

**PATRÓN DE ACTIVIDAD GENERAL Y COMPORTAMIENTO
ALIMENTICIO DE DOS TROPAS DE MONOS AULLADORES (*Alouatta
seniculus*), EN LA RESERVA BOSQUE DE YOTOCO, COLOMBIA**

DIEGO ALEJANDRO ZÁRATE CAICEDO

**UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA
BUCARAMANGA
2005**

**PATRÓN DE ACTIVIDAD GENERAL Y COMPORTAMIENTO
ALIMENTICIO DE DOS TROPAS DE MONOS AULLADORES (*Alouatta
seniculus*), EN LA RESERVA BOSQUE DE YOTOCO, COLOMBIA**

DIEGO ALEJANDRO ZÁRATE CAICEDO

Trabajo de grado presentado para optar al título de Biólogo

**Director
PABLO STEVENSON
BIÓLOGO, Ph.D.**

**Codirectora
MARIA CAROLINA GÓMEZ POSADO
BIÓLOGA, M.Sc**

**UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA
BUCARAMANGA
2005**

CONTENIDO

| | Page |
|---|-------------|
| INTRODUCCIÓN | 1 |
| 1. MATERIALES Y MÉTODOS | 3 |
| 1.1 Tamaño y composición de las tropas | 3 |
| 1.2 Patrón de actividad | 4 |
| 1.3 Comportamiento Alimenticio | 5 |
| 1.4 Fenología de frutos, flores, y hojas | 6 |
| 1.5 Producción de follaje | 6 |
| 1.6 Producción de flores | 7 |
| 1.7 ¿Las variaciones fenológicas influyen el patrón de actividad? | 7 |
| 1.8 ¿Folívoros facultativos? | 7 |
| 2. RESULTADOS | 7 |
| 3. DISCUSIÓN | 14 |
| 5. AGRADECIMIENTOS | 24 |
| LITERATURA CITADA | 24 |

LISTA DE FIGURAS

Págs

- Figura 1.** Variación temporal del Patrón de actividad general de las tropas de monos aulladores. a) Representa el patrón de actividad general para la tropa A0. b) Representa el patrón de actividad general para la tropa A9. Cada categoría de comportamiento está expresada como porcentaje de tiempo gastado en cada actividad a lo largo de periodo de muestreo. **31**
- Figura 2.** Número de especies de plantas usadas mensualmente como alimento entre las dos tropas de monos aulladores (A0 y A9). **32**
- Figura 3.** Índice de diversidad de Shannon (H'). Diversidad mensual en la dieta de especies utilizadas como fuente de alimento entre el periodo de muestreo para las dos tropas de monos aulladores (A0 y A9). **33**
- Figura 4.** Porcentaje total de tiempo de consumo de ítems entre las dos tropas (A0 y A9). **34**
- Figura 5.** Composición mensual en la dieta de ítems y porcentaje de tiempo invertido en alimentación sobre cada parte de las plantas entre enero y junio del 2005. a) Representa el tiempo invertido en alimentación de ítems para la tropa A0. b) Representa el tiempo invertido en alimentación de ítems para la tropa A9. **35**
- Figura 6.** Análisis de regresión de la oferta de frutos del bosque contra el consumo de frutos de los dos grupos durante el periodo de muestreo. El análisis señala una tendencia ($R^2 = 0,590$) entre el incremento en producción de frutos maduros en el bosque de Yotoco y su consumo. **36**

LISTA DE TABLAS

| | Págs |
|---|-------------|
| Tabla 1. Especies de árboles usados por los aulladores de la tropa A0 como una fuente de alimento. Cada especie está agrupada teniendo en cuenta la parte de la planta consumida (ítem) y su tiempo de alimentación en minutos. | 38 |
| Tabla 2. Familias más importantes utilizadas como fuente de alimento para las dos tropas de monos aulladores. Se tuvo en cuenta los porcentajes de uso más altos. El porcentaje de uso está expresado como total de tiempo gastado en alimentación en cada una familias. | 37 |
| Tabla 3. Especies de árboles usados por los aulladores de la tropa A9 como una fuente de alimento. Cada especie está agrupada teniendo en cuenta la parte de la planta consumida (ítem) y su tiempo de alimentación en minutos. | 39 |

RESUMEN

TÍTULO: PATRÓN DE ACTIVIDAD GENERAL Y COMPORTAMIENTO ALIMENTICIO DE DOS TROPAS DE MONOS AULLADORES (*Alouatta seniculus*), EN LA RESERVA BOSQUE DE YOTOCO, COLOMBIA*

AUTOR: DIEGO ALEJANDRO ZÁRATE CAICEDO**

PALABRAS CLAVES: Aullador, subandino, actividad, dieta, folívoro-facultativo.

DESCRIPTION:

Con el objetivo de determinar el patrón de actividad general y el comportamiento alimenticio de dos tropas de monos aulladores rojos de un bosque subandino (1700 m de altura), en la Reserva Bosque de Yotoco (Valle del Cauca, Colombia) entre enero y junio del 2005, se empleó el método de muestreo focal continuo por 12 horas. Para evaluar el comportamiento alimenticio se realizó un análisis fenológico con el fin de observar como las variaciones fenológicas influyen el patrón de actividad y la condición de folívoros facultativos. Este análisis compara la oferta de recursos del bosque y el consumo de éstos por parte de las dos tropas de monos, con sus patrones registrados de actividad y alimentación. La mayor inversión de tiempo estuvo en el descanso (59.3%-60.4%) y la alimentación (23.3%-25.5%). La dieta de ítems estuvo dirigida principalmente hacia las hojas jóvenes (56.6%-79%) y los frutos maduros (26.4%-11%), siendo *Poulsenia armata* (Moraceae) la especie más utilizada y que más aportó alimento. En total, las dos tropas utilizaron en la dieta 312 plantas (74.2% árboles) de 31 especies, distribuidas en 20 familias, de las cuales, Moraceae fue la más importante. En conclusión, se encontró que la estacionalidad de los recursos modela el patrón de comportamiento y la selectividad por algún ítem particular.

* Trabajo de Grado

** Facultad de Ciencias, Escuela de Biología, Director, Pablo Stevenson ; Codirectora, Maria Carolina Gómez posada

ABSTRACT

TITLE: PATRÓN DE ACTIVIDAD GENERAL Y COMPORTAMIENTO ALIMENTICIO DE DOS TROPAS DE MONOS AULLADORER (*Alouatta seniculus*), EN LA RESERVA BOSQUE DE YOTOCO, COLOMBIA*

AUTHOR: DIEGO ALEJANDRO ZÁRATE CAICEDO**

KEY WORDS: Howler, Subandean, activity, diet, facultative-folivore.

DESCRIPTION

The main objective of this study was determine the general pattern activity and feeding behavior of the two red howler monkeys troops of a subandean forest (1700 m elevation), in the “Reserva Natural Bosque de Yotoco” (Valle del Cauca, Colombia). The sampling was done among January and June of 2005. We employed the method of focal animal sampling for twelve hours. To analyze the feeding behavior, we realized a phenological analysis with the objective to observe the effect of the phenological variations. This variation was evaluated on the activity pattern and the conditions of facultative folivore. The phenological analysis compares the forest resource available and this consume among two monkey troops, with the registered pattern activity and the feeding. The principal time inversion was the rest (59.3%-60.4%) and the feeding (23.3%-25.5%). The item most consumed was young leaf (56.6%-79%) following by mature fruits (26.4%-11%). *Poulsenia armata* (Moraceae) was the species more used and this one was the most important in the feeding. In overall, the troops used in the diet 312 plants (74.2% trees) of 31 species, distributing in 20 families, of them Moraceae was the more important. In conclusion, it was found that the resources seasonality affected the pattern of behavior and the selectivity for some particular item.

* Trabajo de Grado

** Facultad de Ciencias, Escuela de Biología, Director, Pablo Stevenson ; Codirectora, Maria Carolina Gómez posada

INTRODUCCIÓN

En Colombia los bosques andinos han estado sujetos a fuertes presiones antrópicas (Etter 1993), las cuales han generado un detrimento de los recursos biológicos y amenazas para las poblaciones andinas de primates debido a la destrucción y perturbación de sus hábitats naturales (Chapman & Balcomb 1997, Estrada *et al.* 1999, Juan *et al.* 2000). Estos disturbios pueden causar efectos directos sobre el comportamiento general, los patrones de utilización del espacio y los recursos alimenticios (Juan *et al.* 2000).

Dentro de los primates del neotrópico, *Alouatta seniculus* Linneaus 1766 (mono aullador rojo) es una de las especies con más amplia distribución en Colombia (Hernández-Camacho & Cooper 1976, Defler 1994), presentándose en bosques de galería de los llanos orientales, bosques tropicales deciduos, bosques lluviosos y zonas de bosques húmedos y nublados hasta 3200 m de altura (Hernández-Camacho & Cooper 1976). Su organización social está representada en “tropas” que tienen un tamaño promedio de seis a nueve individuos (Izawa 1976, Neville 1976, Crockett & Eisenberg 1987, Crockett 1996), las cuales están conformadas generalmente por un macho adulto (α), dos a tres hembras y varios juveniles e infantes (Neville 1976, Crockett & Eisenberg 1987, Crockett 1996, Defler 2003).

El componente principal de la dieta de *A. seniculus* son las hojas jóvenes y frutos maduros por lo que han sido clasificados como folívoros-frugívoros (Glander 1975, Milton 1979, 1980, Gaulin & Gaulin 1982, Braza *et al.* 1983, Estrada 1984, Crockett & Eisenberg 1987, Julliot & Sabatier 1993, Silver *et al.* 1998, Juan *et al.* 1999, Stevenson *et al.* 2000, Estrada *et al.* 2002). Sin embargo, son considerados como los primates más folívoros del neotrópico (Milton 1979, 1980, 1982, 1998, Milton *et al.* 1979, 1980,

Gaulin & Gaulin 1982, Julliot & Sabatier 1993). Este patrón está influenciado principalmente por la estacionalidad en la producción de hojas y frutos y su disponibilidad refleja radicalmente sus preferencias alimenticias (Estrada 1984).

Cuando la dieta es esencialmente de hojas, los monos aulladores deben adaptarse a sus restricciones energéticas, por medio de respuestas conductuales que les permiten enfrentar las variaciones fenológicas y las limitaciones del ambiente (Milton *et al.* 1979, García del Valle *et al.* 2001). Así mismo, en diversos estudios con mono aullador, se han encontrado diferencias marcadas entre los porcentajes de consumo de hojas y frutos, siendo algunas poblaciones más frugívoras que otras (Milton 1979, Gaulin & Gaulin 1982, Braza *et al.* 1983, Estrada 1984, Rumiz *et al.* 1986, Neves & Rylands 1991, Julliot & Sabatier 1993, Julliot 1996, Silver *et al.* 1998, Estrada *et al.* 1999, Juan *et al.* 2000, García del Valle *et al.* 2001). Para Milton (1979) y Silver *et al.* (1998) el grado de flexibilidad digestiva, esta dado principalmente por las limitaciones en la abundancia de frutos y en satisfacer los requerimientos proteicos mínimos (folívoros facultativos). Es decir, los aulladores prefieren los frutos maduros cuando están disponibles y las hojas jóvenes cuando son escasos (Milton 1979, 1980, 1998, Estrada & Coates-Estrada 1985, Julliot & Sabatier 1993, Stevenson *et al.* 2000).

La mayoría de estudios sobre *A. seniculus* se han realizado en bosques de zonas bajas (Braza *et al.* 1983, Crockett & Eisenberg 1987, Julliot 1996, Stevenson *et al.* 2000), conociéndose muy poco de historia natural, patrones ecológicos y patrones de actividad en bosques andinos (Gaulin & Gaulin 1982, Cabrera 1994, Giraldo 2003). El propósito de este artículo es aportar información sobre el patrón de actividad general y el comportamiento alimenticio de los monos aulladores que habitan un fragmento de bosque aislado y premontano de la Reserva Natural Bosque de Yotoco. Así mismo,

evaluar las hipótesis: 1. Las variaciones fenológicas influyen el patrón de actividad general para los monos de áreas montañosas y 2. Los aulladores son folívoros facultativos.

1. MATERIALES Y MÉTODOS

La Reserva Natural Bosque de Yotoco se encuentra ubicada en la jurisdicción de Yotoco, departamento del Valle del Cauca, Colombia (3°50' Norte y 16°20' Oeste). Comprende un fragmento de bosque subandino (Cuatrecasas 1989) maduro y secundario de diferentes edades sucesionales con 559 ha aproximadamente y ostenta un gradiente altitudinal de 1200 a 1700 m de altura. Presenta una temperatura media anual de 20° C y un promedio de precipitación anual de 1500 mm con dos épocas húmedas (marzo-mayo y septiembre-octubre) y dos épocas secas (junio-agosto y diciembre-febrero) (Escobar 2001).

1.1 Tamaño y composición de las tropas

Para el estudio se utilizaron dos tropas de monos aulladores previamente habituadas (Vélez 2005, Palma 2005) en dos zonas diferentes de La Reserva Bosque de Yotoco, asignando a cada una un nombre según el área de muestreo (Tropa A0= 3°52'25,3" Norte-76°25'52,2 Oeste" a 1519 m de altura y Tropa A9= 3°52'02,4" Norte-W76°26'00,4" Oeste a 1641 m de altura). Entre las tropas la proporción de machos adultos y hembras adultas fue idéntica, dos machos adultos y tres hembras adultas. Sin embargo la proporción relativa de juveniles e infantes fue diferente entre tropas y varió a lo largo del estudio. Entre enero y marzo la tropa A0 exhibió un juvenil y dos infantes, mientras que la tropa A9 ninguno; a mediados de marzo del 2005 un nuevo infante nació en las dos tropas para un total de individuos de nueve en la tropa A0 y seis en la tropa A9 (2:3:1:3 y 2:3:0:1). Cada individuo de las tropas fue identificado según sus

características fisonómicas como tamaño, color, cicatrices, sexo, coto, etc. (Neville 1976).

1.2 Patrón de actividad

El seguimiento de los dos grupos de monos aulladores se llevó a cabo entre enero y junio del 2005. Se empleó el método de muestreo focal continuo (Altmann 1974) en el que cada individuo adulto de las tropas fue seguido durante un día desde las 6:00 a 18:00 horas para un total de cinco días por mes, para cada tropa durante seis meses. Para obtener el patrón de actividad de cada grupo, se registró el tiempo dedicado a cada una de las siguientes actividades: 1) Alimentación: búsqueda, manipulación e ingestión de diferentes tipos de alimentos, 2) Descanso: todos los períodos de inactividad, quietud y reposo del individuo, que no incluyan manipulación de objetos e interacciones con otros animales, 3) Desplazamiento: movilización de un lugar a otro, con una dirección definida, sin implicar forrajeo (no incluye la locomoción dentro de un mismo árbol), 4) excreción: acción de defecar u orinar, 5) Interacciones intergrupales: encuentros, huída o amenaza con tropas vecinas, 6) Vocalización y 7) Interacciones sociales: cuidado maternal, acicalamiento, amenaza, etc.; estas actividades se expresaron en porcentaje de tiempo invertido.

Para establecer si existían diferencias significativas entre las tropas para cada una de las actividades generales (descanso, alimentación, desplazamiento, vocalización e interacciones intergrupales), se realizó una prueba de t-student. Cuando se incumplió el supuesto de normalidad se utilizó la prueba de U Mann-Whitney. Para evaluar la variación mensual en cada una de las actividades principales se tuvo en cuenta el modelo lineal general para medidas repetidas de dos vías para cada tropa y entre ellas. Si entre los meses se encontraban diferencias significativas, se utilizó la prueba de

Tukey como prueba *a posteriori* para evidenciar el momento de variación. Solo cuando se incumplió el supuesto de normalidad se utilizó la prueba no paramétrica para medidas repetidas de Friedman entre los meses para cada tropa y Kruskal-Wallis entre tropas (Potvin *et al.* 1990). Para establecer si las interacciones intergrupales entre tropas afectan el patrón de vocalizaciones diarias se empleó la correlación de Spearman por rangos. Así mismo, para verificar si las condiciones climáticas afectan la actividad de descanso para las tropas, se tomaron medidas de temperatura mínima y máxima y precipitación cada día del muestreo focal; se realizó una correlación de Spearman para establecer la relación entre el descanso y cada una de las variables climáticas.

1.3 Comportamiento Alimenticio

Cuando el comportamiento fue alimenticio, se especificó para cada animal focal: el tipo de alimento (hoja joven, hoja madura, frutos jóvenes, frutos maduros, flores, pecíolos, epífitas, hemiparásitas y bejucos), la parte consumida, el tiempo en minutos de consumo, la especie de cada árbol utilizado y el estado del alimento (joven o maduro). Adicionalmente se calcularon las tasas de ingestión, a partir del número de ítems consumidos (frutos, hojas o flores) en 30 segundos. Se tomaron y pesaron muestras de cinco frutos de árboles diferentes para cada una de las especies, para así estimar la biomasa de frutos ingerida en los tiempos de visita a la planta. Para calcular el peso ingerido de frutos, se multiplicó la tasa de consumo por el tiempo empleado comiendo cada fruto y esta a su vez se multiplicó por el peso promedio de los frutos.

Para evaluar la diversidad mensual en la dieta se utilizó el índice de diversidad de Shannon (H'). Además para determinar la existencia de relaciones entre el porcentaje de tiempo de alimentación por especie, su uso mensual y el número de individuos usados por especie se utilizó una correlación de Spearman por rangos. Teniendo en cuenta el

consumo de partes de plantas (ítems) y su utilización mensual por las dos tropas y entre ellas, se realizó un modelo lineal general de dos vías para medidas repetidas; cuando la prueba fue significativa se utilizó la prueba de Tukey *a posteriori*, para evidenciar el momento de la variación.

1.4 Fenología de frutos, flores, y hojas

Para determinar la oferta de recursos del bosque se realizó un análisis fenológico basado en dos transectos de 1.7 Km y 1.8 Km, situados cada uno alrededor del rango de actividad de las tropas de monos aulladores. Se hicieron observaciones cada quince días de árboles marcados en flor o fruto cuyas copas se proyectaran sobre los transectos.

Para estimar la producción de frutos (Kg) por árbol, se calculó el número aproximado de frutos a partir de observaciones con binóculos (10 x 50) y se multiplicó por el peso promedio de cinco frutos de cada especie, para poder hacer estimaciones en términos de biomasa o producción de kilogramos por hectárea por árbol. Para obtener la producción mensual en kilogramos por hectárea por especie, se agruparon los árboles de cada especie y se sumaron sus respectivas producciones. Para obtener la producción total en kilogramos por hectárea por especie, se agruparon los árboles por especie y se sumaron sus respectivas producciones mes a mes. Se realizó una prueba de Kruskal Wallis para evaluar la variación temporal en la producción de frutos del transecto completo ($t = 3.5$ Km) y una prueba de U Mann Whitney para evaluar la producción entre transectos.

1.5 Producción de follaje

Para obtener la producción de follaje en el bosque, se seleccionaron siete especies de árbol de los más comunes de la reserva (Escobar 2001), se marcaron entre 5 y 7 árboles de cada especie (Vélez 2005, Palma 2005). La ubicación de los árboles marcados no tuvo relación con el transecto fenológico, sin embargo, fueron revisados cada quince

días al igual que el transecto fenológico, durante los seis meses del estudio. Para obtener el porcentaje estimado de hojas nuevas por especie cada mes, se utilizó la sumatoria de la escala de Fournier (1974) por especie, donde: (1=25%, 2=50%, 3=75% y 4=100%).

$$\% \text{ de Fournier} = \sum \text{Fournier} \times 100/4.N$$

Para evaluar la variación temporal en la producción de hoja nueva se realizó una prueba de Kruskal-Wallis sobre los valores mensuales promedio de cada una de las 7 especies seleccionadas.

1.6 Producción de flores

Para obtener una estimación de la abundancia de flores, se calculó el número de individuos por especie por mes que estuvieran en flor en los transectos fenológicos.

1.7 ¿Las variaciones fenológicas influyen el patrón de actividad?

Para probar si las variaciones fenológicas influyen el patrón de actividad, se realizó un análisis de regresión lineal entre el porcentaje de producción de hoja para cada especie y su respectivo tiempo de alimentación y entre el porcentaje de tiempo de alimentación de frutos y su respectiva oferta para cada tropa.

1.8 ¿Folívoros facultativos?

Para verificar si en los aulladores de áreas andinas se cumple la hipótesis: los aulladores de Yotoco son “folívoros facultativos”; se realizó un análisis de regresión lineal entre la oferta de frutos consumidos (Kg/ha) y su correspondiente consumo (Kg).

2. RESULTADOS

Para los seis meses del estudio, se completaron 60 días de observación efectiva con un total de 720 horas de muestreo focal continuo para las dos tropas estudiadas: 30 días con 360 horas para la Tropa A0 e igual cantidad de tiempo para la tropa A9.

Patrón de actividad general

Dentro de las actividades generales de las tropas, el descanso y la alimentación ocuparon la mayor parte del presupuesto de tiempo diario (59.3% - 23.3% para la tropa A0 y 60.4% -25.5% para la tropa A9). El desplazamiento (11.1% - 10.1%), vocalización (3.3% - 2.4%), interacción intergrupala (1% - 0.6%), excreción (0.8% - 0.8%) e interacciones sociales (0.6% - 0.1%) sólo representaron el 16.8% y 14% del tiempo registrado para las tropas A0 y A9 respectivamente. No se encontraron diferencias significativas generales entre las tropas para cada una de las actividades (prueba de t-student, $p > 0.05$, todos los casos).

Variación temporal en el patrón de actividad

Se encontraron diferencias mensuales en el tiempo que invierte cada una de las tropas para alimentarse (tropa A0 $X^2 = 18.10$ $p = 0.003$, tropa A9 $F = 3.74$ $p = 0.02$), sin embargo no se encontraron diferencias significativas entre ellas ($F = 1.3$ $p = 0.3$, $gl = 1$). Para la tropa A0, enero y febrero son los meses con menor porcentaje de tiempo empleado en alimentación y marzo-abril son los picos máximos de inversión de tiempo, con un ligero declive hacia junio (Fig. 1a.); mientras que en la tropa A9 se mantiene el tiempo de alimentación bajo hasta marzo, y se incrementa hacia abril y junio (Fig. 1b.). Solo se encontraron diferencias significativas para el tiempo invertido en el descanso en la tropa A0 ($F = 3.74$, $p = 0.02$, $gl = 5$). Enero es el mes que más descansan y abril el mes donde invierten menos tiempo para descansar. En contraste, la tropa A9, que descansa más en febrero y descansa menos en mayo, al igual que la tropa A0, incrementan su tiempo de descanso hacia mayo y junio (Fig. 1). No se encontraron diferencias significativas en el tiempo invertido para el desplazamiento entre los meses ($F = 1.54$, $p = 0.2$, $gl = 5$), ni entre las tropas ($F = 0.06$, $p = 0.82$, $gl = 1$). Sin embargo, para la tropa A0, febrero representa el mes de mayor desplazamiento y a partir de él cae ligeramente. La tropa A9, mostró dos

picos de mayor desplazamiento entre febrero y abril, aunque cae ligeramente entre mayo y junio (Fig. 1 a y b). Para el tiempo invertido en las actividades de vocalización e interacciones intergrupales, no se encontraron diferencias significativas para cada una de las tropas y entre ellas; sin embargo, se evidenció un incremento en el tiempo invertido en vocalizar y las interacciones intergrupales en los meses de marzo-abril. Se encontró una correlación positiva ($r^2=0,60$ $p=0.0004$) entre la vocalización y las interacciones intergrupales. No se encontró correlación entre las variables ambientales (Temperatura máxima, mínima, y Precipitación) y el descanso para ninguna de las tropas.

Comportamiento alimenticio

Los aulladores de las dos tropas usaron como fuente de alimento 312 especies vegetales distribuidas en 20 familias y 31 especies. De estas especies, el 74.2% fueron árboles ($n = 290$), 16.1% enredaderas ($n = 14$), 6.5% epífitas ($n = 2$) y 3.2% lianas ($n = 6$).

La tropa A0 utilizó 192 especies vegetales distribuidas en 17 familias y 25 especies (Tabla 1). De estas especies, el 72% corresponden a árboles ($n = 173$), 20% enredaderas ($n = 13$), 4% lianas ($n = 5$) y 4% epífitas ($n = 1$). Las familias más importantes para esta tropa en cuanto al porcentaje de tiempo invertido en la alimentación fueron (Tabla 2): Moraceae, Lauraceae, Sapotaceae, Mimosaceae y Bombacaceae, para un total de 92.4% de tiempo de alimentación con 138 árboles usados.

La tropa A9 utilizó 120 especies vegetales distribuidas en catorce familias y 18 especies (Tabla 3). De estas especies, el 83.3% corresponde a árboles ($n=117$), 5.5% enredaderas ($n=1$), 5.5% lianas ($n=1$) y 5.5% epífitas ($n=1$). Las familias más importantes para esta tropa en cuanto al porcentaje de tiempo invertido en alimentación fueron (Tabla 3):

Moraceae, Sapotaceae, Bombacaceae, Violaceae, Mimosaceae y Lauraceae, para un total de 94.1% de tiempo de alimentación con 99 árboles usados.

Variación mensual en la dieta

El número mensual de especies vegetales usadas para las dos tropas, varió de enero (16 especies) a junio (61 especies), con un promedio acumulado de tres especies nuevas por mes para la tropa A0. Para la tropa A9, varió de enero (29 especies) a mayo (41 especies), con un promedio mensual de 28 especies usadas, con dos especies nuevas por mes (Fig. 2).

El valor promedio mensual del índice de diversidad (H') en la dieta de cada una de las tropas fue de 0.805 y 0.708; no se encontraron diferencias significativas entre las tropas ($t=1.2$ $p=0.263$, $gl=10$). Sin embargo, abril y junio son los meses de mayor variación en la diversidad de la dieta (Fig. 3). Las especies *P. armata*, *N. pichurin*, *I. semialata*, *O. pyramidale*, *Dioclea* sp, *Cecropia reticulata* y *P. caimito*, fueron usadas como fuente de alimento por la tropa A0, de cuatro a seis meses del período de muestreo; estas especies aportan la mayoría de componentes de la dieta (hojas, frutos, flores y corteza). Al igual que en la tropa anterior, las especies usadas de cuatro a seis meses por la tropa A9 fueron: *P. armata*, *I. semialata*, *O. pyramidale*, *P. caimito*, *Ormosia colombiana* y *G. sphaerocarpum*. Se encontró una correlación positiva entre el porcentaje de tiempo de alimentación por especie, su uso mensual y el número de individuos usados por especie ($r^2 = 0.78$ $p = 0.00$ – $r^2 = 0.90$ $p = 0.00$; $r^2 = 0.924$ $p = 0.00$ – $r^2 = 0.790$ $p = 0.00$).

Selectividad de partes (A0 vs A9)

Para los monos aulladores, la mayor inversión de tiempo en el consumo de ítems estuvo dirigida al consumo de hojas y frutos (Fig. 4). Se encontraron diferencias significativas

entre las tropas (hojas, $F=6.02$, $p=0.04$, $gl=1$ y frutos, $F=9.12$, $p=0.02$, $gl=1$) y para cada tropa (hojas A0 $F=29.4$, $p=0.001$, $gl=5$ y A9 $F=6.07$, $p=0.001$, $gl=5$; Frutos, A0 $F=29.4$ $p=0.001$, $gl=5$ y A9 $F=9.78$, $p=0.001$, $gl=5$). Los meses de mayor variación mensual fueron marzo y abril, no obstante, se encontró una relación inversa entre el consumo de hojas y frutos para estos meses (Fig. 5 a y b). A medida que desciende el consumo de hojas y llega a un valor mínimo hacia abril, el consumo de frutos aumenta y alcanza su valor máximo en abril.

Dentro de la dieta básica, las hojas jóvenes y los frutos maduros fueron los ítems más consumidos (Fig. 4). Se presentaron diferencias significativas (A0 $F=18.34$, $p=0.001$, $gl=1$ y A9 $F=56.8$, $p=0.001$, $gl=1$) en el consumo de frutos maduros y de hojas jóvenes entre las tropas en los meses de marzo y abril (Fig. 5). Así mismo, para cada tropa se encontraron diferencias mensuales en el tiempo invertido comiendo hojas jóvenes ($F=3.03$, $p=0.02$, $gl=5$) y frutos maduros ($F=3.5$ $p=0.01$, $gl=5$). De nuevo los meses de mayor variación fueron marzo y abril. Los demás ítems consumidos sólo representaron el 17%-9.9% del tiempo empleado en alimentarse: Hojas maduras 11.1%-5%, Pecíolos 0.04%-0.7%, Frutos inmaduros 0.6%-0.5%, Flores 4.9%-3.1%, Corteza 0.3%-0.6% y Suelo 0.1% (Fig. 4).

Dieta

Hojas nuevas. El porcentaje de tiempo empleado en el consumo de hojas nuevas, estuvo dominado por cuatro especies de plantas (*P. armata* 82.5%, *T. caucana* 6.9%, *P. caimito* 4.3% y *Dioclea* sp 1,5%) para la tropa A0 (95.2%). Y por tres especies (*P. armata* 87.7%, *P. caimito* 4.3% y *O. colombiana* 3%) para la tropa A9 (95%). El 5% y 4.8% restante, corresponden a las de más especies de plantas que contribuyeron con la dieta de hojas nuevas en las tropas.

Hojas maduras. Once (Tropa A0) y siete (Tropa A9) especies de plantas contribuyeron con la dieta de hojas maduras en las tropas: de éstas, cuatro especies (*P. armata* 42.5%, *I. semialata* 28.8%, *C. reticulata* 15.3% *O. pyramidale* 2%) para la tropa A0, y cuatro especies (*P. armata* 59%, *I. semialata* 14%, *C. reticulata* 13.6% y *P. caimito* 6%) para la tropa A9; representan el 92.6% y 88.6% del porcentaje de tiempo invertido comiendo hojas maduras para cada tropa, respectivamente.

Frutos maduros. Tres (Tropa A0) y cuatro (Tropa A9) especies de árboles, contribuyeron con el 98.3% y 99.9% del tiempo de consumo de frutos maduros. Para las dos tropas, *P. armata* (61%-59.1%), *N. pichurin* (33%-9%) y *I. semialata* (4.3%-11.8%) representan la mayor fuente de frutos. Sin embargo, *G. sphaerocarpum* (20%) fue la segunda especie más importante en el aporte casi permanente de frutos maduros para la tropa A9.

Frutos verdes. Para la tropa A0, cuatro de cinco especies de árboles *O. caracasana* (27.7%), *Casearia megacarpa* (27.7%), *T. caucana* (21.8%) y *C. ellipticifolia* (20.1%), aportan el 97.4% del tiempo invertido en consumo, mientras que para la tropa A9 la familia Lauraceae con *O. caracasana* (24.3%) y *Ocotea* sp (72.2%), contribuye con el 96.5% del tiempo empleado en el consumo de frutos inmaduros.

Flores. *O. pyramidale* (73.5%-98.7%) fue la especie más importante en cuanto a tiempo invertido alimentándose de flores a lo largo del período de estudio, seguida sólo para la tropa A0 de *Dioclea* sp. (24.7%).

Corteza y suelo. El porcentaje de tiempo empleado en el consumo de corteza estuvo dominado por *P. armata* (75%-48.2%), no obstante *P. caimito* (25%-2.8%) y *Ocotea* sp (40%) también contribuyeron en su dieta. Solo en una ocasión (marzo) la tropa A0 fue

vista comiendo tierra, uno a uno descendieron del árbol (*Ocotea* sp), comieron y uno a uno ascendieron.

Fenología de frutos, hojas y flores

No se encontraron diferencias significativas en la producción temporal de frutos en el transecto completo ($H=6.54$, $p=0.16$, $gl=4$) ni entre los transectos ($U=410$ $p=0.989$).

No obstante, se encontraron diferencias significativas en la producción de frutos para las especies de *P. armata* y *G. sphaerocarpum* ($H=80.7$ $p=0.001$, $gl=19$). Para estas especies incluyendo *N. pichurin* se presentaron dos picos (un régimen bimodal) de producción máxima entre marzo y mayo y dos picos de producción mínima o nula entre febrero y junio. De las 20 especies evaluadas, todas presentaron un patrón continuo de producción, sin embargo, *P. armata* y *G. sphaerocarpum* fueron utilizados para alimentación sólo en los meses de producción de frutos maduros entre marzo y junio.

La producción de hojas nuevas fue relativamente constante durante los seis meses de estudio, no se encontraron diferencias temporales significativas en la producción de hojas nuevas ($H=6.85$, $p=0.81$, $gl=6$). No obstante, *Gordonia fruticosa*, *P. armata* y *P. caimito*, mostraron una caída en la producción de hoja nueva hacia el mes de abril y un incremento entre mayo y junio, incluyendo la especie *T. caucana* que pasó de un promedio mensual del 29% entre enero y abril e incrementó al 40% entre mayo y junio .

En cuanto a la producción de flores, en enero y febrero se presentó la mayor abundancia de flores con el 80% y 78% del total árboles con flor, mientras que entre marzo y junio cayó al 20%. Solo cuatro especies presentaron una producción continua pero asincrónica de flores *Dioclea* sp, *Siparuna* sp , *O. pyramidale* y *Psittacantus dilatatus*.

Solo *Dioclea* sp y *O. pyramidale* contribuyeron con la dieta de las dos tropas en

proporción al tiempo invertido en alimentación de flores en 24.7% y 73.5% para la tropa A0, 0% y 98.7% para la tropa A9, respectivamente.

¿Folívoros facultativos?

Para evidenciar si la oferta de los frutos consumidos (Kg/ha) tenía relación con el consumo de frutos (Kg) para las dos tropas, se realizó un análisis de regresión lineal (Fig. 6), el cual mostró que la pendiente es significativamente diferente de cero ($F=9.63$ $p=0.006$); es decir se encontró una relación positiva entre la oferta del recurso y su consumo ($r^2 = 0.6$). Los puntos extremos corresponde a las especies *P. armata* y *G. sphaerocarpum*. Los puntos con valores inferiores a cero son todas las especies cuyo consumo es menor al consumo esperado por su abundancia.

3. DISCUSIÓN DE RESULTADOS

El grado de flexibilidad alimenticia refleja la capacidad de ajuste de las estrategias digestivas, de acuerdo con la calidad estructural y química del alimento disponible (Milton 1980). A pequeña escala espacial, el tipo de hábitat (Gaulin & Gaulin 1982), las fluctuaciones estacionales en la abundancia de recursos (Poulsen *et al.* 2001), la competencia interespecífica (Pulliam 1974), la densidad y distribución del recurso (Chapman 1990), entre otros, generan pequeños cambios adaptativos en el comportamiento, los cuales capacitan su fisiología y aumentan la tolerancia a una gran variedad de hábitats y recursos disponibles (Milton 1980, Gaulin & Gaulin 1982, Julliot & Sabatier 1993, Silver *et al.* 1998).

Patrón de actividad general

Los monos aulladores del bosque de Yotoco tienen un patrón de actividad general, similar al reportado en otras poblaciones de mono aullador (Milton 1980, Gaulin & Gaulin 1982, Estrada 1984, Neves & Rylands 1991, Julliot & Sabatier 1993, Silver *et*

al. 1998, Estrada *et al.* 1999, Juan *et al.* 2000, Stevenson *et al.* 2000). Así mismo, los porcentajes de descanso y alimentación ostentan las proporciones esperadas independientemente de la zonificación y el tipo de hábitat (Milton 1980, Estrada 1984, Julliot & Sabatier 1993, Silver *et al.* 1998, Estrada *et al.* 1999). Por otro lado, se encontró que los aulladores de Yotoco son más folívoros que frugívoros en su dieta, tal y como se ha considerado en otros estudios con mono aullador (Milton 1980, Milton *et al.* 1980, Gaulin & Gaulin 1982, Neves & Rylands 1991, Julliot & Sabatier 1993, Julliot 1996).

De acuerdo con Milton (1980), una dieta compuesta principalmente de hojas, puede por consiguiente, generar considerables problemas en términos de suministrar suficiente energía para los requerimientos diarios. Sin embargo, Milton *et al.* (1979) y Milton (1998) proponen que los aulladores pueden enfrentar este estrés más con el comportamiento, que con adaptaciones fisiológicas, como: 1) un persistente y regular patrón de inactividad diaria, 2) uso de alimento de alta energía cuando está disponible, 3) un sistema de localización eficiente del alimento, 4) desaparición de los movimientos repentinos y rápidos de viaje que podrían elevar la temperatura del cuerpo y 5) posturas del cuerpo que conservan o disipan la energía.

Es decir, los monos aulladores del bosque de Yotoco, deben balancear las necesidades nutricionales, con un repertorio conductual que les permita ahorrar energía en momentos de escasez y explotarla en momentos de abundancia; tal y como lo sugieren las investigaciones de Milton (1980), Julliot y Sabatier (1993) y García del Valle *et al.* (2001) con otras poblaciones de aullador.

Variación mensual del patrón de actividad

Aunque no se presentaron diferencias significativas entre las tropas, si se presentaron diferencias mensuales en el patrón de actividad para cada una de ellas, especialmente sobre el descanso y la alimentación. De esta manera, los meses de mayor inversión de tiempo en descanso, son los meses de menor inversión de tiempo en alimentación y viceversa. En muchas investigaciones con mono aullador, se ha encontrado una estrecha relación entre el consumo de hojas y el tiempo dedicado al descanso (Estrada *et al.* 1999, Silver *et al.* 1998, Gaulin *et al.* 1982). Con las investigaciones de Milton (1980, 1998) se puede predecir que el patrón de comportamiento encontrado en Yotoco y otras poblaciones de aulladores, está dado por la baja disponibilidad del contenido de energía de las hojas, lo que condiciona a los monos aulladores de diversos tipos de hábitats a generar conductas asociadas con la conservación de energía. Adicionalmente, se encontró una correlación positiva entre el grado de interacción intergrupala y el tiempo que invierte los monos aulladores de Yotoco en vocalizar. Para una población Venezolana de *A. seniculus*, cuando la densidad de población incrementa, el tamaño del rango de actividad decrece e incrementa la interacción intergrupala (Crockett 1996). Para las dos tropas en estudio, el grado de interacción intergrupala se hizo máximo con la producción de frutos maduros de *P. armata* (marzo-mayo) y mínimo cuando la producción fue baja. Es posible que la alta densidad de monos aulladores presente en el bosque de Yotoco (Gómez-Posada *et al.* datos no publ.), pueda ejercer una presión adicional al estrés por la dieta. Esto puede sugerir que los aulladores tienen que responder no solamente a la distribución natural de los recursos disponibles en un grupo particular de árboles, sino también a la depresión de recursos causada por la competencia intra e inter específica en el área, tal y como ha sido hallado en otras poblaciones de *A. palliata* y *A. seniculus* en México y Venezuela respectivamente

(Estrada & Coates-Estrada 1985; Crockett 1996). Es decir, los monos aulladores deben ajustar el patrón de actividad no solamente por la estacionalidad o la calidad del recurso disponible, sino también, por la protección de su área de forrajeo: 1) aumentando el tiempo invertido en vocalizar, como una medida de territorialidad, 2) explotando al máximo las fuentes cercanas de alimento energético, 3) mostrando una actitud oportunista frente a otras tropas o 4) incrementando el tiempo de viaje para localizar más árboles con alimento (Estrada & Coates-Estrada 1985, Chapman 1988).

Comportamiento alimenticio

Para las dos tropas de monos aulladores del bosque de Yotoco, el número de especies utilizadas como fuente de alimento, fue bajo (31 especies), comparado con otros estudios de monos aulladores en diversos tipos de hábitats (Milton 1979, Neves y Rylands 1991, Julliot y Sabatier 1993, Julliot 1996, Silver *et al.* 1998). Sin embargo, coincide con los reportes de Gaulin y Gaulin (1982) con 34 especies de plantas utilizadas para una tropa en un bosque subandino (2300 m de altura) durante un año de muestreo en Colombia; y con los de Giraldo (2003) con 48 especies para tres grupos en un bosque premontano, en seis meses de muestreo en Colombia (1900 m de altura). Así mismo, otros estudios con *A. seniculus*, *A. palliata*, *A. caraya* y *A. pigra* en zonas bajas muestran valores similares en número y composición de especies usadas como recurso alimenticio (Braza *et al.* 1983, Estrada 1984, Rumiz *et al.* 1986, Estrada *et al.* 1999, Juan *et al.* 2000, Stevenson *et al.* 2000, García del Valle *et al.* 2001). Julliot y Sabatier (1993) sugieren que esta diferencia puede ser debida al tipo de hábitat y su diversidad en especies vegetales, así como a la pérdida de diversidad de especies de plantas a medida que se incrementa la altura (Gentry 1990) o a la reducción e intervención de áreas de bosque tropical (Rumiz *et al.* 1986, Estrada *et al.* 1999, García del Valle *et al.*

2001). No obstante, la utilización de pocas especies como fuente de alimento, puede ser debido en parte, a la alta densidad de especies de Moraceae y la baja diversidad de otras especies de plantas en el bosque de Yotoco (Escobar 2001). Resultados similares encontraron Julliot y Sabatier (1993) en una población de *A. seniculus* en Guyana. Hay que tener en cuenta el grado de intervención y entresaca que sufrió el bosque de Yotoco durante la primera mitad del siglo XX y que la baja diversidad, alta abundancia y dominancia del Corbón (*P. armata*) es debida en parte a estas circunstancias.

Similarmente, los monos aulladores de otros bosques neotropicales, muestran cierto grado de especialización y preferencia por la familia Moraceae en cuanto a su consumo y protección (Milton 1979, 1980, Milton *et al.* 1980, Estrada 1984, Estrada & Coates-Estrada 1985, Rumiz *et al.* 1986, Chapman 1988, Julliot 1996, García del Valle *et al.* 2001, Stevenson *et al.* 2002, Giraldo 2003). Esta característica también estuvo presente en los monos de Yotoco, donde la familia Moraceae representó el mayor aporte en la dieta de las dos tropas, en cuanto al consumo de hojas jóvenes, hojas maduras, pecíolos, corteza y frutos maduros cuando los hubo. A pesar de esto y gracias a la capacidad de afrontar reducciones amplias en la vegetación usando hojas como alimento, los aulladores de Yotoco enfrentan la baja diversidad de especies, con una dieta mixta y selectiva de ítems (hojas jóvenes, flores, frutos, corteza o tierra) de pocas especies, las cuales pueden proveerles un rango óptimo de energía y una dieta balanceada, como lo han sugerido Milton *et al.* (1980) y Estrada (1984) para otras especies de mono aullador.

Variación mensual en la dieta

La variación mensual en la diversidad para las dos tropas, pone de manifiesto la necesidad que tienen los monos de balancear la dieta, a medida que la oferta de ciertos

recursos esta disponible (García del Valle *et al.* 2001). Para las dos tropas de Yotoco el mes con mayor diversidad de especies de plantas consumidas fue junio ($H' = 1,075$) y el mes de menor especies fue mayo ($H' = 0,805$). Cuando la disponibilidad de frutos maduros fue baja, la tropa mantuvo una dieta básica de hojas jóvenes, hojas maduras y flores. Sin embargo, a medida que la oferta de frutos se incrementó en el tiempo, el número de especies utilizadas aumentó. Cuando la oferta de frutos maduros por parte de *P. armata* fue máxima (abril-mayo), el número de especies utilizadas para diferentes ítems y su abundancia ($H' = 0,805$, $\alpha = 3.842$) fue mínima. Así mismo, cuando descendió la oferta de frutos maduros, se incrementó el número de especies utilizadas, hasta llegar a un valor máximo ($H' = 1,075$, $\alpha = 10,365$) de utilización de especies para diferentes ítems. Esto sugiere que cuando las fuentes de alta energía no están disponibles, los monos aulladores se ven obligados a obtener una dieta óptima a partir de una dieta mixta en especies y balanceada en ítems. En otras palabras, como lo sugieren Julliot & Sabatier (1993) y García del Valle *et al.* (2001), la composición y la diversidad de la dieta de los monos aulladores es un reflejo de la disponibilidad del alimento de calidad en su hábitat.

La selectividad de algunas especies también fue manifiesto de la dieta mensual. En los seis meses de estudio algunas especies fueron utilizadas mes a mes; se encontró una correlación positiva entre el porcentaje de tiempo de alimentación por especie, su uso mensual y el número de individuos usados por especie. Este resultado sugiere una dieta conservativa, y lo generalistas que son los monos aulladores, como ha sido evidenciado por Estrada *et al.* (1999) en las poblaciones mexicanas de *A. palliata*.

Selectividad de partes y Dieta

La dieta de los aulladores del bosque de Yotoco, estuvo selectivamente dirigida al consumo de hojas jóvenes y frutos maduros, característica que ha sido ampliamente reportada en la dieta de monos aulladores en diferentes poblaciones (Milton 1980, Milton *et al.* 1980, Braza *et al.* 1983, Estrada 1984, Julliot y Sabatier 1993, Silver *et al.* 1998, Juan *et al.* 1999, García del Valle *et al.* 2001, Giraldo 2003). En cuanto al consumo de hojas jóvenes, Milton (1979) en un estudio con *A. palliata*, sugiere que su escogencia esta determinada principalmente por el alto contenido de proteína (33% más proteína) y baja proporción de fibra (36% menos) y elementos tóxicos, a diferencia de las hojas maduras. Para las dos tropas de *A. seniculus* estudiadas en la Reserva Bosque de Yotoco, la utilización de hojas jóvenes durante los seis meses de muestreo, estuvo dirigida principalmente hacia la especie *P. armata*, mientras que otras especies, complementaron en pequeña proporción la dieta de hojas nuevas. Así mismo, *P. armata*, *C. reticulata* e *I. semialata*, contribuyeron con la dieta de hojas maduras a lo largo del tiempo. Aunque las hojas maduras poseen una mayor proporción de fibra y compuestos secundarios, su utilización a pesar de la abundancia de hojas jóvenes, pudo ser debida a su contenido de nitrógeno principalmente o a compuestos particulares necesarios para una dieta balanceada como ha sido probado por Glander (1978).

Los frutos maduros representaron el segundo componente más importante de la dieta de ítems de los aulladores del bosque de Yotoco. De nuevo, la especie que aportó la mayor cantidad de frutos maduros para los aulladores de Yotoco fue *P. armata* para la tropa A0 y *P. armata* y *G. sphaerocarpum* para la tropa A9. Estas dos especies sólo se utilizaron de marzo a junio, en el momento de su producción de frutos maduros. Antes de esto, las tropas se alimentaron principalmente de hojas jóvenes y flores, aunque entre febrero y marzo utilizaron una gran proporción de frutos maduros de *N. pichurin* e *I.*

semialata y unos pocos frutos verdes de *O. caracasana*, *Ocotea* sp, *C. megacarpa*, *C. ellipticifolia* y *T. caucana*. Para Julliot (1996) la escogencia de frutos está determinada por un conjunto de características químicas, nutricionales y morfológicas como el color (amarillo, naranja y rojo), el tamaño (grandes), el tipo de pulpa (jugosa) y la cantidad de semillas (1 a 5) de los frutos. Los frutos preferidos del bosque de Yotoco, coinciden con las características morfológicas presentadas por Julliot (1996). Los frutos de *P. armata* son de tamaño mediano (3 cm), color naranja, pulpa jugosa y con pocas semillas; los frutos de *G. sphaerocarpum* son grandes (5 cm), color amarillo, consistencia blanda y con pocas semillas.

Teniendo en cuenta todo lo anterior y lo encontrado para la población de monos aulladores del bosque de Yotoco y otras poblaciones neotropicales, se ha sugerido que la variación en la composición de la dieta puede depender principalmente de la disponibilidad de frutos (Estrada & Coates-Estrada 1985; Julliot & Sabatier 1993). Aunque, de acuerdo con Milton (1998) no importa cuanta fruta madura esté disponible en un hábitat dado, los aulladores invariablemente comen algo de follaje en el día. Así mismo, se ha sugerido en otras investigaciones que los aulladores deben ser muy selectivos en la obtención de alimento y uso de un pequeño número de especies para mantener un balance de nitrógeno óptimo (Milton 1979, Julliot & Sabatier 1993).

Fenología de frutos, hojas y flores

¿Las variaciones fenológicas influyen el patrón de actividad?

Se ha considerado que la variación mensual en la producción de hojas y frutos para las especies de plantas usadas por los aulladores, influye la escogencia de especies o de partes a través del año (Estrada 1984, Stevenson *et al.* 2000). Para los aulladores la

escogencia puede estar determinada por la preferencia hacia un ítem particular o a su abundancia relativa en el hábitat (Milton 1979, Milton *et al.* 1979, Estrada & Coates-Estrada 1985, Julliot & Sabatier 1993, Julliot 1996, Silver *et al.* 1998, Stevenson 2000, García del Valle *et al.* 2001). Las dos tropas de aulladores de Yotoco respondieron predeciblemente a los patrones fenológicos del bosque; es decir, cuando la producción de frutos maduros por parte de especies abundantes del bosque fue máxima, los monos dejaron de invertir la mayor parte de su tiempo en descansar y comer hojas jóvenes y lo utilizaron en buscar y comer frutos maduros. No obstante, diariamente nunca dejaron de consumir hojas jóvenes. Sin embargo se encontraron diferencias significativas en la cantidad de fruto maduro consumido y el porcentaje de alimentación en el mes de abril con un 83.6% para la tropa A0 y un 31.7% para la tropa A9. Esta diferencia se puede deber a: 1) la producción de frutos maduros de *P. armata* fue mayor en el transecto A0, 2) la competencia intra e inter específica por el recurso limitado es más intensa en A9, 3) el complementar la dieta de frutos maduros de *P. armata* con frutos maduros de *G. sphaerocarpum* brinda una dieta más energética y balanceada para A9 y 4) el grado de interacción intergrupala reduce la disponibilidad de árboles frutales y la tropa A9 debe compensar la escasez con otro tipo de fruto igualmente energético pero menos abundante.

Según Ataroff (2001) y Cavelier *et al.* (2002) los bosques de montaña presentan menos variaciones estacionales que los bosques bajos; por tanto, se puede presentar una continua producción de hojas nuevas y frutos, principalmente por asincronía en la fructificación intra e inter específicamente. En Yotoco, la producción de hojas jóvenes fue constante en el tiempo. Sin embargo, se presentaron diferencias mensuales en la utilización de este recurso ampliamente disponible. Cuando la producción de frutos

maduros fue escasa, las tropas utilizaron ampliamente las hojas jóvenes. No obstante, cuando los frutos dejaron de ser escasos, la mayor parte del tiempo estuvo dirigido al consumo de frutos maduros. Cuando la abundancia de frutos terminó, los monos aumentaron el consumo de hojas jóvenes y otros ítems en la dieta. Esto sugiere, como ha sido observado por Milton (1979) y Estrada *et al.* (1999), que la abundancia estacional de frutos maduros determina el cambio en el patrón de actividad general y la selectividad por algún ítem particular, siendo más selectivos cuando hay disponibilidad de frutos maduros y generalistas cuando no los hay.

¿Folívoros facultativos?

Los diversos estudios con mono aullador han mostrado que el porcentaje de tiempo gastado en alimentación por mes, sobre una categoría de alimento, fluctúa por la disponibilidad relativa de un recurso. Sin embargo, Glander (1981) y Julliot & Sabatier (1993) han observado que la fluctuación es mayor cuando un recurso preferido y altamente energético está disponible. Aunque la abundancia de hojas jóvenes fue constante para las especies más abundantes de Yotoco, el porcentaje de tiempo gastado en su alimentación disminuyó drásticamente y fue reemplazado por el consumo de frutos maduros cuando estuvieron disponibles. Esto sugiere que los aulladores comen más hojas cuando hay menos frutos disponibles y viceversa como lo observó Milton (1982). Al realizar una regresión lineal entre la oferta de frutos del bosque (Kg/ha) y el consumo de frutos (Kg) para las dos tropas, se encontró que a medida que incrementa la oferta de frutos de una especie abundante (*P.armata*, *G. sphaerocarpum* y *O. caracasana*) el consumo sobre estas especies incrementa; no obstante, no se encontró relación entre la oferta de hojas nuevas y su cantidad consumida ($p = 0.0791$). Silver *et al.* (1998) proponen que los monos aulladores son folívoros facultativos por el hecho de

ser frugívoros por preferencia, dadas las limitaciones de abundancia de frutos y folívoros por necesidad, teniendo en cuenta los requerimientos proteicos necesarios para una dieta óptima. Esta observación coincide con los resultados obtenidos para las dos tropas de monos aulladores del bosque de Yotoco y pone de manifiesto como lo observaron Milton (1979) y Rumiz *et al.* (1986), que su comportamiento alimenticio combina intensamente la explotación de recursos abundantes o escasos, para ofrecerles una dieta balanceada y energéticamente adecuada.

Agradecimientos

Agradecemos a la Corporación Regional del Valle del Cauca CVC, Fish and Wildlife Service, Fundación EcoAndina / Programa Colombia de WCS, Comité de Manejo de Yotoco CIRNY por la financiación y el apoyo logístico de este proyecto. A la Asociación El Diviso por el apoyo logístico y económico al inicio de esta investigación. El primer autor agradece a la Doctora Martha Patricia Ramírez P. por sus enseñanzas y mi formación como profesional, así mismo, a todos los que participaron del proyecto. Agradecemos especialmente a todas las personas y amigos de la Reserva Bosque de Yotoco, quienes constantemente colaboraron en la ejecución del proyecto. A nuestras familias y amigos quienes con su apoyo hicieron posible la culminación de este trabajo.

Literatura citada

- ALMANN, J. 1974. Observational study of behavior: Sampling methods. *Behavior* 49: 227–267.
- ATAROFF, M. 2001. Venezuela. Págs: 397-442. en: Kappelle, M. & A. Brown (eds.). *Bosques nublados del neotropico*. Instituto Nacional de Biodiversidad, Santo Domingo de Heredia.

- BRAZA, F., F. ALVAREZ & T. AZCARATE. 1983. Feeding habits of the red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in the Llanos of Venezuela. *Mammalia* 47: 205-214.
- CABRERA, J. A. 1994. Ecología y demografía del mono aullador (*Alouatta seniculus*) en un bosque andino bajo, en el Parque Regional Natural Ucumarí. Págs. 399-419. en: Rangel-Ch, O. (ed.). Un Caso Típico de la Diversidad Biótica Andina. Corporación Autónoma Regional de Risaralda (CARDER), Pereira, Colombia.
- CAVELIER, J., D. LIZCANO & M. T. PULIDO. 2001 Colombia. Págs: 443-496. in: Kappelle, M. & A. Brown (Ees.). Bosques nublados del neotropico. Instituto Nacional de Biodiversidad , Santo Domingo de Heredia.
- CHAPMAN, C. 1988. Patterns of foraging and range use by three species of neotropical primates. *Primates* 29(2): 177-193.
- CHAPMAN, C. A. 1990. Ecological constraints on group size in three species of neotropical primates. *Folia Primatologica* 55: 1-9.
- CHAPMAN, C. A. & S. R. BALCOMB. 1998. Population characteristics of howlers: ecological conditions or groups history. *International Journal of Primatology* 19: 385-403.
- CROCKETT, C. M. 1996. The relation between red howler monkey (*Alouatta seniculus*) troop size and population growth in two habitats. *Adaptive Radiations of Neotropical Primates*. Plenum Press, New York.
- CROCKETT, C. M. & J. F. EINSENBURG. 1987. Howlers: Variation in group size and demography. Págs. 54-68. en: Smuts, B., D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham & T. T. Struhsaker. (eds) *Primate Societies*. University of Chicago Press, Chicago.

- CUATRECASAS, J. 1989. Aspectos de la vegetación natural en Colombia. *Perez-Arbelaezia* 2(8) 155-240.
- DEFLER, T. R. 1994. La conservación de primates en Colombia. *Trinea (Act. Cien. Tecn. INDERENA)* 5: 255-287.
- DEFLER, T. R. 2003. *Primates de Colombia*. Conservación Internacional de Colombia, Santa Fe de Bogotá.
- DURHAM, N. M. 1971. Effects of altitude differences on group organization of wild black spider monkeys (*Ateles paniscus*). *Processes of the 3rd International Congress of Primatology, Zurich, Karger, Basel*. 3: 32-40.
- ESCOBAR, M. E. 2001. *Presentación de Yotoco "Reserva Natural" flora: plantas vasculares*. Universidad Nacional de Colombia, Sede Palmira. Colombia.
- ESTRADA, A. 1984. Resource use by howler monkey (*Alouatta palliata*) in the rain forest of Lox Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *International Journal of Primatology* 5: 105-131.
- ESTRADA, A. & R. COATES-ESTRADA. 1985. A preliminary study of resource overlap between howling monkeys (*Alouatta palliata*) and other arboreal mammals in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* 9: 27-37.
- ESTRADA, A., S. JUAN-SOLANO, T. ORTIZ & R. COATES-ESTRADA. 1999. Feeding and general activity of a howler monkey (*Alouatta palliata*) troop living in a forest fragment at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* 48: 167-183.
- ESTRADA, A., A. MENDOZA, L. CASTELLANOS, R. PACHECO, S. VAN BELLE, Y. GARCÍA & D. MUÑOZ. 2002. Population of the Black Howler Monkey (*Alouatta pigra*) in a fragmented landscape in Palenque, Chiapas, México. *American Journal of Primatology* 58: 45-55.

- ETTER, A. 1993. Diversidad Ecosistemica en Colombia de Hoy. Págs. 47-66. en : Cardenas, S. & H. Correa (eds). Nuestra diversidad biológica. Fund. A. Angel-Escobar Press. Bogotá.
- FOURNIER, L. A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. Turrialba 24(4): 422-423.
- GARCÍA DEL VALLE, Y., D. MUÑOS, M. MAGANA, A. ESTRADA, & B. FRANCO. 2001. Uso de plantas como alimento por monos aulladores, *Alouatta palliata* en el parque Yumká, Tabasco, México. Neotropical primates 9(3): 112-118.
- GAULIN, J.C. & C.K. GAULIN. 1982. Behavioral ecology of *Alouatta seniculus* in Andean Cloud Forest. International Journal of Primatology 3: 1-32.
- GENTRY, A. H. 1990. Floristic similarities and differences between Southern Central America and upper and Central Amazonia. Págs. 141-160. en: Gentry, A. H. (ed.). Four neotropical rain forests. Yale University Press, London.
- GLANDER, K. E. 1978. Howling monkey feeding behavior and plant secondary compounds : A study of strategies. Págs. 561-574. en: Montgomery G. G. (ed.). Ecology of arboreal folivores. Smithsonian Institute Press. Washington, D. C.
- GLANDER, K.E. 1981. Feeding patterns in mantled howling monkeys. Págs. 231–257 en: Foraging Behavior. Garland Series in Ethology. Garland STPM Press. New York
- HERNÁNDEZ-CAMACHO, J., & COOPER, R. W. 1976. The nonhuman primates of Colombia. Págs. 35-69. en: Thorington, W. & P. G. Heltne (ed.). Neotropical primates: Field study and conservation. Nacional Academy of Science, Washington, D. C.
- IZAWA, K. 1976. Group sizes and composition of monkeys in the upper Amazon Basin. Primates 17: 503-512.

- JUAN, S., A. ESTRADA, & R. COATES-ESTRADA. 2000. Contrastes y similitudes en el uso de recursos y patrón general de actividad en tropas de monos aulladores (*Alouatta palliata*) en fragmentos de selva en los Tuxtlas, México. *Neotropical Primates* 8(4): 131-134.
- JULLIOT, C. 1996. Fruit choice by red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in a tropical rain forest. *American Journal of Primatology* 40: 261-282.
- JULLIOT, C. & D. SABATIER. 1993. Diet of the red howler monkey (*Alouatta seniculus*) in French Guiana. *International Journal of Primatology* 14(4): 527-547.
- GIRALDO, P. 2003. Dieta y dispersión de semillas del mono aullador *Alouatta seniculus* en el Santuario de Fauna y Flora Otún Quimbaya, Risaralda, Colombia. Tesis de Biología de la Universidad del Valle, Cali.
- NEVILLE, M. 1976. The population and conservation of howler monkeys in Venezuela and Trinidad. Págs. 101-222 en: Thorington, W. & P. G. Heltne (ed.). *Neotropical primates: Field study and conservation*. National Academy of Science, Washington, D. C.
- MILTON, K. 1979. Factors influencing leaf choice by howler monkeys: A test of some hypotheses of food selection by generalist herbivores. *American Naturalist* 114: 362-378.
- MILTON, K., T.M. CASEY, & K. K. CASEY. 1979. The basal metabolism of mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*). *Journal of Mammalogy* 60:373-376.
- MILTON, K. 1980. *The Foraging Strategy of Hower Monkeys: A Study in Primate Economics*. Columbia University Press, New York.
- MILTON, K., P. J. VAN SOEST & J. B. ROBERTSON. 1980. Digestive efficiencies of wild howler monkeys. *Physiol. Zool.* 53(4): 402-409.

- MILTON, K. 1982. Dietary quality and demographic regulation in a howler monkey population. Págs. 273-289. en: Leigh, E. G., A.S. Rand & D.M. Windsor, (eds.). *The Ecology of a Tropical Forest: Seasonal Rhythms and Long-term Changes*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- MILTON, K. 1998. Physiological ecology of howlers (*Alouatta*): Energetic and digestive considerations with Colobinae. *International Journal of Primatology*. 19(3): 513-547.
- NEVES, A. & A. RYLANDS. 1991. Diet of a group of howling monkeys, *Alouatta seniculus*, in an isolated forest patch in central Amazonia. *A Primatologia no Brasil* 3: 263-274.
- PALMA, A. C. 2005. Requerimientos de espacio de *Alouatta seniculus* en la Reserva del Bosque de Yotoco, Valle. Tesis de Biología de la Universidad de Los Andes, Bogotá.
- POULSEN, J. R., C. CLARK & T. B. SMITH. 2001. Seasonal variation in the feeding ecology of the Grey-Cheeked Mangabey (*Lophocebus albigena*) in Cameroon. *American Journal of Primatology* 54: 91-105.
- POTVIN, C., M. J. LECHOWICS & S. TARDIF. 1990. The statistical analysis of ecophysiological response curves obtained from experiments involving repeated measures. *Ecology* 4: 1389-1400.
- PULLIAM, H. R. 1974. On the theory of optimal diets. *American Naturalist* 108: 59-74.
- RUMIZ, D. I., G. E. ZUNINO, M. L. OBREGOZO & J. C. RUÍZ. 1986. *Alouatta caraya*: Habitat and resource utilization in northern Argentina. Págs. 175-193. en: Taub, D. M. & F. A. King (ed.). *Current perspectives in primate social dynamics*. Van Nostrand Reinhold Company Press. New York.

- SILVER, S. C., L. E. OSTRO, C. P. YEAGER & R. HORWICH. 1998. Feeding ecology of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in northern Belize. *American Journal of Primatology* 45: 263-279.
- STEVENSON, P. R., M. J. QUIÑONEZ & J. A. AHUMADA. 2000. Influence of fruit availability on ecological overlap among four neotropical primates at Tinigua National Park, Colombia. *Biotropica* 32: 533-544.
- STEVENSON, P. R., M. C. CASTELLANOS, J. C. PIZARRO & M. X. GARAVITO. 2002. Effects of seed dispersal by three Ateline monkey species on seed germination at Tinigua National Park, Colombia. *International Journal of Primatology* 32(6):1187-1204.
- VELEZ, A. 2005. Preferencias alimenticias de *Alouatta seniculus* en la Reserva del bosque de Yotoco, Valle, Colombia. Tesis de Biología de la Universidad de Los Andes, Bogotá.

Figuras

Fig. 1

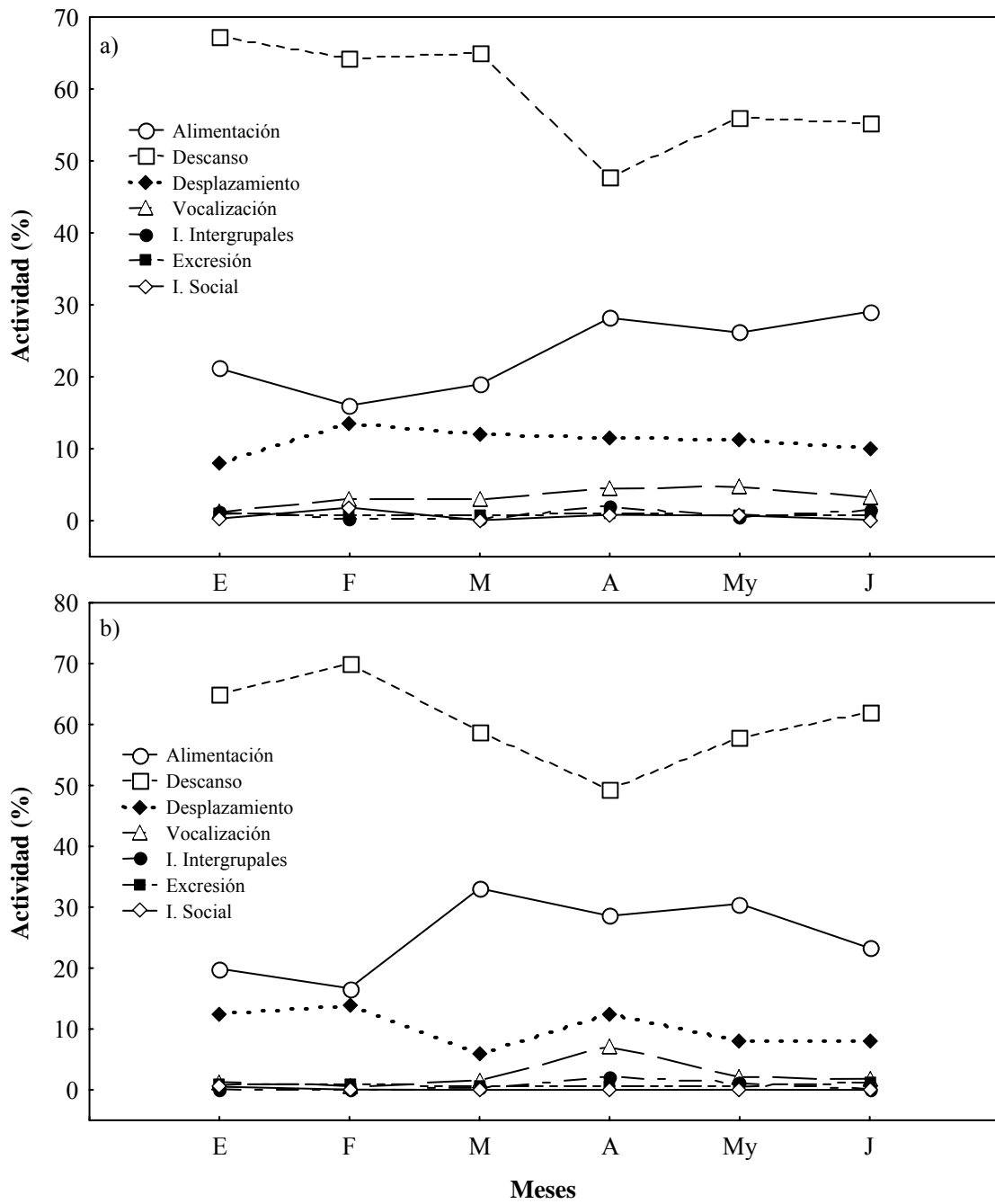


Fig.2

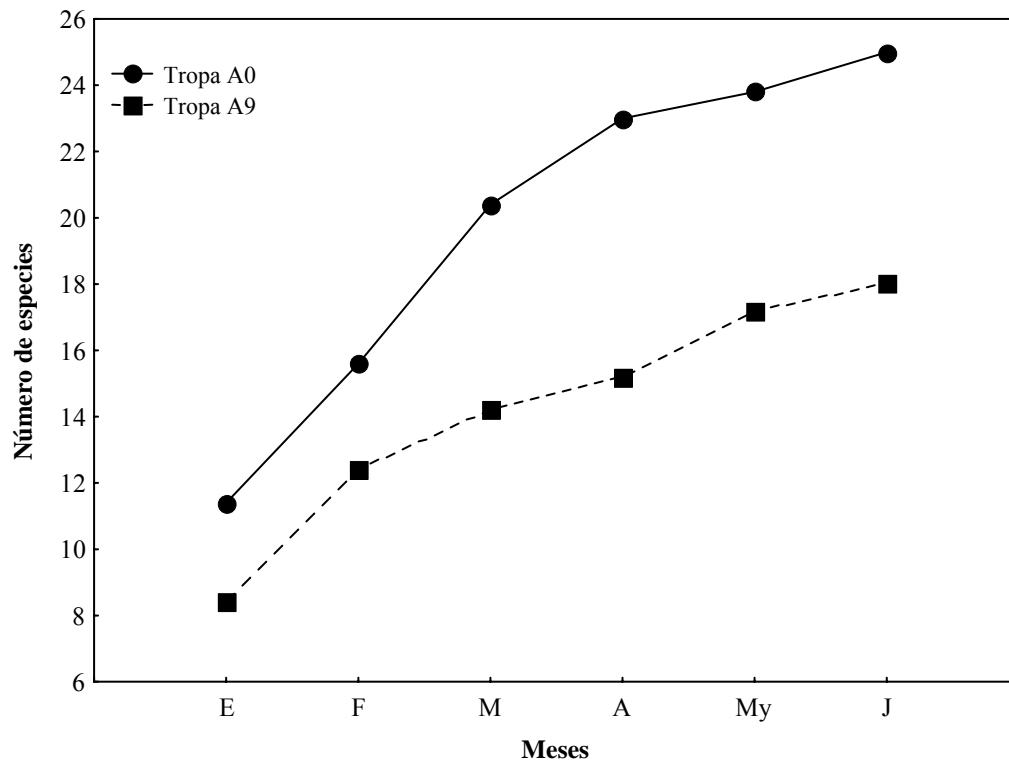


Fig.3

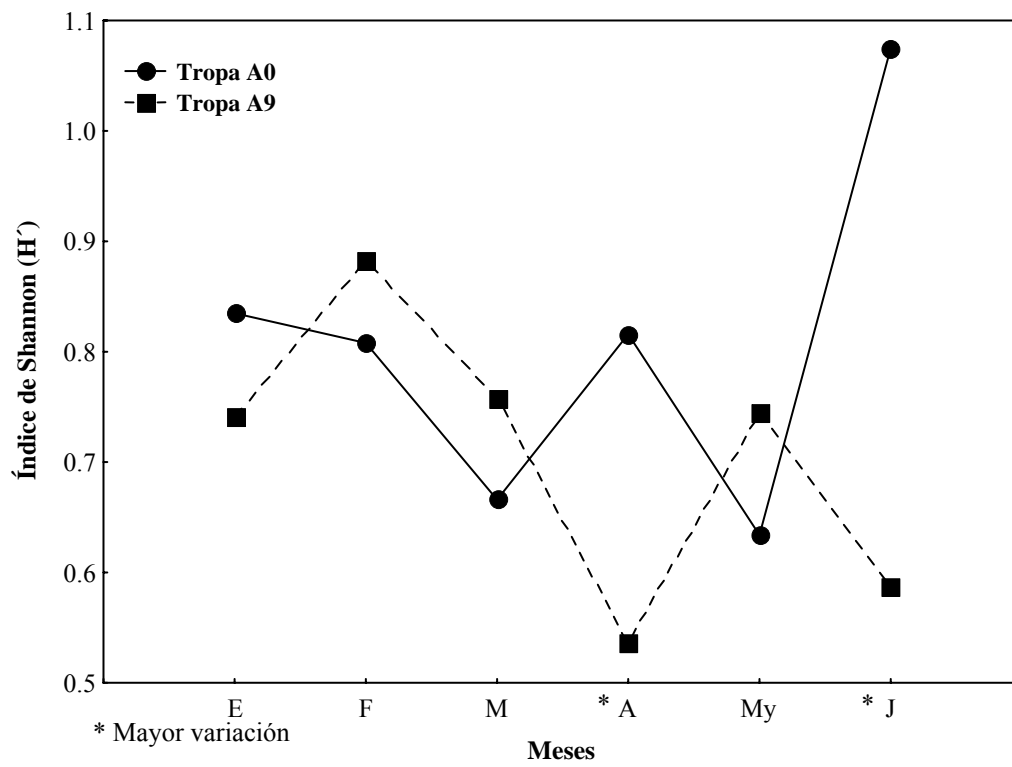


Fig.4

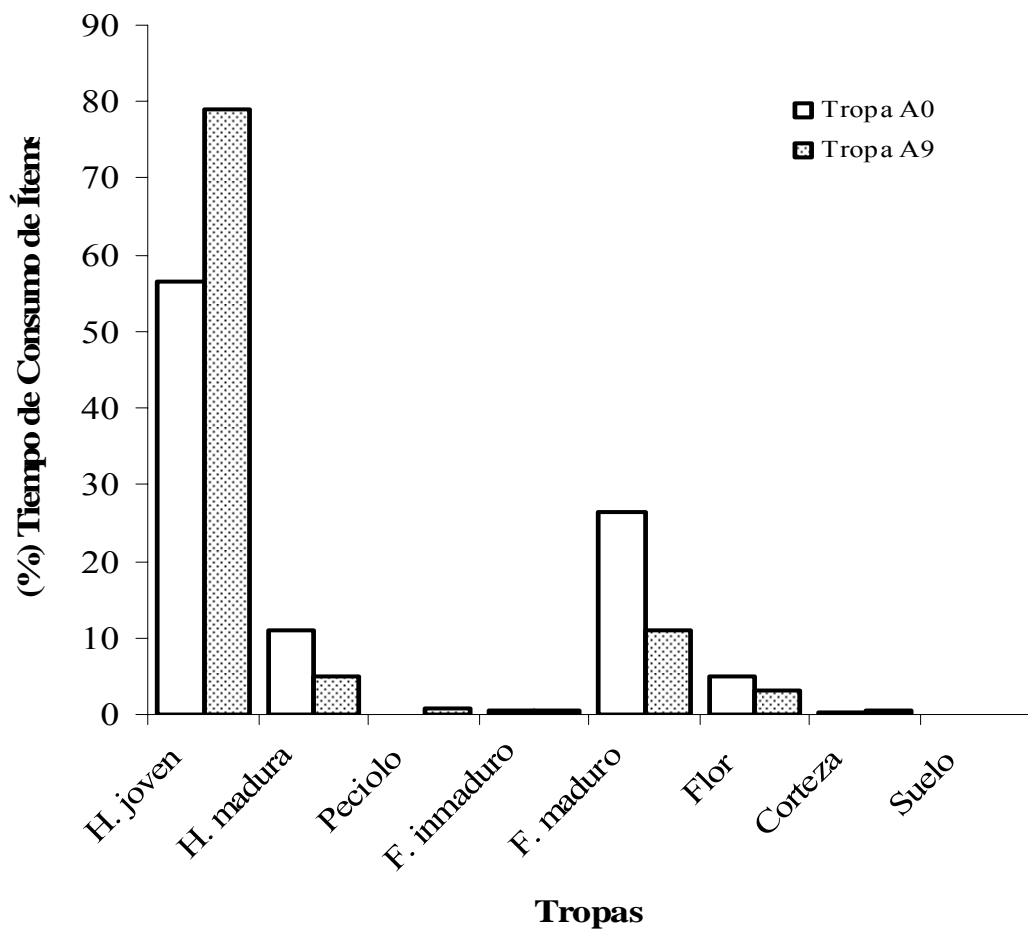


Fig.5

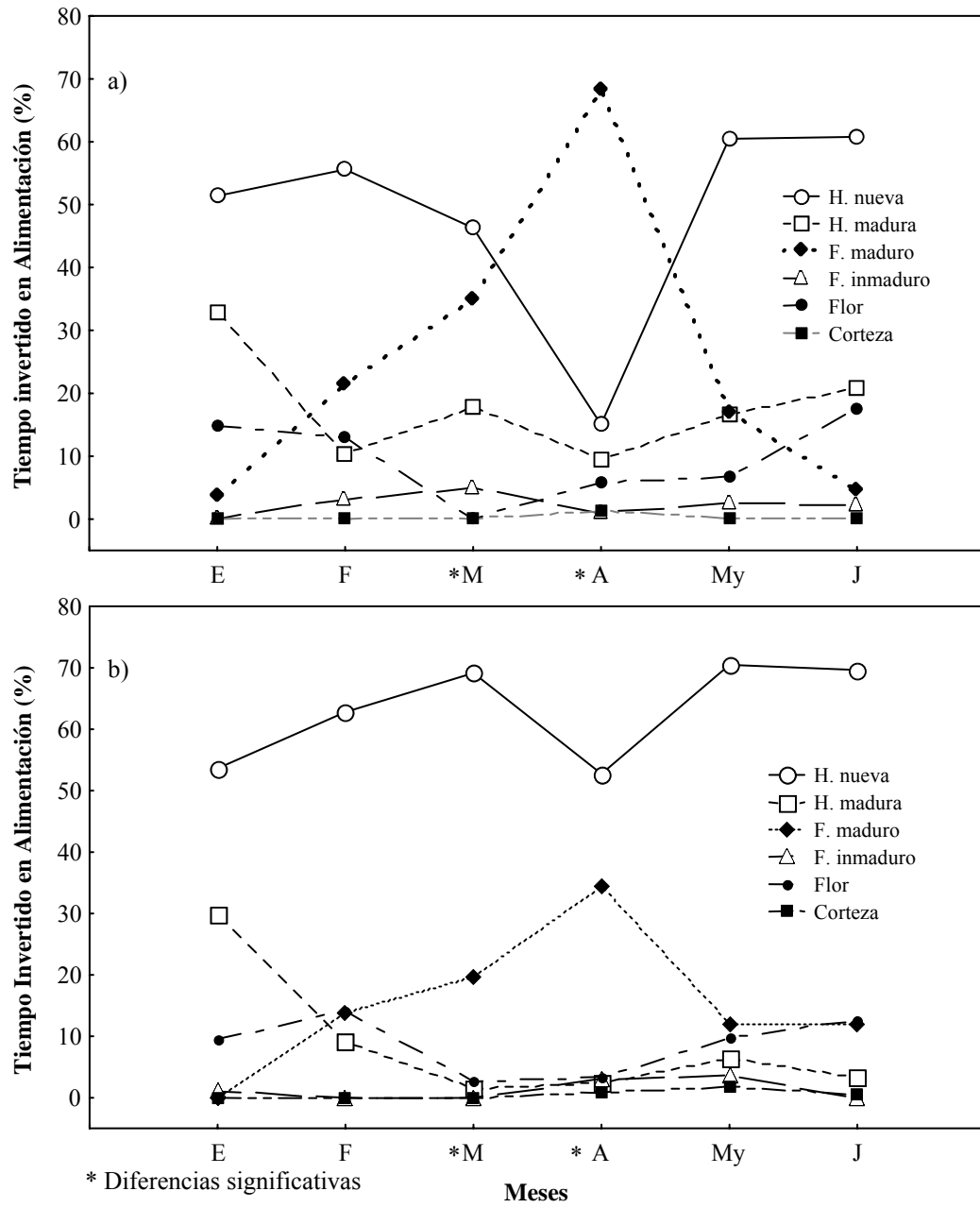


Fig.6

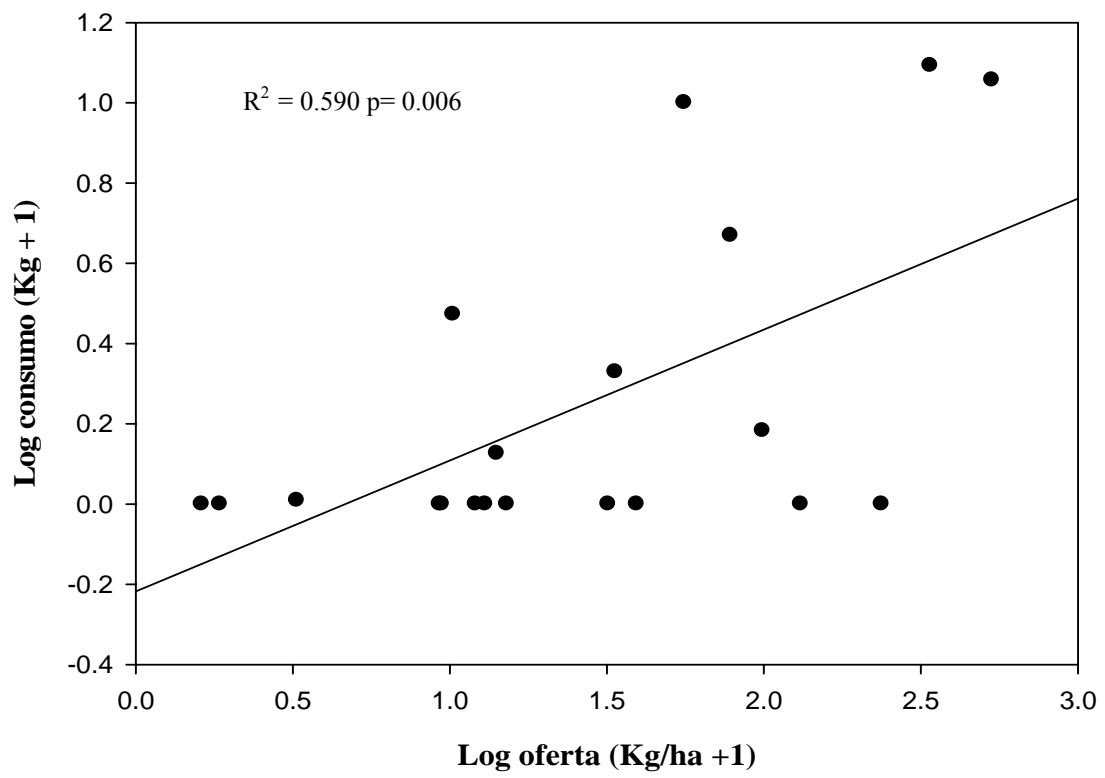


Tabla 2.

| Familias más Importantes | Especie | Tropa A0 | | Tropa A9 | |
|-----------------------------|-----------------------------------|------------|-----------------|------------|-----------------|
| | | Uso (%) | # de árboles | Uso (%) | # de árboles |
| Moraceae | <i>Poulsenia armata</i> | 68.4 | 53 | 81.1 | 54 |
| | <i>Trophis caucana</i> | 4 | 19 | | |
| Lauraceae | <i>Nectandra pichurin</i> | 10 | 34 | *3.2 | 19 |
| Sapotaceae | <i>Pouteria caimito</i> | 2.5 | 15 | 3.7 | 12 |
| Mimosaceae | <i>Inga semialata</i> | 3.9 | 13 | 2 | 6 |
| Bombacaceae | <i>Ochroma pyramidale</i> | 3.6 | 4 | 2.9 | 2 |
| Violaceae | <i>Gloeospermum sphaerocarpum</i> | | | 2.2 | 6 |

*Todas las especies de Lauraceae utilizadas por la tropa A9

Tabla 1.

| Partes Consumidas (Ítems) | Familia | Hábito | Tiempo de alimentación (min) | Cantidad consumida | Frutos consumido (Kg) |
|------------------------------------|----------------|--------|------------------------------|--------------------|-----------------------|
| Hoja Joven | | | | | |
| <i>Poulsenia armata</i> | Moraceae | A | 2452.57 | 25415 | |
| <i>Trophis caucana</i> | Moraceae | A | 205 | 2317 | |
| <i>Pouteria caimito</i> | Sapotaceae | A | 127.5 | 1342 | |
| <i>Dioclea</i> sp | Fabaceae | E | 44.35 | 436 | |
| <i>Ficus</i> sp2 | Moraceae | A | 29 | 240 | |
| <i>Ocotea caracasana</i> | Lauraceae | A | 18.38 | 172 | |
| <i>Beilschmiedia costaricensis</i> | Lauraceae | A | 18 | 298 | |
| <i>Paullinia</i> sp | Sapindaceae | E | 16 | 73 | |
| <i>Ocotea</i> sp | Lauraceae | A | 15 | 164 | |
| <i>Ficus</i> sp1 | Moraceae | L | 14 | 86 | |
| <i>Gordonia fruticosa</i> | Theaceae | A | 11 | 149 | |
| <i>Nectandra pichurin</i> | Lauraceae | A | 9 | 61 | |
| <i>Ochroma pyramidale</i> | Bombacaceae | A | 8 | 63 | |
| <i>Clusia ellipticifolia</i> | Clusiaceae | A | 2 | 12 | |
| <i>Turpinia occidentales</i> | Staphyleaceae | A | 1 | 29 | |
| <i>Bromelia</i> | | Ep | 1 | 1 | |
| Hoja Madura | | | | | |
| <i>Poulsenia armata</i> | Moraceae | A | 205.97 | 1429 | |
| <i>Inga semialata</i> | Mimosaceae | A | 139.5 | 620 | |
| <i>Cecropia reticulata</i> | Cecropiaceae | A | 74 | 35 | |
| <i>Dioclea</i> sp | Fabaceae | E | 27 | 108 | |
| <i>Cayaponia racemosa</i> | Cucurbitaceae | Ar | 12 | 48 | |
| <i>Ochroma pyramidale</i> | Bombacaceae | A | 10 | 2 | |
| <i>Gordonia fruticosa</i> | Theaceae | A | 8 | 96 | |
| <i>Vitis tillifolia</i> | Vitaceae | E | 4 | 24 | |
| <i>Inga densiflora</i> | Mimosaceae | A | 2 | 16 | |
| <i>Eugenia biflora</i> | Myrtaceae | A | 1 | 26 | |
| <i>Nectandra macrophylla</i> | Lauraceae | A | 1 | 10 | |
| Fruto inmaduro | | | | | |
| <i>Trophis caucana</i> | Moraceae | A | 8.66 | 127 | 1.130 |
| <i>Ocotea caracasana</i> | Lauraceae | A | 11 | 130 | 0.040 |
| <i>Casearia megacarpa</i> | Flacourtiaceae | A | 11 | 11 | 0.020 |
| <i>Clusia ellipticifolia</i> | Clusiaceae | A | 8 | 48 | 0.390 |
| <i>Pouteria caimito</i> | Sapotaceae | A | 1 | 5 | 0.008 |
| Fruto maduro | | | | | |
| <i>Poulsenia armata</i> | Moraceae | A | 910 | 408 | 5.360 |
| <i>Nectandra pichurin</i> | Lauraceae | A | 492.56 | 4900 | 7.770 |
| <i>Inga semialata</i> | Mimosaceae | A | 64 | 59 | 1.970 |
| <i>Passiflora</i> sp | Passifloraceae | E | 10 | 100 | 0.030 |
| <i>Eugenia biflora</i> | Myrtaceae | A | 7 | 70 | 0.073 |
| <i>Inga densiflora</i> | Mimosaceae | A | 6 | 3 | |
| <i>Ficus</i> sp1 | Moraceae | A | 1 | 3 | |
| <i>Ocotea</i> sp | Lauraceae | A | 1 | 16 | 0.270 |
| Corteza | | | | | |
| <i>Poulsenia armata</i> | Moraceae | A | 9 | | |
| <i>Pouteria caimito</i> | Sapotaceae | A | 3 | | |
| Flor | | | | | |
| <i>Ochroma pyramidale</i> | Bombacaceae | A | 168.57 | 67 | |
| <i>Cecropia reticulata</i> | Cecropiaceae | A | 74 | 7 | |
| <i>Dioclea</i> sp | Fabaceae | E | 56.65 | 592 | |

A= árbol, E= enredadera, Ar= arbusto, L= liana, Ep= epífitas

Tabla 3.

| Partes Consumidas (Ítems) | Familia | Hábito | Tiempo de alimentación (min) | Cantidad consumida | Frutos consumido (Kg) |
|------------------------------------|--------------|--------|------------------------------|--------------------|-----------------------|
| Hoja Joven | | | | | |
| <i>Poulsenia armata</i> | Moraceae | A | 3821.88 | 40002 | |
| <i>Pouteria caimito</i> | Sapotaceae | A | 185.37 | 1878 | |
| <i>Ormosia colombiana</i> | Fabaceae | A | 128 | 1596 | |
| <i>Callophyllum brasiliensis</i> | Clusiaceae | A | 70 | 674 | |
| <i>Gordonia fruticosa</i> | Theaceae | A | 41.33 | 536 | |
| <i>Ocotea</i> sp | Lauraceae | A | 26.25 | 86 | |
| <i>Ocotea caracasana</i> | Lauraceae | A | 35 | 250 | |
| <i>Ficus</i> sp1 | Moraceae | L | 20 | 256 | |
| <i>Nectandra pichurin</i> | Lauraceae | A | 10 | 7 | |
| <i>Ochroma pyramidale</i> | Bombacaceae | A | 7 | 84 | |
| <i>Myrcia popayanensis</i> | Myrtaceae | A | 7 | 98 | |
| <i>Beilschmiedia costaricensis</i> | Lauraceae | A | 3 | 24 | |
| Orquidea | | Ep | 2 | 2 | |
| <i>Paullinia</i> sp | Sapindaceae | A | 1 | 5 | |
| Hoja Madura | | | | | |
| <i>Poulsenia armata</i> | Moraceae | A | 156.87 | 1094 | |
| <i>Inga semialata</i> | Mimosaceae | A | 37 | 185 | |
| <i>Cecropia reticulata</i> | Cecropiaceae | A | 36 | 13 | |
| <i>Pouteria caimito</i> | Sapotaceae | A | 15.68 | 106 | |
| <i>Ormosia colombiana</i> | Fabaceae | A | 12 | 144 | |
| <i>Callophyllum brasiliensis</i> | Clusiaceae | A | 5 | 40 | |
| <i>Ochroma pyramidale</i> | Bombacaceae | A | 3 | 2 | |
| Fruto inmaduro | | | | | |
| <i>Ocotea</i> sp | Lauraceae | A | 20.75 | 201 | 3.42 |
| <i>Ocotea caracasana</i> | Lauraceae | A | 7 | 10 | 0.04 |
| <i>Pouteria caimito</i> | Moraceae | A | 1 | 3 | 0.005 |
| Fruto maduro | | | | | |
| <i>Poulsenia armata</i> | Moraceae | A | 360 | 282 | 3.7 |
| <i>Gloeospermum sphaerocarpum</i> | Violaceae | A | 120 | 352 | 13.41 |
| <i>Inga semialata</i> | Mimosaceae | A | 72 | 41 | 1.4 |
| <i>Nectandra pichurin</i> | Lauraceae | A | 57 | 992 | 1.6 |
| Corteza | | | | | |
| <i>Poulsenia armata</i> | Moraceae | A | 17 | | |
| <i>Ocotea</i> sp | Lauraceae | A | 14 | | |
| <i>Gordonia fruticosa</i> | Theaceae | A | 3.25 | | |
| <i>Pouteria caimito</i> | Sapotaceae | A | 1 | | |
| Flor | | | | | |
| <i>Dioclea</i> sp | Fabaceae | E | 147 | 61 | |
| <i>Psittacantus dilatatus</i> | Loranthaceae | Ar | 2 | 4 | |

A= árbol, E= enredadera, Ar= arbusto, L= liana, Ep= epífitas