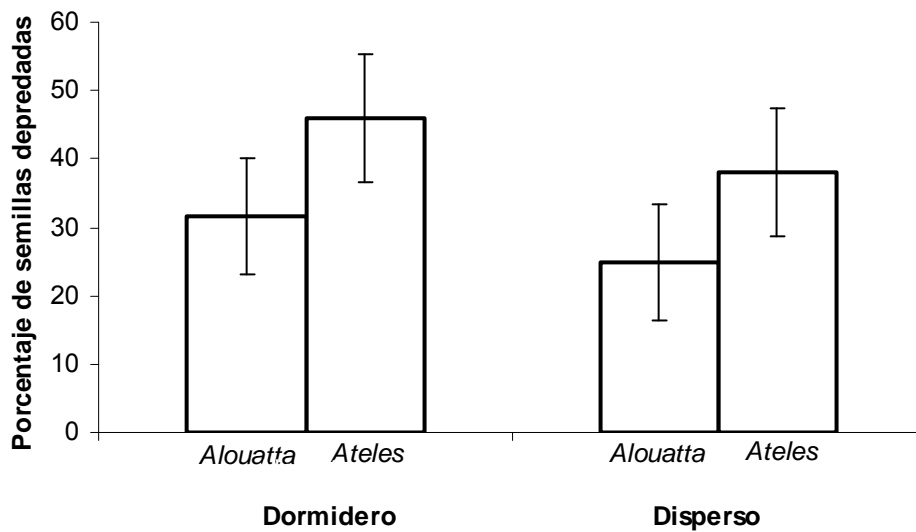
Figura 5. Porcentaje de semillas de *R. edulis* movidas horizontalmente por escarabajos coprófagos, dispuestas en los patrones de defecación agregados en dormitorio y dispersos al azar. Los porcentajes se calcularon a partir de n=6 réplicas en el caso de *Alouatta seniculus* y n=5 réplicas en el caso de *Ateles hybridus*. Las barras de error representan error estándar.



Al igual que para el movimiento horizontal de las semillas, los resultados del ANOVA factorial de dos vías no fue significativo para la proporción de semilla

depredadas (Fig.6), es decir que el hecho que una semilla sea depredada no se ve afectada por el tipo de heces ($F_{1,18}=2.341$, $p=0.143$) o el patrón de defecación ($F_{1,18}=0.674$, $p=0.422$), ni por su interacción ($F_{1,18}=0.006$, $p=0.941$) aunque la tendencia fue que una mayor proporción de semillas fueran depredadas cuando se encontraron en heces de *Ateles* que en heces de *Alouatta*, y cuando se encontraron en patrón disperso (Fig.6).

Figura 6. Porcentaje de semillas de *R. edulis* depredadas dispuestas en los patrones de defecación agregados en dormitorio y dispersos al azar. Los porcentajes se calcularon a partir de n=6 réplicas en el caso de *Alouatta seniculus* y n=5 replicas en el caso de *Ateles hybridus*. Las barras de error representan error estándar.

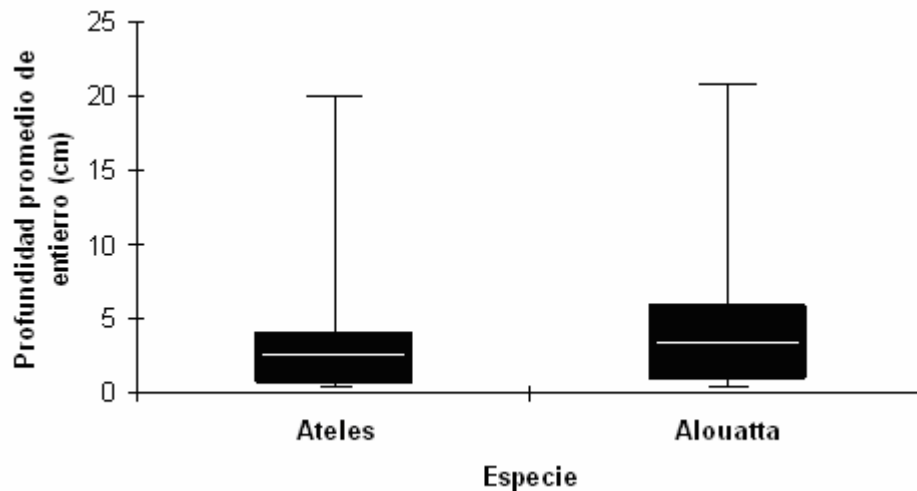


Mediante una prueba de G se encontró ($G=12.2$, $gl=1$, $p<0.001$) que hay efecto del entierro de las semillas, sobre la depredación de las mismas, debido a que el 72.7 por ciento de las semillas que no fueron enterradas por escarabajos coprófagos, fueron depredadas, mientras que el 52.7 por ciento de las semillas enterradas, no fueron depredadas.

Respecto a la proporción de las semillas enterradas utilizadas en el experimento adicional que tuvo como objetivo principal cuantificar las profundidades de entierro, encontramos que el 73.8% de las semilla en heces de *Alouatta* y el 72.5% en heces de *Ateles*, fueron enterradas por escarabajos coprófagos en dos días. Mediante la prueba de G de independencia ($G=0.032$, $gl=1$, $p=0.858$), se encontró que no hay efecto de las heces de los dos monos sobre la frecuencia de semillas enterradas por los escarabajos, contrario a lo encontrado con el experimento factorial (ver arriba).

La profundidad promedio a que los escarabajos entierran las semillas fue de 2.3 cm, pero la variación es muy grande, presentándose semillas enterradas a tan sólo 0.5 cm, hasta semillas enterradas a 20 cm de profundidad (Fig. 7). Sin embargo el 80% de las semillas fue enterrada entre 0.5 y 2.5 cm de profundidad. La prueba de U no mostró diferencias significativas ($U=3239.5$, $p=0,321$) en la profundidad de enterramiento de las semillas en heces de *Ateles* ($n=58$) vs. *Alouatta* ($n=59$).

Figura 7. Diagramas de caja-bigotes para la profundidad de las semillas enterradas por escarabajos coprófagos cuando se encontraban en heces de ambas especies de mono. El borde inferior y superior de las cajas marcan el 25 y el 75 percentil, respectivamente. La marca interior en la caja indica el valor de la mediana. Los valores mínimos y máximos están indicados por los bigotes inferior y superior, respectivamente. n=58 en el caso de *Ateles hybridus* y n=59 en el caso de *Alouatta seniculus*.



5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Las diferencias entre las proporciones de semillas enterradas de *Rollinia edulis* en heces de ambas especies de monos (*Alouatta seniculus* vs. *Ateles hybridus*), coinciden con los reportes para Guatemala donde, al comparar las proporciones de cuentas de plástico en heces de *Alouatta pigra* y en heces de *Ateles geoffroyi*, encontraron también mayor proporción de entierros cuando se encontraban en heces de *Alouatta* (Ponce-Santizo *et al.* 2006). Las características del dispersor primario tales como su dieta y comportamiento social, están directamente relacionadas con la textura y disposición espacial de las heces (Andersen 1999, McConkey 2000), las cuales pueden afectar el comportamiento de los escarabajos

y por tanto el destino postdispersión de la semilla (Andresen 2001, Andresen 2002a).

La disposición espacial de las heces (agregada en dormidero o dispersa al azar) es otro factor que afectó el destino post-dispersión de las semillas de *R. edulis*, donde se encontraron más semillas enterradas, cuando fueron dispuestas en el patrón agregado que en el patrón disperso. Por el contrario, en Guatemala, no encontraron diferencias en los patrones de defecación para las proporciones de semillas enterradas (Ponce-Santizo *et al.* 2006). La agregación espacial de las defecaciones tiene un efecto negativo sobre las semillas, por que aumenta la probabilidad de depredación y la competencia intra e interespecífica entre plántulas (Andresen 2002a, Howe 1989). Los escarabajos coprófagos disminuyen este efecto negativo de los patrones de defecación agregados, removiendo y enterrando rápidamente heces con semillas (Andresen 1999). Las discrepancias con otros estudios pueden deberse al ensamble de escarabajos coprófagos Scarabaeinae asociados a un tipo de heces y a una localidad determinada (Andresen y Feer 2005), donde en particular para la Serranía Las Quinchas se encontró más especies atraídas a las heces de *Alouatta seniculus*. De igual forma es posible que las elevadas proporciones de dispersión vertical de las semillas (en heces de *Alouatta* y en patrón agregado), se deba a la fuerte competencia que hay por este recurso, y por tanto, al poco tiempo que le invierten los coprófagos a separar las heces de las semillas (Hanski y Cambefort 1991b).

El tamaño de la semilla es otro factor determinante en el entierro de las semillas por parte de los escarabajos coprófagos, debido a que semillas muy grandes ($\geq 30\text{mm}$), raramente son enterradas por los escarabajos en cambio semillas pequeñas ($\leq 3\text{mm}$) son enterradas casi en su totalidad junto a las heces (Andresen y Feer 2005). Los escarabajos enterraron altos porcentajes de semillas de *R. edulis* (61,4%) lo cual puede deberse al relativamente pequeño tamaño promedio de dichas semillas (semillas aproximadamente esféricas con 6,8 mm de diámetro x

2,4 mm de grosor). Asimismo, altos porcentajes de entierro de semillas por escarabajos coprófagos, se registraron en la Guayana Francesa (Feer 1998) donde más del 80% de las semillas con tamaños menores a 5 mm fueron enterradas por escarabajos cavadores.

Aunque se capturaron más individuos y más especies de escarabajos con heces de *Alouatta* que con heces de *Ateles*, las diferencias no fueron estadísticamente significativas (prueba de t en el primer caso, y análisis de rarefacción en el segundo). De las 16 especies más abundantes, el 69 por ciento mostró preferencias por uno de los dos tipos de heces. De éstas, el 73 por ciento prefirió heces de *Alouatta* mientras que el resto prefirió heces de *Ateles*, la fuerte competencia de los escarabajos por las heces y la restringida disponibilidad de este recurso, posiblemente ha sido la causa de la especialización de los escarabajos coprófagos por un alimento (Hanski 1991), aunque no consuman únicamente heces, luego carroña y frutos en descomposición forman parte de la dieta de algunos de estos escarabajos (Halffter y Matthews 1966). Por lo tanto, si bien se considera que en los bosques tropicales la mayoría de las especies de la familia Scarabaeinae son generalistas (Hanski y Cambefort 1991b), este trabajo al igual que otros (e.g. Estrada *et al.* 1993) muestran que sí existe cierto nivel de especialización por las heces de determinadas especies de mamíferos.

Es reconocida la importancia de cuantificar la profundidad de entierro de las semillas realizada por los escarabajos coprófagos cavadores y rodadores (Andresen y Feer 2005) debido a la influencia determinante que ésta tiene sobre la germinación de las semillas y la posterior emergencia y establecimiento de las plántulas (Shepherd y Chapman 1998, Andresen y Levey 2004). Aunque el escarabajo coprófago entierre las semillas y por tanto se disminuya la probabilidad de depredación, puede ocurrir que ciertas profundidades de enterramiento disminuyan la probabilidad de emergencia de plántulas (Feer 1999, Andresen y Levey 2004). Ni en este estudio, ni en otros estudios en el Amazonas Brasileiro

(Andresen 2002a) y en Guatemala (Ponce-Santizo *et al.* 2006) se ha encontrado que el tipo de heces o el patrón de defecación afectan la profundidad de entierro. Al igual que la profundidad de entierro, el movimiento horizontal de las semillas y la depredación, no fueron afectados por el tipo de heces en el que se encontrara la semilla o la disposición espacial de las heces.

El movimiento horizontal y vertical de las semillas, durante la dispersión secundaria por escarabajos coprófagos afecta la regeneración de las plantas de varias maneras (Andresen y Feer 2005). Uno de los efectos más notables es el escape de la depredación, que tiene las semillas cuando son enterradas, en comparación con semillas expuestas en la superficie (Crawley 2000). Se encontró para las semillas de *R. edulis* diferencias entre las semillas que se quedan en la superficie y las semillas enterradas por los escarabajos, respecto a la probabilidad de supervivencia: más semillas fueron depredadas cuando no fueron enterradas por escarabajos coprófagos. Esta relación positiva, entre el entierro por dispersión secundaria y el escape a la depredación, ha sido registrada para México (Estrada y Coates-Estrada 1991), Uganda (Shepherd y Chapman 1998), Perú (Andresen 1999) y Brasil (Andresen y Levey 2004).

La proporción de las semillas enterradas secas y pintadas utilizadas en el experimento adicional no mostraron ningún efecto del tipo de heces sobre la frecuencia de semillas enterradas por los escarabajos, contrario a lo encontrado con el experimento factorial. Los muestreos de los escarabajos coprófagos no mostraron ningún patrón temporal importante, respecto al total de escarabajos coprófagos atraídos en los distintos meses de muestreo (septiembre y noviembre), o respecto a alguna especie en particular. Sin embargo, las discrepancias entre estos dos experimentos pueden deberse a variables temporales relacionada con la dieta de los monos, haciendo particular referencia a la variación en la consistencia de las heces de los monos, durante los meses de estudio. Menor consistencia en la textura de las heces puede causar que las semillas se separen más fácilmente

y que queden expuestas en la superficie (Ponce-Santizo *et al.* 2006). Las defecaciones durante los meses de los experimentos factoriales (agosto y septiembre) fueron mas liquidas que las defecaciones durante los experimentos con semillas pintadas (octubre y noviembre), lo cual puede explicar la discrepancia de los dos experimentos con respecto al efecto de tipo de heces.

Es importante destacar que se tomaron registros hasta el final del experimento de las 220 semillas incluidas en los experimento de tipo de heces vs. patrón de defecación, donde 1,5% (2 semillas) de las semillas, germinaron, las cuales se encontraban dispuestas en el patrón disperso y en las heces de *Ateles hybridus*, y ambas habían sido enterradas por escarabajos coprófagos. En este sentido, debido a complicaciones logísticas los seguimientos a las semillas se interrumpieron, por tanto no fue posible cuantificar el efecto de la dispersión secundaria por escarabajos coprófagos a nivel de la germinación, ni de establecimiento de las plántulas, aunque es muy probable que muchas de las semillas experimentales continuaran siendo viables al término de este trabajo.

Mediante este estudio se resaltan las complejidades de las interacciones frugívoro-semilla-coprófago y la importancia de los primates en el mantenimiento de las comunidades de escarabajos coprófagos, y de ambos, en la regeneración de las plantas. Dado que el entierro de las semillas aumenta la probabilidad de establecimiento de la plántula, y ambos, el tipo de heces (*Alouatta*) y el patrón de defecación (agregado en dormitorio) afectan la probabilidad de entierro de la semilla, es importante tomar estos aspectos en consideración al determinar la calidad de la dispersión de la semilla asociada a un dispersor primario y al implementar estrategias de conservación para las poblaciones de primates en especial peligro.

6. LITERATURA CITADA

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

ANDRESEN, E. Cambridge University Press, Cambridge, UK. Ecological roles of mammals: the case of seed dispersal. In: Entwistle, Abigail and Nigel Dunstone (Eds.) *Future priorities for the conservation of mammalian diversity: Has the panda had its day?*. 2000. 12-25. ISBN: 521-77279-6.

ANDRESEN, E. *Journal of Tropical Ecology*. Effects of dung presence, dung amount, and secondary dispersal by dung beetles on the fate of *Micropholis guyanensis* (Sapotaceae) seeds in Central Amazonia. 2001. 17: 61-78.

ANDRESEN, E. *Ecological Entomology*. Dung beetles in a Central Amazonian rainforest and their ecological role as secondary seed dispersers. 2002a. 27: 257–270.

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

ANDRESEN, E. *Universidad y Ciencia*. Interacción entre primates, semillas y escarabajos coprófagos en bosques húmedos tropicales: un caso de diplocoria. 2005. Número especial II: 73-84.

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

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

ANDRESEN, E y LAURANCE, S.G. *Biotropica*. Possible indirect effects of mammal hunting on dung beetle assemblages in Panama. 2007. 39: 141–146.

BALCÁZAR, M. P., RANGEL, J. O. y LINARES, E. L. *Caldasia*. Diversidad florística de la Serranía de las Quinchas, Magdalena Medio (Colombia). 2000. 22: 191-224.

BERGSTROM, B.C., MAKI, L.R. y WERNER, B.A. *Proceedings of the Helminthology Society of Washington*. Small dung beetles as biological control agents: laboratory studies of beetle action on trichostrongylid eggs in sheep and cattle feces. 1976. 43: 171-174.

BIRDLIFE INTERNATIONAL. Cambridge, UK: BirdLife International. BirdLife's online World Bird Database: the site for bird conservation. Version 2.0. 2005. <http://www.birdlife.org/datazone/sites/index.html?action=SitHTMDetails.asp&sid=14425&m=0>

CASTELLANOS, M.C., ESCOBAR, F. y STEVENSON, P.R. *The Coleopterists Bulletin*. Dung beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae) attracted to Woolly monkey (*Lagothrix lagotricha* Humboldt) dung at Tinigua National Park, Colombia. 1999. 53(2):155-159.

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

CHAPMAN, C. A. y ONDERDONK, D.A. American Journal of Primatology. Forest without primates: primate/plant codependency. 1998. 45: 127–141.

COLWELL, R. K. University of Connecticut, version 7.5. Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples (EstimateS). 2005.

CONNELL. J. H. Center for Agricultural Publishing and documentation, Wageningen. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. in: den Boer, P. J. and Gradwel, G. R. (eds.). Dynamics of populations. 1971. 298-312.

CRAWLEY, M.J. CAB International, Wallingford, 2nd ed, UK. Seed predators and plant population dynamics. In: Fenner, M. (ed.) Seeds. The Ecology of Regeneration in Plant Communities. 2000. 167-182.

CUATRECASAS, J. Jardín Botánico de Bogotá "José Celestino Mutis". Aspectos de la vegetación natural en Colombia. 1989. 155-284.

DAVIS, A.J., HOLLOWAY, J.D., HUIJBREGTS, H., KIRK-SPRIGGS, A.H. y SUTTON, S.L. Journal of Applied Ecology. Dung beetles as indicators of change in the forests of northern Borneo. 2001. 38: 593-616.

DEFLER, T. R., Conservación Internacional de Colombia, Santa Fe de Bogotá. Primates de Colombia. 2003. 323-351.

Entrevista con Diego Alejandro Zarate Caicedo, Investigador del proyecto (Proyecto >Primates Colombia) "Comportamiento y dieta de una tropa de marimbas (*Ateles hybridus*) en la Reserva El Paujil, Serranía de Las Quinchas, Boyacá, Colombia. Julio del 2006.

ESCOBAR, F. y CHACON, P. *Revista de Biología Tropical*. Distribución espacial y temporal en un gradiente de sucesión de la fauna de coleópteros coprófagos (Scarabaeinae, Aphodiinae) en un bosque tropical montano, Nariño, Colombia. 2000. 48(4):961-975.

ESCOBAR, F., LOBO, J. M. y HALFFTER, G. *Research paper. Global Ecology and Biogeography*. Altitudinal variation of dung beetle (Scarabaeidae: Scarabaeinae) assemblages in the Colombian Andes. 2005. 14: 327-337.

ESTRADA, A. y COATES-ESTRADA, R. *American Journal of Primatology*. Fruit eating and seed dispersal by howling monkeys (*Alouatta palliata*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. 1984. 6: 77–91.

ESTRADA, A. y COATES-ESTRADA, R. *Journal of Tropical Ecology*. Howler monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. 1991. 7: 459-474.

ESTRADA, A., HALFFTER, G., COATES-ESTRADA, R. y MERITT, D.A., JR. *Journal of Tropical Ecology*. Dung beetles attracted to mammalian herbivore (*Alouatta palliata*) and omnivore (*Nasua narica*) dung in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. 1993. 9: 45-54.

ESTRADA, A., ANZURES D., A. y COATES-ESTRADA, R. *American Journal of Primatology*. Tropical rain forest fragmentation, howler monkeys (*Alouatta palliata*), and dung beetles at Los Tuxtlas, Mexico. 1999. 48: 253-262.

FEER, F. *Journal of Tropical Ecology*. Effects of dung beetles (Scarabaeidae) on seeds dispersed by howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in the French Guianan rain forest. 1999.15: 129–142.

FEINSINGER, P. Island Press, Washington, D.C. Designing field studies for biodiversity conservation. 2001.

FENNER, M. Seeds. CAB International, Wallingford, 2nd edn. The Ecology of Regeneration in Plant Communities. 2000. 410.

GOTTELI, N. J. y COLWELL R. K. Ecology Letters. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. 2001. 4: 379-391.

HALFFTER, G. y MATTHEWS. E. G. Folia Entomologica Mexicana. Natural History of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). 1966.12-14:1-132.

HALFFTER, G., y EDMONDS, W. D. An ecological and evolutive approach. Instituto de Ecología, Mexico, D. F. The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). 1982. 176.

HAMMER, O., HARPER, D.A.T. y RYAN, P.D. Palaeontologia Electronica, Version 1.64. Palaeontological Statistics software package for education and data analysis. 2001. 4(1):9.

HANSKI, I. Princeton University Press, Princeton. North temperate dung beetles. In: Hanski, I. and Cambefort, Y. (eds) Dung Beetle Ecology. 1991. 75–96.

HANSKI, I. y CAMBEFORT, Y. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. Dung Beetle Ecology. 1991a. 463.

HANSKI, I. y CAMBEFORT, Y. Princeton University Press, Princeton. Competition in dung beetles. In: Hanski, I. and Cambefort, Y. (eds) *Dung Beetle Ecology*. 1991b. 305-329.

HINGRAT, Y. y FEER, F. *Revue d' Ecologie (la Terre et la Vie)*. Effects of forest fragmentation on the activity of dung beetles. 2002. 8: 165-179.

HOWE, H.F. *Ecology*. Bird activity and seed dispersal of a tropical wet forest tree. 1977. 58: 539-550.

HOWE, H.F. *Oecologia*. Scatter and clump dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. 1989. 79: 417-426.

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

HOWE, H. F. y M. N. MIRITI. *Trends in Ecology and Evolution*. No question: seed dispersal matters. 2000. 15: 434-436.

INSTITUTO COLOMBIANO DE NORMAS TÉCNICAS Y CERTIFICACIÓN. Referencias documentales para fuentes de información electrónicas. Bogotá. ICONTEC. 2007. 23. (NTC 4490).

JANZEN, D. H. *Oikos*. Herbivores and the number of tree species in tropical Forest. 1970. 35:214-229.

JANZEN, D. H. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands. Mice, big mammals and seeds: it matters who defecates what where. In: A. Estrada and T. H. Fleming (Eds.). *Frugivores and seed dispersal*. 1986. 314-338.

JORDANO, P. CAB International, UK. Fruits and frugivory. In Fenner M. (Ed.) Seeds: the ecology of regeneration in plant communities. 2000. 125-165.

KLEIN, L. L. y KLEIN, D. B. Academic Press in London Clutton-Brock, T. H. (ed.). Feeding behaviour of the Colombian spider monkey. Primate ecology: studies of feeding and ranging behavior in lemurs, monkeys and apes. 1977. 153–181.

LAMBERT, J. E. y KAPLIN, B.A. Evolutionary Anthropology. New horizons in the ecology of primate seed dispersal. 2001. 10: 77-78.

LARSEN, T. y FORSYTH A. Biotropica. Trap spacing and transect design for dung beetle biodiversity studies. 2005. 37: 322–325.

LAVERDE, L., CASTELLANOS, M. C. y STEVENSON, P. Universitas Scientiarum. Dispersión de semillas por escarabajos coprofagos (Scarabaeidae) a partir de heces de churucos (*Lagothrix lagothricha*) en el Parque Nacional Tinigua, Colombia. 2002. 1: 1.

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

LOPERA, A. y AMÉZQUITA, S. Resumen Taller Estrategias para el análisis de la biodiversidad con los escarabajos del estiércol. Instituto de Ecología A. C. Xalapa, México. Composición, diversidad y mesodistribución espacial de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en bosques de galería del piedemonte de la Macarena, Meta, Colombia. 1997.

McCONKEY, K.R. American Journal of Primatology. Primary seed shadow generated by gibbons in the rain forests of Barito Ulu, Central Borneo. 2000. 52: 13-29.

McCONKEY, K. R. Journal of Tropical Ecology. Influences of faeces on seed removal from gibbon droppings in a dipterocarp forest in Central Borneo. 2005. 21: 117-120.

MEDINA C. A., ESCOBAR, F. y KATTAN, G. H. Biotropica. Diversity and Habitat Use of Dung Beetles in Restored Andean Landscape. 2002. 34(1): 181-187.

MIRANDA, C.H.B., DOS SANTOS, J.C.C. y BIANCHIN, I. Revista Brasileira de Zootecnia. Greenhouse studies. Contribution of Onthophagus gazella to soil fertility improvement by bovine fecal mass incorporation into the soil. 1998. 27: 681-685.

MITTAL, I.C. Tropical Ecology. Natural manuring and soil conditioning by dung beetles. 1993. 34: 150-159.

NOVAK, R. M. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA. Walker's primates of the world. 1999.

MORENO, C. E. Métodos para medir la biodiversidad. M&T Manuales y tesis SEA. Ediciones CYTED, ORCYT-UNESCO & SEA. 2001. Vol. 1. 34-39.

PACKER, A. y CLAY, K. Nature. Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree. 2000. 404: 278–281.

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

POULSEN, J. R., CLARK, C. J. y SMITH, T. B. *Journal of Tropical Ecology*. Seed dispersal by a diurnal primate community in the Dja Reserve, Cameroon. 2001.17:787–808.

SCHUPP, E. W. *Vegetatio*. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. 1993. 107/108: 15-29.

SHEPHERD, V. E., y CHAPMAN, C. *Journal of Tropical Ecology*. Dung beetles as secondary seed dispersers: impact on seed predation and germination. 1998. 14:199–215.

SHIMOOKA, Y. *International Journal of Primatology*. Sexual differences in ranging of *Ateles belzebuth belzebuth* at La Macarena, Colombia. 2005. 26:385–406.

SPSS, I. SPSS Inc., Chicago, Illinois. Systat 13 for Windows. 2006.

STEVENSON, P. R., QUIÑONES M. J., y AHUMADA, J. A. *Biotropica*. Influence of fruit availability on ecological overlap among four Neotropical primates at Tinigua National Park, Colombia. 2000. 32: 533-544.

STEVENSON, P. R., CASTELLANOS, M. C., PIZARRO, J.C. y GARAVITO, M. X. *International Journal of Primatology*. Effects of seed dispersal by three Ateline monkey species on seed germination at Tinigua National Park, Colombia. 2002. 23:1187–1204.

TRAVESET, A. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. Effect of seed passage through vertebrate frugivores guts on germination: a review. 1998. 2: 151-190.

VAN ROOSMALEN, M. G. M. *Acta Amazonica*. Habitat preferences, diet, feeding strategy and social organization of the black spider monkey (*Ateles paniscus paniscus* Linnaeus 1758) in Surinam. 1985. 15:1–238.

VULINEC, K. *Florida Entomologist*. Dung beetles (Coleoptera: Scarabeidae), monkeys, and conservation in Amazonia. 2000. 83: 229-241.

VULINEC, K. *Biotropica*. Dung beetle communities and seed dispersal in primary forest and disturbed land in Amazonia. 2002. 34: 297-309.

WEHNCKE, E.V., HUBBELL, S.P. y FOSTER, R.B. *Journal of Ecology*. Seed dispersal patterns produced by white-faced monkeys: implications for the dispersal limitation of neotropical tree species. 2003. 91: 677-685.

WILLIAMS, D. A. *Biometrika*. Improved likelihood ratio test for complete contingency tables. 1976. 63:33-37.