



MODELOS PARA PREDECIR LAS DISTANCIAS DE DISPERSIÓN DE SEMILLAS POR MICOS CHURUCOS (*Lagothrix lagothricha*): APORTES DE ESTUDIOS EN CAMPO Y EN CAUTIVERIO

Pablo R. Stevenson¹ y Carolina García²

¹IDPAS, SUNY at Stony Brook, New York.

Dirección actual: Depto. de Ciencias Biológicas, Universidad de Los Andes,
Cra. 1ª No. 18ª-10. Bogotá.

²Depto. de Ciencias Biológicas, Universidad de Los Andes.

E-mail: pstevens@uniadnes.edu.co.

RESUMEN

Es difícil medir las sombras de semillas generadas por animales, especialmente si éstos se mueven mucho, pero el conocimiento de la distribución de las semillas dispersadas es esencial para entender los procesos demográficos de las plantas. Por esta razón, varios autores han usado métodos indirectos para cuantificar estas distribuciones, basados en parámetros como las tasas de retención y aproximaciones a los patrones de movimiento. En algunos casos los datos de tiempo de retención se han obtenido de animales en cautiverio. En este artículo combinamos información de churucos en cautiverio y en el campo (CIEM, Parque Tinigua, Meta), para generar modelos que predicen las distancias de dispersión, y para determinar la influencia del tipo de dieta y el tamaño de semilla en los tiempos de retención. Añadimos marcadores plásticos y semillas grandes a la comida de cuatro individuos en el zoológico del parque "Jaime Duque", cerca de Bogotá, que luego fueron recuperadas para estimar los tiempos de retención. Encontramos mayores tiempos de retención para "semillas" pequeñas que para semillas grandes, y en general menores tiempos para una dieta basada en frutos en contraste con una dieta más fibrosa. Los tiempos de retención fueron cerca del doble en cautiverio que en el campo. Los modelos que más se acercaron a la distribución empírica de distancias de dispersión fueron los basados en los patrones de movimiento en el campo. El tiempo de retención resultó ser un parámetro de menor importancia para predecir distancias de dispersión.

Palabras clave: Dispersión de semillas, distancias de dispersión, micos churucos (*Lagothrix lagothricha*), Parque Tinigua, patrones de movimiento, tiempos de retención.

ABSTRACT

It is very difficult to measure the seed shadows generated by animal vectors, especially when they are very mobile, but the knowledge of these seed shadows is essential to understand plant demographic processes. For this reason several authors have tried to use different methods to estimate seed shadows, using parameters such as passage rates through the gut and some approximation to assess ranging behavior. In some cases data on passage rates can be obtained from captive animals. Information from captive woolly monkeys with field data was combined, in order to generate models to predict straight dispersal distance, and also to assess the influence of seed size and diet type on passage rates. Small plastic beads and large seeds were added to the food of four animals at the "Jaime Duque" Zoological Park, near Bogotá, which were recovered afterwards to estimate passage rates. Longer retention times were found for small "seeds" than for larger seeds, and in general shorter retention times were associated with a diet based on fruits, in contrast to a more fibrous diet. Passage rates in captivity were about twice as long as those in the field. Finally, eight models to predict dispersal distance from information on passage rates and ranging patterns were formulated, combining data from the captive study and data from the field (CIEM, Tinigua Park,

Colombia). The models that best fit the empirical data were those that include the distribution of distances from the field ranging patterns, while the models assuming linear progression of the animals did not fit the observed patterns. Passage rate seems to be a parameter of secondary importance to predict seed dispersal distance for our study population.

Key words: Dispersal distance, gut retention time, moving patterns, seed dispersal, Tinigua Park (Colombia), woolly monkeys (*Lagothrix lagothricha*).

INTRODUCCIÓN

El estudio de los patrones espaciales de distribución de semillas dispersadas se ha sugerido como un elemento clave para entender la demografía de las plantas (Schupp y Fuentes, 1995). Las distancias de dispersión son usualmente los principales parámetros en los modelos que intentan predecir el reclutamiento de las plantas (véanse figuras en Chapman, 1995; Hubbell, 1980; Janzen, 1970), y la forma de estas distribuciones afecta los resultados de los patrones de colonización y las tasas de migración de las poblaciones vegetales (ej. Clark, 1998). Sin embargo, hay pocos estudios que hayan descrito las sombras de semillas, especialmente para animales de alta movilidad, tales como aves, murciélagos y otros mamíferos (ej. Willson, 1993). En estos casos, las sombras de semillas pueden ser inferidas a partir de los patrones de lluvia de semillas o calculadas por el seguimiento de animales o semillas. La sombra de semillas se puede extrapolar a partir de patrones de lluvia de semillas, cuando las tasas de depredación en el piso no son altas y así el patrón encontrado en el suelo del bosque se aproxima a la distribución original Janzen *et al.*, 1976. Seguimiento de los vectores es posible para animales móviles (ej. Graham, 2001, especialmente con la ayuda de sistemas de seguimiento electrónico que permiten saber la localización de los animales, lo que se ha usado para murciélagos (Fleming y Heithaus, 1981). En algunos de estos casos los patrones de movimiento de los animales pueden ser determinados, pero datos in-

dependientes acerca de los tiempos de retención en el tracto digestivo son necesarios para estimar distancias de dispersión (usualmente a partir de animales en cautiverio). Distancias de dispersión también han sido estimadas marcando o atando semillas, especialmente en estudios de dispersión secundaria por roedores y animales que no dispersan semillas a distancias muy grandes (Peres y Baider, 1997; Forget, 1996). Recientemente, información molecular ha sido usada para inferir la distribución de las semillas dispersadas (Nagamitsu *et al.*, 2001, Dow y Ashley, 1996). Finalmente, para algunos grupos de animales como los primates, es posible seguir individuos desde el lugar de la ingestión hasta el de la deposición (véanse referencias Stevenson, 2000, 2002) y así estimar las distancias de dispersión directamente. Este es el caso para los churucos del Parque Tinigua, donde un observador entrenado puede recuperar cerca de una tercera parte de las semillas ingeridas por animales focales que pueden ser seguidos por períodos prolongados de tiempo (hasta tres días seguidos).

El principal propósito de este artículo es usar parámetros del comportamiento digestivo tomado de churucos en cautiverio y en el campo, así como patrones de movimiento de animales en condiciones naturales, para generar modelos predictivos que describan la distribución de distancias de dispersión de semillas. Las distribuciones generadas por los modelos se comparan con la encontrada empíricamente en el campo (Stevenson, 2002). Además, el uso de animales en cautiverio permite hacer experi-

mentos en condiciones relativamente controladas para probar teorías generadas por los datos de campo. En particular, queremos responder dos preguntas: 1. ¿permanecen más tiempo en el tracto las semillas pequeñas que las semillas grandes? y 2. ¿una dieta fibrosa está asociada a mayores tiempos de retención? En trabajos previos se ha mostrado que las distancias de dispersión generadas por los churucos no están correlacionadas con el tamaño de las semillas, y que pueden estar asociadas a ciertos patrones de actividad y de producción de frutos (Stevenson, 2000, 2002). Aunque hay correlaciones significativas entre estas variables, los bajos coeficientes de regresión indican muy poco poder predictivo para describir las distancias de dispersión a partir de estas variables (sección anterior), debido principalmente a que los patrones de movimiento y los demorados tiempos de retención oscurecen el posible efecto de otros factores. En este artículo mostramos que experimentos en cautiverio pueden ser importantes para ayudarnos a responder preguntas con respecto a los tiempos de retención, pero que la información de los patrones de movimiento en el campo es esencial para predecir las distancias de dispersión.

MATERIALES Y MÉTODOS

Estudio en cautiverio

Para los experimentos, estudiamos cuatro churucos de una colonia en el Parque Zoológico Jaime Duque (dos hembras adultas, un macho adulto y una hembra juvenil). Este zoológico está ubicado cerca de Bogotá, Cundinamarca (Colombia) y tiene unas islas pequeñas donde se encuentra la colonia, que fue estudiada entre agosto y septiembre de 1999. Para estimar tiempos de retención usamos cuentas plásticas coloreadas de dos tamaños diferentes: pequeñas (2.3 ± 0.3 mm) y medianas (4.2 ± 0.4 mm), que fueron mezcladas con una pasta de banano. Los churucos rechazaron las cuentas plásticas

grandes, y por esto usamos semillas reales de *Anona muricata* y *Spondias purpurea* como marcadores grandes (12.5 ± 0.7 mm y 23.8 mm, respectivamente).

Estos marcadores fueron ofrecidos a los animales de estudio tres veces al día (8:00, 12:00 y 16:00 h.), cuando también se revisó el excremento. En cada sesión de alimentación se les ofrecieron cerca de 140 marcadores pequeños, 50 medianos y 20 grandes. Colectamos toda la materia fecal encontrada en la isla, que luego fue lavada y los marcadores contados.

Realizamos los experimentos en dos semanas diferentes. Durante la primera semana la dieta fue similar a la que generalmente se administra a los micos, incluyendo un concentrado y proporciones similares de frutos y vegetales (tabla 1). La segunda semana, los frutos fueron sustituidos por vegetales fibrosos (apio). Dado que los marcadores eran de diferentes colores.

TABLA 1. Alimentos incluidos en la dieta de la colonia de churucos en el Parque Jaime Duque, y su relativa importancia en la dieta. Para el tratamiento de dieta más fibrosa se remplazaron los frutos con adiciones de apio.

Ítem	Cantidad relativa
Concentrado	800 g.
Tomates	6 unidades
Pan	3 unidades
Mango	2.5 unidades
Papaya	130 g.
Banano	3 unidades
Guayaba	6 unidades
Naranjas	2.5 unidades
Mazorca	4 pedazos
Coliflor	600 g.
Remolacha	1.5 unidades
Pollo	2.5 pedazos
Ñame	130 g.
Apio	150 g.

Distinguimos tres formas de medir tiempos de retención: 1) Tiempo de tránsito (T1), como el tiempo hasta la primera aparición en las muestras fecales. 2) Tiempo de mayor acumulación (T2): cuando la mayoría de los marcadores fueron evacuados y 3) tiempo de última aparición (T3), cuando el último marcador fue recuperado. Analizamos conjuntamente los datos de distintos individuos, a pesar de haber encontrado algunas diferencias en tiempos de retención entre ellos, porque estas diferencias se debieron a la ingestión de más alimento y marcadores por parte de algunos individuos (pero no a diferencias fisiológicas entre individuos). Utilizamos análisis no paramétricos de correlación para evaluar la relación entre tamaño de semilla y los diferentes tiempos de retención. Usamos un análisis de covarianza (Sokal y Rohlf, 1995) para probar las diferencias en tiempos de retención entre tipos de dieta, usando el tamaño de semilla como covariable.

Los modelos

Cuando una semilla es removida de un árbol parental por un animal, la localización espacial de la semilla dispersada es el resultado del patrón de movimiento del animal y del tiempo que éste retiene la semilla. En el caso más simple, cuando el dispersor se mueve en una línea recta después de la sesión de alimentación a una velocidad constante (v) hasta que deposita la semilla, la distancia de dispersión (d) es el producto de la velocidad por el tiempo de retención (t).

$$d = v \cdot t$$

En otros casos, cuando el dispersor se mueve en trayectorias curvas, la distancia de dispersión será menor a la anterior, y cuando la velocidad es variable, la localización final de la semilla es el producto de la velocidad promedio y el tiempo de retención.

En algunos casos, como en churucos, los tiempos de retención son muy variables, así que las semillas ingeridas en un período corto de alimentación pueden ser evacuadas en el transcurso de muchas horas, resultando en la relocalización de las semillas en lugares distintos (dependiendo de la ruta tomada). Usamos ocho modelos diferentes para predecir distancias de dispersión, basados en diferentes combinaciones de tiempos de retención y patrones de movimiento (tabla 2). El parámetro tiempo de retención fue usado en dos formas, como un promedio y como una distribución de tiempos, tomados tanto en cautiverio como en el campo. Esto genera cuatro posibilidades, que son combinadas con diferentes formas de patrones de movimiento. Primero, asumimos una progresión lineal de los animales, de tal manera que la distribución de las semillas es el producto del promedio del tiempo de retención y las distancias recorridas por los churucos en ese tiempo. Así, el modelo I usa el promedio de retención en cautiverio (22.0 h, $n=6173$ marcadores) y el modelo II el tiempo promedio en el campo (10.6 h, $n=333$ deposiciones). El resto de los modelos tiene en cuenta rutas curvadas recorridas por los churucos en el campo, como las distancias desde el punto inicial del muestreo hasta la localización del individuo después de un período particular de tiempo. Estas distancias ($n=1444$) fueron agrupadas subjetivamente en rangos de 4 horas para los análisis. El modelo III está basado en la distribución de tiempos de retención en cautiverio y usa como parámetro de movimiento la distancia promedio que se aleja un churuco de su punto inicial (estimada a grosso modo como el promedio en períodos de 4 h). El modelo IV usa el mismo parámetro de distancia que el modelo III, pero tiene en cuenta la distribución de tiempos de retención observada en el campo. Los modelos V al VIII incluyen las distribuciones de distancias que los churucos se mueven en el campo (más sensible a los patrones de movimiento, porque

tiene en cuenta no el promedio sino la distribución de potenciales distancias a las que puede estar ubicado un churuco después de cierto lapso de tiempo). El modelo V usa el promedio de retención en cautiverio, mientras que el modelo VI usa la distribución de los tiempos de retención en campo. El modelo VII incluye el tiempo de retención promedio encontrado para los animales en el campo, mientras que el modelo VIII usa la distribución de los tiempos de retención para el campo (véase tabla 2 para mayor claridad).

Los resultados de estos modelos fueron comparados con las distancias empíricas de dispersión a partir de dos años de segui-

mientos de animales focales (1.440 horas), en el Parque Tinigua, departamento del Meta (Stevenson, 2000). Fue posible seguir a los churucos desde el sitio de ingestión de semillas hasta el lugar de la deposición en un total de 456 casos, a partir de los que se estimaron las distancias de dispersión y se graficaron las frecuencias de distribución en rangos de 100 m (Stevenson, 2002). Se verificó el ajuste de los modelos II al VII, mediante análisis de correlación paramétricos (Sokal y Rohlf, 1995) entre las frecuencias esperadas según los modelos y las observadas en el campo, usando estas mismas categorías de intervalos de 100 m.

TABLA 2. Modelos usados para predecir la distribución de las semillas dispersadas por los churucos, usando una combinación de cuatro formas diferentes de estimar los tiempos de retención en el intestino y varias maneras de determinar las distancias de dispersión a partir de patrones de movimiento.

Algunos modelos potenciales que son el producto de dos promedios, no se presentan como modelos ya que resultan en una distancia constante (c) y no en una distribución de distancias. En otros casos en los que se asume un patrón lineal de movimiento, no se muestran los resultados, porque no muestran buenas aproximaciones a la distribución empírica por las mismas razones que los modelos que sí se incluyen.

Parámetros de retención	Parámetros de movimiento (distancia)				
	(Tiempo)	Asumiendo movimientos lineales		Patrones curvos de movimiento (empíricos)	
	Promedio	Distribución	Promedio	Distribución	
Datos de cautiverio	Promedio distribución		Modelo I	c=435 m Modelo III	Modelo V Modelo VI
Datos de campo	Promedio distribución	c=1741 m	Modelo II	c=383 m Modelo IV	Modelo VII Modelo VIII

RESULTADOS

Experimentos de tiempos de retención

El tiempo de tránsito (T1) de los marcadores consumidos por los animales en cautiverio fue muy variable (media=13.7 h, DE=6.9 y rango=3-24 h). Aunque este tiempo T1 fue corto, la proporción de marcadores encontrados en las 4 primeras horas fue baja (<2%). El tiempo de mayor deposición fue también variable (media=18.9 h, DE=7.9 y rango=4-40), pero la mayor variabilidad fue encontrada para los últimos marcadores encontrados (media=64.6 h, DE=25.7, rango=20-141). Muy pocos marcadores fueron encontrados después de dos días de la sesión de alimentación (fig. 1). El promedio general de tiempos de retención, juntando marcadores de todos los tamaños y tipos de dieta, fue cercano a 22 h, más que el doble estimado para animales en el campo.

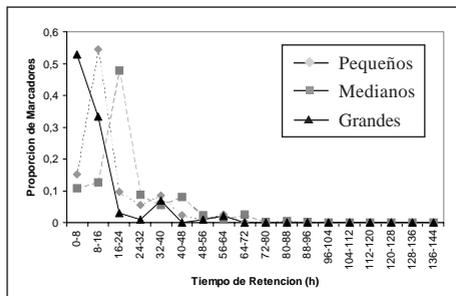


FIGURA 1. Relación entre tiempo de retención en el tracto digestivo de churucos en cautiverio y el tamaño de los marcadores.

Encontramos que tanto el tamaño de los marcadores y el tipo de dieta afectaron los tiempos de retención, en un patrón similar al encontrado para animales en su medio natural. Hubo una correlación negativa entre tamaño de marcador y tiempo de retención ($\tau=-0.18$ $z=-2.02$ $p=0.02$). Aunque este efecto no fue significativo para el tiempo de tránsito, ni para el tiempo de

mayor acumulación (T1: $\tau=-0.05$ $z=-0.5$ $p=0.3$, T2: $\tau=-0.1$ $z=-1.2$ $p=0.11$). Por otra parte, los tiempos de retención fueron mayores cuando los micos se alimentaron de una dieta más fibrosa que cuando comieron más frutos; aunque este efecto no fue significativo para el tiempo de mayor acumulación (T1: $F=7.2$ $p<0.01$; T2: $F=0.64$ $p=0.42$; T3: $F=17$ $p<0.01$).

Modelos para predecir distribuciones de distancias de dispersión

Los modelos que asumían progresión lineal de los churucos resultaron en distribuciones que no estaban correlacionadas con la distribución empírica. Para el modelo I, usando el promedio de los tiempos de retención en cautiverio, no hubo superposición entre la distribución generada y la empírica. Para el modelo II, usando el promedio de retención en el campo sí se encontró algo de superposición, pero los valores generados por el modelo son mucho mayores que los de la distribución empírica (fig. 2A). Si se asume progresión lineal, usando la distancia promedio de desplazamiento en el campo, entonces todas las semillas serían depositadas a 1741 m del parental, una distancia mayor a la máxima distancia registrada en el campo.

Los modelos usando las distancias promedio viajadas para períodos de 4 horas, modelos III y IV, produjeron distribuciones que concuerdan con los valores de la distribución empírica, pero estas distribuciones muestran frecuencias muy altas de deposición a distancias intermedias y muy poca variabilidad en la distribución (fig. 2B). De hecho, la correlación entre los valores predichos por estos modelos y la distribución empírica no fue significativa (Modelo III: $r=0.45$; Modelo IV: $r=0.46$, ambos $n=12$, $p>0.05$). Las distancias constantes predecidas por los valores promedios de retención fueron de 435 y 383, para los tiem-

pos en cautiverio y en el campo respectivamente, siendo este último relativamente cercano al promedio de distancias de dispersión encontradas en el campo (345 m).

En contraste, los siguientes modelos, que tienen en cuenta la distribución de distancias a las cuales se encuentran los churucos en determinadas categorías de tiempo, es-

tuvieron significativamente correlacionados con la distribución empírica (Modelo V: $r=0.76$, modelo VI: $r=0.95$, modelo VII: $r=0.85$, y modelo VIII: $r=0.91$, $n=12$, $p<0.05$ para todos). Dentro de estos modelos, los que tuvieron mejor ajuste con los datos empíricos fueron los que incluyen la distribución en el parámetro de tiempo de retención (Modelos VI y VIII, Fig 2.C).

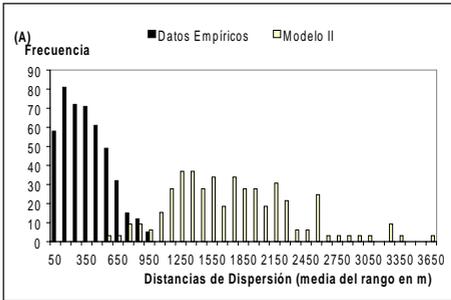


FIGURA 2A

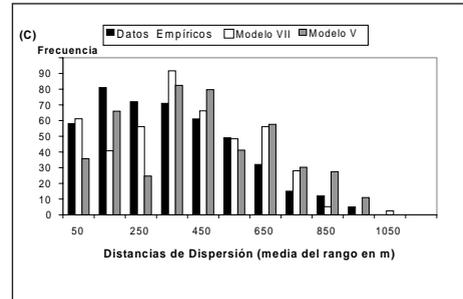


FIGURA 2C

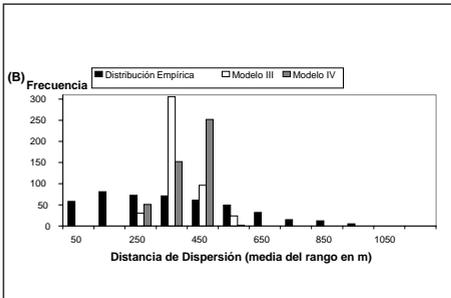


FIGURA 2B

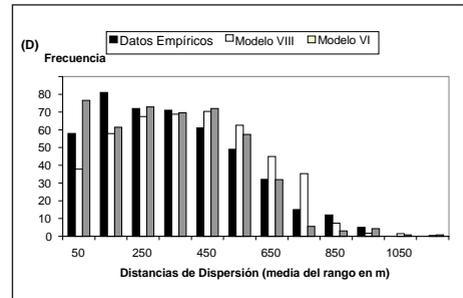


FIGURA 2D

FIGURA 2. Comparación de las frecuencias de distribución de las distancias de dispersión entre los valores empíricos tomados en el campo y varios modelos generados para predecir estas distribuciones. A). Modelo II: asumiendo desplazamientos lineales y la distribución de los tiempos de retención de los churucos en el campo. B) Asumiendo la distancia promedio que los churucos se desplazan en un tiempo particular: Modelo III: teniendo en cuenta la distribución de tiempos de retención en cautiverio y modelo IV: usando la distribución de tiempos de retención de animales en el campo. C) Asumiendo la distribución de distancias a las que los churucos se encuentran dentro de períodos de cuatro horas. Modelo V: usando el promedio de retención en cautiverio; Modelo VII: usando el promedio de retención en el campo. D) De nuevo usando la distribución de distancias y: Modelo VI: la distribución de los tiempos de retención en cautiverio y Modelo VIII: la distribución de tiempos de retención para animales en condiciones naturales.

DISCUSIÓN

Los estudios en cautiverio tienen la ventaja de dar la oportunidad de controlar variables que a veces es imposible controlar en condiciones naturales, pero también tienen sus limitaciones. Por ejemplo, es bien posible que los tiempos de retención en el intestino estén sobrestimados por dos razones. Primero, los marcadores eran recuperados en las sesiones de alimentación tres veces al día, posiblemente algunas horas después de que fueran evacuados, porque sólo se nos permitía ingresar a la isla en estos períodos. Segundo, fue imposible usar la misma metodología usada en el campo, en donde las semillas de un mismo parental en una deposición se tomaban como una sola muestra. En cautiverio fue imposible distinguir diferentes deposiciones, de tal manera que cada marcador se incluyó como una muestra independiente. Dado que los micos ingirieron más marcadores pequeños que grandes y los primeros son retenidos por más tiempo, este procedimiento puede sobreestimar los tiempos de retención. En cualquier caso, no creemos que estas posibles causas de sesgo sean las únicas responsables por la diferencia de casi el doble del tiempo de retención encontrada para los animales en cautiverio. Otras evidencias sugieren que existen diferencias marcadas entre la fisiología de los animales en campo y en cautiverio. Por ejemplo, la frecuencia de deposición es mucho menor en cautiverio, sugiriendo una baja actividad digestiva relacionada con tasas metabólicas menores (menor movimiento). Aunque hemos argumentado que los tiempos de retención en el campo pueden estar subestimados (Stevenson, 2000) porque hay más datos de muestreos cortos que de sesiones largas siguiendo al focal. Sin embargo, incluso en los muestreos de campo más largos siguiendo un individuo por tres días seguidos, el mayor tiempo de retención es menor a 50 horas, considerablemente menor que el mayor registrado en cautiverio (cerca a 141 h).

En resumen, aunque creemos que ambos estimativos pueden estar sesgados, pensamos que existen diferencias reales en los tiempos de retención entre churucos en cautiverio y en condiciones naturales.

En términos relativos, los resultados del estudio en cautiverio demostraron que tanto el tamaño de semilla, como una dieta con más frutos están negativamente correlacionados con el tiempo de retención. Esto confirma los resultados de observaciones comportamentales en el campo. De hecho, fue sorprendente encontrar diferencias entre los tratamientos de dieta, dado que (por razones obvias) los cambios en la dieta no fueron muy grandes. Cambios mayores en la dieta son observados en condiciones naturales, pero es demasiado arriesgado cambiar drásticamente la dieta de los animales en cautiverio. Estas diferencias en el tiempo de retención por los tratamientos de dieta se pueden explicar por los patrones generales encontrados en primates, que indican que tiempos de retención largos facilitan la extracción de energía de alimentos fibrosos de menor calidad (Milton, 1984).

Los resultados de los modelos usando parámetros de tiempos de retención y patrones de movimiento para predecir distancias de dispersión mostraron algunas conclusiones claras. Los modelos que asumen desplazamientos lineales no se asemejan a las distribuciones reales (ej. modelo II, fig. 2A). De hecho, los modelos que mejor describen la distribución observada en el campo, son los cuatro que incluyen la distribución de distancias en diferentes categorías de tiempo. Por lo tanto, hasta el momento los mejores modelos para predecir distancias de dispersión son los basados en las rutas detalladas de recorrido de los micos en el bosque. Este resultado enfatiza la importancia de estudios de campo para cuantificar las sombras de semillas, al menos para animales como los churucos, con tiempos elevados de retención y rutas típicamente curvas en el bosque.

No es muy sorprendente que los parámetros relacionados con tiempos de retención no fueran tan efectivos en predecir las distribuciones de distancias de dispersión porque la distancia a la cual los individuos están localizados en el momento de evacuar las semillas (generalmente > 4 h) es muy variable e independiente de la posición inicial (fig. 3), al menos en las poblaciones del Parque Tinigua. Algo diferente podría emerger para animales con períodos cortos de retención. Por ejemplo, si los churucos evacuaran las semillas después de un par de horas de la ingestión, es probable que hubiera una relación positiva entre tiempo de retención y distancia de dispersión, porque la distancia en la que se localizan durante las primeras horas es menor que a la que suelen llegar en períodos más largos de tiempo.

El siguiente paso para predecir con más certeza las sombras de semillas generadas por los churucos podría basarse en la formulación de formas adecuadas de predecir los patrones de movimiento a partir de variables ecológicas y sociales, tales como la distribución de alimento y las interacciones intergrupales.

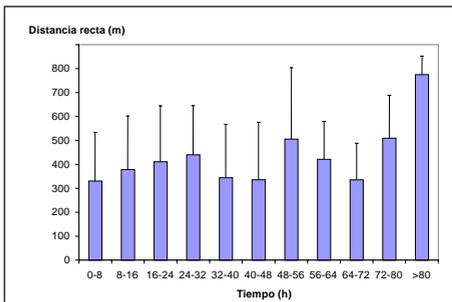


FIGURA 3. Relocalización espacial de los churucos del Parque Tinigua en términos de la distancia recta viajada por animales focales, en función del tiempo. La altura de las barras representa el promedio movido para ese rango de tiempo determinado (ej. modelos III y IV), y las líneas sobre las barras indican la desviación estándar de la distribución en esa categoría (usada en los modelos V al VIII).

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer a los estudiantes que colaboraron en la toma de datos, especialmente a Clara Castellanos, Alicia Medina, Alejandro Franco, Mabel Suescún, Andrés Link, Mónica Pineda y Andrés Link. A Charles Janson y Patricia Wright por sus comentarios. El estudio fue posible gracias a la ayuda financiera de las siguientes instituciones: La Fundación para la Promoción de la Investigación y la Tecnología (Banco de la República), Margot Marsh Foundation, Lincoln Park Zoo, Primate Conservation Inc., IdeaWild, Colciencias, y el CIEM. El estudio en cautiverio fue posible gracias a la colaboración de Heidi Monsalve, directora del Parque Zoológico, a Jaime A. Cabrera y al personal del parque: Tito, Armando y Claudia.

LITERATURA CITADA

- CHAPMAN, C.A. Primate seed dispersal: coevolution and conservation implications. *Evolutionary Anthropology* 1995, 4: 74-82.
- CLARK, J.S. Why trees migrate so fast: Confronting theory with dispersal biology and the paleorecord. *American Naturalist* 1998, 152: 204-224.
- DOW, B.D. y ASHLEY, M.V. Microsatellite analysis of seed dispersal and parentage of saplings in bur oak, *Quercus macrocarpa*. *Molecular Ecology* 1996, 5: 615-627.
- FLEMING, T.H. y HEITHAUS, E.R. Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forests. *Biotropica* 1981, 13 (supl): 45-53.
- FORGET, P.M. Removal of seeds of *Carapa procera* (Meliaceae) by rodents and their fate in rainforest in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*. 1996, 12: 751-761.

- GRAHAM, C. Habitat selection and activity budgets of keel-billed toucans at the landscape level. *Condor*. 2001, 103: 776-784.
- HUBBELL, S.P. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos* 1980, 35: 214-229.
- JANZEN, D.H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*. 1970, 104: 501-528.
- JANZEN D.H., MILLER G.A., HACKFORTHJONES J., POND C.M., HOOPER K, y JANOS, D.P. 2 Costa-Rican bat-generated seed shadows of *Andira inermis* (Leguminosae). *Ecology*. 1976, 57: 1068-1075.
- LAMBERT, J.E. y GARBER, P.A. Evolutionary and ecological implications of primate seed dispersal. *American Journal of Primatology* 1998, 45: 9-28.
- MILTON, K. The role of food processing factors in primate food choice. En: Rodman, P.S. y Cant, J.G.H. (eds). Adaptations for Foraging in non-human primates: contributions to an Organismal Biology of Prosimians, Monkeys and Apes. Columbia University Press, New York. 1984, 249-279.
- NAGAMITSU, T., ICHIKAWA, S., OZAWA, M., SHIMAMURA, R., KACHI, N., TSUMURA, Y. y MUHAMMAD, N. Microsatellite analysis of the breeding system and seed dispersal in *Shorea leprosula* (Dipterocarpaceae). *International Journal of Plant Sciences* 2001, 162: 155-159.
- PERES, C.A. y BAIDER, C. Seed dispersal, spatial distribution and population structure of Brazilnut trees (*Bertholletia excelsa*) in southeastern Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 1997, 13: 595-616.
- SCHUPP, E.W. y FUENTES, M. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant-population ecology. *Ecoscience* 1995, 2: 267-275.
- SOKAL, R.R. y ROHLF, F.J. Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. Third edition. W.H. Freeman and Company, Nueva York. 1995.
- STEVENSON, P.R. Seed dispersal by woolly monkeys (*Lagothrix lagothricha*) at Tinigua National Park, Colombia: Dispersal distance, germination rates, and dispersal quantity. *American Journal of Primatology* 2000, 50: 275-289.
- STEVENSON, P.R. Frugivory and seed dispersal by woolly monkeys (*Lagothrix lagothricha*) at Tinigua Park, Colombia. Tesis de doctorado, SUNY at Stony Brook, New York. 2002.
- WILLSON, M.F. Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. *Vegetatio*. 1993, 107/108: 261-280.

Recibido: 20/01/2003

Aceptado: 11/06/2003