



ESTRATEGIAS DE FORRAJEO Y CARACTERÍSTICAS
NUTRICIONALES DE LA DIETA DEL MONO AULLADOR NEGRO
(*Alouatta pigra*) EN UN AMBIENTE FRAGMENTADO

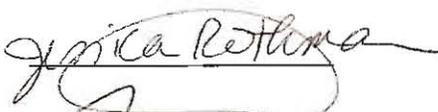
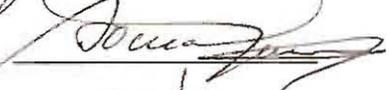
TESIS QUE PRESENTA EL BIÓLOGO **JOHN FREDY ARISTIZÁBAL BORJA**
PARA OBTENER EL GRADO DE **MAESTRO EN CIENCIAS**

Xalapa, Veracruz, México 2013



Aprobación final del documento de tesis de grado:

"Estrategias de forrajeo y características nutricionales de la dieta del mono aullador negro (*Alouatta pigra*) en un ambiente fragmentado"

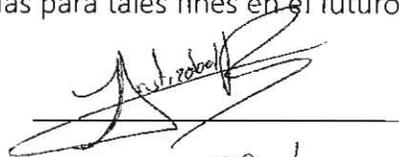
| | Nombre | Firma |
|-----------------|--------------------------------------|---|
| Director | Dr. Juan Carlos Serio Silva |  |
| Comité Tutorial | Dr. Luis Manuel García Feria |  |
| | Dra. Jessica M. Rothman |  |
| Jurado | Dra. Sonia Antonieta Gallina Tessaro |  |
| | Dra. Laura Teresa Hernández Salazar |  |

DECLARACIÓN

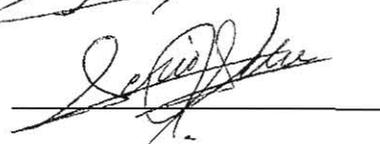
Excepto cuando es explícitamente indicado en el texto, el trabajo de investigación contenido en esta tesis fue efectuado por el Biol. John Fredy Aristizábal Borja como estudiante de la carrera de Maestro en Ciencias entre Septiembre de 2011 y Septiembre del 2013, bajo la supervisión del Dr. Juan Carlos Serio Silva.

Las investigaciones reportadas en esta tesis no han sido utilizadas anteriormente para obtener otros grados académicos, ni serán utilizadas para tales fines en el futuro.

Candidato: Biol. John Fredy Aristizábal Borja



Director de tesis: Dr. Juan Carlos Serio Silva





AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer a mi tutor y director de tesis al Dr. Juan Carlos Serio Silva, el que pese a los decaimientos que sufrimos a través de la realización de este proyecto, siempre pudimos resolverlo de la mejor manera. Agradezco su apoyo, por tener su puerta abierta para sus estudiantes y por aguantar mi inmensa terquedad. Agradezco su confianza, tanto personal como académica ya que siempre intento impulsarme dándome seguridad cuando aparentemente desfallecía. Le agradezco por brindarme los recursos suficientes para realizar mi trabajo, y aunque lo logre a mi manera (con quejadera), realmente él siempre estuvo dispuesto a brindarme su apoyo, antes y después de culminada mi tesis.

Quiero agradecer inmensamente al Dr. Luis García-Feria quien fue el artífice de muchas de mis nuevas perspectivas hacia la ciencia. Tanto nuestras charlas “súper científicas” como nuestras charlas de p.. a p.., donde aclarábamos la vida, fueron de gran provecho. Fue mucho más que un asesor, fue mi profesor y guía.

A mi asesora la Dra. Jessica Rothman por todo el apoyo que me brindo en la estancia en New York, fue una de las mejores experiencias personales y académicas de mi vida.

Quiero agradecer al CONACYT por la beca brindada, la cual aproveche al máximo y estoy remunerando con los resultados obtenidos, y al Instituto de Ecología, especialmente a los funcionarios del posgrado a el Dr. Trevor, Emma y Mónica, quienes me soportaron dos años de hacer todo mal y aun así me ayudaron demasiado.

A mis ayudantes de campo y compañeros del incol: Lolo (mi gran guía), Ana gator, Clementina, Ángela, a la familia Tejero, a Frany, Norma, Montse quienes me apoyaron a su modo.

Un especial agradecimiento a Nicoletta Righini que aunque ella lo ve poco me ha ayudado mucho
A mis amigos de posgrado: Nata, Brend, Serch, Kike, Juan fer, Arturo (babi), Mariana, Vic, los Yuyos, Anita y a la casa del terror por brindarme muchas alegrías y especialmente a mi negrita Ángela quien es mi compañera de viaje hoy y en adelante, y a Nata, mi mejor amiga hoy y siempre, un logro más a tu lado pequeñuela.

¡Finalmente, agradezco a la vida, que por suerte, me otorgo mi gran Madre!

DEDICATORIA

¡Lo dedico a la suerte que siempre consigue mi camino!

| INDICE | Pag |
|--|------------|
| LISTA DE TABLAS..... | 8 |
| LISTA DE FIGURAS..... | 10 |
| RESUMEN..... | 11 |
| I. INTRODUCCIÓN GENERAL..... | 13 |
| 1.1. Fragmentación y primates..... | 13 |
| 1.2. Flexibilidad del Genero <i>Alouatta</i> | 13 |
| 1.3. Comportamiento de forrajeo y dieta del género <i>Alouatta</i> | 14 |
| 1.4. Estrategias de forrajeo en el género <i>Alouatta</i> | 15 |
| 1.5. Nutrición: aspectos generales..... | 16 |
| 1.6. Requerimiento de dieta y nutrición en monos aulladores..... | 18 |
| 1.7. Fisiología digestiva y nutricional en monos aulladores..... | 19 |
| II. MARCO TEÓRICO..... | 20 |
| 2.1. Ambiente fragmentado en el sur de México..... | 20 |
| 2.2. Antecedentes: Conductas de forrajeo y nutrición en Aulladores..... | 21 |
| III. OBJETIVOS..... | 23 |
| 3.1. Objetivo General..... | 23 |
| 3.2. Objetivos específicos..... | 23 |
| IV. HIPÓTESIS..... | 24 |
| V. MÉTODOS GENERALES..... | 25 |
| 5.1. Área de estudio..... | 25 |
| 5.2. Sujetos de estudio..... | 25 |
| 5.3. Colecta de Datos..... | 27 |
| 5.4. Datos conductuales..... | 27 |
| 5.4.1. Patrón conductual general..... | 27 |
| 5.4.2. Caminatas y forrajeo de estrato no-arbóreo..... | 27 |
| 5.5. Consumo de alimento..... | 28 |
| 5.6. Colecta de muestras alimenticias..... | 29 |
| 5.6.1 Procesamiento de muestras alimenticias..... | 29 |
| 5.6.2 Secado de muestras alimenticias..... | 29 |
| 5.6.3. Análisis nutricionales de laboratorio..... | 30 |

| | |
|---|-----------|
| 5.6.4. Calculo de materia seca..... | 30 |
| 5.7. Análisis estadísticos generales..... | 30 |
| VI. RESULTADOS..... | 31 |
| MEDIDAS DE INGESTA Y SELECTIVIDAD DE ÍTEMS ALIMENTICIOS DEL MONO AULLADOR NEGRO (<i>Alouatta pigra</i>) EN UN AMBIENTE FRAGMENTADO | 31 |
| INTRODUCCIÓN..... | 31 |
| MÉTODOS..... | 33 |
| RESULTADOS..... | 34 |
| Patrón total de alimentación..... | 34 |
| Composición de la dieta por el tiempo de alimentación (TA)..... | 34 |
| Composición de la dieta por medidas de ingesta..... | 35 |
| Patrón conductual temporal y comportamiento alimenticio | 36 |
| Variación temporal en las conductas..... | 36 |
| Variación temporal según el tipo de parte vegetal | 37 |
| Patrón temporal del comportamiento alimenticio por medidas de ingesta..... | 38 |
| Relación de las medidas de ingesta..... | 41 |
| DISCUSIÓN..... | 44 |
| Patrón conductual según el tiempo | 44 |
| Descripción de la dieta por medidas de ingesta..... | 46 |
| Medidas de ingesta como indicadores del manejo de partes vegetales..... | 49 |
| ASPECTOS NUTRICIONALES DE LA DIETA DEL MONO AULLADOR NEGRO (<i>Alouatta pigra</i>) EN UN AMBIENTE FRAGMENTADO..... | 50 |
| INTRODUCCIÓN..... | 50 |
| METODOS..... | 51 |
| Colecta de muestras..... | 51 |
| Análisis del contenido nutricional..... | 51 |
| RESULTADOS..... | 53 |
| Composición nutricional de las partes vegetales..... | 53 |
| Selección de alimentos en relación al contenido de nutrientes..... | 56 |
| Incorporación diaria de nutrientes y energía..... | 59 |

| | |
|--|-----------|
| DISCUSIÓN..... | 60 |
| Selección de alimento y contenido nutricional..... | 60 |
| Contenido mineral del alimento..... | 63 |
| Ingesta de alimento y energía..... | 64 |
| FORRAJEO ARBÓREO Y NO-ARBÓREO: ESTRATEGIA NUTRICIONAL DEL MONO AULLADOR NEGRO (<i>Alouatta pigra</i>) EN UN AMBIENTE FRAGMENTADO..... | 67 |
| INTRODUCCIÓN..... | 67 |
| METODOS..... | 68 |
| RESULTADOS..... | 69 |
| Patrón alimentario en el estrato no-arbóreo | 69 |
| Aspectos nutricionales del estrato arbóreo y no-arbóreo..... | 71 |
| Taninos condensados de los estratos | 71 |
| DISCUSIONES..... | 73 |
| Patrón alimentario en el estrato no-arbóreo | 73 |
| Aspectos nutricionales y estrategia nutricionales..... | 74 |
| VII. DISCUSION GENERAL Y SINTESIS..... | 75 |
| 1- Descripción de la dieta por medidas de ingesta..... | 76 |
| 2- Aspectos nutricionales de la dieta..... | 78 |
| 3- Forrajeo en el estrato no-arbóreo..... | 80 |
| 4- Suplementación de nutrientes..... | 81 |
| CONCLUSIONES Y CONSIDERACIONES PARA LOS MONOS AULLADORES..... | 82 |
| REFERENCIAS..... | 83 |

LISTA DE TABLAS

| | |
|---|----|
| Tabla 1. Especies vegetales consumidas por <i>A. pigra</i> en el periodo de muestreo que representaron al menos 1% de toda la dieta, organizado en orden del porcentaje de contribución en Tiempo de alimentación (TA)..... | 35 |
| Tabla 2. Valores totales calculados por temporada de las cuatro variables de ingesta..... | 39 |
| Tabla 3. Correlación de Spearman de las comparaciones pareadas de las cuatro variables de ingesta..... | 42 |
| Tabla 4. Número de unidades de diferentes especies vegetales consumidas por minuto en tres temporadas climáticas..... | 43 |
| Tabla 5. Descripción de la dieta por cada medida de ingesta según el porcentaje de contribución de $\geq 60\%$ del total de cada na..... | 48 |
| Tabla 6. Porcentaje de macronutrientes en base seca y contenido energético de las partes vegetales consumidas por <i>A. pigra</i> | 54 |
| Tabla 7. Porcentaje de micronutrientes en base seca de las partes vegetales consumidas por <i>A. pigra</i> | 55 |
| Tabla 8. Porcentaje promedio de macronutrientes en base seca de la dieta de <i>A. pigra</i> durante las tres temporadas climáticas..... | 57 |
| Tabla 9. Contenido de nutrientes (% en base seca) de hojas maduras y hojas jóvenes de las especies principales de alimentación, comidas e ignoradas por temporada climática..... | 58 |
| Tabla 10. Valor medio de la tasa de incorporación de materia seca (g/min) para especies del género <i>Alouatta sp</i> | 59 |
| Tabla 11. Energía diaria promedio incorporada (kJ/MBM/día) para machos y hembras adultas de <i>Alouatta pigra</i> por temporada climática..... | 60 |
| Tabla 12. Porcentaje de proteínas y fibras del material foliar consumido por algunas especies de monos aulladores..... | 61 |
| Tabla 13. Eficiencia digestiva de cuatro componentes de fibra en monos aulladores, expresado en porcentaje de digestibilidad..... | 62 |
| Tabla 14. Tasas de consumo diario de material vegetal en peso fresco y seco para tres especies de <i>Alouatta sp</i> | 65 |

| | |
|---|----|
| Tabla 15. Contribución porcentual del estrato no-arbóreo a las medidas de ingesta en tres temporadas climáticas..... | 70 |
| Tabla 16. Porcentaje en materia seca de los macronutrientes de las partes vegetales (hojas y otros) de los estratos arbóreo y no-arbóreo..... | 72 |
| Tabla 17. Porcentaje de micronutrientes en base seca de las hojas consumidas en los estratos arbóreo y no-arbóreo..... | 72 |
| Tabla 18. Número de partes de plantas que contienen taninos condensados en el estrato arbóreo y no-arbóreo..... | 72 |
| Tabla 19. Investigaciones en <i>A. pigra</i> basadas en tiempo invertido..... | 76 |
| Tabla 20. Consumo de alimento por medida de ingesta en tres temporadas climáticas.... | 77 |
| Tabla 21. Descripción del hábito alimenticio de <i>A. pigra</i> por medida de ingesta..... | 78 |

LISTA DE FIGURAS

| | |
|---|----|
| Figura 1. Fragmentos de estudio y composición paisajística de la matriz..... | 26 |
| Figura 2. Composición de la dieta de <i>A. pigra</i> según la contribución porcentual de las medidas de ingesta a cada parte vegetal..... | 36 |
| Figura 3. Proporción del tiempo invertido a cada conducta por <i>A. pigra</i> en tres temporadas climáticas..... | 37 |
| Figura 4. Proporción del tiempo de la dieta mensual..... | 38 |
| Figura 5. Proporción de consumo de partes vegetales según las variables de ingesta en la temporada de lluvias..... | 40 |
| Figura 6. Proporción de partes vegetales en la dieta según las variables de ingesta en la temporada de nortes..... | 40 |
| Figura 7. Proporción de cada parte vegetal en la dieta según las variables de ingesta en la temporada secas..... | 41 |

RESUMEN

La fragmentación de bosque y la pérdida de hábitat son factores negativos que se asocian con la baja disponibilidad y diversidad de árboles de alimento. Los monos aulladores por sus hábitos folívoros, su fisiología y anatomía, se consideran relativamente flexibles a éstas condiciones y pueden persistir en ambientes altamente perturbados. Aparentemente para la selección de la dieta, realizan ajustes conductuales para adquirir la mayor cantidad y calidad de nutrimentos y de esta manera suplir con sus requerimientos energéticos, aún cuando esta calidad cambie de acuerdo a las temporadas climáticas del año, gracias a la adecuación de estrategias de forrajeo. Con base en lo anterior en el presente estudio se establecen, (1) dentro de las estrategias conductuales del forrajeo, las diferencias en la ingesta y las características nutricionales de la dieta del mono aullador negro (*Alouatta pigra*), en las tres temporadas climáticas del año en un hábitat fragmentado (Balancán, Tabasco, México), y (2), la importancia del forrajeo no-arbóreo. Mediante muestreo animal-focal entre Agosto-2012 y Marzo-2013 (658 hrs) se describió el patrón conductual y la dieta por medio de medidas de ingesta: peso húmedo (gFW), peso seco (gDW) y número de unidades de partes vegetales consumidas (U). Se identificaron por temporada climática las características nutricionales de la dieta en cuanto a proteína cruda (CP), proteína disponible (AP), grasa cruda (CF), fibra neutro detergente (NDF), fibra ácido detergente (ADF), carbohidratos solubles en agua (WSC), carbohidratos no estructurales (TNC), cenizas totales (ASH), minerales y energía metabólica (EM). La información obtenida muestra el patrón conductual típico para aulladores (72% descanso, 16% alimentación, 10% movimiento). Dentro del tiempo de alimentación, el 65% fue invertido en el consumo de hojas y el 24% en frutos, dando una relación de consumo hoja:fruto de 2.7, sin embargo con las medidas de ingesta se describe una relación diferente (U=11; gFW=2; gDW=1.2). Esta relación cambia para cada parte vegetal consumida por temporada según su disponibilidad y selección, mostrando un patrón alimentario folívoro-frugívoro (según gDW). Se analizaron nutricionalmente 58 muestras de 16 especies de plantas consumidas, las cuales tuvieron altos niveles de fibras y normales de CP. Entre partes vegetales solo hubo diferencias en proteínas y carbohidratos, específicamente entre frutos y hojas. En promedio la EM disponible de lo seleccionado no difiere entre temporadas. La energía proteica diaria y la energía metabolizable incorporada fueron poco superior a los requerimientos diarios calculados para aulladores (65 y 361 kJ/MBM, respectivamente) y difieren

entre machos y hembras. Los alimentos consumidos en el estrato no-arbóreo (lianas) poseen altos contenido de minerales principalmente de Ca, K, Fe, Zn, donde el nivel de algunos triplica los requerimientos para primates y lo encontrado para aulladores. El consumo de lianas se efectuó en los meses de alta frugivoría, donde tanto en este estudio como en otros se indica que los frutos poseen bajo contenido mineral. Los resultados indican lo siguiente: 1) el tiempo de alimentación es un indicador del esfuerzo de forrajeo hecho por aulladores pero no de lo que realmente están consumiendo (en masa seca) y probablemente prefiriendo; 2) aún cuando la selección y la calidad nutricional de la dieta cambia según la temporada, los monos están incorporando en promedio la misma cantidad de energía sugiriendo que escogen y rechazan alimentos formando una dieta variada en gramos, partes vegetales y especies para cubrir sus requerimientos energéticos, y; 3) el alto consumo y la alta calidad mineral de las lianas en el estrato no-arbóreo sugiere que puede ser una estrategia conductual para suplementar las limitaciones en la adquisición de minerales en las temporadas de alta frugivoría en un ambiente fragmentado.

I. INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1. Fragmentación y primates

La mayor amenaza para la supervivencia de primates no humanos es la destrucción y fragmentación del hábitat. Los primates neotropicales al ser arborícolas son particularmente susceptibles ante los cambios en la continuidad del bosque (Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006; Arroyo-Rodríguez y Dias 2010). Además como son principalmente herbívoros, son altamente vulnerables a la disminución de la diversidad y calidad de los recursos utilizados en la dieta (Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006; Arroyo-Rodríguez y Dias 2010). En los remanentes boscosos el número de especies de árboles es bajo, asimismo la composición y estructura vegetal es transformada (Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006; Arroyo-Rodríguez y Dias 2010). Bajo estas condiciones el microclima se modifica en cuanto al flujo de irradiación solar, agua y nutrientes, provocando la pérdida de recursos, particularmente en la cantidad y calidad nutricional del alimento para los primates neotropicales (Stevenson 2001, Serio-Silva y Rico-Gray 2002).

La fragmentación reduce en muchos primates la posibilidad de desplazarse para encontrar alimento y obtener diferentes recursos, particularmente es el caso de los monos del genero *Alouatta* (Bicca-Marques 2003; Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006). Así los cambios en el dosel pueden reducir la cantidad y calidad de hábitat disponible, limitando la capacidad de sobrevivir en dichos escenarios perturbados (Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2009, Pozo-Montuy y Serio-Silva 2007). Por otro lado, la presencia y abundancia de los primates se ha relacionado directamente con atributos de la vegetación como son la riqueza, abundancia, y la oferta de recursos (Chapman y Chapman 1999), de esa forma se ha demostrado que los fragmentos de gran tamaño poseen árboles que exhiben mayor área basal y pueden mantener mayor número de grupos de estos primates (Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006; Arroyo-Rodríguez y Dias 2010).

1.2. Flexibilidad del Genero *Alouatta*.

La fragmentación es un desafío actual al que la fauna debe enfrentarse, donde la pérdida de hábitat se incrementa cada vez más dejando una mayor cantidad de remanentes boscosos aislados (Arroyo-Rodríguez y Dias 2010). Como consecuencia, se ha observado que varias especies animales han tenido que cambiar sus hábitos para poder ajustarse a los cambios en la estructura

del hábitat (Bicca-Marques 2003). Los primates del género *Alouatta*, son animales que pueden ser flexibles a los cambios estructurales de la vegetación, donde en muchos casos pueden vivir en condiciones de hacinamiento y de alta fragmentación (Estrada *et al.* 2002; Pozo-Montuy *et al.* 2008; Aristizabal-Borja *et al.* 2011; Arroyo-Rodríguez y Dias 2010; Chaves y Bicca-Marques 2012). En los lugares donde se han encontrado altas densidades de mono aullador, se debe a que están relacionadas con las bajas presiones de cacería (Arroyo-Rodríguez y Dias 2010). Por otro lado, el cierto grado de tolerancia que presentan los monos en hábitat degradados, incluyendo sitios cercanos a poblaciones humanas, inmersos en zonas agrícolas y en algunos casos en áreas urbanas, se atribuye a que incluyen en su dieta partes vegetales diferentes a las habituales, tal es el caso de flores, peciolos, corteza, hierbas, epifitas y líquenes (Cristóbal-Azkarate y Arroyo-Rodríguez, 2007; Chaves y Bicca-Marques 2012). Asimismo este género de primates posee un reducido rango de actividad, que al parecer no está relacionado con la densidad de la población, lo que sugiere que no es por presión intraespecífica, y permite que logren vivir en un área reducida (Bicca-Marques, 2003; Pozo-Montuy y Serio-Silva, 2006; 2007)

Los efectos de las condiciones que limitan la supervivencia de los primates del género *Alouatta* van más allá de no poseer suficiente hábitat donde desarrollar sus actividades. La imposibilidad de realizar los comportamientos propios tiene un trasfondo que influye la interacción de los individuos con su propio hábitat (Chapman y Chapman 1999; Arroyo-Rodríguez y Dias 2010). Muchos comportamientos pueden ser modificados, como el de forrajeo, para sobrellevar las condiciones desfavorables, lo que no significa que es conveniente para la supervivencia del individuo y las poblaciones (Pozo-Montuy y Serio-Silva 2007; Chaves y Bicca-Marques 2012). Al mismo tiempo la interacción con un ambiente conservado es diferente a un ambiente fragmentado, debido a que en este último el grado de aislamiento es mayor, lo que incrementa la sensibilidad ante procesos estocásticos ya sean naturales o antrópicos (; Arroyo-Rodríguez y Dias 2010).

1.3. Comportamiento de forrajeo y dieta del género *Alouatta*

El comportamiento de forrajeo y dieta de las especies del género *Alouatta* está generalizado, porque presentan requerimientos alimentarios similares, pero difieren según el hábitat, las presiones ecológicas y antropogénicas de donde habitan (Chaves y Bicca-Marques 2012). En particular la dieta del mono aullador negro (*Alouatta pigra*) ha sido bien documentada, tanto en

ambientes fragmentados como en conservados, (Schichte 1978; Baumgarten 2000; Silver *et al.* 1998 y 2000; Pozo-Montuy y Serio-Silva 2006), la cual está compuesta principalmente por hojas y frutos a través de todo el año, y se ha observado que las especies vegetales del género *Ficus* son el principal recurso alimenticio (Silver *et al.* 1998 y 2000). En particular, los *Ficus* poseen fructificación asincrónica durante todo el año, lo que proporciona una fuente constante de alimento (Silver *et al.* 1998 y 2000; Serio-Silva *et al.* 2002).

Se ha estudiado el comportamiento alimentario del mono aullador negro en diferentes épocas del año, y se ha encontrado que utilizan diferentes plantas y varios tipos de partes vegetales (Pozo-Montuy y Serio-Silva 2006; Cristóbal-Azkarate y Arroyo-Rodríguez 2007). Asimismo, aún cuando algunas especies de árboles fructifican en una sola temporada y algunas tienen una oferta foliar permanente, los monos aulladores exhiben una selección preferencial de algunas partes vegetales específicas de cada árbol (Silver *et al.* 1998; Van-Belle y Estrada, 2006). Por esa razón el desplazamiento de los individuos está estrechamente relacionado con la búsqueda del recurso alimenticio preferido (Milton 1980; Pozo-Montuy y Serio-Silva 2007).

En algunos mamíferos, como es el caso de los primates, se ha observado que es primordial trasladarse entre parches de forrajeo (lugares de alimentación) debido a sus diferentes estrategias de alimentación (Stuedel 2000; Stevenson *et al.* 2000; Di fiore 2003; Pozo-Montuy y Serio-Silva 2007; Valero y Byrne 2007). En la localización y la adquisición del alimento los primates invierten gran parte de la energía debido a la distribución y abundancia de los sitios de alimentación, lo que va a afectar el comportamiento de dispersión, el rango de acción y el uso del espacio a través del tiempo (Garber 2000; Palacios y Rodríguez 2001; Bicca-Marques 2003).

1.4. Estrategias de forrajeo en el género *Alouatta*

Los primates desarrollan viajes dirigidos a un objetivo y en muchos casos dichos desplazamientos se dan en línea recta hacia los sitios de alimentación, demostrando que no viajan al azar por el bosque (Palacios y Rodríguez 2001; Garber 2005; Valero y Byrne 2007). Autores como Tolman (1948) y Garber (1989) describieron que existen mecanismos cognitivos que facilitan el viaje de los primates por medio de la elaboración de un mapa mental del paisaje. Por medio de este “mapa mental”, los individuos recuerdan la distribución de los árboles que utilizan para desplazarse, alimentarse y descansar. Además se ha demostrado que recolectan información sobre elementos físicos del ambiente como la fenología y los estados de desarrollo de las plantas,

para así volver en la temporada cuando el recurso esté disponible (Tolman 1948; Garber 1989; 2005, Palacios y Rodríguez 2001; Valero y Byrne 2007).

La distancia y número de veces que se desplazan algunos primates cambia a través del año en función del alimento disponible, en donde por ejemplo, en época seca se movilizan más debido a la distribución segregada del recurso alimenticio. (Palacios y Rodríguez 2001; Serio-Silva *et al.* 1999; 2002, Pozo-Montuy y Serio-Silva 2006). Los primates neotropicales invierten gran parte de la energía en el desplazamiento, el cual es limitado por las barreras físicas presentes en el dosel del bosque. El dosel no es uniforme, por tanto estos primates arborícolas tienen que desplazarse por donde las copas de los árboles se empalmen, lo que conlleva un alto consumo energético sobre todo donde hay poca cobertura arbórea (Garber 1987; Feleey y Terborgh 2006).

En los paisajes fragmentados, los primates del género *Alouatta*, (que son catalogados como netamente arborícolas), tienden a bajar al suelo porque la discontinuidad del dosel no permite el desplazamiento continuo por las copas de los árboles y en muchas ocasiones se ha observado que consumen plantas en estratos muy bajos ($\leq 1\text{m}$) y en el suelo (forrajeo en estrato no-arbóreo) (Bicca-Marques 2003; Pozo-Montuy y Serio-Silva 2006; Ramírez-Julián 2010). Esta estrategia probablemente ayuda a los grupos a ampliar la posibilidad de obtener el recurso alimenticio, pero los hace más vulnerables ya que aumenta la probabilidad de que sean depredados, ya sea por coyotes, aves rapaces o en algunos casos perros ferales (Pozo-Montuy y Serio-Silva 2006). Por tal motivo la decisión de por dónde desplazarse y en dónde encontrar el recurso alimenticio es crucial, debido a que involucra el gasto energético y la estrategia de forrajeo para aumentar la posibilidad de obtener alimentos y de esa forma la nutrición adecuada para sobrevivir.

1.5. Nutrición: aspectos generales

El término nutrición se refiere al estudio de los alimentos y mecanismos a través de los cuales los elementos de la dieta son ingeridos y asimilados para funciones corporales (Milton 1980; Rothman *et al.* 2008). Todos estos procesos se relacionan con la fisiología de los animales y el comportamiento de los mismos (NRC 2003). En particular, los alimentos son la materia ingerida por un organismo, la cual puede contener materiales digeribles o no digeribles, donde se obtiene energía y se generan desechos (NRC 2003). Esta energía es usada para procesos fisiológicos como: la reproducción (todos los procesos que conlleva procrear), el crecimiento (incluye la

formación de nuevas células y aumento de masa corporal), el mantenimiento (reposición de tejidos y uso de la energía para diferentes procesos sin aumento de masa corporal), la reparación (reposición de tejidos y estructuras) y el comportamiento, que es el despliegue conductual, el cual requiere gran porción de la energía incorporada, y es en donde están incluidas la toma de decisiones por el individuo para economizar y utilizar de la mejor forma la energía incorporada, debido a que se incluye todos los procesos conductuales asociados a las interacciones sociales, reproducción y alimentación (Nagy y Milton 1979; Altmann 1998). Al realizar todas estas funciones se generan materiales de desecho que al igual que los producidos en la ingestión de la dieta, deben ser eliminados ya sea por vía rectal o urinaria (Nagy y Milton 1979; Milton 1979)

Bajo el concepto de nutrición, la dieta se define como la composición de los tipos de alimentos que consume un individuo o una población (Altmann 1998). Esta se ve fuertemente influenciada por la oferta de alimentos en un hábitat en el cual vive el consumidor (Chapman *et al.* 2003; Rothman *et al.* 2008). Desde el punto de vista químico los alimentos poseen la mezcla de nutrientes que se obtienen de distintas clases de comida de manera habitual en la naturaleza (Nagy y Milton 1979; Chapman *et al.* 2004). La propiedad principal de los alimentos es que pueden ser reemplazables unos por otros, a diferencia de los nutrientes que son difíciles de ser sustituidos debido a los requerimientos nutricionales fisiológicos propios del consumidor (Milton 1979; Nagy y Milton 1979; Chapman *et al.* 2004). La dieta que comúnmente necesitan los organismos contiene los siguientes nutrimentos: materia orgánica y humedad, proteína cruda, fibra cruda, grasa cruda, carbohidratos no estructurales, vitaminas y minerales (NRC 2003).

Finalmente, los alimentos contienen energía química suministrada por los minerales, proteínas, carbohidratos no-estructurales (carbohidratos solubles) y fibra (fibra neutro-detergente y fibra ácido-detergente) y lípidos que al ser digeridos y metabolizados la ceden a los organismos que las consumen para cubrir sus procesos fisiológicos (NCR 2003; Chapman *et al.* 2004; Rothman *et al.* 2009). El balance de la energía es la diferencia entre los ingresos y los gastos del organismo, donde lo que está a favor del individuo es la energía metabolizable de la ingesta y la suma de la energía depositada en su organismo, y lo que está en desgaste es la energía usada en los procesos metabólicos y disipada en forma de calor (Nagy y Milton 1979; Felton *et al.* 2009).

La “fibra” varía en composición (hemicelulosa, celulosa y lignina) para cada especie y parte vegetal, y por su etapa de desarrollo, haciéndose menos digerible a medida que avanza a su madurez (Nagy y Milton 1979; Milton 1979; Rothman 2007; Felton *et al.* 2009). Debido a que

esos carbohidratos son la principal fuente de energía requerida por el metabolismo animal, determinar el contenido es fundamental para saber la calidad nutricional (Nagy y Milton 1979; Rothman 2007). Por tanto la Fibra Insoluble en Detergente Neutro (NDF %) mide la fracción de celulosa, hemicelulosa, lignina, sílica, taninos y cutinas en la materia seca (Nagy y Milton 1979; Rothman 2007). La Fibra Insoluble en Detergente Ácido. (ADF %) consiste principalmente en lignina y celulosa la cual es la fracción más difícilmente digerible en el tracto digestivo (Milton 1979; Rothman *et al.* 2007). El aumento de la proporción de ADF en relación a NDF indica la disminución en los niveles de energía digerible del alimento (NRC 2003).

1.6. Requerimiento de dieta y nutrición en monos aulladores.

Para todas las especies de monos aulladores se ha descrito que presentan hábitos alimenticios folívoro-frugívoro, sin embargo existen lugares en donde la dieta es predominantemente folívora (Silver *et al.* 1998; 2000; Arroyo-Rodríguez y Dias 2010). Por esta razón, la dieta de estos monos está relacionada con el lugar y las condiciones en las que viven (Chaves y Bicca-Marques 2012). Además, se ha demostrado que mezclan diferentes tipos de alimentos para cubrir los requerimientos nutricionales; y al mismo tiempo deben ser selectivos para no elegir alimentos con altas concentraciones de fibra y metabolitos secundarios, y poder elegir hojas con mayor calidad nutricional (Nagy y Milton 1979; Milton 1979; 1980; Glander 1981). Un ejemplo es que los monos aulladores tienen preferencia por consumir hojas por los contenidos de proteína, y frutos donde obtienen carbohidratos (Milton 1979; 1980).

Por otro lado, se ha determinado que el requerimiento de materia seca para satisfacer el gasto de energía diario es de 53.5 g por kg de peso corporal, donde un adulto debe consumir 384 g o el equivalente a un kg de alimento fresco, lo que representa el 15% de su peso corporal (Nagy y Milton, 1979). El requerimiento de proteína para un individuo es de 3.26 g/kg/día, y la digestibilidad de este nutrimento esta alrededor del 65% (Milton 1979). Además, el requerimiento de grasa cruda es de 3.5% de la ración total consumida (Lanfranchi 1988). Los monos aulladores necesitan cubrir alrededor de 355 kilo joules (kJ) por kilo gramo de peso corporal al día, y pese a su dieta principalmente folívora, poseen un metabolismo basal parecido a otro mamífero de la misma talla, calculándose con la formula $W^{0.75}$, donde W (por su sigla en inglés) es el peso de los individuos elevado a la constante 0.75 (Nagy y Milton 1979; Milton *et al.* 1979).

1.7. Fisiología digestiva y nutricional en monos aulladores

Calcular la digestibilidad de todos los nutrimentos es necesario, porque se puede identificar la proporción de nutrimentos que no es excretada en las heces y es asimilada por el sistema digestivo e incorporada al organismo (Mayland *et al.* 1981; Milton y McBee 1983; McDonald *et al.* 1995). Entonces la calidad de la mezcla de alimentos o dieta está determinada por su aporte nutricional y su digestibilidad (Mayland *et al.* 1981; Espinosa-Gómez 2008; 2013). Por tanto el valor nutricional que tiene un alimento es el “valor potencial”, sin que necesariamente sea el que es asimilado, y el “valor real” es la calidad energética netamente incorporada al organismo (Nagy y Milton 1979; Espinosa-Gómez 2008). Los experimentos o pruebas de digestibilidad son de suma importancia debido a que muestran la capacidad que tienen los individuos para asimilar los nutrientes provenientes de los alimentos y las posibles estrategias digestivas ante variaciones de calidad de la dieta (Nagy y Milton 1979; Espinosa-Gómez 2008). De igual manera, estos experimentos se basan en la determinación de la tasa de digestión, en donde se mide exactamente la calidad nutricional de lo que el individuo consume y el valor nutricional exacto de lo que excreta, se calcula la diferencia de estos valores y el resultado es la digestibilidad aparente de los alimentos (Nagy y Milton 1979; Milton y McBee 1983; Espinosa-Gomez 2008).

Los monos aulladores son considerados herbívoros fermentadores, debido a que gran parte de su digestión es realizada por microorganismos simbióticos que habitan en el tracto digestivo, principalmente en el ciego (Milton y McBee 1983; Oftedal 1991; McDonal *et al.* 1995; Lambert 1998). Con la ayuda de estos microorganismos, logran digerir los carbohidratos estructurales de las plantas (Fibra) y en el proceso son liberados ácidos grasos volátiles (ácido acético, ácido propiónico y ácido butírico), los cuales son absorbidos por los microorganismos y utilizados posteriormente como fuente energética por el mono (Oftedal 1991; McDonald *et al.* 1995; Lambert 1998). La fermentación microbiana proporciona hasta el 36% de los requerimientos energéticos diarios de estos primates (Milton y McBee 1983). De igual forma la fermentación cecal es una estrategia digestiva utilizada por los monos aulladores, lo que permite que ciertas fracciones del alimento permanezcan periodos prolongados dentro del ciego (\approx 20 horas), para incrementar la absorción de nutrientes (Milton 1984; 1998; Hume 2002; Sakaguchi 2003). Sin embargo, Espinosa-Gómez *et al.* (2013) en estudios con *Alouatta palliata*, propone con base en los tiempos de retención y asimilación de nutrientes asociados al tipo de dieta, como fermentadores colónicos.

La morfología del tracto digestivo-alto de los aulladores no difiere de otros primates: estomago simple, tamaño pequeño de las secciones (Milton y McBee 1983). Se ha determinado que las dimensiones del tracto digestivo del mono aullador no son las esperadas para un primate folívoro (Milton y Dintzis 1981). Donde presentan un agrandamiento y ensanchamiento del colon donde las bacterias fermentan los carbohidratos estructurales de manera efectiva, y además la utilización de estrategias digestivas como: tiempo prolongado de paso en el tracto les permite maximizar la extracción de nutrientes, la retención selectiva de fibra y grandes glándulas salivales que les permite neutralizar la toxicidad de las hojas (Milton 1984; 1998; Hume 2002; Sakaguchi 2003). Pero Espinosa-Gómez *et al.*(2013), no encontró retención selectiva de la digésta, demostrándolo con diferentes tipos de marcadores líquidos como cobalto, EDTA y fibra cromo-montada, lo que demuestra una discrepancia en el conocimiento de las estrategias digestivas.

II. MARCO TEÓRICO

2.1. Ambiente fragmentado en el sur de México

Como se explicó anteriormente, la fragmentación del bosque es un factor negativo que ejerce presión sobre los primates, forzándolos a desarrollar estrategias para afrontar los cambios ambientales y ecológicos derivados de la pérdida y transformación del hábitat (Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006). Este fenómeno impacta de manera directa a diversas especies de primates neotropicales dentro de las que se encuentran las 14 especies conocidas del género *Alouatta* (Rodríguez-Toledo *et al.* 2003; Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006). Estos primates están adaptados evolutivamente a usar el dosel del bosque y a consumir primordialmente hojas y frutas de los árboles (Glander 1992; Bicca-Marques 2003). En varios sitios de su rango de distribución, se ha reportado que los monos aulladores realizan ajustes conductuales, donde seleccionan la dieta de acuerdo con su calidad nutricional, permitiendo así optimizar la incorporación de energía y requerimientos nutricionales (Bicca-Marques 2003; Cristóbal-Azkarate and Arroyo-Rodríguez 2007; Pozo-Montuy *et al.* 2006; 2008).

En particular, el bosque tropical del sureste de México, área de distribución natural del mono aullador negro *Alouatta pigra*, ha estado bajo alta explotación forestal desde aproximadamente 40 años atrás, durante un proyecto gubernamental de desarrollo integral, que involucraba el aprovechamiento forestal y ganadería extensiva a gran escala para varios sitios del

sureste y donde estados como Tabasco perdieron en pocos años más del 90% de su masa forestal (Pozo-Montuy *et al.* 2008). Como consecuencia la zona fue transformada a un ambiente simplificado con pequeños remanentes de bosques nativos inmersos en una matriz con pastizales, campos agrícolas y zonas urbanas (Pozo-Montuy *et al.* 2008). Por tanto, la fragilidad de estos primates es aumentada por la particular forma de alimentación, donde muchas veces han tenido que sustituir la alimentación de plantas nativas por plantas introducidas como el mango (*Mangifera indica*) y eucalipto (*Eucalyptus sp.*), para poder cubrir sus requerimientos nutricionales (Pozo-Montuy *et al.* 2006; 2008; Bonilla-Sánchez *et al.* 2012).

2.2. Antecedentes: conductas de forrajeo y nutrición en Aulladores.

Los monos aulladores exhiben cambios en el consumo de alimento debido a que las diversas especies vegetales utilizadas difieren en cuanto a su calidad nutricional (Nagy y Milton 1979; Milton 1979; 1980; Glander 1981). De la misma forma lo hacen con las partes vegetales, en donde cada una posee una distinta configuración tanto de nutrimentos como de componentes no digeribles (Milton 1979; 1980; Glander 1981). La calidad nutricional de las partes de los árboles tiene una dinámica particular a través del año, ya sea por el estado de madurez de la parte vegetal o por la temporada climática (Silver *et al.* 2000; Rothman *et al.* 2012). Por tanto, los monos aulladores deben adecuarse a la disponibilidad y cambiar la composición de la dieta a través del año, tratando de equilibrar la variación de la configuración nutricional para poder cubrir sus requerimientos energéticos (Pozo-Montuy y Serio-Silva 2006).

En ambientes fragmentados, los monos aulladores han desplegado como conductas atípicas del forrajeo, el desarrollo de caminatas por el suelo y la alimentación en estratos “no-arbóreos”, probablemente como una “estrategia de flexibilidad conductual”. Estos comportamientos atípicos, aumentan el área de forrajeo y permite desplazarse entre parches de vegetación, sin embargo se incrementa el riesgo de depredación (Bicca-Marques 2003; Pozo-Montuy y Serio-Silva 2006; 2007). No obstante, aún no se ha establecido si esta conducta es una estrategia de forrajeo adecuada u óptima para adquirir mayor cantidad de nutrimentos o quizá porque haya una diferencia en la calidad nutricional del estrato arbóreo y no-arbóreo.

La comprensión de cómo estos primates satisfacen sus requerimientos nutricionales es importante, porque la dieta sustenta la energía necesaria para la supervivencia y reproducción (Nagy y Milton 1979; Milton *et al.* 1979). Además, existe la concepción que el consumo

diferenciado de las distintas partes vegetales de acuerdo a las temporadas del año está relacionado con la palatabilidad, concentración de compuestos secundarios, el estado fenológico de los árboles y la relación proteína-fibra, más que por la proporción de nutrientes (Nagy y Milton 1979; Milton 1979; Glander 1981).

En este estudio se describe y compara el comportamiento de forrajeo de los monos aulladores negros (*Alouatta pigra*) en un hábitat fragmentado, identificando las características nutricionales de la dieta en cuanto, a proteína cruda y disponible, carbohidratos no-estructurales (carbohidratos solubles) y fibra (fibra neutro-detergente, fibra ácido-detergente y lignina), extracto etéreo o grasa cruda y energía metabolizable, que nos permita evaluar las estrategias comportamentales y nutricionales a través de las tres temporadas climáticas. Esta investigación también pretende examinar las diferencias nutricionales en diferentes estratos, arbóreo y no-arbóreo, en términos de composición de plantas e incorporación de nutrientes, para esclarecer si el consumo de plantas en el estrato no-arbóreo realmente puede ser incluido como una estrategia de forrajeo demostrando la flexibilidad conductual.

III. OBJETIVOS

3.1. Objetivo General

Establecer dentro de las estrategias conductuales del forrajeo, las diferencias en las características nutricionales de la dieta del mono aullador negro (*Alouatta pigra*) en un hábitat fragmentado.

3.2. Objetivos específicos

- Describir la dieta por medio de medidas de ingesta de cada parte vegetal consumida por el mono aullador negro en tres temporadas climáticas (lluvias, nortes y secas) en un ambiente fragmentado.
- Evaluar el contenido nutricional de la dieta del mono aullador negro en tres temporadas climáticas (lluvias, nortes y secas).
- Determinar el contenido nutricional de la dieta en el estrato no-arbóreo y arbóreo del mono aullador negro.
- Identificar si existe suplementación de nutrientes cuando cambia la dieta del mono aullador negro según la temporada.

IV. HIPÓTESIS

- Por la selección preferencial de especies y partes vegetales por parte del mono aullador y al cambio en la oferta de éstas a través de las temporadas climáticas, existen diferencias en la selección de partes vegetales según las medidas de ingesta dependiendo de la temporada.
- Por las diferencias en el contenido nutricional del alimento y a la oferta de las partes vegetales en cada temporada climática, existe diferencias en la calidad nutricional de la dieta en lluvias, nortes y secas.
- Debido a la diferencia en la calidad nutricional del alimento en estrato arbóreo y no-arbóreo, existe un consumo de especies no-arbóreas cuando hay una deficiencia nutricional del estrato arbóreo y así una sustitución de dieta.
- Debido a la fenología de los arboles donde cambia las partes vegetales de potencial consumo, y a los requerimientos nutricionales específicos para la supervivencia del mono aullador negro, existe una suplementación de nutrientes en donde aún cuando cambia la dieta, el contenido nutricional y la energía incorporada no diferirá significativamente a través de las temporadas.

V. MÉTODOS GENERALES

5.1. Área de estudio

El estudio se realizó en la Estación de Investigación Primatológica y Vida Silvestre, ubicada en la “Rancharía Josefa Ortiz de Domínguez”, en el municipio de Balancán, Tabasco, México (Figura 1). Está ubicada en la Región de los Ríos caracterizada por un subsistema de llanuras y pantanos tabasqueños, a una altura de 30 msnm. El clima es cálido húmedo con tres temporadas: lluvias (mayo-octubre), nortes (noviembre-enero) y secas (febrero-abril) (Pozo-Montuy y Serio-Silva, 2006; INEGI 2011). La temperatura media anual es de 27.6 °C con mínima de 21.7 °C y máxima de 33.5 °C; la precipitación promedio anual es de 1,818 mm (INEGI 2011). Originalmente en el área predominaba el tipo de selva baja inundable, pero entre las décadas de los 70 y 90 se perdió el 80% de la cobertura vegetal original, transformándose en terrenos para cultivo de grano y pastos para forraje del ganado.

5.2. Sujetos de estudio

Se observó el comportamiento de forrajeo y calidad de los alimentos consumidos por dos grupos de la especie *Alouatta pigra* presentes en dos fragmentos de bosque pequeños (Fragmento 1, grupo 1: 2.68 ha; Fragmento 2, grupo 2: 3.89 ha.) (Figura 1). Estos grupos estuvieron compuestos por cuatro y ocho individuos respectivamente y los fragmentos donde habitaban estaban separados por una distancia aproximada de 400m.

Grupo 1: Estaba compuesto por un macho adulto, un macho juvenil, una hembra adulta y una hembra juvenil

Grupo 2: Compuesta por un macho adulto, un macho juvenil, tres hembras adultas, una hembra juvenil y dos infantes.

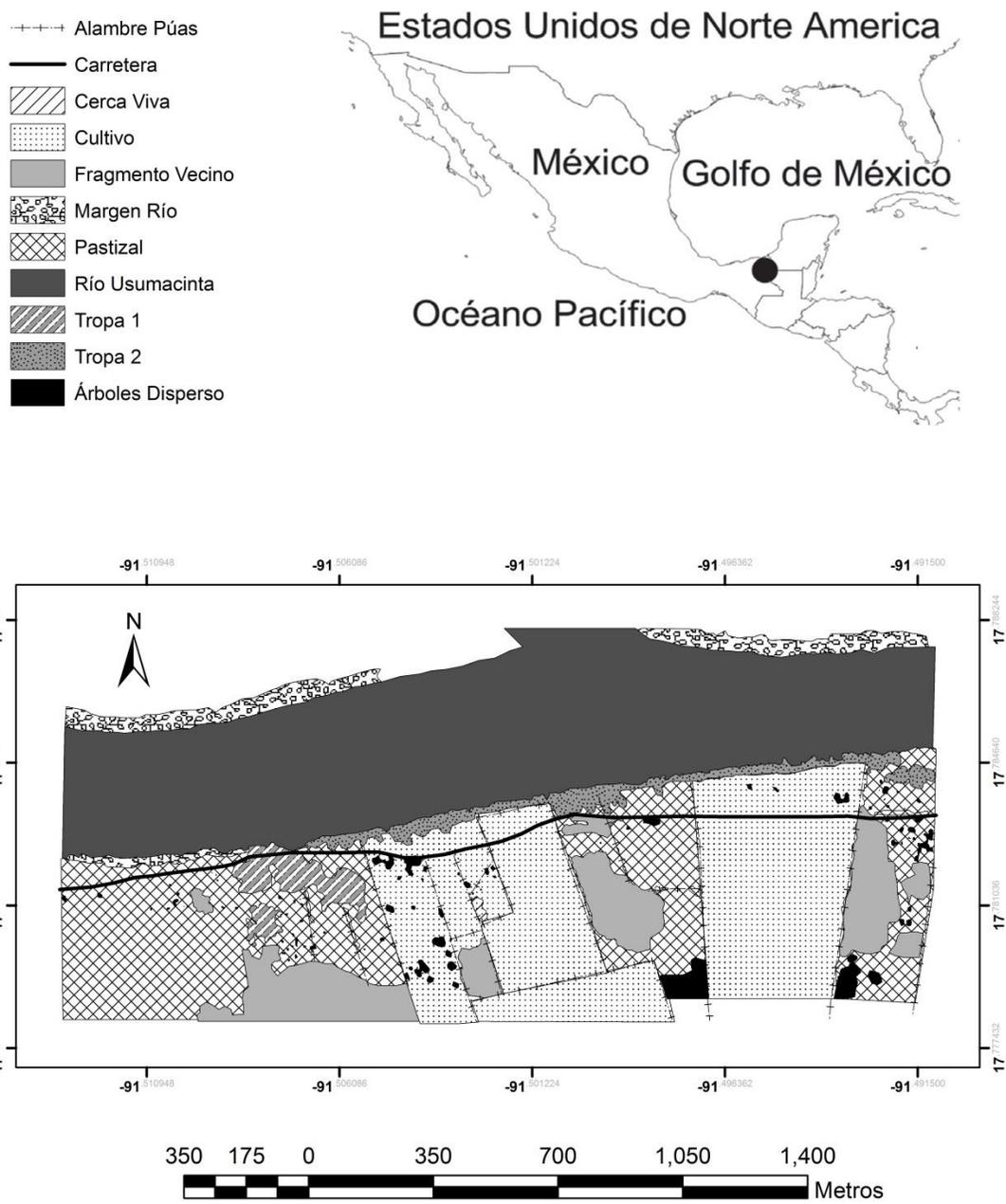


Figura 1. Fragmentos de estudio y composición paisajística de la matriz.

5.3. Colecta de Datos

El muestreo se realizó entre los meses de Agosto del 2012 y Marzo del 2013, para abarcar tres meses de cada temporada. Se siguieron dos grupos de mono aullador negro (*A.pigra*) durante su actividad diurna de acuerdo al método animal focal (Altamann 1974), entre las 7:00 y 18:00 h alternando periodos de 5-6 horas de observación por día de tal manera que se cumplieran ciclos de 12 horas cada cuatro días. Para establecer el patrón conductual, para cada grupo se siguió un individuo cambiando de focal cada dos horas. Se hicieron seguimientos continuos de un solo focal todo el día para establecer la ingesta de alimento (Felton 2009 y Rothman 2012). Los individuos del grupo fueron habituados a la presencia del observador tan solo durante 10 días previos al inicio del estudio porque ya habían sido objeto de algunas observaciones previamente. El orden de seguimiento fue al azar para balancear el número de minutos registrados para cada animal. Los individuos fueron buscados visualmente mediante la utilización de binoculares, identificando a la tropa por las características particulares de cada individuo como cicatrices, tamaño, sexo y pigmentación.

5.4. Datos conductuales

5.4.1. Patrón conductual general

Las observaciones fueron realizadas en cuatro categorías del estrato arbóreo según la altura con respecto al suelo: Alto ≥ 15 m, Medio 2-15 m; estrato no-arboreo: Bajo 0.5-2 m y Suelo 0 m. Las conductas fueron clasificadas en cuatro categorías: 1) Alimentación: es la actividad en donde se observa claramente cuando se llevan a la boca algún *ítem* alimenticio (hojas, frutos, tallo y flores); 2) Desplazamiento: es cuando los individuos se desplazan a otras copas de árboles; 3) Descanso: es la actividad relacionada con el reposo o inmovilidad; 3) Otros es toda actividad relacionada con interacciones sociales intra-grupales. Se midió la inversión de tiempo en minutos para cada categoría y se determinó cambio de actividad cuando el focal llevaba más de un minuto en la actividad nueva. Los comportamientos raros fueron tomados como datos *ad libitum*, debido a que se presentaban eventualmente, donde se incluyeron: tomas directas de agua, desplazamiento por el suelo y copulas.

5.4.2. Caminatas y forrajeo de estrato no-arbóreo

Los eventos conductuales de forrajeo como las caminatas y forrajeo en el estrato no-arbóreo (forrajeo en los estratos “bajo” y “suelo” de plantas como epifitas, arbustos y lianas) fueron

incluidos cuando se estaba siguiendo al individuo focal. Si otro individuo aparte del focal desplegaba dicha conducta, se realizaba un *focal de emergencia* y se recopilaron los datos con una tabla focal alterna junto con la información de las distancias recorridas. El *focal de emergencia* finalizaba cuando el individuo observado volvía al dosel, e inmediatamente se continuó con el registro del focal inicial. Cada descenso al suelo tuvo un único código secuencial, los árboles utilizados para bajar o subir se marcaron con una cinta de color y se etiquetaron con el número de descenso. Si durante el recorrido consumía alimento, se seguía la misma metodología para las plantas consumidas en el dosel o estrato arbóreo.

5.5. Consumo de alimento

El tiempo de alimentación es un excelente indicador del esfuerzo de forrajeo pero es un pobre indicador de la incorporación de nutrientes (Chivers 1998; Rothman *et al.* 2012). Para este estudio, se estimó la cantidad de alimento ingerido, para ello se utilizó el conteo de unidades, donde se suma el número de piezas por *parte vegetal* que se llevaban a la boca (ej. 1 hoja, 3 frutos) (Rothman *et al.* 2012). Si por algún motivo no se pudo observar cuántas unidades comieron, se contó los minutos invertidos sin estimar la cantidad de unidades consumidas y este tiempo de alimentación no fue considerado para los análisis de ingesta. Después de conocer qué parte vegetal fue comida (hoja, fruto, flor u otro), posteriormente, máximo cinco días después de usado, se colectaron y pesaron 100 unidades de cada parte para estimar la masa en peso húmedo. Este proceso se realizó una vez al mes para contemplar la varianza en la morfología de las partes vegetales, como también para hacer una comparación entre especies y temporadas (Rothman *et al.* 2012). Así, con el número de unidades que los monos consumieron se estimó cuánto peso fresco por parte vegetal fue ingerido. La estimación del peso húmedo es con el fin de determinar el peso de los alimentos tal como son consumidos, por tanto, para medir el consumo se utiliza el número de unidades alimenticias por unidad de tiempo y se convierte a consumo en peso seco; luego este valor es multiplicado por la composición nutricional de cada parte vegetal y expresado como porcentaje de materia seca orgánica ingerida por unidad de tiempo (Rothman *et al.* 2012). Además, cada árbol de consumo fue identificado con un número secuencial, anotando: nombre común, DAP, posición, hábito (árbol, arbusto, liana, epífita), estrato y parte vegetal usada; para de esta forma obtener durante todo el periodo de muestreo la frecuencia de uso de cada árbol y qué parte vegetal usaron en determinada época.

5.6. Colecta de muestras alimenticias

La metodología usada en este apartado fue según lo propuesto por Rothman *et al.* 2012. Las muestras de los alimentos fueron colectados de los mismos arboles usados para la alimentación pocos días después, para obtenerlas en el mismo estado fenológico de la planta y debido a composición nutrimental puede variar a una escala espacial y temporal. Estas muestras sirvieron para calcular el porcentaje de materia seca y para la realización de análisis químico proximal. Las muestras fueron obtenidas por periodos mensuales según como los monos utilizaron los recursos alimenticios. Se colectaron, si era posible, los días que fueron consumidos y se colectaron entre 150 y 250 g de materia fresca (en peso húmedo) dependiendo de la parte vegetal para obtener 30 g de peso seco.

5.6.1. Procesamiento de muestras alimenticias

Se procesó exactamente las partes vegetales que los monos consumieron, por ejemplo si no comían el peciolo, este fue removido antes del procesamiento. Para el caso de los frutos, se observó si los individuos desechaban, tragaban o masticaban la semilla. Si la escupían, ésta fue retirado en el procesamiento; si lo masticaban y trituraban, estos fueron incluidos en el análisis de la evaluación nutricional de los frutos; si las tragan enteras no se contempló en el análisis, debido a que varias de las semillas son excretadas sin alteración en las heces y además, tan solo la testa posee gran cantidad de fibra, lípidos y proteínas, lo que probablemente alteraría los valores nutricionales de los frutos (Rothman *et al.* 2008; 2011). De éstos se estimó el peso total, el peso de la pulpa y de la semilla por separado.

5.6.2. Secado de muestras alimenticias

El objetivo de secar las muestras es inhibir la rápida actividad enzimática y prevenir cambios químicos, y de esa forma preservar los atributos nutricionales de las muestras (Rothman *et al.* 2012). Inmediatamente después de ser colectadas las muestras fueron pesadas y deshidratadas dependiendo de la humedad aparente, en un lugar fresco y oscuro a temperatura ambiente ($\approx 24^{\circ}\text{C}$) o a 55°C mediante la utilización de un horno eléctrico hasta que alcanzaran un peso constante; cuando estuvieron totalmente secas, se pre-molieron a mano, después fueron empaquetadas en bolsas de papel y éstas dentro de una bolsa hermética con sílica y por último fueron almacenadas en un área de poca humedad y baja luminosidad. Posteriormente gracias a la ayuda del Herbario Xal, del Instituto de Ecología AC las muestras fueron enviadas a laboratorio para los análisis químicos.

5.6.3. Análisis nutricionales de laboratorio

Los análisis químicos fueron realizados en el *Nutritional Ecology Laboratory del Hunter College of the CUNY (City University of New York), NY, USA*. Se determinó el aporte nutricional de las partes en cuanto a: contenido de proteína cruda (CP), proteína disponible (AP), grasa cruda (CF), fibra neutro detergente (NDF) y fibra ácido detergente (ADF) carbohidratos solubles en agua (WSC), cenizas (ASH), taninos y minerales: Ca, P, Mg, K, Na, Fe, Zn, Cu, Mn, Mo.

5.6.4. Cálculo de materia seca

Los animales obtienen la proteína, la energía, minerales y vitaminas de la materia orgánica. Sin embargo muchos animales seleccionan el alimento por el contenido de agua. Para calcular la humedad de las muestras, primero, en campo se calculó el peso de las partes vegetales en peso fresco, tal como es comido, después fue deshidratado hasta obtener el peso seco constante. En el laboratorio después de los análisis de nutrientes una porción de la sub-muestra, de 0.5g fue secada a 105°C por 3 hr en un horno de aire forzado, el cual remueve el agua atmosférica que podría ser absorbida por la muestra y así se calcula el porcentaje de materia seca en la muestra (Goering y Van Soest 1970). Esto se hizo para cada muestra cada día que fue realizada la prueba química correspondida. Las cenizas son la materia inorgánica en la muestra, para calcularla, se utilizó la misma sub-muestra usada para calcular la materia orgánica, primero la muestra es pesada y marcada para después ser quemada a 500°C y vuelto a pesar para estimar los minerales que tiene la muestra en cuanto al peso. A partir de esto, el valor de los nutrientes será expresado en “Materia Seca” (MS) y “Materia Orgánica” MO base.

5.7. Análisis estadísticos generales

Los datos fueron analizados con el software estadístico SPSS (SPSS Inc. 2001). Todos los datos fueron probados para determinar la homogeneidad de varianza usando la prueba de Levene y para normalidad con la prueba de Kolmogorov-Smirnov. Como se hallaron datos no-normales se utilizó la prueba no-paramétrica de Kruskal-Wallis (H) para evaluar las diferencias entre grupos. Para conocer la existencia de diferencias significativas de una vía para dos niveles, se utilizó la prueba Mann-Whitney (U). Como prueba *pos hoc* entre pares de familia, se utilizó la corrección de Bonferroni. Las correlaciones de los rangos de Spearman fueron usados para determinar la relación entre los sets de variables. Se evaluaron los porcentajes de uso y los gramos consumidos tanto de las especies de plantas como de los ítems vegetales consumidos por temporada. Para

determinar la suplementación nutrimental, se compararon las concentraciones de cada nutriente consumido en cada temporada para observar si existen cambios significativos en la calidad nutricional de las partes vegetales o ítems alimenticios. En el cuanto al forrajeo en el estrato no-arbóreo, se evaluó el porcentaje de uso en alimentación, gramos consumidos y la concentración de cada nutriente que se incorporó tanto en el estrato arbóreo como el no-arbóreo por temporada

VI. RESULTADOS

MEDIDAS DE INGESTA Y SELECTIVIDAD DE ÍTEMS ALIMENTICIOS DEL MONO AULLADOR NEGRO (*Alouatta pigra*) EN UN AMBIENTE FRAGMENTADO

INTRODUCCIÓN

El uso y preferencia de partes vegetales o ítems alimenticios y especies vegetales por parte de los primates ha sido abordado en numerosos estudios (Altmann 1998). Los primates pueden consumir en su hábitat natural diversos tipos de comida, sin embargo el hábito alimenticio específico de una especie es determinado de acuerdo al tiempo invertido en determinado tipo de alimento (Altmann 1974; 1998). De ese modo se ha considerado que los monos aulladores son de hábito folívoro-frugívoro y están fisiológicamente adaptados a consumir hojas, las cuales son muy difíciles de digerir por la cantidad de fibra que contienen, lo que hace que inviertan gran porción del tiempo de alimentación en el consumo de hojas (Nagy y Milton 1979; Milton 1979; 1980; Arroyo-Rodríguez y Dias 2010). Además incluyen en su dieta varios tipos de partes vegetales, lo cual les representa una ventaja en los periodos de escases (Chaves y Bicca-Marques 2012). Por esa razón se les atribuye cierta flexibilidad para vivir en hábitats altamente perturbados (Arroyo-Rodríguez y Dias 2010; Chaves y Bicca-Marques 2012).

Varios estudios de ecología alimentaria del mono aullador negro se han desarrollado para establecer los ítems y especies vegetales de preferencia (Silver *et al.* 1998; 2000; Palvelka y Houston 2004; Pozo-Montuy y Serio-Silva 2006). Existe un patrón en cuanto a la proporción de tiempo que le invierten a alimentarse (entre 17% y 20%). La mayoría de los estudios se han realizado en Belice, donde se ha determinado que le invierten la misma cantidad de tiempo al consumo de hojas y frutos, y específicamente al consumo de hojas jóvenes (Silver *et al.* 1998;

2000). En México existen pocos estudios de ecología alimentaria del mono aullador negro en comparación con el mono aullador de manto *Alouatta palliata*, del cual hay una descripción detallada de la alimentación tanto en hábitats continuos como fragmentados (Arroyo-Rodríguez y Dias 2010). Sin embargo la dieta del género *Alouatta* se puede generalizar, debido a que hay cierta similitud en el patrón alimenticio (Chaves y Bicca-Marques 2012).

Comúnmente en los estudios de ecología alimentaria en primates el uso y preferencia de las especies vegetales se basan en la cantidad de eventos alimenticios y el tiempo (minutos) de inversión, iniciando desde que el individuo toma el alimento y terminando cuando lo deja de ingerir (Altmann 1974). Sin embargo, en el forrajeo se incluye el tiempo de búsqueda, manejo e ingestión del alimento y es notable que en casi todos estos trabajos el tiempo de inversión no cuantifique lo que realmente los monos están ingiriendo debido a que los distintos tipos de partes vegetales requieren un manejo o manipulación específico (Altmann 1974; 1998; Oftedal 1991; Chivers 1998; Zinner 1999). Un ejemplo es el consumo de una vaina, el cual tiene un manejo diferente en comparación al de una hoja, donde en ocasiones cuando el mono toma una vaina necesita pelarla, separar las semillas y comerse la pulpa, lo que probablemente afecte el tiempo de alimentación (Chivers 1998; Zinner 1999). Asimismo, el consumo de hojas varía de acuerdo a los tipos: hojas grandes o pequeñas, fibrosas o suaves y acuosas (Chaves y Bicca-Marques 2012). Por lo tanto, obtener el tiempo como indicador de uso es una buena herramienta de análisis del esfuerzo de obtención de la dieta pero probablemente no es indicador de la preferencia e incorporación de los recursos alimenticios, ya que se ha observado en algunos primates como el estudio de Zinner (1999), donde estudio la dieta de papiones y concluyo que el tiempo de alimentación y el número de eventos de alimentación pudo explicar solo el 30% y 40% respectivamente, de la variación en la cantidad de alimento ingerido (Altmann 1974; Felton *et al.* 2009). El objetivo de este capítulo es describir la dieta del mono aullador negro por medio de medidas de ingesta de cada parte vegetal consumida y observar la variación estacional en un ambiente fragmentado.

MÉTODOS

El comportamiento de forrajeo del mono aullador negro fue registrado por medio de muestreo animal focal de dos grupos. Se colectaron datos de cada evento de alimentación, donde

se midieron variables específicas de alimentación, las cuales se definieron como *medidas de ingesta* (ver METODOS GENERALES para una descripción detallada de los métodos de colecta de datos y estimación de variables): Minutos invertidos (*TA*), unidades de cada parte vegetal consumido (*U*), estimación del peso húmedo/fresco consumida (*FW*) y estimación del peso seco consumido (*DW*). Estas variables fueron medidas para cada evento de alimentación además de la parte vegetal consumida y el árbol que se utilizó. Para cada evento de alimentación se registró el nombre común del árbol de alimentación y la parte de planta: hoja joven (*HJ*), hoja madura (*HM*), fruto maduro (*FM*), fruto verde (*FV*), flor (*FL*) y otro (*O*) como peciolo, tallo y corteza.

Todos los árboles de consumo fueron enumerados y mapeados con coordenadas. Se intentó equilibrar el tiempo de seguimiento de los dos grupos, sin embargo el grupo 1 tuvo menos tiempo de seguimiento que el grupo 2 (44% y 56% del total respectivamente). Debido a que se quiso obtener un panorama general de los hábitos alimenticios del mono aullador negro, se agruparon mensualmente los datos crudos totales de la cantidad consumida dieta de cada parte árbol y parte vegetal, y de esa forma se calculó la contribución en porcentaje de la dieta en cada temporada. Asimismo, la dieta en cada temporada fue calculada para el porcentaje de tiempo invertido las medidas de ingesta, y el aporte porcentual estacional de cada parte vegetal consumida.

La selección de las partes vegetales según la temporada fue evaluada por la comparación de la frecuencia de cada medida de ingesta individual. Además, para apreciar el manejo que se le da a las partes vegetales se estableció la relación de los promedios de los eventos alimenticios por mes en cuanto al *TA* invertido en el consumo versus *U*, *FW* y *DW*. Se evaluó la relación con *U* y *FW* debido a que son las variables que pueden influir al momento de la selección del alimento, o como es mencionado por algunos autores “el alimento como es comido (*as fed*). La relación entre *TA* y *DW* fue evaluada ya que son obtenidos a partir de la materia seca, la cual es una característica muy importante para la selección de los alimentos y probablemente la que más influye. Conjuntamente con el peso seco ingerido, el contenido de humedad es una característica importante al momento en que los monos seleccionan el alimento, debido a que el agua es obtenida a partir de lo que comen y son poco usuales los eventos de toma directa. Al mismo tiempo, para determinar el tiempo de manejo de los alimentos, se evaluó la relación de *TA* y *U* estimando una tasa que calcula cuantas unidades de cada parte vegetal comen en un minuto para cada evento alimenticio. Posteriormente se promediaron los resultados por parte vegetal y por

especie para tener una percepción de la tasa de uso y manejo por temporada; paralelamente los datos obtenidos de manejo diario se promediaron para cada temporada climática correspondiente y se estableció la diferencia estadística por parte vegetal y por temporada climática para observar si existe cambios en la tasa de uso estacional.

RESULTADOS

Patrón total de alimentación

Composición de la dieta por el tiempo de alimentación (TA). Se registraron 658 horas totales de seguimiento donde se observó el patrón comportamental típico de la especie con periodos prolongados de descanso con el 72% del tiempo total, seguido de alimentación con 16%, desplazamiento con 10% y otros con el 2%, y se observó 1,128 eventos de alimentación con un total de 103.1 horas invertidas. Los dos grupo se alimentaron de 23 especies vegetales correspondientes a 19 familias, pero solo 16 fueron consumidas en más de un 1% (103 h de alimentación) Tabla 1; 11 fueron arbóreas, 3 lianas, 1 arbusto y 1 epífita. *Inga edulis* fue la más usada para alimentación (34%), seguida de *Albizia leucocalyx* (23%) y *Mangifera indica* (11%). En general los monos aulladores negros seleccionaron los alimentos según la producción estacional de partes vegetales, en donde principalmente se enfocaron en comer hojas y frutos. Esta selección referida es según el TA invertido en cada parte vegetal utilizada que, en conjunto comprende el 89% de la dieta anual (65% Hojas; 24% Frutos). En cuanto al TA total de alimentación de hojas, el 61% fue invertido en consumo de hojas maduras y el 38% a hojas jóvenes; el restante 1% fue invertido en la alimentación de retoños u hojas jóvenes primordiales. *Inga edulis* (Leguminosae), *Albizia leucocalyx* (Leguminosae) y *Mangifera indica* (Anacardiaceae) fueron los recursos más importantes de hojas maduras (37%, 23% y 21% respectivamente, del total del tiempo invertido en HM). En cuanto a hojas jóvenes, *I. edulis* y *A. leucocalyx* fueron los recursos más importantes (27% y 25% del total de tiempo invertido en HJ). Las partes reproductivas, frutos y flores, comprenden una significativa porción de tiempo en alimentación con el 24% para el consumo de frutos y el 8% de flores en toda la dieta anual. Con respecto al consumo de frutos, el 70% del tiempo consumieron frutos maduros principalmente de *I. edulis* seguido de *Maclura tinctoria* y *Psidium guajaba* (64%, 14% y 10% del TA invertido en frutos maduros respectivamente). La mayoría del tiempo invertido en el consumo de frutos

inmaduros fue de *M. indica* (35%), seguido de *P. guajaba* (32%) y *Guazuma Ulmifolia* (20%). Las flores consumidas fueron en su mayoría de *A. leucocalyx*, la cual fue una especie muy importante para la dieta anual del mono aullador negro aportando además hojas y flores. No se observó el consumo de otras partes vegetales como cortezas, ramas, tallos, materia animal u hongos. Además se observaron varios eventos de toma directa de agua en hoyos y horquetas de los árboles más grandes.

Tabla 1. Especies vegetales consumidas por *A. pigra* en el periodo de muestreo que representaron al menos 1% de toda la dieta, organizado en orden del porcentaje de contribución en Tiempo de alimentación (TA).

| Nombre común | Habito | Especie | Familia | Partes comidas ¹ | Porcentaje TA |
|-----------------|---------|---------------------------------|----------------|-----------------------------|---------------|
| Vics | Árbol | <i>Inga edulis</i> | Fabaceae | HM,HJ,FM | 34.5 |
| Caracolillo | Árbol | <i>Albizia leucocalyx</i> | Fabaceae | HM,HJ, FL | 23.1 |
| Mango | Árbol | <i>Mangifera indica</i> | Anacardiaceae | HM, FV | 11.1 |
| Guasimo | Árbol | <i>Guazuma ulmifolia</i> | Malvaceae | HM, HJ, FM, HJ | 6.4 |
| Maculy | Árbol | <i>Tabebuia rosea</i> | Bignoniaceae | HM,HJ, FL | 6.3 |
| Guayaba | Árbol | <i>Psidium guajaba</i> | Myrtaceae | HJ, FM, FV | 4.4 |
| Lomo de Lagarto | Árbol | <i>Zanthoxylum riedelianum</i> | Rutaceae | HJ | 4.2 |
| Moral | Árbol | <i>Maclura tinctoria</i> | Moraceae | FM | 2.6 |
| Lengua de Vaca | Liana | <i>Sygonium sp.</i> | Araceae | HJ, O | 1.7 |
| Tucuy | Árbol | <i>Cellobium lanceolatum</i> | Leguminosae | HM, HJ | 1.3 |
| Guano | Palma | <i>Sabal mexicana</i> | Arecaceae | FV, FL | 1.1 |
| Cabellera | Epifita | <i>Strutanthus venetus</i> | Loranthaceae | HM, FL | 1.0 |
| Piche | Árbol | <i>Enterolobium cyclocarpum</i> | Mimosaceae | HM, HJ | 1.0 |
| Caimito | Árbol | <i>Chrysophyllum cainito</i> | Sapotaceae | FM | 1.0 |
| Algodoncillo | Liana | <i>Melothria pendula</i> | Cucurbitaceae | HJ | 1.0 |
| Bejuco 1 | Liana | <i>Passiflora serratifolia</i> | Passifloraceae | HJ, O | 1.0 |

¹HM = hojas maduras, HJ = hojas jóvenes, FM = fruto maduro, FV =fruto verde, FL = flores, O = otros

Composición de la dieta por medidas de ingesta. Según las medidas de ingesta se pueden ver diferencias en cuanto al porcentaje invertido en minutos, ya descrito, con las demás medidas de ingesta (Figura 2). El 86% del tiempo de alimentación se logró hacer el conteo de unidades donde se puede observar que de un total de 19,093 unidades (*U*) de partes consumidas en todo el tiempo de muestreo el 87% corresponden al consumo de hojas, el 8% al consumo de

frutos y el 5% a flores. Según el peso húmedo (*FW*) expresado en gramos de materia ingerida, que es estimado a partir de las *U* contadas, se observa que ingirieron mayor cantidad de frutos que comprenden el 64% de peso total estimado en el muestro ($FW_T = 35,032$ g) (Figura 2). Asimismo, la proporción de masa consumida de hojas fue del 32% en total de todo el periodo de muestreo, lo que no concuerda con las proporciones observadas en el *TA* y *U*. El peso seco (*DW*) total consumido fue de 7,627 g, el cual se calculó a partir de la relación de los gramos de *FW* y la proporción de materia seca/parte vegetal/mes de muestreo, el cual muestra un comportamiento diferente al *TA* y *U*, pero similar a *FW*.

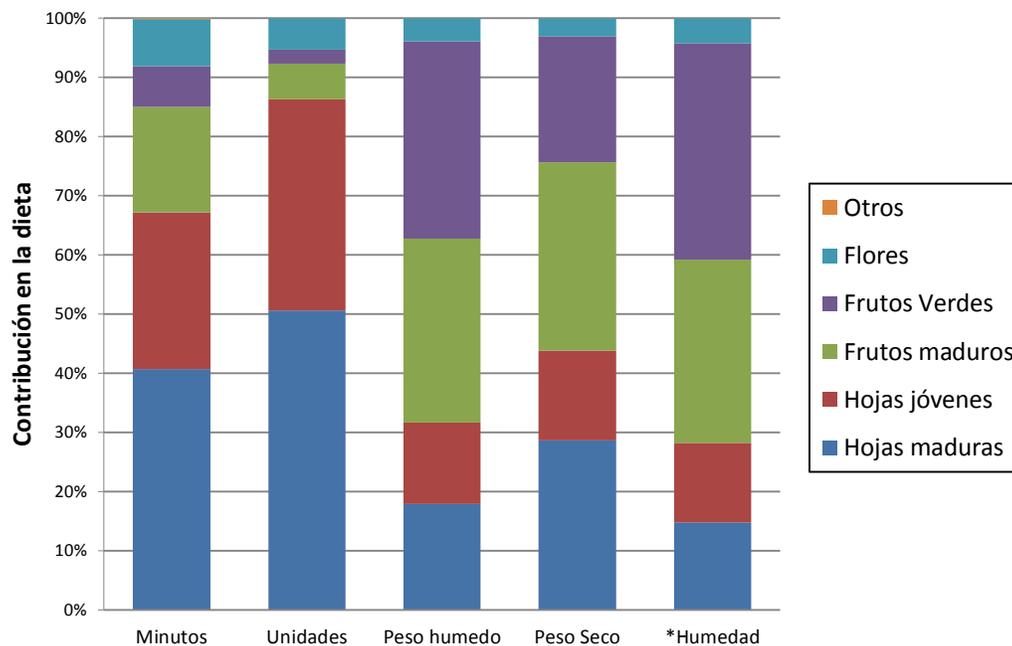


Figura 2. Composición de la dieta de *A. pigra* según la contribución porcentual de las medidas de ingesta a cada parte vegetal.

*Humedad: diferencia entre el *FW* y *DW* por parte vegetal y calculado en porcentaje

Patrón conductual temporal y comportamiento alimenticio

Variación temporal en las conductas. El patrón conductual estacional de los dos grupos de monos aulladores vario en la proporción de tiempo invertido a las cuatro conductas estudiadas (Figura 3). En general en las tres temporadas le dedicaron igual tiempo a las conductas de descanso y desplazamiento individualmente, sin embargo no se encontraron diferencias en el este último mensualmente (Kruskal-Wallis: $H = 0.7201$, $P = 0.698$, $gl = 2$, $N = 8$). Además, se

observó una inversión diferencial en la conducta alimentación en cuanto a el tiempo invertido en las tres temporadas (Kruskal-Wallis: $H = 51.039$, $P < 0.01$, $gl = 2$, $N = 1016$), lo cual refleja cambios en el patrón conductual alimentario estacionalmente. Con respecto a las otras conductas, que abarca todas las sociales, hubo mayor tiempo de inversión en la temporada de lluvias y menor en la de secas.

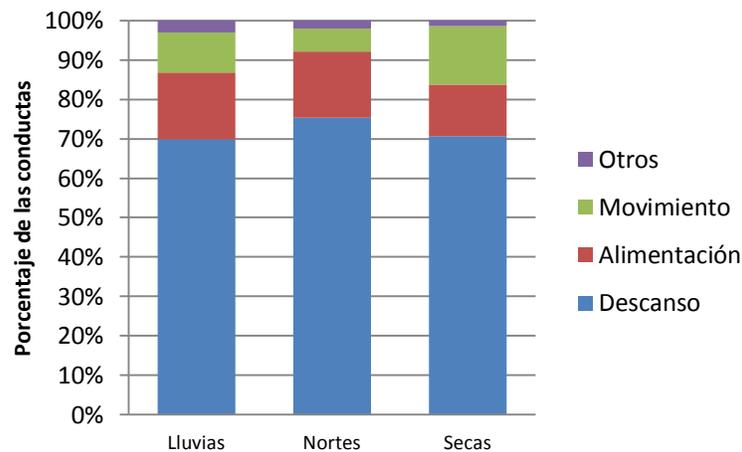


Figura 3. Proporción del tiempo invertido a cada conducta por *A. pigra* en tres temporadas climáticas.

Variación temporal según el tipo de parte vegetal. Las hojas comprendieron más de la mitad de la dieta en las tres temporadas según el tiempo de alimentación (67%). Sin embargo el uso mensualmente tuvo una variación significativa en la proporción contribuida por tipo de parte vegetal (Figura 4). En la temporada lluvias (Agosto-Octubre) el 50% del *TA* fue invertido a las hojas, donde hubo una relación de 0.56 entre hojas maduras y hojas jóvenes, invirtiéndole el 32% del *TA* total al consumo de hojas maduras. El consumo de frutos fue el 44% del *TA* total, donde hubo mayor uso de los frutos maduros principalmente de la especie *Maclura tinctoria* (90% del *TA* en el consumo de frutos). Esta temporada fue la única donde se observó el consumo de otras partes vegetales como tallos, pero en baja proporción de tiempo de alimentación (0.5%).

En la temporada de Nortes (Noviembre-Enero), el 69% del *TA* total fue invertido en el consumo de hojas, y el de frutos disminuyó al 11%. Las hojas maduras fueron más consumidas que las jóvenes (41% y 28% respectivamente). Asimismo, en ésta temporada se presentó el

consumo de flores que corresponde al 15% de TA total de consumo principalmente de la especie *A. leucocalyx*. El TA total de consumo de hojas aumento en la temporada Secas (Febrero-Marzo), donde el consumo de hojas maduras fue considerablemente mayor con el 44% y el 29% invertido en hojas jóvenes. A los frutos le invirtieron 25% del TA total, donde hubo una relación 1:1 en el consumo de frutos maduros y verdes principalmente de las especies *G. ulmifolia* y *M. indica*. Además, en esta temporada el consumo de flores disminuyó al 2% del TA total de inversión.

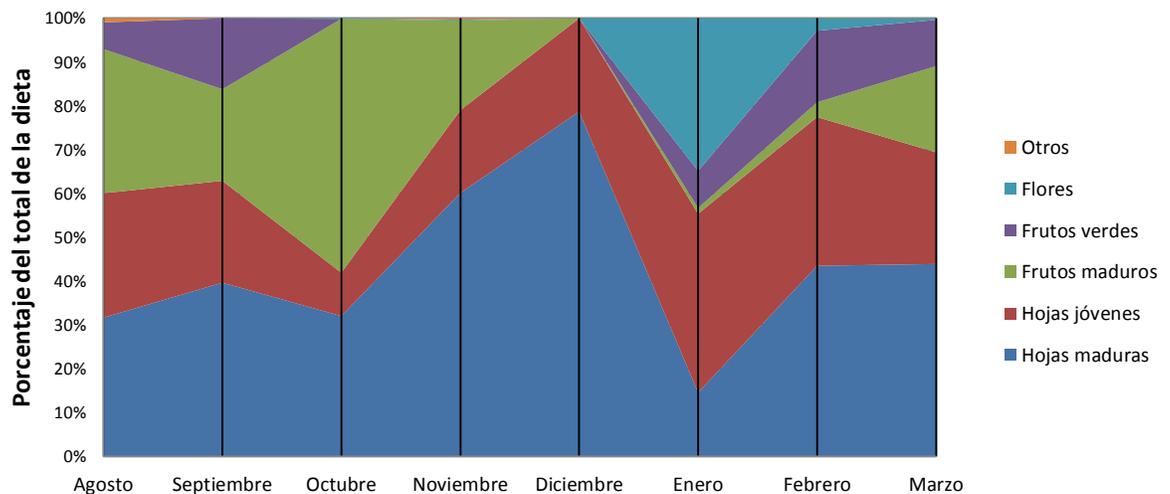


Figura 4. Proporción del tiempo de la dieta mensual.

Patrón temporal del comportamiento alimenticio por medidas de ingesta

Con el TA se tiene una visión del uso de los tipos de alimento como: cuánto y cuándo se consumen según la proporción de inversión estacional y anual. Sin embargo, al observar el uso de partes vegetales según las otras medidas de ingesta (U, FW y DW), la proporción de uso cambia considerablemente. En la Tabla 2 se muestran los valores totales calculados por estación de las cuatro variables de ingesta, donde se puede observar que los valores de TA y U cambian entre temporadas, a diferencia de los valores de FW y DW que no difieren sustancialmente entre temporadas.

En la temporada de lluvias, si se observa desde la proporción TA y U en el uso de las hojas, el consumo fue del 50% y 79% respectivamente, pero sí se analiza respecto a FW y DW, la proporción cambia drásticamente a 25% y 30% respectivamente (Figura 5). Asimismo, el aporte porcentual de los frutos para cada medida de ingesta cambia drásticamente de U a FW y DW, de

21% pasa a ser 75% y 70% respectivamente, donde estas dos últimas variables no difieren mucho. Los resultados muestran diferencias significativas (Kruskal-Wallis: $H = 8.579$, $P = 0.035$, $gl = 3$, $N = 16$) en la proporción calculada de uso para las partes vegetales principales (*HM*, *HJ*, *FM* y *FV*).

Tabla 2. Valores totales calculados por temporada de las cuatro variables de ingesta.

| Temporada | TA (horas) | U (número) | FW (g) | DW (g) |
|------------------|-------------------|-------------------|-----------------|----------------|
| Lluvias | 28.1 | 4314 | 12852.9 | 2935.6 |
| Notes | 48.6 | 7741 | 10731.2 | 2755.2 |
| Secas | 26.7 | 7198 | 11487.6 | 1937.0 |
| Total | 103.3 | 19253 | 35071.61 | 7627.78 |

TA= tiempo de alimentación, U= Unidades, FW= peso húmedo, DW= peso seco

En la temporada de nortes hubo una proporción diferente en la selección de hojas respecto a la temporada anterior. Sin embargo no hubo diferencias en la proporción de uso para *HM* y *HJ* entre las cuatro medidas de ingesta ($U = 5$, $P = 0.384$, $N = 8$) (Figura 6). Al igual que en la temporada de lluvias, en las variables *TA* y *U* tienen mayor contribución en porcentaje de las hojas (69% y 84%, respectivamente) pero *FW* y *DW* cambia a 43% y 63% respectivamente. Además, específicamente en la variable *FW* la contribución de hojas y frutos fue similar (43% y 46%, respectivamente). En *DW*, la proporción de incorporación de hojas duplica la de frutos (63% hojas y 30% frutos). Asimismo, el porcentaje de uso de frutos según *TA* y *U* es mucho menor en comparación con *FW* y *DW*. Finalmente, se encontraron diferencias en la contribución porcentual de las partes vegetales principales por variable (Kruskal-Wallis: $H = 9.076$, $P = 0.028$, $gl = 3$, $N = 16$). Además, en esta temporada se presenta el consumo de flores, que incrementa la contribución porcentual para cada variable de ingesta.

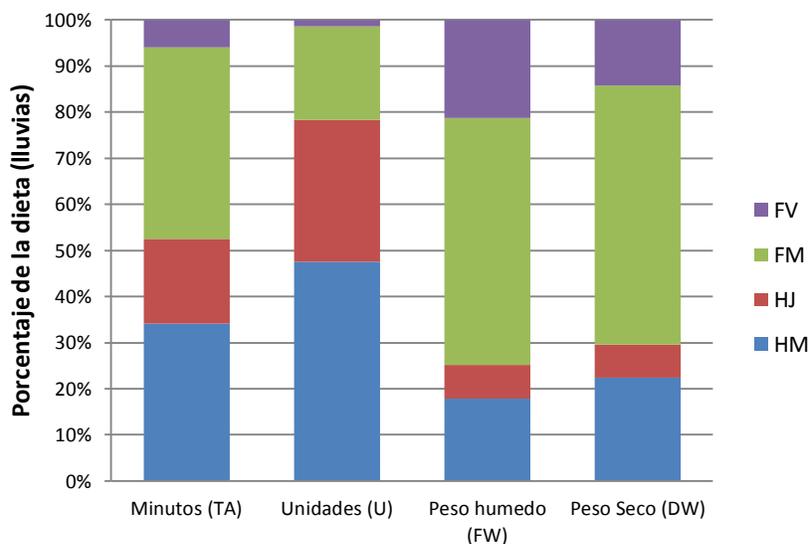


Figura 5. Proporción de consumo de partes vegetales según las variables de ingesta en la temporada de lluvias.

*HM=hojas maduras; HJ=hojas jóvenes; FM=frutos maduros; FV=frutos verdes

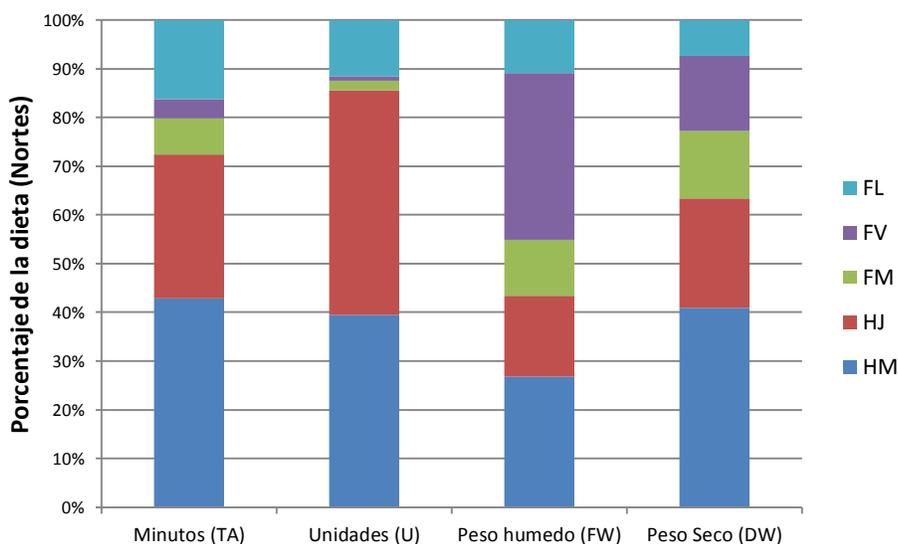


Figura 6. Proporción de partes vegetales en la dieta según las variables de ingesta en la temporada de nortes.

*HM=hojas maduras; HJ=hojas jóvenes; FM=frutos maduros; FV=frutos verdes

En la temporada de secas, el *TA* invertido en el consumo de hojas fue el 73% y de las *U* consumidas la contribución porcentual fue del 91%. Sin embargo, de acuerdo a *FW* la

contribución de las mismas fue del 28% y para *DW* fue del 38% (Figura 7). Del mismo modo se observa que el consumo de unidades de frutos donde, la contribución porcentual para *FM* y *FV* fue de 2% y 4% respectivamente, pero en la variable *FW* fue de 24% para *FM* y 46% para *FV*, donde las variables de ingesta mostraron relaciones porcentuales inversas en este caso. Las flores tuvieron una contribución del 2% para cada una de las medidas de ingesta. Sin embargo no se encontraron diferencias en la contribución porcentual entre hojas y frutos por variable (Kruskal-Wallis: $H = 2.096$, $P = 0.552$, $gl=3$, $N=16$).

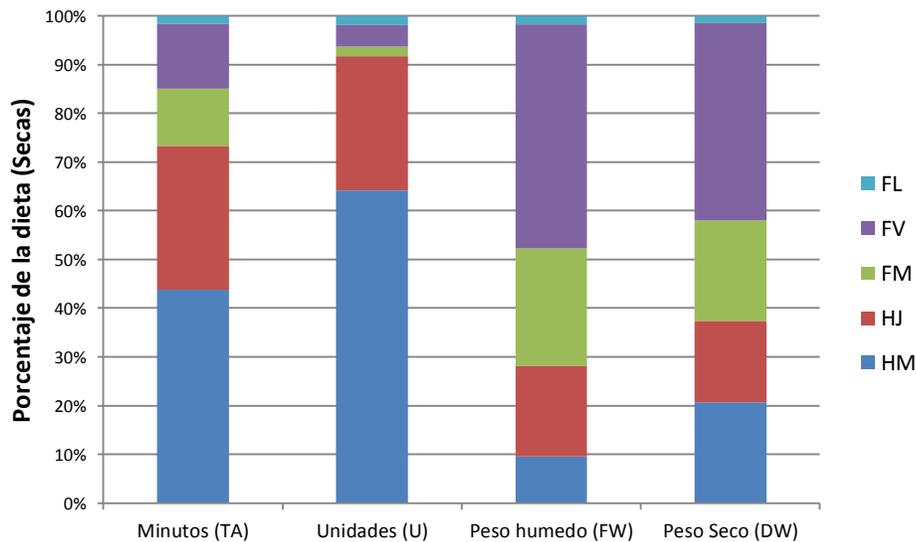


Figura 7. Proporción de cada parte vegetal en la dieta según las variables de ingesta en la temporada secas.

*HM=hojas maduras; HJ=hojas jóvenes; FM=frutos maduros; FV=frutos verdes

Relación de las medidas de ingesta

Para evaluar el posible manejo que los monos aulladores le están dando a los alimentos se estableció la relación entre variables de ingesta, de esta manera se encontró que hubo dos relaciones significativas (Tabla 3). La primera fue entre *TA* vs *U*, donde se observa alta correlación ($r_s=0.934$, $P<0.01$), y la segunda relación, entre *FW* y *DW*, tuvo una correlación menor pero significativa ($r_s=0.643$, $P<0.05$) y los otros contrastes no tuvieron relación alguna. Posteriormente se ajustaron los resultados a un modelo lineal para cada una de las variables obteniendo el índice R^2 , el cual muestra la relación alta entre las variables que tuvieron alta correlación y significancia (Tabla 3).

Tabla 3. Correlación de Spearman de las comparaciones pareadas de las cuatro variables de ingesta.

| Variables | r_s | R² | P |
|------------------|----------------------|----------------------|----------|
| <i>TA vs U</i> | 0.934 | 0.6615 | **0.001 |
| <i>TA vs FW</i> | 0.407 | 0.0004 | 0.317 |
| <i>TA vs DW</i> | 0.563 | 0.077 | 0.146 |
| <i>U vs FW</i> | 0.5 | 0.087 | 0.207 |
| <i>U vs DW</i> | 0.595 | 0.09 | 0.12 |
| <i>FW vs DW</i> | 0.643 | 0.725 | *0.0053 |

*significativa al nivel de 0.05

**significativa al nivel de 0.01

TA= Tiempo alimentación, U= Unidades

consumidas, FW= Peso fresco, DW= Peso seco

Con la tasa calculada (U/min) para cada parte vegetal fue posible estimar el tiempo de manejo del alimento. Se pudo observar que dependiendo de la especie vegetal se consumía cierta cantidad de sus partes vegetales. Temporalmente, de todas las tasas calculadas para las especies consumidas (Tabla 4), la comparación resultó en que no hubo diferencias significativas del número de unidades de cada una de las partes vegetales consumidas entre las temporadas climáticas: HM (H = 2.138 P = 0.343, gl = 2, N = 24); HJ (H = 0.721 P = 0.964, gl = 2, N = 22); FM (H = 2.889 P = 0.231, gl = 2, N = 8); FV (H = 0.081 P = 0.959, gl = 2, N = 7). Las hojas aparentemente son fáciles de consumir, ya que en un minuto comen entre 2 y 12 unidades/min, a diferencia de los frutos que necesitaban un manejo mayor (1 U/min), independiente de su estado de madurez. El mayor número de unidades de HJ consumidas fue de *Melothria pendula*, la cual es una liana con hojas muy suaves y alto contenido de humedad (80%). El mayor número de HM consumidas fue de la especie *Albizia leucocalyx* y el menor fue de *M. indica*, especies con gran diferencia en el tamaño de sus folíolos, donde la primera son hojas muy pequeñas de no más de 2cm y las hojas del mango son muy grandes y fibrosas. Referente a los Frutos, no hay una diferencia aparente en la tasa, en donde consumen mayor número de frutos de *M. tinctoria* y menor de *P. guajaba*. De esa forma, las hojas jóvenes con el valor máximo promedio en la tasa (6

U/min) tuvieron un promedio de humedad del 73% (min: 41% y max: 90%) y las hojas maduras con la tasa general 4 *U/min* y una humedad del 67%, lo cual sugiere que dicho factor puede ser determinante en el manejo y consumo. Por otro lado los frutos maduros y verdes no tuvieron el mismo patrón, con una humedad de 62 y 79% respectivamente y un manejo promedio de 1.2 y 1 *U/min* respectivamente, donde probablemente el manejo está más influenciado por las características de la fruta, ya que varias de ellas eran vainas o de diferentes consistencias fibrosas como los frutos de *I. edulis*.

Tabla 4. Número de unidades de diferentes especies vegetales consumidas por minuto en tres temporadas climáticas.

| Especie | Temporada Lluvias | | | | Temporada Nortes | | | | | Temporada Secas | | | | |
|------------------------------|-------------------|------|------|------|------------------|------|------|------|------|-----------------|------|------|------|------|
| | HM | HJ | FM | FV | HM | HJ | FM | FV | FL | HM | HJ | FM | FV | FL |
| <i>Inga edulis</i> | 5.2 | 6.1 | 1 | --- | 3.0 | 6.1 | 0.9 | --- | --- | 3.8 | 4.8 | 1.4 | --- | --- |
| DE | 3.07 | 3.01 | 2.99 | --- | 4.1 | 4.2 | 4.22 | --- | --- | 3.38 | 3.42 | 2.44 | --- | --- |
| <i>Albizia leucocalyx</i> | 4.1 | 6 | --- | --- | 7.7 | 12 | --- | --- | 4.1 | 8 | 10.9 | --- | --- | 7.3 |
| DE | 2.36 | 3.25 | --- | --- | 4.15 | 4.18 | --- | --- | 5.2 | 4 | 6.6 | --- | --- | 6.9 |
| <i>Mangifera indica</i> | 1.9 | --- | --- | 1 | 2.2 | 0.8 | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 0.8 | --- |
| DE | 3 | --- | --- | 0 | 4 | 4.8 | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 1.69 | --- |
| <i>Tabebuia rosea</i> | 2 | 1.5 | --- | --- | 2.6 | 2.2 | --- | --- | 1.4 | 2.3 | 4.5 | --- | --- | 10 |
| DE | 0 | 0 | --- | --- | 4.15 | 2.89 | --- | --- | 3.5 | 3.6 | 4.03 | --- | --- | 5.74 |
| <i>Guazuma ulmifolia</i> | --- | --- | --- | --- | 1.9 | 2 | --- | 0.9 | --- | 1.8 | 3.5 | 1.4 | 1.8 | --- |
| DE | --- | --- | --- | --- | 2.6 | 5.24 | --- | 5.25 | --- | 3.39 | 3.39 | 3.41 | 4.23 | --- |
| <i>Psidium guajaba</i> | 8 | --- | 1.1 | 0.9 | 3.7 | --- | 0.4 | --- | --- | --- | --- | --- | 0.6 | --- |
| DE | 0 | --- | 2.99 | 3.11 | 4.9 | --- | 0 | --- | --- | --- | --- | --- | 3.85 | --- |
| <i>Z.riedelianum</i> | --- | --- | --- | --- | --- | 3.2 | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| DE | --- | --- | --- | --- | --- | 6.2 | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| <i>Maclura tinctoria</i> | --- | --- | 4.8 | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| DE | --- | --- | 2.84 | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| <i>Sygonium sp.</i> | --- | --- | --- | --- | --- | 7.8 | --- | --- | --- | --- | 1.9 | --- | --- | --- |
| DE | --- | --- | --- | --- | --- | 2.4 | --- | --- | --- | --- | 3.77 | --- | --- | --- |
| <i>Cellobium lanceolatum</i> | 5.7 | 3.7 | --- | --- | 2.6 | --- | --- | --- | --- | --- | 2.8 | --- | --- | --- |
| DE | 3.18 | 2.83 | --- | --- | 2.5 | --- | --- | --- | --- | --- | 1.96 | --- | --- | --- |
| <i>Sabal mexicana</i> | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 10.9 | --- | --- | --- | 2.9 | 4.1 |
| DE | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 5.5 | --- | --- | --- | 4.32 | 3.53 |
| <i>Strutanthus venetus</i> | --- | --- | --- | --- | 3.1 | --- | --- | --- | 5.3 | 5.7 | 8.9 | --- | --- | --- |
| DE | --- | --- | --- | --- | 3.66 | --- | --- | --- | 0.35 | 3.63 | 6.9 | --- | --- | --- |
| <i>E. cyclocarpum</i> | 4.1 | --- | --- | --- | 5.6 | --- | --- | --- | --- | 5.7 | --- | --- | --- | --- |
| DE | 1.2 | --- | --- | --- | 2.39 | --- | --- | --- | --- | 0 | --- | --- | --- | --- |
| <i>Chrysophyllum cainito</i> | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 0.8 | --- | --- |

| | | | | | | | | | | | | | | |
|--------------------------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|
| DE | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 1.4 | --- | --- |
| <i>Melothria pendula</i> | --- | 12.5 | --- | --- | --- | 10.5 | --- | --- | --- | --- | --- | 5.4 | --- | --- |
| DE | --- | 3.01 | --- | --- | --- | 4.7 | --- | --- | --- | --- | --- | 3.96 | --- | --- |
| <i>Passiflora serratifolia</i> | 6.4 | --- | --- | --- | --- | 4.8 | --- | --- | --- | --- | --- | 3 | --- | --- |
| DE | 2.84 | --- | --- | --- | --- | 2.01 | --- | --- | --- | --- | --- | 1.4 | --- | --- |
| Parte Vegetal/Temporada | 4.6 | 6.1 | 1.3 | 0.9 | 3.4 | 6.6 | 0.9 | 0.8 | 4.5 | 5.8 | 4.9 | 1.3 | 1.4 | 7.1 |
| DE | 3.07 | 3.11 | 2.99 | 3.12 | 4.06 | 4.2 | 4.21 | 5.2 | 5.21 | 4.19 | 4.26 | 3.33 | 4.23 | 4.17 |

--- Parte vegetal no consumida en la temporada

--- Especie vegetal no consumida en la temporada

HM=hojas maduras; HJ=hojas jóvenes; FM=frutos maduros; FV=frutos verdes; FL=flores

DISCUSIÓN

Patrón conductual según el tiempo.

Los monos aulladores negros en Balancán tuvieron un patrón conductual similar a lo encontrado para otros aulladores (Pavelka 2004; Milton 1980; Silver *et al.* 1998). El comportamiento anual se caracterizó por periodos largos de descanso, donde en este estudio se encontró el valor más alto en comparación con otros trabajos para la misma especie y de los más altos para el género (*A. pigra*, presente estudio: 72%; Balancán, 70% y *A. seniculus*, Colombia: 76%) (Gaulin y Gaulin 1982; Pozo-Montuy *et al.* 2006). Las demás conductas se mantuvieron dentro de los valores promedio del género, sin embargo para la especie, los grupos de este estudio tuvieron el valor más bajo invertido en la categoría de alimentación (14%). Este mismo patrón conductual en aulladores es encontrado en lugares con ambientes modificados, ya sean agroforestales o ganaderos (Williams-Guillen 2003; Pozo-Montuy 2006), donde invierten un tiempo significativamente alto al descanso para la minimización del gasto energético (Milton, 1980). El tiempo empleado para alimentación y descanso fue menor durante la temporada de secas, donde invirtieron la mayor parte de tiempo al consumo hojas y el movimiento fue mayor. Contrario a lo encontrado por Williams-Guillen (2003) y Milton (1980) en *A. palliata* donde el tiempo de alimentación se incrementó cuando el tiempo de consumo de follaje es alto, así argumentaron que le invierten más tiempo a la alimentación cuando consumen follaje. Sin embargo, Williams-guillen (2003) encontró que consumen más frutos que hojas de acuerdo a la tasa de consumo de masa seca (Williams-Guillen 2003). En la época de lluvias los grupos de Balancán tuvieron alta actividad tanto de movimiento como de eventos sociales, y simultáneamente se observó una inversión equiparable en el consumo de frutos y hojas. Esto concuerda con lo encontrado en otros

trabajos donde la actividad está relacionada con el consumo de frutos, debido a que tienen que movilizarse para llegar a los árboles en fructificación ya que ofrecen energía rápidamente metabolizable (Milton 1980; Pozo-Montuy 2006). Además, el tamaño y forma del fragmento puede influenciar algunos patrones de desplazamiento, donde los recursos alimenticios pueden estar segregados o agrupados en puntos específicos y además, la forma puede limitar el acceso directo a los mismos (Ramirez-Julian 2010). Los hábitats perturbados son caracterizados por ser de baja calidad, baja densidad y diversidad de árboles, pero se ha sugerido que podría no impactar negativamente a las poblaciones de monos si los árboles remanentes proveen recursos alimenticios apropiados y suficientes a través de las temporadas (Williams-Guilen 2003). En Balancán, el número de árboles usados fueron pocos, (58 individuos de 16 especies) sin embargo aparentemente fueron suficientes para los grupos de estudio, ofreciéndoles variedad de ítems alimenticios. No obstante, como en estudios previos para el género *Alouatta*, las hojas y frutos constituyeron la mayor parte de la dieta mostrando similitudes en la estrategias de forrajeo para los congéneres. Se observó, según el tiempo invertido, una dieta predominantemente folívora (65% hojas, 24% frutos), donde a diferencia de lo encontrado en otros lugares (Serio-Silva, 1993; Milton, 1978:1980; Silver et al, 1998; Williams-Guillen, 2003; Pozo-Montuy y Serio-Silva 2006), las hojas maduras fueron las favoritas. Clarke (2002) encontró que en áreas perturbadas tuvieron baja calidad de dieta, *A. palliata* incrementó su consumo de hojas. Sin embargo respaldado por otros estudios en este sitio de estudio, los monos de Balancán han resistido adecuadamente en los últimos años.

La baja diversidad de plantas disponibles puede estar afectando la calidad consumida, debido a que generalmente los aulladores incluyen varias especies en su dieta para minimizar el consumo de metabolitos secundarios, demostrando que la diversidad de especies juega un importante papel en la supervivencia de los monos a largo plazo (Glander 1978). La baja diversidad reportada acá (n=16) refleja las restricciones que tienen los monos aulladores de Balancán. Estos incrementaron el uso de las especies principales (n=5) de entre 6 y 35 % del tiempo de alimentación, difiriendo a lo encontrado por Silver *et al.* (1998), donde grupos de la misma especie, se alimentaron de una alta diversidad de especies vegetales (n=53), pero a las especies principales de la dieta (n=10) le invierten entre 3 y 12.5% del tiempo. Esto sugiere que los monos aulladores negros incrementan el uso de especies vegetales principales como estrategia de la baja diversidad presente en la zona. En este estudio, *Inga edulis* fue la especie más

importante en la dieta de los dos grupos de monos, la cual está asociada a los bordes del río y es importante en la agricultura debido a que ayuda a la fijación de nitrógeno. Además, fue la única especie que estuvo presente en la dieta de los monos durante las tres temporadas, aportando hojas jóvenes y maduras, y durante dos temporadas frutos.

Por otro lado, las otras especies vegetales restantes tuvieron un uso diferente, en donde hubo épocas sin consumo y otras con consumo de solo una parte vegetal. Dentro de las especies principales de consumo estuvieron *Mangifera indica* y *Psidium guajaba* que son especies introducidas en la zona. Sin embargo, en estudios realizados previamente (Ramirez-Julian 2010), y al igual en este estudio, estas especies han ocupado una parte muy importante de la dieta de los aulladores proporcionando hojas y frutas asincrónicamente durante el año.

Los monos utilizaron estos recursos alimenticios según su disponibilidad y en varios casos se observaron caminatas en el suelo para llegar a los árboles en fructificación. Además, se observó el consumo de especies que estaban a menos de 50 cm del suelo (p.e: *Melothria pendula*, *Passiflora serratifolia* y *Sygonium sp.*), las cuales constituyeron en conjunto el 4.0% de la dieta, similar a lo invertido a *Psidium guajaba* (4.4%) que es considerada una especie principal de la dieta. Este comportamiento y uso de especies en estratos bajos, sugiere que el consumo en el suelo probablemente está aportando nutrientes que podrían estar complementando la dieta cuando la diversidad de especies arbóreas es baja (Pozo-Montuy *et al.* 2013).

Descripción de la dieta por medidas de ingesta

El tipo y número de partes vegetales usados por los monos tuvo una notable variación mensual, relacionada con la disponibilidad de los mismos. Donde según el tiempo (TA) empleado en cada parte se observaron meses con alta folivoría (p.e.: Noviembre y Diciembre), y meses de alta frugivoría (p.e.: Octubre), dando como resultado una dieta primordialmente folívora (con más del 50% de la dieta) en todo el muestreo. Con el número de unidades consumidas por evento se observó un patrón similar donde se describe la dieta como principalmente folívora. Por lo contrario, con la estimación del peso fresco y seco, se describe una dieta 50% frugívora en peso húmedo, pero en peso seco se describe como folívoro-frugívora. Esta última medida es muy importante porque representa la cantidad en masa ingerida, donde realmente está la materia orgánica que les proporciona los ingredientes nutricionales para incorporar la energía (Felton *et al.* 2009; Rothman *et al.* 2012).

En peso húmedo, o sea al momento en que es seleccionado el alimento, los frutos maduros e inmaduros tuvieron la misma contribución porcentual, lo que sugiere que al momento de comerlo incorporaban el mismo peso. Por lo contrario si se observa desde el punto de vista del peso seco ingerido, consumieron mayor masa orgánica de frutos maduros, mostrando que los FV tienen mayor cantidad de humedad, siendo un factor determinante en la selección. Aparentemente los monos seleccionaron de igual forma las hojas jóvenes y maduras de acuerdo al peso húmedo, pero al final consumieron mayor masa en peso seco de hojas maduras, mostrando la misma proporción en el TA específicamente de hojas. A diferencia de las otras partes vegetales, la contribución porcentual de las flores no difiere entre medidas de ingesta y podría ser la única parte vegetal que es descrita de igual manera por las tres variables de ingesta y el tiempo. Sin embargo, al no presentarse mucho consumo de éstas ya las pocas especies disponibles en floración, puede no tener la suficiente variación temporal para que cambie la proporción en unidades, peso húmedo y seco.

El patrón temporal en el uso de las partes vegetales muestra un esquema diferente si se observa desde cada variable. Sí se describe el hábito alimenticio (folívoro o frugívoro) por el porcentaje de contribución entre hojas y frutas, la descripción de la dieta por cada variable sería diferente. Como un ejemplo, si determinamos la dieta cuando la parte vegetal contribuye más del 60%, de acuerdo al TA, en general, los monos presentan un comportamiento folívoro; en cambio, de acuerdo a la evaluación del peso húmedo consumido, presentarían un comportamiento frugívoro. Esta selección cambia en el tiempo de acuerdo a la disponibilidad de hojas y frutos. Las diferentes combinaciones de consumo de partes vegetales de acuerdo a las medidas de ingesta por temporada se muestran en la Tabla 5.

Como se observa, cada variable describiría un hábito diferente, en donde según el tiempo y la única temporada de hábito frugívoro sería en Lluvias, lo que concuerda con otros estudios en el mono aullador negro (Silva 1993; Milton 1978:1980; Silver *et al*, 1998; Williams-Guillen 2003; Pozo-Montuy *et al*. 2006; Ramírez-Julián 2010). En los meses de lluvias se asocia una alta fructificación especialmente de especies de la familia Moraceae y en la zona de estudio particularmente de *Spondias mombin*, no obstante, ésta no fue consumida por los grupos de estudio. En esta temporada los monos consumieron frutos de *Maclura tinctoria* y *Mangifera indica*, esta última es asincrónica y proporciona frutos en otros meses.

Tabla 5. Descripción de la dieta por cada medida de ingesta según el porcentaje de contribución de $\geq 60\%$ del total de cada una.

| Temporada | Medidas de Ingesta | | | |
|--------------------------|--------------------|-----------------|--------------------|---------------------------|
| | T. alimentación | Unidades | Peso Húmedo | Peso Seco |
| Lluvias | Folívoro-Frugívoro | Folívoro | Frugívoro | Frugívoro |
| Nortes | Folívoro | Folívoro | Folívoro-Frugívoro | Folívoro |
| Secas | Folívoro | Folívoro | Frugívoro | Frugívoro |
| Total¹ | Folívoro | Folívoro | Frugívoro | Folívoro-Frugívoro |

¹ Porcentaje total no depende de la descripción en cada temporada sino de los valores de ingesta totales sumados y determinando su contribución porcentual en todo el muestreo.

Asimismo, de acuerdo a las Unidades consumidas muestran un patrón dietético donde en todos los meses son de hábito folívoro. Sin embargo como ya se ha mencionado, el manejo de cada parte vegetal es diferente y donde pueden consumir más hojas por minuto que frutos. La estimación por unidades ingeridas solo serviría como descriptora de manejo sí se relacionara con el tiempo de alimentación y para la posterior estimación de la masa fresca consumida. Con la estimación del peso húmedo hay una descripción muy diferente a las anteriores, donde en las tres temporadas hay una importante contribución de los frutos, pero en la temporada de nortes se describe un hábito folívoro-frugívoro, sin embargo la frugivoría depende de la disponibilidad de las plantas en fructificación. Además, es probable que los frutos sean seleccionados por encima de las hojas debido a la alta cantidad de agua que poseen (Hojas 30% peso humedad y frutos 90%) (Milton 1980; Felton *et al.* 2009).

Considerando el peso seco ingerido, el cual es un factor determinante en la nutrición y de prioridad para el análisis de ecología nutricional (Felton 2009), con nuestras observaciones se describe una dieta frugívora en dos temporadas, sin embargo la determinación en las temporadas de nortes y lluvias excedió por muy poco el límite establecido ($\geq 60\%$), sugiriendo que en estas dos épocas hubo contribuciones muy importantes de materia seca por las hojas y frutos. No obstante, la frugivoría depende del número de árboles en fructificando, entonces la premisa “*A. pigra es tan frugívoro como puede y tan folívoro como necesita*” se ajusta perfectamente en este escenario, ya que por la masa vegetal consumida finalmente conformaría un perfil **Folívoro-Frugívoro**, por el contrario, las otras variables que describirían perfiles muy diferentes. Entonces el perfil observado por el peso seco articularía perfectamente con el descrito por el tiempo de

alimentación en lugares con bosques de mayor diversidad y menos perturbados (Silver *et al.* 1998; Estrada *et al.* 2002; Pavelka y Knopff 2004; De Laiglesia *et al.* 2009).

Medidas de ingesta como indicadores del manejo de partes vegetales.

En el forrajeo, la obtención y manejo de los alimentos son determinantes en el gasto energético, y según la teoría de forrajeo óptimo dependiendo de la estrategia que se use, será la incorporación neta de energía (MacArthur y Pianka 1966; Pirolli 2007). En este estudio se encontró una relación entre el tiempo de alimentación y el número de unidades consumidas, esto sugiere un evidente manejo de las partes vegetales debido a que, independiente del tamaño y forma, invierten tiempo al consumo de un ítem dependiendo de la cantidad de unidades. Por otro lado, el tiempo no tuvo relación con alguna otra medida de ingesta, indicando que el tiempo de alimentación no está explicando la masa consumida, pero es un indicador del esfuerzo de forrajeo y no de la preferencia ni la cantidad real consumida (Altmann 1974; Chivers 1998; Zinner 1999). Entonces, el manejo de las partes vegetales puede estar influenciando el tiempo alimentación, pero esta relación es independiente de la cantidad y la preferencia. Por otro lado, se encontró relación entre el peso húmedo y seco ingerido debido a que ambas medidas (masa) están ligadas, ya que la masa seca ingerida depende del porcentaje de humedad que posean las partes vegetales. El propósito de medir la ingesta alimentaria es obtener información cuantitativa de las cantidades de energía y nutrientes disponibles para el metabolismo (Rutishauser 2005). Sin embargo la masa ingerida por sí sola no provee ésta información, pero es la mejor forma para describir la incorporación de alimentos para los individuos (Rutishauser 2005).

La tasa de ingestión de unidades mostro que posiblemente las formas y tamaños pueden influenciar los números de unidades consumidas por minuto (Altman 1996). Los resultados sugieren que por unidad de tiempo, consumen más hojas jóvenes seguido de hojas maduras y frutos. Los frutos al ser de mayor tamaño y por tener mayor masa fresca, probablemente influyen en el manejo y así en el tiempo de consumo. Además del tamaño y la forma que tienen las hojas, probablemente el porcentaje de humedad de las partes vegetales pueda influir en el manejo y así en el número de unidades que se consuman (Altman 1996). Como conclusión, los trabajos que toman el tiempo como una variable explicativa de la alimentación, pueden estar ignorando la manipulación de las partes escogidas, y así despreciando factores que influyen la selección e ingesta de alimentos.

ASPECTOS NUTRICIONALES DE LA DIETA DEL MONO AULLADOR NEGRO (*Alouatta pigra*) EN UN AMBIENTE FRAGMENTADO.

INTRODUCCIÓN

Como se detalló en el capítulo anterior, los monos aulladores de Balancán usaron un limitado número de especies de árboles (n=16) de alimentación por poca diversidad del sitio como consecuencia de la pérdida de hábitat (Arroyo-Rodríguez y Dias 2012). En nuestro estudio, el comportamiento de forrajeo es similar a lo encontrado para la misma especie y otros aulladores en las mismas condiciones (Chaves y Bicca-Marques 2010). Nuestras observaciones confirman que los monos invierten más tiempo en el forrajeo de hojas que frutos (Pozo-Montuy y Serio-Silva 2006). La selección de partes vegetales según la masa seca ingerida muestra las verdaderas necesidades de alimentación ya que es de donde los monos obtienen los nutrientes (Felton *et al* 2009). Por tanto, la comprensión de los aspectos nutricionales de los alimentos por estos primates es importante para evaluar las estrategias de alimentación, selección de alimentos, elección de hábitat, patrones de movimiento y comportamiento social (Altmann, 1996; Felton *et al.* 2009).

De acuerdo a la fenología de los árboles de alimentación, los monos tienen que hacer un balance en el consumo de diferentes partes vegetales disponibles, ya que los alimentos que consumen a través de las temporadas deben poder cumplir sus requerimientos nutricionales (Milton 1979; Chapman *et al.* 2003). Milton (1979; 1980) encontró que los monos aulladores de manto (*Alouatta palliata*) tienen requerimientos energéticos específicos y eligen hojas que tienen alta la relación proteína-fibra y altos niveles de digestibilidad, mostrando así la selectividad tanto temporal como nutricional. Por otro lado, los paisajes agroforestales y ganaderos proveen una oportunidad para evaluar las adaptaciones y las estrategias de forrajeo tanto del comportamiento como la calidad nutricional del alimento (Williams-Guillen 2003). Debido a que los remanentes boscosos presentan una calidad nutricional baja respecto a los bosques conservados y probablemente los monos podrían tener limitantes en la adquisición de nutrientes (Chapman *et al.* 2003). De acuerdo a esto, el objetivo de este capítulo es evaluar el contenido nutricional de la dieta del mono aullador negro en cuanto a proteína cruda (CP), proteína disponible (AP), grasa cruda (CF), fibra neutro detergente (NDF) y fibra ácido detergente (ADF) carbohidratos solubles en agua (WSC), Carbohidratos no estructurales (TNC), cenizas (ASH), taninos y minerales

(Micronutrientes) (Ca, P, Mg, K, Na, Fe, Zn, Cu, Mn, Mo) de la dieta del mono aullador negro y evaluar si difiere entre temporadas climáticas (Lluvias, nortes y secas).

METODOLOGÍA

Colecta de muestras. En el apartado de metodología general se describe los métodos de colecta de muestras para los análisis. Se obtuvieron muestras de la misma parte vegetal en varios meses, Igualmente hubo meses que no hubo consumo de una parte y al otro mes si, por lo que no hubo colecta de algunas de ellas, sin embargo algunas partes vegetales presentaron consumo en las tres temporadas climáticas. Por tanto se realizó la colecta de partes vegetales por mes independientemente si ya había sido recolectada el mes anterior, de igual forma como hubo pocas especies de plantas de uso, se obtuvo una evaluación de la variación nutricional por parte vegetal por temporada. Las partes vegetales colectadas fueron catalogadas como en el capítulo anterior en hojas maduras (HM), hojas jóvenes (HJ), frutos maduros (FM), frutos verdes (FV), flores (FL) y otros (O).

Análisis del contenido nutricional. Los análisis del contenido nutricional de las muestras se realizaron en el *Nutritional Ecology Laboratory* del *Hunter College of the City University of New York, NY, USA*, mientras que los análisis de cenizas y minerales se enviaron para su procesamiento al *Forage Testing Laboratory of Dairy One Inc, Ithaca (New York, USA)*. En el laboratorio, las muestras previamente secadas en campo fueron molidas en un molino Wiley® a través de un tamiz de 1-mm. Posteriormente, fueron secadas nuevamente a 105 °C en un horno para remover la humedad atmosférica absorbida y así calcular el peso seco (DM); todos las pruebas subsecuentes fueron calculados en bases seca (%DM).

Los contenidos de las diferentes porciones de fibra fueron analizadas en cada muestra secuencialmente primero para NDF con alfa-amilasa (4ml) y sulfato de sodio (20g), seguido de ADF con las cenizas residuales del proceso anterior y por último para ADL (Van Soest *et al.* 1991). Se emplearon bolsas filtradoras usando un *A200 fiber analyzer* (ANKOM, Macedon, NY). El Nitrógeno de la muestra fue determinado usando un analizador *Leco FP-528 Combustion analyser* (AOAC 1996), el cual multiplica la fracción de N por 6.25 y así se obtuvo el contenido de proteína (Rothman, 2007). Para calcular la proteína disponible (AP) primero se realizó el

procedimiento utilizado para ADF directo (para eliminar el N presente en estructuras lignocelulósicas de la fibra) y las cenizas resultantes fueron analizadas de igual forma que CP. El valor del nitrógeno insoluble en detergente ácido (ADIN), indica el porcentaje de CP que es prácticamente indigerible por el animal y con el valor resultante se sustrae a %CP de la muestra y así se obtiene el valor de %AP. Las grasas crudas fueron determinadas mediante el método adaptado de *ANKOM*, donde se determina la CF mediante la extracción con éter de petróleo y se obtienen triglicéridos con pequeñas cantidades de otros lípidos (AOCS, Standard Procedure AM 5-04 2009). El método *ácido fenol-sulfúrico* de Dubois *et al* (1956) fue usado para medir los carbohidratos solubles en agua usando Sacarosa como estándar.

Los carbohidratos no-estructurales fueron calculados por sustracción con la siguiente formula: $100 - (\%NDF + \%CF + (\%CP - \%AP) + \%ASH)$. Los minerales se analizaron utilizando un *Thermo IRIS Advantage HX* o *ICAP 6300 Inductively Coupled Plasma (ICP) Radial Spectrometer* después de la digestión de microondas (método realizado por *Dairy one Inc.*).

La energía metabolizable (EM), que es el valor energético del alimento asimilado y utilizado, fue calculada a partir de la ecuación modificada donde se incluyeron los coeficientes de eficiencia digestiva para la especie (Espinosa-Gómez 2008):

$$EM_{Api} = [(9 * CF * 0.75) + (4 * CP * 0.75) + (4 * NDF * 0.78) + (4 * TNC * 0.84) + (4 * WCS)]$$

EM_{Api} es la energía (kcal) metabolizable que *Alouatta pigra* puede extraer de 100 g de materia seca. CF es la grasa cruda, CP la proteína cruda, NDF es la fibra neutro-detergente, TNC carbohidratos no-estructurales totales y WCS son los carbohidratos solubles en agua. Los coeficientes de eficiencia digestiva se obtuvieron a partir de dietas experimentales de frutos y hojas de distintas especies de árboles, los cuales fueron obtenidos de donde exactamente los monos las tomaban y a partir de estudios comportamentales previos para determinar así las especies vegetales más usadas (Espinosa-Gómez 2008). Se utilizaron estos valores debido a que la dieta suministrada contiene varias de las especies vegetales que las tropas de este estudio utilizaron, sin embargo el valor energético EM_{Api} resultante tiene que ser tomado con cautela pues en dicho estudio los monos bajaron rápidamente de peso lo que significaría que la dieta ofrecida no cumplió a cabalidad sus requerimientos o fue un efecto del estrés por el cautiverio. Por otro lado, los mismos métodos de seguimiento para determinar los patrones de forrajeo

fueron usados para calcular la ingesta alimenticia diaria. Con el método de conteo de unidades, la cantidad de peso fresco consumido al día fue calculado (ver METODOS GENERALES). Finalmente, para calcular la contribución en DM de cada nutriente para las partes vegetales consumidos se usaron los siguientes cálculos:

$$N_{dieta} = (N_i \times wDM_i)$$

Donde N_{dieta} = el nutriente, N_i = el valor del nutriente en base seca y wDM_i = la proporción de consumo de cada parte vegetal de la dieta en materia seca (DW). De esta forma se calculó en general la media del consumo diario de NDF, ADF, FAT, AP y TNC. Por último para calcular la incorporación energética diaria, sin incluir los valores de eficiencia digestiva, se estimó la cantidad de energía (kJ) metabólica ingerida para cada evento alimenticio por parte vegetal, de esa forma se obtuvo un valor medio para hembras y machos por temporada climática. El valor resultante se dividió entre la masa corporal metabólica (MBM) para tener los kJ/MBM/día. El valor de MBM se obtuvo a partir de la fórmula $W^{0.762}$, donde W es el peso de los individuos, que para Balancán se ha encontrado pesos promedio para hembras adultas de 5.5 kg y machos adultos de 8.3 kg y un peso promedio para *Alouatta pigra* de 6.6 kg.

RESULTADOS

Composición nutricional de las partes vegetales

Se analizaron un total de 58 muestras de diferentes partes vegetales, varias de ellas fueron tomadas de las mismas especies en diferentes temporadas (Lluvias N=24; Nortes N=14; Secas N=20). El valor promedio de los nutrientes de las partes vegetales fue alto para las fibras, mientras que los valores de proteína se mantuvieron dentro de lo esperado. Se encontraron diferencias significativas entre las categorías de alimentos en cuanto a CP, AP, WSC, TNC, $EM_{A_{pi}}$ (Tabla 6). Por otro lado, no se encontraron diferencias en el contenido de ADF y NDF para todos los alimentos analizados, asimismo en CF, ADL y ASH. Particularmente, no se encontraron diferencias significativas entre el contenido de ADF y NDF entre hojas maduras y hojas jóvenes (U = 228, P = 0.45, N = 46; U = 207, P = 0.22, N = 46 respectivamente), asimismo no hubo diferencias en AP de estos ítems (U = 234, P = 0.17, N = 46).

Tabla 6. Porcentaje de macronutrientes en base seca y contenido energético de las partes vegetales consumidas por *A. pigra*.

| Parte V. | N | NDF | ADF | ADL | CF | CP | AP | ASH | WSC | TNC | AP:ADF | EM _{Api} |
|--------------------|----|------|------|------|------|---------|---------|------|---------|---------|---------|-------------------|
| HM | 21 | 56.2 | 43.1 | 21.8 | 2.9 | 17.6 | 14.9 | 7.3 | 4.0 | 30.9 | 0.4 | 3.5 |
| <i>DE</i> | | 9.1 | 10.2 | 7.5 | 1.2 | 4.5 | 4.3 | 3.4 | 1.4 | 8.1 | 0.2 | 0.2 |
| HJ | 25 | 52.7 | 40.8 | 21.7 | 3.3 | 19.7 | 17.0 | 9.2 | 2.0 | 32.1 | 0.5 | 3.6 |
| <i>DE</i> | | 13.4 | 14.8 | 10.9 | 1.8 | 3.9 | 4.3 | 4.8 | 1.4 | 9.5 | 0.3 | 0.2 |
| FM | 5 | 43.5 | 34.4 | 17.7 | 8.6 | 11.9 | 10.5 | 5.5 | 18.0 | 41.0 | 0.4 | 3.7 |
| <i>DE</i> | | 10.2 | 8.3 | 8.9 | 9.1 | 6.0 | 6.3 | 2.7 | 14.0 | 5.5 | 0.3 | 0.3 |
| FV | 4 | 42.6 | 29.7 | 10.6 | 2.9 | 6.4 | 5.8 | 5.4 | 23.0 | 48.4 | 0.2 | 3.4 |
| <i>DE</i> | | 17.5 | 12.8 | 5.5 | 1.0 | 1.5 | 1.5 | 3.0 | 12.3 | 19.4 | 0.1 | 0.1 |
| O | 2 | 61.5 | 49.6 | 11.8 | 1.7 | 9.8 | 8.6 | 11.9 | 1.0 | 23.8 | 0.2 | 3.1 |
| <i>DE</i> | | 5.7 | 1.2 | 1.7 | 1.3 | 0.2 | 0.1 | 3.2 | 0.8 | 0.9 | 0.0 | 0.1 |
| FL | 1 | 49.2 | 41.3 | 7.8 | 3.4 | 25.9 | 24.0 | 4.5 | 12.0 | 41.0 | 0.6 | 3.9 |
| Kruskal-Wallis (H) | | 7.74 | 5.30 | 8.32 | 2.91 | 21.43** | 18.66** | 6.73 | 21.79** | 12.49* | 10.37 | 10.95* |
| <i>Pos hoc</i> | | | | | | FM ≠ HJ | FV ≠ HM | | HM ≠ FM | HM ≠ FV | HJ ≠ FV | FM ≠ FV |
| | | | | | | FV ≠ HM | FV ≠ HJ | | HM ≠ FV | HM ≠ FM | HM ≠ O | HM ≠ O |
| | | | | | | FV ≠ HJ | | | HJ ≠ FV | HJ ≠ FM | | |

ANOVA no-paramétrica (prueba de Kruskal-Wallis, H). Significativa **P<0.01 y *P<0.05. Los resultados *Pos hoc* para diferencias significativas entre partes vegetales (Prueba de Bonferroni corregido). NDF= fibra neutro-detergente; ADF= fibra ácido-detergente; ADL=lignina ácido detergente; CF=grasa cruda; CP=proteína cruda; AP=proteína disponible; ASH= cenizas; WSC=carbohidratos solubles e agua; TNC= carbohidratos no-estructurales totales; EM_{Api}= energía metabolizable (kcal/g) de los alimentos estimada a partir de los coeficientes de digestibilidad de *Alouatta pigra* (Espinosa-Gómez 2008). HM=hojas maduras; HJ=hojas jóvenes; FM=frutos maduros; FV=frutos verdes; O=Otros; FL=flores;

Las flores tuvieron el mayor contenido de AP y menor de fibras, además posee bajo contenido de ADL, sin embargo solo se analizó una muestra de este ítem. Los frutos, como era lo esperado, fueron los que tuvieron mayor proporción de WSC y TNC, pero muy bajo contenido de CP, AP y ASH. La energía metabolizable estimada fue mayor en flores, sin embargo como solo fue analizada una muestra, este valor no posee la varianza suficiente para aseverar que este resultado posee mayor energía. Las dos categorías de hojas tuvieron el mismo valor EM_{Api} en

promedio, y los frutos tuvieron un alto valor de energía metabolizable proporcionan (4 kcal/g y 9 kcal/g, respectivamente).

Tabla 7. Porcentaje de micronutrientes en base seca de las partes vegetales consumidas por *A. pigra*.

| Parte V. | N | Ca | P | Mg | K | Na | Fe | Zn | Cu | Mn | Mo | Ca:P |
|-----------------|-----------|------------|--------------|-------------|------------|--------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|--------------|
| HM | 4 | 1.8 | 0.208 | 0.35 | 2.4 | 0.016 | 78.5 | 32.3 | 9.8 | 80.5 | 0.43 | 8.62 |
| | <i>DE</i> | 1.2 | 0.030 | 0.19 | 2.5 | 0.021 | 42.0 | 28.1 | 2.8 | 67.1 | 0.25 | 5.90 |
| HJ | 9 | 2.4 | 0.307 | 0.38 | 2.9 | 0.016 | 125.8 | 52.4 | 11.6 | 39.0 | 1.30 | 8.73 |
| | <i>DE</i> | 0.8 | 0.095 | 0.09 | 1.5 | 0.010 | 107.8 | 36.7 | 5.5 | 12.4 | 1.26 | 3.78 |
| FM | 2 | 1.2 | 0.235 | 0.17 | 1.7 | 0.005 | 27.5 | 17.0 | 9.0 | 13.5 | 1.00 | 5.15 |
| | <i>DE</i> | 0.8 | 0.134 | 0.09 | 1.0 | 0.002 | 16.3 | 2.8 | 1.4 | 3.5 | 0.00 | 0.50 |
| FV | 3 | 0.4 | 0.157 | 0.11 | 1.7 | 0.008 | 23.0 | 11.0 | 12.0 | 6.3 | 0.15 | 2.10 |
| | <i>DE</i> | 0.3 | 0.064 | 0.05 | 0.5 | 0.005 | 16.5 | 3.6 | 9.5 | 2.5 | 0.10 | 1.07 |
| O | 2 | 1.6 | 0.450 | 0.24 | 4.0 | 0.008 | 35.5 | 29.0 | 11.0 | 10.0 | 0.40 | 3.59 |
| | <i>DE</i> | 0.1 | 0.014 | 0.08 | 1.4 | 0.000 | 6.4 | 9.9 | 2.8 | 1.4 | 0.14 | 0.21 |
| Promedio | | 1.8 | 0.272 | 0.30 | 2.6 | 0.013 | 82.0 | 36.3 | 10.9 | 36.9 | 0.89 | 6.840 |
| | <i>DE</i> | 1 | 0.111 | 0.15 | 1.6 | 0.012 | 84.9 | 31.2 | 5.0 | 38.2 | 0.97 | 4.356 |

HM=hojas maduras; HJ=hojas jóvenes; FM=frutos maduros; FV=frutos verdes; O=Otros;

FL=flores. Los valores de Ca, P, Mg, K y Na son reportados como %PS; los otros minerales $\mu\text{g/g}$ en base DM.

Aún cuando no se encontraron diferencias significativas en el contenido de las cenizas entre partes vegetales, sí hubo diferencias en algunos minerales analizados (Micronutrientes) (Tabla 7). Se halló diferencia en Ca ($H=10.04$, $P=0.039$, $N=20$) y se puede observar que las HJ tiene mayor cantidad que las HM, pero según la prueba *pos hoc* de Bonferrini, las diferencias son entre HJ y FV. Las diferencias en el contenido de fosforo ($H=10.45$, $P=0.032$, $N=20$), radican específicamente entre $HM \neq HJ$ y $FM \neq FV$ pero Otros, como tallos y peciolo, tienen significativamente mayor contenido que las otras partes. Además en la relación Ca:P se encontraron diferencias ($H=10.02$, $P=0.04$, $N=20$), entre las hojas y FV donde se observa que las hojas tienen mayor nivel en dicha proporción y FM tienen mayor cantidad de lo reportado para frutos consumidos por aulladores. Por lo contrario, no se encontraron diferencias en los valores

para K y Na (H=5.99, P=0.203, N=20; H=5.55, P=0.299, N=20). Asimismo, se puede observar que en general las hojas jóvenes tienen ligeramente mayor contenido de minerales que las HM, y que los FM débilmente más que los FV. Finalmente los frutos tuvieron menor contenido de minerales que las otras partes vegetales.

Selección de alimentos en relación al contenido de nutrientes

Debido a que varias partes vegetales fueron tomadas en diferentes meses o temporadas, en la Tabla 8 se muestra el promedio del contenido de macronutrientes por temporada que describen los cambios en la composición en la composición nutricional de las partes vegetales. Solo se encontraron diferencias en WSC (H=10.17, P=0.005, N=58), hallándose diferencia específica entre la temporada de lluvias y la temporada de secas (P=0.003); de igual forma para TNC (H=6.44, P=0.039, N=58) y específicamente entre ambas temporadas (P=0.036). En la temporada de lluvias fue en donde los alimentos presentaron el mayor nivel de fibras y el menor nivel de carbohidratos (WSC y TNC). En general, los niveles de los nutrientes disponibles de las plantas que fueron comidas se mantuvieron similares aunque los promedios fueron calculados a partir del total de varias partes vegetales, que en cuanto a su consumo, diferían entre meses. Del mismo modo los valores de EM_{api} demuestran que la energía disponible que pudiera ser digerida por los monos aulladores se mantiene similar entre temporadas.

Los aulladores escogen los alimentos en relación con el contenido de nutrientes y la cantidad de humedad que poseen, concentrándose en alimentos con altos niveles de proteína y azúcares simples y con bajos niveles de fibra. Sin embargo en este estudio, los monos aulladores negros de Balancán consumieron alimentos con altos niveles de fibra y valores de proteína similares durante en las tres temporadas de estudio. Las hojas maduras y jóvenes de las cinco especies principales consumidas en las tres temporadas presentaron valores altos de NDF y ADF (Tabla 9). Particularmente *I. edulis* fue la especie más consumida por los monos, de la cual no se hallaron diferencias en los nutrientes entre hojas maduras y jóvenes, ni entre temporadas. Pero al mismo tiempo fue la especie que aportó mayor cantidad de azúcares solubles y por lo que probablemente fue mayormente seleccionada debido a la poca diversidad de frutos en la zona de estudio. Asimismo se obtuvo el valor nutricional de ítems de tres especies que en una temporada fueron ignorados y en otra comidos, en donde como es el caso de las hojas jóvenes de *A. leucocalyx*, solo se observan diferencias en el contenido WSC y TNC. Finalmente, en las hojas

jóvenes de *G. ulmifolia* la relación proteína:fibra de lo ignorado fue mayor que lo consumido, pero el contenido de grasas fue mucho menor, lo que pudo afectar la selección. Williams-Guillen (2003) para *A. palliata* y Amato (2013) para *A. pigra*, muestran que el tiempo invertido para hojas fue alto, pero el consumo en gramos/minuto fue mayor para los frutos (Tabla 10). Sin embargo, las tasas anteriores son hechas a partir de tasas de conteo de unidades por minuto y multiplicadas por el tiempo de alimentación, y para el presente estudio se calcularon a partir de conteos totales de unidades por evento alimenticio (Unidades/Tiempo de alimentación/Evento alimenticio).

Tabla 8. Porcentaje promedio de macronutrientes en base seca de la dieta de *A. pigra* durante las tres temporadas climáticas.

| Temporada | N | NDF | ADF | ADL | CF | CP | AP | ASH | WSC | TNC | EM _{api} |
|-----------|----|-------|-------|-------|------|-------|-------|------|-------|-------|-------------------|
| Lluvias | 24 | 57.08 | 45.11 | 21.38 | 3.04 | 16.74 | 14.22 | 7.68 | 3.00 | 29.68 | 3.51 |
| <i>DE</i> | | 11.10 | 10.78 | 8.51 | 3.01 | 4.61 | 4.03 | 3.56 | 6.00 | 9.16 | 0.20 |
| Nortes | 14 | 50.85 | 39.66 | 19.19 | 3.07 | 16.66 | 14.27 | 7.91 | 5.00 | 35.78 | 3.52 |
| <i>DE</i> | | 15.54 | 16.46 | 13.70 | 1.96 | 5.81 | 5.25 | 4.47 | 8.00 | 14.73 | 0.19 |
| Secas | 20 | 48.87 | 35.91 | 19.03 | 4.34 | 17.84 | 15.59 | 8.34 | 9.00 | 36.20 | 3.60 |
| <i>DE</i> | | 9.82 | 10.12 | 7.20 | 4.02 | 7.03 | 6.99 | 4.85 | 11.00 | 7.38 | 0.24 |

NDF= fibra neutro-detergente; ADF= fibra ácido-detergente; ADL=lignina ácido detergente; CF=grasa cruda; CP=proteína cruda; AP=proteína disponible; ASH= cenizas; WSC=carbohidratos solubles e agua; TNC= carbohidratos no-estructurales totales; EM_{api}= energía metabolizable (kcal/g).

Tabla 9. Contenido de nutrientes (% en base seca) de hojas maduras y hojas jóvenes de las especies principales de alimentación, comidas e ignoradas por temporada climática.

| Especie | Temporada | Hoja Madura | | | | | | | | Hoja Joven | | | | | | | |
|---------------------------|-----------|-------------|----------|----------|---------|----------|---------|----------|----------|------------|----------|----------|---------|----------|---------|----------|----------|
| | | N | NDF | ADF | FAT | AP | WSC | TNC | CP:ADF | N | NDF | ADF | FAT | AP | WSC | TNC | CP:ADF |
| <i>Inga edulis</i> | Ll (co) | 3 | 66.2±2.2 | 56.2±2.9 | 1.4±0.4 | 15.9±1.8 | 2±1 | 22.5±4.7 | 0.4±0.01 | 3 | 66.6±8 | 55.9±9.2 | 1.4±0.7 | 15.7±1.6 | 2.5±1.8 | 22.5±7.6 | 0.4±0.02 |
| | No (co) | 2 | 62.9±1.5 | 50.2±3.0 | 1.7±0.7 | 16.5±1.8 | 2±1.4 | 26.1±3.5 | 0.4±0.06 | 2 | 70.9±1.1 | 66.4±1.5 | 1±0.2 | 13.9±1.3 | 1.1±1.2 | 20±12.9 | 0.3±0.06 |
| | Se (co) | 2 | 62.5±0.5 | 47.2±1.6 | 2.2±0.3 | 16.5±0.4 | 3.5±0.7 | 27.5±1 | 0.4±0.01 | 2 | 59.6±4.5 | 46±3.5 | 1.4±0.2 | 17.9±2.8 | 2±1.4 | 32.4±4.8 | 0.5±0.08 |
| <i>Albizia leucocalyx</i> | Ll (co) | 1 | 66.2 | 50.0 | 3.7 | 20.2 | 1.0 | 25.2 | 0.4 | 1 | 66.7 | 50.8 | 3.3 | 18.4 | 1.0 | 95.3 | 0.4 |
| | Ll (ig) | 1 | 66.8 | 50.6 | 2.8 | 17.7 | 0.4 | 23.2 | 0.4 | 1 | 63.7 | 50.0 | 3.0 | 16.2 | 1.0 | 26.3 | 0.4 |
| | No (co) | 0 | NA | NA | NA | NA | NA | NA | NA | 1 | 62.8 | 44.3 | 2.2 | 22.6 | 1.0 | 28.6 | 0.6 |
| | Se (co) | 2 | 42.8±6.5 | 31.4±5.6 | 4.1±0.6 | 23±1.9 | 5.5±0.7 | 46.9±6.7 | 0.7±0.06 | 1 | 53.3 | 38.4 | 3.0 | 22.9 | 1.0 | 36.1 | 0.6 |
| <i>Mangifera indica</i> | Ll (co) | 1 | 52.5 | 40.5 | 3.4 | 9.2 | 1.0 | 34.3 | 0.3 | 0 | NA | NA | NA | NA | NA | NA | NA |
| | No (co) | 2 | 46.1±1.4 | 33.2±1.9 | 3.6±0.4 | 9.5±0.4 | 3.5±3.5 | 39.8±1.1 | 0.3±0.02 | 0 | NA | NA | NA | NA | NA | NA | NA |
| <i>Guazuma ulmifolia</i> | Ll (co) | 0 | NA | NA | NA | NA | NA | NA | NA | 1 | 52.8 | 38.5 | 3.3 | 12.1 | 1.0 | 32.6 | 0.4 |
| | Ll (ig) | 0 | NA | NA | NA | NA | NA | NA | NA | 1 | 51.6 | 33.6 | 2.2 | 15.3 | 1.0 | 32.6 | 0.5 |
| | Se (co) | 1 | 50.5 | 19.7 | 4.1 | 15.8 | 10.0 | 31.7 | 0.9 | 0 | NA | NA | NA | NA | NA | NA | NA |
| <i>Tabebuia rosea</i> | Ll (ig) | 1 | 63.9 | 52.5 | 2.0 | 12.1 | 2.0 | 21.1 | 0.3 | 1 | 58.9 | 50.7 | 3.8 | 14.5 | 1.0 | 21.9 | 0.4 |
| | No (co) | 2 | 54.9±0.8 | 43±1.5 | 2.3±1.3 | 11.1±2.1 | 4.5±0.7 | 30±0.4 | 0.4±0.06 | 0 | NA | NA | NA | NA | NA | NA | NA |
| | Se (co) | 1 | 50.2 | 41.4 | 3.6 | 11.8 | 8.0 | 34.6 | 0.4 | 2 | 54.5±6.4 | 46.1±4.6 | 3.6±0.3 | 12.3±1.1 | 5±0 | 27.1±4.9 | 0.4±0.05 |

Ll=Temporada de Lluvias, No=Nortes, Se=Secas. co=Consumido, ig=ignorado. NA= No Analizado.

Tabla 10. Valor medio de la tasa de incorporación de materia seca (g/min) para especies del género *Alouatta sp.*

| Fuente | Especie | Hoja madura | Hoja joven | Fruto maduro | Fruto Verde | Flores |
|------------------------------------|---------------------|-------------|------------|--------------|-------------|--------|
| Williams-Gullien 2003 ¹ | <i>A. palliatta</i> | 2.6 | 5.3 | | 6.78 | 1.79 |
| Amato 2013 ¹ | <i>A. pigra</i> | 1.6 | 1.8 | 5.8 | 2.43 | 0.63 |
| Presente estudio ² | <i>A. pigra</i> | 1.3 | 1.0 | 2.9 | 5.1 | 1.8 |

¹ Calculado a partir de la tasa: Unidades de partes en 1 minuto x minutos del evento alimenticio

² Calculado a partir de la tasa: Unidades de partes totales/Tiempo de alimentación/Evento alimenticio

Incorporación diaria de nutrientes y energía. Los monos aulladores consumieron en promedio 530.79 ± 350 g de materia húmeda (fresca) y 115.57 ± 78 g de materia seca por día. No hubo diferencias significativas en el consumo de materia húmeda y materia seca entre temporadas climáticas ($H=0.27$, $P=0.42$, $N=15$ y $H=0.21$ $P=0.53$, $N=15$), ni entre los grupos estudiados ($U = 224$, $P = 0.17$, $N = 30$). Sin embargo, en la temporada de secas fue donde hubo menor ingesta total en peso seco, pero los ítems seleccionados aportaron mayor cantidad de humedad que las otras temporadas.

En materia seca, el promedio diario de incorporación de nutrientes fue de $38\% \pm 1.7$ de fibra neutro-detergente (NDF), $29.4\% \pm 1.3$ de fibra ácido-detergente (ADF), $3.4\% \pm 0.2$ de grasa cruda (CF), $10\% \pm 0.4$ de proteína disponible (AP) y $35\% \pm 1.8$ de carbohidratos no-estructurales (TNC). La media de incorporación diaria fue estimada con la materia seca diaria consumida de cada parte vegetal y su calidad, la cual comprendió para los nutrientes más importantes: 63.9 g de NDF, 48.8 g ADF, 5.6 g CF, 16.7 g de AP, 17 g WSC y 58.6 g de TNC.

Por otro lado, a partir de los análisis focales con la estimación de incorporación de alimento y el contenido calórico, los individuos mostraron una media de incorporación calórica diaria de 361.46 kJ/MBM (masa corporal metabólica) (Tabla 11). Además, se encontraron diferencias significativas en la incorporación energética diaria entre machos y hembras adultas ($U= 121$, $P=0.004$, $N=46$), pero no se encontraron diferencias en la incorporación energética diaria en hembras adultas por temporada ($H=0.67$, $P=0.7$, $gl=2$ $N=29$) y pese a que aparentemente hay desigualdad en la media de energía incorporada en los machos adultos, no se encontraron diferencias ($H=0.42$, $P=0.8$, $gl=2$ $N=13$).

Tabla 11. Energía diaria promedio incorporada (kJ/MBM/día) para machos y hembras adultas de *Alouatta pigra* por temporada climática.

| | Energía proteica | Energía no-proteica¹ | Energía total |
|------------------------|-------------------------|--|----------------------|
| <i>A. pigra</i> | 65.6 ± 30.8 | 295.9 ± 163.4 | 361.5 |
| HA | 84.3 ± 38.2 | 376.9 ± 195.1 | 461.2 |
| MA | 43.7 ± 22.8 | 201.4 ± 219.9 | 245.0 |
| Lluvias | | | |
| HA | 83.6 ± 45.7 | 356.7 ± 128.2 | 440.3 |
| MA | 54.5 ± 33.5 | 322.8 ± 401.2 | 377.3 |
| Nortes | | | |
| HA | 94.4 ± 39.6 | 394.48 ± 208.6 | 488.9 |
| MA | 38.8 ± 15.7 | 152.62 ± 91.6 | 191.5 |
| Secas | | | |
| HA | 71.4 ± 23.8 | 378.0 ± 260.6 | 449.5 |
| MA | 39.7 ± 24.5 | 147.1 ± 70.7 | 186.9 |

¹Energía no-proteica= carbohidratos + grasas

DISCUSIÓN

Selección de alimento y contenido nutricional

Las partes vegetales consumidas mostraron diferencias significativas en cuanto a proteína y carbohidratos, especialmente entre hojas y frutos, como ha sido encontrado por Glander (1981), Miton (1979; 1998), Silver *et al.* (2000), y Williams-Guillen (2003) para otras especies de monos aulladores. Estos autores enfatizan que la selección de material foliar como alimento depende de la proteína y la fibra contenida, sin embargo en este estudio no se encontraron diferencias en el contenido de fibras y proteínas entre hojas jóvenes y maduras. De igual manera este patrón fue descrito por Glander (1981) y Williams-Guillen (2003) para *Alouatta palliata*. Este último estudio fue desarrollado en un hábitat agroforestal con plantaciones de café inmersas en los fragmentos donde habitaban los monos, lo que probablemente sugiere, al igual que en este estudio, la no diferencia en el contenido de fibras, puede ser consecuencia de la poca disponibilidad y diversidad de plantas en hábitats con alta perturbación (Tabla 12). Asimismo, nuestras observaciones indican que los monos en Balancán, consumieron mayor cantidad de hojas maduras que jóvenes según la materia seca ingerida, demostrando una preferencia hacia las hojas

maduras en las tres temporadas de estudio. Sin embargo, el contenido de azúcares solubles fue mayor en hojas maduras, lo que sugiere que la selección de éstas sea por la baja diversidad de especies vegetales en fructificación.

A diferencia de otros estudios la relación proteína-fibra fue baja, demostrando el alto consumo de fibra por los monos en nuestro sitio de estudio y por el contrario, la media del contenido de proteína cruda de las hojas maduras se mantuvo dentro de los estándares (17.6%) respecto a otros estudios con monos aulladores (NRC 2003). Particularmente el contenido proteico en las hojas de una especie vegetal altamente usada como *Albizia leucocalyx*, mostro valores altos de proteína disponible en base seca, pero no así en los meses en que la planta no fue consumida, dando un ejemplo de la posible selección de hojas por su contenido proteico (Milton 1979).

Tabla 12. Porcentaje de proteínas y fibras del material foliar consumido por algunas especies de monos aulladores.

| Especie | Hojas Maduras | | | | Hojas Jóvenes | | | | Fuente |
|------------------------|---------------|-------------|-------------|------------|---------------|-------------|-------------|------------|-----------------------------|
| | CP | NDF | ADF | CP:ADF | CP | NDF | ADF | CP:ADF | |
| <i>A. palliata</i> | 9.3 | 43.0 | -- | -- | 15.0 | 42.0 | 28.7 | 0.6 | Milton (1979; 1980) |
| <i>A. palliata</i> | 19.5 | 48.4 | 36.6 | 0.6 | 22.3 | 44.2 | 37.2 | 0.7 | Williams-Guillen (2003) |
| <i>A. seniculus</i> | 16.6 | 57.2 | 40.5 | 0.4 | 21.2 | 54.4 | 36.4 | 0.6 | Oftedal (1991) |
| <i>A. pigra</i> | 18.3 | 53.9 | 33.7 | 0.6 | 23.6 | 49.4 | 35.0 | 0.8 | Silver <i>et al.</i> (2000) |
| <i>A. pigra</i> | 17.6 | 56.2 | 43.1 | 0.4 | 19.7 | 52.7 | 40.8 | 0.5 | Presente estudio |

NDF= fibra neutro-detergente; ADF= fibra ácido-detergente; CP= proteína cruda.

Conjuntamente el consumo de fibra hecho por los aulladores genera un efecto en la relación proteína:fibra, donde los monos de Balancán seleccionaron hojas con bajo contenido proteico y alto contenido de fibras. Sin embargo, *Alouatta pigra* posee una alta digestibilidad de fibras en comparación con otras especies de aulladores (Espinosa-Gómez 2008; Tabla 13). Esta asimilación alta de fibra les puede proveer una fracción energética mayor que la de sus congéneres. No obstante, en dicho estudio encontraron que las dietas con alto contenido de fibra ácido-detergente reducían la digestibilidad de materia seca, demostrando que estos primates fermentadores cecales sí tienen menor habilidad de digerir dietas con alto contenido de fibra (Espinosa-Gómez 2008).

Tabla 13. Eficiencia digestiva de cuatro componentes de fibra en monos aulladores, expresado en porcentaje de digestibilidad (Tomado de Espinosa-Gómez 2008).

| Especie | NDF | ADF | Celulosa | Hemicelulosa |
|---------------------------|------------|------------|-----------------|---------------------|
| <i>Alouatta palliata</i> | 52.6 | 46.2 | 44.5 | 66.8 |
| <i>Alouatta seniculus</i> | 44.8 | 39.5 | 37.3 | 56.4 |
| <i>Alouatta pigra</i> | 66-78.8 | 68-75.8 | 69.3-81.5 | 64.1-86.1 |

Como fue observado por Silver *et al.* (2000) los dos tipos de frutos tuvieron menor concentración de fibra (NDF \approx 43, ADF \approx 34). Además tuvieron menor contenido de proteínas y mayor contenido de carbohidratos solubles, resultando en mayor energía metabolizable (Milton 1980; Serio-Silva *et al.* 2002). Particularmente los frutos de *Maclura tinctoria* y *Mangifera indica*, tuvieron valores altos de EM (17 y 15 kJ/g, respectivamente), donde esta última fue consumida en varios meses, siendo un recurso importante anual contribuyendo hasta el 10.2% del total de materia seca ingerida. Los frutos verdes tuvieron un mayor contenido de azúcares solubles y no-estructurales, así como de contenido de agua. En cambio, los frutos maduros tuvieron mayor contribución en el consumo de materia seca (FM= 32%; FV= 21%). Asimismo los frutos verdes fueron un constituyente importante en la temporada de nortes y secas, las cuales son temporadas caracterizadas por la escasez de frutos maduros. Las flores, con un alto contenido proteico (24% AP), fueron probablemente un constituyente importante en nortes ya que fueron altamente consumidas (7% contribución en peso seco ingerido). Finalmente se puede observar un balance en la ingestión de nutrientes, donde los diferentes ítems alimenticios presentan características nutricionales particulares que ayudan a suplir los requerimientos diarios.

Temporalmente, en lluvias y secas solo hubo diferencias en el contenido de carbohidratos, debido al consumo de frutos en las diferentes épocas. Estudios en el área demuestran picos de fructificación en lluvias (Pozo-Montuy y Serio-Silva 2006; Ramírez-Julián 2010), y en el presente estudio, observamos la fructificación de *Mangifera indica* y *Guazuma ulmifolia*, por tanto estas diferencias en el contenido nutricional promedio entre temporadas se debe a la disponibilidad de frutos que en ambientes perturbados llega a ser un factor limitante por la baja diversidad vegetal (Pozo-Montuy *et al.* 2006). Por otro lado, en la temporada de nortes hubo bajo consumo de frutos y se caracterizó por una dieta folívora, sumado el alto consumo de flores que probablemente complementaron la ingesta

de carbohidratos. En las tres temporadas, en promedio los monos seleccionaron el alimento con la misma calidad nutricional, lo cual, aun cuando se observan diferencias en el contenido nutricional entre partes vegetales, no lo hubo en el promedio de la energía metabolizable promedio. Debido a que el contenido nutricional de los alimentos puede variar dramáticamente, los primates deben utilizar una mezcla de partes de plantas y especies vegetales para balancear la energía y la incorporación de nutrientes, y reducir las fibras y compuestos secundarios (Felton *et al* 2009; Rothman *et al* 2011)

Contenido mineral del alimento

Pese a que no hubo diferencias en el contenido de cenizas entre partes vegetales y a las pocas muestras analizadas en minerales (N=20), se encontró que las hojas son aparentemente un importante recurso de minerales, contribuyendo principalmente al contenido de calcio, hierro, magnesio y manganeso (Silver *et al.* 2000; Williams-Guillen 2003). Asimismo, las hojas jóvenes fueron las que mayor contenido de Ca tuvieron, discrepando con los valores reportados por Silver *et al.* (2000), donde encontró a las hojas maduras con mayor contenido. Además, en general en este estudio los valores promedio de Ca fueron más altos (2.2% PS) que lo reportado para otros estudios y particularmente las hojas jóvenes tuvieron una alta relación calcio:fosforo (Ca:P= 8.73) (Silver *et al.* 2000; NRC 2003; Williams-Guillen 2003; Behie y Pavelka 2012). El calcio es un importante constituyente del esqueleto, además es necesario en los nervios para la sinapsis, en los músculos para las contracciones y para el movimiento iónico de Na y K (NRC 2003).

Particularmente las hojas de *Guazuma ulmifolia* tenían alto contenido de Ca (3.35% BS) y una relación alta de Ca:P (16.75), lo cual sobrepasa lo reportado para *Aulladores*, asimismo esta especie vegetal fue la cuarta más usada en toda la dieta en las tres temporadas de estudio. Igualmente ha sido reportada por otros estudios en mono aullador negro de gran valor en la dieta (Silver *et al.* 2000; NRC 2003; Williams-Guillen 2003; Pozo-Montuy 2006; Behie y Pavelka 2012). En general, las hojas aparentemente no tienen altos contenidos de Cu, como si fue encontrado por Silver (2000). Las hojas jóvenes tienen mayor contenido de todos los minerales que las hojas maduras, sin embargo ingerieron menos masa, lo que sugiere que pueden ser un complemento de minerales ya que no se encontraron diferencias entre tipos de hojas en el contenido de los macronutrientes.

Estudios sobre *Ficus* muestran que poseen grandes cantidades de calcio y una alta relación Ca:P en comparación con otras partes de plantas sugiriendo que los *Ficus* pueden ser un importante fuente de calcio en la dieta de muchos animales (O'Brien *et al.* 1998). La relación Ca:P es un factor importante en la selección del alimento para muchos herbívoros (NRC 2003). Sin embargo para algunos aulladores, como es sugerido por Silver *et al.* (2000), tienen un acceso limitado a plantas de *Ficus* y por eso deben buscar una fuente alternativa de calcio. Los resultados de este estudio sugieren que *G. ulmifolia* pudiera ser una fuente arbórea alternativa de calcio debido a la poca presencia de individuos de *Ficus* en el área de estudio (Ramírez-Julián 2010). Asimismo, el consumo de fuentes alternas como lianas, que crecen en el estrato no-arbóreo, pudiera estar proveyendo altas cantidades de calcio.

En muchos herbívoros se ha identificado deficiencias en la adquisición de sodio (Na) y cobre (Cu) los cuales a su vez afectan la reproducción y reducen la supervivencia de los infantes (Nagy y Milton 1979); por ejemplo, la densidad de poblaciones de monos cola-roja, *Cercopithecus ascanius*, esta positivamente correlacionado con los niveles de Na y Cu en su dieta (Rode *et al.* 2006). Los monos aulladores son los más folívoros de los monos del nuevo mundo, por tanto la adquisición de minerales es de gran importancia debido a que aparentemente su asimilación es baja respecto a otros vertebrados folívoros, haciéndolos vulnerables a las deficiencias (Nagy y Milton 1979). Particularmente en este estudio se encontraron valores muy bajos de Na y Cu para lo recomendado por la NCR (2003) lo que podría afectar a largo plazo la viabilidad de las poblaciones de monos aulladores en Balancán.

Ingesta de alimento y energía

Las tasas de alimentación de los monos aulladores negros de Balancán son bajas en comparación para otras especies de aulladores (Tabla 14). Sin embargo Williams-Guillen (2003) y el presente estudio, se hicieron en lugares altamente perturbados y probablemente los valores presentados son derivados de características del sitio de estudio. No obstante, la materia seca ingerida diaria, aparentemente baja, cubren los requerimientos nutricionales diarios de los monos aulladores de Balancán. Nagy y Milton (1979) calculan la tasa metabólica de campo *Alouatta palliata* en ~355 kJ/kg/día, el cual es el costo metabólico de

vivir, correspondiendo al metabolismo basal, al costo de la digestión y asimilación, vigilancia, descanso, lactancia, termorregulación, movimiento y alimentación. Asumiendo que un adulto de *Alouatta pigra* tiene similar tasa metabólica de campo, lo encontrado en este estudio lo excede por poco (361 kJ/MBM/día) sin embargo los cálculos realizados en este estudio fueron calculados con base en la masa corporal metabólica, que correspondería ~75% del peso corporal.

Tabla 14. Tasas de consumo diario de material vegetal en peso fresco y seco para tres especies de *Alouatta sp.*

| Especie | Sitio | Materia fresca (g/día) | Materia seca (g/día) | Fuente |
|---------------------|---------------|------------------------|----------------------|-------------------------|
| <i>A. seniculus</i> | Colombia | 1230 | 266 | Gaulin y Gaulin (1982) |
| <i>A. seniculus</i> | Venezuela | 544 | 151 | Edwards (1995) |
| <i>A. palliata</i> | Panamá | 782 | 258 | Nagy (2001) |
| <i>A. palliata</i> | Nicaragua | 660 | 173 | Williams-Guillen (2003) |
| <i>A. pigra</i> | México | 531 | 116 | Presente estudio |

En promedio las hembras incorporaron 461 kJ/MBM/día, mayor a lo encontrado para machos. No obstante, la medida de incorporación energética debe relacionarse con cautela, debido a que entre sexos se pueden encontrar contrastantes estados fisiológicos, donde los costos metabólicos de la gestación y lactancia hacen que el estrés fisiológico sea mayor en hembras que en machos, propiciando que las hembras tenga mayor incorporación energética (Serio-Silva *et al.* 1999). En las tres temporadas de estudio las hembras no tuvieron diferencias en la incorporación energética diaria, mostrando un patrón sin grandes cambios aún cuando hay diferencias en el consumo de nutrientes. Asimismo, metabolizan las reservas de energía durante la reproducción, probablemente crean esas reservas energéticas durante los estados de no-preñez, como se ha sugerido en *A. palliata* (Serio-Silva *et al.* 1999; Williams-Guillen 2003). Pero en este documento no se presentan datos para corroborar esta suposición, sin embargo los valores altos de la desviación estándar indican variación entre las hembras estudiadas.

Por otro lado, los machos muestran una variación temporal en la incorporación diaria de energía, que varía de 377 kJ/MBM en la temporada de lluvias hasta 186 kJ/MBM en la temporada de secas, probablemente porque no están sujetos a un estrés fisiológico alto

y posiblemente solo incorporan energía para subir de peso para los momentos de alta reproducción y escases de alimentos. En la temporada de lluvias, se registraron varios eventos de copula (N=5), sugiriendo que en esta época tienen un mayor gasto energético derivado de lo que implica la reproducción. Además, los valores de incorporación en las temporadas de nortes y secas son menores a los requerimientos nutricionales estimados para aulladores, donde a su vez descansan más, sugiriendo que en épocas pico de consumo de energía, posiblemente la almacenan para posteriores gastos energéticos.

El requerimiento de proteína estimado para la especie es de 3.26 g/kg/día, que podría estar entre 4.9 y 5.2 g/MBM/día la cual es trascendental para el crecimiento, funciones enzimáticas, reservas energéticas, entre otras de los organismos (Milton 1979). Se encontró que en promedio los monos de Balancán consumían 16.7 g/día de proteína disponible, que estima valores un poco menores a los calculados para proteína cruda, porque este valor elimina la fracción de nitrógeno que es prácticamente indigerible por el organismo. De esa manera el consumo diario de proteína de los monos de Balancán es de 2.53 g/kg/día o de 3.97 g/MBM/día, menos que los requerimientos sugeridos. Resultados paralelos en monos aulladores muestran valores contrastantes en la incorporación de proteína diaria, por ejemplo: *A. seniculus*: 13.0 g CP/día, Gaulin y Gaulin (1982); ~20.2 g CP/día, Edwards (1995); *A. palliata*: 24.2 g CP/día Williams-Guillen (2003). El consumo estimado de proteína cruda para *A. pigra* es de 8.6 g/MBM/día (Amato 2013), mucho mayor que los valores encontrados en el presente estudio. Sin embargo, esta estimación fue realizada en monos que habitan en un bosque de 900 ha el cual posee mayor diversidad de árboles. Por otro lado, otro nutrimento esencial son los carbohidratos no-estructurales, donde se puede observar que ingieren altas cantidades (TNC= 58.6 g/día o 8.8g/MBM/día), los cuales son esenciales para la incorporación de energía inmediata.

Finalmente, los patrones de ingesta de nutrientes y energía sugieren que en algunos periodos del año, los monos aulladores sobrepasan las demandas energéticas y durante otras, el consumo es menor. Además, por su hábito altamente folívoro, el consumo energético tiende a ser bajo comparado con otros animales. Posiblemente es consecuencia de la baja diversidad y disponibilidad de alimentos, por esa razón los monos aulladores en Balancán, que es un sitio con alto grado de fragmentación, pueden suplir limitadamente los requerimientos energéticos. Sin embargo, Nagy y Milton (1979) estimaron el costo de

mantenimiento en monos aulladores adultos enjaulados es aproximadamente 293 kJ/kg/día, bajo condiciones de cautiverio donde permanecían relativamente inactivos, lo que podría significar menores requerimientos energéticos diarios cuando hay menor actividad. Los monos aulladores en vida libre y en ambientes no perturbados viajan en promedio 350 m por día, en busca de alimento principalmente, lo que conlleva un gasto energético alto. Pero los aulladores de Balancán descansan largos periodos y pasan varios días inactivos en el mismo árbol, lo que sugiere que posiblemente el mantenerse inactivos en estos fragmentos de bosque tan pequeños es una estrategia para no aumentar las necesidades energéticas diarias. Además, la fibra suprime la digestibilidad y posiblemente puede afectar los tiempos de digestión, influenciando así el tiempo invertido en el descanso para digerir las altas concentraciones de fibra que los grupos de nuestro estudio están ingiriendo (Milton 1979; Espinosa-Gómez *et al.* 2013).

FORRAJEO NO-ARBÓREO: ESTRATEGIA NUTRICIONAL DEL MONO AULLADOR NEGRO (*Alouatta pigra*) EN UN AMBIENTE FRAGMENTADO

INTRODUCCIÓN

La deforestación por la conversión de los bosques tropicales en zonas agrícolas y pasturas para ganado ha sido de gran preocupación porque afecta de manera directa la continuidad y calidad del bosque y así los procesos ecológicos inmersos en ella (Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006; Pozo-Montuy *et al.* 2013). Además, deja remanentes boscosos pequeños que contienen una diversidad vegetal menor comparada con el bosque original, incluyendo la pérdida de árboles de gran porte (Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006; Arroyo-Rodríguez y Dias 2010). A diferencia de los árboles grandes, la abundancia y diversidad de lianas es alta en hábitats fragmentados porque además de tener altas tasa de crecimiento, proveen a los monos, como a los aulladores, de hojas, flores y frutos, durante periodos desfavorables, y en etapas de escases de recursos alimenticios arbóreos, asimismo están relacionadas con la capacidad de carga de los hábitats (Schnitzer y Bongers 2002; Dunn *et al.* 2012; Onderdonk y Chapman 2000; Schnitzer 2005; Dunn *et al.* 2012). Varias lianas han sido identificadas como “alimentos de reserva” (fallback foods, en inglés) en la dieta de los primates, los cuales se han determinado como alimentos abundantes de baja calidad

usados en periodos de escases de alimentos principales (Marshall *et al.* 2009; Dunn *et al.* 2012).

Como se ha mencionado los monos aulladores tienen la capacidad de incluir en su dieta partes vegetales no habituales como líquenes, tallos, entre otras (Cristóbal-Azcarate *et al.* 2007; Dunn *et al.* 2012). El forrajeo de partes no habituales se ha determinado como una forma de enfrentar la baja disponibilidad de recursos principales y suplementar las carencias (Bicca-Marques y Calegario-Marques 1994; Cristóbal-Azcarate *et al.* 2007). Asensio *et al.* (2007) en estudios con *Alouatta palliata*, encontró que en un ambiente fragmentado las lianas fueron altamente usadas (33% del tiempo de alimentación) y los monos, por llegar a las lianas, gastaban más tiempo viajando que otros que no las utilizaban, lo que claramente podría incrementar el esfuerzo de forrajeo (Dunn *et al.* 2012). El uso de recursos no-arbóreos se ha observado cuando la fragmentación se da rápidamente; algunos primates, incluyendo *Alouatta sp.*, usan la matriz del paisaje fragmentado como una forma de suplementación de la dieta (Bicca-Marques y Calegario-Marques 1994; Harris y Chapman 2007; Pozo-Montuy *et al.* 2011, 2013).

El uso de recursos en estratos no-arbóreos por en *Alouatta pigra*, ha sido documentada en la zona de estudio, Balancán, pero el uso de estos recursos podría derivar en un conflicto de asignaciones, donde bajar al suelo o estar suspendido desde los matorrales justifica el riesgo de ser depredado y el mayor gasto energético por la recompensa obtenida del forrajeo. (Arroyo-Rodríguez y Dias 2010; Pozo-Montuy *et al.* 2013). Entonces, a pesar de la probable importante función de los alimentos reserva en la dieta de los primates en ambientes fragmentados, son poco conocidos los cambios ecológicos, comportamentales y el aporte nutricional del forrajeo en el estrato no-arbóreo. Así que el objetivo es determinar el contenido nutricional (macronutrientes y micronutrientes) de la dieta en estrato no-arbóreo y arbóreo de *A. pigra* en un hábitat fragmentado.

MÉTODOS

A partir de los seguimientos focales de dos grupos de *A. pigra*, se estableció la cantidad de tiempo en que le dedicaban a las conductas usuales y al forrajeo de plantas en el estrato arbóreo (Dosel) y no-arbóreo (terrestre). Además, se determinaron las observaciones de

focales de emergencia (cuando otro individuo aparte del focal despliega forrajeo no-arbóreo) para observar que tan común fue este comportamiento, los cuales no fueron sumados a los resultados de los focales. A partir de la colecta de muestras vegetales (Ver métodos generales), se analizó, y posteriormente comparo, el uso y el contenido nutricional de los alimentos de los estratos arbóreos y no-arbóreos. Debido a que en la alimentación terrestre solo se presenta el consumo de hojas de lianas, solo permitió comparar en las hojas maduras (HM) y hojas jóvenes (HJ) entre ambos estratos. Con las cuatro medidas de ingesta (*TA*, *U*, *FW* y *DW*; ver metodología general) se describió la contribución porcentual del alimento no-arbóreo entre temporadas. En cuanto a los macronutrientes se analizó la proteína cruda (CP), proteína disponible (AP), grasa cruda (CF), fibra neutro detergente (NDF) y fibra ácido detergente (ADF), carbohidratos solubles en agua (WSC), carbohidratos no estructurales (TNC) y cenizas (ASH) (Métodos de colecta y análisis de muestras en métodos generales). Asimismo se analizaron los micronutrientes (Ca, P, Mg, K, Na, Fe, Zn, Cu, Mn, Mo) de los alimentos principales en los dos. Además se determinó la concentración de taninos condensados, los cuales fueron medidos usando el *ensayo de ácido-butanol* donde las muestras fueron extraídas con acetona al 70% para llegar a una concentración final de 12.5 mg/ml, y se obtuvieron los valores de absorbancia de cada muestra (Waterman PG y Mole S 1994). En la cuantificación se usó un sistema cualitativo para reportar los valores según lo propuesto por Rothman (2006): 0.10–0.50 (+), 0.50–1.00 (++) , 1.00 o encima (+++) y los valores <0.1 (-) sin presencia de taninos.

RESULTADOS

Patrón alimentario en el estrato no-arbóreo

El tiempo de alimentación invertido en las plantas que se encontraban en el estrato no-arbóreo fue alto (4%). Los focales, del tiempo total de alimentación (*TA*), invirtieron en el consumo el 4.2% al consumo de lianas y un alto consumo de gramos en peso seco (*DW*= 7.9% del total). Los alimentos arbóreos principales fueron *Inga edulis* y *Albizia leucocalyx* (34 y 23% del *TA* total), donde la primera especie contribuyó el 24.4% al peso seco total consumido, pero la segunda contribuyó solo el 7% de *DW* total. Entre las especies de uso están las lianas *Sygonium sp.*, *Melothria pendula*, *Passiflora serratifolia* y el arbusto

Hampea rovirosae. Sin embargo, según las medidas de ingesta la contribución porcentual, difiere significativamente (Tabla 15). El consumo de las especies no-arbóreas en conjunto contribuyen en el 7.9% de los gramos ingeridos totales.

Tabla 15. Contribución porcentual del estrato no-arbóreo a las medidas de ingesta en tres temporadas climáticas.

| Temporada | % TA (horas) | % U (número) | % FW (g) | % DW (g) |
|--------------|--------------|--------------|--------------|-------------|
| Lluvias | 9.56 | 32.13 | 9.90 | 10.07 |
| Nortes | 2.71 | 5.43 | 3.84 | 2.88 |
| Secas | 9.07 | 5.24 | 17.51 | 11.84 |
| Total | 4.20 | 11.34 | 10.54 | 7.93 |

TA= tiempo de alimentación, U= Unidades, FW= peso húmedo, DW= peso seco

En las tres temporadas la contribución de las plantas no-arbóreas varió radicalmente, donde el uso fue mayor en luvias y secas. En la temporada de lluvias los monos ingirieron alto porcentaje de gramos en base seca (DW) principalmente de *Melothria pendula* (5% del forrajeo no-arbóreo), seguido de *Passiflora serratifolia* (4%). En la temporada de nortes disminuyó el uso del estrato no-arbóreo, sin embargo incorporaron una cantidad similar de masa (gramos) en peso seco (≈ 2000 g DW en las tres temporadas). En la temporada seca, el uso del estrato no-arbóreo aumento nuevamente donde a pesar que consumieron mayor porcentaje de masa en peso húmedo (FW), ingirieron similar proporción de peso seco que en la temporada de lluvias. Asimismo en la temporada seca fue donde los ítems consumidos en el suelo tuvieron gran porcentaje de humedad en comparación con los ítems en el dosel (82% y 66% promedio de humedad, respectivamente), donde *Sygonium sp.* fue la más usada con el 7% del tiempo de alimentación y con la mayor cantidad de masa seca ingerida (10% DW); su contenido de humedad fue del 90%. Asimismo, pasan de tener 2% de carbohidratos solubles en la temporada de lluvias a tener 18% de concentración en secas, a diferencia de varios ítems de los árboles que no tenían estas claras diferencias entre temporadas.

Se registraron 68 eventos de visitas de alimentación en el estrato no-arbóreo con los focales de emergencia. Los registros sumaron 3.9 horas que corresponderían al 4% del tiempo de alimentación, donde consumieron 1642 unidades de hojas y otros ítems

alimenticios. Varios de estos eventos se realizaron mientras se desplazaban entre remanentes boscosos más densos, en hileras de árboles de mediano porte ($\approx 12\text{m}$), donde paraban y bajaban por algunos minutos y seguían viajando posteriormente. El tiempo asignado para el consumo de *Sygonium sp.* fue de 0.8 horas, para *M. pendula* se invirtió 1.4 horas y para *P. serratifolia* 1.2 horas. Otras lianas reportadas en estos eventos fueron *Uncaria tomentosa*, *Serjania caracasana*, *Passiflora sexocellata* y un arbusto pequeño *Sapranthus microcarpus*.

Aspectos nutricionales del estrato arbóreo y no-arbóreo

En la comparación del material foliar de los dos estratos de estudio se encontraron diferencia en todos los nutrimentos a excepción de la proteína cruda (Tabla 16). Asimismo, los alimentos del estrato no-arbóreo tuvieron significativamente menor nivel de fibras y mayor de carbohidratos. Aún cuando se encontraron diferencias significativas en el valor de las proteínas disponibles, no se hallaron en los valores de proteína cruda (CP), sin embargo en general la concentración es mayor en las hojas jóvenes del estrato arbóreo. Consecuentemente, el valor de la relación proteína:fibra es mayor en las hojas jóvenes del estrato no-arbóreo (*Sygonium sp* AP:ADF= 7) debido al contenido bajo de fibras que poseen las hojas. Las cenizas (ASH) particularmente, fue el nutriente que tuvo altas diferencias significativas donde en promedio se encontró mayor concentración en los ítems del estrato no-arbóreo.

Finalmente, la concentración de minerales muestran diferencias entre los dos estratos (Tabla 17), donde, particularmente, el Ca, P, Fe y Zn en el estrato no-arbóreo son significativamente mayores. El valor de la relación calcio:fosforo no presentó diferencias significativas.

Taninos condensados de los estratos

El 68% de las partes del estrato arbóreo presentaron alguna concentración de taninos (Tabla 18), a diferencia del estrato no-arbóreo que ninguna hoja presentó taninos. Los tallos de *Hampea rovirosae* si presentaron dos niveles de concentración, sin embargo estas partes vegetales fueron poco usadas. Las demás muestras pertenecían a hojas de *Sygonium sp.*, *M. pendula* y *P. serratifolia* colectadas en diferentes épocas. En general, las hojas del estrato

no-arbóreo no presentan taninos que pudieran limitar, en algunos aspectos, la selección y el consumo de los alimentos.

Tabla 16. Porcentaje en materia seca de los macronutrientes de las partes vegetales (hojas y otros) de los estratos arbóreo y no-arbóreo.

| Estrato | Parte | N | NDF | ADF | ADL | CF | CP | AP | ASH | WSC | TNC | AP/ADF |
|-------------------|-------|----|--------|--------|------|------|------|------|---------|------|--------|--------|
| Arbóreo | HM | 20 | 56.9 | 43.7 | 22.0 | 2.7 | 17.6 | 14.8 | 6.8 | 3 | 30.8 | 0.4 |
| | DE | | 8.8 | 10.1 | 7.6 | 1.1 | 4.6 | 4.4 | 2.5 | 3 | 8.3 | 0.2 |
| | HJ | 18 | 58.6 | 46.4 | 25.7 | 2.6 | 20.0 | 16.8 | 6.9 | 2 | 28.6 | 0.4 |
| | DE | | 10.6 | 13.4 | 9.8 | 1.3 | 4.5 | 4.9 | 3.3 | 1 | 8.7 | 0.3 |
| No-arbóreo | HJ | 8 | 38.1 | 26.9 | 12.1 | 5.1 | 18.5 | 17.3 | 15.6 | 4 | 40.0 | 0.7 |
| | DE | | 5.0 | 5.7 | 5.2 | 1.6 | 2.0 | 2.1 | 1.7 | 6 | 5.1 | 0.2 |
| | O | 2 | 61.5 | 49.6 | 11.8 | 1.7 | 9.8 | 8.6 | 11.9 | 1 | 23.8 | 0.2 |
| | DE | | 5.7 | 1.2 | 1.7 | 1.3 | 0.2 | 0.1 | 3.2 | 0 | 0.9 | 0.0 |
| Kruskal-Wallis(H) | | | 16.9** | 14.1** | 15** | 14** | 6.6 | 8.0* | 21.4*** | 8.9* | 11.9** | 15.8** |
| Pos hoc | | | A | A | A | A | B | B | A | B | A | A |

ANOVA no-paramétrica (prueba de Kruskal-Wallis, H). Significativa ***P<0.001 **P<0.01 y *P<0.05. Los resultados *Pos hoc* para diferencias significativas entre partes vegetales (Prueba de Bonferroni corregido): A= HM y HJ (Arbóreo) ≠ HJ (no-arbóreo); B= HM y HJ (Arbóreo) ≠ O (no-arbóreo). HM=hojas maduras; HJ=hojas jóvenes; O=Otros.

Tabla 17. Porcentaje de micronutrientes en base seca de las hojas consumidas en los estratos arbóreo y no-arbóreo.

| Estrato | N | Ca | P | Mg | K | Na | Fe | Zn | Cu | Mn | Mo | Ca:P |
|------------------|-----|------|------|-------|------|-------|--------|-------|-------|-------|------|------|
| Arbóreo | 10 | 1.25 | 0.20 | 0.23 | 1.51 | 0.010 | 42.90 | 15.20 | 10.50 | 26.60 | 0.44 | 5.90 |
| DE | | 1.02 | 0.06 | 0.15 | 0.47 | 0.011 | 34.67 | 4.66 | 5.10 | 25.02 | 0.34 | 4.67 |
| No-arbóreo | 10 | 2.34 | 0.34 | 0.37 | 3.71 | 0.016 | 121.20 | 57.40 | 11.40 | 47.30 | 1.19 | 7.78 |
| DE | | 0.81 | 0.10 | 0.11 | 1.60 | 0.012 | 103.11 | 32.29 | 5.15 | 47.11 | 1.25 | 4.04 |
| Mann-Whitney (U) | 18* | 10** | 21* | 3.5** | 25.5 | 18** | 2** | 44.5 | 30 | 27.5 | 36 | |

Mann-Whitney (U). Significativa **P<0.01 y *P<0.05. Los valores de Ca, P, Mg, K y Na son reportados como %PS; los otros minerales $\mu\text{g/g}$ en base seca.

Tabla 18. Número de partes de plantas que contienen taninos condensados en el estrato arbóreo y no-arbóreo.

| Estrato | N | - | + | ++ | +++ |
|-------------------------|----|------|------|------|------|
| Arbóreo ¹ | 38 | 12 | 14 | 4 | 8 |
| % | | 31.6 | 36.8 | 10.5 | 21.1 |
| No-Arbóreo ² | 10 | 8 | 1 | 1 | 0 |
| % | | 80 | 10 | 10 | 0 |

| | | | | | |
|--------------|-----------|-----------|-----------|----------|----------|
| Total | 48 | 20 | 15 | 5 | 8 |
|--------------|-----------|-----------|-----------|----------|----------|

¹ 18 muestras de hojas jóvenes y 20 muestras de hojas maduras

² 8 muestras de hojas jóvenes y 2 de tallos

DISCUSIONES

Patrón alimentario en el estrato no-arbóreo

Los resultados indican que las lianas fueron altamente usadas por los monos aulladores negros en Balancán y pueden ser llamadas alimentos de reserva (*fallback foods*). Los monos aulladores utilizan varios tipos de alimentos a lo largo de su distribución, donde incluyen muchas especies de lianas (Asensio *et al.* 2007; Chaves y Bicca-Marques 2012). Sin embargo hay reportes de que el tiempo de alimentación de las lianas esta negativamente relacionado con el tiempo de alimentación de alimentos principales y se sugiere que el consumo de lianas esta positivamente relacionado con el esfuerzo de forrajeo (Dunn *et al.* 2012). Además, se ha indicado que las lianas ofrecen una menor calidad de recursos alimenticios que los arboles porque hacen parte de menos del 5% de la biomasa de la comunidad en un bosque y son principalmente una fuente de hojas para monos aulladores, los cuales pueden ser obligados a visitar más fuentes de alimentos y viajan más cuando comen una mayor cantidad de hojas (Dunn *et al.* 2012). En este estudio, los monos consumieron grandes cantidades de hojas de la especie *Syngonium sp* en las tres temporadas de estudio, la cual fue reportada de gran importancia en la dieta por Ramírez-Julián (2010). Además es una especie con características físicas particulares, muy fácil de consumir (12 hojas/min) por su gran concentración de humedad, cuando el promedio general es de 6.1 hojas/min, y aun cuando es muy grande tiene concentraciones muy bajas de fibras, lo que podría favorecer el consumo rápido. Por otro, lado el consumo de hojas se ha relacionado con la diversidad de la dieta y el esfuerzo de forrajeo, por tanto influyen en el gasto energético y por ende los animales pueden tener restricciones nutricionales (Westoby 1978). Se encontró que la mayor incorporación de masa seca de los alimentos corresponde a hojas en el estrato no-arbóreo, y se presentaron durante las temporadas de lluvias y secas, cuando hubo mayor incorporación de materia seca de frutos.

Aspectos nutricionales y estrategia nutricionales

Como ya se ha mencionado en otros estudios los frutos tiene poca concentración de proteínas y alta de carbohidratos (Glander 1981; Miton 1979; 1998; Silver *et al.* 2000; Williams-Guillen 2003), además se han identificado de baja calidad en minerales (Silver *et al.* 2000; presente estudio). En este estudio se encontró mayores niveles de algunos minerales (Ca, P, Mg, K, Fe y Zn) en las hojas consumidas en el estrato no-arbóreo. Los minerales están presentes como constituyentes de órganos en los animales y toman parte de algunas reacciones fisiológicas, pero se han identificado deficiencias en la adquisición de los mismos (Nagy y Milton 1979). Particularmente la concentración de Ca es mayor en el estrato no-arbóreo, y es tres veces mayor a lo reportado para *A. pigra* y para los requerimientos para primates y además las concentraciones de K y Zn, son el doble a lo reportado para la misma especie (Silver *et al.* 2000; NRC 2003). Las hojas del estrato arbóreo presentan altas deficiencias en la concentración de P, Mg, Na, Fe, Zn y Mn en relación en lo reportado en otros reportes (Silver *et al.* 2000; NRC 2003). El calcio es constituyente del esqueleto, ayuda a la sinapsis de nervios y al movimiento en los musculos, el K es necesario para el balance osmótico y el Zn está relacionado con sistemas enzimáticos y funciones antibacterianas (NRC 2003).

Los monos aulladores tienen limitantes al adquirir y asimilar minerales, lo que los hace vulnerables a sus las deficiencias (Silver *et al.* 2000; Blake *et al.* 2009; Nagy y Milton 1979), pero se ha observado que algunas especies en Sudamérica han desarrollado ciertas estrategias para cubrir los requerimientos en minerales (Ferrari *et al.* 2008). La geofagia o consumo de suelo (termiteros, suelo del bosque, saladeros, entre otros), es una estrategia común en muchas especies, que conlleva beneficios en la suplementación de minerales (Izawa 1993; Ferrari *et al.* 2008; Blake *et al.* 2009). En varias especies de animales que consumen principalmente hojas y frutos, comúnmente se presenta el uso de recursos terrestres (Ferrari *et al.* 2008; Blake *et al.* 2009). Además, se ha determinado que la suplementación de minerales está relacionada con los cambios estacionales en la dieta por las posibles deficiencias (Blake *et al.* 2009). La geofagia es más común en especies frugívoras en comparación con las folívoras, pero la mayoría de reportes de suplementación por consumo de suelo han sido para los monos del género *Alouatta sp.* (Ferrari *et al.* 2008). Particularmente en México no se han encontrado reportes de saladeros o algún

elemento que pudiera ayudar a suplementar la adquisición de minerales y Balancán no presenta suelos arcillosos, ni con las características de los suelos de Sudamérica. Es así que posiblemente las lianas (alimentos reserva) del estrato no-arbóreo en Balancán, pudieran estar suplementando las deficiencias de minerales en los meses de alta frugívora, donde probablemente al ingerir alta masa de frutos, tengan una deficiencia en los minerales y con esta conducta atípica pudieran estar suplementando su dieta.

Finalmente, Stevenson *et al.* (2000) sugiere que *Ateles belzebuth* consume alta cantidad de frutos con componentes secundarios como taninos. Sin embargo, está adaptado al efecto negativo de esos componentes, lo cual pudiera estar asociado con los beneficios de la ingestión de suelo en los saladeros. Particularmente encontramos que las hojas consumidas por los monos aulladores en estrato no-arbóreo, no tenían concentración alguna de taninos condensados, pero el 68% de los ítems de los árboles tenían alguna concentración. Los taninos reducen la palatabilidad, suprime la ingestión de alimentos y deprime la digestibilidad en los animales herbívoros (Rothman 2006). Los alimentos en los aulladores se caracterizan por presentar altas concentraciones de componentes secundarios (Milton 1908; Ferrari *et al.* 2008). Entonces los alimentos tomados del suelo pudieran estar siendo seleccionados no solo por el contenido nutricional sino porque posiblemente son fácilmente digeribles debido a que además de tener bajo nivel de fibras, no presentaron taninos condensados lo que pudiera aumentar el beneficio del consumo de lianas en el estrato no-arbóreo.

VII. DISCUSION GENERAL Y SINTESIS

En los anteriores capítulos se presentaron los datos acerca del comportamiento alimenticio del mono aullador negro en un hábitat fragmentado a través de las temporadas climáticas. Se contrastaron los resultados con estudios comportamentales de *A. pigra*, así como también del género *Alouatta sp*, comparándolos con información en ambientes más continuos. Se discuten el comportamiento, forrajeo y estrategias específicas de primates inmersos en un sistema altamente transformado en pastizales y cultivos de grano en Balancán, Tabasco, México. Este estudio es el único en el mono aullador negro (*A. pigra*) que describe la ecología alimentaria y nutricional de individuos habitando fragmentos

altamente perturbados (≤ 4 ha) y de los pocos en primates neotropicales que cuantifican el consumo de ítems alimenticios.

1- Descripción de la dieta por medidas de ingesta

Existen varios estudios que apoyan la idea de la limitación alimenticia que tienen los primates en hábitats perturbados (Arroyo-Rodríguez y Dias 2010; Chaves y Bicca-Marques 2012). Muchos son enfocados en monos aulladores por su capacidad de sobrellevar las restricciones alimenticias, donde muestran habilidades comportamentales para desplegar conductas poco usuales y atípicas. Los monos aulladores negros en Balancán se alimentan de un limitado número de especies vegetales (N= 16), entre especies nativas e introducidas, e incluyen no solo árboles, sino arbustos, lianas epifitas y lianas que crecen en el suelo (no-arbóreo). Comparando con otros estudios, en estos pequeños fragmentos el tiempo de viaje es mayor, el tiempo de alimentación es la más bajo reportado y el descanso es alto (Tabla 19).

Tabla 19. Investigaciones en *A. pigra* basadas en tiempo invertido

| Autor/hábitat | Área (ha) | Lugar | Patrón de actividad (%) | | | Alimentación (%) | | Relación Ho:Fr |
|-----------------------------|--------------------------|----------|-------------------------|----|-----|------------------|----|-------------------|
| | | | AL | DE | MO | Ho | Fr | |
| Ambiente Continuo | | | | | | | | |
| Silver <i>et al.</i> 1998 | 25-50 | Belice | 24 | 61 | 9.8 | 45 | 41 | 1.1 |
| Estrada <i>et al.</i> 2002 | 500 | Chiapas | 28 | 52 | 6 | 50 | 50 | 1.0 |
| Pavelka y Houston. 2004 | 52 | Belice | 18 | 66 | 7 | 58 | 41 | 1.4 |
| Ambiente fragmentado | | | | | | | | |
| Pozo-Montuy 2006 | 32 (0.2) ¹ | Balancán | 19 | 70 | 8 | 71 | 16 | 4.4 |
| Presente estudio | 3.8 ha | Balancán | 16 | 72 | 10 | 65 | 24 | 2.7 |

¹32 ha superficie de estudio con: pastizales, cultivos y bosque perturbado, y 0.2 ámbito hogareño. AL=Alimentación, DE=Descanso, MO=Movimiento, Ho=Hojas, Fr=Frutos.

Además, con este estudio se da una descripción detallada de la alimentación donde se incluyen medidas de ingesta las cuales, además del tiempo invertido en la alimentación, muestran el manejo, el consumo fresco y la masa seca ingerida de las partes vegetales. Altmann (1973; 1998) afirma que el tiempo no explica, ni cuantifica la cantidad en masa

ingerida de los alimentos, ya que al considerar la masa ingerida se puede evaluar el verdadero consumo, selección y preferencia del alimento, debido a que se puede calcular aspectos como la humedad y el peso seco, factores trascendentales para la nutrición de un animal. Con la ayuda de las variables de ingesta, se hizo una aproximación al manejo de las partes vegetales, donde se estimó la cantidad real de unidades consumidas por evento alimenticio, con estos parámetros se pudo establecer una tasa de consumo de unidades/minuto. Se encontró que por minuto pueden consumir mayor número de hojas jóvenes (6 U/min) seguido de hojas maduras (4 U/min) y finalmente no hubo diferencias en la tasa entre categorías de frutos (1 U/min). Esta relación puede estarse dando por el tamaño y los contenidos de fibra y de humedad de las partes ingeridas.

Las medidas de ingesta mostraron una variación temporal en el uso de los recursos alimenticios (Tabla 20). El tiempo de alimentación se incrementó en la temporada de nortes caracterizado por una precipitación de 137mm y temperaturas bajas de entre 13 y 18°C. Se encontró una alta relación entre el tiempo de alimentación y las unidades consumidas, sugiriendo que caracteriza el manejo, pero no define los gramos ingeridos. A través de las temporadas se usaron variedad de partes vegetales pero el consumo de materia húmeda y seca se mantuvo relativamente estable, lo que sugiere una tendencia por mantener la ingesta de materia seca constante (Tabla 20).

Tabla 20. Consumo de alimento por medida de ingesta en tres temporadas climáticas.

| Temporada | TA (horas) | U (número) | FW (g) | DW (g) |
|------------------|-------------------|-------------------|-----------------|----------------|
| Lluvias | 29.5 | 22.4 | 36.6 | 38.5 |
| Notes | 51.1 | 40.2 | 30.6 | 36.1 |
| Secas | 28.0 | 37.4 | 32.8 | 25.4 |
| Total | 103.3 | 19253 | 35071.61 | 7627.78 |

En nuestros grupos, el tiempo de alimentación describe una dieta predominantemente folívora, como lo han descrito Pozo-Montuy y Serio-Silva (2006) con *A. pigra* y Williams-Guillen (2003) con *A. palliata*, en hábitats perturbados, pero las preferencias de partes vegetales cambian por cada medida de ingesta (Tabla 21). Así las unidades de las partes vegetales ingeridas al estar relacionadas con el tiempo de alimentación también describen una dieta folívora. Por otro lado, con la estimación de la cantidad de materia fresca hubo

mayor contribución porcentual de frutos, sin embargo al poseer mayor humedad (68% agua), influyen en el peso ingerido por la capacidad estomacal limitada (Milton y McBee 1983). Finalmente con el peso seco se describe una dieta folívoro-frugívora, lo que concuerda con lo encontrado por los estudios de dieta con *Alouatta pigra* (Tabla 19). Como los nutrientes se obtienen de la materia, en este caso del peso seco ingerido, y la finalidad del forrajeo es suplir los requerimientos energético diarios, posiblemente la variable de ingesta más importante para definir la selección y preferencia es la estimación del peso seco (DW). Probablemente los monos aulladores aunque tengan limitantes en hábitats altamente perturbados, tienen cubrir sus requerimientos energéticos diarios, donde prefieren ciertos elementos dependiendo de la temporada, espacio, disponibilidad, diversidad y calidad nutricional (Altmann 1998; Chapman 2003).

Tabla 21. Descripción del hábito alimenticio de *A. pigra* por medida de ingesta

| Medida | % Hojas | % Frutos | Relación Ho:Fr |
|---------------------------|----------------|-----------------|---------------------------|
| Tiempo (hrs) ¹ | 65 | 24 | 2.7 |
| Unidades (num) | 87 | 8 | 10.9 |
| Peso húmedo (g) | 32 | 64 | 0.5 |
| Peso seco (g) | 44 | 53 | 0.8 |
| Humedad (g) | 28 | 68 | 04 |

Horas que se pidieron hacer conteo de unidades (86% del tiempo de alimentación)

2- Aspectos nutricionales de la dieta

Los monos aulladores de Balancán, seleccionaron alimentos con altos contenidos de fibra en base seca (NDF=52.7% y ADF=40.6%), mayor a lo reportado para la misma especie y para el género (NRC 2003). Particularmente, al no haber hallado diferencias en el contenido de fibra y proteína entre las hojas maduras y jóvenes, discrepa de lo reportado para herbívoros y particularmente para aulladores (NRC 2003). La fibra es considerada como un índice negativo en la calidad nutricional, pero muchos herbívoros pueden aprovechar significativamente la fibra. La posibilidad de digestión depende del tipo de fibra, de la morfología del tracto digestivo, de la capacidad de fermentación, de la tasa de tránsito gastrointestinal y del tamaño corporal (Milton 1983; Rothman 2006; Espinosa-Gomez 2008). Los componentes de NDF son hemicelulosa, celulosa y lignina, de ADF

estima la fracción de celulosa y lignina (Rothman 2006; Espinosa-Gomez 2008). Esta alta capacidad de asimilación puede conferirle a *A. pigra* un mayor aprovechamiento energético de los alimentos y posiblemente puede ser una estrategia para sobrevivir en estos ambientes altamente perturbados, por esa razón se encontró una relación baja relación proteína:fibra, lo cual puede ser una limitante para la selección de partes vegetales.

Al igual que otros estudios el contenido de carbohidratos solubles y no-estructurales fue mayor en frutos que hojas, pero el contenido de proteína fue mayor en hojas. Los carbohidratos son metabolizados en tres formas principales, como fuente inmediata de energía, como precursores de glucógeno hepático y muscular y como precursor de triglicérido tisular (NRC 2003). Las proteínas son necesarias en altas cantidades para el crecimiento y reposición, como el principal constituyente de los organismos (NRC 2003). En este estudio se encontraron concentraciones normales de proteínas en las partes vegetales en comparación con lo reportado para la dieta de otras especies de aulladores (NRC 2003).

Los monos temporalmente podrían estar equilibrando la adquisición de los nutrientes por lo que se encontraron diferencias significativas en los carbohidratos. Pese a que temporalmente la dieta cambió y el contenido nutricional de las partes vegetales también, en promedio fueron seleccionados alimentos del mismo contenido, tanto para fibras como para grasas y proteínas en las tres temporadas. La energía metabolizable promedio calculada para *A. pigra* (EMapi) en promedio fue igual en las tres temporadas, pese a que se calculó mayor energía metabólica para frutos por el alto contenido de carbohidratos y lípidos, al no haber gran disponibilidad de frutos en el área, puede haber una influencia en el contenido nutricional promedio.

Los monos ingirieron al día menor materia seca (115.57 ± 78 g/día) que lo encontrado en otros estudios para *A. palliata* en ambientes agroforestales (173.1 ± 58.4 g/día, Williams-Guillen 2003) y según los requerimientos de materia seca calculados para la misma especie (384 g/día, Nagy y Milton 1979). El consumo diario de proteína en Balancán fue de 3.97 g/MBM/día, menor a los requerimientos calculados para *A. palliata* (Milton 1979). Sin embargo, según los resultados en promedio pudieron cubrir los requerimientos diarios energéticos (361.46 kJ/MBM). Como se esperaba las hembras en promedio incorporan más energía que los machos (461.24 kJ/MBM y 245.04 kJ/MBM,

respectivamente). Además, temporalmente no hay cambios significativos lo cual se le atribuye a la falta de sincronía y temporalidad de los estados fisiológicos de preñez y lactancia que tienen las hembras.

3- Forrajeo en el estrato no-arbóreo

Las especies vegetales que fueron consumidas en el suelo en conjunto ocuparon el 4% de la dieta de los monos aulladores negros y según la materia seca ingerida ocupa el 8% del total, un valor mayor que algunas especies de árboles. La especie *Syngonium sp* es una especie altamente usada, la cual ha sido reportada de gran importancia en otros estudios de dieta en el área. Asimismo se reportaron 68 eventos de consumo en el estrato no-arbóreo, donde se incluyen varias especies más de lianas. Nosotros proponemos a estas especies de lianas como alimentos reserva (*fallback food*) para el mono aullador negro, los cuales son alimentos que suplementan la dieta de los animales. No solo por el alto nivel de uso y consumo, sino porque nutricionalmente son de alta calidad. Se encontraron diferencias en el contenido nutricional, donde las hojas del estrato no-arbóreo presentan menor contenido de fibras, mayor de carbohidratos y pero menor contenido de proteínas.

Las hojas del estrato no-arbóreo poseen mayor nivel de cenizas, lo cual probablemente les provea mayor cantidad de minerales. Particularmente el nivel de calcio fue alto en las hojas no-arbóreas en comparación los requerimientos para aulladores (NRC 2003). Behie y Pavelka (2012) sugiere que en la naturaleza los primates pueden no encontrar los requerimientos de todos los minerales, sin embargo tienen la habilidad de incluir ítems atípicos para incorporar las cantidades necesarias. En el caso del Ca, puede influenciar la selección de alimento independiente de la concentración de azúcares (Behie y Pavelka 2012). Además los aulladores asimilan el Ca en menor nivel que otros primates, lo que significa la necesidad de incorporar grandes cantidades (Nagy y Milton 1979). Por tanto la alta concentración de minerales y particularmente de Ca en las plantas del estrato no-arbóreo, podría influenciar esta conducta denominada atípica para los aulladores (Bicca-Marques 1993; Ramirez-Julian 2010; Behie y Pavelka 2012).

Finalmente, el 67% de los ítems consumidos en el estrato arbóreo poseían taninos condensados en comparación con los ítems en el estrato no-arbóreo poseían taninos. Probablemente esta sea una característica benéfica de las lianas consumidas en el suelo, ya

que los taninos están relacionados con una limitada capacidad de digestibilidad, pero también incluyen efectos positivos como protección contra los parásitos gastrointestinales (Rothman 2006; Amato 2013).

4- Suplementación de nutrientes

Finalmente con la última hipótesis (suplementación de la dieta y nutrientes), con la cual se sugiere que los monos aulladores incluyen en la dieta varios tipos de ítems alimenticios, según su disponibilidad, para poder cubrir requerimientos nutricionales específicos. Se encontró que los monos incluían cada mes diferentes tipos de ítems y evidenciaron preferencias por temporada, donde hubo meses de alta folivoría y otros de frugivoría. Los monos aulladores en Balancán tienen restricciones a la hora de conseguir frutos, debido a la baja diversidad, donde solo encontramos cinco especies que proporcionaron frutos, las cuales no fueron constantes durante todo el estudio.

Aún cuando hubo variación en la selección de partes vegetales, especies, y además masa ingerida, en las tres temporadas hubo una incorporación total constante de materia seca ($\approx 2200 \text{ g} \pm 532$, totales por temporada), donde en promedio los individuos consumen $530 \text{ g} (\pm 350)$ materia húmeda al día. Sugiriendo que los monos posiblemente intentan incorporar temporalmente la misma cantidad de materia seca y puedan cumplir con sus requerimientos de nutrientes. Debido a que solo hubo diferencias en la concentración promedio de carbohidratos en las temporadas de lluvias y secas, pero no de los demás nutrientes en las tres temporadas, al final el contenido energético promedio fue similar. Esto sugiere que los monos aulladores seleccionan los ítems, que cambian en su concentración de nutrientes, en relación a la calidad nutricional incorporada y complementan formando una “ensalada dietética” con el fin de suplir los requerimientos energéticos. Esto es soportado por los valores de incorporación energética por temporada en relación con los requerimientos energéticos. Caso especial el de los machos, que al parecer están presentando un déficit energético, sin embargo en estudios no-publicados de Balancán muestran un estado físico general estable y saludable.

Las actividades terrestres de los monos arborícolas se considera una conducta atípica, pero en este estudio se demuestra que posiblemente el uso y consumo de plantas en el estrato no-arbóreo podrían ser una estrategia para suplementar los minerales, por

ejemplo, la concentración de cenizas es el doble en las hojas de las lianas. Sin embargo, no se provee suficiente información para determinar específicamente qué mineral están buscando en el suelo. Posiblemente es por la concentración de Ca y Fe contenidas en las plantas que triplican los requerimientos sugeridos para primates y supera lo reportado para *Alouatta* sp. (NRC 2003).

Dunn *et al.* (2012) sugiere que en un lugar fragmentado el uso de lianas incrementa el esfuerzo de forrajeo porque influye en el movimiento de los monos aulladores. Asimismo indican que el uso de lianas es un recurso oportunístico adicional de nutrientes cuando ellos viajan entre fragmentos. En este estudio se encontró que los monos, en la mayoría de los casos, bajaban al suelo para llegar a otro remanente boscoso y entre esos eventos consumían las plantas del estrato no-arbóreo. El incremento de visitas y tiempo de viaje en general aumenta el esfuerzo de forrajeo, lo cual está positivamente relacionado con los niveles de glucocorticoides fecales, sugiriendo que el tiempo de viaje tiene consecuencias negativas para la salud de los aulladores (Dunn *et al.* 2009). Entonces, posiblemente los viajes en el suelo incrementan el esfuerzo de forrajeo, pero los monos aulladores despliegan estas conductas para encontrar otros recursos que en el dosel pudieran ser limitados.

CONCLUSIONES Y CONSIDERACIONES PARA LOS MONOS AULLADORES

Finalmente este estudio provee información que nos puede mostrar las razones por las cuales los monos aulladores son considerados primates flexibles ante la fragmentación. Primero, la capacidad de realizar ajustes conductuales; segundo, la ingesta de materia, la calidad nutricional de las partes vegetales y la incorporación energética; tercero, la capacidad de incluir en la dieta alimentos poco usuales. Además *A. pigra* muestra que la baja actividad, que no cambia significativamente entre estaciones, es una estrategia conductual para mantener las reservas energéticas para las posibles fluctuaciones en temporadas de escases. Igualmente los ámbitos hogareños reducidos, la menor diversidad arbórea, y área arbolada reducida influye negativamente en el tiempo de descanso, el tamaño de la tropa y el tiempo de viaje, donde se puede corroborar la hipótesis de que los monos aulladores minimizan el gasto energético. El uso de suelo es derivado de la pérdida de la continuidad en las áreas arboladas, lo que puede afectar la supervivencia de los monos

a largo plazo, por la exposición a la depredación, por la prevalencia de parásitos y por la limitación en el flujo génico cuando los fragmentos están separados por amplios pastizales.

Los individuos cumplieron débilmente con sus requerimientos energéticos, sin embargo esto podría ser un problema a largo plazo, debido a que solo incorporan energía para cubrir los comportamientos diarios, pero pueden no estar generando reservas para un disturbio repentino o gasto energético mayor. Además, la reproducción puede estar siendo restringida por los limitantes nutricionales y energéticos en un paisaje fragmentado, lo que pudiera estar causando alta susceptibilidad cuando se presenten cambios drásticos. Bajo esta perspectiva, hay una acumulación de limitantes en la supervivencia de los monos aulladores que generará la pérdida de la especie en un futuro, demostrando la necesidad de manejos como reforestación, para aumentar tanto las áreas de posible forrajeo, densidad y diversidad de especies vegetales en los fragmentos, como también estrategias de conectividad de los fragmentos para beneficiar el flujo genético y disminución de los riesgos de depredación y propensión a enfermedades entre los grupos que viven en este paisaje tan fragmentado.

REFERENCIAS

- Altmann J. 1974. Observational study of behavior: Sampling methods. *Behavior* 49: 227–267.
- Altmann SA. 1998. Foraging for survival: yearling baboons in Africa. University of Chicago Press.
- Amato K. 2013. Black howler monkey (*Alouatta pigra*) nutrition: Integrating the study of behavior, feeding ecology, and the gut microbial community. Doctoral dissertation. University of Illinois at Urbana-Champaign.
- American Oil Chemists' Society [AOCS], Standard Procedure AM 5-04. 2009. Rapid determination of oil/fat utilizing high-temperature solvent extraction. Urbana (IL).
- Aristizábal-Borja JF, Pozo-Montuy G, Pérez-Torres J, Carlos Serio-Silva. 2011. Anotaciones de la ecología alimentaria de monos aulladores negros en un fragmento con condiciones de hacinamiento (Balancán, Tabasco, México). *Universitas Scientiarum* 16 (2): 140-146.
- Arroyo-Rodríguez V, Mandujano S. 2006. Forest Fragmentation Modifies Habitat Quality for *Alouatta palliata*. *International Journal of Primatology* 27 (4): 1079-1096.
- Arroyo-Rodríguez V, Mandujano S. 2009. Conceptualization and measurement of hábitat fragmentation from the primates's perspective. *International Journal of Primatology* 30:497-514.

- Arroyo-Rodríguez V, Dias PA. 2010. Effects of Habitat Fragmentation and Disturbance on Howler Monkeys: A Review. *American Journal of Primatology* 72:1–16.
- Asensio N, Cristóbal-Azkarate J, Dias PA, Veà J, Rodríguez-luna E. 2007. Foraging habits of *Alouatta palliata mexicana* in three forest fragments. *Folia Primatologica* 78: 141–153.
- Association of Official Analytical Chemists (AOAC) International. 1996. 16th Edition. AOAC, Gaithersburg MD.
- Behie A, Pavelka M. 2012. The Role of Minerals in Food Selection in a Black Howler Monkey (*Alouatta pigra*) Population in Belize Following a Major Hurricane. *American Journal of Primatology* 74:1054–1063.
- Bicca-Marques JC, Calegari-Marques C. 1994. Exotic plant species can serve as staple food sources for wild howler populations. *Folia Primatologica* 63:209–211.
- Bicca-Marques JC. 2003. How do howler monkeys cope with habitat fragmentation? En: Marsh LK (eds.) *Primates in Fragments: Ecology and Conservation*. Kluwer Academic/ Plenum Publishers. New York. Pp. 283–303.
- Blake J, Guerra J, Mosquera D, Torres R, Loiselle BA, Romo, D. 2009. Use of Mineral Licks by White-Bellied Spider Monkeys (*Ateles belzebuth*) and Red Howler Monkeys (*u*) in Eastern Ecuador. *International Journal of Primatology* 31:471–483.
- Bonilla-Sánchez M, Serio-Silva JC, Pozo-Montuy G, Chapman C. 2012. Howlers Are Able to Survive in Eucalyptus Plantations Where Remnant and Regenerating Vegetation Is Available. *International Journal of Primatology* 33:233–245.
- Cristobal-Azkarate J, Arroyo-Rodríguez V. 2007. Diet and Activity Pattern of Howler Monkeys (*Alouatta palliata*) in Los Tuxtlas, Mexico: Effects of Habitat Fragmentation and Implications for Conservation. *American Journal of Primatology* 69:1013–1029.
- Chapman CA, Chapman LJ. 1999. Implications of small scale variation in ecological conditions for the diet and density of red colobus monkeys. *Primates* 40: 215–231.
- Chapman CA, Lawes MJ, Naughton-Treves L, Gillespie T. 2003. Primate survival in community-owned forest fragments: Are metapopulation models useful amidst intensive use? En: Marsh LK, Kluwer (eds). *Primates in fragments: Ecology and Conservation*. Academic/Plenum Publishers.
- Chapman CA, Chapman LJ, Rode KD, Hauck EM, McDowell LR. 2003. Variation in the nutritional value of primate foods: among trees, time periods, and areas. *International Journal of Primatology* 24:317–333.
- Chapman CA, Chapman LJ, Naughton-Treves L, Lawes MJ, McDowell LR. 2004. Predicting folivorous primate abundance: validation of a nutritional model. *American Journal of Primatology* 62: 55–69.
- Chaves O, Bicca-Marques JC. 2012. Dietary Flexibility of the Brown Howler Monkey Throughout Its Geographic Distribution. *American Journal of Primatology* 00:1–14.
- Chivers DJ. 1998. Measuring food intake in wild animals: Primates. *Proceedings of the Nutrition Society* 57: 321–332.

- Clarke MR, Collins RA, Zucker EL. 2002. Responses to Deforestation in a Group of Mantled Howlers (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. *International Journal of Primatology* 23(2): 365-381.
- Conklin NL, Wrangham RW. 1994. The value of figs to a hind-gut fermenting frugivore: a nutritional analysis. *Biochemical Systematics and Ecology* 22:137-151.
- De Laiglesia S, Gil-Burmann C, Bravo-Xicoténcar R. 2009. Behaviour and activity patterns of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in the Reserva de la Biosfera de Calakmul, México. II Iberian Primatological Conference/VIII Congreso de la Asociación Primatológica Española (APE)/IV Congreso de la Asociación Portuguesa de Primatología (APP) Miraflores de la Sierra, Madrid, septiembre 30, octubre 1-2. Libro de Resúmenes.
- Di Fiore A. 2003. Ranging Behavior and Foraging Ecology of Lowland Woolly Monkeys (*Lagothrix lagotricha poeppigii*) in Yasuni National Park. *American journal of primatology* 59: 47–66.
- Dubois M, Gilles KA, Hamilton JK, Rebers PA, Smith F. 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry* 28:350–356.
- Dunn JC, Cristobal-Azkarate J, Veá JJ (2009). Differences in diet and activity pattern between two groups of *Alouatta palliata* associated with the availability of big trees and fruit of top food taxa. *American Journal of Primatology* 71: 654-662.
- Dunn JC, Asensio N, Arroyo-Rodríguez V, Schnitzer S, Cristóbal-Azkarate J. 2012. The ranging costs of a fallback food: liana consumption supplements diet but increases foraging effort in howler monkeys. *Biotropica* 44(5): 705–714
- Edwards MS. 1995. Comparative adaptations to folivory in primates [dissertation]. Michigan State University. USA.
- Espinosa-Gómez F. 2008. Estrategias digestivas del mono aullador negro (*Alouatta pigra*) en dos fragmentos con diferente grado de perturbación. Tesis de Maestría. Universidad de Veracruz, México.
- Espinosa-Gómez F, Gómez-Rosales S, Wallis I, Canales-Espinosa D, Hernández-Salazar L. 2013. Digestive strategies and food choice in mantled howler monkeys *Alouatta palliata* mexicana: bases of their dietary flexibility. *Journal of Comparative Physiology B*. DOI 10.1007/s00360-013-0769-9.
- Estrada A, Coates-Estrada. 1984. Fruit eating and seed dispersal by howling monkeys (*Alouatta palliata*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* 6: 77–91.
- Estrada A, Mendoza A, Castellanos R, Pacheco, Van Belle S, García Y, Muñoz D. 2002. Population of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in a fragmented landscape in Palenque, Chiapas, Mexico. *American Journal of Primatology* 58: 45-55.
- Estrada A, Castellanos L, Mendoza A, Pacheco R. 2002. Población, ecología y comportamiento de monos aulladores (*Alouatta pigra*) en Palenque, Chiapas, México. LAKAMHA. Boletín informativo del Museo y Zona Arqueológica de Palenque (CONACULTA-INAH) 3: 9-15.

- Feeley K, Terborgh J. 2006. Habitat fragmentation and effects of herbivore (howler monkey) abundances on bird species richness. *Ecology* 87 (1): 144-150.
- Felton AM, Felton A, Lindenmayer DB, Foley WJ. 2009. NUTRITIONAL ECOLOGY, Nutritional goals of wild primates. *Functional Ecology* 23: 70–78
- Forage Testing Laboratory, Dairy One. En: <http://www.dairyone.com/Forage/Procedures>
- Garber PA. 1987. Foraging strategies among living primates. *Annual Reviews of Anthropologists* 16: 339–364.
- Garber P. 1989. Role of Spatial Memory in Primate Foraging Patterns: *Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*. *American Journal of Primatology* 19: 203-216.
- Garbel PA. 2000. Travel decisions. En: Boinski S, Garber P. (eds.). On the move: How and why animals travel in groups. The university of Chicago. United States. pp 7-10.
- Garber PA, Jelinek P. 2005. Travel Patterns and Spatial Mapping in Nicaraguan Mantled Howler Monkeys (*Alouatta palliata*). En: Estrada A, Garber PA, Pavelka MS, Luecke L. New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates: Distribution, Ecology, Behavior, and Conservation. Springer, New York.
- Gaulin SJC, Gaulin CK. 1982. Behavioral ecology of *Alouatta seniculus* in Andean cloud forest. *International Journal of Primatology* 3: 1-32
- Glander, K.E. 1978. Howling monkey feeding behavior and plant secondary compounds: a study of strategies. In *The Ecology of Arboreal Folivores*. G.G. Montgomery (eds.). Washington DC: Smithsonian Institution Press, pp. 561-574.
- Glander K. 1981. Feeding patterns in mantled howling monkeys. En: Kamil A, Sargent TD (eds). *Foraging Behavior: Ecological, Ethological, and Psychological Approaches*. Garland Press: New York. pp 231-259.
- Glander K. 1992. Dispersal Patterns in Costa Rican Mantled Howling Monkeys. *International Journal of Primatology* 13(4): 415-36.
- González-Di Pierro A, Benítez-Malvido J, Méndez-Toribio M, Zerme I, Arroyo-Rodríguez V, Stoner K y Estrada A. 2011. Effects of the Physical Environment and Primate Gut Passage on the Early Establishment of *Ampelocera hottlei* Standley in Rain Forest Fragments. *Biotropica* 43(4): 459–466.
- Harris TR, Chapman CA. 2007. Variation in the diet and ranging behavior of black-and-white colobus monkeys: implications for theory and conservation. *Primates* 28, 208–221.
- Hume I. 2002. Digestive strategies in mammals. *Acta Zoologica Sinica* 48 (1): 1 – 19.
- INEGI (2008) Anuario Estadístico de Tabasco. Gobierno del Estado de Tabasco e Instituto Nacional de Estadística y Geografía, México. Consulta en línea: www.inegi.gob.mx
- Izawa 1993. Soil-eating by *Alouatta* and *Ateles*. *International Journal of Primatology* 14: 229-242.
- Lambert J. 1998. Primate digestion: interactions among anatomy, physiology and feeding Ecology. *Evolutionary Antropology* 7:8-36.

- Lucas P, Corlett R, Dominy J, Essackjee H, Riba-Hernandez P, Stoner K, Yamashita N. 2003. Dietary analysis II: Food chemistry. En: Setchell J, Curtis D. Field and laboratory methods in Primatology. Cambridge University Press. UK
- MacArthur R, Pianka E. 1966. On optimal use on a patchy environment. *The American naturalist* 100 (916): 603-609.
- Marshall AJ, Boyko CJ, Feilen KL, Boyko RH, Leighton M. 2009. Defining fallback foods and assessing their importance in primate ecology and evolution. *American Journal of Physics Anthropology* 140: 603– 614.
- Maynard L, John L, Harold H, Richard W. 1981. Nutrición animal. McGraw-Hill, USA. pp.34-48.
- McDonald P, Edwards R, Greenhalgh J, Morgan C. 1995. Nutrición animal. Tercera (ed), Edit. Acribia, España.
- Milton K. 1979. Factors influencing leaf choice by howler monkeys: a test of some hypotheses of food selection by generalist herbivores. *The American Naturalist* 114(3): 362-378.
- Milton K, Casey T, Casey K. 1979. The basal metabolism of mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*). *Journal of Mammalogy* 2:373-376.
- Milton K. 1980. The foraging strategy of Howler monkeys a study in primate economics. Columbia University press. New York.
- Milton K, Dintzis F. 1981. Nitrogen to protein conversion factors for tropical plant samples. *Biotropica* 13: 177-181.
- Milton K, Mc Bee R. 1983. Rates of fermentative digestion in the howler monkey, *Alouatta palliata* (primates: ceboidea). *Comparative biochemistry and physiology* 74: 29-31.
- Milton K. 1984. The role of food-processing factors in primate food choice. En Adaptations for foraging in non-human primates. Rodman, P. y Cant, J. (Eds), pp. 249-279. Columbia University Press, New York.
- Milton K. 1998. Physiological ecology of howlers (*Alouatta*): Energetic and digestive considerations and comparison with the Colobinae. *International Journal of Primatology* 19: 513-545.
- Nagy K, Milton K. 1979. Aspects of dietary quality, nutrient assimilation and water balance in wild howler monkeys (*Alouatta palliata*). *Oecologia* 39: 249 – 258.
- Nagy K, Milton K. 1979. Energy metabolism and food consumption by howler monkeys (*Alouatta palliata*). *Ecology* 60 (3): 475-480.
- Nagy, K.A. 2001. Food requirements of wild animals: predictive equations for free-living mammals, reptiles and birds. *Nutrition Abstracts and Reviews Series B* 71:21R-32R.
- Nutrient Requirements of Nonhuman Primates: Second Revised Edition (2003). National research council (NRC), The national academies press. E.U. 18-29.
- O'Brien TG, Kinnaird MF, Dierenfeld ES, Conklin-Brittain NL, Silver SC, Wrangham RW. 1998. What's so special about figs. *Nature* 392:668.
- Oftedal O. 1991. The Nutritional Consequences of Foraging in Primates: The Relationship of Nutrient Intakes to Nutrient Requirements En: Whiten y Widdowson (eds.).

1992. Foraging strategies and natural diet of monkeys, apes and humans. Clarendon Press, Oxford. 334: 161-170
- Onderdonk, DA, Chapman CA. 2000. Coping with forest fragmentation: The primates of Kibale National Park, Uganda. *International Journal of Primatology* 21: 587–611.
- Palacios I, Rodríguez A. 2001. Ranging Pattern and Use of Space in a Group of Red Howler Monkeys (*Alouatta seniculus*) in a Southeastern Colombian Rainforest. *American Journal of Primatology* 55: 233–251.
- Pavelka M, Knopff K. 2004. Diet and activity in black howler monkeys (*Alouatta pigra*) in southern Belize: does degree of frugivory influence activity level? *Primates* 45 (7): 105-111.
- Pirolli P. 2007. Information foraging theory. Oxford University Press. New York. Pp 25-73
- Pozo-Montuy G, Serio-Silva JC. 2006. Comportamiento alimentario de monos aulladores negros (*Alouatta pigra* Lawrence, Cebidae) en hábitat fragmentado en Balancán, Tabasco, México. *Acta Zoológica Mexicana* 22 (3): 53-66.
- Pozo-Montuy G, Serio-Silva JC. 2007. Movement and Resource Use by a Group of *Alouatta pigra* in a Forest Fragment in Balancán, México. *Primates* 48: 102-07.
- Pozo-Montuy G, Serio-Silva JC, Bonilla-Sanchez Y, Bynum N, Landgrave R. 2008. Current Status of the Habitat and Population of the Black Howler Monkey (*Alouatta pigra*) in Balancán, Tabasco, Mexico. *American Journal of Primatology* 70: 1169-76.
- Pozo-Montuy G, Serio-Silva JC, Chapman A, Bonilla-Sanchez. 2013. Resource Use in a Landscape Matrix by an Arboreal Primate: Evidence of Supplementation in Black howlers (*Alouatta pigra*). *International Journal of Primatology* 34: 714-731.
- Ramírez-Julián R. 2010. Respuestas conductuales de monos aulladores negros, *Alouatta pigra*, viviendo en remanentes de vegetación entre pastizales en Balancán, Tabasco. Master thesis. Instituto de Ecología AC. Xalápa, México.
- Rode KD, Chapman CA, Chapman LJ, McDowell LR. 2003. Mineral resource availability and consumption by colobus in Kibale National Park, Uganda. *International Journal of Primatology* 24:541–573.
- Rodríguez-luna E, Domínguez-Domínguez LE, Morales-Mávil JE, Marunez-Morales M. 2003. Foraging strategy changes in an *Alouatta palliata* mexicana troop released on an island. En Marsh L. (eds.). 2003. Primates in fragments: ecology and conservation. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York. pp. 229–249.
- Rodríguez-Toledo E, Mandujano S, Garcia-Orduña F. 2003. Relationships between forest fragments and Howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) in southern Veracruz, Mexico. En: Marsh L. (eds.). 2003. Primates in Fragments: Ecology and Conservation. Kluwer Academic/Plenum Publishers. New York.
- Rothman J, Dierenfeld E, Molina D, Shaw A, Hintz H, Pell A. 2006. Nutritional Chemistry of Foods Eaten by Gorillas in Bwindi Impenetrable National Park, Uganda. *American Journal of Primatology* 68:675–691.

- Rothman L, Plumptre A, Dierenfeld E, Pell A. 2007. Nutritional composition of the diet of the gorilla (*Gorilla beringei*): a comparison between two montane habitats. *Journal of Tropical Ecology* 23:673–682.
- Rothman J, Chapman C, Pell A. 2008. Fiber-Bound Nitrogen in Gorilla Diets: Implications for Estimating Dietary Protein Intake of Primates. *American Journal of Primatology* 70:690-694.
- Rothman J, Chapman C, Hansen J, Cherney D, Pell A. 2009. Rapid Assessment of the Nutritional Value of Foods Eaten by Mountain Gorillas: Applying Near-Infrared Reflectance Spectroscopy to Primatology. *International Journal of Primatology* 30:729–742.
- Rothman JM, Raubenheimer D, Chapman CA. 2011. Nutritional geometry: Gorillas prioritize non-protein energy while consuming surplus protein. *Biological Letters* 7: 847-849.
- Rothman JM, Chapman C, Van Soest P. 2012. Methods in Primate Nutritional Ecology: A User's Guide. *International Journal of Primatology* 33: 542-566.
- Rutishauser IHE, 2005. Dietary intake measurements. *Public Health Nutrition* 8(7A): 1100–1107.
- Sakaguchi EI. 2003. Digestive strategies of small hindgut fermenters. *Animal Science Journal* 74: 327-337.
- Schnitzer SA, Bongers F. 2002. The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 223–230.
- Schnitzer SA. 2005. A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution. *American Naturalists* 166: 262–76.
- Serio-Silva JC. 1993. Feeding habits and daily activity patterns of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in a forest fragment in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. AAZPA Regional Proceedings 783-789.
- Serio-Silva JC, Hernandez-Salazar L, Rico-Gray V. 1999. Nutritional Composition of the Diet of *Alouatta palliata* mexicana Females in Different Reproductive States. *Zoo Biology* 18:507–513.
- Serio-Silva JC, Rico-Gray V, Hernández-Salazar LT, Espinosa-Gómez R. 2002. The Role of *Ficus* (Moraceae) in the Diet and Nutrition of a Troop of Mexican Howler Monkeys, *Alouatta palliata* Mexicana, Released on an Island in Southern Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 18: 913-28.
- Silver S, Ostro L, Yeager C, Horwich R. 1998. Feeding Ecology of the Black Howler Monkey (*Alouatta pigra*) in Northern Belize. *American Journal of Primatology* 45: 263- 79.
- Silver S, Ostro L, Yeager C, Dierenfeld E. 2000. Phytochemical and Mineral Components of Foods Consumed by Black Howler Monkeys (*Alouatta pigra*) at Two Sites in Belize. *Zoo Biology* 19: 95-09.
- SPSS Inc. Released 2008. SPSS Statistics for Windows, Version 17.0. Chicago: SPSS Inc.

- Studel K. 2000. Ecological costs and benefits. En: Boinski S, Garber P. (eds.). On the move: How and why animals travel in groups. The university of Chicago. United States. pp 7-10.
- Stevenson PR, Quiñones MJ, Ahumada JA. 2000. Influence of Fruit Availability on Ecological Overlap among Four Neotropical Primates at Tinigua National Park, Colombia. *Biotropica* 32 (3): 533-544.
- Stevenson PR. 2001. The relationship between fruit production and primate abundance in Neotropical communities. *Biological Journal of the Linnean Society*. 72: 161–178.
- Tolman EC. 1948. Cognitive maps in rats and men. *Psychological Reviews* 55: 189–208.
- Valero A, Byrne R. 2007. Spider monkey ranging patterns in Mexican subtropical forest: do travel routes reflect planning? *Animal Cognition* 10: 305–315.
- Van-Belle S, Estrada A. 2006. Demographic Features of *Alouatta pigra* Populations in Extensive and Fragment Forest. En: Estrada A, Garber P, Pavelka M, Luecke L, editores. 2006. New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates. USA: Springer. Pp. 121-42.
- Westoby M. 1978. What are the biological bases of varied diets? *American Naturalists* 112: 627–631.
- Williams-Guillén K. 2003. The behavioral ecology of mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*) living in a nicaraguan shade coffee plantation. Doctoral dissertation. Department of Anthropology, New York University.
- Zinner D. 1999. Relationship Between Feeding Time and Food Intake in Hamadryas Baboons (*Papio hamadryas*) and the Value of Feeding Time as Predictor of Food Intake. *Zoo Biology* 18:495-505