

**¿AFECTAN LOS MICOS CHURUCOS (*Lagothrix lagotricha lugens*) LA
GERMINACIÓN DE LAS SEMILLAS DISPERSADAS EN BOSQUES
SUBADINOS?**

Diana C. Acosta-Rojas

Estudiante de maestría en Ciencias Biológicas, Laboratorio de Ecología de Bosques Tropicales y Primatología, Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de Los Andes, Bogotá, Colombia, dc.acosta10@uniandes.edu.co, dicarito123@gmail.com

Pablo R. Stevenson

Director de tesis, Profesor titular, Laboratorio de Ecología de Bosques Tropicales y Primatología, Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de Los Andes, Bogotá, Colombia, pstevens@uniandes.edu.co

ABSTRACT

The effect of gut treatment on seed germination is a major component to assess seed dispersal effectiveness. The main objective of this study was to evaluate the effect of gut treatment by woolly monkeys on seed germination of three highland plant species (i.e. *Hedyosmum cuatrecazanum*, *Tapirira guianensis subandina*, *Guettarda hirsuta*) at Cueva de los Guácharos National Park, Colombia. We performed germination and permeability test to prove if gut treatment effect was a result of pulp removal or an increase in seed permeability. In addition, we evaluated if the initial conditions of seeds were different

between treatments and if physical and physiological traits could explain differences in germination. Pulp removal by woolly monkeys was the main process that enhanced seed germination on *H. cuatrecazanum* and *T. g. subandina*. The overall effect of gut passage on seed germination varied among species. For *H. cuatrecazanum* and *G. hirsuta*, we found similar germination percentage between dispersed and control seeds; but for *T. g. subandina*, control seeds germinated at higher percentage than dispersed seeds. However, the initial morphological conditions of *T. g. subandina* seeds were different between treatments and explained germination probability. Our study demonstrates a clear interaction between seed initial conditions and the evaluation of the effect of frugivorous over dispersed seeds in *T. g. subandina*. Therefore, we suggest the results of experiments evaluating the effect of animal vectors on seed germination should be carefully interpreted, and that this type of experiments requires an accurate quantification of seed initial conditions.

Key-words: endozoochory, germination, seed size, deinhibition effect, escarification, conductivity leachates, seed initial conditions.

RESUMEN

El efecto que tiene el paso de las semillas por el tubo digestivo de animales frugívoros sobre la germinación es uno de los componentes más importantes para evaluar la eficiencia de la dispersión. El principal objetivo de este estudio fue evaluar el efecto del paso de las semillas por el tubo digestivo de los micos churucos *Lagothrix lagothricha lugens* sobre la

germinación de tres especies de plantas de tierras altas (*Hedyosmum cuatrecazanum*, *Tapirira guianensis subandina*, *Guettarda hirsuta*) en el Parque Nacional Natural Cueva de los Guácharos, Colombia. Nosotros hicimos pruebas de germinación y de permeabilidad para probar si el efecto de la ingestión por los micos churucos sobre la germinación era resultado de la remoción de la pulpa o de un aumento en la permeabilidad de las semillas. Evaluamos si las semillas defecadas y las semillas extraídas de los frutos presentaban condiciones iniciales similares y probamos si las características físicas y fisiológicas de las semillas explicaban la probabilidad de germinación para una de las especies (*T. g. subandina*). La remoción de la pulpa por los micos churucos fue el principal proceso que potenció la germinación de las semillas de *H. cuatrecazanum* y *T. g. subandina*. El efecto general del paso de las semillas por el tubo digestivo de los micos churucos varió entre especies. Para *H. cuatrecazanum* y *G. hirsuta* los porcentajes de germinación fueron similares entre las semillas del control y las semillas dispersadas. Sin embargo, en *T. g. subandina* las semillas del control germinaron en mayor proporción que las semillas defecadas. Aunque las semillas defecadas de *T. g. subandina* fueron más permeables que las del control, la permeabilidad no explicó la probabilidad de germinación de las semillas. Nuestros resultados indican que las semillas de *T. g. subandina* que fueron colectadas para el control eran más grandes que las aquellas que se extrajeron de las muestras fecales. Además, las probabilidades más altas de germinación estuvieron asociadas con las semillas de tamaños más grandes. Nuestro estudio demuestra una clara interacción entre las condiciones iniciales de las semillas y la evaluación del efecto de los frugívoros sobre las semillas dispersadas de *T. g. subandina*. Sugerimos que los resultados de experimentos en los que se evalúa el efecto de animales vectores sobre la germinación de semillas deben ser

cuidadosamente interpretados y que este tipo de experimentos requieren una cuantificación precisa de las condiciones iniciales de las semillas.

INTRODUCCIÓN

El efecto del paso de las semillas por el tubo digestivo de animales es un componente de la calidad de dispersión que un frugívoro ofrece a una especie de planta (Howe & Smallwood 1986, Schupp *et al.* 2010). Cuando las semillas defecadas por frugívoros germinan en mayor cantidad o a una velocidad superior que las semillas no dispersadas, la probabilidad de supervivencia de las plantas aumenta (Schupp 1993, Traveset 1998, Traveset & Verdú 2002). De esta manera, la dispersión de semillas puede afectar las dinámicas de poblaciones de plantas y por tanto su éxito reproductivo.

El adelgazamiento de las cubiertas de las semillas (i.e. escarificación) y la remoción de la pulpa (i.e. efecto de desinhibición) son los procesos relacionados con la ingestión de frutos y la germinación de semillas, que más han sido estudiados. Por ejemplo, la remoción de la pulpa del fruto de las semillas promueve la germinación cuando la pulpa contiene compuestos inhibidores o cuando la presión osmótica que ésta ejerce sobre la semilla actúa como una barrera física que evita la germinación (Roberston *et al.* 2006). Incluso, la depredación, y la cantidad de patógenos que causan mortalidad en las plántulas puede disminuir cuando las semillas no tienen pulpa adherida (Traveset 1998, Wotton & Kelly 2011).

Usualmente, el ambiente ácido del tubo digestivo de los frugívoros promueve la escarificación de las cubiertas de las semillas, aumentando su permeabilidad y permitiendo

una mayor entrada de agua (Baskin & Baskin 1998). Este proceso es relevante en la germinación ya que la toma de agua o imbibición es el primer paso que desencadena la posterior elongación y multiplicación de las células (Toole *et al.* 1956). El efecto de algunas especies de frugívoros sobre la germinación de semillas muestra evidencia a favor de esta hipótesis. Por ejemplo, las semillas de *Phyllirea angustifolia* y *Myrtus communis* después de ser ingeridas por la mirla (*Turdus merula*) aumentaron su permeabilidad y consecuentemente la velocidad de la germinación (Traveset *et al.* 2011).

Adicional a los procesos fisiológicos que pueden modificar las características de las semillas, la variación intraespecífica en la viabilidad de las semillas puede jugar un papel relevante en las pruebas de germinación (Hairston 1989, Stoner *et al.* 2007). Dicha variación puede generar diferencias artificiales en las comparaciones dado que las semillas consumidas y las semillas del control pueden no contar con las mismas condiciones iniciales (Hulbert 1984). Por ejemplo, es frecuente que las semillas control sean tomadas de frutos que caen debajo de árboles parentales, por lo que podrían incluirse frutos abortivos o con problemas de desarrollo que se desprenden de la planta y difieran de los frutos que son consumidos por los frugívoros (Stevenson *et al.* 2002).

Los frugívoros arborícolas más grandes de los bosques tropicales son primates y éstos juegan un papel importante en el mantenimiento de la diversidad de la comunidad de plantas (Chapman 1995, Webb & Peart 2001, Stevenson 2011). Los primates constituyen del 25 al 40% de la biomasa frugívora de los biomas del Trópico (Terborgh 1985, Haugaasen & Peres 2005). Parte de los frutos ingeridos por primates son recursos que no son consumidos por otros animales. Específicamente, el tamaño grande de semillas o la

presencia de cubiertas protectoras en los frutos (ej. Julliot 1996), constituyen obstáculos que limitan su ingestión por aves (Janson 1983, Lambert & Garber 1998).

El mico churuco (*Lagothrix lagothricha*, Humboldt, 1812) es una especie de primate del Neotrópico (Atelidae) que presenta poblaciones amenazadas por la pérdida de hábitat y cacería (Palacios *et al.* 2008). *Lagothrix lagothricha* habita bosques en Colombia, Perú, Brasil y Ecuador, y su dieta altamente frugívora ha sido bien documentada (Defler & Defler 1996, Di Fiore 2004, Stevenson *et al.* 1994). Esta especie tiene una de las dietas más diversas entre los primates atelinos, lo que se resalta en términos ecológicos, porque parecen influir positivamente en el éxito reproductivo de las plantas que dispersan (Stevenson *et al.* 2002). En un estudio de dos años, se registraron 147 especies de plantas dispersadas por estos primates en el PNN Tinigua (Stevenson *et al.* 2002). En el Parque Yasuní, Ecuador, *Lagothrix lagothricha poeppigii* consumió frutos de 104 morfoespecies de plantas durante 18 meses de estudio (Dew 2005). En la reserva biológica Mosiro Intajura-Caparú, en el Vaupés, se registraron al menos 118 especies consumidas durante un año (González & Stevenson 2009). En el PNN Cueva de los Guácharos, en un período similar, se registraron 36 especies, que resulta ser una alta proporción de los árboles y las lianas de un bosque sub-andino. En poblaciones abundantes de micos (40-50 churucos/km²), ellos dispersan al menos 25.000 semillas km²/día (Stevenson 2000), pero se reportó que estos son subestimativos y podrían llegar a dispersar cerca de un millón de semillas km²/día (Stevenson 2007). En estos bosques de montaña, se estimó que la población de churucos con una densidad de 20 individuos por km², podría dispersar hasta 233.762 semillas km²/día (Ramírez *et al.* 2013).

Los estudios que han revisado la germinación de semillas dispersadas por los micos churucos, han encontrado que en general estas semillas germinan en mayor cantidad y velocidad que las semillas control tomadas debajo de árboles parentales (Stevenson *et al.* 2002, González & Stevenson 2014). Sin embargo, los mecanismos asociados a la ingestión de semillas por micos churucos que pueden afectar el proceso de germinación de semillas aún no han sido estudiados con detalle.

Si bien es claro el rol positivo de los micos churucos *Lagothrix lagothricha* en la cantidad y calidad de semillas dispersadas para poblaciones de tierras bajas, no se conoce el efecto de estos primates sobre la germinación de semillas en tierras altas. Las plantas en zonas de montaña tienen afiliaciones florísticas diferentes a las de tierras bajas (Gentry 1988) y es posible que la interacción coevolutiva con este tipo de plantas sea más reciente (Ramírez *et al.* 2013). El principal objetivo de este estudio fue evaluar el efecto del paso de las semillas por el tubo digestivo de los micos churucos *Lagothrix lagothricha lugens* sobre la germinación de especies de tierras altas en el Parque Nacional Natural Cueva de los Guácharos, Colombia. Nosotros escogimos tres especies de plantas con semillas de más de 5 mm de largo, que fueron ampliamente consumidas por los micos churucos durante el período de estudio (febrero – julio 2014): *Hedyosmum cuatrecazanum*, *Tapirira guianensis subandina* y *Guettarda hirsuta*. Dado que las semillas al pasar por el tubo digestivo de los micos pueden ser liberadas de compuestos inhibidores presentes en la pulpa o aumentar su permeabilidad, nosotros esperábamos que las semillas defecadas germinaran en mayor cantidad o tomaran menos tiempo en hacerlo que las semillas con pulpa y sin pulpa. Nosotros pusimos a prueba esto en las tres especies. Si los micos churucos generan un efecto de desinhibición, las semillas con pulpa no germinarían mientras que las semillas

defecadas y sin pulpa si lo harían. También probamos si la permeabilidad de las semillas defecadas de *T. g. subandina* era mayor que la de las semillas sin pulpa y si esto explicaba las respuestas germinativas halladas. Escogimos *T. g. subandina* para indagar si las características morfológicas y fisiológicas de las semillas defecadas y control podían indicar las condiciones iniciales de las semillas antes de los tratamientos y si dichas características explicaban la probabilidad de germinación de las semillas. Finalmente, probamos si los diferentes parentales de las semillas de *T. g. subandina* mostraban diferencias en la variable que más explicaba la probabilidad de germinación de las semillas

MÉTODOS

Área de estudio

La fase de campo de este estudio se llevó a cabo en el Parque Nacional Natural Cueva de los Guácharos “PNNCG” que se encuentra ubicado al suroccidente de Colombia (N1°36’57.1314’’, W76°6’7.38’’) en el mes de julio de 2013 y en el período de febrero a julio de 2014. El Parque cuenta con una extensión de 9011 ha y comprende una área de la cuenca alta del río Magdalena de los departamentos del Huila, Caquetá y Cauca (Figura 1). Esta área protegida presenta altitudes desde los 1600 a 2900 msnm (Parques Nacionales Naturales 2005). Los hábitats predominantes del Parque son bosques primarios y secundarios subandinos (Prada 2011). El área de estudio está cercana a 1900 msnm, con temperatura media anual de 18,8 °C y precipitación media anual de 2284 mm. La temporada de lluvia dura la mayor parte del año entre febrero y octubre, mientras que suele haber una temporada seca de uno a tres meses entre noviembre a enero (Vargas *et al.* 2014).

Especies de plantas evaluadas

Hedyosmum cuatrecazanum Occhioni (en adelante *Hedyosmum*) es un árbol de dosel de la familia Chloranthaceae que se encuentra entre los 2100 y 3000 msnm, generalmente asociado a sitios húmedos (Vargas 2002). Los frutos son de color morado oscuro o negro al madurar, y presentan de 4 a 6 semillas de 0.5 cm de largo. *H. cuatrecazanum* representó el 3,5% de biomasa consumida por los micos churucos en el PNNCG durante un período de un año y los frutos fueron ingeridos durante 4 meses (Ramírez *et al.* 2013).

Guettarda hirsuta (Ruiz & Pav.) Pers. (en adelante *Guettarda*) es una especie de la familia Rubiaceae que presenta árboles de porte medio, común en crecimientos secundarios, bordes de bosque y caminos por debajo de los 2200 msnm (Vargas 2002). Los frutos son de color vinotino con pulpa blanca y presentan sólo una semilla elipsoidal de 0.75 cm de largo y con 4 puntas en su parte distal. En un estudio previo, esta especie estuvo poco representada en la biomasa consumida por los micos churucos (0.14%), pero fue ingerida preferencialmente por un período extendido (7 meses) (Ramírez *et al.* 2013).

Tapirira guianensis subandina Barfod & Holm-Niels (en adelante *Tapirira*) es una subespecie de la familia Anacardiaceae que presenta árboles de hasta 25 m de alto y se distribuye en las montañas de los Andes de Colombia y Ecuador por encima de los 500 msnm (Barfod & Holm-Nielsen 1986, Wendt & Mitchell 1995). Esta sub-especie de *T. guianensis*, presenta frutos, árboles y forma de los troncos considerablemente más grandes que *T. guianensis guianensis* (por lo que debería considerarse una especie distinta). Los frutos de color morado al madurar, contienen solo una semilla elipsoidal achatada de cerca de 1.5 cm de largo con pulpa fuertemente adherida. *Tapirira* fue la especie que presentó el

mayor porcentaje de biomasa consumida durante el estudio previo (56.1%) por los micos churucos en el PNNCG (Ramírez *et al.* 2013).

Colecta de semillas

Durante seis meses de trabajo de campo, se colectaron 158 muestras fecales de un grupo de aproximadamente 22 churucos que habían sido previamente monitoreados en el PNNCG. Las semillas dispersadas se recogieron cuando se observó a los primates directamente defecarlas o cuando éstas caían bajo los árboles de alimentación en los que los micos churucos estaban forrajeando. Éstas fueron almacenadas en recipientes plásticos debidamente rotulados y posteriormente llevadas al laboratorio del Parque. Las semillas dispersadas fueron lavadas con agua desionizada y clasificados en especies o morfotipos, utilizando el catálogo de flora del parque que adelanta el Laboratorio de Ecología Bosques Tropicales y Primatología. Adicionalmente, en el área de estudio se colectaron frutos maduros de árboles (4 a 10 individuos por especie) en fructificación para cada una de las especies a evaluar. Los frutos fueron recogidos durante las jornadas de seguimiento de los micos aprovechando que la actividad de forrajeo hacía que cayera una gran cantidad de frutos maduros bajo la copa de los árboles. Una vez colectados, los frutos fueron despulpados en el laboratorio del Parque, revisados para que no tuvieran evidencia de semillas depredadas, y se utilizaron para montar los controles de la germinación.

Pruebas de Germinación

Con el fin de evaluar el efecto del paso de las semillas por el tubo digestivo de *L. l. lugens* establecimos pruebas de germinación con las tres especies de plantas. Las pruebas de germinación constaron de dos tratamientos y un control. Las semillas que se extrajeron

directamente de los frutos de los árboles parentales (i.e. semillas sin pulpa) fueron el “control”, las semillas que encontramos en las muestras fecales de *L. l. lugens* se denominaron tratamiento “muestras fecales”, y los frutos completos, que implica semillas con pulpa adherida, fueron el tratamiento “semillas con pulpa”. Los dos últimos tratamientos permitieron determinar si había un efecto de la pulpa sobre la germinación de las semillas y si el rol de los churucos fue liberar a las semillas de ésta (efecto de desinhibición *sensu* Samuels & Levey 2005). Dado que la disponibilidad de frutos fue diferente entre especies, los tamaños de muestra no fueron los mismos (Tabla 1). La unidad de muestreo para cada especie incluyó semillas tomadas al azar del total de semillas defecadas para el tratamiento muestras fecales y para las semillas del control se seleccionaron aleatoriamente de los diferentes parentales. Las semillas fueron sembradas en un invernadero construido en el área de estudio, como máximo una semana después de su colecta y cada dos días fueron humedecidas. La germinación fue registrada como la emergencia del epicótilo (Bewley & Black 1986).

Pruebas de Permeabilidad

Con el fin de evaluar si el paso de las semillas de *Tapirira* por el tubo digestivo de los micos churucos hizo que las semillas aumentaran su permeabilidad, nosotros llevamos a cabo pruebas de permeabilidad para medir la ganancia de agua de las semillas tras ser sumergidas en agua durante un tiempo determinando. Para ello, registramos el peso inicial de 100 semillas control y 100 semillas del tratamiento muestras fecales antes de sembrarlas. Una vez medidas las semillas, sumergimos cada una en 10 ml de agua desionizada durante 25 horas. Finalmente, cada semilla se secó con papel absorbente y se procedió nuevamente

a pesarlas para registrar el peso final. Los pesos se tomaron usando una balanza Sartorius MSE 125P-100DU con cinco cifras decimales.

Condiciones iniciales de las semillas: características morfológicas y fisiológicas

Para conocer si las condiciones iniciales de las semillas de *Tapirira* del tratamiento muestras fecales y del control fueron similares o diferentes, nosotros registramos y calculamos medidas tanto físicas como fisiológicas de las semillas. El peso inicial, largo, ancho, grosor, volumen y densidad de las semillas fueron consideradas variables físicas, mientras que la conductividad del agua lixiviada por las semillas fue la variable fisiológica. Para medir las dimensiones de las semillas como largo, ancho y grosor utilizamos un calibrador manual. Dado que asumimos la forma de la semilla como un elipsoide, hallamos el volumen (V) con la siguiente fórmula:

$$V = \frac{4}{3} \pi \times l \times a \times g$$

Donde (l) corresponde al largo, (a) al ancho y (g) al grosor de las semillas. La densidad (D) de las semillas la calculamos como el cociente del peso inicial (P_i) sobre el volumen (V) de las semillas.

$$D = P_i / V$$

Nosotros medimos la conductividad del agua lixiviada por las semillas como un indicador de la viabilidad de las semillas, dado que la conductividad de los electrolitos que se encuentran en el agua lixiviada por las semillas durante la imbibición permite evaluar la integridad de las membranas celulares (Freeland 1976). Así, la viabilidad de las semillas se

ve reflejada para muchas especies de plantas en valores de conductividad bajos que indican semillas en buen estado con una pérdida de solutos menor (Powell 1986). Para medir la conductividad del agua lixiviada por las semillas, colocamos las semillas en una gradilla de lixiviación donde cada semilla quedó sumergida en 10 ml de agua desionizada. Transcurridas 25 horas de imbibición se procedió a medir la conductividad eléctrica del agua lixiviada por cada semilla con un Analizador Automático de Semillas SAD9000.

Análisis Estadístico

Con el fin de evaluar el efecto del paso de las semillas por el tubo digestivo de los micos churucos sobre la germinación y determinar si las consecuencias sobre la germinación de las semillas fueron producto de la remoción de la pulpa, nosotros comparamos las respuestas germinativas de los tratamientos muestras fecales, semillas con pulpa y el control para las tres especies seleccionadas. Usamos análisis de varianza paramétricos (para *Hedyosmum*) y no paramétricos (para *Guettarda* y *Tapirira*) para comparar las medianas o promedios de los porcentajes y tiempos de germinación. En el caso de *Tapirira* utilizamos una prueba de Wilcoxon para determinar entre que tratamientos se diferenciaban las medianas de las variables. Los porcentajes de germinación (G) se refieren a los porcentajes máximos de germinación (Bewley & Black 1986):

$$G = \frac{n_g \times 100}{N}$$

donde n_g es el número de semillas germinadas al final de la prueba y N es el número de semillas sembradas. El tiempo promedio de germinación se calculó como el promedio del tiempo en que germinaron las semillas de una misma réplica:

$$T = \frac{\sum t_1 + t_i}{n}$$

donde t_1 es el tiempo en que se tardó en germinar la semilla 1 y n es el número de semillas por réplica.

Para determinar si la permeabilidad de las semillas defecadas de *Tapirira* era mayor que la de las semillas sin pulpa, nosotros usamos una prueba Wilcox con la que comparamos las medianas de la permeabilidad del tratamiento muestras fecales y control. Nosotros consideramos la variable permeabilidad de las semillas como la ganancia de agua de las semillas durante 25 horas de imbibición. La ganancia de agua (P) se calculó como la diferencia entre el peso final (P_f) de las semillas y el peso inicial (P_i) dado en gramos.

$$P = P_f - P_i$$

Usamos una regresión logística para evaluar si la permeabilidad de las semillas de *Tapirira* explicaba las probabilidades de germinación halladas. En este modelo, los tratamientos y la permeabilidad, fueron variables predictoras y la germinación (germina o no germina) fue la variable respuesta binaria. Finalmente, el efecto de cada variable sobre la probabilidad de germinación de las semillas fue cuantificado usando un análisis de devianza.

Nosotros evaluamos si las características físicas (peso, largo, ancho, grosor, volumen y densidad) y fisiológicas (conductividad del agua lixiviada) de las semillas de *Tapirira* defecadas (i.e. Tratamiento muestras fecales) y del control podían indicar si las condiciones iniciales antes de los tratamientos fueron similares o diferentes. En este análisis incluimos la variable densidad dentro de las características físicas, dado que revisar si las semillas flotan o no es una aproximación comúnmente utilizada para saber si las semillas están bien desarrolladas. En este sentido, hicimos un análisis discriminante en el que la

variable agrupadora fue el tratamiento y las variables continuas fueron conductividad, largo, ancho, grosor, volumen, densidad y peso inicial. Utilizamos una prueba Lambda de Wilks para determinar si las variables continuas discriminaban en grupos las variables categóricas.

Determinamos si las características morfológicas de las semillas de *Tapirira* lograban explicar la probabilidad de germinación de las semillas, usando un análisis de componentes principales y una regresión logística. En el análisis de componentes principales incluimos las características físicas y fisiológicas de las semillas como variables continuas predictoras. Utilizamos uno de los componentes principales resultantes como una variable que denominamos índice morfológico y con la variable tratamiento como predictor categórico, hicimos una regresión logística. Usamos un análisis de devianza para determinar el efecto de cada variable sobre la probabilidad de germinación de las semillas. Finalmente, para evaluar si había diferencias entre los parentales de las semillas de *Tapirira* en su índice morfológico hicimos un análisis de varianza no paramétrico.

RESULTADOS

Efecto de la ingestión sobre la germinación de semillas

En *Hedyosmum*, las semillas embebidas en la pulpa del fruto germinaron en menor cantidad que las semillas defecadas por los micos churucos y extraídas directamente de los frutos ($F=9.5$, $gl= 2$, $p= 0.0034$). Ninguna de las semillas de *Tapirira* del tratamiento semillas con pulpa germinó y las semillas del control germinaron en mayor proporción que las semillas

defecadas por los micos ($W = 82.5$, $p = 0.0062$). En *Guettarda*, la germinación no fue diferente entre las semillas defecadas, las semillas embebidas en la pulpa del fruto y las semillas del control ($X^2 = 3.41$, $gl = 2$, $p = 0.18$) (Figura 2).

En *Guettarda* y *Hedyosmum*, los tiempos promedio de germinación de las semillas del control y de los tratamientos muestras fecales y semillas con pulpa no difirieron (*Guettarda*: $X^2 = 0.0421$, $gl = 2$, $p = 0.98$; *Hedyosmum*: $X^2 = 5.18$, $gl = 2$, $p = 0.075$) (Figura 3).

Efecto de la escarificación sobre la permeabilidad de las semillas

La prueba de permeabilidad efectuada en las semillas de *Tapirira* mostró que las semillas defecadas fueron más permeables que las semillas del control ($W = 1567.5$, $p < 0.001$) (Figura 4). Sin embargo, la permeabilidad no explicó la probabilidad de germinación de *Tapirira* ($\chi^2 = 104.66$, $gl = 171$, $p = 0.62$) (Figura 5).

Efecto de las condiciones iniciales de las semillas

Las características físicas y fisiológicas de las semillas de *Tapirira* mostraron que las semillas del control y de las muestras fecales presentaron condiciones iniciales diferentes (Lambda de Wilks = 0.73, $F = 8.58$, $gl = 7$, $p < 0.001$). La PC1 denominado índice morfológico explicó el 43.38% de la variación, mientras que el PC2 explicó el 20.05%. El índice morfológico resumió principalmente las variables volumen, ancho, grosor y largo de las semillas. Todas estas variables estuvieron relacionadas positivamente con el índice morfológico (Figura 6). El PC2 resumió principalmente las variables peso inicial, densidad y conductividad, las cuales estuvieron relacionadas negativamente con éste. El índice

morfológico explicó la probabilidad de germinación de las semillas de *Tapirira* ($\chi^2= 194.9$, $gl=172$, $p=0.001$) (Figura 7), mientras que la conductividad del agua lixiviada por las semillas ($\chi^2=131.94$, $gl=172$, $p= 0.70$), ni la densidad de las mismas fueron buenos predictores de la germinación ($\chi^2=181.31$, $gl=172$, $p=0.60$). El índice morfológico de las semillas fue diferente entre los diferentes parentales de *Tapirira* ($\chi^2 =41.3638$, $gl=3$, $p<0.001$) (Figura 8).

DISCUSIÓN

Efecto de la ingestión de semillas sobre la germinación

El efecto general de la ingestión por micos churucos sobre la germinación de semillas de las tres especies de plantas de tierras altas fue neutro. Sin embargo, para dos de las tres especies hay un claro efecto de la remoción de pulpa. Nuestros resultados difieren un poco a lo encontrado por Stevenson *et al.* (2002) y González & Stevenson (2014), quienes reportaron que los efectos positivos y neutros sobre la germinación de semillas fueron los más comunes en bosques de tierras bajas (Anexo 1). Dado que el origen de estos primates es amazónico, quizás la evolución del sistema frugívoro–planta ha sido mayor en bosques de tierras bajas, donde la presión de selección impuesta por los micos churucos sobre las características de los frutos y semillas pudo dar origen a un efecto positivo sobre la germinación de las semillas defecadas. El porcentaje de especies evaluadas en este estudio fue semejante al porcentaje de especies evaluadas en bosques amazónicos (Nuestro estudio=11.5%, Stevenson *et al.* 2002=15.2% y González & Stevenson 2014=10.4%). Sin embargo, la cantidad de especies puestas a prueba fue muy baja como para afirmar que es

una generalidad del efecto que tienen estos primates sobre la germinación de especies de bosques subandinos. Sugerimos ampliar el muestreo en tierras altas para efectos comparativos entre bosques de diferentes latitudes.

Efecto de desinhibición

La remoción de la pulpa del fruto llevada a cabo por los frugívoros puede ser el principal promotor de la germinación de semillas. Los resultados de este estudio así lo demuestran, ya que el efecto general de *L. l. lugens* sobre la germinación de semillas es positivo si se incluye dentro de la evaluación del efecto, las semillas embebidas en la pulpa del fruto. En *Hedyosmum* y *Tapirira*, el porcentaje de semillas germinadas embebidas en la pulpa del fruto fue menor que el de las semillas defecadas por los micos y que el de las semillas control. El tiempo promedio con que germinaron las semillas para los tres casos fue semejante, lo cual sugiere que las diferencias en germinación no se deben a que haya semillas dormantes.

Este estudio constituye el primer trabajo que evalúa si los micos churucos generan un efecto de desinhibición sobre la germinación de las semillas consumidas. Sin embargo, la importancia de la remoción de la pulpa por parte de micos atélidos ha sido sugerida anteriormente. Levi & Peres (2013) proponen que *Lagothrix cana* cumple un papel importante en la remoción de pulpa de *Manilkara bidentata*. En los frutos intactos sembrados, las semillas de *M. bidentata* se descompusieron y los autores sugieren que hongos patógenos destruyeron los embriones y evitaron la germinación. Las aves frugívoras también generan un efecto de desinhibición. Linnebjerg *et al.* (2009) encontraron que semillas con pulpa de *Clidemia hurta* y *Ligustrum robustum* no germinaron, mientras que

las semillas defecadas por *Pycnonotus jocosus* germinaron más rápido y en mayor proporción que las semillas extraídas de los frutos.

Las semillas al ser ingeridas por un frugívoro no sólo son desprovistas de la pulpa del fruto. El paso por el tubo digestivo implica que estos propágulos permanecen bajo condiciones particulares de acidez y temperatura hasta que son defecados. Por lo tanto, el efecto sobre el éxito reproductivo de las plantas puede depender de otros factores. Por ejemplo, las semillas de *Tapirira* que fueron defecadas por los micos churucos germinaron en mayor proporción que las semillas embebidas en los frutos, pero en menor proporción que las semillas extraídas de los mismos. En este sentido, es posible que existan factores asociados al ambiente digestivo de los micos churucos que modificaron las características de las semillas de *Tapirira* y afectaron negativamente su germinación. Sin embargo, esta interpretación esta sujeta a la validez de uno de los tres principales componentes de los diseños experimentales adecuados (Hurlbert 1984, Hairston 1989), que hace referencia a las condiciones iniciales del experimento (ver abajo).

Las respuestas germinativas de las semillas de diferentes especies no parecen responder de igual forma a la ingestión por un mismo frugívoro. Las características intrínsecas de las semillas juegan un papel importante a la hora de analizar el efecto de un dispersor. Por ejemplo, las semillas de especies de la familia Anacardiaceae suelen presentar testas muy gruesas. En el caso de las semillas de *Sclerocarya birrea* (Familia Anacardiaceae) la masticación por elefantes *Loxodonta africana* fue la que explicó la germinación de las semillas defecadas, en vez de la acidez del tubo digestivo (Midgley *et al.* 2012). Quizás las semillas control de *Tapirira*, al no haber alcanzado un porcentaje de

germinación alto (control = 33%), requieran de mayor escarificación mecánica o estuvieran sesgadas por su viabilidad (Stevenson *et al.* 2002).

En nuestro estudio, se observó un efecto neutro de la ingestión de frutos por los micos churucos sobre la germinación de semillas de *Guettarda*. Para esta especie, la pulpa no representa una barrera que inhiba la germinación y en las semillas defecadas, la germinación no se vio potenciada o disminuida. Contrario a lo encontrado, en el género *Guettarda*, se había documentado un efecto positivo de la remoción de la pulpa efectuada por aves sobre la sobrevivencia de plántulas de *Guettarda viburnoides* (Loayza & Ríos 2014). En este sentido, el efecto inhibitorio de la pulpa en las plantas puede ser resultado de características particulares de las especies, que no se encuentran asociadas filogenéticamente.

Efecto de escarificación

La alta permeabilidad no se asoció a una mayor probabilidad de germinación de las semillas de *Tapirira*. De hecho, las semillas que más germinaron fueron las del control y no las semillas defecadas por los micos churucos, las cuales fueron más permeables. Este resultado es opuesto a lo esperado, ya que la escarificación de las testas de las semillas que aumentó la absorción de agua en las semillas defecadas, debió promover la imbibición y consecuentemente la germinación. No es posible descartar que la exposición de las semillas al ácido del tubo digestivo durante largo tiempo (tiempo de retención promedio ca. 12 horas, Stevenson 2000) dañara los embriones, pero esto no parece ser un efecto general para otras especies de plantas (Anexo 1). Sin embargo, Nogales *et al.* (2005) encontraron que las semillas ingeridas por ardillas (*Atlantoxerus setulus*) y conejos (*Oryctolagus*

cuniculus) fueron menos viables y germinaron en menor proporción que las semillas ingeridas por aves y reptiles, atribuyendo estas diferencias a que las semillas permanecen más tiempo en el tubo digestivo de los mamíferos. Dado que nosotros no disectamos las semillas para revisar si el embrión estaba dañado, el presente estudio no cuenta con información que soporte dicha hipótesis. Tampoco descartamos que el grado de madurez en el que las semillas fueron consumidas por los micos fuera muy bajo, ya que existen reportes de depredación de este tipo de semillas cuando los churucos consumen frutos inmaduros. En este sentido, la influencia del grado de madurez en la germinación es un tema que requiere ser estudiado.

Características iniciales de las semillas

Las semillas de *Tapirira* que fueron extraídas de los frutos registraron dimensiones mayores que las de las semillas defecadas por los micos churucos y por tanto germinaron en mayor proporción. Es posible que este resultado sea consecuencia de una selección de frutos pequeños por parte de los micos. Dado que cada fruto de *Tapirira* contiene solo una semilla, es razonable pensar que el largo de las semillas es un buen indicador del tamaño de éste.

La selección de frutos por parte de algunas especies de primates ya ha sido documentada (Corlett & Lucas 1990, Garber & Kitron 1997, Stevenson *et al.* 2005, Kunz & Linsenmair 2007). Por ejemplo, Stevenson *et al.* (1997) encontraron que los micos churucos dispersaron semillas de hobos *Spondias mombin* que en promedio fueron más pequeñas que las que se producen en el bosque. Benítez-Malvido *et al.* (2014) también encontraron que los aulladores negros de Guatemala *Alouatta pigra* y los monos araña

Ateles geoffroyi seleccionaban frutos pequeños de *S. mombin*. Los autores propusieron que la selección de frutos estaba relacionado con las técnicas de manipulación requeridas para la remoción de la pulpa y la ingestión de semillas de frutos cuyas dimensiones eran grandes (i.e. > 3cm de largo y > 1.5cm de ancho). Kunz & Linsenmair (2008) registraron una selección de frutos pequeños de cinco especies de plantas por parte de los papiones oliváceos *Papio anubis*. En este caso, los autores sugieren que la selección puede ser el resultado de la cantidad de pulpa adherida a la semilla por fruto, la cual varía con la forma tanto del fruto como de la semilla.

En nuestro estudio, las variables morfológicas de las semillas de *Tapirira* fueron los mejores predictores de la germinación. Debido a que las medidas morfológicas registradas estaban altamente correlacionadas, nuestros resultados concuerdan con la tendencia previamente documentada en la que el aumento en las dimensiones de semillas de una misma especie se relaciona con un incremento en la germinación (Vera 1997, Shaukat *et al.* 1999, Cordazzo 2002, Seltmann *et al.* 2007). En el caso de la conductividad lixiviada por las semillas, contrario a lo esperado, la probabilidad de germinación no se vio afectada con aumento de la conductividad del agua lixiviada por las semillas de *Tapirira*.

La habilidad de las semillas para germinar puede ser el resultado de una serie de factores relacionados con sus plantas progenitoras. El acervo genético, la edad y el ambiente donde crecieron los parentales cuando la semilla maduró afectan el desarrollo de las semillas y consecuentemente su desempeño en la germinación (Bello *et al.* 1995; Dekker *et al.* 1996; Andersson & Milberg 1998, Wright *et al.* 1999, Baloch *et al.* 2001). Nuestros resultados muestran la variación en la morfología y probabilidad de germinación de las semillas provenientes de diferentes individuos de una misma población de *Tapirira*.

Esto evidencia la importancia de incluir semillas de la mayor cantidad de individuos posibles para que al evaluar el efecto de frugívoros sobre la germinación de las semillas, los resultados no se vean sesgados por las características particulares de las semillas de algunos individuos de la población.

Nuestro estudio ilustra una clara relación entre las condiciones iniciales de las semillas que van a ser evaluadas bajo pruebas de germinación y el análisis del efecto neto de los frugívoros sobre las semillas defecadas de *Tapirira*. En el caso de *Tapirira*, nuestros resultados sugieren que estamos comparando semillas extraídas de los frutos que difieren de las semillas consumidas por los micos churucos. Así, el aparente efecto negativo sobre la germinación se puede explicar porque las condiciones iniciales de las semillas diferían entre tratamientos y no al efecto de pasar por el tubo digestivo de estos primates. Dado que los frutos maduros suelen desprenderse con facilidad de las ramas de los árboles, quizás la actividad de forrajeo de los micos churucos hace que caigan frutos maduros usados para el control y el tratamiento semillas con pulpa, y que permanezcan disponibles para su alimentación, solo aquellos en los que su grado de madurez fisiológica hace que no se caigan. Para probar esta hipótesis, se requieren futuros estudios que indaguen como varía el grado de desarrollo y viabilidad de las semillas con las características externas de los frutos (i.e. color, dureza de la pulpa, grado de adherencia a las ramas) que frecuentemente se relacionan con madurez del fruto.

Sugerimos que para futuras interpretaciones sobre el efecto de los animales frugívoros en la germinación de semillas, se deben registrar variables que permitan conocer las condiciones iniciales que tienen las semillas que fueron consumidas por los dispersores y las de las semillas que serán colectadas para el control. Es importante obtener una

muestra de parentales lo suficientemente grande que permita incluir la variación de la viabilidad exhibida por la población y que fue reflejada por la diferencia en el índice morfológico entre los parentales. Se debe incluir la siembra de semillas con pulpa de frutos para comprender el efecto real del consumo sobre la germinación de semillas. Los animales en cautiverio pueden ser útiles, una vez se colecten semillas y se seleccione un subconjunto de ellas con características homogéneas, que puedan ser finalmente sembradas y comparadas con semillas que presentaban las mismas condiciones iniciales.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Universidad de los Andes por su apoyo financiero a través del Proyecto Semilla. A Conservación Internacional por la financiación otorgada con la beca Margot Marsh. A la Unidad de Parques por permitirnos hacer investigaciones en el PNN Cueva de los Guácharos. A los funcionarios del PNN Cueva de los Guácharos por su disposición en la fase de campo. A mi compañeros de campo Diana María Cruz y Sebastián Bautista por hacer amena tanto la estadía como el trabajo. A Elsy Johanna Páez y Laura Bravo por sus enseñanzas y constante ayuda. A mis amigos estudiantes de posgrado y a los miembros de LEBTYP porque entre risas y discusiones se enriqueció el proyecto. Finalmente a Jennifer Astudillo y a la familia Acosta Rojas por su apoyo incondicional.

LITERATURA CITADA

- Andersson, L. and Milberg, P. (1998) Variation in seed dormancy among mother plants, populations and years of seed collection. *Seed Science Research* 8, 29–38.
- Barford, A., & Holm-nielsen, L. (1986). Two new Anacardiaceae from Ecuador. *Nordic Journal of Botany* 6(4):423-426.
- Baloch, H. A., Tommaso, A. D., & Watson, A. K. (2001). Intrapopulation variation in *Abutilon theophrasti* seed mass and its relationship to seed germinability. *Seed Science Research*, 11(04), 335-343.
- Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (1998). Seeds. *Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Academic, New York.
- Bello, I.A., Owen, M.D.K. and Hatterman-Valenti, H.M. (1995) Effect of shade on velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) growth, seed production, and dormancy. *Weed Technology* 9, 452–455.
- Benítez-Malvido, J., González-Di Pierro, A. M., Lombera, R., Guillén, S., & Estrada, A. (2014). Seed source, seed traits, and frugivore habits: Implications for dispersal quality of two sympatric primates. *American Journal of Botany*, 101(6), 970-978.
- Bewley, D., & M. Black. (1986). Seeds, physiology of development and germination. *Plenum Press, New York, New York*.
- Chapman, C. A. (1995). Primate Seed Dispersal : Coevolution and Conservation Implications. *Evolutionary Anthropology*, 74-82.
- Cordazzo CV (2002) Effect of seed mass on germination and growth in three dominant species in southern Brazilian coastal dunes. *Brazilian Journal of Biology*, 62:427–435.

- Corlett, R. T., & Lucas, P. W. (1990). Alternative seed-handling strategies in primates: seed-spitting by long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Oecologia*, 82(2), 166-171.
- Defler, T. R., & Defler, S. B. (1996). Diet of a group of *Lagothrix* *Lagothricha* *Lagothricha* in southeastern Colombia. *International Journal of Primatology*, 17(2), 161-190.
- Dekker, J., Dekker, B., Hilhorst, H. and Karssen, C. (1996) Weedy adaptation in *Setaria* spp. IV. Changes in the germinative capacity of *S. faberii* (Poaceae) embryos with development from anthesis to after abscission. *American Journal of Botany* 83, 979–991.
- Dew, J. L. (2005). Foraging, food choice, and food processing by sympatric ripe-fruit specialists: *Lagothrix lagothricha poeppigii* and *Ateles belzebuth belzebuth*. *International Journal of Primatology*, 26(5), 1107-1135.
- Di Fiore, A. (2004). Diet and feeding ecology of woolly monkeys in a western Amazonian rain forest. *International Journal of Primatology*, 25(4), 767-801.
- Freeland, P. W. (1976). Tests for the viability of seeds. *Journal of Biological Education*, 10(2), 57-64.
- Garber, P. A., & Kitron, U. (1997). Seed swallowing in tamarins: evidence of a curative function or enhanced foraging efficiency?. *International Journal of Primatology*, 18(4), 523-538.
- Gentry, A. H. (1988). Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 1-34.

- González, M., & Stevenson, (2014). P. R. Seed Dispersal by Woolly Monkeys (*Lagothrix lagothericha*) at Caparú Biological Station (Colombia): Quantitative Description and Qualitative Analysis. *Developments in Primatology: Progress and Prospects*, 147.
- Hairston, N. G. (1989). Ecological experiments: purpose, design and execution. *Cambridge University Press*.
- Haugaasen, T., & Peres, C. A. (2005). Primate assemblage structure in Amazonian flooded and unflooded forests. *American Journal of Primatology*, 67(2): 243–58.
- Howe, H. F., & Smallwood, J. (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 201-228.
- Hurlbert, S. (1984). Pseudoreplication and the design of Ecological Field Experiments. *Ecological Monographs*, 54(2): 187–211.
- Janson, C. H. (1983). Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a neotropical forest. *Science*, 219(4581), 187-189.
- Julliot, C. (1996). Fruit choice by red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in a tropical rain forest. *American Journal of Primatology*, 40(3), 261-282.
- Kunz, B. K., & Linsenmair, K. E. (2007). Changes in baboon feeding behavior: maturity-dependent fruit and seed size selection within a food plant species. *International Journal of Primatology*, 28(4), 819-835.
- Kunz, B. K., & Linsenmair, K. E. (2008). Seed size selection by olive baboons. *Primates*, 49(4), 239-245.
- Lambert, J. E., & Garber, P. a. (1998). Evolutionary and ecological implications of primate seed dispersal. *American Journal of primatology*, 45(1): 9–28.
- Levi, T., & Peres, C. A. (2013). Dispersal vacuum in the seedling recruitment of a primate-dispersed Amazonian tree. *Biological Conservation*, 163, 99-106.

- Linnebjerg, J. F., Hansen, D. M., & Olesen, J. M. (2009). Gut passage effect of the introduced red-whiskered bulbul (*Pycnonotus jocosus*) on germination of invasive plant species in Mauritius. *Austral ecology*, 34(3), 272-277.
- Loayza, A. P., & Rios, R. S. (2014). Seed-swallowing Toucans are Less Effective Dispersers of *Guettarda viburnoides* (Rubiaceae) than Pulp-feeding Jays. *Biotropica*, 46(1), 69-77.
- Midgley, J. J., Gallaher, K., & Kruger, L. M. (2012). The role of the elephant (*Loxodonta africana*) and the tree squirrel (*Paraxerus cepapi*) in marula (*Sclerocarya birrea*) seed predation, dispersal and germination. *Journal of Tropical Ecology*, 28(02), 227-231.
- Nogales, M., Nieves, C., Illera, J. C., Padilla, D. P., & Traveset, A. (2005). Effect of native and alien vertebrate frugivores on seed viability and germination patterns of *Rubia fruticosa* (Rubiaceae) in the eastern Canary Islands. *Functional Ecology*, 19(3), 429-436.
- Palacios, E., Boubli, J.-P., Stevenson, P., Di Fiore, A. & de la Torre, S. (2008). *Lagothrix lagotricha*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2. www.iucnredlist.org>. Downloaded on 26 September 2014.
- Parques Nacionales Naturales. (2005) Plan de manejo 2005-2009, Parque Nacional Natural Cueva de los Guácharos. Ministerio de ambiente, vivienda y desarrollo territorial. Unidad administrativa especial del sistema de Parques Nacionales Naturales.
- Powell, A. A. (1986). Cell membranes and seed leachate conductivity in relation to the quality of seed for sowing. *Journal of Seed Technology*, 81-100.
- Prada, C. (2011). Composición vegetal asociada a gradientes ambientales en bosques tropicales de montaña (Parque Nacional Cueva de los Guácharos, Huila-Colombia). MSc. Thesis. Universidad de Los Andes.

- Ramírez, M. , N.F. Galvis, S.A. Vargas. J.J. León, E.F. Cifuentes & P. Stevenson. (2013).
Seed Dispersal by Wolly Monkeys in Cueva de los Gúacharos National Park
(Colombia): An amazonian primate dispersing montane plants. En N. B. Grow *et al.*
(eds.), *High Altitude Primates, Developments in Primatology: Progress and Prospects*.
- Robertson, A. W., Trass, A., Ladley, J. J., & Kelly, D. (2006). Assessing the benefits of
frugivory for seed germination: the importance of the deinhibition effect. *Functional
Ecology*, 20(1), 58-66.
- Samuels, I. A., & Levey, D. J. (2005). Effects of gut passage on seed germination: do
experiments answer the questions they ask? *Functional Ecology*, 19(2), 365-368.
- Schupp, E. W. (1993). Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals.
In *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects* (pp. 15-29).
Springer Netherlands.
- Schupp, E. W., Jordano, P., & Gómez, J. M. (2010). Seed dispersal effectiveness revisited:
a conceptual review. *New Phytologist*, 188(2), 333-353.
- Seltmann, P., Leyer, I., Renison, D., & Hensen, I. (2007). Variation of seed mass and its
effects on germination in *Polylepis australis*: implications for seed collection. *New
Forests*, 33(2), 171-181.
- Shaukat SS, Siddiqui ZS, Aziz S (1999) Seed size variation and its effects on germination,
growth and seedling survival in *Acacia nilotica* subsp. *indica* (Benth.) Brenan. *Pakistan
Journal Botany*, 31:253–263.
- 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(4): 275–289.

- Stevenson, P. R. (2007). Estimates of the number of seeds dispersed by a population of primates in a lowland forest in western Amazonia. In A. J. Dennis, E. W. Schupp, R. J. Green, & D. W. Westcott (Eds.), *En: Seed dispersal: Theory and its application in a changing world* (pp. 340–362). *United Kingdom Wallingford: CAB International*.
- Stevenson, P. R. (2011). The abundance of large Ateline monkeys is positively associated with the diversity of plants regenerating in Neotropical forests. *Biotropica*, *43*(4), 512-519.
- Stevenson, P. R., Castellanos, M. C., & Orrantia, J. C. (1997). Dispersión diferencial de semillas de hobos (*Spondias* spp.) por micos churucos (*Lagothrix lagothricha* y su relación con la morfología de los frutos. *Universitas Scientiarum*, *4*(2), 135-144.
- 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., Link, A., & Ramirez, B. H. (2005). Frugivory and Seed Fate in *Bursera inversa* (Burseraceae) at Tinigua Park, Colombia: Implications for Primate Conservation. *Biotropica*, *37*(3): 431–438.
- Stevenson, P. R., Quiñones, M., & Ahumada, J. (1994). Ecological Strategies of Woolly Monkeys, *American Journal of Primatology* *32*: 123-140.
- Stoner, K. E., Vulinec, K., Wright, S. J., & Peres, C. A. (2007). Hunting and Plant Community Dynamics in Tropical Forests: A Synthesis and Future Directions. *Biotropica*, *39*(3): 385–392.
- Terborgh, J. O. H. N. (1985). The ecology of Amazonian primates. *Key Environments in Amazonia*, 284-304.

- Toole, E. H., Hendricks, S. B., Borthwick, H. A., & Toole, V. K. (1956). Physiology Of Seed Germination. *Annual Review of Plant Physiology*, 7: 299–324.
- Traveset, A. (1998). Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1(2): 151–190.
- Traveset, A., Rodríguez-Pérez, J., & Pías, B. (2011). Seed Trait Changes in Dispersers' Guts and Consequences for Germination and Seedling Growth. *Ecology*, 89(1): 95–106.
- Traveset, A., & Verdú, M. (2002). 22 A Meta-analysis of the Effect of Gut Treatment on Seed Germination. in Levey, D.J.; Silva, W.R.; Galetti, M. (Eds) Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation. *New York, CAB International*.
- Vargas, S. A., León, J., Ramírez, M., Galvis, N., Cifuentes, E., & Stevenson, P. R. (2014). Population Density and Ecological Traits of Highland Woolly Monkeys at Cueva de los Guacharos National Park, Colombia. In *High Altitude Primates* (pp. 85-102). Springer New York.
- Vargas, W. G. (2002). Guía ilustrada de las plantas de las montañas del Quindío y los Andes Centrales. *Universidad de Caldas*.
- Vera ML (1997) Effects of altitude and seed size on germination and seedling survival of heathland plants in north Spain. *Plant Ecology*, 133:101–106.
- Webb, C. O., & Peart, D. R. (2001). High seed dispersal rates in faunally intact tropical rain forest: theoretical and conservation implications. *Ecology Letters*, 4(5), 491-499.
- Wendt, T., & Mitchell, J. D. (1995). A new species of Tapirira (Anacardiaceae) from the Isthmus of Tehuantepec, Mexico. *Brittonia*, 47(2), 101-108.

Wotton, D. M., & Kelly, D. (2011). Frugivore loss limits recruitment of large-seeded trees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278:3345-3354.

Wright, K.J., Seavers, G.P., Peters, N.C.B. and Marshall, M.A. (1999) Influence of soil moisture on the competitive ability and seed dormancy of *Sinapis arvensis* in spring wheat. *Weed Research* 39, 309–317.

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Diseño de las pruebas de germinación llevadas a cabo con tres especies de plantas.

Especie	Lugar de siembra	Tamaño de muestra por tratamiento	No. Réplicas por tratamiento	Sustrato
<i>Hedyosmum cuatrecazanum</i>	PNN Cueva de los Guácharos.	50	5	Tierra en semilleros
<i>Tapirira guianensis subandina</i>	Universidad de los Andes.	100	10	Tierra en bolsas individuales
<i>Guettarda hirsuta</i>	PNN Cueva de los Guácharos.	150	15	Tierra en semilleros

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa del área de estudio PNN Cueva de los Guácharos, Colombia. En color verde oscuro se muestra la zona del Parque y en verde claro zonas protegidas de otros parques.

Figura 2. Porcentajes de germinación de las semillas de *Guettarda*, *Hedyosmum* y *Tapirira*. Los tratamientos corresponden a semillas defecadas por micos churucos (tratamiento muestras fecales), embebidas en la pulpa (tratamiento semillas con pulpa) y extraídas directamente de los frutos (control). Las letras minúsculas sobre los diagramas de cajas indican diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos ($p < 0.001$).

Figura 3. Tiempos promedios de germinación de las semillas de *Guettarda* y *Hedyosmum*. Los tratamientos corresponden a semillas defecadas por micos churucos (tratamiento muestras fecales), embebidas en la pulpa (tratamiento semillas con pulpa) y extraídas directamente de los frutos (control). Las letras minúsculas sobre los diagramas de cajas indican diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos ($p < 0.001$).

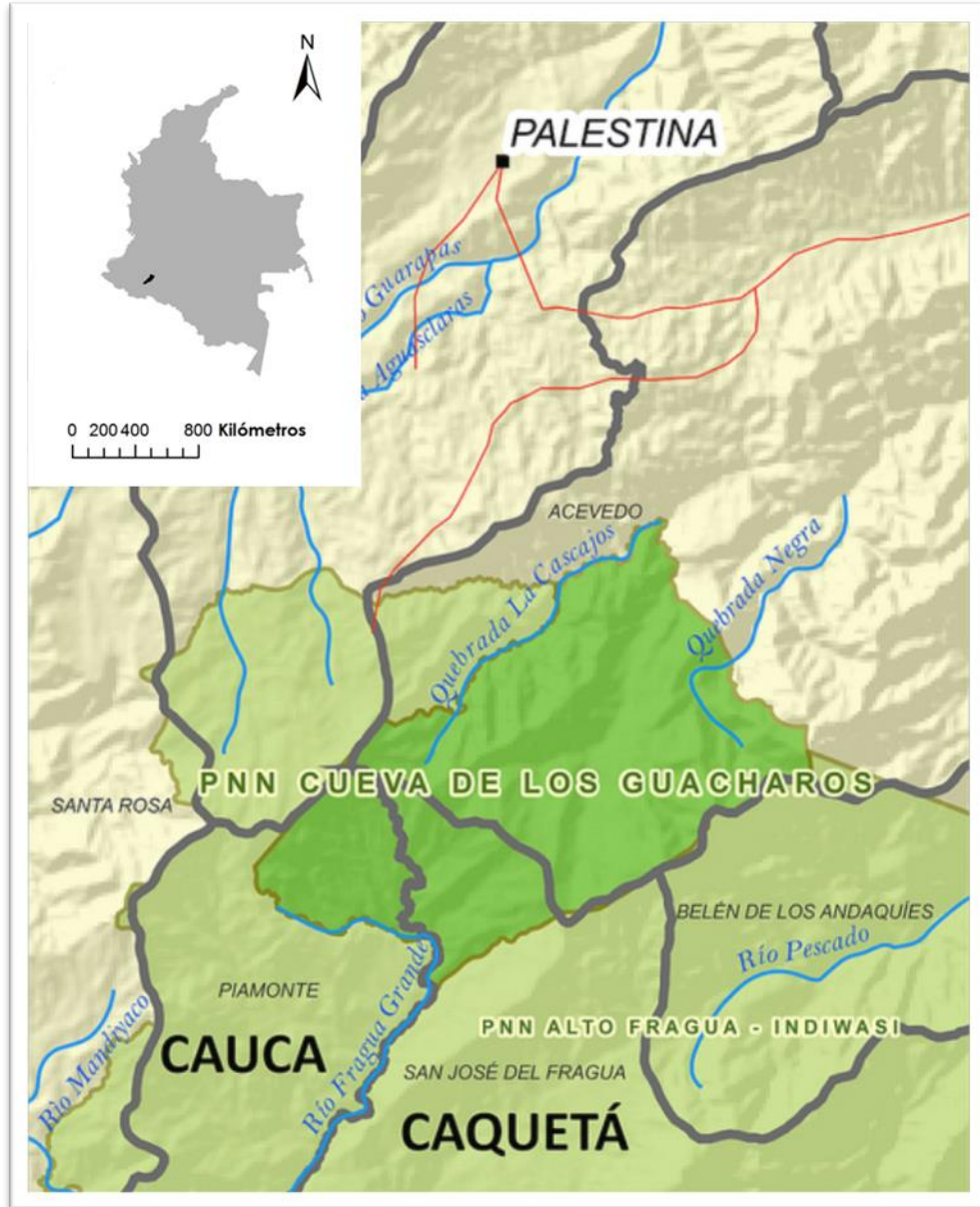
Figura 4. Permeabilidad de las semillas de *Tapirira* que extraídas directamente de los frutos (control) y defecadas por los micos churucos (muestras fecales) en el PNN Cueva de los Guácharos, Colombia.

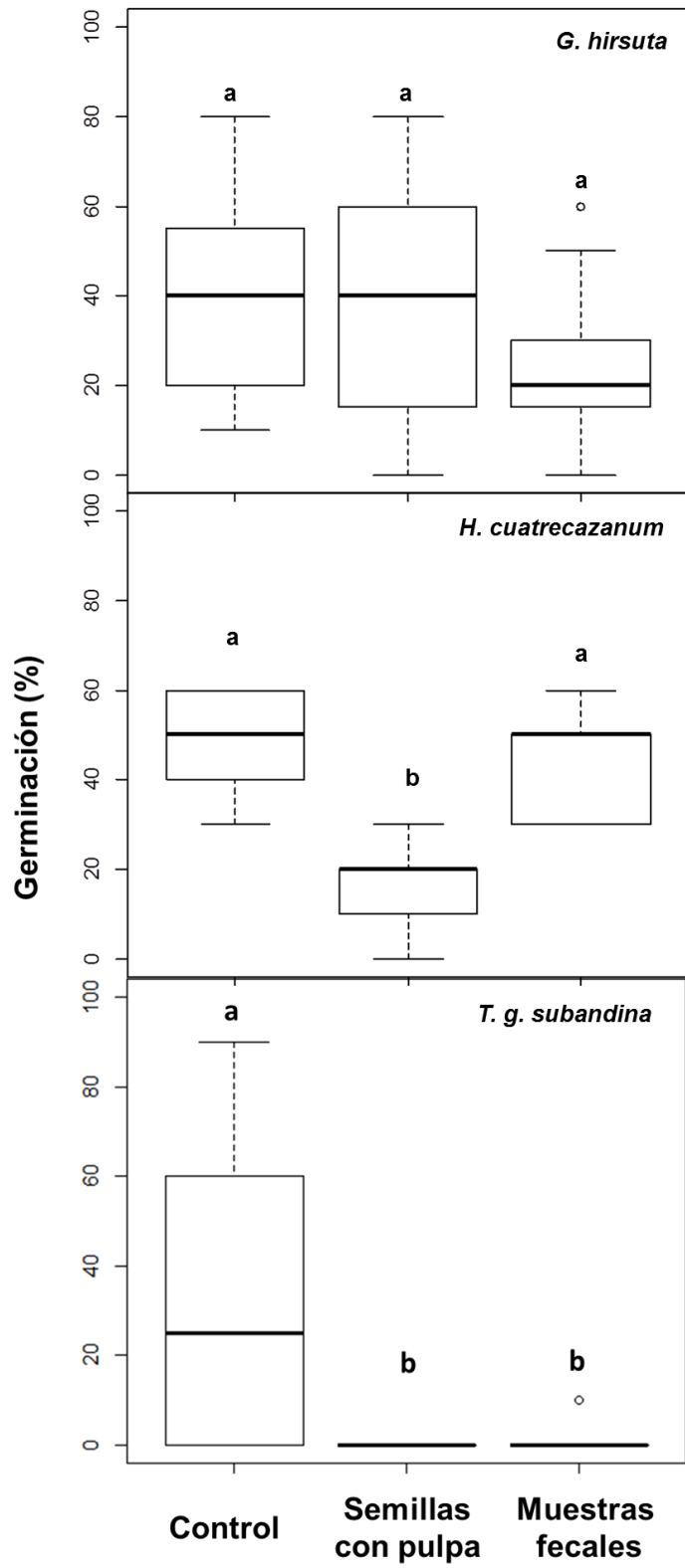
Figura 5. Probabilidad de germinación de las semillas de *Tapirira* de acuerdo a la permeabilidad de las semillas. El segundo eje Y muestra la distribución de frecuencias de la permeabilidad de semillas que germinaron y no germinaron.

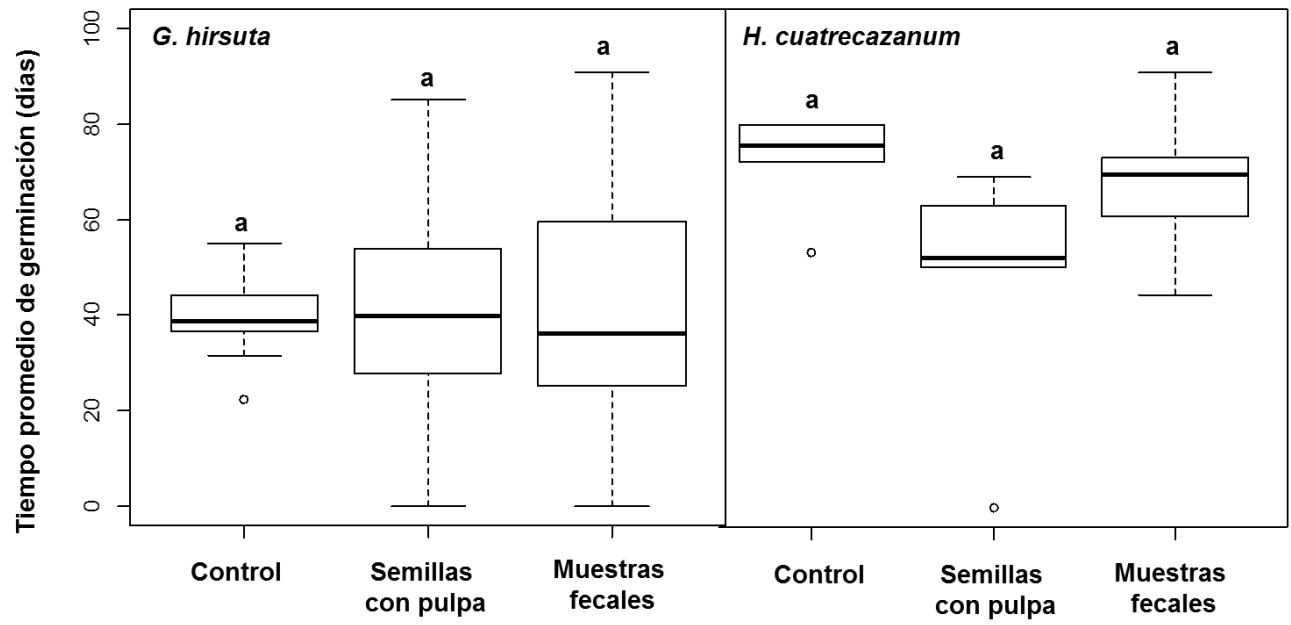
Figura 6. Características físicas y fisiológicas de las semillas de *Tapirira* extraídas de los frutos (control) y defecadas (tratamiento muestras fecales) por micos churucos en el PNN Cueva de los Guácharos.

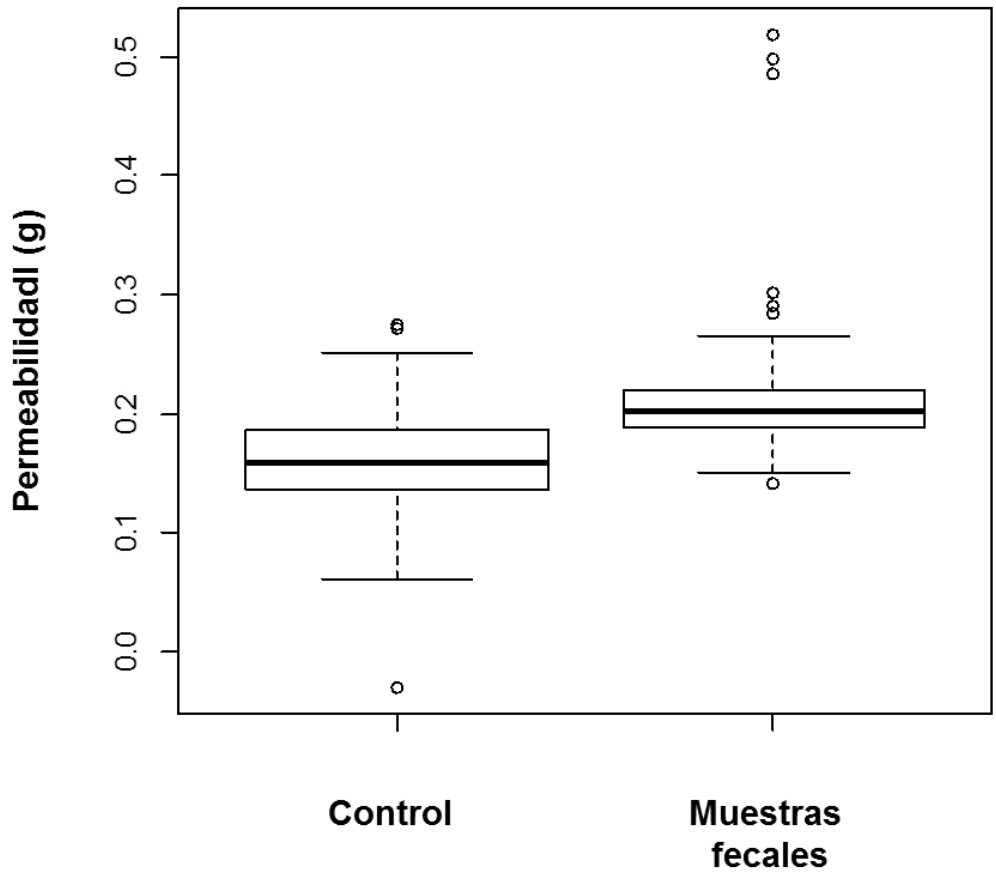
Figura 7. Probabilidad de germinación de las semillas de *Tapirira* de acuerdo al índice morfológico de las semillas. El segundo eje Y muestra la distribución de frecuencias del índice morfológico de las semillas que germinaron y no germinaron.

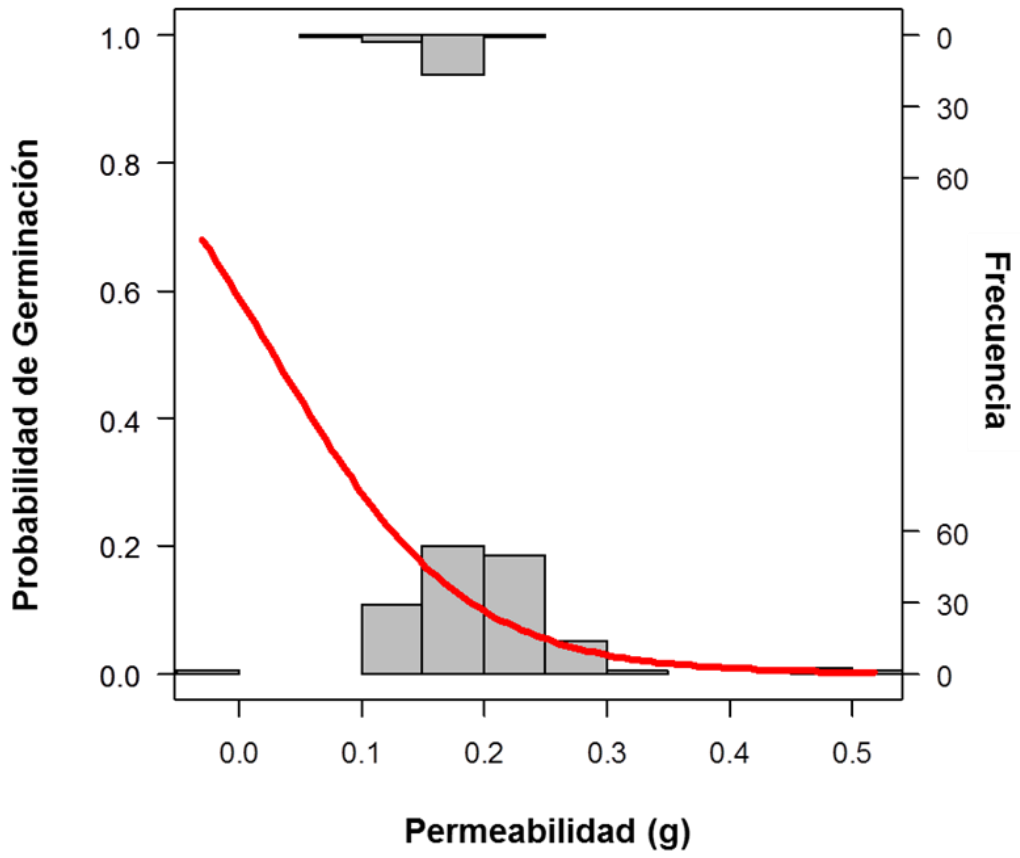
Figura 8. Variación del índice morfológico de las semillas de *Tapirira* que fueron extraídas directamente de los frutos (control) entre parentales ($n = 4$) en el PNN Cueva de los Guácharos.

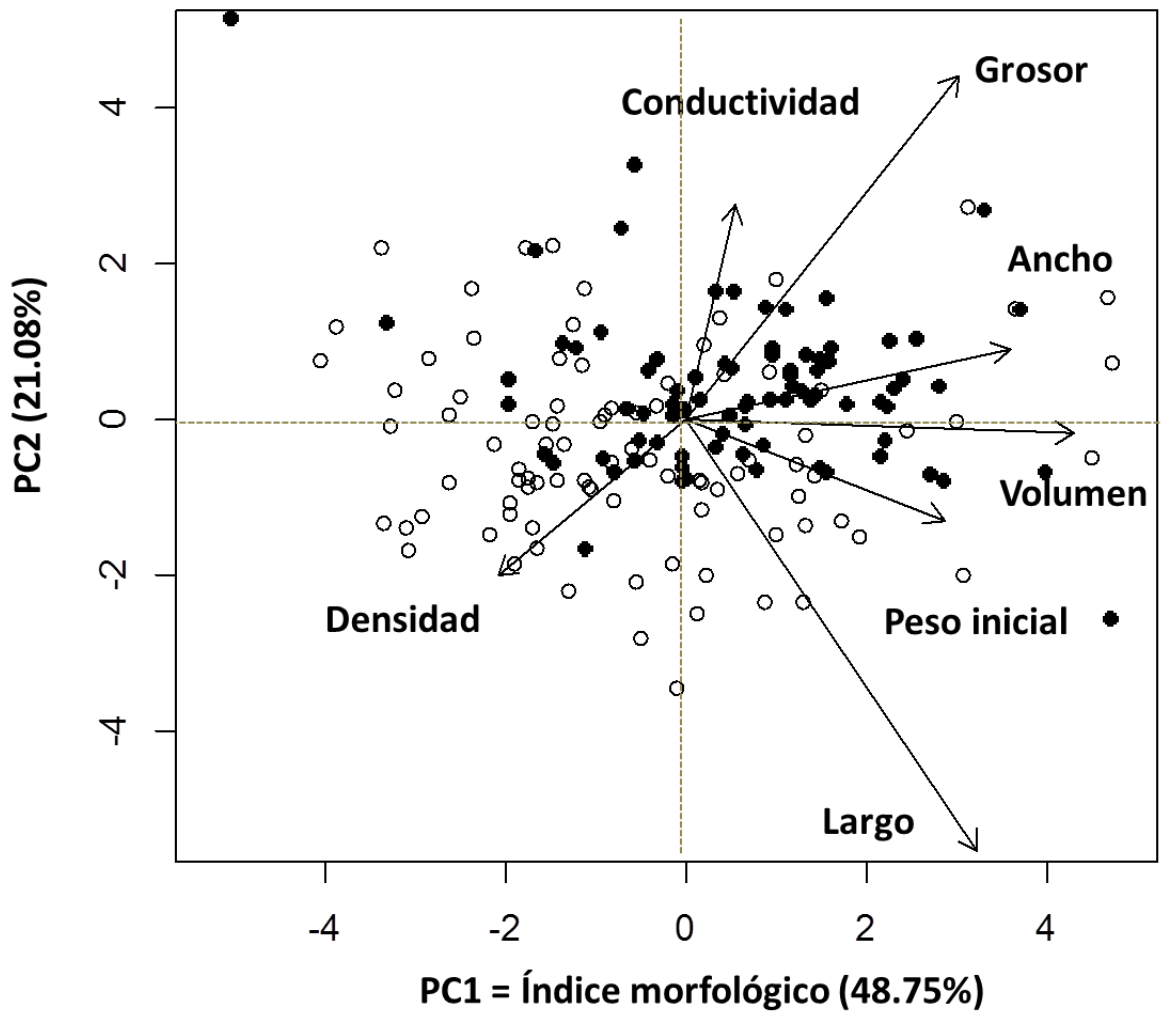


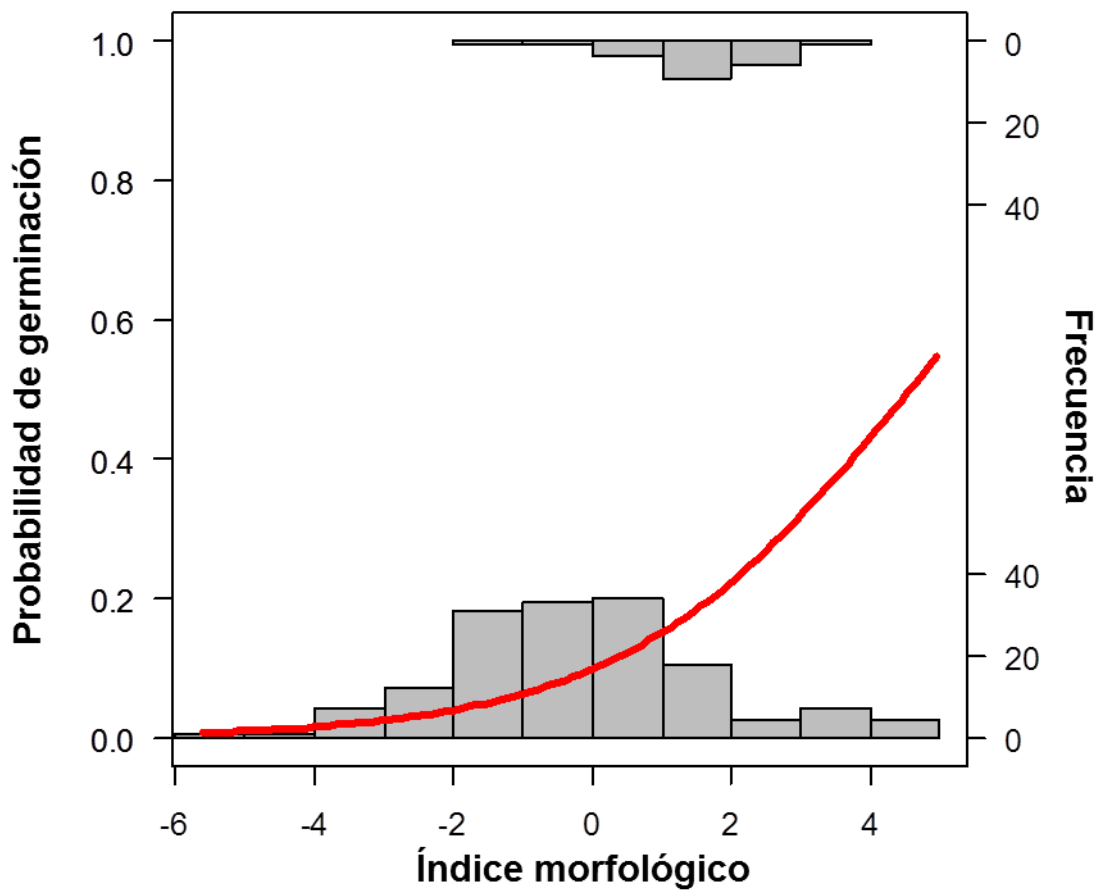


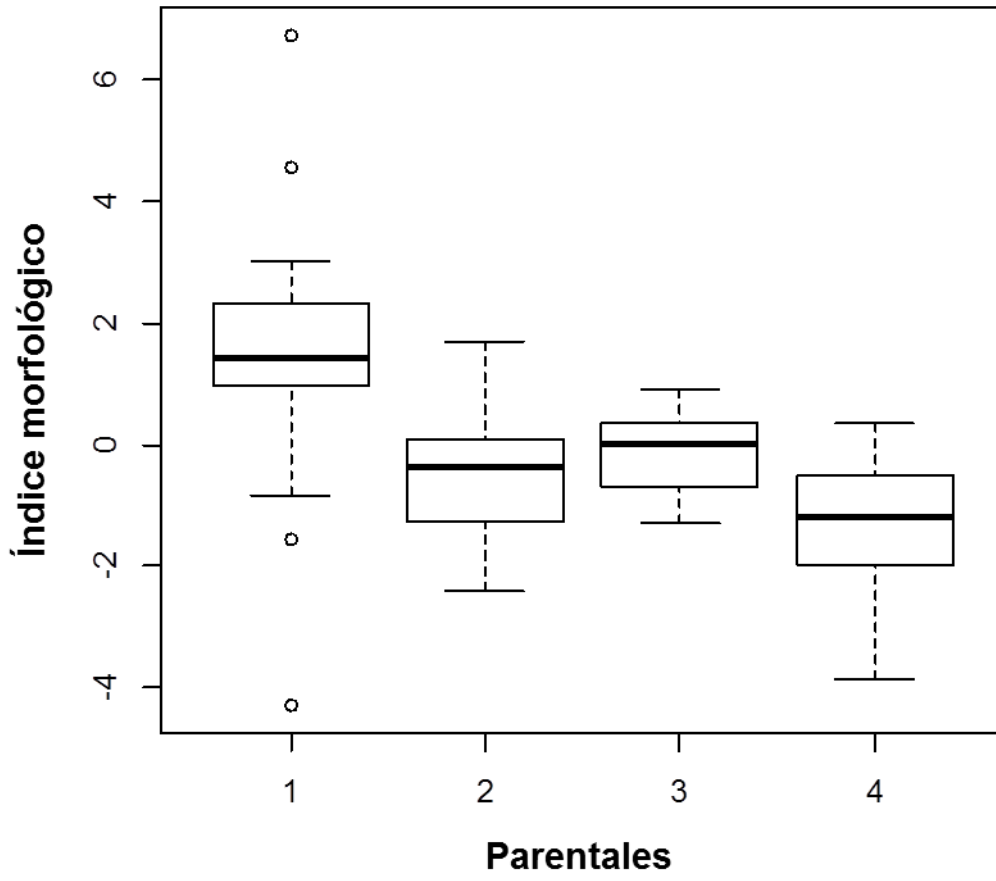












ANEXOS

Anexo 1. Listado de especies de plantas en las que se ha puesto a prueba el efecto de la ingestión por *L. l. lugens* sobre la germinación de semillas. Para cada especie se muestran los porcentajes de germinación cuando las semillas fueron defecadas (tratamiento muestras fecales), fueron directamente extraídas de los frutos (control) o fueron embebidas en la pulpa de los frutos (tratamiento frutos). Los efectos se calcularon para cada especie como la diferencia entre el porcentaje de semillas defecadas germinadas y el porcentaje de germinación de las semillas del control. El efecto promedio de desinhibición se refiere a la diferencia entre las semillas de los tratamientos muestras fecales y frutos.

Especie	Tratamientos			p-value
	Frutos	Muestras fecales	Control	
Stevenson <i>et al.</i> 2002				
<i>Apeiba aspera</i>		32	28	n.s.
<i>Castilla ulei</i>		30	42	n.s.
<i>Cecropia sciadophylla</i>		54	43	n.s.
<i>Crepidospermum rhoifolium</i>		52	10	***
<i>Ficus insipida</i>		67	70	n.s.
<i>Ficus nymphaeifolia</i>		46	4	***
<i>Gustavia hexapetala</i>		43	45	n.s.
<i>Helicostylis tomentosa</i>		55	5	***
<i>Hyeronima alchorneoides</i>		23	10	n.s.
<i>Inga alba</i>		58	7	***
<i>Inga edulis</i>		67	7	***
<i>Pouroma bicolor</i>		80	50	***
<i>Protium sagotianum</i>		42	32	n.s.
<i>Pseudolmedia laevigata</i>		25	4	***
<i>Sarcaulus brasiliensis</i>		46	77	***
<i>Simarouba amara</i>		55	13	***
González & Stevenson 2014				
<i>Pouteria vernicosa</i>		81	56	***
<i>Telitoxicum krukovii</i>		96	89	***
<i>Brosimum lactescens</i>		90	67	***
<i>Pleurisanthes cf. emarginata</i>		96	87	n.s.
<i>Coccoloba excelsa</i>		73	70	n.s.
<i>Pouteria aubrevillei</i>		67	51	***
<i>Eugenia florida</i>		70	52	n.s.
<i>Parkia multijuga</i>		29	19	n.s.
<i>Buchenavia grandis</i>		79	39	***
<i>Sorocea pubivena</i>		60	78	n.s.
<i>Virola pavonis</i>		17	45	***
<i>Dicranostyles ampla</i>		96	90	n.s.
Presente estudio				
<i>Tapirira guianensis subandina</i>	0	1	33	***
<i>Hedyosmum cuatrecazanum</i>	16	44	48	n.s.
<i>Guettarda hirsuta</i>	36.67	20.6	38	n.s.