

Tesis de Posgrado

Algunos aspectos de la ecología y etología del mono aullador negro (*Alouatta caraya*) en hábitat fragmentados

Zunino, Gabriel Eduardo

1986

Tesis presentada para obtener el grado de Doctor en Ciencias Biológicas de la Universidad de Buenos Aires

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Zunino, Gabriel Eduardo. (1986). Algunos aspectos de la ecología y etología del mono aullador negro (*Alouatta caraya*) en hábitat fragmentados. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2111_Zunino.pdf

Cita tipo Chicago:

Zunino, Gabriel Eduardo. "Algunos aspectos de la ecología y etología del mono aullador negro (*Alouatta caraya*) en hábitat fragmentados". Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 1986.

http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2111_Zunino.pdf

Tesis
2111
ej.2

Universidad de Buenos Aires
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Tema de Tesis

ALGUNOS ASPECTOS DE LA ECOLOGIA Y ETOLOGIA DEL MONO
RULLADOR NEGRO (*Alouatta caraya*) EN HABITAT FRAGMENTADOS

Autor

Gabriel Eduardo Zunino

Director de tesis

Dra. Martha Piantanida

Lugar de Trabajo:

Centro Argentino de Primates

2111
ej.2.

Tesis Presentada Para optar al titulo de Doctor en Ciencias
Biologicas

1986

AGRADECIMIENTOS

Durante los seis años que demandó la elaboración de este trabajo intervinieron varias personas cuya enumeración completa resulta casi imposible. Sin embargo no quiero olvidar a aquellos que más han influido en el desarrollo de mis investigaciones. Debo agradecer a los Dres. Jorge Crespo y Martha Piantanida quienes han dirigido y comentado este trabajo desde sus comienzos, aún cuando existieran discrepancias en las ideas expuestas. A Richard Thorington y especialmente a Rasanayagan Rudran de la Smithsonian Institution por sus enseñanzas que me iniciaron en el estudio de los primates y por sus críticas y comentarios durante la primera parte de mis trabajos. No quiero olvidar tampoco al personal del Centro Argentino de Primates, en especial al Sr. Selman Pitteri quien no dudó en ningún momento en prestar su entusiasta colaboración en las duras tareas de campo y a los Sres. Miguel Blanco y Ramón Romero quienes me brindaron todo su conocimiento empírico sobre los bosques de su lugar natal. Hago también extensivo mi agradecimiento al Dr. Osvaldo Reig quien me animó durante un período crítico y me alentó a continuar con el trabajo. En especial debo agradecer a mi esposa Liana, quien debió soportar con paciencia mi dedicación al trabajo y que fue una invaluable colaboradora en la elaboración y revisión del manuscrito, quitando horas a sus estudios. Por otra parte este trabajo no podría haberse realizado sin el apoyo del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas a través de las becas otorgadas. Son también depositarios de mi agradecimiento los colegas con quienes compartí numerosas horas de trabajo en colaboración, Damián Rumiz, Silvia Chalukian, Carlos Galliari y Marisa Obregozo. Finalmente quiero dejar constancia de mi gratitud hacia el personal del IBONE por el trabajo de determinación del material vegetal y a Patricia Hoc por ayudar a reducir mi ig-

norancia sobre numerosos aspectos de la sistemática vegetal. Por último deseo extender mi agradecimiento a la Dra. Gladys Planas por su apoyo y preparación para la realización de los análisis de laboratorio y a todas aquellas personas que olvidé nombrar y sin cuya colaboración hubiera sido imposible realizar este trabajo.

INDICE

	Página
INTRODUCCION.....	1
AREA DE ESTUDIO Y METODOS.....	7
1. Area de estudio.....	7
2. Características de la población de <u>A. caraya</u> en la zona de estudio.....	8
3. Métodos generales de estudio.....	8
ANALISIS DE LA VEGETACION. LOS RECURSOS ALIMENTARIOS POTENCIALES.....	18
Métodos.....	18
Resultados.....	20
Discusión.....	24
Resumen.....	25
LAS ACTIVIDADES DE <u>A. caraya</u> . DISTRIBUCION DEL TIEMPO.....	32
Resultados.....	34
Discusión.....	38
Resumen.....	43
COMPORTAMIENTO ALIMENTARIO DEL MONO AULLADOR NEGRO.....	52
Metodos.....	53
Resultados.....	56
1. Especies usadas como fuente de recursos alimentarios....	56
2. Variaciones mensuales en el uso de especies alimentarias	56
3. Superposición a través de los meses de la dieta.....	58
4. Selectividad de las especies alimentarias.....	59
5. Patrones estacionales de uso de las estructuras vegetales específicas como fuente de alimento.....	61

	Página
6. Los recursos estacionales y perennes como fuente de ali- mento.....	62
7. Composición de la dieta por estructuras alimentarias....	63
8. Composición de la dieta diaria.....	64
9. Diversidad de la dieta.....	65
10. Factores que influenciaron la elección del alimento....	66
Discusión.....	72
Resumen.....	77
PATRONES DE USO DEL ESPACIO DEL MONO AULLADOR NEGRO.....	96
Métodos.....	97
Resultados.....	97
1. Comportamiento de los monos aulladores durante los des- plazamientos.....	97
2. Patrones diarios de uso del espacio.....	99
Discusión.....	101
Resumen.....	104
ASPECTOS DE LA ORGANIZACION SOCIAL DE <u>A. caraya</u>	116
Métodos.....	116
Resultados.....	117
1. Composición de los grupos y cambios en el tiempo.....	117
2. Estructura social intragrupal.....	118
3. Relaciones intergrupales.....	122
Discusión.....	123
Resumen.....	126
ALGUNAS CONSIDERACIONES SOBRE LAS ESTRATEGIAS DE FORRAJE DE <u>A. caraya</u>	136
BIBLIOGRAFIA.....	146

INTRODUCCION

Bajo el nombre común de monos aulladores (Familia, Cebidae; Género, Alouatta) se agrupan actualmente seis especies de primates neotropicales: A. bezelul, A. caraya, A. fusca, A. palliata, A. seniculus y A. villosa (Hershkovitz, 1977; Mittermeier y Coimbra, 1981). Es uno de los géneros de primates americanos de mas amplia dispersión, su distribución geográfica comprende toda América tropical, excluida Antillas, desde Méjico hasta el norte de Argentina (fig. 1) (Cabrera y Yepes, 1960; Wolfheim, 1983).

Los monos aulladores forman grupos integrados por uno o varios machos adultos, dos a tres hembras adultas por cada macho adulto y un número variable de individuos inmaduros (Eisenberg, 1980). Son animales altamente arborícolas, raramente descienden al suelo y restringen sus actividades a los estratos superiores de los bosques. Son definidos como consumidores primarios, folívoros generalistas que completan su dieta con flores y frutos principalmente (Carpenter, 1934; Altmann, 1959; Cabrera y Yepes, 1960).

Por sus hábitos alimentarios y estructura social, los monos aulladores fueron considerados de acuerdo con las teorías socioecológicas, como análogos a los primates folívoros del viejo mundo (De Vore, 1963; Crook y Gartlan, 1966; Eisenberg et al., 1972). Sin embargo a la luz de los conocimientos actuales, las teorías socioecológicas resultan deficientes para explicar la organización social de los primates; a menudo las diferencias entre especies son menos evidentes que dentro de ellas. Al respecto Clutton-Brock (1974) sugiere que hay razones teóricas para esperar que la organización social no se correlacione con variables ecológicas de alta generalidad, tales como considerar que un animal es arborícola

y folívoro. Una de las razones postuladas es, que diferentes especies tienden a reaccionar a presiones ambientales similares de manera distinta. Al evolucionar una adaptación, su forma estará determinada por la interacción de factores ambientales y características filogenéticas de la especie. Por otra parte se pueden asignar falsas analogías cuando las categorías de hábitat y comportamiento que se consideran, carecen del grado necesario de detalle. Un tipo de alimento puede ser abundante o escaso, agrupado o disperso y estable o inestable en el tiempo. Por otra parte un mismo tipo de alimento (p. ej., hojas) puede ser utilizado en diferentes estados de desarrollo por diferentes predadores. Tomando en cuenta estos detalles, ambientes y comportamientos alimentarios aparentemente similares, pueden ser en realidad muy distintos. De hecho, se han observado diferencias intraespecíficas en la organización social y comportamiento alimentario entre grupos de A. seniculus (Crocket, 1982), Colobus badius (Struhsaker, 1975; Marsh, 1981) y Cercopithecus mitis (Rudran, 1978).

Las adaptaciones de los animales al medio pueden ser analizadas a través de los modelos teóricos de forrajeo óptimo. Estos modelos tienen como premisa que un animal optimizará su eficiencia de forrajeo, eficiencia que se mide en términos de alguna "moneda". Usualmente esa moneda es la ganancia de energía (Krebs, 1984). En otras palabras, dados ciertos costos y beneficios un animal maximizará la ganancia de energía, la que se traducirá en una maximización del éxito reproductivo.

Los modelos de forrajeo óptimo intentan predecir, dada una serie de suposiciones y restricciones, como responderá un animal ante un recurso (Mc Arthur y Pianka, 1966; Emlen, 1966; Stenseth, 1977; Stenseth y Hansson, 1979).

Los modelos teóricos de optimización ofrecen una herramienta poten-

cialmente más rápida para evaluar un diseño a través de la utilidad de una acción, que la medición directa del éxito reproductivo. En un sentido normativo, dada una serie de acciones alternativas la utilidad de cada una predice que debería hacer un animal para obtener la opción más ventajosa, de acuerdo con un criterio funcional (Krebs, 1984). Un correcto modelo de optimización dará como resultado las mismas conclusiones que un estudio del éxito reproductivo a largo plazo. Sin embargo estudiar el éxito reproductivo, solo mostrará la acción de la selección en forma descriptiva. Un modelo teórico en cambio, dirá como actúan los mecanismos que producen esa selección y son modelos que a diferencia de los empíricos, pueden ser sometidos a contrastación (Stenseth, 1977).

Aunque muchos aspectos del comportamiento de un animal pueden ser explicados a través de las teorías de forrajeo óptimo, la posibilidad de analizar los patrones de organización social y comportamiento de los primates y al mismo tiempo someter a contrastación las predicciones de los modelos de forrajeo óptimo, fue tomada en cuenta por pocos primatólogos (Glander, 1975, 1981; Hamilton et al., 1978; Milton, 1980; Harrison, 1984, 1985). El problema principal que surge cuando los modelos son aplicados a los consumidores primarios, consiste en conocer cuál es la moneda que los animales maximizan. Las hojas son recursos pobres en energía fácilmente disponible, contienen una alta proporción de material de difícil digestión y compuestos secundarios que actúan como defensas contra los predadores (Fraenkel, 1959; Feeny, 1970; Hladik et al., 1971; Freeland y Janzen, 1974; Opler, 1978; Hladik, 1978; Glander, 1981, 1982).

Westoby (1974) sugiere que debido al bajo valor nutritivo de la mayor parte de los alimentos de origen vegetal y el prolongado tiempo de digestión que requieren, el objetivo de un herbívoro es optimizar el ba-

lance de nutrientes (aminoácidos, vitaminas y minerales), más que maximizar la ganancia de energía en función del tiempo. Por otra parte Free-land y Janzen (1974) señalaron que la disponibilidad de una estructura vegetal como alimento, puede estar afectada por la presencia de compuestos secundarios, que según su naturaleza pueden actuar como tóxicos o afectando la digestibilidad del alimento. Estudios realizados sobre algunas especies de primates indican que ambas suposiciones son factibles (Waterman y Choo, 1981; Moreno-Black, 1982; Milton, 1979, 1980; Glander, 1981, 1982).

Optimizar el balance de nutrientes y minimizar la ingestión de compuestos secundarios, requiere que el animal sea selectivo en la elección del alimento. Sin embargo un aumento de selectividad se traducirá en un mayor costo energético por incremento del tiempo de búsqueda, frente a la opción de adoptar una dieta generalista. Si de acuerdo con lo propuesto por Westoby (1974), los herbívoros no maximizan energía, entonces los animales que utilizan hojas como fuente de alimento deberían desarrollar eficientes estrategias de localización de los recursos, destinadas a minimizar el costo de obtención de alimento. En consecuencia pueden haber varias monedas en uso en la dieta óptima de los primates folívoros, entre otras:

1. Optimización del balance de nutrientes.
2. Minimización del consumo de compuestos secundarios tóxicos o que afectan la digestibilidad del alimento.
3. Maximización de la ganancia neta de energía.

Las deficiencias de las teorías socioecológicas revelan la falta de conocimientos sobre los primates y al mismo tiempo muestran la necesidad de estudiar su ecología y comportamiento en detalle, para comprender la relación entre ecología y organización social.

Por las razones expuestas se puede hipotetizar que diferencias en cuanto al tipo y disponibilidad espacial y temporal de los recursos alimentarios, determinarán diferencias intra e interespecíficas en los patrones de organización social y estrategias de utilización del alimento. En consecuencia se consideró adecuado realizar un estudio a largo plazo del mono aullador negro (A. caraya) en un ambiente subtropical, próximo al límite austral de distribución de esta especie y del género, en la provincia de Corrientes, Argentina, donde según Milton (1979, 1980) el mono aullador negro se hallaría en condiciones de marginalidad.

El objetivo del trabajo consistió en conocer aspectos básicos de la ecología y etología del mono aullador negro. Con esta finalidad se obtuvo información sobre: recursos alimentarios potenciales, comportamiento alimentario, calidad de la dieta, estrategias de uso del espacio, distribución del tiempo en las actividades diarias y características de la organización social.

La información obtenida permitió realizar comparaciones con otras especies de monos aulladores y probar algunas predicciones de las teorías de forrajeo óptimo.

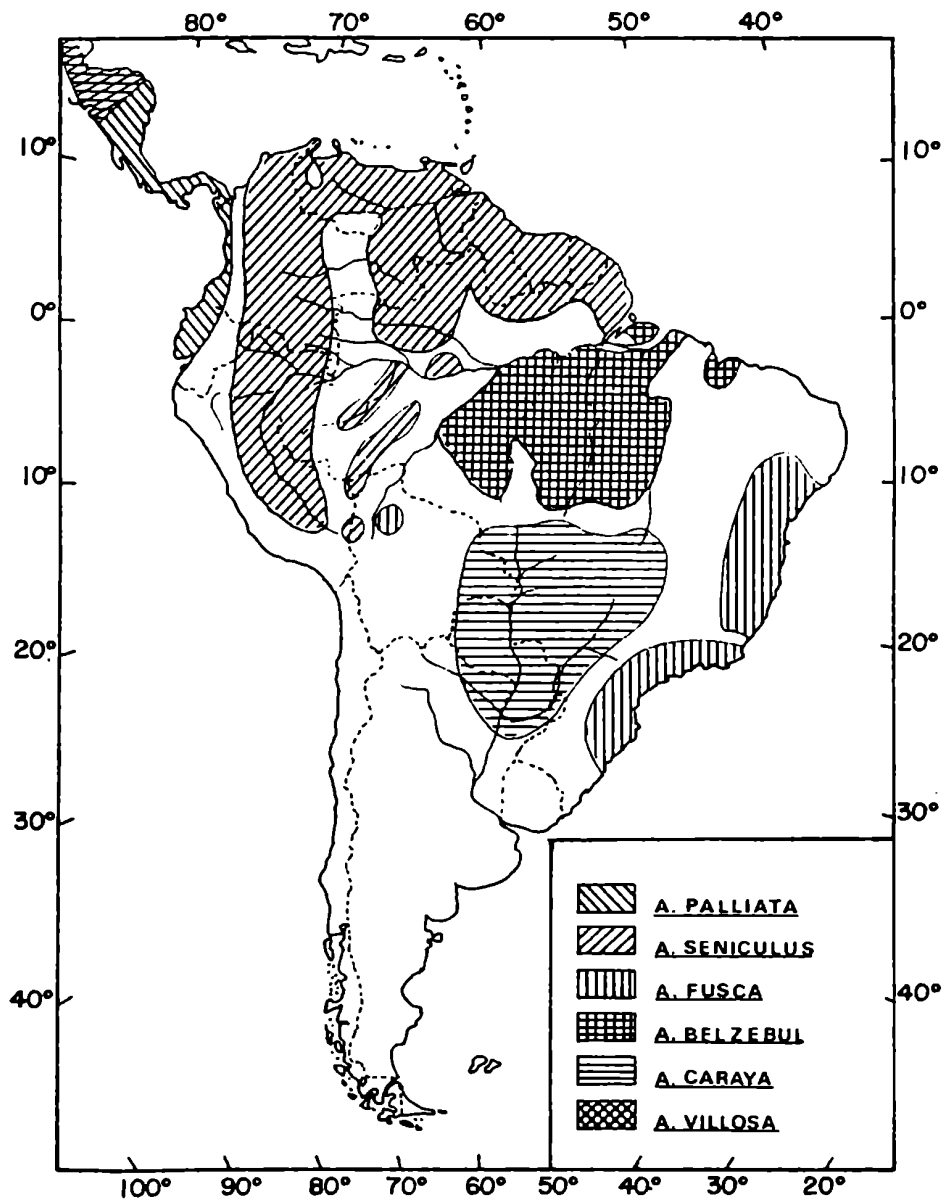


Figura 1. Mapa de distribución geográfica de las especies de monos au-
lladores. Elaborado con la información disponible en la bibliografía.
(Cabrera y Yepes, 1960; Wolfheim, 1983).

AREA DE ESTUDIO Y METODOS

1. Area de estudio

El área de estudio se localiza en el noroeste de la provincia de Corrientes, Argentina (27° 30' S; 58° 41' W) (fig. 2). El lugar presenta un relieve suavemente ondulado, con cotas que oscilan entre los 50 y 60 metros snm. La vegetación forma un mosaico de bosques altos y bajos, sabanas con palmeras, pastizales y vegetación acuática asociada a los numerosos cuerpos de agua presentes. La comunidad climax esta constituida por los bosques de quebracho colorado y quebracho blanco (Schinopsis balansae y Aspidosperma quebracho-blanco)(Cabrera, 1976). Los bosques contienen especies xerófilas e higrófilas del distrito chaqueño oriental y la provincia paranaense respectivamente, cuya coexistencia fue asociada a las oscilaciones de aridez y humedad durante el pleistoceno, que determinaron el avance y retroceso de ambos tipos de vegetación (Popolizio, 1977). Los bosques primarios han sido intensamente explotados, quedando escasos restos con las características originales. Los bosques remanentes, fuertemente degradados y con superficies entre 5 y 20 hectareas, representan el habitat de A. caraya.

El clima de la zona, de acuerdo con el diagrama de Holdridge (1967), corresponde a un ambiente subtropical subhúmedo a húmedo. La temperatura media anual es de 21.7 °C, con una amplitud anual de 12.2 °C y la precipitación media anual es de 1230 mm. (Servicio Meteorológico Nacional, período 1901 - 1950) (fig. 3). Las lluvias ocurren durante todo el año, pero decrecen sensiblemente en julio y agosto. Durante los meses de verano (diciembre, enero, febrero), las altas temperaturas determinan deficiencias de agua por la alta evapotranspiración. Durante el invierno (junio, julio, agosto) también pueden ocurrir excepcionalmente deficien-

cias hídricas, asociadas a las bajas precipitaciones. En las estaciones de transición, otoño (marzo, abril, mayo) y primavera (setiembre, octubre, noviembre), hay excesos moderados de agua y temperaturas intermedias (Burgos, 1970).

2. Características de la población de *A. caraya* en la zona de estudio

Una detallada descripción de las características poblacionales de los monos aulladores negros en la zona de estudio fue hecha por Rumiz (Tesis doctoral), de ella se extrae que los monos aulladores negros se caracterizan por presentar dimorfismo sexual, los machos son de mayor tamaño que las hembras (tabla 1). Los machos adultos tienen el pelo de color negro brillante, en tanto que las hembras adultas presentan un pelo color ante. Viven en grupos de 4 a 11 individuos, con un tamaño modal de 6 individuos. La relación de machos adultos a hembras adultas es de 1:2. Los grupos típicos en el lugar de estudio están formados por: un macho adulto, dos a tres hembras adultas, un macho subadulto y uno o dos juveniles e infantes. Los nacimientos se producen a lo largo del año, con un incremento de la tasa de natalidad durante fines del invierno y la primavera. La densidad ecológica media fue estimada en 1 individuo por hectarea, mediante censos realizados sobre 30 grupos relevados en una superficie total de aproximadamente 3000 hectareas de terreno.

3. Métodos generales de estudio

Los estudios del mono aullador negro fueron iniciados en marzo 1981 y finalizados en noviembre 1984. Antes de comenzar las observaciones sistemáticas fueron empleadas más de 200 horas en el campo, destinadas al reconocimiento de la flora y fauna, elección del lugar de trabajo y de los grupos a observar. El sitio seleccionado fue un manchón de bosque de 12 hectareas, denominado lab 1 (fig. 4). El lugar fue preparado para realizar estudios a largo plazo, mediante la construcción de sendas cada 50

metros en dirección E - W y N - S, cada una de las sendas fue identificada por letras y números según su dirección para conocer en cada momento la localización de los animales en su area de acción. En el lab 1 habitaban 2 grupos de monos aulladores, denominados G 1 y G 2. El G 1 estaba compuesto al comienzo de las observaciones por 5 individuos: 1 macho adulto, 3 hembras adultas y 1 infante. La composición original del G 2 fue de 6 individuos: 1 macho adulto, 2 hembras adultas, 1 hembra juvenil y 2 infantes. Cada individuo fue identificado por sus características particulares (sexo, tamaño, cicatrices) y fue asignado a una categoría de edad y sexo, de acuerdo con los patrones propuestos por Rumiz (Tesis doctoral) (tabla 1).

Dada la similitud en composición de los dos grupos presentes en el lab 1 y su representatividad respecto de los demás grupos, en composición y tamaño, que habitaban en manchones de bosque vecinos, ambos fueron seleccionados para realizar las observaciones. Los individuos del G 1 fueron observados durante 21 meses y los del G 2 durante 24 meses, obteniéndose un total de 1262 horas de registros (tabla 2). Originalmente el G 1 fue seleccionado para realizar la mayor parte de las observaciones y el G 2 para obtener datos comparativos, pero debido a la brusca disminución en el tamaño del G 1, a partir de setiembre de 1981 las observaciones fueron continuadas con mayor intensidad en el G 2 hasta la finalización del estudio.

Debido a que un único método de muestreo no era suficiente para obtener la información buscada, el estudio fue dividido en dos etapas. Sin embargo ambas mantuvieron similitud en los siguientes aspectos:

1. El registro de datos se hizo sobre la base de un plán de observaciones de 5 días por mes, registrando los comportamientos desde la salida hasta la puesta del sol.

2. Al finalizar cada hora de observación se registró la temperatura del aire a una altura aproximada de 2 metros del suelo.

3. Al finalizar cada hora de observación se registró la localización del grupo en el área de acción, asignando su ubicación a la cuadrícula del bosque donde se estimaba el centro imaginario del grupo.

Durante las observaciones, debido a las dificultades en el desplazamiento entre la vegetación y la escasa visibilidad, en varias ocasiones no fue posible hallar a los animales hasta algunas horas después de iniciada la búsqueda. Tampoco fue posible en algunos días mantener un contacto visual continuo con los monos, cuando la pérdida de contacto fue superior a 10 minutos esa hora de observación fue descartada. En consecuencia en todos los casos en que los datos fueron analizados sobre una base diaria, solo se consideraron los días con 12 o más horas de observación. Los datos obtenidos en días con menos de 12 horas de observación, fueron utilizados para realizar análisis horarios exclusivamente.

La primera etapa del estudio abarcó 15 meses de observación, entre mayo 1981 y enero 1983. El objetivo fue cuantificar los comportamientos de los monos aulladores en términos de tiempo dedicado a cada actividad. El tiempo fue elegido como unidad de medida por varias razones:

1. Permite conocer el tiempo que un animal dedica a comer cada tipo de alimento (Glander, 1981).
2. Conociendo el tiempo medio de alimentación y el peso medio de cada unidad de alimento, es posible estimar el peso medio comido diariamente (Hladik y Hladik, 1969; Gaulin y Gaulin, 1982).
3. Conociendo el tiempo medio que un animal dedica a cada actividad, es posible estimar el gasto energético que esa actividad representa y los requerimientos mínimos diarios de energía (Coelho, 1974; Coelho et al., 1976, 1977, 1979).

4. El tiempo y la energía son dos variables necesarias para probar las predicciones de la mayor parte de los modelos de forrajeo óptimo (Krebs, 1984).

Para obtener la información deseada se aplicó el método de observación animal - foco (Altmann, 1974), de la misma manera que lo hicieron Glander (1975) y Coelho et al. (1976, 1977) en A. palliata y A. villosa respectivamente. Cada día fue seleccionado un individuo adulto o subadulto al azar y se registró durante cada hora de observación, mediante un cronómetro, la duración de cada actividad. El tiempo diario dedicado a cada actividad, se obtuvo como resultado de sumar los tiempos parciales obtenidos durante cada hora. Las actividades observadas fueron agrupadas en tres categorías de comportamiento mutuamente excluyentes:

1. Inactividad

1.1. Descanso: cuando los animales permanecían inmóviles, sin realizar movimientos musculares voluntarios.

2. Actividad

2.1. Alimentación: incluyó el tiempo de captura, masticado y tragado del alimento. Como una serie de comportamientos alimentarios estuvieron frecuentemente separados por cortos desplazamientos entre un bocado y otro, estos desplazamientos fueron incluidos dentro del tiempo de alimentación. Durante cada comportamiento de alimentación observado se registró la especie y la estructura comida. Se distinguieron seis categorías de alimento: yemas, hojas nuevas, hojas maduras, pecíolos, flores y frutos.

2.2. Locomoción: fueron incluidos en esta categoría todos los desplazamientos horizontales con una duración superior a 5 segundos, para diferenciarlos de los movimientos asociados a alimentación y los desplazamientos cortos de difícil medición. Durante la actividad de locomoción se estimó la distancia recorrida en metros y el sentido del movimiento, a par-

tir de la posición inicial y final del individuo observado.

Para conocer el peso del alimento comido diariamente y su valor nutritivo, fueron recogidas muestras de la vegetación que se llevaron a laboratorio, donde se midió peso fresco, peso seco y se analizó el contenido de proteínas, hidratos de carbono no estructurales y grasas.

La segunda etapa del estudio abarcó 14 meses, entre abril 1983 y noviembre 1984. Durante este período el objetivo consistió en conocer algunos aspectos de la organización social de A. caraya. Para ello se utilizó el método de muestreo por barrido (Altmann, 1974), registrando cada 10 minutos la actividad desarrollada por cada individuo del grupo en observación. Se estimó además la distancia en metros de cada individuo foco a su vecino más próximo y se registraron las interacciones sociales intra e intergrupales. Las frecuencias obtenidas fueron empleadas para analizar las relaciones entre los integrantes de los grupos y el grado de sincronía de los comportamientos desarrollados por los individuos. Las actividades observadas fueron incluidas dentro de las mismas categorías de comportamiento definidas previamente.

Debido a la reducción del tamaño del G 1, la mayor parte de las observaciones se hicieron en el G 2 y se estudió durante un corto período un grupo denominado G 4, que habitaba un manchón de bosque (lab 2), vecino al lab 1 (fig. 4), con el fin de obtener resultados comparables.

En cada una de las secciones en que se divide el presente trabajo, se dan detalles específicos de los métodos aplicados y el tratamiento de los datos.

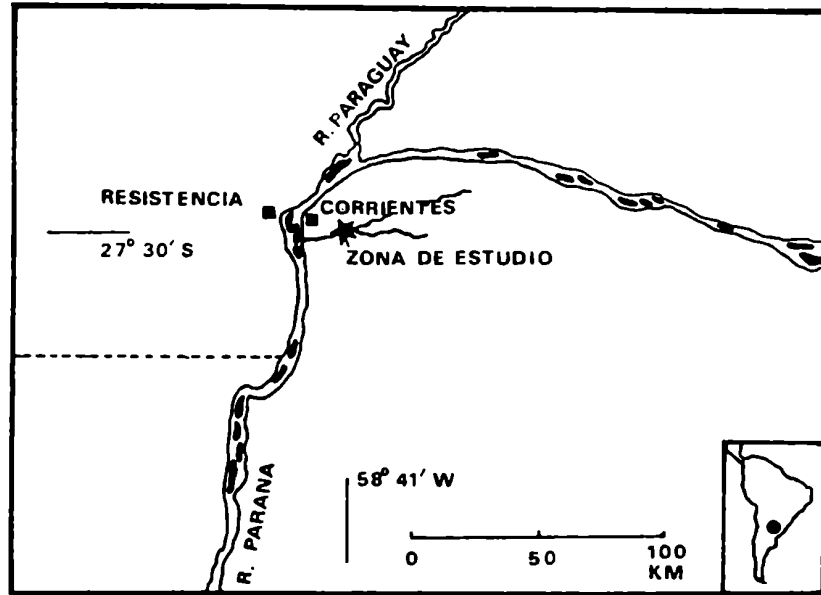


Figura 2. Mapa que indica la localización de la zona de estudio.

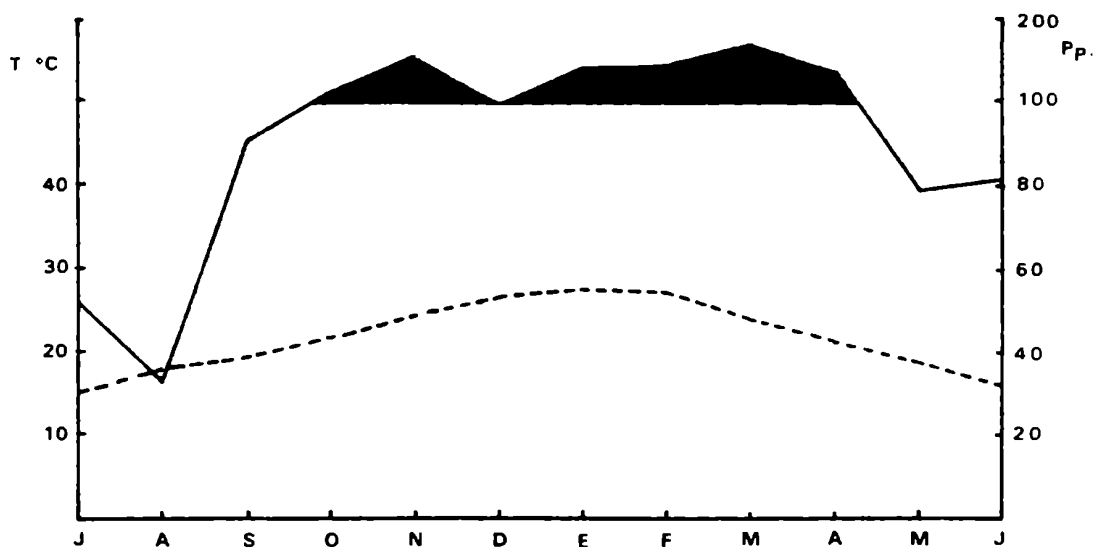


Figura 3. Climatograma correspondiente a los datos obtenidos por la estación meteorológica Corrientes aere (Servicio Meteorológico Nacional, 1961 - 1970). Referencias: la línea continua indica la precipitación media mensual y la línea discontinua la temperatura media mensual.

Clase de edad y sexo	Peso medio (kg.)
Macho adulto (58)	6.42
Hembra adulta (117)	4.33
Macho subadulto (19)	4.33
Hembra subadulto (13)	3.32
Macho juvenil (33)	2.36
Hembra juvenil (33)	2.32
Infantes (20)	0.68

Tabla 1. Clases de edad y sexo y peso medio de los ejemplares de A. caraya capturados en la zona de estudio. Los datos fueron extraídos del trabajo de tesis doctoral (no publicada) de Rumiz. Entre parentesis se indica el número de animales muestreados.

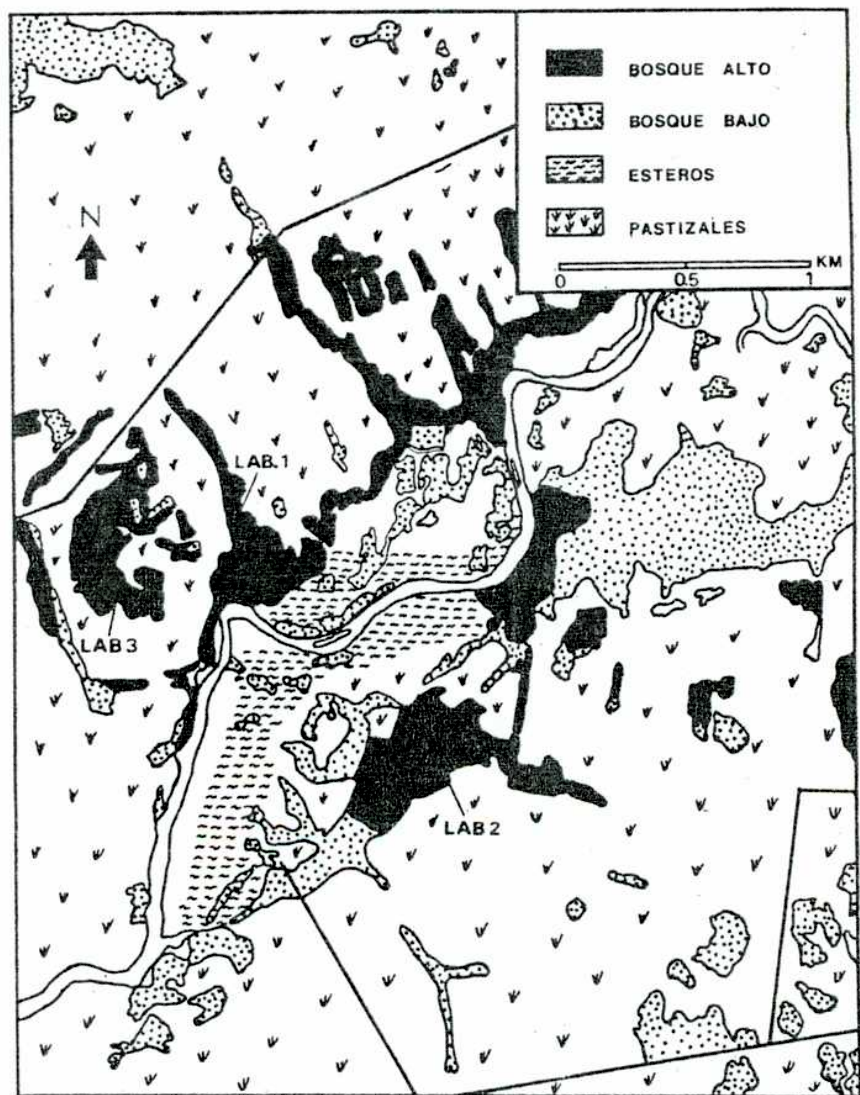


Figura 4. Zona de estudio. Sitios seleccionados para el estudio de la vegetación y comportamiento de los monos aulladores negros. Referencias: lab 1: manchón de bosque habitado por los grupos G 1 y G 2 y lugar donde se realizó un análisis florístico - estructural de la vegetación. lab 2: manchón de bosque habitado por el grupo G 4. lab 3 y lab 4: Sitios donde se realizó un relevamiento de especies vegetales.

Fecha Mes y año	Grupo 1		Grupo 2		Otros grupos	
	Días	Horas	Días	Horas	Días	Horas
Mayo 81	7	55	—	—	—	—
Julio 81	4	29	—	—	2	22
Setiembre 81	7	39	1	12	3	26
Noviembre 81	5	35	2	18	—	—
Febrero 82	9	66	3	37	—	—
Marzo 82	3	31	2	28	7	28
Abril 82	—	—	5	44	—	—
Mayo 82	—	—	2	20	—	—
Junio 82	1	13	1	12	—	—
Julio 82	—	—	2	24	—	—
Agosto 82	—	—	6	75	—	—
Octubre 82	—	—	2	28	1	6
Noviembre 82	—	—	2	18	—	—
Diciembre 82	—	—	3	43	—	—
Enero 83	—	—	4	56	—	—
Abril 83	4	45	3	34	—	—
Mayo 83	1	6	5	56	—	—
Junio 83	3	7	3	36	—	—
Julio 83	4	6	4	34	—	—
Agosto 83	1	5	1	11	7	30
Setiembre 83	2	8	3	41	—	—
Octubre 83	3	12	2	16	1	5
Noviembre 83	2	4	3	42	—	—
Diciembre 83	2	2	4	56	—	—
Febrero 84	1	5	—	—	1	12
Abril 84	2	6	5	58	—	—
Mayo 84	6	12	6	70	—	—
Junio 84	2	4	—	—	2	24
Agosto 84	—	—	—	—	3	37
Setiembre 84	—	—	—	—	4	44
Octubre 84	1	3	—	—	3	39
Noviembre 84	—	—	—	—	3	39
Total	21	393	24	869	12	312

Tabla 2. Cronograma de observaciones. Se indican las horas totales de contacto y registro de datos sobre actividad de los mones aulladores negros.

ANÁLISIS DE LA VEGETACION. LOS RECURSOS ALIMENTARIOS POTENCIALES

El conocimiento de la composición y distribución de la vegetación es importante para explicar muchos aspectos del comportamiento de los animales que la utilizan. Un ambiente con disponibilidad de recursos alimentarios uniforme en el espacio y el tiempo, determinará una estrategia de explotación diferente que si los recursos estuvieran distribuidos formando parches y presentaran variaciones estacionales en su disponibilidad. De acuerdo con el principio de las teorías de optimización, los monos aulladores negros, dentro del amplio rango de posibles patrones de disponibilidad de los recursos alimentarios, deberán desarrollar estrategias adaptativas de explotación destinadas a maximizar su éxito reproductivo.

Para intentar comprender y explicar las estrategias de uso de los recursos alimentarios de A. caraya se colectaron datos sobre: densidad, diversidad, valor de importancia, distribución y disponibilidad como alimentos potenciales de las principales especies vegetales presentes en el lab 1.

MÉTODOS

La recopilación de información sobre la composición específica del lab 1 se realizó mediante el relevamiento de la vegetación en un cuadrado de 1 hectarea, subdividido en 25 cuadrados de 20 metros de lado. Con el objetivo de conocer la representatividad del lab 1 respecto de otros bosques de la zona, se realizó un relevamiento de especies vegetales en una superficie similar en otros dos manchones de bosque, denominados lab 3 y lab 4 (fig. 4). En el lab 1, se identificó cada ejemplar mediante una chapa numerada adherida al tronco. En cada individuo se midió el diá-

metro del tronco, area basal y se estimó su altura con la ayuda de un clinómetro. Muestras de los ejemplares fueron colectadas para su identificación por personal del Instituto de Botánica del Nordeste (IBONE).

Con los datos obtenidos se calcularon: el índice de valor de importancia, obtenido como la suma de la frecuencia relativa, densidad relativa y dominancia relativa (Lamprecht, 1962). Para presentar esquemáticamente la fisonomía de la vegetación se elaboró un perfil diagrama representando media hectarea (50 mts. x 10 mts.), incluyendo solo las especies más comunes.

Dada la importancia de Ficus monckii en la dieta de A. caraya, observada durante los estudios previos, se realizó un relevamiento de la totalidad de los ejemplares con diámetro de tronco a la altura del pecho de 10 cm. o mayores. La localización de cada uno de los ejemplares se volcó en mapas del lab 1.

La diversidad específica se calculó en función del número total de especies y el número total de individuos relevados de cada especie, por aplicación de la ecuación de Shannon - Weaver (Pielou, 1966). Esta ecuación se define como: $H = -\sum p_i \cdot \log p_i$, donde p_i es la probabilidad de encuentro con un ejemplar de la i -ésima especie ($p_i = N_i/N_t$), definida como la razón entre el número de individuos de la i -ésima especie y el número total de individuos.

Con el objetivo de determinar los patrones de distribución de los individuos de cada especie, se calculó un coeficiente de dispersión como la razón entre la varianza y el número medio de individuos por cuadrado (Sokal y Rohlf, 1979). El procedimiento se basó en la suposición de que si los individuos están distribuidos al azar, responderán a una distribución de Poisson y el valor del coeficiente de dispersión será igual a la unidad, será mayor que 1 cuando los individuos de cada especie tien-

dan a agruparse y menor que 1 cuando haya repulsión. Como los resultados pueden estar afectados por el tamaño de los cuadrados elegidos, el análisis se hizo considerando tres tamaños: 20 mts. x 20 mts., 20 mts x 40 mts. y 40 mts. x 40 mts.. La significación de los coeficientes de dispersión fue analizada comparando los valores obtenidos con el valor esperado si el patrón de dispersión fuera al azar, mediante la aplicación de un test t, donde $t = (O - E) / s$ y $s = \sqrt{2 / (n - 1)}$ Kershaw (1973).

Para conocer la magnitud de las variaciones temporales de la disponibilidad de los recursos alimentarios potenciales, fueron seleccionadas 10 especies vegetales, de entre las cuales 6 fueron usadas como alimento por los aulladores en observaciones previas. De cada especie se seleccionaron 10 ejemplares, con excepción de Tabebuia ipe en que fueron registrados los tres únicos ejemplares presentes. Mensualmente durante un año se estimó un índice de disponibilidad de estructuras vegetales (hoja nueva, hoja madura, flores y frutos), de acuerdo con una escala subjetiva de 0 a 5, donde 0 representaba ausencia del recurso y 5 su máxima disponibilidad (Rudran, 1978).

Las estructuras vegetales fueron clasificadas de acuerdo con Milton (1980) en estacionales (hoja nueva, flores y frutos) y perennes (hoja madura).

RESULTADOS

En los tres manchones de bosque se identificaron 42 especies de árboles, arbustos y lianas (tabla 3), 35 (83.3 %) de las especies fueron comunes a los tres lugares, revelando una gran similitud entre los manchones de bosque de la zona. Los bosques contenían varios estratos, los que originalmente cuando eran ambientes inalterados se identificaban facil-

mente (Eskuche, 1982), pero actualmente son difíciles de identificar debido a la marcada alteración producida por la actividad humana. Las especies características eran económicamente importantes y han desaparecido casi totalmente (p. ej.: Astronium balansae, Schinopsis balansae y Tabebuia ipe). El bosque remanente, estaba constituido por alto número de especies que cambiaron su posición estratigráfica. A pesar de ello, pudieron ser definidos tres estratos (fig. 5):

1. Dosel: constituido por árboles de gran porte, la altura media estimada fue de 14 metros, con un rango de variación de entre 10 y 24 metros. Las especies dominantes fueron: Melia azedarach, Gleditsia amorphoides, Ficus monckii, Phytolacca dioica y Nectandra falcifolia.

2. Estrato arbóreo bajo: compuesto por ejemplares jóvenes del dosel y especies propias. La altura media fue estimada en 6 metros, con un rango de variación entre 4 y 10 metros. Las especies características fueron: Myrcianthes pungens, Sebastiania brasiliensis, Achatocarpus bicornutus, Scutia buxifolia y Celtis spp.

3. Estrato arbustivo: constituido por ejemplares de entre 1 y 4 metros de altura. Esta integrado principalmente por Eugenia uniflora y ejemplares de especies comunes al estrato arbóreo bajo. Se hallaron además algunos renovales de especies integrantes del estrato arbóreo superior.

El estrato herbáceo por otra parte se halló casi totalmente destruido por la presencia de ganado, quedando reducido a escasos ejemplares. Al mismo tiempo la presencia de especies exóticas como M. azedarach y la ausencia de especies características de estos bosques indicaron una considerable actividad humana.

En el lab 1 fueron relevados 814 ejemplares de árboles, arbustos y lianas, pertenecientes a 34 especies diferentes, agrupadas en 24 familias. (tablas 3 y 4). La especie con mayor valor de importancia fue E. uniflora,

debido al alto número de individuos, la siguiente especie en orden de importancia fue M. azedarach, determinado por el número de individuos y el alto valor de dominancia relativa. Las restantes especies más importantes fueron G. amorphoides, A. bicornutus, Celtis spp. y F. monckii. Esta última especie aunque presentó un relativamente bajo número de ejemplares, su valor de importancia estuvo dado por el gran tamaño de los individuos (dominancia relativa).

La abundancia de material delgado (fig. 6) hizo suponer la existencia de un proceso de renovación del bosque, sin embargo la mayor parte del material delgado estaba constituido por el alto número de ejemplares pertenecientes al estrato arbustivo (tabla 4), en consecuencia no se hallaron pruebas de un proceso de regeneración del bosque original.

El análisis de los datos mostró una diversidad específica (H) de 2.6. Solo 9 especies representaron más del 66 % del total del índice de valor de importancia. Por otra parte el 66 % de las especies presentaron más de 5 ejemplares por hectarea, revelando un alto número de especies comunes. La densidad relativa indica la probabilidad de que un individuo de una determinada especie sea encontrado por un predador en una estrategia de búsqueda al azar. En el lab 1, 6 especies mostraron una densidad relativa superior al 5 %. Es decir que la zona de estudio presentó una estructura florística en la cual algunas especies tenían una relativamente alta probabilidad de ser encontradas por un predador.

Un total de 22 especies fueron analizadas respecto de sus patrones de distribución (tabla 5), el 72.7 % presentó una distribución agrupada en al menos uno de los tamaños de cuadrado considerados, el 40.9 % mostró agrupamiento en dos tamaños de cuadrado y solo el 27.3 % no mostró agrupamiento en ninguno de los cuadrados. Las especies que se distribuyeron en forma contagiosa fueron consideradas como formando parches de alimen-

tos potenciales, de la misma manera las especies que mostraron un patrón de distribución al azar, pero se hallaron en baja densidad, cada individuo puede ser considerado como un parche de alimento (p. ej.: F. monckii, R. lorentziana). En consecuencia al nivel de especie, los recursos alimentarios potenciales para los monos aulladores, se encontraron formando parches.

El índice de disponibilidad mensual de recursos potenciales (fig. 7), mostró marcados picos y valles en la producción de estructuras por los vegetales. Las diferencias intermensuales más marcadas, se observaron en la disponibilidad de recursos estacionales (hojas nuevas y frutos), con alta disponibilidad en primavera (setiembre a noviembre) y verano (diciembre a febrero), un decrecimiento marcado en otoño (marzo a mayo) y mínima disponibilidad en invierno (junio a agosto). Dada la mayor abundancia de hojas nuevas respecto de frutos, puede considerarse que la mayor parte de la biomasa de recursos estacionales, se encontraba durante la primavera en forma de hojas nuevas. Por otra parte los recursos perennes (hojas maduras) también mostraron una disminución de la disponibilidad durante el invierno y la primavera. Dos factores pueden asignarse a la depresión en la disponibilidad de hojas maduras: uno de ellos es que varias especies perdieron sus hojas dando al bosque la característica de semicaducifolio. En segundo lugar debe considerarse la presión de predación por parte de los consumidores primarios que estarían explotando las hojas maduras en un período con baja disponibilidad de otras estructuras vegetales.

Durante el invierno el 40 % de las especies en que se estudió la disponibilidad, mostraron un índice de disponibilidad inferior a 1 en hojas maduras, hojas nuevas y frutos, con la consecuente disminución de recursos alimentarios potenciales, tanto estacionales como perennes.

La presencia de picos y valles marcados encontrados en la producción de los recursos alimentarios, reveló una sincronía estacional intra e interespecífica de las plantas que forman el habitat de A. caraya en la zona de estudio.

DISCUSION

Hay poca información detallada sobre las características de la vegetación en los estudios de campo de los monos aulladores. Los trabajos de Milton (1980) en Barro Colorado (Panamá) y Glander (1981) en Colombia, sobre las estrategias alimentarias de A. palliata, proveen abundante información sobre la vegetación. Glander halló un total de 96 especies de árboles en su zona de estudio, con una densidad de 172 individuos por hectarea. Por su parte Milton relevó 175 especies considerando solamente los individuos con diámetro de tronco de 20 cm. o mayores y halló un índice de diversidad (H) de 3.9, un 67 % mas alto que el encontrado en el habitat de A. caraya, por otra parte Milton encontró que las 47 especies más importantes por su densidad contenían 870 individuos por hectarea y la densidad de la especie más importante fue de 11.7 individuos por hectarea. Frente a estas características de los ambientes tropicales habitados por otras especies de aulladores, el área estudiada puede ser definida como de una baja diversidad específica, determinada por un reducido número de especies y muchas de ellas con alta densidad. En concordancia con los resultados obtenidos por Milton, la zona de estudio presentó un patrón de distribución agrupado de la mayor parte de las especies, formando parches.

Aunque el método empleado por Milton para estimar la variabilidad estacional en la disponibilidad de recursos fue diferente a la utilizada

en este trabajo, es posible hacer algunas comparaciones. En Barro Colorado la disponibilidad de recursos estacionales parece ser mayor a la encontrada en el habitat de A. caraya estudiado. Milton encontró presencia de recursos estacionales con picos y valles de producción, a lo largo de todo el ciclo anual, mientras que en el sitio de estudio los recursos estacionales estuvieron casi ausentes durante el invierno.

RESUMEN

Los datos obtenidos sobre la vegetación que forma el habitat del mono aullador negro mostró las siguientes características:

1. Una baja diversidad específica.
2. Presencia de especies con alta densidad relativa.
3. Una distribución agrupada de la mayor parte de las especies.
4. Sincronía intra e interespecífica en la producción de recursos estacionales (hojas nuevas y frutos).
5. Pronunciada depresión en la disponibilidad de recursos estacionales y disminución de la disponibilidad de recursos alimentarios perennes (hojas maduras) en invierno.

En conclusión los recursos alimentarios potenciales para A. caraya, en el noroeste de Corrientes pueden ser definidos como distribuidos en forma de parches en el espacio y el tiempo y con una baja diversidad específica.

Familia	Especie	Lab 1	Lab 3	Lab 4
Achatocarpaceae	<u>Achatocarpus bicornutus</u>	x	x	x
Anacardiaceae	<u>Astronium balansae</u>	-	-	x
	<u>Schinopsis balansae</u>	-	-	x
Apocynaceae	<u>Forsteronia glabrescens</u>	x	x	x
	<u>Peschiera australis</u>	x	x	x
Areaceae	<u>Copernicia alba</u>	x	x	x
Bignoniaceae	<u>Tabebuia ipe</u>	x	x	x
Boraginaceae	<u>Patagonula americana</u>	x	x	x
Euphorbiaceae	<u>Sapium haematospermum</u>	x	x	x
	<u>Sebastiania brasiliensis</u>	x	x	x
Flacourtiaceae	<u>Casearia silvestris</u>	x	x	x
Graminae	<u>Quadua angustifolia</u>	x	-	-
Lauraceae	<u>Neotandra falcifolia</u>	x	x	x
Leguminosae	<u>Cathormion polyanthum</u>	x	-	-
	<u>Enterolobium contortisiliquum</u>	x	x	x
	<u>Erythrina crista-galli</u>	x	x	-
	<u>Gleditsia amorphoides</u>	x	x	x
	<u>Holocalyx balansae</u>	-	x	-
	<u>Pithecelobium soalare</u>	x	x	x
Meliaceae	<u>Melia azedarach</u>	x	x	x
	<u>Trichilia elegans</u>	x	x	x
Mirsinaceae	<u>Rapanea lorentziana</u>	x	x	x
Mirtaceae	<u>Eugenia uniflora</u>	x	x	x
	<u>Hexachlamis edulis</u>	x	x	x
	<u>Mirocyathes pungens</u>	x	x	x
Moraceae	<u>Chlorophora tinctoria</u>	x	x	x
	<u>Ficus monokii</u>	x	x	x
	<u>Sorocoea saxicola</u>	x	x	-
Nicotaginaceae	<u>Piscinia zapallo</u>	x	-	-
Phytolacaceae	<u>Phytolacca dioica</u>	x	x	-
Piperaceae	<u>Piper medium</u>	x	x	x
Polygonaceae	<u>Ruprechtia laxiflora</u>	x	x	x
Rhamnaceae	<u>Scutia buxifolia</u>	x	x	x
Rutaceae	<u>Citrus sp.</u>	x	x	x
	<u>Fagara hyemalis</u>	x	x	x
Salicaceae	<u>Salix humboldtiana</u>	x	-	-
Sapindaceae	<u>Allophylus edulis</u>	x	x	x
	<u>Paullinia elegans</u>	x	x	x
Sapotaceae	<u>Bumelia obtusifolia</u>	-	x	x
	<u>Chrysophyllum marginatum</u>	x	x	x
Ulmaceae	<u>Celtis pubescens</u>	x	x	x
	<u>Celtis spinosa</u>	x	x	x

Tabla 3. Especies vegetales relevadas en tres manchones de bosques en la zona de estudio.

Especie	N	DR	AR	FR	IVI
<u>Eugenia uniflora</u> (a)	206	5.39	24.06	8.59	38.04
● <u>Melia azedarach</u> (t)	65	19.33	7.59	8.25	35.17
● <u>Gleditsia amorphoides</u> (t)	75	8.43	8.76	8.59	25.78
<u>Achatocarpus bicornutus</u> (a)	73	8.47	8.53	6.87	23.87
● <u>Celtis</u> spp.(a)	68	2.54	7.94	8.25	18.73
● <u>Ficus monokii</u> (t)	10	13.74	1.17	3.44	18.35
● <u>Miconthos pungens</u> (t)	39	6.13	4.56	5.84	16.53
<u>Sebastiania brasiliensis</u> (a)	65	5.50	7.59	3.02	16.11
Arboles muertos	40	4.58	4.67	6.18	15.43
● <u>Phytolacca dioica</u> (t)	11	2.75	1.28	4.54	8.57
<u>Soutia burifolia</u> (a)	28	4.47	3.27	0.82	8.56
● <u>Neotandra falcoifolia</u> (t)	27	2.89	3.15	2.06	8.10
<u>Rapanea laetevirens</u> (t)	22	1.03	2.57	4.12	7.72
<u>Ruprechtia laxiflora</u> (t)	24	1.03	2.80	3.78	7.61
● <u>Enterolobium contortisiliquum</u> (t)	7	4.88	0.81	1.37	7.06
<u>Sapium haematospermum</u> (a)	13	1.57	1.52	2.06	5.15
<u>Hexachlamis edulis</u> (a)	6	2.69	0.70	1.37	4.76
<u>Erythrina crista-galli</u> (t)	14	1.55	1.63	1.37	4.55
<u>Quadua angustifolia</u> (g)	8	0.92	0.93	1.72	3.57
<u>Salix humboldtiana</u> (t)	7	1.67	0.81	0.69	3.17
● <u>Forsteronia glabrescens</u> (e)	7	0.20	0.81	1.72	2.73
<u>Allophylus edulis</u> (a)	8	0.34	0.93	1.37	2.64
<u>Caesaria silvestris</u> (a)	8	0.32	0.93	1.37	2.62
<u>Chrysophyllum marginatum</u> (t)	5	0.12	0.58	1.72	2.42
<u>Chlorophora tinctoria</u> (t)	4	0.40	0.47	1.37	2.24
<u>Fagara hvmalis</u> (a)	3	0.14	0.35	1.03	1.52
<u>Copernicia alba</u> (g)	1	0.24	0.93	0.34	1.51
<u>Citrus</u> sp.(t)	2	0.10	0.23	0.69	1.12
<u>Plthecelebium scalare</u> (t)	2	0.10	0.23	0.69	1.02
● <u>Tabebuia</u> sp.(t)	1	0.13	0.12	0.34	0.59
<u>Peschiera australis</u> (a)	1	0.07	0.12	0.34	0.53
<u>Piper medium</u> (a)	1	0.02	0.12	0.34	0.48
<u>Patagonula americana</u> (t)	1	0.02	0.12	0.34	0.48
<u>Sorocea saxicola</u> (t)	1	0.01	0.11	0.34	0.46
Liana no identificada(e)	1	0.01	0.11	0.34	0.46

Tabla 4. Análisis florístico estructural del área de estudio (lab 1).

Referencias: N: número de individuos relevados en un cuadrado de 1 ha.

DR: dominancia relativa; AR: abundancia relativa; FR: frecuencia relativa;

IVI: índice de valor de importancia; a: arbustos; e: enredaderas;

g: gramíneas; t: árboles. Las especies marcadas con círculo fueron las

seleccionadas para el estudio de la disponibilidad.

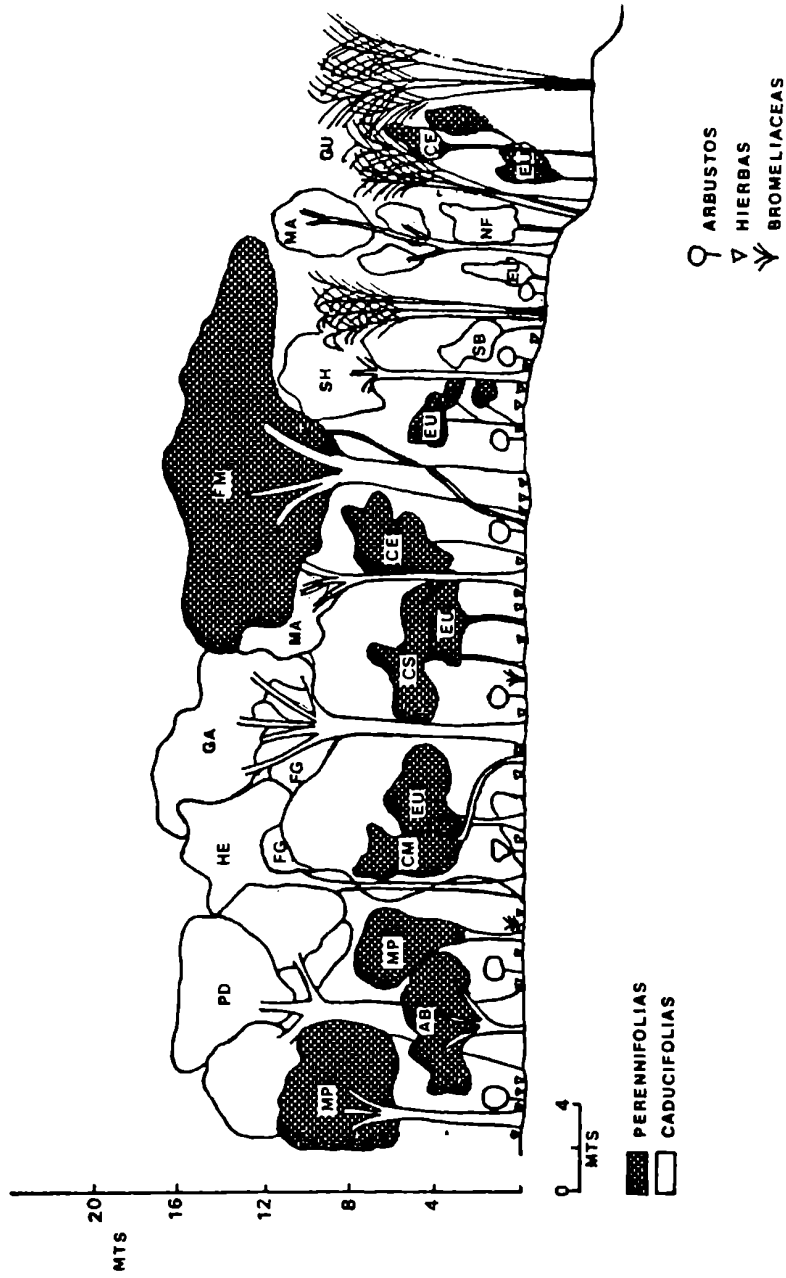


Figura 5. Perfil diagrama de la vegetación del lugar de estudio (lab 1).
 Referencias: AB: A. bicornutus; CE: Celtis spp; CM: C. marginatum; CS: C. silvestris; EU: E. uniflora; FG: F. glabrescens; FM: F. monckii; GA: G. amorphoides; OU: G. angustifolia; HE: H. edulis; MA: M. azederach; MP: M. pungens; NF: N. falcifolia; PD: P. dioica; SB: S. brasiliensis; SH: S. humboldtiana.

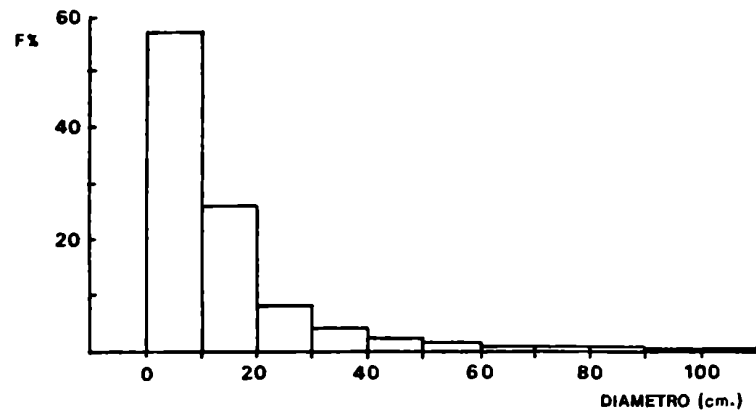


Figura 6. Areas diamétricas de las especies vegetales relevadas en el area de estudio (lab. 1).

Especie	20m x 20m n= 25		20m x 40m n= 10		40m x 40m n= 6	
	s^2/\bar{x}	p	s^2/\bar{x}	p	s^2/\bar{x}	p
<u>Eugenia uniflora</u>	2.44	++	3.63	++	5.32	++
<u>Melia azedarach</u>	1.25	ns	1.65	ns	2.69	+
<u>Gleditsia amorphoides</u>	0.66	ns	0.67	ns	0.64	ns
<u>Aohatocarpus bicornutus</u>	1.57	ns	2.23	ns	4.07	++
<u>Celtis spp.</u>	0.96	ns	0.98	ns	1.07	ns
<u>Ficus monokii</u>	0.63	ns	0.60	ns	0.16	ns
<u>Miroyantes pungens</u>	1.82	++	1.80	ns	2.75	+
<u>Sebastiania brasiliensis</u>	5.22	++	7.95	++	13.75	++
<u>Phytolacca dioica</u>	1.34	ns	1.55	ns	1.18	ns
<u>Scutia burifolia</u>	2.18	++	2.48	+	2.63	+
<u>Neotandra falcifolia</u>	5.39	++	9.93	++	9.75	++
<u>Rapanea lorentziana</u>	1.45	ns	1.69	ns	0.56	ns
<u>Enterolobium oentortisiliquum</u>	1.94	++	1.60	ns	1.17	ns
<u>Sapium haematospermum</u>	2.74	+	3.48	++	2.29	ns
<u>Hexachlamis edulis</u>	1.83	++	1.55	ns	1.60	ns
<u>Quadua angustifolia</u>	1.75	+	1.60	ns	2.30	ns
<u>Erythrina orista-galli</u>	5.52	ns	5.11	++	9.88	++
<u>Salix humboldtiana</u>	4.02	++	6.99	++	7.00	++
<u>Allophylus edulis</u>	2.01	++	1.61	ns	2.12	ns
<u>Chrysophyllum marginatum</u>	0.83	ns	1.00	ns	2.12	ns
<u>Casearia silvestris</u>	2.53	++	1.22	ns	2.29	ns
<u>Forsteronia glabrescens</u>	1.75	+	2.17	+	1.70	ns

Tabla 5. Patrones de distribución espacial de las principales especies vegetales en el área de estudio (lab 1). Nivel de significación: ns, no significativo; +, 0.05; ++, 0.01.

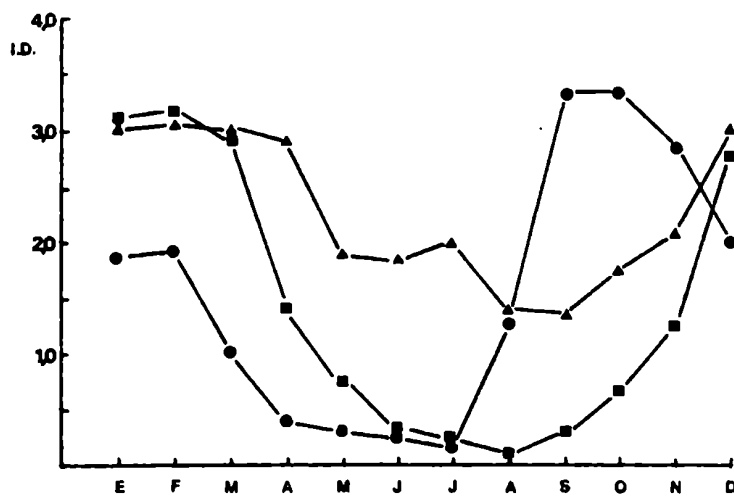


Figura 7. Indices de disponibilidad media mensual de estructuras vegetales. Referencias: ● hojas nuevas; ▲ hojas maduras; ■ frutos.

LAS ACTIVIDADES DE A. caraya. DISTRIBUCION DEL TIEMPO

La proporción de tiempo que un animal dedica a cada actividad es importante para conocer su ecología. Los primates muestran diferentes patrones de actividad, relacionados con la disponibilidad de recursos alimentarios (Clutton-Brock, 1974; Milton y May, 1976; Clutton-Brock y Harvey, 1977). En los modelos de forrajeo óptimo la eficiencia es medida en función del tiempo (Mc Arthur y Pianka, 1966; Emlen, 1966; Stenseth, 1977; Stenseth y Hansson, 1979; Krebs, 1984). La obtención de alimento implica un costo, determinado por el tiempo de búsqueda y de captura. De acuerdo con las características de la presa, los predadores desarrollarán estrategias de comportamiento destinadas a maximizar la ganancia. En consecuencia los animales por selección natural, ajustarán sus actividades a las características de disponibilidad, distribución y calidad del alimento.

Si como sugirió Westoby (1974), los herbívoros se enfrentan a alimentos de baja calidad nutritiva y entonces deben optimizar el balance de nutrientes antes que maximizar la obtención de energía, los monos aulladores como otros folívoros deberían mostrar estrategias de comportamiento destinadas a minimizar los costos de obtención del alimento, mediante una eficiente localización de las fuentes de recursos alimentarios y desarrollar sus actividades bajo condiciones ambientales óptimas.

Estudios de campo han mostrado que los primates desarrollan ritmos diarios de actividad (Altmann, 1959; Rudran, 1978; Harrison, 1985). Varios pueden ser los factores que regulan estos ritmos, entre ellos: las fluctuaciones de temperatura, el prolongado tiempo de digestión que requieren las estructuras foliares y la variación a lo largo del día en el contenido de nutrientes y energía del alimento (Milton, 1980; Gaulin y Gaulin, 1982; Harrison, 1985). Entre ellos, la variación a lo largo del

dfa de la temperatura puede determinar que los animales desarrollen sus actividades dentro de rangos óptimos con el objeto de minimizar el gasto energético.

El objetivo de los datos presentados en este capítulo es conocer como distribuyen el tiempo los monos aulladores negros e intentar explicar algunas de las posibles causas, a través de los siguientes procedimientos:

1. Proveer información sobre el tiempo medio diario que A. caraya dedica a cada actividad y que sea comparable con la información disponible de otras especies de monos aulladores.
2. Analizar la existencia de relación entre el ritmo diario de actividad en cada estación del año y la temperatura ambiente.
3. Estimar el gasto energético por unidad de tiempo de A. caraya y la distribución de ese gasto en las diferentes actividades desarrolladas.

Los datos fueron obtenidos durante la primera etapa del estudio por aplicación del método de observación animal - foco (Altmann, 1974), agrupándose las actividades observadas en las categorías de comportamiento previamente definidas. Como distintas actividades pueden ser desarrolladas con diferente intensidad a lo largo del día, los resultados sobre actividad diaria corresponden a los datos obtenidos durante 39 días con 12 o más horas diarias de observación, en los que se obtuvieron 522 horas de registros. Para analizar la actividad horaria se consideraron además los días con menos de 12 horas de observación.

La estimación del costo calórico de cada actividad se obtuvo aplicando el método propuesto por Coelho et al. (1976, 1977, 1979), multiplicando el tiempo medio dedicado a cada actividad por una constante de costo calórico. El tiempo medio que los monos aulladores dedicaron a cada actividad fue multiplicado por las siguientes constantes:

1. Descanso: $2.9167 \text{ Kcal} \cdot \text{Kg}^{-0.75} \cdot \text{hora}^{-1}$, valor que surge de la ecuación

de gasto calórico por metabolismo estandar en función del peso corporal (Kleiber, 1972). Ecuación que resulta aplicable al haber sido demostrado en condiciones experimentales que A. palliata tiene un gasto por metabolismo estandar similar al esperado por la ecuación predictiva de Kleiber (Milton et al., 1979).

2. Alimentación: el gasto calórico por actividad de alimentación, se estimó como el producto entre el tiempo de alimentación y el valor $7.0862 \text{ Kcal} \cdot \text{Kg}^{-0.75} \cdot \text{hora}^{-1}$, obtenido por Coelho et al. (1979) para A. villosa.

3. Locomoción: el tiempo medio diario que los monos aulladores negros emplearon en desplazarse fue multiplicado por $11.920 \text{ Kcal} \cdot \text{Kg}^{-0.75} \cdot \text{hora}^{-1}$, valor que se obtuvo al transformar los datos de costo calórico por unidad de distancia presentados por Tucker (1970), suponiendo que los monos aulladores se desplazaban a velocidad de costo energético mínimo.

RESULTADOS

Observaciones ocasionales realizadas durante toda la noche y la alta frecuencia con que los animales fueron hallados durante la mañana en el mismo lugar donde fueron dejados la noche anterior, permitieron establecer que los monos aulladores negros permanecieron inactivos durante la noche, restringiendo sus actividades a las horas de luz.

De las 522 horas en que se obtuvieron datos sobre la actividad diaria, los monos aulladores permanecieron el 77.4 % del tiempo descansando, 15.2 % alimentándose y 2.4 % desplazándose, el restante 4.9 % del tiempo fue distribuido en una serie de actividades que comprendieron principalmente: combates vocales con otros grupos, comportamientos eliminativos (orinar y defecar), comportamientos sexuales y juegos (fig. 8).

El porcentaje de tiempo que los monos dedicaron diariamente a cada

actividad durante cada estación no mostró diferencias significativas (tabla 6; ANOVA: descanso, $F = 0.51$; alimentación, $F = 2.06$; locomoción, $F = 1.84$; $p > 0.05$; g.l. = 3, 35), esto sugiere que la proporción de tiempo que los monos aulladores negros dedicaron diariamente a cada actividad, permaneció invariable a lo largo del año. Por otra parte el tiempo expresado en horas, dedicado a cada actividad en cada estación del año mostró diferencias significativas en descanso y locomoción (ANOVA: descanso, $F = 8.40$; locomoción, $F = 3.80$; $p < 0.05$; g.l. = 3, 35), mientras que el tiempo de alimentación no mostró diferencias significativas entre estaciones (ANOVA: $F = 0.61$; $p > 0.05$; g.l. = 3, 35). En otras palabras los monos aulladores negros mantuvieron una distribución constante del tiempo dedicado diariamente a cada actividad a lo largo del año. Pero el tiempo absoluto dedicado a descanso y locomoción durante el invierno, fue significativamente menor que en el verano. Durante el invierno los monos se desplazaron menos y permanecieron menos tiempo descansando, en tanto que el tiempo de alimentación permaneció sin cambios apreciables (tabla 7). Las diferencias en el tiempo que los animales permanecieron descansando en invierno y verano pueden explicarse por la mayor cantidad de horas de luz en el verano que en el invierno (tabla 7). Si se supone que los monos aulladores, fuera del período de observaciones permanecieron inactivos, entonces el tiempo dedicado a descanso cada 24 horas fue aproximadamente el mismo en cualquier estación del año. Por otra parte si se supone que la actividad de locomoción estuvo restringida a las horas de luz, no puede ser afectado por la mayor o menor duración del día. Es posible suponer entonces que el tiempo de descanso representa un ahorro de energía, mientras que la actividad de locomoción es la que involucra el mayor gasto de energía. Sin embargo los aulladores podrían estar desplazándose a mayor velocidad durante el invierno que en el vera-

no, al estar favorecido el desplazamiento por la disminución del follaje, recorriendo las mismas distancias por día. La comparación entre las velocidades de desplazamiento, estimadas como la razón entre la distancia y el tiempo diario de locomoción, no mostró diferencias significativas entre verano e invierno (\bar{X} verano = 1.69 ± 0.71 Km/hora; \bar{X} invierno = 1.55 ± 0.36 Km/hora; $t = 0.61$; $n_1 = n_2 = 12$; $p > 0.05$). En consecuencia si los monos aulladores se desplazaron a la misma velocidad significa que en invierno permanecieron más tiempo en un mismo lugar, reduciendo sus viajes entre fuentes de alimento. Paralelamente sobre una base diaria, se obtuvo una correlación positiva significativa entre el tiempo medio de locomoción y la disponibilidad de recursos en cada mes ($r = 0.57$; $p > 0.05$; $N = 12$).

A partir del tiempo dedicado a cada actividad, los requerimientos mínimos fueron estimados en $81.17 \text{ Kcal. Kg}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$ (tabla 8), valor de energía que debería obtener A. caraya de los alimentos. Sin embargo los requerimientos energéticos esperados deberían ser mayores si se tiene en cuenta que no se consideran los gastos que involucran otras actividades que no fueron consideradas, además del incremento de la velocidad metabólica en las hembras por preñez y lactación y el efecto de la temperatura ambiente sobre el metabolismo.

Si se acepta provisoriamente la hipótesis de que los monos aulladores no maximizan la obtención de energía, es factible suponer que deben desarrollar estrategias de comportamiento destinadas a minimizar el costo de obtención del alimento. Una estrategia podría consistir en desarrollar las actividades de búsqueda y captura de alimento dentro de rangos de temperatura óptima.

Durante cada hora de observación de la actividad de los monos aulladores, se registró la temperatura del aire a una altura aproximada de 2

metros del suelo. Probablemente los valores de temperatura obtenidos no representaron la verdadera temperatura a la que estaban expuestos los monos en los estratos superiores del bosque. Sin embargo las variaciones de temperatura a lo largo del día deberán seguir el mismo ciclo aunque atenuado y posiblemente algo desplazado. Los resultados obtenidos sobre actividad horaria (fig. 9), mostraron que durante el verano cuando la temperatura media diaria fue más alta ($\bar{X} = 25.9 \text{ } ^\circ\text{C}$), hubo dos picos de actividad predecibles, uno de ellos al comenzar el día (0600 - 0900 horas) y el otro al finalizar la tarde (1700 - 1900), separados por un intervalo en que los monos permanecieron inactivos (0900 - 1700), durmiendo en las ramas bajas de los árboles, en la sombra y separados los individuos entre sí. Durante el invierno (temperatura media diaria: $\bar{X} = 16.3 \text{ } ^\circ\text{C}$) por el contrario, el ritmo de actividad mostró un patrón opuesto al de verano. Aparecieron también dos picos de actividad predecibles, pero la actividad durante la mañana comenzó más tarde (0900 - 1100) y en la tarde se produjo más temprano (1600 - 1800), los picos de actividad aparecieron separados por un período de inactividad más corto y menos marcado que en el verano. A diferencia del verano, en el invierno durante la noche y antes de iniciar la actividad de la mañana los monos permanecieron agrupados y expuestos al sol durante los períodos diurnos de descanso. Durante las estaciones de transición, otoño ($\bar{X} = 21.3 \text{ } ^\circ\text{C}$) y primavera ($\bar{X} = 21.1 \text{ } ^\circ\text{C}$), no se observaron picos predecibles de actividad. En los meses vecinos a los de verano e invierno los patrones diarios de actividad mostraron una tendencia a comportarse como de verano e invierno respectivamente, mientras que en los meses intermedios la actividad horaria fue impredecible.

La configuración de ritmos de actividad predecibles en verano e invierno e impredecibles en los meses de transición (fig. 10), sugieren

que los monos aulladores negros desarrollaron sus actividades durante horas con temperaturas óptimas en cada estación. Sin embargo otros factores pueden estar afectando los ritmos de actividad horaria junto con la temperatura. Durante el verano hay más horas de luz, en consecuencia la actividad puede comenzar más temprano y finalizar más tarde que en el invierno. Otra causa determinante de la presencia de un intervalo entre picos de actividad es que el alimento vegetal requiere un prolongado proceso de digestión (Milton et al., 1983), restringiendo el tiempo diario de alimentación. En consecuencia carece de sentido intentar correlacionar actividad y temperatura horaria a lo largo del día. Una forma de analizar la existencia de correspondencia entre actividad y temperatura, se logró haciendo una correlación entre la hora en que se produjo el pico de actividad de la mañana y la temperatura media del día. Durante 32 días con 12 o más horas de observación se obtuvieron registros horarios continuos de temperatura. Los datos analizados mostraron una correlación significativa negativa ($r = -0.87$; $p = 0.01$; $N = 32$) (fig. 11). Durante el verano el sol sale antes de las 0600 y en el invierno alrededor de las 0745, en consecuencia durante el verano la actividad comenzó con el amanecer y en el invierno los monos aulladores permanecieron inactivos hasta varias horas después de la salida del sol. En otras palabras, cuando la temperatura fue baja, la actividad de la mañana comenzó tarde y cuando la temperatura media del día fue alta la actividad se inició temprano. Durante las estaciones de transición los monos aulladores negros adoptaron el patrón de actividad de verano o invierno de acuerdo con la temperatura diaria.

DISCUSION

La comparación del tiempo que dedican a cada actividad las diferentes especies de monos aulladores, provee importantes indicios de las estrategias adaptativas del comportamiento. Sin embargo esta tarea resulta dificultosa debido a la variedad de métodos utilizados por diferentes autores. Milton (1980) en el estudio de la ecología alimentaria de A. palliata, aplicó el método de observación por barrido (Altmann, 1974) y definió cuatro categorías de comportamiento: descanso, alimentación, desplazamiento y movimiento. La categoría desplazamiento sería similar a la definida en este trabajo como locomoción. Otros autores agruparon los comportamientos en categorías homologables pero utilizando métodos de obtención de datos diferentes (Schlichte, 1978; Piantanida et al., 1984). Los trabajos realizados con métodos y categorías de comportamiento similares a los utilizados en este trabajo fueron realizados por Glander (1975, 1981), Coelho et al. (1976, 1977) y Gaulin y Gaulin (1982).

Aunque la diversidad de métodos utilizados es alta, en general las categorías descanso y alimentación son comunes a la mayor parte de los trabajos y permiten cierto grado de comparación, para conocer como distribuyen el tiempo diferentes poblaciones de monos aulladores. Los monos aulladores muestran una alta tasa de tiempo dedicado a descanso. Entre las especies comparadas, A. caraya aparece como la especie que presentó una mayor proporción del tiempo inactivo, al mismo tiempo que mostró una baja proporción del tiempo dedicado a alimentación y locomoción (tabla 9). Entre las especies consideradas, A. seniculus estudiado por Gaulin y Gaulin (1982) en la selva andina de Colombia a 2300 metros sobre el nivel del mar, aparece muy similar al mono aullador negro en la distribución del tiempo. Coincidentemente A. seniculus y A. caraya aparecen como las especies de monos aulladores más tiempo dedican a comer hojas (tabla 9). A mayor proporción de frutos en la dieta, los monos aulladores parecen

mostrar una mayor actividad. Hladik et al. (1971) mostraron que los frutos contienen hasta 30 veces la concentración de hidratos de carbono solubles de las hojas. Una dieta con baja proporción de frutos es considerada energéticamente pobre (Milton, 1979). Los modelos teóricos de forrajeo óptimo (Norberg, 1977; Krebs, 1978), predicen que si la ganancia obtenida del alimento es baja, la mejor estrategia consiste en reducir el gasto energético, mediante la reducción del tiempo de viaje, desarrollando una estrategia denominada de bajo costo - baja recompensa. Cuando la calidad del alimento se incrementa, a los animales les conviene cubrir mayores distancias o viajar más rápido buscando alimento, esto representa un mayor costo pero la recompensa también será mayor, estrategia denominada de alto costo - alta recompensa. La baja actividad mostrada por A. caraya indicaría una baja calidad de los recursos alimentarios, como lo sugiere la alta proporción de hojas en la dieta, factor de importancia si se tiene en cuenta que en los folívoros el tiempo de alimentación está restringido por el largo proceso de digestión que requieren las hojas. A. caraya en consecuencia puede consumir la misma cantidad de alimento durante todo el año, pero con una relativamente baja calidad respecto al que tendrían disponible otras especies de monos aulladores en ambientes tropicales, en consecuencia los monos aulladores obtendrían una menor ganancia por unidad de tiempo. Por otra parte el invierno representa para A. caraya el período con menor disponibilidad de frutos, por lo tanto viajar frecuentemente de una fuente de alimento a otra representaría un costo energético sin beneficio proporcional. Durante el verano por otro lado, al incrementarse la calidad del alimento por incremento en la disponibilidad de frutos, A. caraya de acuerdo con las predicciones de los modelos de forrajeo óptimo, debería incrementar su tiempo de viaje entre parches de alimento. En concordancia con esta predicción

el tiempo dedicado a locomoción durante el verano fue significativamente mayor que en el invierno, siendo también significativa la correlación entre el tiempo de locomoción y la disponibilidad de alimento.

El monto de energía gastado por un animal diariamente, es un indicador de la energía mínima requerida (Coelho, 1974). Los animales deben ingerir alimento con un valor de energía asimilable igual o mayor a la gastada, destinada al mantenimiento, crecimiento, reproducción, defensa y obtención de alimento. Los resultados obtenidos permitieron estimar que A. caraya tiene un requerimiento energético mínimo diario de 81.17 Kcal . Kg⁻¹ . día⁻¹, necesario para compensar el gasto energético por descanso y obtención de alimento (locomoción y alimentación). Nagy y Milton (1979) midieron el gasto energético de A. palliata en condiciones de campo, mediante tratamiento de los animales con agua marcada y obtuvieron un valor de gasto calórico medio de 84.93 Kcal . Kg⁻¹ . día⁻¹, valor superior en alrededor del 4 % respecto del obtenido para A. caraya, pero que involucra la totalidad del gasto calórico diario. La similitud entre el valor estimado de energía gastada por A. caraya y el valor medido en A. palliata permite confiar en la bondad del método aplicado. Por otra parte Coelho et al. (1976, 1977) estimaron, mediante el mismo método empleado en este trabajo que A. villosa tenía un gasto calórico diario de 86.82 Kcal . Kg⁻¹ . día⁻¹. Los resultados obtenidos sugieren que A. caraya desarrolla una estrategia de ahorro de energía a través de la reducción en el tiempo de locomoción, la actividad que requiere el mayor gasto energético por unidad de peso y tiempo. Esta estrategia de conservación de energía es explicada por las teorías de forrajeo óptimo, por una baja ganancia de energía debido a la baja calidad del alimento disponible. Esta hipótesis se ve reforzada por el hecho de que durante los períodos del año con relativamente alta disponibilidad de recursos alimentarios

ricos en energía como son los frutos, los monos aulladores negros incrementaron su gasto energético por locomoción. Coincidentemente, en varias especies de primates folívoros del viejo mundo, se han hallado patrones similares de incremento de la actividad estacional, junto con el incremento de la disponibilidad de alimento de mayor calidad (Rudran, 1978; Raemakers, 1980; Harrison, 1985).

Las respuestas observadas en el comportamiento de A. caraya a los cambios de temperatura, refuerzan la hipótesis de que el mono aullador negro tiende a reducir el gasto de energía. Durante los meses cálidos los monos aulladores negros restringieron su actividad a las horas del día en que las temperaturas fueron relativamente bajas, mientras que en los meses fríos la actividad se desarrolló en horas con temperaturas relativamente altas. Cuando la temperatura ambiente supera un determinado valor crítico, un animal no puede eliminar el calor producido y la velocidad metabólica se incrementa. Por otra parte debajo de un determinado valor crítico de temperatura, la actividad metabólica se incrementa debido a la necesidad termostática de calor (Kleiber, 1972). Aunque no se conocen los límites de la termoneutralidad en los monos aulladores, A. caraya durante el verano e invierno en horas con temperaturas extremas probablemente se hallaría fuera del intervalo de termoneutralidad. En consecuencia los monos aulladores negros estarían adoptando estrategias destinadas a minimizar el gasto de energía, permaneciendo inactivos a la sombra con temperaturas altas y formando grupos compactos cuando la temperatura es baja, favoreciendo así la disipación y conservación de calor respectivamente.

Milton (1980) sugirió que la conservación de energía forma una parte importante de las estrategias de forrajeo de los monos aulladores. Dentro de este contexto A. caraya en el límite austral de su distribución

es uno de los monos aulladores que hacen extremo el ahorro de energía.

RESUMEN

1. Los monos aulladores negros restringieron sus actividades a las horas de luz.
2. Dedicaron el 77.4 % del tiempo desde la salida hasta la puesta de sol a permanecer inactivos, el 15.18 % alimentándose y el 2,44 % a desplazarse.
3. El tiempo de descanso y alimentación permaneció invariable a lo largo del año. El tiempo de locomoción fue mayor durante el verano y mínimo en el invierno, al mismo tiempo la velocidad de desplazamiento se mantuvo constante, sugiriendo que los monos aulladores negros permanecieron durante más tiempo en los parches de alimento en el invierno cuando la disponibilidad de alimento fue mínima.
4. Las actividades de alimentación y locomoción fueron desarrolladas dentro de rangos óptimos de temperatura, revelando que A. caraya desarrolló una estrategia de conservación de energía.
5. En relación con la baja actividad diaria, los monos aulladores negros mostraron un gasto energético medio estimado de $81.17 \text{ Kcal} \cdot \text{Kg}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$; inferior al observado en otras especies de monos aulladores, sugiriendo que la estrategia de ahorro de energía se maximiza en A. caraya frente a otras especies de monos aulladores.

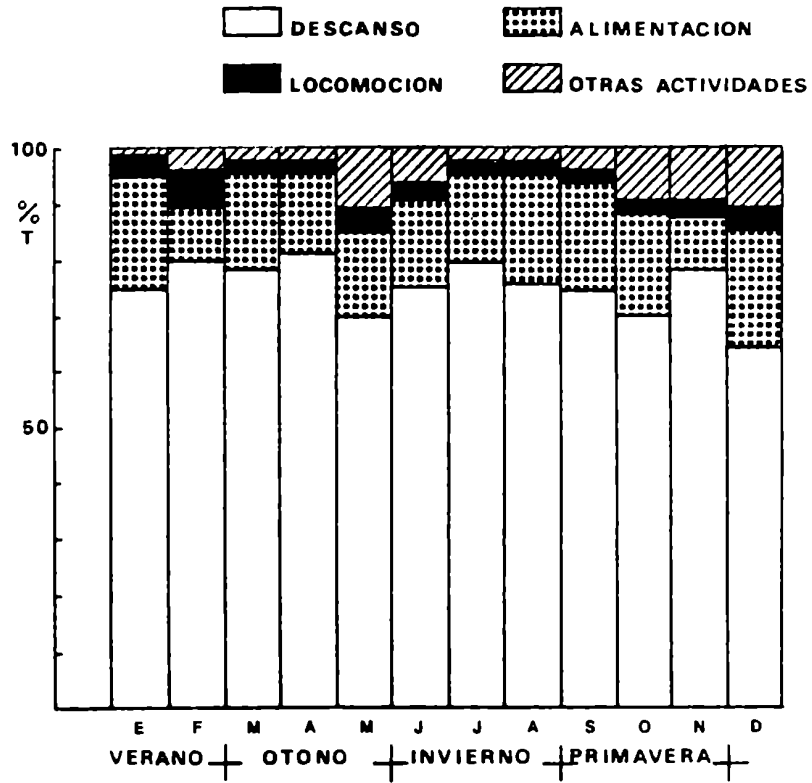


Figura 8. Distribución del tiempo medio mensual en cada actividad

	Verano	Otoño	Invierno	Primavera	Anual
Descanso	77.54	78.84	77.40	75.56	77.40
Alimentación	13.86	15.08	12.71	17.99	15.18
Locomoción	3.28	2.41	2.14	1.80	2.44

Tabla 6. Porcentaje de tiempo dedicado a cada actividad en cada estación del año.

	Descanso	Alimentación	Locomoción	Total
Verano	10.73 (0.69)	1.93 (0.71)	0.46 (0.23)	13.12
Otoño	10.40 (1.03)	1.98 (0.49)	0.31 (0.29)	12.69
Invierno	9.29 (0.71)	2.16 (0.69)	0.22 (0.11)	11.67
Primavera	10.23 (0.60)	1.73 (0.77)	0.30 (0.18)	12.26
Anual	10.13 (0.94)	1.97 (0.67)	0.32 (0.22)	12.42

Tabla 7. Tiempo medio (horas) dedicado a cada actividad en cada estación del año, obtenido en días con 12 o más horas de observación. Entre paréntesis se indica la desviación estandar.

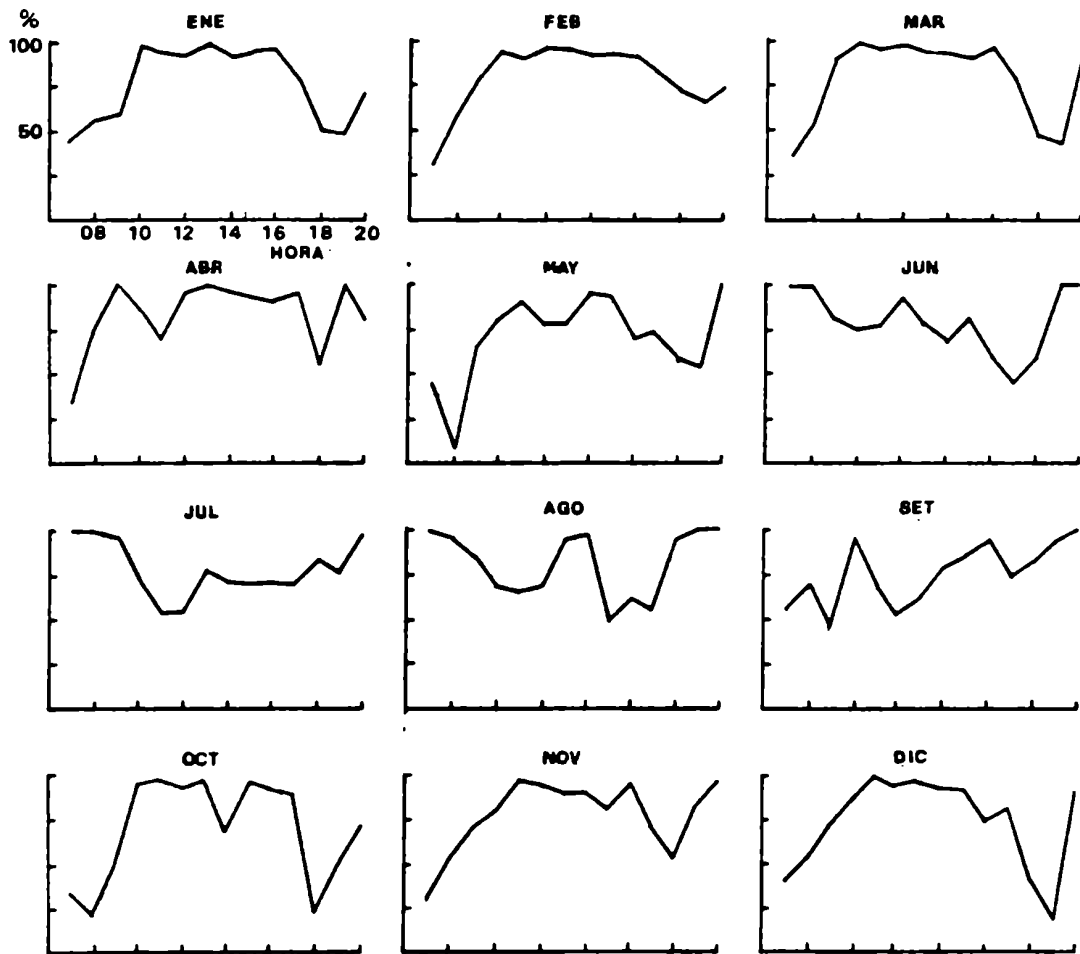


Figura 9. Porcentaje de tiempo dedicado a descanso y actividad (locomoción + alimentación) durante cada hora del día en cada mes del año. La superficie bajo la curva indica el tiempo dedicado a descanso y la superficie superior a actividad.

	Descanso	Alimentación	Locomoción	Total
Verano	63.03	13.64	5.48	82.15
Otoño	63.32	14.04	3.65	81.01
Invierno	63.06	15.30	2.58	80.94
Primavera	64.08	12.30	3.53	79.91
Anual	63.32	13.99	3.85	81.16

Tabla 8. Gasto calórico medio (Kcal . Kg⁻¹ . dfa⁻¹) de cada actividad en cada estación del año y gasto calórico medio anual.

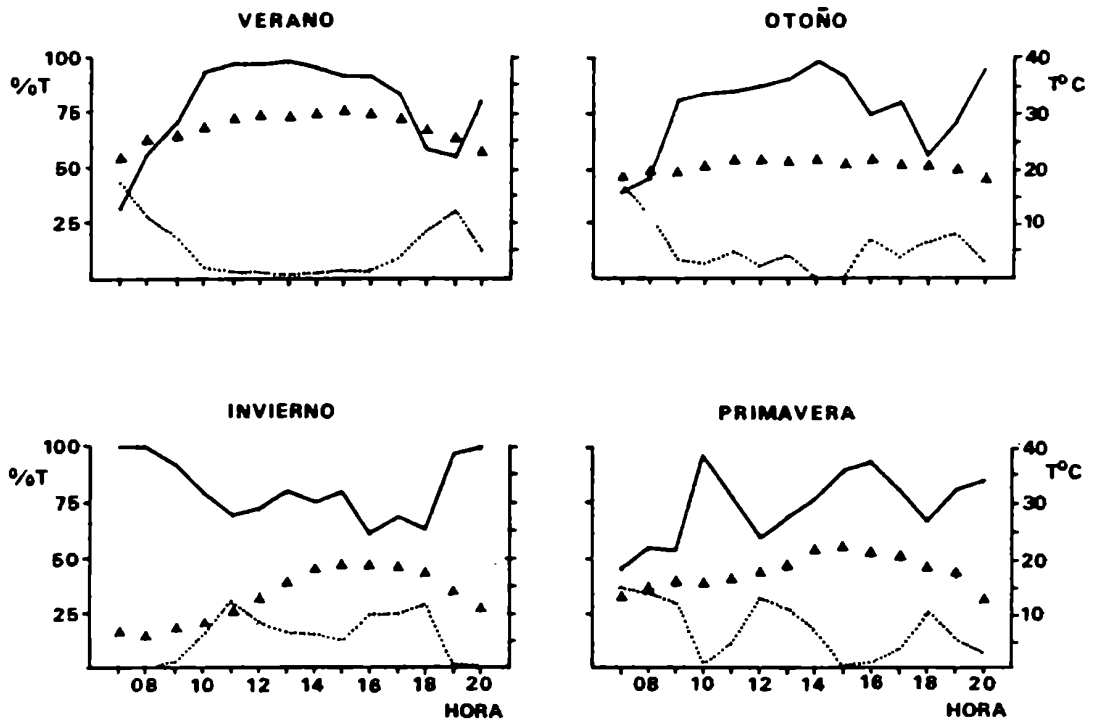


Figura 10. Porcentaje de tiempo dedicado cada actividad durante cada hora del día en cada estación del año y temperatura media horaria. Referencias: — desayuno; - - - alimentación; ▲ temperatura.

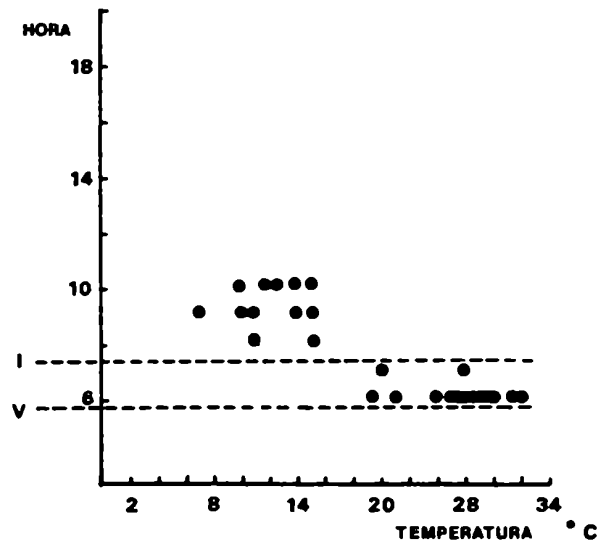


Figura 11. Hora de comienzo de la actividad en función de la temperatura media diaria. Las líneas discontinuas indican la hora de salida del sol, en verano (V) e invierno (I). Los datos corresponden a los obtenidos en 32 días con 12 o más horas de observación.

Especie	Desc.	Alim.	Locom.	Hojas % tpo	Autor
<i>A. palliata</i>					Milton, 1980
Panamá	65.54	16.24	10.23	48	(14 meses)
<i>A. villosa</i>					Schlichte, 1978
Guatemala	66.00	22.00	12.00		(4 meses)
<i>A. seniculus</i>					Gaulin y Gaulin, 1982
Colombia	78.50	12.70	5.60	60	(10 meses)
<i>A. caraya</i>					Milton, 1980
Argentina	74.90	11.23	7.91		(3 semanas)
<i>A. caraya</i>					Este trabajo
Argentina	77.40	15.18	2.44	76	(15 meses)

Tabla 9. Comparación de la distribución del tiempo en actividades entre diferentes especies de monos aulladores. Entre paréntesis se indica el número de meses de estudio en cada caso.

COMPORTAMIENTO ALIMENTARIO DEL MONO AULLADOR NEGRO

De acuerdo con las predicciones de Westoby (1974) y Freeland y Janzen (1974), los monos aulladores negros deberían seleccionar aquellos alimentos que les provean un adecuado balance de nutrientes, evitando al mismo tiempo la ingestión de compuestos secundarios que afecten la digestibilidad o actúen como tóxicos. Coelho et al. (1976, 1977) sugirieron que la disponibilidad de energía y nutrientes contenida en las estructuras vegetales, es suficiente para mantener una población de monos aulladores superior a la observada. Sin embargo un factor limitante en los monos aulladores está dado por el monto de alimento que pueden comer diariamente. Las estructuras vegetales requieren un largo proceso fermentativo para la digestión y asimilación de los compuestos que integran la pared celular. Nagy y Milton (1979) estimaron el tiempo medio de pasaje del alimento por el tracto digestivo de A. palliata en 20 horas. En consecuencia la hipótesis de que la disponibilidad de recursos alimentarios no es limitante del tamaño de las poblaciones de monos aulladores, es de dudosa validez si se considera que el objetivo es maximizar la ganancia de energía, optimizar el balance de nutrientes y minimizar la ingestión de compuestos secundarios. Una estrategia de selección de alimento se traduce en un incremento del costo de búsqueda, frente a un animal generalista que dispone de una mayor cantidad de alimento por unidad de superficie. Si los monos aulladores no maximizan la obtención de energía, un incremento en el costo de obtención de alimento debería traducirse en adaptaciones del comportamiento, destinadas a minimizar los costos de obtención del alimento (Milton, 1980). Los alimentos potenciales en el habitat de A. caraya fueron definidos como distribuidos en forma de parches en el espacio y el tiempo, en consecuencia los monos aulladores negros deberían

cambiar su dieta en el tiempo, adaptándola a la utilización de los recursos alimentarios más beneficiosos disponibles en cada estación. Así la dieta de A. caraya debería reflejar un compromiso entre maximizar la ingestión de alimentos de alta calidad y minimizar el costo de obtención.

METODOS

La información sobre el comportamiento alimentario de A. caraya fue obtenida por aplicación del método de observación animal - foco, como se describió en los procedimientos de obtención de datos. El tiempo de alimentación es un indicador de las preferencias de un animal por determinados tipos de alimento. Por otra parte el tiempo es una unidad utilizada por la mayoría de los investigadores para estudiar el comportamiento alimentario de los primates, entonces los datos obtenidos pueden ser utilizados con propósitos comparativos. El tiempo es también utilizado como una variable en los modelos de forrajeo óptimo (Krebs, 1984). Por otra parte, conociendo el tiempo de alimentación es posible estimar el peso de alimento consumido por unidad de tiempo (Hladik, 1978; Gaulin y Gaulin, 1982).

Durante cada día de observación se registró el tiempo que los monos aulladores emplearon en alimentarse, la especie y la estructura usada como alimento en cada comportamiento alimentario. Cuando no pudo ser reconocida la especie comida se colectaron muestras que fueron comparadas con el material de herbario para su identificación. Debido a la baja diversidad de especies vegetales en la zona de estudio, la mayor parte fue identificada en el momento en que se produjo el comportamiento de alimentación. Cuando por falta de visibilidad no pudo ser reconocida la especie ni la estructura comida, solo se registró el tiempo de alimentación

a los fines del cálculo del presupuesto de tiempo de cada actividad.

Las estructuras vegetales fueron clasificadas en estacionales (hojas nuevas, flores y frutos) y perennes (hojas maduras y pecíolos). La distinción entre hoja nueva de hoja madura está influenciada por cierta subjetividad (Milton, 1980), particularmente en los estadios de transición. El criterio utilizado para distinguirlas fue el aspecto general de la hoja, tamaño, color y brillo. Otro problema se presentó en la diferenciación de las inflorescencias e infrutescencias de F. monckii, indistinguibles por su aspecto a simple vista, en este caso se consideraron globalmente como frutos.

Los datos fueron analizados por meses y estaciones del año, en las comparaciones se aplicaron pruebas de ANOVA y el grado de relación entre variables se analizó mediante coeficientes de correlación producto - momento (Sokal y Rohlf, 1979). Los resultados fueron considerados significativos a niveles del 5 % o menores.

Para estimar la selectividad de especies vegetales como alimento, se calculó un índice de selectividad, adaptado del utilizado por Harrisson (1984), de la siguiente manera:

$$IS = \frac{\% \text{ de tiempo mensual comiendo la especie } i}{IVI \cdot ID_t}$$

Donde:

IVI: Índice de valor de importancia de la especie *i*

ID_t: Índice de disponibilidad de alimento de la especie *i*. Calculado como la suma de los índices de disponibilidad de hojas nuevas, hojas maduras y frutos.

Durante la observación de los comportamientos alimentarios, cuando

fue posible, se estimó el número de estructuras alimentarias específicas comidas por unidad de tiempo. El procedimiento consistió en contar el número de estructuras comidas en cada bocado y dividirlo por el tiempo registrado. Con los datos obtenidos se calculó el número medio de unidades comidas por unidad de tiempo. Por otro lado se colectaron muestras de alimento que fueron secadas en estufa eléctrica a 80 °C hasta peso constante. Un número conocido de unidades de cada estructura fue pesado y se calculó el peso medio de cada unidad. Con estos datos se estimó el peso medio comido diariamente de cada estructura específica, mediante la fórmula:

$$P_{ij} = PE_{ij} \cdot NE_{ij} \cdot T_{ij}$$

Donde:

- P_{ij} : Peso diario comido de la i-ésima estructura de la j-ésima especie.
 PE_{ij} : Peso unitario de la i-ésima estructura de la j-ésima especie.
 NE_{ij} : Número medio comido de la i-ésima estructura de la j-ésima especie por unidad de tiempo.
 T_{ij} : Tiempo medio diario dedicado por individuo a alimentarse con la i-ésima estructura de la j-ésima especie.

Una parte de las muestras de vegetación fueron pesadas y luego secadas hasta peso constante, estimándose el contenido de humedad. Las muestras secadas fueron molidas y tamizadas por malla de 1 mm., submuestras fueron empleadas para el análisis de nutrientes. Se determinó el contenido de proteínas por el método microkjeldahl (Muller, 1961), hidratos de carbono no estructurales por tratamiento con alfa-amilasa (Smith, 1966) y grasas por reflujo con benceno en aparato soxhlet (Planas, com. pers.).

RESULTADOS

Especies usadas como fuente de recursos alimentarios

Durante el período de observaciones se obtuvieron 82 horas de comportamientos alimentarios. Los monos aulladores negros utilizaron 18 especies como fuente de alimento y 24 estructuras específicas, 18 especies suministraron hojas, 4 frutos, 2 yemas y 1 flores. La curva de adquisición de especies (fig. 12), sugiere que es poco probable la incorporación de nuevas especies en la dieta con un mayor tiempo de observación. Aunque los monos aulladores explotaron un número relativamente alto de especies, el 52 % de las especies relevadas, concentraron el tiempo de alimentación sobre un pequeño número. Alrededor del 80 % del tiempo de alimentación fue registrado sobre 6 especies, es decir el 17 % de las especies relevadas. F. monckii fue la especie más utilizada. Esta especie ocupó el primer lugar porque suministró el mayor número de estructuras alimentarias (hojas nuevas, hojas maduras, pecfolos y frutos). El análisis del orden de importancia de las estructuras específicas (tabla 10), mostró que los frutos de F. monokii fueron los más utilizados, en tanto que las restantes estructuras ocuparon el 2° (pecfolos), 5° (hojas nuevas) y 24° (hojas maduras) lugar en orden de importancia. Las cinco estructuras más importantes en la dieta constituyeron el 99.6 % del tiempo de alimentación. Cuando se analizó el tiempo de utilización de cada estructura, sin considerar la especie, las hojas y pecfolos constituyeron el 78.2 % del tiempo de alimentación.

Variaciones mensuales en el uso de especies alimentarias

El análisis mensual del tiempo que los monos aulladores dedicaron a

a alimentarse con las 5 especies más importantes de la dieta mostró altos coeficientes de variación (tabla 11). F. monckii, una especie perennifolia que fue la principal fuente de alimento en la dieta anual, presentó el menor coeficiente de variación, indicando que su uso fue el menos variable durante el ciclo anual. M. azedarach y G. amorphoides, especies caducifolias, mostraron los coeficientes de variación más altos, siendo las más variables en el tiempo de uso como alimento durante el ciclo anual. La variación entre meses en la dieta de los monos aulladores puede ser vista analizando el tiempo dedicado durante cada mes a cada especie (fig. 13). Durante cada mes los monos aulladores concentraron su actividad de alimentación sobre 2 o 3 especies. Las especies más usadas fueron las mismas en la mayor parte de los meses, sin embargo el tiempo mensual dedicado a cada especie sugiere la existencia de estacionalidad en la dieta. F. monckii fue la especie más utilizada entre octubre y mayo, mientras que entre junio y setiembre F. glabrescens fue la principal fuente de alimento en orden de importancia. Al mismo tiempo entre junio y setiembre, especies poco utilizadas o ignoradas en otros meses, incrementaron su contribución en el tiempo de alimentación. La existencia de estacionalidad en la dieta se vio reforzada por la similitud de la composición de la dieta en los mismos meses durante dos años sucesivos (fig. 13). En mayo 1981 y mayo 1982, los monos aulladores negros utilizaron tres especies como las más importantes en el tiempo de alimentación con pequeñas diferencias. En julio 1981 y julio 1982 se observó una declinación en el tiempo de alimentación sobre F. monckii. Durante julio 1981 la especie más utilizada fue F. glabrescens, mientras que en julio 1982 la declinación en el uso de F. monckii fue reemplazada por un incremento en el uso de otras especies. Entre noviembre 1981 y noviem-

bre 1982 los monos aulladores utilizaron 4 de las 5 especies principales con una intensidad similar. Si se toma como referente el tiempo de utilización de F. monckii, los resultados sugieren una estacionalidad de la dieta, asociada a la variabilidad estacional de la disponibilidad de recursos alimentarios específicos.

Superposición a través de los meses de la dieta

La superposición entre meses de la dieta provee una medida del grado de estacionalidad. El cálculo de superposición de la dieta se hizo sumando las intersecciones de los porcentajes de utilización de las mismas especies entre dos meses, p. ej.: si en el mes de enero los aulladores dedicaron el 30 % del tiempo a alimentarse con la especie A, 20 % con B y 50 % con C y durante febrero lo hicieron: 20 % con A, 10 % con B y 70 % con C, la superposición entre enero y febrero de la dieta fue del 80 % (Rudran, 1978; Harrisson, 1984).

Los resultados de superposición de la dieta por especies se muestra en la tabla 12. La superposición media mensual fue del 56.15 % (± 18.78). La superposición entre meses vecinos fue la más alta, con un valor medio de 65.87 % (± 17.77) y entre meses no vecinos 56.15 % (± 18.74). El mayor valor de superposición correspondió al par de combinación noviembre - diciembre y el menor valor al par setiembre - octubre. La mayor superposición entre meses vecinos que entre meses no vecinos es un indicador de la existencia de estacionalidad en el uso de los alimentos por el mono aullador negro. Entre meses vecinos los menores valores de superposición correspondieron a los pares de combinación mayo - junio y setiembre - octubre, estos meses representan el comienzo del invierno y la primavera respectivamente. Durante el invierno parte de los árboles perdieron las

hojas y la disponibilidad de alimento se redujo principalmente a estructuras perennes. Por otra parte en la primavera se observó el patrón opuesto, al incrementarse la disponibilidad de recursos alimentarios estacionales. Los mayores valores de superposición entre meses vecinos se hallaron durante el verano, estación en la que la disponibilidad de frutos fue máxima. Por otra parte los menores valores de superposición entre meses no vecinos se hallaron entre el otoño y la primavera, correspondiendo a períodos con disponibilidad de frutos y hojas nuevas respectivamente. Por otro lado durante el verano se observaron altos valores de superposición en todos los pares de combinación coincidiendo con el período con mayor disponibilidad de frutos. Los resultados obtenidos sugieren que los monos aulladores negros adaptaron su dieta a los cambios estacionales, seleccionando especies alimentarias de acuerdo con la disponibilidad. El análisis de superposición de estructuras vegetales en la dieta, (tabla 13), refuerza esta suposición. La superposición entre meses adyacentes nuevamente fue más alta ($72.0 \pm 14.62 \%$) que entre meses no vecinos ($59.34 \pm 14.93 \%$). El menor valor de superposición entre meses vecinos correspondió al par setiembre - octubre (39.1%), es decir cuando comenzó a incrementarse la disponibilidad de frutos. En consecuencia los monos aulladores negros cambiaron el tiempo de alimentación sobre cada estructura y especie con los cambios en la disponibilidad de estructuras específicas.

Selectividad de las especies alimentarias

Para conocer si los monos aulladores explotaban los recursos alimentarios en relación con su disponibilidad o si seleccionaban las especies alimentarias independientemente de su disponibilidad, fue calculado un

índice de selectividad (IS). Especies que formaron parte de la dieta y que los monos aulladores dedicaron una alta proporción de tiempo, pero que mostraron una baja disponibilidad tendrán un valor de IS alto, mientras que especies con alta disponibilidad o que fueron utilizadas raramente, mostrarán un IS bajo. Los valores de índice de selectividad variaron entre 6.01 y 0.001 (tabla 14). Especies raras como T. ipe fueron utilizadas como alimento relativamente importante en el invierno, otras especies con alta abundancia de alimento potencial fueron ignoradas o poco utilizadas a lo largo del ciclo anual. Como el índice de selectividad fue el resultado de dividir la proporción de tiempo comiendo cada especie por un índice de abundancia, es factible suponer que los monos aulladores pudieron haber seleccionado como alimento especies con una alta abundancia. Para analizar esta situación se correlacionó el índice de selección en función de la abundancia de alimento para cada especie ($IVI \cdot ID_t$) en cada estación del año. En ninguna de las cuatro estaciones se obtuvo una correlación significativa (verano, $r = -0.46$; otoño, $r = -0.34$; invierno, $r = -0.55$; primavera, $r = -0.39$; $p > 0.05$; $N = 10$). Los resultados obtenidos sugieren que el aumento de la abundancia de alimentos potenciales en algunas especies, no fue seguido por un aumento de la utilización por los monos aulladores. Cuando se analizó la correlación entre la abundancia de alimento y el tiempo de alimentación no se obtuvieron resultados significativos (verano, $r = 0.16$; otoño, $r = 0.38$; invierno, $r = 0.05$; primavera, $r = -0.07$; $p > 0.05$; $N = 10$), como era esperado de acuerdo con la ausencia de correlación entre el IS y la abundancia de alimento. En la figura 13 puede verse que los monos aulladores dedicaron la mayor parte del tiempo, entre setiembre y mayo a comer F. monckii y F. glabrescens, siendo el período comprendido entre es-

tos meses el de mayor disponibilidad de recursos alimentarios, los monos aulladores ignoraron o utilizaron con poca intensidad especies vegetales con mayor abundancia de alimentos potenciales, tales como G. amorphoides, Celtis spp. y M. azedarach entre otras. En resumen, los monos aulladores utilizaron algunas especies relativamente abundantes como fuente de alimento como F. monckii, pero ignoraron otras con valores superiores de abundancia e índice de valor de importancia, mientras que especies raras fueron utilizadas durante algunas estaciones del año con una relativamente alta intensidad. En consecuencia otros factores además de la disponibilidad estarían afectando la selección del alimento.

Patrones estacionales de uso de las estructuras vegetales específicas como fuente de alimento.

El análisis de las preferencias de los monos aulladores por estructuras específicas (fig. 14), mostró que F. monckii fue la única especie que suministró frutos a lo largo de todo el ciclo anual, aún durante el invierno cuando la disponibilidad fue mínima. Por otra parte F. monckii también proveyó a lo largo de todo el año hojas nuevas y pecíolos como alimento. Los pecíolos de F. monckii, fueron una importante fuente de alimento, particularmente durante el otoño y el invierno, período en que la disponibilidad de recursos estacionales fue baja. F. glabrescens la segunda especie en importancia en la dieta anual, resultó una importante fuente de alimento durante la mayor parte del año, excepto en el otoño cuando fue reemplazada por hojas de M. azedarach, estación en la que F. glabrescens mostró la menor disponibilidad de hojas nuevas. Las restantes especies consideradas fueron utilizadas con baja intensidad durante el ciclo anual. Sin embargo el análisis de la dieta por estaciones mos-

tró un incremento de la contribución del tiempo de alimentación durante el invierno de las especies poco utilizadas durante el resto del año y una disminución en el tiempo de utilización de las estructuras de F. enor-mis. Por otra parte el tiempo dedicado a cada estructura específica en las estaciones del año sugiere que los monos aulladores negros prefirieron las estructuras estacionales, así durante el invierno utilizaron como alimento las hojas nuevas de F. glabrescens, la única especie con una relativamente alta disponibilidad de hojas nuevas en esta estación. En consecuencia los monos aulladores negros seleccionarían las especies alimentarias por la calidad de sus recursos además de la disponibilidad.

Los recursos estacionales y perennes como fuente de alimento.

Los resultados obtenidos mostraron que a lo largo del ciclo anual los monos aulladores dedicaron el 59.6 % del tiempo a comer recursos estacionales (tabla 15). Los recursos perennes son más abundantes que los estacionales y están disponibles durante todo el año (fig. 7). La ausencia de relación entre la disponibilidad de estructuras estacionales y perennes y el tiempo que los aulladores dedicaron a comer cada uno de ellos, sugiere una preferencia por los recursos estacionales. Esta preferencia se manifestó por la alta correlación significativa, obtenida entre el tiempo medio mensual comiendo recursos estacionales y su índice de disponibilidad ($r = 0.72$; $p < 0.01$; $N = 12$). En consecuencia, los datos indican que a medida que se incrementa la disponibilidad de estructuras vegetales estacionales, los monos aulladores tienden a comerlas en mayor proporción.

Los meses en que los aulladores dedicaron más tiempo a alimentarse con estructuras perennes correspondieron al otoño y el invierno. Los da-

tos sobre fenología indican que éstas fueron las estaciones con menor producción de recursos alimentarios estacionales. Así los aulladores comieron hojas con mayor intensidad cuando faltaron los frutos, sugiriendo que el incremento del tiempo comiendo hojas se produjo con el decremento en la disponibilidad de frutos. El porcentaje de tiempo comiendo frutos y el índice de disponibilidad de frutos mostró una correlación positiva significativa ($r = 0.71$; $p < 0.01$; $N = 12$), paralelamente el porcentaje de tiempo comiendo hojas y frutos mostró una correlación negativa significativa ($r = 0.70$; $p < 0.01$; $N = 12$). Como era esperado, dada la importancia de los frutos de F. monckii en la dieta, también se halló una correlación significativa entre el porcentaje mensual de tiempo comiendo sus frutos y el índice de disponibilidad mensual ($r = 0.73$; $p < 0.01$; $N = 12$). Estas relaciones sugieren que los monos aulladores comieron estructuras perennes con alta intensidad cuando la disponibilidad de estructuras estacionales fue baja.

Composición de la dieta por estructuras alimentarias.

Durante el ciclo anual los monos aulladores dedicaron el 74.2 % del tiempo de alimentación a comer estructuras foliares, 23.6 % frutos y el 2.21 % flores y yemas (tabla 10). Los monos aulladores incorporaron además invertebrados en su dieta con los frutos de F. monckii, donde un himenóptero (gen. Blastophaga) deposita los huevos y se desarrollan las larvas.

Los monos aulladores utilizaron una amplia variedad de tipos de hojas, de diferente tamaño y textura, entre ellas hojas pubescentes (Celtis spp) y hojas con látex (F. monckii y F. glabrescens). Las hojas fueron comidas en su totalidad (pecíolo y lámina) con excepción de las hojas nuevas

y maduras de P. dioica y las hojas maduras de F. monckii donde solo fueron comidos los pecíolos, descartando la lámina. Los frutos formaron también una parte básica de la dieta anual. La principal fuente de frutos fue F. monckii. Los monos aulladores explotaron además frutos de otras especies (Celtis spp. y E. contortisiliquum), pero su importancia en la dieta fue poco relevante.

Composición de la dieta diaria

Los monos aulladores negros combinaron en la dieta diaria hojas y frutos cuando estos estuvieron disponibles (fig. 15). Cuando la disponibilidad de frutos fue alta, el tiempo dedicado por día a comerlos se incrementó. Los monos aulladores utilizaron por día un promedio de 4.71 especies vegetales como fuente de hojas, 0.85 de frutos y 0.57 de pecíolos (tabla 16). El número de especies usadas como fuente de alimento en cada estación no mostró diferencias significativas (ANOVA: hojas, $F = 1.79$; pecíolos, $F = 2.60$; frutos, $F = 2.72$; $p < 0.05$; $N = 37$). Este resultado sugiere que durante los períodos del año con escasez de frutos los aulladores no incrementaron el número de especies alimentarias, ni las redujeron cuando los frutos presentaron alta disponibilidad. Por otra parte el número de especies comidas por día no estuvo influenciado por el tiempo dedicado a comer estructuras foliares ($r = 0.11$; $p > 0.05$; $N = 37$), ni por el tiempo comiendo frutos ($r = -0.16$; $p > 0.05$; $N = 37$). Estos resultados sugieren que los monos aulladores explotaron diariamente un número constante de especies independientemente de la disponibilidad de hojas y frutos a lo largo del año. En consecuencia los aulladores utilizarían a lo largo del año un número limitado de especies, seleccionando las estructuras específicas de mejor calidad.

Diversidad de la dieta.

Las 18 especies incluidas en la dieta anual no fueron utilizadas con la misma intensidad a lo largo del año. Para analizar las diferencias en la intensidad de explotación de diferentes especies, se calculó un índice de diversidad de la dieta en función del porcentaje de tiempo dedicado a cada especie durante cada mes (fig. 16), usando la ecuación de Shannon - Wiener (Pielou, 1966). El mismo análisis se empleó para el cálculo del porcentaje de tiempo mensual comiendo cada estructura. Ambos índices variaron conjuntamente con excepción del período julio - agosto, donde se incrementó el índice de diversidad de especies usadas como alimento y decreció el índice de diversidad de estructuras. El índice de diversidad de especies alcanzó los valores más altos durante los meses de verano e invierno y fue mínimo en otoño y primavera. La diversidad de la dieta como lo sugieren los resultados obtenidos (fig. 16), no mostró una correlación significativa con respecto al índice de disponibilidad de estructuras estacionales (hojas nuevas y frutos) ($r = -0.22$; $p > 0.05$; $N = 12$), debido al incremento de la diversidad de especies observado en verano e invierno, cuando la disponibilidad de estructuras estacionales fue máxima y mínima respectivamente. En consecuencia la diversidad de especies en la dieta pudo ser influenciada por el número de especies comidas mensualmente. La correlación obtenida fue significativa ($r = 0.80$; $p < 0.01$; $N = 12$). Es decir que en los meses en que un mayor número de especies fueron utilizadas como alimento, la dieta fue más diversa. El índice de diversidad calculado mide la distribución del tiempo dedicado a cada especie y el número de especies comido mensualmente. Un alto valor de diversidad se obtendrá cuando el tiempo de alimentación se distribuya uniformemente en un gran número de especies y un bajo va-

lor de diversidad será el resultado de dos posibilidades, dedicar mucho tiempo de alimentación a pocas especies o utilizar un bajo número de especies o la sumatoria de ambas. En la figura 16 se observa que los monos aulladores comieron de un mayor número de especies en verano e invierno que en otoño y primavera, confirmando que el número de especies usadas como fuente de alimento fue el principal factor que contribuyó a la variación mensual del índice de diversidad de la dieta por especies.

Los monos aulladores explotaron intensamente los recursos estacionales cuando estuvieron disponibles, cuando su disponibilidad decreció también decreció el tiempo de utilización. Así la relación entre el índice de disponibilidad de estructuras estacionales y el tiempo medio mensual de utilización mostró una correlación significativa ($r = 0.72$; $p < 0.05$; $N = 12$). Por otra parte el índice de diversidad mensual de tiempo comiendo todas las estructuras y el índice de disponibilidad de estructuras estacionales, mostró una correlación negativa no significativa ($r = -0.39$; $p > 0.05$; $N = 12$), la correlación no significativa sugiere que el tiempo mensual de utilización de recursos alimentarios estacionales no se redujo proporcionalmente con la disponibilidad. En consecuencia los monos aulladores utilizarían los recursos estacionales aún durante los períodos de baja disponibilidad, buscando comer alimentos de alta calidad.

Factores que influenciaron la elección del alimento.

Los resultados presentados indican que los monos aulladores negros no seleccionaron el alimento solo por su abundancia, en consecuencia otros factores deberían estar influenciando la elección del alimento:

1. Aptitud de las especies y estructuras vegetales para ser comidas

Las características físicas de las diferentes estructuras vegetales

y la posición estratigráfica pueden ser factores que afectan la disponibilidad real de alimento. Así los frutos de E. contortisiliquum y G. amorphoides fueron abundantes durante el otoño e invierno, sin embargo no fueron utilizados como alimento habitual por los monos aulladores. A diferencia de los frutos de F. enormis que son carnosos y poseen semillas de pequeño tamaño, los frutos de esas especies presentaron un pericarpio coriáceo, probablemente de difícil digestión. En las ocasiones en que se observó alimentación con frutos de E. contortisiliquum, exclusivamente durante el invierno, fueron hallados en la materia fecal sin signos de haber sido atacados por los procesos digestivos. En consecuencia estos frutos podrían haber suministrado un pequeño monto de carbohidratos solubles durante períodos del año en que los frutos carnosos estuvieron casi ausentes. Otras especies además de F. monckii produjeron frutos carnosos, tales como E. uniflora y M. pungens, sin embargo a diferencia de los frutos de F. monckii que estuvieron presentes durante todo el año, estos frutos fueron efímeros, producidos entre abril y mayo exclusivamente. Por otra parte la disponibilidad de estos frutos disminuyó rápidamente debido a la intensa predación por los pájaros. En consecuencia es probable que la baja diversidad específica de frutos comidos por los monos aulladores negros sea el resultado de una competencia con las aves. Por otra parte las hojas de M. pungens, una especie perennifolia que mantiene una abundante disponibilidad de estructuras foliares a lo largo del año, no fueron utilizadas por los monos aulladores debido probablemente a la presencia de una espina terminal, que actuaría como defensa contra la predación por los animales folívoros.

Por otra parte una alta proporción de las especies que no fueron comidas pertenecían a los estratos inferiores del bosque (tabla 4; fig. 5).

Las especies de los estratos inferiores eran de pequeño tamaño, ofreciendo una menor resistencia al peso de los monos y una menor disponibilidad de alimento por ejemplar, en consecuencia puede resultar energéticamente negativo para A. caraya explotar estas especies de pequeño porte (Milton, 1980). Sin embargo la ausencia de utilización de numerosas especies como alimento no puede ser explicada por las características antes mencionadas. Otro factor que puede ser de importancia en la selección del alimento es el contenido de nutrientes y la presencia de compuestos secundarios tóxicos o que afectan la digestibilidad de los nutrientes. Los resultados obtenidos sugieren que A. caraya prefiere los recursos alimentarios estacionales sobre los perennes. Para conocer que factor nutricional puede haber afectado la selección de alimento, se hicieron análisis del contenido de proteínas, hidratos de carbono no estructurales y grasas en algunas especies vegetales del lab 1:

1. Análisis de proteínas

Fueron analizadas 24 estructuras vegetales específicas (tabla 17), a 14 de ellas los monos aulladores dedicaron más del 4 % del tiempo de alimentación en alguna estación del año. El contenido medio de proteínas de las hojas nuevas usadas como alimento fue de 16.2 % (\pm 4.65) mientras que el de las hojas nuevas ignoradas o comidas raramente mostraron un contenido medio de 12.98 % (\pm 3.47). El análisis de los pecíolos comidos mostró un contenido en proteínas de 13.65 % (\pm 2.29), mientras que los pecíolos tuvieron un contenido de 7.21 %. Con respecto a las hojas maduras comidas el contenido de proteínas fue de 12.51 % (\pm 5.10) y las no comidas 7.7 % (\pm 1.39). Los resultados sugieren que los monos aulladores seleccionaron las estructuras foliares específicas con alto contenido relativo de proteínas. Por otro lado los frutos analizados mostraron un

contenido relativamente bajo de proteínas (9.51 %). En resumen los monos aulladores al seleccionar hojas nuevas y pecíolos estarían maximizando la ingestión de proteínas. Esta hipótesis se ve reforzada por el hecho de que durante el invierno cuando la disponibilidad de hojas nuevas fue mínima, los aulladores al seleccionar las hojas maduras con alto contenido de proteínas y pecíolos que contienen un monto de proteínas cercano al de las hojas nuevas, mantuvieron una alta concentración de proteínas en la dieta.

2. Análisis de carbohidratos no estructurales.

Fueron analizadas 18 estructuras específicas (tabla 18). Las hojas y los pecíolos mostraron bajos contenidos de azúcares solubles y no se observaron diferencias importantes en diferentes estadios de madurez (hoja nueva, $5.27\% \pm 1.55$; hoja madura, $4.62\% \pm 1.42$; pecíolos, 5.45 ± 0.04), las hojas nuevas comidas y no comidas tampoco mostraron diferencias ($5.78\% \pm 1.97$ y $4.64\% \pm 0.50$ respectivamente), en las hojas maduras se observó una mayor diferencia entre las que fueron comidas y no comidas ($5.16\% \pm 1.62$ y $3.82\% \pm 0.79$). Por otra parte los pecíolos mostraron un contenido similar al de las hojas nuevas ($5.45\% \pm 0.04$). La mayor concentración de azúcares solubles fue hallada en los frutos ($16.58\% \pm 1.11$). Los resultados sugieren que las hojas no fueron comidas por su contenido en azúcares no estructurales. En cambio los frutos proveyeron un alto contenido de energía de rápida utilización.

Durante los períodos con disponibilidad de frutos los monos aulladores disponían de una fuente de energía rápidamente utilizable. En cambio en el invierno los monos aulladores debieron obtener energía de otros alimentos u otros nutrientes. Sin embargo el análisis del contenido de grasa, otra fuente de energía rápidamente utilizable, mostró concentra-

ciones menores al 1 % en los frutos y trazas en las hojas, en consecuencia los monos aulladores debieron utilizar la pared celular de las hojas como fuente de energía suplementaria.

3. Estimación del peso medio comido diariamente.

Con fines comparativos fueron analizadas las dietas de verano e invierno, a partir del tiempo de alimentación sobre cada estructura alimentaria específica, en días con 12 o más horas de observación. Como el número medio de estructuras alimentarias específicas comidas por unidad de tiempo no fue obtenido para todos los alimentos, se estimó una dieta media diaria a partir de las estructuras alimentarias cuyo tiempo medio de alimentación por unidad pudo ser estimado (tabla 19). En verano esas estructuras representaron el 92.64 % del tiempo medio diario de alimentación y en el invierno el 81.81 %. En cada estación entonces se multiplicó el tiempo de alimentación en cada estructura específica con unidades comidas por unidad de tiempo conocidas, por un factor de corrección para transformar la dieta solo considerando las estructuras con unidades comidas por unidad de tiempo conocidas. Aunque este procedimiento puede introducir algún error, los resultados pueden ser considerados como una adecuada estimación, dada la escasa importancia en tiempo de alimentación de las estructuras específicas no consideradas. Por otra parte los resultados son más realistas que la estimación del peso comido a partir del porcentaje de tiempo dedicado a cada estructura, que no tiene en cuenta que cada estructura específica presenta una dificultad diferente de adquisición. En consecuencia el hecho de que un animal haya dedicado una mayor proporción de tiempo a comer una estructura específica que a otras, no significa que haya comido un peso mayor.

Los resultados obtenidos mostraron que los monos aulladores negros

comieron en verano un peso medio diario estimado en 1213.6 grs. en peso fresco y 370.53 grs. en peso seco. Durante el invierno el consumo estimado fue de 1110 grs. en peso fresco y 480 grs. en peso seco (tabla 20). El mayor consumo en peso seco durante el invierno estuvo determinado por el menor contenido de humedad de la dieta. Los valores de peso consumido pudieron estar afectados por errores en la estimación del número de unidades de cada estructura alimentaria específica comida por unidad de tiempo, dado que en numerosas ocasiones el número de hojas o frutos por bocado debió ser estimado al ser escasa la visibilidad. Por otro lado el tiempo de alimentación puede estar sobreestimado y por lo tanto el peso de alimento comido, debido a que están incluidos en el tiempo de alimentación los desplazamientos cortos entre bocados. Sin embargo los valores de peso fresco comido diariamente, fueron muy similares a los obtenidos por Gaulin y Gaulin (1982) para A. seniculus mediante un método de estimación equivalente al aplicado en este estudio y a los medidos por Nagy y Milton (1979) en A. palliata en cautiverio.

La contribución en peso en la dieta, de proteínas y azúcares solubles de cada estructura alimentaria son mostradas en la tabla 21. Los monos aulladores consumieron en verano e invierno 35.13 grs. y 24.7 grs en peso seco de azúcares y 47.32 grs. y 60.03 grs. en peso seco de proteínas respectivamente. Durante el verano el principal aporte de proteínas lo constituyeron las hojas nuevas, durante el invierno la fuente de proteínas fueron las hojas nuevas y maduras. Con respecto al consumo de azúcares, el principal aporte lo dieron los frutos, mientras que en el invierno la hojas fueron la fuente principal.

El consumo en peso de proteínas fue más alto en invierno, mientras que el peso de azúcares consumido diariamente fue mayor en la dieta de

Verano. Una privación de energía puede ser más importante que la disminución en el consumo de proteínas. Durante el verano los monos aulladores pueden elegir entre maximizar la ingestión de proteínas o azúcares variando cada día la proporción en la dieta de cada estructura, por otro lado durante el invierno hay una baja disponibilidad de estructuras ricas en azúcares, en consecuencia los monos aulladores deberían obtener energía de los azúcares estructurales que forman la pared celular de los vegetales. La digestibilidad de la pared celular es baja y requiere de largos procesos de fermentación. Si el peso comido diariamente de azúcares no estructurales, es transformado en energía (4.2 Kcal/gr.) y se considera que un animal adulto con un peso medio de 6 Kg., requiere 311 Kcal . día⁻¹ (81.17 Kcal . Kg⁻¹ . día⁻¹), la dieta de verano provee el 47.4 % de los requerimientos de energía y la de invierno el 33 %. Los monos aulladores en consecuencia, frente a un stress energético en el invierno deberían seleccionar hojas con alta digestibilidad y o utilizar como fuente de energía el excedente de proteínas en la dieta.

DISCUSION

Los resultados obtenidos sugieren que el contenido de proteínas es uno de los factores que determinan la selección del alimento, pero no el único. Milton (1979) estimó que A. palliata tenía un requerimiento mínimo de proteínas en la dieta de entre el 9 y 11 % del peso seco consumido. El contenido de proteínas de las hojas maduras no comidas por los monos aulladores negros mostraron un contenido medio inferior (7.7 %). En tanto que las estructuras foliares usadas como alimento mostraron concentraciones superiores a los requerimientos mínimos. En condiciones de

laboratorio Milton et al. (1980) informaron que la digestibilidad de proteínas en A. palliata, fue del 89 % en una dieta compuesta por 87 % de hojas y 13 % de frutos. Si se supone la misma eficiencia digestiva, A. caraya asimilaría diariamente con las dietas de verano e invierno, 42.1 gr. y 53.4 gr. respectivamente. Por otra parte Milton (1979) estimó que A. palliata debe consumir diariamente un mínimo de 3.26 gr. de proteínas por kilo de peso. Un individuo adulto de A. caraya, con un peso medio de 6 kg., tendría un requerimiento diario de 19.6 gr.. La dieta de verano e invierno estarían suministrando un exceso de 22.6 gr. (13.3 %) y 33.7 (41.8 %) de proteínas respectivamente. Los excesos de proteínas representarían una fuente adicional de energía. Un factor que puede haber afectado estos cálculos es el error en la estimación del peso medio de alimento comido diariamente. Sin embargo Gaulin y Gaulin (1982) estimaron por un método similar al usado en este trabajo, que A. seniculus ingería diariamente 1.23 kg. de peso fresco de alimento con un contenido de materia seca de 0.266 gr.. Nagy y Milton (1979) midieron el consumo de alimento en cautiverio de A. palliata en 1.1 kg. de peso fresco y 0.375 kg. de peso seco. El valor de peso fresco comido es similar al estimado para A. caraya y puede ser considerado como una estimación confiable. El peso seco comido presentó diferencias con referencia al informado por Gaulin y Gaulin (1982), debido al alto porcentaje de humedad de la dieta de A. seniculus (78 %), mientras que el contenido de humedad de la dieta de verano de A. caraya (tabla 19) fue similar al encontrado en la dieta de A. palliata, esto se explica porque Nagy y Milton suministraron una dieta compuesta por hojas nuevas y frutos, similar a la dieta de verano del mono aullador negro, mientras que la dieta de invierno contenía una alta proporción de hojas maduras, las que mostraron un me-

nor contenido de humedad (tabla 19), similar al hallado por Glander (1981) en las hojas maduras durante la estación seca en el habitat de A. palliata en Costa Rica. En consecuencia el valor obtenido de peso seco de alimento comido diariamente en verano e invierno, también puede ser considerado como una estimación confiable.

De la estimación del consumo diario de nutrientes surgió que la dieta aportó 147.6 Koal . dfa⁻¹ y 103.7 Koal . dfa⁻¹ en verano e invierno respectivamente, frente a un requerimiento diario estimado en 311 Koal. En consecuencia la energía faltante debe ser obtenida de otros nutrientes. Lamentablemente no se poseen datos sobre el contenido de fibra en la dieta de A. caraya, pero a los fines comparativos pueden utilizarse los datos obtenidos por Milton et al. (1980) para la dieta de A. palliata quienes informaron que el contenido medio de fibra en las hojas y frutos comidos fue del 42 %, la digestibilidad de las hojas fue del 42 % y de los frutos 24 %. Si A. caraya consumió 232.3 gr. en peso seco de hojas y 138.2 gr. en peso seco de frutos por día en verano, la dieta aportó un total estimado de 54.9 gr. en peso seco de hidratos de carbono estructurales digeribles, equivalentes a 230.6 Koal., las que sumadas al aporte de los azúcares solubles totalizan 378.17 Koal . dfa⁻¹. Durante el invierno el aporte energético de los hidratos de carbono estructurales y solubles fue de 353.56 Koal.. dfa⁻¹. Los valores obtenidos se hallan próximos a los requerimientos mínimos de energía, sin embargo los valores de digestibilidad de los hidratos de carbono estructurales de las hojas fueron obtenidos por Milton et al. a partir del análisis de hojas nuevas, en tanto que la digestibilidad de las hojas maduras es menor (Milton, 1979; Glander, 1981). El uso de fibra produce un incremento de la producción de calor, por el proceso de fermentación y trabajo de masticación

(Kleiber, 1972). En consecuencia los monos aulladores negros durante el invierno deberían tener otras fuentes de energía tales como las proteínas. El excedente de proteínas consumido en el invierno fue mayor que en el verano. Las proteínas aportan un promedio de 5.6 Koal . gr.⁻¹ en peso seco. En consecuencia los monos aulladores negros obtendrían al maximizar la ingestión de proteínas, un aporte de 126.6 y 188.7 Koal . día⁻¹. Entonces las dietas de verano e invierno estarían aportando en verano e invierno 504.8 y 542 Koal . día⁻¹ respectivamente. Los valores de aporte de energía sin embargo no tienen en cuenta que una alta concentración de fibra, tal como ocurre en las hojas maduras, reduce la digestibilidad de las proteínas (Glander, 1981), en consecuencia el aporte energético de la dieta podría ser menor al estimado. Entonces surge claramente que los monos aulladores maximizan la ganancia de energía seleccionando alimentos de alta calidad.

Los monos aulladores sin embargo no utilizaron algunas estructuras específicas abundantes y con una aparente alta calidad nutritiva. La hipótesis sobre las defensas químicas de los vegetales contra el ataque de los predadores (Fraenkel, 1959; Feeny, 1970; Freeland y Janzen, 1974; Glander, 1982), pueden ser utilizadas para explicar por qué las especies vegetales con abundancia de alimentos potenciales, ubicadas en los estratos altos del bosque y sin defensas físicas aparentes, tales como espinas, no fueron utilizadas como alimento. Los compuestos secundarios abarcan: taninos, compuestos fenólicos, cianuros, ácidos y alcaloides. Glander (1981) y Milton (1979) hallaron que la presencia de taninos no parece afectar la selectividad del alimento por parte de A. palliata. Milton por otra parte informó que los compuestos fenólicos tampoco fueron determinantes en la elección de los alimentos. Glander halló que en cambio los

alcaloides influenciaron la selectividad, A. palliata no se alimentó con ejemplares vegetales que contenían alcaloides, mientras que lo hizo con otros ejemplares de la misma especie que no mostraron presencia de alcaloides. Sin embargo esta situación no fue regla general, algunos ejemplares con presencia de alcaloides también fueron utilizados.

En consecuencia aunque es evidente que los monos aulladores maximizan la ganancia de energía, persiste la problemática de la optimización del balance de nutrientes y la minimización de la ingestión de compuestos secundarios. Las teorías de forrajeo óptimo predicen que un animal nunca deberá ignorar el alimento más beneficioso (Krebs, 1984). El problema en los consumidores primarios consiste en determinar, dadas múltiples variables, cuáles son los alimentos más beneficiosos, solución que aún está lejos de lograrse. Glander (1981) dice que hay factores positivos (energía y nutrientes) y factores negativos (compuestos secundarios, digestibilidad y accesibilidad). Si los monos aulladores minimizan el consumo de alimentos que contienen compuestos que actúan como tóxicos o afectan la digestibilidad de los nutrientes, estarían maximizando la obtención de nutrientes como lo postula Westoby (1974). Por otra parte si seleccionan alimentos con alto contenido de energía, como los frutos, estarían maximizando la ganancia de energía. Es evidente entonces que por un número de causas, no toda la vegetación está disponible como alimento y los alimentos beneficiosos son escasos en el espacio y en el tiempo. Como lo postula Glander (1981), los ambientes boscosos no pueden ser considerados como un gran reservorio de alimento esperando ser explotado. Los monos aulladores negros, en consecuencia estarían ajustando su dieta a la disponibilidad real de alimento y a su habilidad para utilizarlos.

RESUMEN

1. Durante las observaciones, los monos aulladores negros utilizaron un relativamente alto número de especies como fuente de alimento, pero concentraron la mayor parte del tiempo de alimentación sobre un pequeño número.
2. Los alimentos estacionales fueron preferidos sobre los perennes cuando estuvieron disponibles. Esta preferencia por los alimentos estacionales fue relacionada con un mayor contenido de energía y nutrientes digeribles.
3. La dieta diaria estuvo compuesta por hojas y frutos cuya proporción fue determinada en cada estación por las variaciones en la disponibilidad de cada tipo de alimento.
4. Los frutos utilizados como alimento representaron la principal fuente de energía en forma de azúcares rápidamente disponibles, mientras que las hojas fueron la principal fuente de proteínas.
5. La diversidad de especies utilizadas como fuente de alimento fue mayor durante el invierno y verano, cuando la disponibilidad de recursos estacionales fue mínima y máxima respectivamente. La diversidad específica de la dieta estuvo determinada por el número de especies utilizadas como fuente de alimento y no por el tiempo de alimentación en cada una.
6. La diversidad estacional de estructuras alimentarias en la dieta no fue influenciada por la disponibilidad. En consecuencia durante los períodos de baja disponibilidad de estructuras estacionales, los monos aulladores negros obtuvieron estas estructuras estacionales explotando un mayor número de especies.
7. La diversidad de estructuras vegetales usadas como alimento fue míni-

ma en primavera, cuando la disponibilidad de estructuras estacionales fue máxima.

8. Los monos aulladores negros comieron diariamente un peso medio estimado similar al conocido para otras especies de monos aulladores. Sin embargo debido al menor contenido de humedad el peso seco de la dieta diaria de A. caraya fue mayor al de otras especies de monos aulladores.

9. El análisis de nutrientes permitió estimar que los monos aulladores negros seleccionaron alimentos con alto contenido de energía fácilmente disponible, como son los frutos. En períodos del año con baja disponibilidad de frutos, los monos aulladores negros utilizaron las hojas con alto contenido de nutrientes, probablemente utilizando el exceso de proteínas como fuente adicional de energía.

10. Los monos aulladores negros ignoraron estructuras específicas abundantes y con relativamente alto contenido de nutrientes. Esta situación fue asociada a la presencia de defensas contra la predación y accesibilidad.

	Especie	Estructura	% Tpo
1	<u>Ficus monckii</u>	Frutos	19.37
2	<u>Ficus monckii</u>	Pecíolos	17.22
3	<u>Forsteronia glabrescens</u>	Hoja nueva	12.48
4	<u>Melia azedarach</u>	Hoja madura	6.43
5	<u>Ficus monckii</u>	Hoja nueva	6.07
6	<u>Melia azedarach</u>	Hoja nueva	4.90
7	Enredaderas	Hojas	4.28
8	<u>Celtis spp.</u>	Hoja nueva	4.21
9	<u>Nectandra falcifolia</u>	Hoja nueva	4.05
10	<u>Forsteronia glabrescens</u>	Hoja madura	3.74
11	<u>Gleditsia amorphoides</u>	Hoja nueva	2.41
12	<u>Phytolacca dioica</u>	Pecíolos	2.30
13	<u>Tabebuia ipe</u>	Hoja madura	2.23
14	<u>Celtis spp.</u>	Hoja madura	2.11
15	<u>Gleditsia amorphoides</u>	Hoja madura	1.79
16	<u>Tabebuia ipe</u>	Hoja madura	1.60
17	<u>Phytolacca dioica</u>	Yemas	0.94
18	<u>Ruprechtia laxiflora</u>	Hoja nueva	0.81
19	<u>Enterolobium contortisiliquum</u>	Frutos	0.81
20	<u>Enterolobium contortisiliquum</u>	Hoja madura	0.71
21	<u>Nectandra falcifolia</u>	Hoja madura	0.47
22	<u>Celtis spp.</u>	Frutos	0.42
23	<u>Eugenia uniflora</u>	Hoja nueva	0.19
24	<u>Ficus monckii</u>	Hoja madura	0.10
25	<u>Erythrina crista-galli</u>	Pecíolos	0.10
26	<u>Ruprechtia laxiflora</u>	Hoja madura	0.07
27	<u>Melia azedarach</u>	Yemas	0.02

Tabla 10. Composición anual de la dieta de A. caraya por especies y estructuras, expresada como el porcentaje de tiempo de alimentación.

Especies	\bar{X}	Dist.	CV
<u>Ficus monokii</u>	42.77	16.91	0.39
<u>Forsteronia glabrescens</u>	16.08	9.95	0.61
<u>Melia azedarach</u>	11.34	12.56	1.11
<u>Caltia spp.</u>	6.63	6.48	0.98
<u>Gleditsia amorphoides</u>	4.19	4.79	1.14

Tabla 11. Porcentaje medio mensual desviación estandar y coeficiente de variación del tiempo dedicado a alimentación en las cinco especies más importantes de la dieta de A. caraya

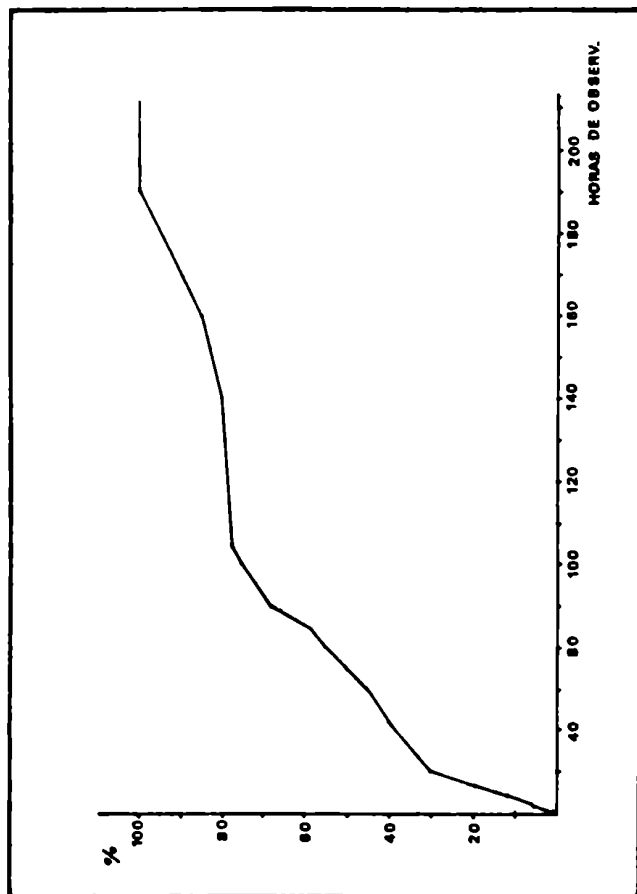


Figura 12. Porcentaje acumulado de especies que constituyeron la dieta del grupo 2 en función de las horas de observación.

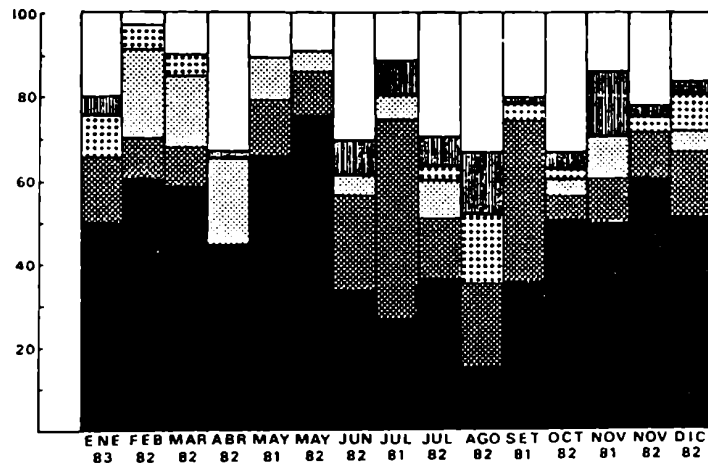


Figura 13. Tiempo medio diario dedicado en cada mes a cada especie.

Referencias: ■ *F. monckii*; ■ *F. glabrescens*; ▨ *M. azedarach*;
 ▩ *Celtis* spp.; □ *G. amorphoides*.

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
E		72.1	72.1	53.5	63.1	65.2	73.7	57.5	37.2	67.7	78.6	81.5
F			81.1	74.7	91.9	55.2	67.5	35.6	28.0	70.2	81.9	79.4
M				74.3	76.5	45.8	62.4	30.8	25.1	65.0	74.6	72.1
A					71.1	39.2	54.9	20.7	9.7	53.6	59.1	56.1
M						56.2	59.3	26.6	19.7	72.1	74.0	74.7
J							69.3	57.0	38.5	60.6	58.5	64.3
J								54.1	48.2	64.6	66.7	71.6
A									48.0	44.3	46.8	47.7
S										23.8	29.2	32.9
O											70.7	76.2
N												88.3

Tabla 12. Porcentaje de superposición mensual de especies en la dieta de A. caraya

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
E		77.8	68.8	52.8	78.7	70.6	71.3	55.3	36.1	73.0	76.8	83.8
F			75.9	30.7	56.6	51.1	49.1	50.6	29.1	85.5	78.6	85.4
M				50.2	71.2	70.7	63.9	61.4	53.6	83.6	65.0	74.9
A					74.1	79.5	72.9	55.6	56.1	33.4	29.6	36.6
M						86.5	80.5	58.8	55.7	59.3	55.6	62.6
J							80.0	71.5	65.5	53.8	50.1	57.1
J								74.0	53.2	51.8	48.4	55.1
A									64.7	56.1	60.6	65.2
S										39.1	31.0	35.8
O											69.6	79.3
N												88.3

Tabla 13. Porcentaje de superposición mensual de estructuras alimentarias en la dieta de A. caraya.

	Verano			Otoño			Invierno			Primavera			
	IVI	ID	% tpo IS	IVI	ID	% tpo IS	IVI	ID	% tpo IS	IVI	ID	% tpo IS	
<i>F. monokii</i>	18.35	7.30	51.60	0.38	5.91	51.80	0.48	3.64	28.20	0.42	4.95	39.50	0.43
<i>F. alabrescens</i>	2.66	6.16	16.10	0.98	5.30	6.00	0.42	3.63	23.30	2.41	4.84	19.50	1.51
<i>M. azdarsach</i>	35.17	8.31	9.12	0.03	3.57	28.70	0.23	1.67	3.30	0.06	6.90	4.40	0.02
<i>Gallia spp.</i>	18.73	5.85	8.80	0.08	5.13	3.40	0.04	3.49	7.30	0.11	6.34	7.50	0.06
<i>F. digata</i>	8.56	6.26	3.00	0.05	4.15	4.40	0.12	0.96	5.90	0.67	6.28	0.05	0.00
<i>G. morphoides</i>	25.78	7.73	2.30	0.01	6.45	0.50	0.00	3.56	9.70	0.11	7.57	4.40	0.02
<i>F. comertiniilquum</i>	7.06	8.66	0.70	0.01	5.80	1.00	0.02	1.26	2.10	0.24	6.28	2.30	0.05
<i>F. tpe</i>	0.59	8.34	3.30	0.67	3.74	1.30	0.59	2.94	10.40	6.01	7.33	0.60	0.14
<i>F. falsifolia</i>	8.10	5.73	0.90	0.02	5.45	0.00	0.00	2.03	5.20	0.32	6.06	12.00	0.24
<i>M. pungens</i>	16.53	4.08	0.00	0.00	4.24	0.00	0.00	3.81	0.00	0.00	4.20	0.00	0.00

Tabla 14. Índices de selectividad de especies alimentarias por el mono aullador negro. Referencias: IVI, índice de valor de importancia; ID, índice de disponibilidad de alimento; % Tpo, porcentaje de tiempo de alimentación; IS, índice de selectividad ($IS = \% Tpo / (IVI \cdot ID)$).

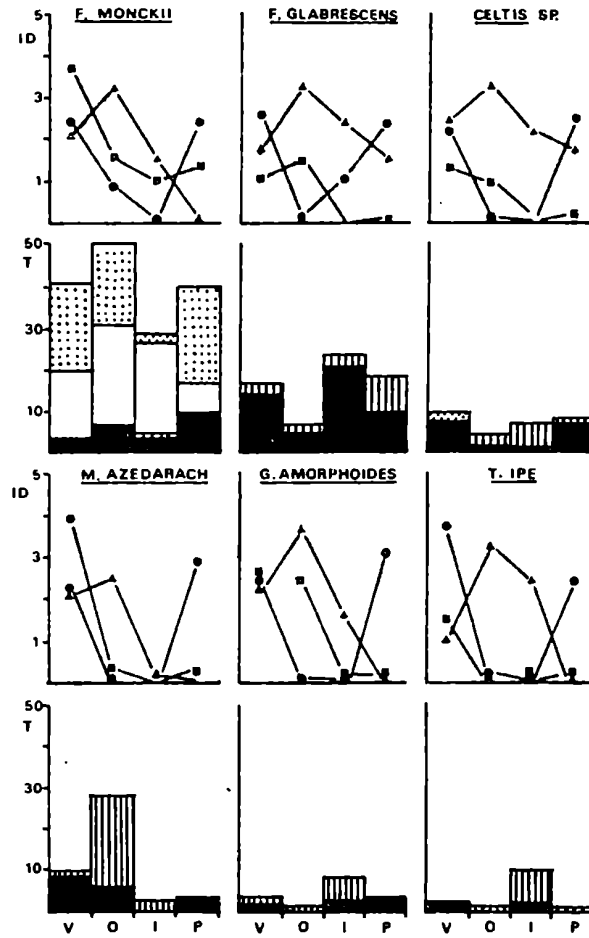


Figura 14. Porcentaje de tiempo dedicado por *A. caraya* a alimentarse con las especies más importantes de la dieta e índice de disponibilidad de las estructuras alimentaria específicas. Referencias: ID, índice de disponibilidad; T, porcentaje de tiempo de alimentación; V, verano; O, otoño; I, invierno; P, primavera; ● hoja nueva; ▲ hoja madura; □ pecíolos; ■ frutos.

	V	O	I	P	Annual
Hoja nueva	36.39	18.59	43.03	44.99	36.04 \pm 21.75
Hoja madura	6.23	30.84	30.26	20.55	20.46 \pm 20.10
Peófolos	17.50	28.51	18.14	6.56	17.71 \pm 15.86
Frutos	39.86	22.05	3.88	27.67	23.58 \pm 21.87

Tabla 15. Porcentaje de tiempo medio diario dedicado por A. caraya a cada estructura vegetal en cada estación del año. Referencias: V, verano; O, otoño; I, invierno; P, primavera.

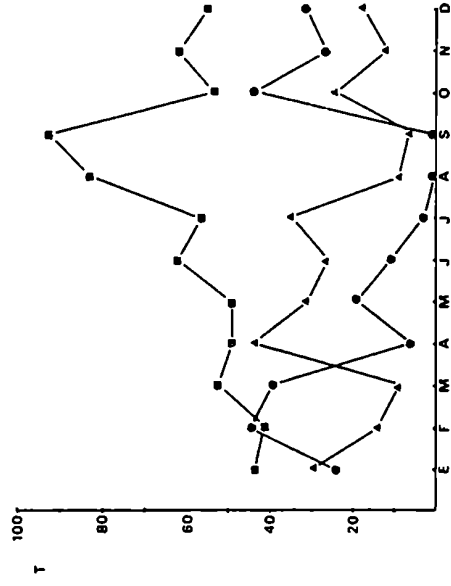


Figura 15. Porcentaje de tiempo mensual dedicado por A. garga a alimentarse con estructuras vegetales. Referencias: ■ hojas; ● frutos; ▲ raíces.

	Verano	Otoño	Invierno	Primavera
Hojas	3.58	3.50	4.54	4.71
Pecíolos	1.42	1.16	0.90	0.57
Frutos	1.33	1.00	0.54	0.85

Tabla 16. Número medio de especies utilizadas como fuente de alimento por día en cada estación del año por A. caraya.

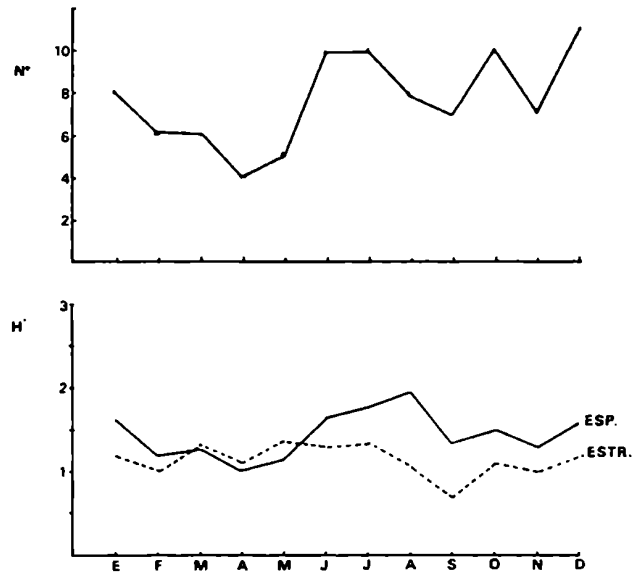


Figura 16. Número medio de estructuras alimentarias, índices de diversidad de especies y de estructuras alimentarias en la dieta mensual de A. caraya.

Especie	Hoja nueva	Hoja madura	Pecíolos	Frutos
<u>Ficus monckii</u>	●13.48	6.89	●15.27	● 9.84
<u>Forsteronia glabrescens</u>	●15.34	● 9.03	—	—
<u>Celtis spp.</u>	●24.68	●19.54	—	9.18
<u>Phytolacca dioica</u>	17.71	9.65	●12.03	—
<u>Melia azedarach</u>	●18.43	●13.02	—	—
<u>Eugenia uniflora</u>	13.45	6.56	—	—
<u>Gleditsia amorphoides</u>	●17.89	—	—	—
<u>Erythrina crista-galli</u>	—	—	7.21	—
<u>Mircyanthes pungens</u>	10.17	—	—	—
<u>Nectandra falcifolia</u>	●10.49	—	—	—
<u>Chlorophora tinctoria</u>	22.21	—	—	—
<u>Tabebuia ipa</u>	10.61	● 8.46	—	—
<u>Paullinia elegans</u>	●13.12	7.87	—	—

Tabla 17. Análisis de proteínas. Se indican con un círculo las estructuras alimentarias que fueron explotadas por A. caraya el 4 % o más del tiempo de alimentación en alguna estación del año. Los valores muestran el porcentaje de peso seco. Nota: No se incluyó en el análisis a C. tinctoria por haber sido hallado un solo ejemplar en el lab 1.

Especie	Hoja nueva	Hoja madura	Pecíolos	Frutos
<u>Ficus monokii</u>	● 4.85	4.38	● 5.42	● 15.80
<u>Forsteronia glabrescens</u>	● 4.46	● 4.38	—	—
<u>Celtis spp.</u>	● 5.07	● 4.07	—	17.37
<u>Phytolacca dioica</u>	4.66	—	● 5.48	—
<u>Melia azedarach</u>	● 5.25	● 7.02	—	—
<u>Eugenia uniflora</u>	5.33	—	—	—
<u>Gleditsia amorphoides</u>	● 9.27	—	—	—
<u>Mircyanthes pungens</u>	—	3.26	—	—
<u>Chlorophora tinctoria</u>	4.33	—	—	—
<u>Tabebuia ipe</u>	4.22	—	—	—

Tabla 18. Análisis de azúcares. Se indican con un círculo las estructuras alimentarias que fueron utilizadas por A. caraya el 4 % o más del tiempo de alimentación en alguna estación del año. Los valores muestran el porcentaje de peso seco. Nota: No se incluyó C. tinctoria en el análisis por haber sido hallado un solo ejemplar en el lab 1.

		Verano			Invierno		
		T	To	Horas	T	To	Horas
				Dfa			Dfa
<u>F. enormis</u>	Hn	1.004	1.084	0.090	0.681	0.832	0.076
	Hm	0.0			0.167		
	Pec	3.657	3.947	0.329	3.808	4.654	0.423
<u>F. glabrescens</u>	Fru	7.262	7.839	0.653	0.317	0.387	0.035
	Hn	3.312	3.575	0.298	3.579	4.374	0.397
	Hm	0.486	0.525	0.044	0.771	0.942	0.086
<u>M. azedarach</u>	Hn	1.825	1.970	0.164	0.167	0.204	0.019
	Hm	0.128	0.138	0.012	0.317	0.387	0.035
<u>Celtis</u> spp.	Hn	1.846	1.993	0.166	0.575	0.703	0.064
	Hm	0.0			2.092	2.557	0.232
	Fru	0.289			0.0		
<u>P. dioica</u>	Pec	0.722	0.779	0.065	0.433	0.529	0.048
<u>G. amorphoides</u>	Hn	0.410	0.442	0.037	1.440	1.760	0.160
	Hm	0.159	0.172	0.014	1.394	1.704	0.154
Enredadera	H	0.758			0.871		
<u>E. oontortisiliquum</u>	Fru	0.156			0.287		
<u>T. ipe</u>	Hn	0.844	0.911	0.076	1.039	1.270	0.115
	Hm	0.0			1.235	1.509	0.137
<u>N. falcifolia</u>	Hn	0.200			0.405		
	Hm	0.0			1.108		
<u>R. laxiflora</u>	Hn	0.211			0.0		
	Hm	0.0			0.04		
<u>E. uniflora</u>	Hn	0.0			0.025		
<u>E. crista-galli</u>	Pec	0.105			0.0		
Total horas alimentación		23.374			21.815		
Total dias observación		12			11		
Tiempo alimentación/dfa		1.95			1.98		

Tabla 19. Tiempo medio de alimentación de A. caraya en cada estructura específica expresado en horas. dfa⁻¹. Referencias: T, tiempo de alimentación; To, tiempo corregido.

Especie	Est.	FS		FF		Un		Hr		Verano		Invierno	
		Un	Hr	Un	Hr	Un	Hr	Un	Hr	Pa	Hr	Pa	Hr
<u>P. monchili</u>		0.30	73.62	1.14	1572	0.090	0.076	41.09	155.75	34.70	131.52		
Peo		0.06	71.42	0.21	1440	0.329	0.423	28.43	99.49	36.55	127.91		
Fru		0.07	75.87	0.29	3024	0.653	0.035	138.23	572.66	7.41	30.69		
<u>P. glabrescens</u>		0.08	54.10	0.17	1728	0.298	0.397	41.20	89.60	54.88	119.37		
Hs		0.09	51.69	0.19	1728	0.044	0.086	6.84	14.14	13.38	27.64		
Hs		0.03	67.32	0.09	3924	0.164	0.019	19.31	59.21	2.24	6.86		
Hs		0.05	56.25	0.11	3924	0.012	0.035	2.35	5.37	6.87	15.66		
Hs		0.10	60.02	0.25	2376	0.160	0.064	38.02	95.04	15.21	38.02		
Hs		0.13	51.85	0.27	2376	0.0	0.232	0.0	0.0	71.66	148.83		
Peo		0.08	78.94	0.38	1008	0.065	0.048	5.24	24.90	3.87	18.39		
Hs		0.08	50.83	0.16	2594	0.037	0.160	7.68	15.64	33.20	67.65		
Hs		0.12	47.60	0.23	2594	0.014	0.154	4.36	8.32	47.94	91.48		
<u>T. lipo</u>		0.20	40.53	0.39	2486	0.076	0.115	37.79	73.50	57.18	111.21		
Hs		0.28	45.59	0.52	2486	0.0	0.137	0.0	0.0	95.36	175.40		
Total.....								370.53	1213.6	480.44	1110.62		
Porcentaje de humedad.....										69.46	56.74		

Tabla 20. Peso seco y fresco estimado de alimento comido diariamente por A. caraya. Referencia: FS/Un, peso seco medio por unidad; Hr, porcentaje medio de humedad; FF/Un, peso fresco por unidad; Un/Hr, número medio de unidades comidas por hora; Hr/día, horas de alimentación por día; FS/día, peso seco estimado comido por día; FF/día, peso fresco estimado comido por día; Hn, hoja nueva; Hm, hoja madura; Peo, pecolo; Fru, fruto.

	Peso comido			Peso comido			Peso comido	
	alimento			azúcares			proteínas	
	V	I	%As	V	I	%Pr	V	I
Hoja nueva	185.09	197.41	5.27	9.75	10.40	15.63	28.93	30.85
Hoja madura	13.55	235.21	4.62	0.62	10.87	10.13	1.37	23.83
Peofolos	33.67	40.42	5.45	1.84	2.20	11.50	3.87	4.65
Frutos	138.23	7.41	16.58	22.92	1.23	9.51	13.15	0.70
Total	370.54	480.45		35.13	24.70		47.32	60.03

Tabla 21. Peso de azúcares solubles y proteínas estimados provistos por la dieta de verano e invierno del mono aullador negro. Referencias: V, verano; I, invierno; %As, porcentaje de azúcares solubles en peso seco; %Pr, porcentaje de proteínas en peso seco.

PATRONES DE USO DEL ESPACIO DEL MONO AULLADOR NEGRO

Los resultados obtenidos permiten definir a los monos aulladores negros como animales que minimizan el gasto de energía y maximizan la obtención de nutrientes mediante la selección de alimentos de alta calidad. Los consumidores primarios a diferencia de los consumidores secundarios, tienen a su disposición un tipo de alimento estático en el espacio y con disponibilidad predecible en el espacio y el tiempo. En consecuencia los monos aulladores no pueden adoptar la estrategia de sentarse a esperar que el alimento pase frente a ellos (Mc Arthur y Planka, 1966), deben desplazarse de una fuente de recursos alimentarios a otra. Como fue demostrado, los recursos alimentarios en el lab 1 se hallaban distribuidos en forma de parches en el espacio y el tiempo. Si los monos aulladores minimizaron el gasto energético como una estrategia de maximización de la ganancia neta de energía, una estrategia sería reducir el costo de locomoción, siendo el desplazamiento la actividad más costosa. El gasto por locomoción puede ser minimizado mediante una estrategia de localización dirigida de los recursos, a través de la formación de imágenes de búsqueda (Timbergen, 1960). Si los recursos alimentarios se distribuyen en forma de parches la mejor estrategia para reducir el gasto por locomoción sería viajar directamente de una fuente de alimento a otra, frente a la alternativa de buscar el alimento al azar (Milton, 1980).

Para analizar la hipótesis de que los monos aulladores negros minimizan el gasto energético mediante una estrategia de localización dirigida de los recursos alimentarios, fueron colectados datos sobre: uso del espacio, patrones de desplazamiento, distancias viajadas, frecuencia de visita de sectores del área de acción y la relación con la presencia de

alimentos preferidos.

MÉTODOS

Durante las observaciones de los grupos de monos aulladores que habitaban el lab 1, se registró durante cada hora su localización desde el comienzo hasta la finalización del período diario de observaciones. La localización de los grupos se asignó a cada una de las cuadrículas en que estaba dividido el lab 1, considerando un centro imaginario de dispersión de los animales. Por otra parte durante los desplazamientos se registraron los cuadrados visitados. Las observaciones se completaron relevando la presencia de ejemplares de F. monckii en cada uno de los cuadrados, debido a la importancia de esta especie en la dieta.

RESULTADOS

1. Comportamiento de los monos aulladores durante los desplazamientos

Los monos aulladores negros en la zona de estudio no poseían nidos o refugios donde retornar a diferencia de lo observado en grupos de A. oaraya que habitan en otras zonas (Piantanida et al., 1984). Los grupos estudiados utilizaron para el sueño nocturno el lugar donde se encontraban al ponerse el sol. En los desplazamientos no pudo ser identificado un individuo iniciador, en ocasiones fueron iniciados por el macho adulto y otras veces por las hembras adultas. Los monos se desplazaron en fila, utilizando cada individuo las mismas ramas para trasladarse de un árbol a otro siguiendo al individuo guía. Este comportamiento sugiere un desplazamiento dirigido hacia un objetivo. Si los monos aulladores

hubieran buscado el alimento al azar, probablemente hubiera sido más eficiente moverse en forma dispersa. Todos los desplazamientos prolongados, de más de 100 mts., fueron seguidos por comportamientos alimentarios grupales. Al mismo tiempo durante los desplazamientos los monos aulladores se alimentaron esporádicamente, utilizando principalmente F. glabrescens. Por otra parte los monos utilizaron repetidamente las mismas zonas de paso para desplazarse de una fuente de alimentos a otra, sugiriendo un conocimiento previo de las zonas de paso y la localización de las fuentes de recursos alimentarios.

La superficie del área de acción total de los grupos G 1 y G 2 fue de 5 y 6 hectáreas respectivamente (fig. 17). Las zonas utilizadas por ambos grupos eran adyacentes y carecían de barreras, de modo que los grupos podían superponer sus áreas de acción. La superficie acumulada usada por el grupo 2 se incrementó durante las primeras 260 horas de observación, momento en que la superficie de área de acción se mantuvo constante, en el grupo 1 el número de cuadrados usados se mantuvo constante a partir de las 200 horas de observación (fig. 18). La superficie total utilizada por los dos grupos difícilmente pudiera incrementarse con más horas de observación, dado que la suma de las superficies de área de acción de los dos grupos representaron el 81 % de la superficie total del lab 1 y dentro de este se encuentran claros de vegetación sin árboles altos que difieren en su fisonomía de las zonas utilizadas por los monos aulladores. La única posibilidad de que los grupos incrementaran la superficie usada era superponiendo las áreas de acción. Durante los cuatro años de estudio no se observó que ocurriera esa superposición, aunque fueron frecuentes los combates vocales intergrupales en las zonas de contacto de las áreas de acción de ambos grupos, sugiriendo la existencia

de áreas exclusivas de explotación.

2. Patrones diarios de uso del espacio

Los monos aulladores recorrieron diariamente una distancia media de 345 mts (rango: 130 - 1200 mts). Como la duración de las sesiones diarias de observación afectan los valores de superficie usada, para el cálculo de la superficie diaria cubierta por los monos aulladores, se utilizaron solo los datos obtenidos en días con 12 o más horas de observación continua, obtenidos en 39 días. Los monos aulladores usaron diariamente un promedio de 4.4 cuadrados de 0.25 ha. (rango: 2 - 8; Desv. st.: \pm 2.4), es decir que utilizaron diariamente entre el 8 % y el 32 % de su área de acción anual. La distancia viajada por día por el G 2 mostró una correlación significativa positiva con el número de cuadrados utilizados ($r = 0.79$; $p < 0.01$; $N = 36$). Esto sugiere que los monos aulladores cuando incrementaron la distancia viajada no lo hicieron moviéndose repetidamente dentro de un pequeño número de cuadrados, sino que se desplazaron a otras zonas dentro del área de acción.

El análisis de los movimientos a lo largo del día (fig. 19), mostró que durante el verano los primeros desplazamientos se produjeron entre las 0600 y 0800 horas, pero durante este período las distancias viajadas fueron cortas y los animales permanecieron dentro de un número reducido de cuadrados. Este primer pico de movimiento coincidió con el pico de alimentación de la mañana, sugiriendo que los monos aulladores hicieron un uso intensivo de los recursos alimentarios en una superficie restringida en el lugar o próxima al sitio donde pasaron la noche. El segundo pico de movimiento se produjo a partir de las 1600, coincidiendo nuevamente con el pico de alimentación. A diferencia de los desplazamientos de la mañana, los de la tarde abarcaron mayores distancias y cuadrados

Esta estrategia sugiere que los monos aulladores explotaron intensamente un sector del área de acción y durante las últimas horas de la tarde se desplazaron a otra zona, donde al comenzar el día tendrían una mayor disponibilidad de recursos alimentarios. Los monos aulladores permanecieron en cada sector entre 1 y 3 días ($\bar{X} = 1.8$; ± 0.3 días), en consecuencia la depresión de la abundancia de recursos alimentarios por su explotación se traduciría en un determinado momento en un gasto energético de obtención de alimento elevado, en ese momento los aulladores abandonarían el sitio, buscando zonas con mayor disponibilidad de alimento.

Durante el invierno los patrones de desplazamiento fueron similares a los de verano, solo se observaron diferencias en las horas en que se produjeron los picos de desplazamiento, determinados por el efecto de la temperatura sobre la actividad diaria y la menor duración del día entre otras posibles causas, como se viera en el análisis de la actividad diaria. Durante las estaciones de transición (otoño y primavera) al igual que las restantes actividades, los patrones de desplazamiento adoptaron las características del verano o el invierno de acuerdo con la variación diaria de la temperatura.

La superficie del área de acción, expresada como el número de cuadrados visitados, no mostró diferencias significativas entre estaciones del año (test de chi cuadrado; $\chi^2 = 0.53$; g.l. = 3; $p > 0.01$). La uniformidad en el uso del área de acción entre estaciones se evidencia al analizar la superposición de los cuadrados utilizados en las cuatro estaciones del año (tabla 22). Los altos valores de superposición mostraron que los monos aulladores utilizaron el total del área de acción anual en cada una de las estaciones.

El tiempo que los aulladores permanecieron en cada sector del área

de acción fue analizado en términos de frecuencia de localización de los monos en cada cuadrado en que fue dividido el lab 1. La figura 21, muestra que los grupos 1 y 2 utilizaron la mayor parte de los cuadrados con baja frecuencia, como zonas de paso entre un número restringido de cuadrados que fueron usados frecuentemente. La causa del uso diferencial de cuadrados fue probablemente la distribución en forma de parches de los recursos alimentarios. La especie más utilizada por los monos aulladores negros como alimento fue F. monokii. Los cuadrados con ejemplares de esta especie coincidieron con los cuadrados más utilizados por los aulladores (fig. 22). La comparación de la frecuencia de uso de los cuadrados con presencia y ausencia de F. monokii, mostró diferencias significativas con respecto de un modelo de frecuencia de uso al azar (test de chi cuadrado; G 1, $X^2 = 84.3$; G 2, $X^2 = 44.29$; g.l. = 1; $p < 0.001$) (tabla 23). Por otra parte los monos aulladores también utilizaron los ejemplares de F. monokii como sitios preferidos para el sueño nocturno (fig. 23), esta especie ofreció una amplia copa y ramas de gran diámetro además de constituir una importante fuente de recursos alimentarios.

DISCUSION

Las estrategias de uso del espacio de los primates han sido asociadas con la dieta (Milton y May, 1976; Clutton-Brook y Harvey, 1977; Mitani y Rodman, 1979; Harrison, 1983). Las especies de primates terrestres tienen áreas de acción mayores que las especies arborícolas. Los movimientos de los primates terrestres están limitados a dos dimensiones y a menudo los recursos alimentarios se hallan más dispersos. Los primates arborícolas poseen una tercera dimensión de desplazamiento, determinada

por la altura de la vegetación arbórea. Por otra parte las especies que se alimentan principalmente con frutos tienden a tener áreas de acción mayores debido a la baja densidad y mayor grado de agrupamiento que las hojas (Milton y May, 1976). La primera conclusión que surge es que el tipo de dieta es una variable fundamental para explicar las estrategias de uso del espacio. En el caso de las especies de monos aulladores varios autores han informado sobre la tendencia de estas especies a utilizar parches del ambiente con alta disponibilidad de recursos alimentarios (Schlichte, 1978; Milton, 1980; Gaulin y Gaulin, 1982). Los resultados obtenidos mostraron que el mono aullador negro utilizó la mayor parte de su área de acción como zonas de paso, para llegar a otras con alta disponibilidad de recursos alimentarios, reforzando la hipótesis de que los monos aulladores desarrollan una estrategia de localización dirigida de los recursos alimentarios, frente a la opción de desarrollar una estrategia de búsqueda al azar, destinada a minimizar el costo energético de obtención de alimento. Cuando los recursos alimentarios se distribuyen en forma de parches, una estrategia de localización al azar determinaría que los animales visitaran zonas pobres en disponibilidad de alimento. Esta estrategia de localización de las fuentes de alimento sugiere que los monos aulladores elaboran un mapa mental de la localización de las áreas de suministro de alimento, conociendo a cada instante la ubicación y disponibilidad de alimento en cada una de ellas.

Una característica que diferenció a los monos aulladores negros estudiados fue la ausencia de superposición intergrupala de las áreas de acción, observada en otras especies de monos aulladores (Carpenter, 1934; Altmann, 1959; Glander, 1981; Milton, 1980). Cuando las áreas de suministro de alimento son defendidas de otros conspecíficos se denomina terri-

torio (Altmann, 1959). La ausencia de superposición de las áreas de acción de los dos grupos estudiados, sugiere un alto grado de defensa de las fuentes de alimento mediante el mantenimiento de territorios o áreas de acción exclusivas. En términos de las teorías de forrajeo óptimo, un animal mostrará un comportamiento territorial cuando resulte en un beneficio de la ganancia neta de energía, debido a que los comportamientos de defensa de los recursos resultan en un incremento del costo energético. La territorialidad se ve favorecida cuando los recursos alimentarios son limitados y defendibles (Mitani y Rodman, 1979). Los resultados presentados sugieren una limitación en la disponibilidad de recursos alimentarios de alta calidad. Rumiz (tesis doctoral) estimó la biomasa ecológica de A. caraya en la zona de estudio en 270 Kg./Km.², mientras que la biomasa de otras especies de monos aulladores varía entre 300 y 2200 Kg. por kilómetro cuadrado (Eisenberg, 1980). Esta baja biomasa hallada refuerza la suposición de la limitada disponibilidad de recursos. Por otro lado el reducido tamaño de las áreas de acción de los grupos estudiados frente al de otras especies de monos aulladores favorecería su defendibilidad (tabla 24). La defensa del territorio depende de la frecuencia de contacto con sus límites. Los monos aulladores negros utilizaron diariamente hasta el 32 % de su área de acción, en consecuencia mantuvieron un frecuente contacto con los límites del área de acción. Una prueba empírica del comportamiento territorial de A. caraya en la zona de estudio se obtuvo cuando en marzo 1985 el G 1 fue trasladado a otro manchón de bosque. Las observaciones posteriores mostraron que el G 2 incorporó a su área de acción la que había pertenecido al G 1. Por otro lado en el momento de la extracción del G 1, el G 2 estaba constituido por 6 animales, en diciembre 1985 el tamaño del G 2 se incrementó a 8 individuos

por la incorporación de un macho adulto y dos nacimientos (Zunino y Ruz, no publicado). En consecuencia los monos aulladores negros frente a una limitada disponibilidad de recursos alimentarios y la reducida superficie de los bosques que habitan, maximizarían la ganancia de energía manteniendo áreas exclusivas de suministro de alimento y desarrollando una estrategia de localización dirigida de las fuentes de alimento.

RESUMEN

1. Los monos aulladores negros se desplazaron exclusivamente de una fuente de recursos alimentarios a otra. En todas las observaciones los desplazamientos estuvieron asociados a comportamientos de alimentación.
2. Los monos aulladores negros desarrollaron una estrategia de búsqueda dirigida de fuentes de alimento, desplazándose en grupo. Esta estrategia fue considerada la más eficiente en términos de conservación de energía cuando los recursos alimentarios se distribuyen en forma agrupada.
3. Los monos aulladores utilizaron las mismas sendas durante sus desplazamientos entre parches de alimento, reforzando la idea de un conocimiento por los monos de la localización de las fuentes de alimento.
4. Los dos grupos estudiados mostraron una superficie de área de acción similar. La superficie cubierta por los desplazamientos diariamente abarcó hasta el 32 % del área de acción total, así todos los recursos fueron utilizados con un reducido costo de locomoción.
5. Dentro del área de acción de cada grupo determinados sectores fueron usados intensamente y estuvieron caracterizados por la presencia de ejemplares de F. monelli, indicando que los monos aulladores seleccionaron sectores de su área de acción para alimentarse.

6. A diferencia de otras especies de monos aulladores, A. caraya en la zona de estudio mantuvieron zonas exclusivas equivalentes al área de acción. En consecuencia el área de acción de cada grupo puede ser considerada como un territorio eficientemente defendido.

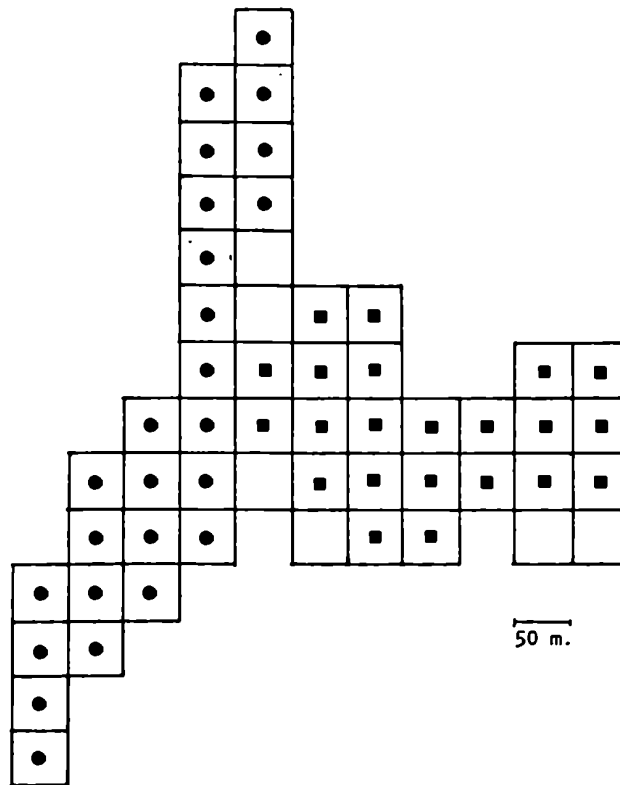


Figura 17. Tamaño del área de acción de los grupos 1 y 2 en el lab 1. Referencias: ● Grupo 1; ■ Grupo 2.

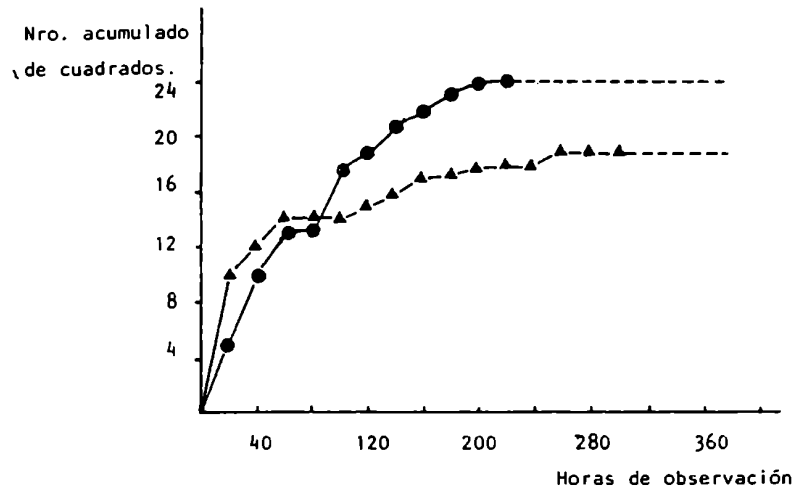


Figura 18. Número acumulado de nuevos cuadrados utilizados en función de las horas de observación. Referencias: ● Grupo 1; ▲ Grupo 2.

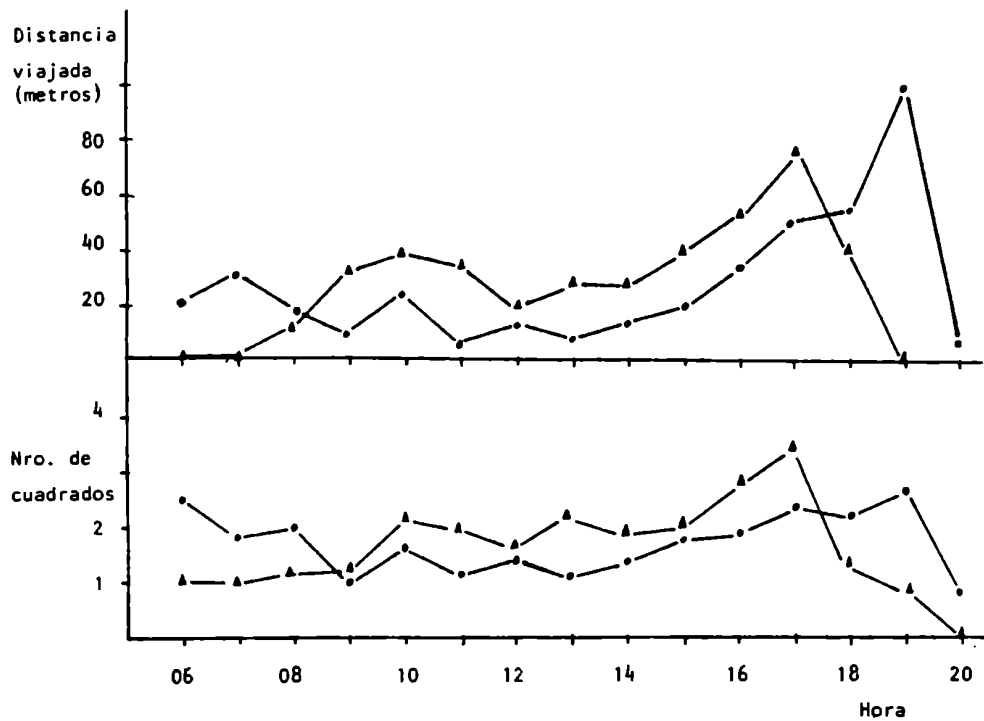


Figura 19. Distancia media recorrida y número medio de cuadrados usados por hora en verano e invierno. Referencias: ● Verano; ▲ Invierno.

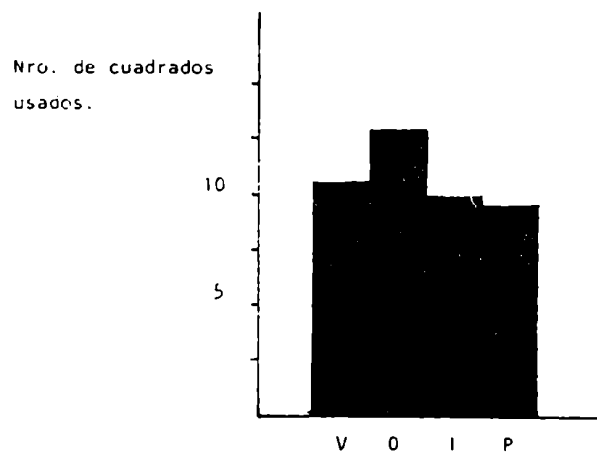


Figura 20. Número de cuadrados usados por el grupo 2 en las cuatro estaciones del año. Referencias: V, verano; O, otoño; I, invierno; P, primavera.

	Verano	Otoño	Invierno	Primavera
Verano	---	94.11	93.75	87.50
Otoño		---	88.23	82.35
Invierno			---	93.33

Tabla 22. Valores de superposición del área de acción del grupo 2 expresados como porcentajes del área de acción anual, en las cuatro estaciones del año.

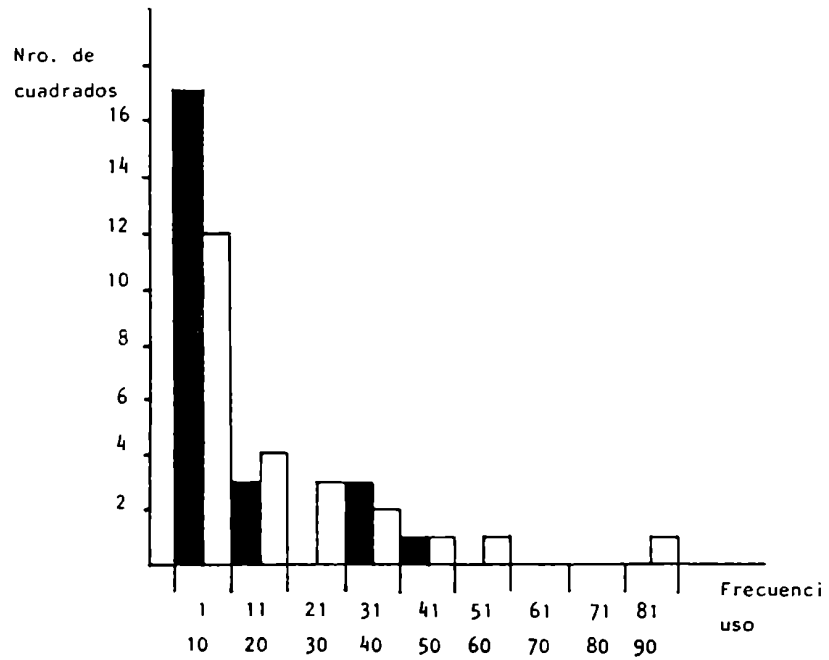


Figura 21. Frecuencia de uso de los cuadrados que formaron el área de acción de los grupos 1 y 2. Referencias: ■ Grupo 1; □ Grupo 2.

<u>Ficus monoki</u>	Grupo 1		Grupo 2	
	Presente	Ausente	Presente	Ausente
Número de cuadrados	11	14	7	18
Frecuencia de uso	220	65	296	154
Frec./Nro de cuadrados	20	4.64	42.28	8.55

Tabla 23. Frecuencias de uso de los cuadrados del lab 1 por los grupos 1 y 2, con presencia y ausencia de F. monoki. Referencias: Presente, cuadrados con ejemplares de F. monoki; Ausente, cuadrados donde no se hallaron ejemplares de F. monoki.

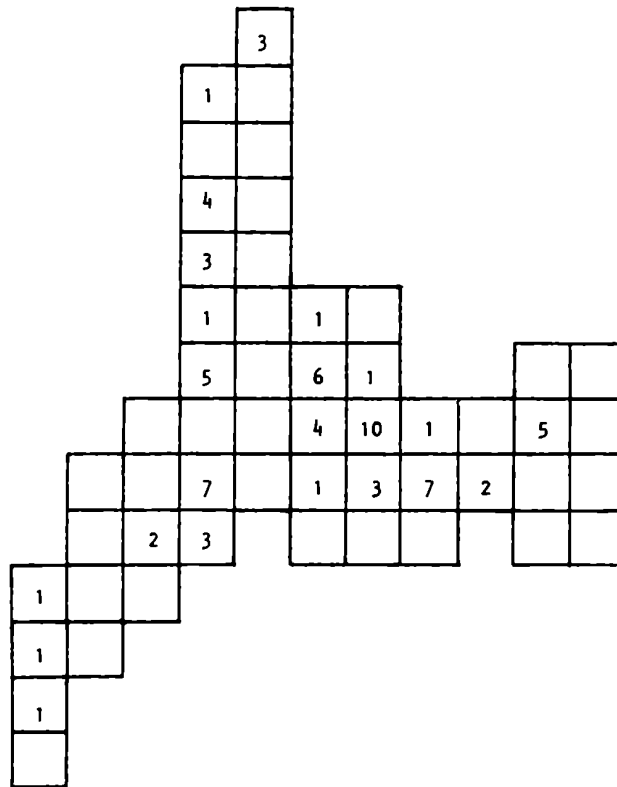


Figura 23. Frecuencia de uso de los sectores del lab 1 por los grupos 1 y 2 como lugares para el sueño nocturno.

Espezie	Lugar	N	Hrt	Hri	Autor
<u>A. villosa</u>	Guatemala	6.0	125.0	20.8	Coelho et al., 1976
<u>A. palliata</u>	Panamá	17.0	31.0	1.8	Milton, 1980
<u>A. palliata</u>	Costa Rica	13.0	9.9	0.8	Glander, 1981
<u>A. seniculus</u>	Colombia	9.0	22.0	2.4	Gaulin y Gaulin, 1982
<u>A. seniculus</u>	Venezuela	8.5	3.5	0.4	Eisenberg, 1980
<u>A. caraya</u>	Argentina	6.0	5.5	0.9	Este trabajo

Tabla 24. Comparación del tamaño de área de acción de diferentes especies de monos aulladores. Referencias: N, número medio de individuos por grupo; Hrt, área de acción del grupo; Hri, área de acción individual, calculada como la razón entre el área de acción del grupo y el número de individuos.

ASPECTOS DE LA ORGANIZACION SOCIAL DE A. caraya

Las relaciones entre organización social y disponibilidad de alimento han sido estudiadas y discutidas por numerosos primatólogos para intentar explicar la relación entre estructura social y dieta (De Vore, 1963; Crook y Gartlan, 1966; Hall, 1965; Altmann y Altmann, 1970, Eisenberg et al., 1972; Clutton-Brook, 1974, entre otros). Los estudios previos realizados sobre A. caraya sugieren que esta especie en el límite austral de su distribución, se hallaría frente a condiciones de marginalidad, con una baja disponibilidad de recursos alimentarios de alta calidad que actuaría como limitante del tamaño poblacional (Milton, 1979; 1980). En consecuencia los monos aulladores negros desarrollarían estrategias de comportamiento destinadas a maximizar la ganancia de energía y nutrientes. Dentro de estas estrategias debe ser considerado el patrón de organización social. Como se mostró en los capítulos previos, los recursos alimentarios se distribuían en la zona de estudio en forma de parches y la mejor estrategia para utilizar estos parches es la formación de grupos. De acuerdo con Eisenberg (1980) la tendencia evolutiva de algunas especies a formar grupos debió ser acompañada de una evolución de la tolerancia o disminución de la agresividad interindividual. El presente capítulo tiene como objetivo analizar algunos aspectos básicos de la organización social de A. caraya en relación con su dieta.

MÉTODOS

Para ilustrar la estructura social intragrupal del mono aullador negro se analizaron las distancias interindividuales entre los integrantes los grupos. Estas distancias se obtuvieron aplicando el método de obser-

vación por barrido (Altmann, 1974), consistente en observar cada 10 minutos a los integrantes del grupo en estudio. Cada individuo fue considerado un animal foco y se estimó la distancia en metros a su vecino más próximo. Las observaciones se hicieron desde la salida hasta la puesta del sol. Para evitar desviaciones de los datos solo se consideraron para el análisis las observaciones en que todos los individuos del grupo fueron registrados. En el G 2 se obtuvieron 1673 registros de vecino más próximo. Con el fin de establecer si los resultados obtenidos en el G 2 eran similares a los de otros grupos de monos aulladores, un segundo grupo (G 4) fue observado entre agosto y noviembre de 1984, obteniéndose 812 registros de vecino más próximo.

RESULTADOS

1. Composición de los grupos y cambios en el tiempo

En la tabla 25 se presenta el tamaño y composición de los grupos estudiados y su variación en el tiempo. Los tres grupos contenían un solo macho adulto. La estructura de un solo macho adulto por grupo fue la estructura social predominante en la población de monos aulladores negros de la zona (Rumiz, tesis doctoral). El tamaño de los grupos varió entre 4 y 6 individuos. La razón de machos adultos a hembras adultas fue de 1 : 2.5. Rumiz sugiere que la disparidad en la razón de sexos fue ocasionada principalmente por la emigración de los machos jóvenes al alcanzar la madurez sexual. Los cambios en la composición de los grupos estudiados fueron debidos a: 1) Nacimientos, 2) Reclutamiento de animales jóvenes en clases de mayor edad, 3) Desaparición de individuos, determinada por la muerte de animales por enfermedades, por la acción de cazadores y por infanticidios (Zunino et al., en prensa) y 4) Incorporación de in-

individuos adultos periféricos. Los cambios en el tamaño y composición de los grupos de monos aulladores estudiados son mostrados en la tabla 25.

2. Estructura social intragrupal

La estructura social intragrupal puede ser analizada considerando las relaciones espaciales entre los individuos (Rudran, 1978). La elección del G 2 permitió conocer la estructura social intragrupal entre un mayor número de clases de edad y sexo que en los otros grupos, debido a su mayor tamaño y estabilidad en la composición a lo largo del tiempo.

Para cada par de combinaciones de animal foco y su vecino más próximo se obtuvieron dos distancias interindividuales, dado que cada animal fue considerado foco y vecino más próximo de otro animal foco en un mismo instante de observación. Debido a los movimientos de los animales estas dos distancias no siempre fueron iguales, pero las diferencias, dado que es un método de observación casi instantáneo, fueron pequeñas. Así por ejemplo la distancia media macho adulto - hembra adulta fue de 2.81 mts. y la distancia media entre hembra adulta - macho adulto fue de 2.77 mts. Para simplificar la presentación de los resultados las dos series de distancias para cada par de combinaciones fueron promediadas (tabla 26). Los resultados obtenidos mostraron que: 1) El macho adulto permaneció más próximo a las hembras adultas y sus infantes que a otras clases, 2) Las hembras adultas se mantuvieron más cerca de los infantes que de las otras clases y presentaron la mayor distancia entre ellas que cualquier otro par de combinaciones, 3) Los individuos inmaduros permanecieron más próximos entre sí y más cerca de las hembras adultas que del macho, 4) El infante mantuvo una estrecha relación con la madre, 5) Todas las clases permanecieron más alejadas del macho adulto que entre cualquier otro par de combinaciones.

La estructura social intragrupal puede ser analizada considerando las

frecuencias con que cada clase de edad y sexo fue vecina más próxima de las otras (tabla 27). Las frecuencias observadas de vecino más próximo fueron comparadas con las frecuencias esperadas de un modelo de asociación al azar. El tamaño del G 2 era de 7 individuos durante el período de observaciones, es decir que cada animal podía formar 6 pares posibles de combinaciones de vecino más próximo. Los 7 animales, cada uno considerado como un animal foco, podían formar 42 pares posibles de vecino más próximo. La probabilidad de que se produjera al azar una de esas combinaciones es de 0.024 ($1/42$). Considerando las combinaciones posibles entre el macho adulto y las 2 hembras adultas, la probabilidad de formar una combinación al azar de vecino más próximo es de 0.048 ($2 \cdot 1/42$). Sobre un total de 1673 registros de vecino más próximo, la frecuencia esperada de que se forme al azar el par macho adulto - hembra adulta será de 79.7 ($1/42 \cdot 2 \cdot 1673$). La relación opuesta, es decir que se forme el par de combinación hembra adulta - macho adulto; tiene el mismo valor de probabilidad. De la misma manera la probabilidad de que se forme el par de combinación hembra adulta - hembra adulta será de 79.7, dado que cada hembra adulta puede tener como vecino más próximo a la otra hembra (Rudran, 1978).

Las frecuencias observadas de vecino más próximo en el G 2 (tabla 27), mostraron diferencias significativas con respecto al modelo al azar (test chi cuadrado; $\chi^2 = 1842.86$; g.l. = 21; $p < 0.001$) indicando la existencia de afinidad y repulsión entre clases de edad y sexo dentro de los grupos. Estas relaciones de proximidad entre clases de edad y sexo se pueden ver calculando el cociente entre las frecuencias observadas y esperadas de vecino más próximo (tabla 28). La magnitud del cociente indica el grado de asociación entre clases de edad y sexo. Un valor de 1 significa que el grado de asociación coincidió con el esperado en el modelo al azar,

valores superiores e inferiores indican afinidad y repulsión respectivamente. Los índices obtenidos son coincidentes con los resultados del cálculo de la distancia media entre clases de edad y sexo. Por otro lado los índices de asociación mostraron que la asociación entre dos clases de edad y sexo, no siempre tienen el mismo valor en ambas direcciones. Por ejemplo el índice de asociación entre el macho y las hembras adultas tomó los valores de 1.70 y 0.48 dependiendo de que clase fue considerada como foco, esto ocurrió porque el macho tuvo como vecino más frecuentemente a las hembras adultas, mientras que estas se asociaron con mayor frecuencia a otra clase (tabla 27). Los resultados obtenidos en el G 4 (tablas 29 y 30), mostraron relaciones de asociación similares, pero los índices de asociación fueron más cercanos al modelo de asociación al azar. Esta situación se explica por ser un grupo pequeño, sin juveniles ni infantes, probablemente de reciente formación (Rumiz, comunicación personal).

Dada la fuerte asociación observada en el G 2 entre la hembra adulta y su infante, las hembras con y sin infante fueron consideradas separadamente en el análisis de las frecuencias de vecino más próximo (tablas 31 y 32). Los resultados obtenidos mostraron que la hembra sin infante se asoció a los individuos juveniles, mientras que la hembra con el infante se asoció con mayor frecuencia al individuo subadulto. Por otra parte las relaciones entre el macho y las hembras adultas parecieron responder a un modelo de repulsión o asociación al azar. En principio puede suponerse que las relaciones entre clases de edad y sexo estuvieron determinadas por comportamientos agonísticos por competencia por los recursos alimentarios. Para visualizar estas relaciones se elaboró un dendrograma de distancias interindividuales de los integrantes del G 2, cada uno de los individuos fue considerado como una unidad operacional y

las distancias interindividuales como carácter, se aplicó el método del ligamiento promedio no ponderado (UPGMA). Los resultados fueron sorprendentes por la fidelidad con que reflejaron las relaciones familiares de los individuos jóvenes con sus madres. Cada hembra adulta formó un subgrupo integrado con sus descendientes. Tomando en cuenta los índices de asociación, se observó que las hembras adultas mantuvieron una asociación de tipo al azar o repulsiva entre ellas. Los individuos descendientes de cada una de las hembras adultas mostraron una asociación de tipo al azar. La asociación de tipo repulsivo entre las hembras puede relacionarse con una competencia intragrupal por el espacio y los recursos alimentarios. Así cada hembra ocuparía una jerarquía de dominancia respecto de otras hembras. Por otro lado los resultados mostraron que el macho adulto acompaña al grupo de hembras, sin intervenir en el cuidado y transporte de los infantes, manteniendo con las hembras relaciones esporádicas de apareamiento.

Para revelar la existencia de jerarquías se analizaron los encuentros agonísticos. Los comportamientos de agresión en A. caraya se limitan a acercamientos de un individuo hacia otro y gestos faciales poco perceptibles, acompañados ocasionalmente por exhibición de dientes y gruñidos (Jones, 1983; Zunino y Rumiz, no publicado). Por ello es poco frecuente identificar los comportamientos agonísticos. En el G 2 fueron registrados solamente siete encuentros con agresión, cuatro de ellos fueron dirigidos por una hembra hacia la otra, dos fueron iniciados por el macho hacia una hembra y el restante lo dirigió una hembra adulta hacia el individuo subadulto. En el caso de agresiones entre hembras, éstas se produjeron en todos los casos al acercarse la hembra con infante al sitio donde se hallaba la otra hembra adulta. En las cuatro ocasiones la hembra sin infante se alejó del lugar y este fue ocupado por la agresora.

Los encuentros entre macho adulto y hembra adulta se produjeron al acercarse el macho hacia el lugar donde se hallaba la hembra sin infante y en los dos casos ésta fue desplazada. El restante comportamiento de agresión se produjo cuando el individuo subadulto se acercó a la hembra sin infante, este fue el comportamiento agresivo más notorio, la hembra adulta mordió al subadulto y este se alejó rápidamente hacia su madre. Como surge de las relaciones familiares expuestas en la figura 24, las agresiones se produjeron entre los integrantes de cada subgrupo. Las agresiones en consecuencia refuerzan la hipótesis de la existencia de jerarquías dentro de los grupos. La existencia de dominancia entre hembras puede representar una ventaja adaptativa que se traduciría en una prioridad por el acceso a los recursos alimentarios en períodos de escasez, que se traduciría en un mayor éxito reproductivo en las hembras de más alto rango.

Por otro lado la cohesión del grupo se mantuvo a través de una continua comunicación visual y auditiva entre los miembros del grupo. Cuando un individuo perdía contacto visual con el resto del grupo emitía un gemido que era respondido por los restantes miembros del grupo en forma de un sonido grave. La comunicación se repetía hasta que el individuo extraviado tomaba contacto visual con el grupo. La cohesión grupal también se observó por la dispersión de los individuos. En el G 2 el radio medio de dispersión a partir de un centro imaginario, fue de 23 mts. (\pm 79; rango: 0 - 300 mts.; N = 309). La mayor cohesión se observó durante el sueño nocturno y la menor cohesión durante las horas del día en que algún individuo realizaba largos desplazamientos mientras el resto del grupo permanecía descansando.

3. Relaciones intergrupales

Las relaciones intergrupales fueron poco frecuentes. Se observaron

solamente 5 encuentros intergrupales, todos ellos en la zona de contacto de las áreas de acción de los grupos 1 y 2. En todos los casos se desarrollaron combates vocales sin agresión física. En los encuentros los dos grupos se hallaban separados unos 10 mts. y todos los individuos vocalizaban emitiendo rugidos y ladridos. La duración de estos encuentros varió entre treinta minutos y una hora quince minutos, uno de los grupos se hallaba siempre dentro del área de acción, aproximadamente entre 10 y 30 mts dentro del área de acción del otro grupo. En todos los casos el encuentro finalizó cuando el grupo intruso se alejó del lugar. Este comportamiento sugiere una eficiente defensa de las zonas de suministro de alimento de cada grupo.

DISCUSION

La composición modal de los grupos de A. caraya en la zona de estudio fue de 6 animales, con un solo macho adulto por grupo y una relación de 1 macho adulto a 2.5 hembras adultas. En otras especies de monos aulladores se han definido dos tipos de grupos, los que poseen un solo macho adulto, denominados grupos unimacho y los que están constituidos por 2 o más machos adultos de diferentes edades, denominados grupos multimacho con machos adultos de edad gradada. A bajas densidades los grupos de A. palliata y A. seniculus son del tipo unimacho, mientras que a altas densidades son del tipo multimacho (Eisenberg et al., 1972). Este patrón también fue observado en A. caraya, los grupos de monos aulladores negros que viven en islas del río Paraná presentaron la estructura de grupos multimacho, con un tamaño medio de 10 individuos y una alta superposición de las áreas de acción (Rumiz, tesis doctoral). La conformación de grupos unimacho ha sido asociada a áreas de acción reducidas y en consecuencia una reducida disponibilidad de recursos alimentarios (Eisenberg et al.,

1972), situación que coincide con los resultados obtenidos en la zona de estudio.

La integridad de una estructura de grupo unimacho requiere de la eliminación de los machos superfluos, Rumiz observó que los machos jóvenes al alcanzar la madurez sexual abandonaban el grupo y se convertían en individuos solitarios. La presencia de un solo macho por grupo durante largos períodos aumenta la probabilidad de endocria, un mecanismo para evitar esta situación sería el desplazamiento de los machos originales del grupo por los machos periféricos, situación observada con relativa frecuencia por Rumiz (com. pers.). Paralelamente se observó que el macho reemplazante mató a las crías del macho original, adelantando el período fértil de las hembras y eliminando competidores para su descendencia (Zunino et al., en prensa), siendo el infanticidio la principal causa de mortalidad de los infantes. De esta manera el reemplazo de machos actuaría reduciendo la probabilidad de endocria y actuando como control del tamaño de la población.

La cohesión de los grupos de monos aulladores negros sugiere una eficiente estrategia de utilización de los recursos alimentarios cuando estos se distribuyen en forma de parches (Milton, 1980). La cohesión del grupo fue mantenida por contactos visuales y complejos repertorios vocales. Por otro lado las interacciones agresivas entre los grupos se relacionaron con la defensa de las fuentes de alimento, suposición que se vio reforzada por la ausencia de superposición de las áreas de acción entre grupos vecinos. La existencia de jerarquías dentro de los grupos reveló la posible existencia de competencia intragrupal por los recursos alimentarios. Así las hembras dominantes se verían favorecidas por el acceso a los alimentos de mayor calidad, disponibles en cantidad limitada durante determinados períodos del año, como el invierno. Por otra par-

te la asociación de los individuos jóvenes a sus madres representaría una etapa de aprendizaje en la selección y localización espacio - temporal del alimento, eliminando el mecanismo prueba - error y un mecanismo de protección de las clases jóvenes más vulnerables al ataque de los predadores. Las hembras en la zona de estudio tuvieron en promedio una cría cada 20 meses y los individuos observados desde su nacimiento tardaron entre 4 y 5 años en alcanzar la madurez sexual (Rumiz y Zunino, no publicado). En consecuencia la muerte de un infante o juvenil representaría la pérdida de un alto costo energético invertido en la maximización del éxito reproductivo.

En términos de optimización de uso de los recursos alimentarios, mantener una relación más alta de machos adultos a hembras adultas que la observada puede ser considerado como poco eficiente. En consecuencia cuando las condiciones ambientales determinan que los grupos sean pequeños, un solo macho adulto sería suficiente para la protección de sus integrantes y el apareamiento con todas las hembras. En consecuencia un mayor número relativo de machos adultos solo representaría una disminución del éxito reproductivo de cada macho. En el caso de grandes grupos, un mayor número de machos mantiene la constancia de la relación de 1 macho cada 2 - 3 hembras. En consecuencia esta relación de sexos representaría el óptimo en términos de éxito reproductivo. Si la relación de sexos fuera p. ej.: 1 macho adulto por hembra adulta la descendencia por unidad de tiempo se reduciría a la mitad. Por otro lado si el número de hembras por macho fuese mayor, probablemente el macho no podría mantener la cohesión del grupo y debería hacer un mayor gasto de energía para la defensa del grupo siendo al mismo tiempo menos eficiente en evitar el acceso a las hembras de los machos periféricos solitarios.

En conclusión el tamaño y la composición de los grupos estudiados re-

presentarían el óptimo en función de las características del ambiente.

RESUMEN

1. A. caraya en la zona de estudio formó grupos pequeños en relación con otras poblaciones de monos aulladores.
2. Los grupos estuvieron conformados por una estructura social de un macho adulto, relacionada con una limitada disponibilidad de los recursos alimentarios.
3. Dentro de cada grupo las hembras y sus descendientes formaron subgrupos con diferentes jerarquías de dominancia.
4. Los individuos del grupo 2 mantuvieron una fuerte cohesión mediante contacto interindividual visual y auditivo.
5. La existencia de jerarquías entre hembras fue asociada con una prioridad en el acceso a los recursos alimentarios más beneficiosos.

Grupo	Fecha	MA	HA	SA	JV	IN	Total
1	Agosto 80.....	1	5	-	-	-	6
	Noviembre 80.....	1	4	-	-	1	6
	Noviembre 81.....	1	2	-	-	-	3
	Diciembre 82.....	1	2	-	-	1	4
	Febrero 83.....	1	2	-	-	2	5
	Abril 83.....	1	2	-	1	-	4
	Mayo 83.....	-	2	-	-	-	2
	Setiembre 83.....	2	2	-	-	-	4
	Diciembre 83.....	2	2	-	1	-	5
	Abril 84.....	-	2	-	1	-	3
	Junio 84.....	1	2	-	1	-	4
	2	Agosto 80.....	1	2	-	1	1
Noviembre 80.....		1	2	-	1	2	6
Febrero 81.....		1	2	-	1	1	5
Julio 81.....		1	2	-	1	2	6
Noviembre 81.....		1	2	-	1	1	5
Enero 82.....		1	2	-	1	-	4
Marzo 82.....		1	2	-	1	1	5
Mayo 82.....		1	2	-	1	2	6
Abril 83.....		1	2	1	1	1	6
Junio 83.....		1	2	1	2	1	7
Noviembre 83.....		1	2	1	2	0	6
Abril 84.....		1	2	1	2	1	7
Marzo 85.....		1	3	0	1	1	6
4		Agosto 84.....	1	2	1	0	0
	Noviembre 84.....	1	2	1	0	1	5

Tabla 25. Composición y cambios producidos en los grupos estudiados. Referencias: MA, macho adulto; HA, hembra adulta; SA, subadulto; JV, juvenil; IN, infante.

	MA(1)	HA(2)	SA(1)	J(2)	I(1)
MA		2.79	2.74	5.10	2.75
HA		4.70	2.38	1.40	0.05
SA				1.98	1.50
J				1.60	

Tabla 26. Grupo 2. Distancias medias entre clases de edad y sexo. Referencias: MA, macho adulto; HA, hembra adulta; SA, subadulto; J, juvenil; I, infante. Entre paréntesis se indica el número de integrantes de cada clase.

Frecuencias	MA(1)	HA(2)	SA(1)	JV(2)	IN(1)	Total
Macho adulto						
Observadas	—	136	71	32	0	239
Esperadas	—	79.7	39.8	79.7	39.8	239
Hembra adulta						
Observadas	38	47	20	134	239	478
Esperadas	79.7	79.7	79.7	159.3	79.7	478
Subadulto						
Observadas	43	129	—	67	0	239
Esperadas	39.8	79.7	—	79.7	39.8	239
Juvenil						
Observadas	22	89	68	299	0	478
Esperadas	79.7	159.3	79.7	79.7	79.7	478
Infante						
Observadas	0	239	0	0	—	239
Esperadas	39.8	79.7	39.8	79.7	—	239

Tabla 27. Grupo 2. Frecuencias observadas y esperadas de vecino más próximo.

	MA	HA	SA	JV	IN
Macho adulto	—	1.70	1.78	0.40	0.00
Hembra adulta	0.48	0.59	0.25	0.84	3.00
Subadulto	1.08	1.62	—	0.84	0.00
Juvenil	0.27	0.56	0.85	3.75	0.00
Infante	0.0	3.0	0.0	0.0	—

Tabla 28. Grupo 2. Indices de asociación entre clases de edad y sexo.

	MA(1)	HA(2)	SA(1)	Total
MA				
O		138	65	203
E		135.3	67.7	203
HA				
O	118	90	198	406
E	135.3	135.5	135.3	406
SA				
O	47	156		203
E	67.7	135.3		203

Tabla 29. Grupo 4. Frecuencias observadas y esperadas de vecino más próximo entre clases de edad y sexo.

	MA	HA	SA	Total
MA	---	1.0	0.9	1.9
HA	0.9	0.7	1.5	3.1
SA	0.7	1.1	---	1.8

Tabla 30. Grupo 4. Índices de asociación entre clases de edad y sexo.

Frecuencias	MA	HA	HA+I	SA	JV	Total
Hembra adulta						
Observadas	38	—	43	20	138	239
Esperadas	47.8	—	47.8	47.8	95.6	239
Hembra adulta con infante						
Observadas	38	42	—	116	43	239
Esperadas	47.8	47.8	—	47.8	95.6	239

Tabla 31. Grupo 2. Frecuencias observadas y esperadas de vecino más próximo, considerando en forma separada las hembras adultas con y sin infante.

	MA	HA	HA+I	SA	JV
Hembra adulta	0.79	—	0.90	0.42	1.44
Hembra adulta con infante	0.79	0.88	—	2.43	0.45

Tabla 32. Grupo 2. Índices de asociación entre clases de edad y sexo considerando en forma separada hembras adultas con y sin infantes.

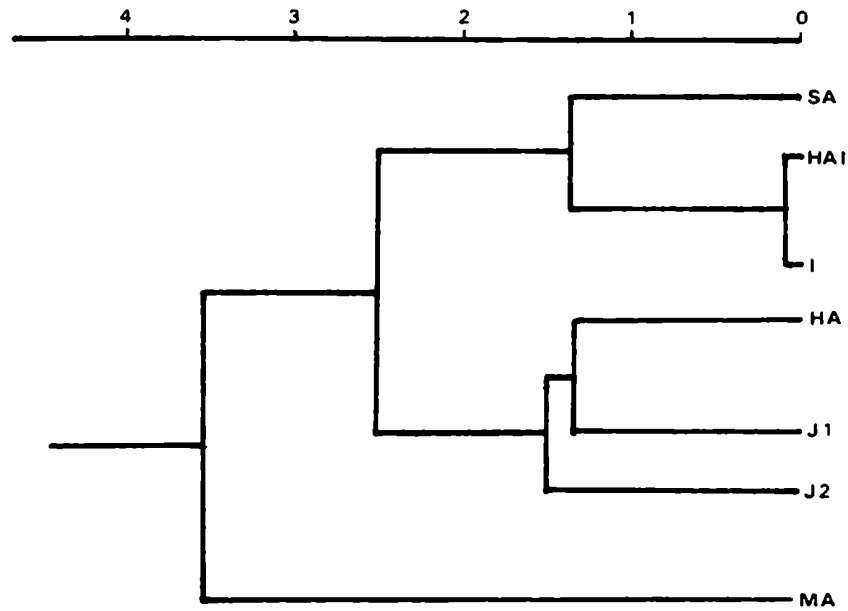


Figura 24. Grupo 2. Dendrograma realizado en base a las distancias medias interindividuales que reproduce fielmente las relaciones familiares entre los individuos jóvenes y sus madres. Referencias: MA, macho adulto; HA: hembra adulta sin infante; HAI, hembra adulta con infante; SA, hembra sub-adulta; J 1 y J 2, individuos juveniles; I, infante.

ALGUNAS CONSIDERACIONES SOBRE LAS ESTRATEGIAS DE FORRAJEJO DE A. caraya

Algunos investigadores han sugerido que los modelos teóricos de forrajeo óptimo que consideran a la energía como la moneda a maximizar, no pueden aplicarse a los animales herbívoros. Westoby (1974) propuso que el objetivo de un herbívoro generalista es optimizar el balance de nutrientes, más que maximizar la ganancia de energía en función del tiempo, debido a que la actividad de forrajeo está limitada por el tiempo de digestión más que por el tiempo de captura o búsqueda. En consecuencia la calidad del alimento sería más importante que su abundancia. Sin embargo esto es cierto solo si se considera que todas las presas potenciales tienen el mismo valor (p. ej.: todas las hojas tienen la misma disponibilidad de energía asimilable), esta es una suposición errónea y lleva a considerar que la abundancia es el factor que determina si una estructura vegetal es o no un alimento beneficioso en el contexto de las teorías de forrajeo óptimo, cuando en realidad la variabilidad específica de un mismo tipo de alimento (p. ej.: hojas) como ha sido demostrado es amplia. Una estructura vegetal puede contener una alta proporción de nutrientes y energía, sin embargo otras características pueden determinar que no sea un alimento utilizable, tales como distribución espacial, digestibilidad y defensas químicas y físicas contra la folivoria, por ejemplo: dadas dos especies A y B, la especie A puede presentar una alta disponibilidad de hojas y B una baja disponibilidad. Si se considera solamente la abundancia, suponiendo igual calidad, un animal folívoro de acuerdo con las teorías de forrajeo óptimo, debería preferir las hojas de la especie A, sin embargo las hojas de A pueden estar dispuestas de tal forma que su utilización requiera un costo energético tan alto que resultaría más beneficioso utilizar las hojas de B. Las mismas consideracio-

nes caben respecto a la digestibilidad y defensas de los vegetales contra la folivoria. Entonces no puede considerarse a la abundancia como el único factor determinante del grado de beneficio que da un alimento. Si por otro lado los alimentos más beneficiosos en términos de energía neta no contienen todos los nutrientes esenciales, el animal entonces deberá explotar alimentos que reducen posiblemente la ganancia neta de energía esperada. Así puede suponerse que el animal es subóptimo y que no cumple con las predicciones de las teorías de forrajeo óptimo. Krebs (1984) puntualizó que si existe un requerimiento de un determinado nutriente, este debe ser considerado como una restricción dentro del modelo. Según Cheverton et al. (1985) los modelos surgen de suposiciones basadas en la intuición y la información previa. La moneda se elige en base a decidir que está contribuyendo al éxito reproductivo y las restricciones surgen del conocimiento del comportamiento y la fisiología del animal, definiendo qué puede y qué no puede hacer un animal. La condición de subóptimo asignada a algunos animales puede ser entonces reducida al problema de las restricciones, un animal subóptimo es aquél que está operando bajo un mayor número de restricciones que las consideradas originalmente, Es decir que el modelo de forrajeo óptimo debe perfeccionarse, reduciendo su generalidad mediante un proceso ofólico (Cheverton et al., 1985). Así un animal que maximiza energía sujeto a la restricción de un monto mínimo de nutrientes requerido, maximiza su éxito reproductivo con el incremento de la ganancia neta de energía (Krebs, 1984).

Freeland y Janzen (1974) sugirieron que la disponibilidad de un determinado alimento para un herbívoro puede estar afectada por la presencia de compuestos secundarios. Muchos compuestos secundarios actúan inhibiendo la digestibilidad del alimento o como tóxicos, en consecuencia Freeland

y Janzen postularon que una vez que el animal ha establecido qué especies y estructuras puede comer, debería usarlas como alimento siempre que fuera posible. Así la presencia de compuestos secundarios puede restringir la disponibilidad de alimento.

Algunos primatólogos (Milton, 1980; Harrison, 1984, 1985) suponen que hay varias monedas en juego en las estrategias de forrajeo de los primates folívoros, entre ellas: maximización de la ganancia neta de energía; optimización del balance de nutrientes y minimización del consumo de compuestos secundarios. La pregunta es si hay en realidad tres monedas en juego, o son dos restricciones y una moneda dentro de una estrategia de maximización de la ganancia neta de energía. Los resultados obtenidos sugieren que el mono aullador negro como otras especies de monos aulladores, minimizan el gasto energético y seleccionan alimentos con un alto contenido de energía rápidamente asimilable (p. ej.: frutos) cuando están disponibles. Este comportamiento resulta en una maximización de la ganancia neta de energía.

El beneficio que representa un alimento depende no solo de la abundancia, sino también de la accesibilidad, determinada por su disposición espacial y las restricciones dadas por la presencia de compuestos secundarios y los requerimientos de nutrientes esenciales. En el caso del mono aullador negro pueden considerarse, entre otras, como restricciones:

1. El limitado monto de alimento que pueden comer por día.
2. El requerimiento de nutrientes probablemente ausentes en algunos alimentos que brindan una alta ganancia neta de energía.
3. La disposición en el espacio del alimento, que puede determinar un mayor o menor costo de obtención.

Una vez consideradas estas restricciones, puede analizarse la estrate-

gia de forrajeo de los monos aulladores, para establecer si la energía es la moneda a maximizar. Los modelos teóricos de forrajeo óptimo pueden dividirse en dos grupos, aquellos que predicen qué alimentos debe comer un animal y cuáles debe ignorar (Mc Arthur y Pianka, 1966; Emlen, 1966; Stenseth, 1977; Stenseth y Hansson, 1979; entre otros), por otro lado el teorema del valor marginal (Charnov, 1976) predice cuál es el tiempo óptimo que debe permanecer un animal explotando un parche de alimento.

Con respecto a la dieta óptima la teoría clásica de forrajeo óptimo predice (Krebs, 1984):

1. El animal nunca debe ignorar el alimento más beneficioso. Si se toma en cuenta la energía como moneda, los monos aulladores negros prefirieron los frutos cuando estaban disponibles, siendo éstas las estructuras vegetales con mayor contenido de energía rápidamente disponible en forma de hidratos de carbono solubles. Entonces los monos aulladores negros estarían maximizando energía al seleccionar alimentos energéticamente ricos. Por otro lado durante los períodos en que la disponibilidad de frutos fue baja, los monos aulladores utilizaron casi exclusivamente estructuras foliares como alimento, pero seleccionaron entre ellas las de más alto contenido en proteínas. El excedente ingerido de proteínas pudo ser utilizado como fuente de energía y es también factible suponer que las estructuras foliares seleccionadas tenían una mayor digestibilidad de los hidratos de carbono estructurales que las hojas no comidas (Glander, 1981).
2. Las presas de menor valor deben ser ignoradas cuando no producen beneficios. Los monos aulladores negros utilizaron con poca intensidad como alimento algunas estructuras específicas que no poseían un alto valor de energía neta disponible, en consecuencia puede pensarse que el gasto de obtención fue mayor que el beneficio. Sin embargo si se considera la restric-

ción del requerimiento de nutrientes esenciales que no están presentes en todos los alimentos, la baja intensidad con que fueron usadas esas estructuras estaría revelando que fueron explotadas como aporte de nutrientes. Por otro lado especies con abundancia de alimento potencial, como E. uniflora, no fueron usadas como alimento, debido probablemente a su difícil accesibilidad.

3. A mayor abundancia de alimentos valiosos más especialista debe ser el predador. Resulta significativo el hecho de que durante la primavera la diversidad de estructuras vegetales en la dieta fue mínima, coincidiendo con el período de mayor abundancia de recursos alimentarios estacionales, de mayor calidad que los perennes, mientras que durante otros períodos del año la diversidad de estructuras en la dieta se incrementó. Los monos aulladores negros adoptaron una doble estrategia, siendo especialistas cuando la abundancia de recursos alimentarios de alta calidad fue más alta y generalistas cuando predominaron los recursos de baja calidad. Por otra parte debe considerarse que los monos aulladores desarrollaron una estrategia de búsqueda dirigida de las fuentes de alimento. Es decir que conocían la distribución de las fuentes de alimento en el espacio, la formación de una imagen de búsqueda resulta en una ventaja adaptativa, reduciendo el costo de desplazamiento que requeriría una búsqueda al azar e incrementando el el valor de recompensa de ciertos alimentos. De esta manera es posible maximizar la ganancia explotando un alimento relativamente raro pero valioso. Los monos aulladores negros mediante esta estrategia explotaron los ejemplares de F. monokii y enredaderas asociadas como F. glabrescens. Los sectores con presencia de F. monokii representaron parches de alimento con distribución espacial y disponibilidad conocida.

En rasgos generales los monos aulladores parecen ajustarse al modelo

de la teoría clásica de forrajeo óptimo, maximizando la ganancia de energía neta en función del tiempo, mientras que los requerimientos de nutrientes esenciales y la minimización del consumo de compuestos secundarios parecen ser restricciones y no monedas. El hecho de que los monos aulladores optimicen el balance de nutrientes y minimicen la ingestión de compuestos secundarios no significa entonces que no maximicen energía, dentro de los límites que determina el monto de alimento que pueden comer diariamente.

El otro aspecto de las teorías de forrajeo óptimo consiste en explicar durante cuánto tiempo un animal debería explotar un parche de alimento. De acuerdo con el teorema del valor marginal un animal debe explotar un parche hasta que la tasa de ganancia caiga al promedio del ambiente. El modelo supone una depresión del recurso alimentario por su utilización y predice (Krebs, 1978; Krebs y Mc Cleery, 1984):

1. Conociendo la función de ganancia y el tiempo de viaje es posible predecir el tiempo de permanencia en el parche.
2. Si hay más de un tipo de parche todos deben ser reducidos a la misma tasa de ganancia marginal.
3. Si se conoce la curva de ganancia, la relación entre el tiempo de viaje y el tiempo de permanencia en el parche puede ser especificada.

En el caso del mono aullador negro que a diferencia de otros animales no posee nidos y las crías viajan con los adultos, el tiempo de permanencia en el parche es prolongado e involucra otras actividades, entonces debe reemplazarse el tiempo de permanencia en el parche por el tiempo de alimentación en el parche.

La suposición de que el mono aullador negro maximiza la ganancia de energía puede ser analizada a través del teorema del valor marginal: Dada la curva de ganancia (Cowie, 1977):

$$y = a.(1 - \exp(-b \cdot t_p))$$

Donde:

y: ganancia de energía

t_p : tiempo de alimentación en el parche

a y b: constantes

La tasa instantánea de ganancia será:

$$\frac{dy}{dt_p} = a \cdot b \cdot \exp(-b \cdot t_p)$$

El animal deberá dejar el parche cuando la tasa de ganancia caiga al promedio del ambiente, es decir:

$$\frac{dy}{dt_p} = \frac{y}{t_t + t_p}$$

Donde

t_t : tiempo de viaje al parche

Entonces:

$$a \cdot b \cdot \exp(-b \cdot t_p) = \frac{y}{t_t + t_p}$$

Reemplazando y reordenando:

$$t_t = \frac{1}{b} (\exp(b \cdot t_p) - 1) - t_p$$

Si los monos aulladores maximizan la ganancia neta de energía entonces deben hacerse ajustes en la ecuación para considerar el gasto energético por locomoción y alimentación:

$$t_t = a(1 - \exp(-b \cdot t_p))(1 + b \cdot t_p) - L / a \cdot b \cdot \exp(-b \cdot t_p) - F$$

Lamentablemente no hay un número adecuado de datos disponibles sobre el tiempo de permanencia en los parches porque pocas observaciones pudieron hacerse durante varios días seguidos desde la salida hasta la puesta de sol. Para estimar la forma de la curva de ganancia se consideraron los da-

tos obtenidos en verano, en días con 12 o más horas de observación. La ganancia media neta de energía fue estimada en $90 \text{ Kcal} \cdot \text{Kg}^{-1} \cdot \text{día}^{-1}$, considerando los requerimientos mínimos diarios y que cada día los aulladores consumen alimento por ese valor, dado que el monto diario de alimento que pueden comer diariamente está limitado por el tiempo de digestión. Los valores obtenidos se ajustaron a una función exponencial (tabla 33).

En la figura 25 se muestra la relación entre el tiempo medio de viaje y el tiempo de alimentación en el parche. La curva discontinua representa la solución óptima para la ganancia bruta de energía y la curva continua para la ganancia neta de energía. El tiempo que los monos aulladores se alimentaron en los parches fue de entre 2.9 y 3.9 horas y aparece muy próximo a la curva de ganancia neta. Este resultado aunque especulativo por la falta de datos disponibles, sugiere que los monos aulladores explotaron los parches de alimento de la manera predicha por el teorema del valor marginal, maximizando la ganancia neta de energía. Los monos aulladores en consecuencia estimarían la ganancia en el parche y la tasa de ganancia promedio en el ambiente, esto lleva a suponer de acuerdo con Cowie (1977) un conocimiento a cada instante de la curva de ganancia a través de una ventana de memoria. Si el ambiente es estable y los cambios predecibles, una memoria larga puede resultar en una precisa medida de la tasa de captura instantánea. Los resultados obtenidos son especulativos y deben realizarse mediciones más precisas. Al mismo tiempo se hacen necesarios estudios en condiciones experimentales para conocer la capacidad de memoria del mono aullador negro y los mecanismos de evaluación de la tasa de recompensa del parche. En conclusión los resultados obtenidos sugieren que los monos aulladores negros como otras especies responden a las predicciones de los modelos de forrajeo óptimo que toman a la energía como moneda.

[Handwritten signature]

[Handwritten signature]

Tiempo en horas de alimentación en el parcho

<u>Dfa</u>	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>
I	0.97	1.33	2.07	2.70
II	1.11	1.50	2.07	—
III	1.15	1.93	—	—
Media	1.07	1.59	2.07	2.70
Acumulación	1.07	2.66	4.73	7.43
Ganancia (Kcal)	90	180	270	360

Tabla 33. Tiempo en horas de alimentación en los parchos, obtenidos en las observaciones de verano. Se consideran solamente las observaciones en que se registró la llegada y el abandono del parcho y los monos fueron observados durante al menos 12 horas en cada día.

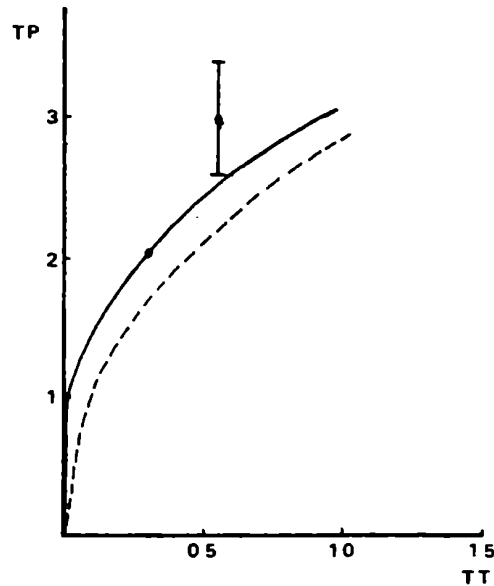


Figura 25. Relación entre tiempo medio de viaje (TT) y tiempo medio de alimentación en los parches (TP). La curva discontinua representa la solución óptima para la ganancia bruta de energía y la curva continua para la ganancia neta. Referencias: $L = 11.92 \text{ Koal.Kg}^{-1} \cdot \text{hora}^{-1}$; $F = 7.08 \text{ Koal.Kg}^{-1} \cdot \text{hora}^{-1}$; L y F representan el gasto calórico por locomoción y alimentación; $a = 451$; $b = 0.198$.

BIBLIOGRAFIA

- Altmann, S., 1959. Field observations on a howling monkey society II. Population characteristics. *J. Mamm.* 40(3): 317 - 330.
- Altmann, J., 1974. Observational study of behavior: Sampling methods. *Behavior* 49: 227 - 267.
- Burgos, J. J., 1970. El clima de la región noreste de la República Argentina en relación con la vegetación natural y el suelo. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica.*
- Cabrera, A., 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. *Encic. Arg. de Agric. y Jard.* 2° ed. Tomo II. 85 pp. Acme, Buenos Aires.
- Cabrera, A., J. Yepes, 1960. Mamíferos sudamericanos. 2° ed. pp: 106 - 110 Edit. Ediar.
- Carpenter, C. R., 1934. A field study of the behavior and social relations of howling monkeys (*Alouatta palliata*). *Comp. Psychol. Monogr.* 10: 1 - 168.
- Charnov, E. L., 1976. Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theor. Pop. Biol.*, 9: 129 - 136.
- Cheverton, J., A. Kacelnio, J. R. Krebs, 1985. Optimal foraging: constraint and currencies. *Forstschritte der Zoologie Bd 31.* Holldobler Lindauer (Hrsg). *Experimental Behavioral Ecology.* G. Fischer Verlag - Stuttgart. N.Y., pp: 109 - 126.
- Clutton-Brock, T. H., 1974. Primate social organisation and ecology. *Nature*, 250: 539 - 542.
- Clutton-Brock, T. H., P. H. Harvey, 1977. Species differences in feeding and ranging behaviour in primates. En: *Primate ecology: Studies on feeding and ranging behaviour in Lemurs, Monkeys and Apes.* Clutton-Brock, T. H. ed., Academic Press, London, pp: 557 - 579.
- Coelho, A. M., Jr., 1974. Socio-bioenergetic and sexual dimorphism in primates. *Primates*, 15(2-3): 263 - 269.

- Coelho, A. M., Jr., C. Bramblett, L. B. Quirk, S. Bramblett, 1976. Resource availability and population density in primates: A socio-bioenergetic analysis of the energy budgets of guatemalan howler and spider monkeys. *Primates*, 17(1): 63 - 80.
- Coelho, A. M., Jr., C. A. Bramblett, L. B. Quirk, 1977. Social organisation and food resource availability un primates: A socio-bioenergetic analysis of diet and disease hypotheses. *Am. J. Phys. Anthrop.*, 46(2): 253 - 264.
- Coelho, A. M., Jr., C. A. Bramblett, L. B. Quirk, 1979. Activity patterns in howler and spider monkeys: An application of socio-bioenergetic method. *En: Primate ecology and Human origins: Ecological influences on social organisation*, Bernstein, I., E. O. Smith eds. Garland press, pp: 351-363.
- Cowie, R. J., 1977. Optimal foraging in grt tits (Parus major). *Nature* 268: 137 - 139.
- Crockett, C. M., 1982. Behavioral ecology of the red howlers in two deciduous habitats. Text of a presentation prepared for the symposium "Biological adaptations of Alouatta in the northern neotropics" at the IX th Congress of the International Primatological Society, Atlanta, August, 1982.
- Crook, J. H., J. S. Gartlan, 1966. Evolution of primate societies. *Nature*, 210: 1200 - 1203.
- De Vore, I., 1963. A comparison of the ecology and behavior of monkeys and apes. *Classification and Human evolution*. Aldine Publ. Co. Wenner-Green Foundation for Anthropological Research Inc.
- Eisenberg, J. F., 1980. Habitat, economy and society: Some correlations and hypotheses for the neotropical primates. *En: Primates ecology and Human origins: Ecological influences on social organisation*, Bernstein, I. S., E. O. Smith, eds., pp: 215 - 262.

- Eisenberg, J. F., N. A. Muckenhirn, R. Rudran, 1972. The relation between ecology and social structure in primates. *Science* 176: 863 - 874.
- Emlen, J. M., 1966. The role of time and energy in food preferences. *Am. Nat.* 100: 611 - 617.
- Eskuche, U., 1982. Noreste y Chaco húmedo. Conferencia del simposio de conservación de la vegetación natural de la R. A., 18° Jornadas Argentinas de Botánica, Tucuman.
- Feeny, P., 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrient as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology* 51: 565 - 581.
- Fraenkel, G. S., 1959. The raison d'etre of secondary plant substances. *Science* 129: 1466 - 1470.
- Freeland, W. J., D. H. Janzen, 1974. Strategies in herbivory by mammals: The role of plant secondary compounds. *Am. Nat.* 108: 269 - 289.
- Gaulin, S. J., C. K. Gaulin, 1982. Behavioral ecology of Alouatta seniculus in andean cloud forest. *Int. J. Primatol.* 3(1): 1 - 32.
- Glander, K. E., 1975. Habitat description and resource utilization: A preliminary report on mantled howling monkey ecology. En: *Socioecology and psychology of primates*. Tuttle, R. H. ed., The Hague Mouton, pp: 37 - 57.
- Glander, K. E., 1981. Feeding patterns in mantled howling monkeys. En: *Foraging behavior: Ecological, ethological and psychological approaches*. Kamil, A. ed., Garland press, N. Y., pp: 231 - 259.
- Glander, K. E., 1982. The impact of plant secondary compounds on primate feeding behavior. *Yearb. Phys. Anthropol.*, 25: 1 - 18.
- Hall, K. R., 1965. Behavior and ecology of the wild Patas monkey (Erythrocebus patas) in Uganda. En: *The Baboon in medical research*. Vagtborg, Austin, H. ed., University of texas press, pp: 32 - 119.
- Hamilton, W. J., R. E. Buskirk, W. H. Buskirk, 1978. Omnivory and utilization of food resources by Chaoma baboons Papio ursinus. *Am. Nat.* 112: 911 - 924.

- Harrison, M. J. S., 1983. Patterns of range use by the green monkey, Cercopithecus sabaesus, at Mt. Assirik, Senegal. *Folia Primatol.* 41: 157 - 179.
- Harrison, M. J., 1984. Optimal foraging strategies in the diet of the green monkey, Cercopithecus sabaesus, at Mt. Assirik, Senegal. *Int. J. Primatol.* 5(5): 435 - 471.
- Harrison, M. J. S., 1985. Time budget of the green monkey, Cercopithecus sabaesus: Some optimal strategies., *Int. J. Primatol.* 6(4): 351 - 376.
- Hershkovitz, P., 1977. Geography and platyrrhine - catarrhine relationships
En: *Living New World Monkeys. (Platirrhini). Vol. 1: 67 - 72.*
- Hladik, C. M., 1978. Adaptative strategies of primates in relating to leaf eating. En: *The ecology of arboreal folivores.*, Montgomery, G. G., ed., Smithsonian Institution Press. pp: 373 - 396.
- Hladik, A., C. M. Hladik, 1969. Papports trophiques éntre végétation et primates dnas la forêt de Barro Colorado. (Panamá). *Terre et vie.* I: 25 - 117.
- Hladik, C. M., A. Hladik, J. Bousset, P. Valdebouze, G. Viroben, J. Delort-Laval, 1971. Le regimé alimentaire des preimates de l'ile de Barro Colorado (Panamá). *Folia Primatol.* 16: 85 - 122.
- Holdridge, L. R., 1967. *Life zone ecology.*, Trop. So. Ctr. San José, Costa Rica.
- Kershaw, K. A., 1973. *Quantitative and dynamic plant ecology.*, London. William Clowes.
- Kleiber, M., 1972. *Bioenergética animal. Acribia.* Barcelona. 428 pp.
- Krebs, J. R., 1978. Optimal foraging: Decision rules for predators. En: *Behavioural ecology.* Krebs, J. R., N. B. Davies eds., Blackwell, Oxford, London.

- Krebs, J. R., R. H. Mc Cleery, 1984. Optimization in behavioural ecology. En: Behavioural ecology. An evolutionary approach. Krebs, J. R., N. B. Davies eds., Glaskw. Sci. Publ. 2° edición. pp: 91 - 121.
- Lamprecht, H., 1962. Ensayo sobre unos métodos para el análisis estructural de los bosques tropicales. Acta Científica Venezolana. 13(2): 57 - 65.
- Mc Arthur, R. H., E. R. Pianka, 1966. On optimal use of a patchy environment. Am. Nat. 100(916): 603 - 610.
- Marsh, C., 1981. Time budget of Tana river red colobus. Folia Priatol. 35: 30 - 50.
- Milton, K., 1979. Factors influencing leaf choice by howler monkeys: A test of some hypotheses of food selection by generalist herbivores. Am. Nat. 114: 362 - 378.
- Milton, K., 1980. The foraging strategy of howler monkeys: A study in primate economics. Columbia University press, N. Y. 165 pp.
- Milton, K., T. Casey, K. Casey, 1979. The basal metabolism of mantled howler monkey (Alouatta palliata). J. Mamm., 60(2): 373 - 376.
- Milton, K., F. Dintzis, 1981. Nitrogen-to-protein conversion factors for tropical plant samples. Biotropica 13(3): 177 - 181.
- Milton, K., M. L. May, 1976. Body Weight, diet and home range area in primates. Nature 259: 459 - 462.
- Milton, K., P. J. Van Soest, J. B. Robertson, 1980. Digestive efficiencies of wild howler monkeys., Physiol. Zool., 53(4): 402 - 409.
- Mitani, J. C., P. S. Rodman, 1979. Territoriality: The relation of ranging pattern and home range size to defendability with an analysis of territoriality among primate species., Behav. Ecol. Sociobiol., 5: 241 - 251.
- Mittermeier, R. A., A. F. Coimbra-Filho, 1981. Ecology and behavior of neotropical primates. Academia Brasileira de Ciencias, R. de Janeiro, Vol I, 496 pp.

- Moreno-Black, G. S., E. F. Bent, 1982. Secondary compounds in the diet of Colobus angolensis., Afr. J. Ecol., 20: 29 - 36.
- Müller, L., 1961. Un aparato microkjeldahl simple para análisis rutinarios rápidos de materias vegetales. Turrialba 11(1): 17 - 25.
- Nagy, K., K. Milton, 1979. Aspects of dietary quality, nutrient assimilation and water balance in wild howler monkeys (Alouatta palliata). Oecologia (Berl.) 39: 249 - 258.
- Norberg, R. A., 1977. An ecological theory on foraging time and energetics. J. Anim. Ecol. 46: 511 - 529.
- Opler, P., 1978. Interaction of plant life history components as related to arboreal herbivory. En: The ecology of arboreal folivores. Montgomery G. G., ed., Smithsonian Institution Press, pp: 23 - 32.
- Piantanida, M., S. Puig, N. Nanni, F. Rossi, L. Cavanna, S. Mazzuchelli, A. Gil, 1984. Introducción al estudio de la ecología y etología del mono aullador (Alouatta caraya) en condiciones naturales., Rev. MACN III (3): 163 - 191.
- Pielou, E. C., 1966. Shannon's formula as a measure of specific diversity: Its use and misuse., Am. Nat. 100(914): 463 - 465.
- Popolizio, E., 1977. Contribución a la geomorfología de Corrientes. Geociencias VII y VIII. UNNE., Resistencia, Chaco.
- Raemakers, J. J., 1980. Causes of variation between months in the distance travelled daily by Gibbons. Folia Primatol. 34: 46 - 60.
- Rudran, R., 1978. Socioecology of the blue monkeys (Cercoopithecus mitis sthlinmanni) of the Kibale forest, Uganda. Smithsonian Institution Press. Contributions to zoology N° 249, 88 pp..
- Rumiz, D. I., 1985. Ecología poblacional de Alouatta caraya en el norte de Argentina. Trabajo de tesis para optar al título de Doctor en Ciencias Naturales, orientación ecología. UNNLP. Fac. Cs. Nat. y Museo. (Manuscrito).

- Schlichte, H. J., 1978. A preliminary report on the habitat utilization of a group of howler monkeys (Alouatta villosa pigra) in the National Park of Tikal, Guatemala. En: The ecology of arboreal folivores. Montgomery, G. G. ed., Smithsonian Institution Press, pp: 551 - 559.
- Smith, D., 1969. Removing and analysing nonstructural carbohydrates from plant tissues., Coll. of Agricult. and Life Sciences., pp: 1 - 11.
- Sokal, R. R., F. Rohlf, 1979. Biometria: Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica., H. Blume, ed., Madrid., 832 pp.
- Stenseth, N., 1977. Modelling the population dynamics of voles: models as research tools., Oikos, 29: 449 - 456.
- Stenseth, N., L. Hansson, 1979. Optimal food selection: A graphic model. Am. Nat., 113: 373 - 389.
- Struhsaker, T. T., 1975. The red colobus monkey. Univ. of Chicago Press. Wildlife Behavior and Ecology Series., 311 pp.
- Tinbergen, N., 1960. The evolution of behavior in gulls., Sci. Amer., 203 (6): 118 - 126.
- Tucker, V. A., 1970. Energetic cost of locomotion in animals., Comp. Biochem. Physiol., 34: 841 - 846.
- Waterman, P. G., G. M. Choo, 1981. The effects of digestibility-reducing compounds in leaves on food selection by some Colobinae., Malays. Appl. Biol., 10(2): 147 - 162.
- Westoby, M., 1974. An analysis of diet selection by large generalist herbivores., Am. Nat., 108: 290 - 304.
- Wolfheim, J., 1983. Primates of the world: distribution, abundance and conservation., Univ. of Chicago Press, Seattle and London. 831 pp.
- Zunino, G. E., S. C. Chalukian, D. I. Rumiz, en prensa. Infanticidio y desaparición de infantes asociados al reemplazo de machos en grupos de Alouatta caraya. En: A primatología no Brasil., Vol II., M. T. de Mello ed.