

Tesis Doctoral

Ecología nutricional del mono aullador negro y dorado (*Alouatta caraya*) en el límite sur de su distribución

Fernández, Vanina Alejandra

2014-12-19

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:

Fernández, Vanina Alejandra. (2014-12-19). Ecología nutricional del mono aullador negro y dorado (*Alouatta caraya*) en el límite sur de su distribución. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Fernández, Vanina Alejandra. "Ecología nutricional del mono aullador negro y dorado (*Alouatta caraya*) en el límite sur de su distribución". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2014-12-19.



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

**Ecología nutricional del mono aullador negro y
dorado (*Alouatta caraya*) en el límite sur de su
distribución**

Tesis a presentar para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos

Aires en el área **CIENCIAS BIOLÓGICAS**

Lic. Vanina Alejandra Fernández

Director de tesis: Dr. Martín Kowalewski

Consejero de Estudios: Dr. Juan Carlos Reboreda

Lugar de trabajo: Estación Biológica Corrientes – Museo Argentino de Ciencias
Naturales “Bernardino Rivadavia”

Buenos Aires, diciembre 2014

*A mi papá, Alejandro, y a Pablo, mi compañero de vida, por su amor y apoyo
incondicional*

*A todos los que lucharon y luchan cada día en defensa de la educación pública,
por darme la oportunidad de llegar hasta acá*

<i>Índice de Figuras</i>	v
<i>Índice de Tablas</i>	vii
AGRADECIMIENTOS	ix
RESUMEN	xii
ABSTRACT	xiv
Capítulo 1. Introducción general	1
1.1. INTRODUCCION	1
1.2. OBJETIVOS Y ESTRUCTURA DE LA TESIS.....	5
1.2.1. Objetivo 1.....	5
1.2.2. Objetivo 2	6
1.3. El género <i>Alouatta</i> : características	7
1.3.1. Modelo de estudio: El mono aullador negro y dorado (<i>Alouatta caraya</i>).....	9
1.4. MATERIALES Y MÉTODOS GENERALES.....	10
1.4.1. Sitio de estudio.....	10
1.4.2. Grupos de estudio	13
1.4.3. Observaciones comportamentales generales.....	15
1.5. DESCRIPCIÓN DEL PATRÓN DE ACTIVIDADES DIARIO	19
1.5.1. Descanso	19
1.5.2. Movimiento.....	20
1.5.3. Interacciones sociales	20
Capítulo 2. Ecología de la alimentación en <i>Alouatta caraya</i>: patrones de selección del alimento y su relación con la disponibilidad	25
2.1. INTRODUCCIÓN	25
2.2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	28
2.2.1. Composición florística, análisis estructural y disposición espacial de la vegetación	28
2.2.2. Disponibilidad estacional del alimento	29
2.2.3. Ecología de la alimentación.....	31
2.2.4. Preferencias alimentarias.....	33
2.2.5. Análisis de los datos	34
2.3. RESULTADOS	35
2.3.1. Composición florística y análisis estructural de la vegetación.....	35
2.3.2. Análisis fenológicos de la vegetación y disponibilidad de alimento	38

2.3.3. Ecología de la alimentación: Variación mensual de la composición de la dieta	41
2.3.3.1. Diferencias generales entre sexos y grupos de estudio	41
2.3.3.2. Diferencias en el consumo de estructuras (tiempo invertido en la alimentación)	43
2.3.3.3. Variación del tiempo invertido en alimentación y su relación con la disponibilidad de las diferentes estructuras.....	47
2.3.3.4. Diferencias en el consumo de estructuras (variable: biomasa)	50
2.3.3.5. Tiempo de alimentación versus consumo de biomasa (peso seco).....	54
2.3.4. Preferencias alimentarias.....	55
2.4. DISCUSIÓN.....	60
2.4.1. Cambios estacionales en la disponibilidad del alimento.	60
2.4.2. Variación mensual en el tiempo invertido en alimentación	61
2.4.3. Variación mensual en el tiempo invertido en la alimentación de diferentes estructuras y su relación con la disponibilidad espacial y temporal	61
2.4.4. Variación mensual en la biomasa ingerida de diferentes estructuras	63
2.4.5. Diferencias entre sexos	66
2.4.5. Tiempo de alimentación versus consumo de biomasa:	68
2.5. CONCLUSIONES	69
<i>Capítulo 3. Ecología nutricional en monos aulladores negros y dorados Alouatta caraya</i>	73
3.1. INTRODUCCIÓN	73
3.1.1. Marcos teóricos utilizados en Ecología Nutricional	75
3.1.1.1. El marco teórico de la Geometría Nutricional	78
3.2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	87
3.2.1. Análisis químicos y cálculos del consumo de macronutrientes	87
3.2.2. Análisis de los datos	92
3.2.2.1. Disponibilidad de macronutrientes.....	92
3.2.2.2. Consumo de macronutrientes	92
3.2.2.3. Geometría Nutricional e Hipótesis del efecto palanca de la proteína.....	93
3.2.2.4. Análisis estadísticos.....	94
3.3. RESULTADOS	95
3.3.1. Composición nutricional de los alimentos	95
3.3.1.1. Variación estacional en la composición nutricional de los alimentos	98
3.3.2. Consumo diario de Energía y macronutrientes.....	101

3.3.3. Análisis geométrico del consumo de macronutrientes.....	106
3.3.3.1. Estacionalidad del balance en el consumo de macronutrientes.....	112
3.3.3.2. Relación entre el consumo de macronutrientes y el balance nutricional de los alimentos.....	114
3.3.4. Diversidad de la dieta.....	122
3.3.5. Hipótesis del efecto palanca de la proteína.....	124
3.4. DISCUSIÓN.....	128
3.4.1. El consumo de macronutrientes y Energía y su relación con la disponibilidad	129
3.4.2. Balance de macronutrientes y Energía	130
3.4.2.2. Consumo de Energía y la hipótesis del efecto palanca de la proteína.....	132
3.5. CONCLUSIÓN	139
3.5.1. ¿Los monos aulladores negros y dorados regulan el consumo de nutrientes?.....	141
3.5.2. ¿Cuál es la regla de compromiso para esta especie?.....	141
3.5.3. ¿Cómo resuelven el exceso de nutrientes?	143
<i>Capítulo 4. Discusión y conclusiones finales</i>	<i>146</i>
4.1. Comentarios finales.....	149
<i>Anexo</i>	<i>163</i>

Índice de Figuras

Figura 1. Grupo de <i>Alouatta caraya</i> en el sitio de estudio.	10
Figura 2. Ubicación del sitio de estudio	12
Figura 3. Climatograma 2008-2010	12
Figura 4. Ubicación de la grilla dentro de las áreas de acción de ambos grupos	17
Figura 5. Patrón de actividades	22
Figura 6. Secuencia de colecta de alimentos ingeridos por los individuos focales.	32
Figura 7. Disponibilidad mensual de las distintas fenofases para especies arbóreas	39
Figura 8. Disponibilidad mensual de las distintas fenofases para lianas.	40
Figura 9. Disponibilidad mensual de las distintas fenofases para la especie de palmera <i>Acrocomia aculeata</i>	41
Figura 10. Proporción de tiempo diario dedicado a la alimentación	43
Figura 11. Variación mensual general en el porcentaje de tiempo invertido en la alimentación de cada tipo de estructura en ambos grupos y sexos.	46
Figura 12. Variación mensual de la relación entre el tiempo invertido en la alimentación de diferentes estructuras y su disponibilidad en el ambiente.	49
Figura 13. Consumo de biomasa (basado en gr. peso seco) y Consumo de biomasa/mmc (basado en gr. peso seco) en los diferentes meses	52
Figura 14. Variación mensual en el porcentaje de consumo de alimento (gramos de peso seco consumidos diariamente) de cada tipo de estructura en el Grupo S y T.....	53
Figura 15. Comparación entre el porcentaje de tiempo invertido en alimentación y su equivalente en consumo de biomasa (peso seco)	55
Figura 16. Esquema utilizando la Geometría Nutricional de los resultados esperados cuando los animales consumen alimentos que contienen diferentes proporciones de (P) proteína en relación con la Energía no proteica (ENP).	79
Figura 17. Representación gráfica de un espacio nutricional bidimensional, que representa el consumo de Energía no proteica (carbohidratos y lípidos) versus el consumo de proteína	83
Figura 18. Hipótesis del efecto palanca de la proteína.	87
Figura 19. Composición nutricional (media \pm E.E) de los alimentos ingeridos por los monos aulladores negros y dorados en los alrededores de la EBCo, Corrientes, Argentina	97
Figura 20. Composición de macronutrientes (en proporción) que contiene cada estructura consumida por los monos aulladores negros y dorados en los alrededores de la EBCo, Corrientes, Argentina.	98
Figura 21. Variación mensual en la disponibilidad de a) carbohidratos no estructurales (CNE) y fibra neutra detergente (FDN) y b) proteína disponible y lípidos.	99
Figura 22. Variación mensual en el consumo diario promedio de macronutrientes por los monos aulladores negros y dorados en los alrededores de la EBCo, Corrientes, Argentina	105

Figura 23. Coeficientes de variación (CV) mensuales calculados a partir del consumo diario de macronutrientes de individuos de <i>A. caraya</i> (n=6) que habitan en los alrededores de la EBCo, Corrientes, Argentina y el CV total (entre meses, n=7)	105
Figura 24. Gráfico de cajas para el consumo diario a) Energía, b) Energía no proteica (ENP), c) proteína (P) y d) de la proporción entre el consumo de proteína en relación al consumo de Energía no proteica (P:ENP).....	108
Figura 25. Consumo diario individual promedio observado de proteína en relación al consumo de Energía no proteica (P:ENP) durante el período de estudio.....	111
Figura 26. Representación gráfica del espacio nutricional bidimensional representado por el consumo de Energía no proteica (ENP: carbohidratos, lípidos y la fracción proveniente de la fermentación de la fibra) y el consumo de proteína).	114
Figura 27. Relación porcentual entre el contenido de Energía no proteica (ENP) y proteína (P) de los alimentos consumidos por los monos aulladores negros y dorados en invierno y primavera.....	119
Figura 28. Trayectorias individuales (<i>a-g</i>) y estacionales (<i>h e i</i>) utilizadas para alcanzar el objetivo nutricional.....	120
Figura 29. Número de pasos involucrados en las trayectorias nutricionales utilizadas por los individuos focales mensualmente	122
Figura 30. Diversidad de la dieta (especie/ítem) según el índice Shannon – Wiener para machos y hembras de ambos grupos.	124
Figura 31. Consumo mensual observado de cada individuo focal de Energía no proteica (ENP) en relación al contenido de proteína en la dieta.....	126
Figura 32. Consumo mensual observado de Energía no proteica (ENP) en relación al contenido de proteína en la dieta en invierno y primavera.	126
Figura 33. Consumo de a) Energía, b) del balance entre la Energía no proteica y la proteína (ENP:P) y c) la cantidad de proteína (P) y su relación con el consumo de biomasa en función del tiempo	136
Figura 34. Espacio nutricional formado por el consumo de macronutrientes y energía informados hasta el momento en primates	145

Índice de Tablas

Tabla 1. Categoría de sexo y edad de los dos grupos incluidos en este estudio	13
Tabla 2. Estado reproductivo de las hembras incluidas en este estudio. G: gestación; L: con cría lactante	18
Tabla 3. Tiempo mensual promedio que cada individuo focal dedicó a cópulas, encuentros intergrupo e interacciones sociales afiliativas y agonistas.	22
Tabla 4. Porcentaje promedio del presupuesto de actividades diario invertido en diferentes actividades para monos aulladores negros y dorados (<i>A. caraya</i>) que habitan en Argentina	24
Tabla 5 Resultados del análisis estructural para las especies arbóreas registradas dentro del área de estudio	36
Tabla 6. Resultados del análisis de Modelos Lineales Mixtos (MLM) para medidas repetidas para el porcentaje de tiempo diario dedicado a la alimentación	42
Tabla 7. Porcentaje de tiempo diario dedicado a la alimentación.	45
Tabla 8. Resultados del análisis de Modelos Lineales Mixtos (MLM) para medidas repetidas para la alimentación	51
Tabla 9. Prueba T pareada para la comparación entre el porcentaje de tiempo invertido en alimentación y su equivalente en consumo de biomasa (gr)	54
Tabla 10. Índices mensuales de I_{vlev} para el porcentaje diario de consumo (basado en peso seco) de las especies seleccionadas preferencialmente	59
Tabla 11. Peso, dimorfismo sexual y biomasa ingerida en especies de primates no humanos en las que se han realizado estudios de ecología nutricional.	65
Tabla 12. Composición nutricional (media \pm E.E) de los alimentos ingeridos por los monos aulladores negros y dorados en los alrededores de la EBCo	100
Tabla 13. Coeficientes de variación de la composición nutricional de las diferentes estructuras utilizadas como alimento.....	101
Tabla 14. Comparación de los macronutrientes y Energía para 10 especies de alimentos de los que se alimentaron de la misma estructura en ambas estaciones	101
Tabla 15. Consumo medio en cada estación de Energía, Energía no proteica (ENP), proteína (P) y la relación entre el consumo de Energía no proteica y proteína y proteína.	109
Tabla 16. Correlaciones de Spearman entre el índice de preferencia de I_{vlev} y el porcentaje de proteína (PD), carbohidratos no estructurales (CNE), lípidos, fibra en detergente neutro (FDN), Energía y la proporción de proteína respecto al contenido de fibra de los alimentos.	110
Tabla 17. Valores de las medias ajustadas y desviaciones estándares para las interacciones Grupo \times Mes y Sexo \times Mes en el consumo de P:ENP.....	111
Tabla 18. Consumo medio en cada estación de Energía, Energía no proteica (ENP), proteína (P) y la relación entre el consumo de Energía no proteica y proteína.	117
Tabla 19. Resultados del análisis de Modelos Lineales Mixtos (MLM) para medidas repetidas para la diversidad mensual de la dieta.	123

Tabla 20. Resultados MLM para el contenido de proteína en invierno y primavera.	125
Tabla 21. Prueba de T muestras apareadas para los valores promedio de consumo de Energía no proteica (ENP) observado y esperado.	127
Tabla 22. Información sobre consumo de nutrientes, energía, proporción de frutos en la dieta (medidos en tiempo y biomasa), relación entre el consumo de Energía no proteica y consumo de proteína (ENP:P) para los trabajos sobre ecología nutricional de primates en donde se informa un patrón de regulación de nutrientes.....	137

AGRADECIMIENTOS

Este momento, el de escribir estas palabras, me obliga a hacer un repaso de todo lo que significaron estos 6 años en mi vida. Cuando empecé esta tesis alguien me dijo que estaba comenzando el período más solitario de mi carrera. Sin embargo, si hay algo que puedo decir en este momento, es que fueron muchas las personas que desde diferentes lugares ayudaron a que esta tesis fuera posible. A esa red de afectos, que me sostuvo y acompañó durante todo este tramo de mi vida: ¡Gracias, muchas gracias!

Entre todas estas personas, quisiera agradecerles a algunas de ellas en particular:

A Pablo Arístide, mi compañero de vida, porque sin él esta tesis no hubiera sido posible. Pablo no solo me ha apoyado todos estos años como mi pareja, sino que ha participado activamente en el desarrollo de esta tesis, acompañándome al campo, tomando datos, encargándose de cuestiones logísticas, leyendo el manuscrito, ayudándome a seguir cuando ya no podía más... Gracias Pabli, por seguir caminando juntos.

A mi papá, Alejandro, por absolutamente todo lo que hizo en la vida para que cada uno de nosotros, mis hermanos y yo, pudiéramos seguir el camino que eligió. A mi familia, toda, la de sangre y la del corazón. A mis hermanos, a Mimi, a mis abuelos y a mis sobrinitos. A Silvia y Carlos -mis suegros-, a Carli, Lele, Tomi, Luz y Cami -mis cuñados y cuñadas-, por todo, en especial por apoyarme, contenerme -y soportarme- durante este duro período de escritura. A mis tíos, tías, primos y primas, por el aguante de siempre. ¡Gracias Lele, por las horas de discusión!

A mi director, Martín Kowalewski, por haber confiado en mí hace 11 años y darme la oportunidad de cumplir mi sueño de trabajar con primates. A Gabriel Zunino, por su ayuda y por presentarme a las becas de CONICET. A mis compañeras de la EBCo, Mariela Martínez, Carolina Ramírez Orjuela, Amparo Pérez Rueda y Mariana Raño, por todas las experiencias que compartimos y el aguante en los momentos necesarios. En especial, a Romina Pavé, con quien compartí gran parte de mi trabajo de campo, porque todo lo que aprendimos, sufrimos y disfrutamos juntas va a formar parte de los recuerdos más lindos de mi vida.

A los técnicos de la EBCo, por ayudarme siempre que lo necesité, por los mates y asados “revitalizantes” del alma, por abrirme las puertas de su casa y de sus familias: Poló, Miguel, Chupali, Ezequiel y Baroncho. A Guichi, Tato y a toda su familia. Gracias a todos por ser mi familia lejos de casa. El cariño que nos dieron fue un pilar fundamental en los años que vivimos en San Cayetano, Corrientes.

A todos los asistentes de campo. Gracias por soportar el calor, los mosquitos y las condiciones extremas en las que se desarrolló el trabajo de campo, siempre con buena actitud y compromiso por este proyecto. En especial a Laura Wolfenson e Iracema Zacarías, por trabajar en el campo conmigo a la par, haciéndose cargo de este proyecto como si fuera suyo. Por seguirme por el medio de las lagunas, con el agua al pecho, con millones de mosquitos, pero siempre con buena onda y empuje. Por ser mi cable a tierra en los momentos más complicados ¡Gracias chicas por todo el aguante!

A la Dra. Jessica Rothman y a todo el equipo -en especial a Margaret Bryer y Scott Williams- del *Nutritional Ecological Lab, Hunter College of the City University of New York*. Gracias por haber apoyado mi tesis doctoral, por recibirme en el laboratorio y enseñarme todo lo me enseñaron. Gracias infinitas a la Dra. Rothman por seguir apoyándome en mis nuevos proyectos.

A Nicoletta Righini, por todas las horas de discusión, por ayudarme con mis datos y mis muestras, por leer mis manuscritos, por el intercambio de ideas, por escuchar todos mis delirios, por estar ahí siempre que la necesité. Indudablemente, uno de los mejores resultados de esta tesis es su amistad.

Al Grupo de Genética y Ecología en Conservación y Biodiversidad (GECobi): Patricia Mirol, Javier Pereira, Jimena Gómez Fernández, Alberto Fameli y Laura Wolfenson. Gracias por adoptarme, por el aguante y la ayuda... ¡por todo! Es una felicidad enorme ser parte de su grupo.

A mis hermanos de la vida, Mariela Martínez y Javier Zorrilla de San Martín por su amistad, sus abrazos y palabras de aliento. No importa cuán lejos estén, siempre están cerca. A todos mis amigos y amigas, a mis sobrinitos del corazón, gracias por comprender todas mis ausencias, por la paciencia y el aguante. A Luciana Lucchina y Guillermo Bernabó, por hacer llevadera y divertida la escritura de esta tesis (¡Gracias chicos por el aguante!).

A Titina y Mario Gallo y a Juan Bártoli, por alojarme en su casa durante mi estadía en la Isla del Cerrito, Chaco. Gracias en particular a Titina y a Mario, por sacarme de más de un apuro y por todas las cosas ricas que nos convidaron, cosas que siempre fueron un mimo enorme para los días más duros de campo.

A Graciela y Mabel, las secretarias del Depto. De Ecología, Genética y Evolución (FCEyN-UBA), por ayudarme en todos los trámites siempre con buena onda. Sin su ayuda nunca hubiera llegado a tiempo.

Este proyecto no hubiera sido posible sin las becas del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICET) y sin las siguientes becas y

premios: *International Primatological Society's Martha J. Galante Award*; "*Sigma Xi Committee on Grants-in-Aid of Research*", *The Scientific Research Society*; *Latin American Student Field Research Award*, *The American Society of Mammalogists*. Gracias a todos ellos y al Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" por el apoyo.

Por último, mi agradecimiento y reconocimiento infinito a todas las personas que han luchado en defensa de la educación pública. Gracias por darnos la oportunidad de estudiar y de seguir nuestros sueños.

RESUMEN

Los primates, consumen alimentos que varían ampliamente en su composición de macronutrientes. En este sentido, se han planteado varios modelos para explicar los patrones alimentarios en primates, cuyas diferencias residen en el enfoque que han utilizado para evaluar y definir la “meta” nutricional de los individuos. Mientras los enfoques tradicionales se centran en modelos de optimización, en los cuales se maximiza la “recompensa” por una decisión referida a la selección del alimento (e.g. Energía), el “*Geometric Framework*” (GF) propone un modelo multi-dimensional que representa las interacciones dinámicas de un animal con su ambiente en el contexto de múltiples nutrientes. El GF ha sido recientemente aplicado a primates, sugiriendo estrategias nutricionales alternativas a las que se plantearon en los últimos años. El objetivo general de este proyecto doctoral es explorar la estrategia utilizada en la selección de alimento en dos grupos de monos aulladores (*Alouatta caraya*) que habitan en el límite sur de su distribución, evaluando cómo los individuos responden a las variaciones tanto espaciales como estacionales del mismo. En particular, se propone analizar la interacción entre individuos de *A. caraya* y su ambiente, examinando cómo la composición nutricional de las plantas influye sobre su selección y de qué manera los primates resuelven los problemas inherentes al consumo de plantas. Trabajos anteriores con monos aulladores sugieren que esta especie es un folívoro comportamental, que su dieta puede estar compuesta hasta por un 60% de hojas y que escogen sus alimentos maximizando la relación proteína/fibra. Sin embargo, nuestros resultados indican que: 1) los alimentos ingeridos por los monos aulladores estudiados varían ampliamente tanto en su composición nutricional como en la relación proteína/fibra, 2) el patrón de selección basado en la composición nutricional revelaría una regulación de la ingesta diaria de proteínas y del balance entre el consumo de proteína y de la energía no proteica y 3) que esta especie consume una gran cantidad de frutos, llegando a valores incluso superiores a la ingesta de hojas en algunos meses de alta disponibilidad. Todo esto sugiere que el balance de nutrientes no solo sería un factor importante en la selección del alimento sino que, además, el patrón alimentario basado en la composición nutricional revelaría una “restricción” o regulación de la ingesta diaria de proteínas. Por lo tanto, el patrón encontrado en nuestro trabajo, difiere al propuesto en trabajos anteriores, en los cuales *A. caraya* es considerado uno de los primates neotropicales más folívoro y generalista en cuanto a su dieta. Estas diferencias pueden deberse a varios factores, entre los que se encuentran el tipo de enfoque utilizado (modelos de optimización), a la aceptación de conceptos como agotamiento de recursos como un “supuesto universal” o a la utilización de datos y

variables inadecuadas para estimar la ingesta de alimento (e. g. el tiempo de alimentación en lugar del consumo en peso seco). La aplicación de modelos, como el GF, de variables más precisas y técnicas de colecta de datos más adecuadas para estudios sobre alimentación (e. g. composición nutricional de los alimentos, registro completo del consumo diario y registro de tasas de consumo), nos permiten evaluar los requerimientos nutricionales y explorar los límites en la plasticidad fenotípica de las estrategias alimentarias de los aulladores y su capacidad de adaptación a cambios en su ambiente. La contribución principal de este trabajo es, por un lado, la puesta en evidencia de la necesidad de reevaluar los modelos clásicos que tratan de explicar la organización social de los primates. Si bien varios autores vienen proponiendo hace décadas que los herbívoros balancean su consumo de nutrientes a través de la ingesta de una dieta variada, el paradigma actual de la Primatología, representado principalmente en el modelo sociobiológico, está construido sobre supuestos que solo se sustentan dentro de los enfoques de los modelos de optimización (e. g. competencia por alimento y agotamiento de parche de alimento). Por otro lado, la correcta identificación de las metas nutricionales de los primates, nos permitirán identificar especies o grupos de especies vegetales claves en la alimentación de los mismos. Esto es indispensable para desarrollar planes de manejo eficientes en el actual contexto de rápida fragmentación y deforestación de bosques nativos.

Nutritional ecology of black and gold howler monkey (*Alouatta caraya*) in the southern limit distribution

ABSTRACT

There are different feeding patterns in primates that reflect the wide variation in the macronutrient composition of their food. While traditional approaches explain these patterns through optimization models (maximizing a reward, i.e. energy), the Geometric Framework proposes a multi-dimensional model that represents the dynamic interactions of an animal with its environment in the context of multiple nutrients, in order to get an optimal mixture of these nutrients (“nutritional target”). The aim of this thesis is to explore the strategy used in the selection of food in two groups of howler monkeys (*Alouatta caraya*) inhabiting the southern limit of its distribution, by assessing how individuals respond to both spatial and seasonal food variations. In particular, we analyzed the interaction between individuals of *A. caraya* and their environment, examining how the nutritional composition of plants influences food selection and how primates solve the problems inherent to eat plants. Our results suggest that: 1) food ingested by these howler monkeys vary widely in both nutritional composition and protein / fiber ratio, 2) the pattern of food selection based on the nutritional composition show daily intake protein regulation and 3) this species consume a large amount of fruits, reaching even higher values of intake than leaves, in months of high fruit availability. This pattern differs from the proposed in previous studies, in which *A. caraya* is considered one of the most folivore Neotropical primate. These results highlight the need to reassess the classic models that attempt to explain the social organization of primates. In turn, the correct identification of nutritional goals of primates, will allow us to identify key species or groups of plant species. This is essential to develop efficient management plans in the current context of rapid fragmentation and deforestation of native forests.

Capítulo 1. Introducción general

1.1. INTRODUCCION

Diversos estudios sobre primates no-humanos sugieren que el tamaño, cohesión y estructura social de los grupos son influenciados por una serie de factores que incluyen la competencia entre y dentro de los grupos por el alimento, el riesgo de depredación, la agresión intrasexual y la disminución del riesgo de infanticidio (Wrangham 1980, van Schaik 1989, Isbell 1991, Sterck et al. 1997, Thierry 2013). Wrangham (1980) propuso un modelo para explicar la evolución las relaciones sociales entre las hembras de un grupo, basado en que las hembras podrían aumentar su éxito reproductivo a través de la adquisición de alimento mientras que los machos lo podrían hacer si son capaces de monopolizar las fertilizaciones. Años después, C. Janson y C. van Schaik (1988), diferenciaron 4 tipos de interacciones competitivas que pueden darse entre los primates -dentro y entre grupos-, dependiendo de la distribución, abundancia y disponibilidad del recurso limitante por el que se compite. Si el recurso es “monopolizable” entonces se puede esperar una “competencia directa” por el mismo, mientras que si el recurso no es monopolizable esperaríamos una “competencia por explotación”, ya sea dentro o entre grupos. Esto derivó en diferentes modelos socioecológicos (van Schaik 1989, Isbell 1991, Chapman et al. 1995, Sterck et al. 1997), ampliamente aceptados, en donde la competencia por el alimento, principalmente entre hembras, tiene un papel preponderante y es la presión de selección última que explica toda la estructura y organización social de los primates (revisado en Snaith y Chapman 2007).

La competencia se define como un grupo de interacciones entre individuos, producida por un requerimiento común de un recurso y que conduce a una reducción en la supervivencia, el crecimiento y/o reproducción de al menos uno de los individuos involucrados (Nicholson 1954). De esta manera, la competencia involucra un recurso

común que, necesariamente, debe ser limitante y el individuo “perdedor” sufrirá una reducción de su éxito reproductivo. Probablemente debido a la dificultad metodológica para cuantificar directamente si un recurso es o no limitante y el impacto negativo sobre individuos relativamente longevos como los primates, a partir de las predicciones que se desprenden de cada tipo de competencia, se han propuesto diferentes indicadores para medirla. Si este recurso se encuentra distribuido de manera dispersa en pequeñas áreas o “parches monopolizables”, la competencia intragrupo por el alimento es alta y esto deriva en relaciones de dominancia asimétricas entre individuos (Sterck et al. 1997). De esta manera, se espera que los grupos grandes experimenten mayor competencia por explotación intragrupo -lo que resultaría en áreas de acción más grandes, mayor esfuerzo de forrajeo, mayores desplazamientos diarios y menor tiempo de descanso- y mayor competencia directa intragrupo –mayor frecuencias de agresión en contextos de alimentación, una relación negativa entre el tiempo de alimentación dentro de un parche y el tamaño del grupo que se alimenta dentro de ese parche (Janson 1992, Janson y Goldsmith 1995, Pruett y Isbell 2000, Majolo et al. 2008, Snaith y Chapman 2008, Wheeler et al. 2013).

Otros modelos, como el “Modelo de limitaciones Ecológicas” (Chapman et al. 1995), si bien no se refieren necesariamente a la competencia por el alimento, se basan en una premisa clave y tienen punto en común con los modelos anteriormente mencionados –como el de Sterck (1997)-: los individuos utilizan recursos que se distribuyen en forma de parches que pueden ser agotados y esto determina una relación entre el tamaño del grupo y el tiempo de alimentación dentro de ese parche -a mayor tamaño de grupo, mayor tasa de agotamiento y menor tiempo de alimentación dentro del parche- (Chapman 1988) . En consecuencia, varios trabajos han recurrido al agotamiento de un parche como un indicador de competencia por alimento (Chapman y Chapman 2000a, Gillespie y Chapman 2001, Chapman y Pavelka 2005, Snaith y Chapman 2005, Suarez 2006, Nakagawa 2009, Harris et al. 2010).

En los últimos años han surgido contradicciones acerca del supuesto de que los costos “universales” (Sterck et al. 1997) asociados a la competencia por el alimento dentro de un grupo sea de los más importantes en cuanto a la estructuración y organización de la vida social de los primates (Sussman et al. 2005, Sussman y Garber 2011). Por ejemplo, una de las predicciones es que los primates folívoros tendrán tamaños grupales más numerosos en comparación con primates frugívoros, dado que los folívoros se suponen exentos (o con niveles bajos) de competencia por el alimento, ya sea directa o indirecta, debido a la amplia distribución de las hojas en el ambiente (Wrangham 1980, Isbell 1991) y a que las plantas han sido usualmente consideradas todas de igual calidad (Sussman y Garber 2007). No obstante, muchos primates folívoros viven en grupos reducidos (Janson y Goldsmith 1995, Crockett y Janson 2000). Esta supuesta contradicción, conocida como la paradoja del folívoro, ha sido explicada recurriendo a factores sociales tales como el riesgo de infanticidio (Isbell 1991, Janson y Goldsmith 1995, Crockett y Janson 2000) o interpretando correlaciones negativas entre la tasa de consumo de alimento (medida como número de bocados/minuto) y el tiempo de permanencia en un parche como evidencia de que los primates folívoros, efectivamente, están limitados por el alimento y que experimentan competencia indirecta (Snaith y Chapman 2005).

Independientemente de las dificultades para definir y, en consecuencia, evaluar cuán agotable es un “parche monopolizable” (Korstjens et al. 2002), la selección del alimento y la composición de la dieta depende de los valores nutritivos, de riesgos ecológicos y de necesidades fisiológicas de los individuos (Hailey et al. 1998, Singer y Bernays 2003). En este sentido, los primates no sólo consumen compuestos asociados a una dieta de buena calidad (proteínas, azúcares y agua), sino también otros que pueden reducir la digestibilidad del alimento (fibras, taninos) o resultar tóxicos (alcaloides, glucósidos cianogénicos) (Glander 1978, Milton 1980, Oates et al. 1980, Rothman et al. 2006). Estos compuestos son comúnmente utilizados por las plantas como mecanismos anti-herbívoros (Freeland y Janzen 1974, Crawley 1983). Además, el consumo de

alimentos nutricionalmente deficientes o inadecuados es algunas veces inevitable, forzando un compromiso entre comer demasiados alimentos que contienen exceso de algunos nutrientes para adquirir aquellos que se encuentran en pequeñas cantidades (Altmann 1998, Simpson et al. 2004). Así, a mayor cantidad de alimento vegetal ingerido, existiría una mayor probabilidad de que algunos requerimientos nutricionales puedan ser satisfechos pero, al mismo tiempo, la cantidad de compuestos secundarios ingeridos puede aproximarse a niveles tóxicos.

Teniendo en cuenta todo lo mencionado, un parche de alimento, independientemente de cómo se lo defina, puede ser abandonado por varias razones diferentes al agotamiento: presencia de defensas anti-herbívoros o compuestos secundarios, acción de competidores, presencia de predadores o saciedad (Chapman 1988, Snaith y Chapman 2005), la necesidad de obtener diferentes nutrientes (Hailey et al. 1998, Singer y Bernays 2003), o la combinación de cualquiera de estos factores. En los últimos años, una serie de trabajos demuestran que, dada la gran variedad en la composición nutricional y contenido de compuestos secundarios de las diferentes estructuras en las diferentes especies, es probable que la selección de un parche de alimento y la decisión de abandonar el mismo este basada en la necesidad de alcanzar una dieta nutricionalmente balanceada (Raubenheimer et al. 2009, Felton et al. 2009a, Behie y Pavelka 2012, Righini 2014). En este sentido, esta tesis pretende aportar información relevante a la discusión sobre el rol de la composición nutricional de los alimentos en la selección de los mismos y la necesidad de replantear el papel de la competencia por el alimento en la estructuración de las relaciones sociales dentro de los primates. Por otro lado, identificar las metas nutricionales de los monos aulladores negros y dorados, lo que nos permitirá identificar especies o grupos de especies vegetales claves en la alimentación de los mismos, lo que resulta indispensable para desarrollar planes de manejo eficientes en el actual contexto de rápida fragmentación y desforestación de bosques nativos.

1.2. OBJETIVOS Y ESTRUCTURA DE LA TESIS

El propósito de esta tesis es explorar los factores que influyen en la selección del alimento en *Alouatta caraya*, evaluando cómo los individuos responden a las variaciones tanto espaciales como estacionales del mismo. En particular, analizar la interacción entre *A. caraya* y su ambiente, examinando cómo la composición nutricional de las plantas influye en la elección del alimento y de qué manera los primates resuelven los problemas inherentes al consumo de plantas. Este trabajo nos permitirá evaluar los requerimientos nutricionales y explorar los límites en la variabilidad fenotípica de las estrategias alimentarias de los aulladores y su capacidad de adaptación a cambios en su ambiente, en el extremo sur de su distribución, donde la desaparición de su hábitat avanza rápidamente.

En la introducción de esta tesis (capítulo 1) planteamos la inquietud general que motivó esta tesis. A lo largo del presente capítulo, además, describimos los materiales y métodos generales (comunes a todo el trabajo de tesis) y hacemos una descripción del presupuesto de actividades diario de los dos grupos de estudio con el fin de explorar si los patrones comportamentales de nuestros grupos de aulladores son similares a otros grupos de monos aulladores negros y dorados que habitan en el límite Sur de la distribución del género. Esta tesis se estructura alrededor de dos objetivos centrales, cada uno de ellos desarrollado en un capítulo por separado (capítulos 2 y 3). A continuación, planteamos estos dos objetivos centrales y las actividades realizadas para alcanzarlos, que describimos en detalle en cada uno de los capítulos.

1.2.1. Objetivo 1

La mayoría de los trabajos publicados sobre patrones dietarios en primates estudian la importancia relativa de ciertos alimentos a partir del tiempo invertido alimentándose de diferentes alimentos y, a partir de estas comparaciones, infieren cuáles son las estructuras vegetales y especies más importantes en la dieta y su

dependencia con la estacionalidad a través del año en la oferta. El primer objetivo general de esta tesis (capítulo 2) es, describir la selección del alimento en dos grupos vecinos de monos aulladores (*Alouatta caraya*) que habitan en el límite sur de su distribución y su asociación a variaciones temporales de la oferta de recursos. Asimismo, compararemos los resultados obtenidos al inferir la dieta utilizando el tiempo de alimentación, como se utiliza tradicionalmente por un lado, y el consumo de biomasa por otro lado, para discutir las conclusiones sugeridas a partir de cada una de estas variables. Para ello, se realizaron análisis fenológicos mensuales de las principales especies identificadas como alimentos de estos grupos para determinar la disponibilidad y estacionalidad de los recursos alimenticios (entre 5 y 15 individuos de cada especie seleccionada, $27 \pm 5,2$ especies mensuales, dependiendo de la cantidad de individuos de cada especie que se encontraran en el área). Esta información, se combinó con una evaluación de la composición florística y la estructura de la vegetación en el área de acción de ambos grupos para estimar un índice descriptivo de la disponibilidad mensual de los alimentos consumidos por estos grupos. Esta evaluación se realizó a partir de la metodología desarrollada por el *Smithsonian Institute* para el monitoreo de parcelas permanentes (*SI/MAB Biodiversity program*, Dallmeier 1992).

1.2.2. Objetivo 2

Las variaciones, tanto estacionales como espaciales, en la disponibilidad de alimentos, ejercen un efecto sobre varios aspectos de la ecología de los primates. Sin embargo, pocos trabajos se centran, en forma conjunta, en comprender la variación en la disponibilidad de nutrientes en el tiempo y cómo los individuos “ajustan” su consumo con el fin de satisfacer sus requerimientos nutricionales. El segundo objetivo general de esta tesis (capítulo 3) es analizar la relación entre la disponibilidad de nutrientes y la composición de la dieta para evaluar si los monos aulladores regulan el consumo de macronutrientes y energía. Asimismo, los resultados de este capítulo son comparados con los encontrados en otras especies de primates con el fin de explorar si

los patrones observados son una respuesta al entorno o una consecuencia de relaciones filogenéticas. Para cumplir con este objetivo, además de los datos comportamentales, analizamos la composición nutricional de 146 muestras de alimentos (27 especies agrupadas en 18 familias). Utilizamos esta información, junto con los resultados de disponibilidad de alimentos (Objetivo 1), para construir un índice de disponibilidad de nutrientes y evaluar si la selección de los alimentos se explica por su composición nutricional. En particular, aplicamos el marco teórico de la Geometría Nutricional para evaluar los patrones de consumo de macronutrientes y compararlas con los diferentes escenarios posibles (maximización de Energía, maximización de Energía no proteica o regulación de proteína).

1.3. *El género Alouatta: características*

Los monos aulladores (Familia *Atelidae*, género *Alouatta*) se distribuyen desde los 21° N hasta los 30° S, desde el sur de México hasta el noreste de la Argentina (Crockett 1998, Di Fiore et al. 2011). Ocupan la gama más amplia de ambientes comparado con otros géneros de primates neotropicales (Crockett y Eisenberg 1987, Di Fiore et al. 2011). Se los puede encontrar en bosques hasta 3200 m sobre el nivel del mar ocupando diversos tipos de hábitat (Crockett y Eisenberg 1987, Brown y Zunino 1994, Crockett 1998). En todas las especies los machos son por lo menos 25% más pesados que las hembras (dimórficos) y dos especies, *A. caraya* y el *A. guariba* son dicromáticos (Crockett y Eisenberg 1987, Crockett 1998).

Los monos aulladores son principalmente arborícolas, no obstante varias especies que viven en áreas más secas bajan a la tierra y cruzan áreas abiertas entre parches de vegetación (Young 1981, Crockett 1998, Pozo-Montuy y Serio-Silva 2007) o a tomar agua de ríos, arroyos y lagunas (Gilbert y Stouffer 1989, Bravo y Sallenave 2003). Se los clasifica como colonizadores (Eisenberg et al. 1972, Crockett 1998) debido a su capacidad para adaptarse y sobrevivir en ambientes modificados (Clarke et al.

2002, Bicca-Marques 2003, Estrada et al. 2006, Muñoz y Estrada 2006, Zunino et al. 2007).

Respecto a su taxonomía, se reconocen 9 especies de aulladores (Cortés-Ortiz et al. 2014) (*A. palliata*, *A. pigra*, *A. seniculus*, *A. arctoidea*, *A. sara*, *A. macconelli*, *A. guariba*, *A. belzebul* y *A. caraya*), además de 3 grupos más de aulladores que podrían, tentativamente, considerarse especies (*A. nigérrima*, *A. ululata* y *A. disco*) si se confirmara a través de más estudios morfológicos y genéticos. Además, los autores reconocen cinco subespecies en *A. palliata* (*A. p. mexicana*, *A. p. palliata*, *A. p. coibensis*, *A. p. trabeata* and *A. p. aequatorialis*), tres en *A. seniculus*, (*A. s. seniculus*, *A. s. juara* y *A. s. puruensis*), dos en *A. guariba* (*A. g. guariba* y *A. g. clamitans*), y, posiblemente, dos en *A. pigra* (*A. p. pigra* y *A. p. luctuosa*).

Los monos aulladores (*Alouatta* spp.) carecen del estómago anterior especializado de los individuos de la subfamilia Colobinae o el intestino especializado de la familia Indridae, que pueden tener una dieta considerada de baja calidad con alta presencia de hojas maduras (Lambert, 1998). Sin embargo, todas las especies de monos aulladores se consideran folívoros-frugívoros (Crockett y Eisenberg 1987, Crockett 1998, Milton 1998, Cristóbal-Azkarate y Arroyo-Rodríguez 2007, Agostini 2008, Palma et al. 2011, Chaves y César Bicca-Marques 2013, Righini 2014). Junto con el género *Brachyteles*, son considerados modelos de “folívoros” platirrininos a partir de sus registros molares, aunque solo *Alouatta* reuniría las características morfológicas y comportamentales de este modelo (Rosenberger 2011, Rosenberger et al. 2011). En este sentido, a los monos aulladores se los define como folívoros comportamentales, es decir, son altamente selectivos en su alimentación, minimizando el tiempo de traslado y dedicando una gran parte de su tiempo al reposo, lo que facilitaría la digestión de las hojas (Milton 1980, Di Fiore et al. 2011). Además, *Alouatta* es uno de los géneros más estudiado de todos los primates neotropicales, tanto en horas de seguimiento como en diferentes sitios a lo largo de su distribución, además de que concentra el 37% de los

trabajos realizados sobre alimentación en estos primates (Hawes et al. 2013).

1.3.1. Modelo de estudio: El mono aullador negro y dorado (*Alouatta caraya*)

El mono aullador negro y dorado, *Alouatta caraya* es la especie del género *Alouatta* que se encuentra más al sur en la distribución (Figura 1) (Di Fiore et al. 2011). Se la puede encontrar en Paraguay, sur de Brasil, norte y este de Bolivia y noreste de Argentina (Brown y Zunino 1994, Di Fiore et al. 2011). Los individuos de esta especie viven en grupos sociales que pueden tener de 1 a 4 machos reproductivos, varias hembras y juveniles, alcanzando tamaños de grupos de hasta 15 individuos (Rumiz 1990, Bravo y Sallenave 2003, Kowalewski y Zunino 2004, Kowalewski 2007, Kowalewski y Garber 2010, Di Fiore et al. 2011). Es similar al resto de las especies de aulladores en tamaño corporal, dieta, tamaño de grupo, distancia viajada por día, y área de acción total (Chapman y Chapman 2000b, Bicca-Marques 2003, Di Fiore et al. 2011, Fernández et al. 2013). Sin embargo, a diferencia de la mayor parte de los aulladores, *A. caraya* tiene un marcado dicromatismo sexual. Los machos adultos en esta especie son negros y las hembras rubias o doradas, machos y hembras nacen rubios y los machos se van oscureciendo a medida que maduran (Rumiz 1990, Bicca-Marques y Calegari-Marques 1998).

Aunque ciertos aspectos del comportamiento y la ecología de *A. caraya* son altamente conservados y varían poco entre poblaciones de esta misma especie e, incluso, entre especies del género (por ejemplo, tamaño corporal, patrón de actividad, duración de la gestación), otros como la composición y estructura de los grupos, la dieta, estación de nacimientos y las frecuencias de infanticidio, varían considerablemente (Rumiz et al. 1986, Zunino y Rumiz 1986, Zunino 1989, Bravo y Sallenave 2003, Kowalewski y Zunino 2004, Zunino et al. 2007, Agostini 2008, Kowalewski y Garber 2010, Pavé et al. 2012). En ciertos períodos del año, los monos aulladores pueden dedicar más del 70-80% de su tiempo de alimentación al consumo

de hojas (Milton 1980, Zunino y Rumiz 1986, Pavelka y Knopff 2004, Kowalewski 2007, Palma et al. 2011). En el caso de los monos aulladores negros y dorados que habitan en el norte de Argentina, durante el invierno por ejemplo, el consumo de hojas puede alcanzar valores superiores al 70% del tiempo de alimentación (revisado en Fernández et al., 2014), llegando incluso a un consumo del 91,3% del tiempo de alimentación (Delgado 2005).



Figura 1. Grupo de *Alouatta caraya* en el sitio de estudio. De izquierda a derecha: macho adulto, dos hembras adultas con una cría y hembra juvenil (Foto gentileza de Romina Pavé, publicada en la tapa de *Mastozoología Neotropical*, Vol. 19 Nº2)

1.4. MATERIALES Y MÉTODOS GENERALES

1.4.1. Sitio de estudio

El área de estudio se localiza en el noroeste de la provincia de Corrientes, en los alrededores de la Estación Biológica Corrientes (MACN-CONICET) (27° 30' S, 58° 41' O). Es un ambiente naturalmente fragmentado de tierra firme en donde los grupos de estudio se encuentran dispersos en fragmentos de bosque semideciduo interrumpidos por pastizales, a orillas del Río Riachuelo y a 25 km al sureste de la ciudad de

Corrientes (Figura 2). Situada al sur del Trópico de Capricornio, la región posee clima subtropical, con una temperatura media anual de 21,18°C (con extremos de -0,3°C y 40,6°C) y una precipitación media anual de 1265,67 mm (valores calculados a partir de la base de datos de la estación Aero, a 17 km del sitio de estudio, suministrada por el Servicio Meteorológico Nacional para el período 2008-2010). Las lluvias ocurren durante todo el año y disminuyen entre julio y agosto, pero no existe una clara separación entre estación seca y húmeda, en particular debido a la alta variabilidad interanual (Zunino 1989; Zunino 1996; Zunino *et al.* 2007), como puede observarse en el climatograma (Figura 3) para los años 2008-2010. En el año 2010, la temperatura media anual fue 20,69°C (con extremos de 0,6°C y 38,9°C) y la precipitación 1393,30mm (máximo diario 143 mm).

El área en los alrededores de la Estación Biológica Corrientes es llana y su elevación es aproximadamente 60 m sobre el nivel del mar (Rumiz 1990, Zunino *et al.* 2007). La vegetación forma un mosaico de bosques altos y bajos en una matriz de sabanas con palmeras, pastizales y zonas deprimidas con lagunas y esteros. El bosque alto original se caracteriza por la presencia de árboles de madera dura de alto valor económico, incluyendo *Astronium balansae* (Anacardiaceae), *Schinopsis balansae* (Anacardiaceae) y *Tabebuia spp.* (Bignoniaceae). Estos bosques han sido intensamente explotados a través de la tala selectiva, agricultura, ganadería y pastoreo. Los bosques altos remanentes, degradados y con superficies que varían entre 5 y 15 ha representan el hábitat de *Alouatta caraya* en este área (Zunino 1989; Zunino 1996; Zunino *et al.* 2007).

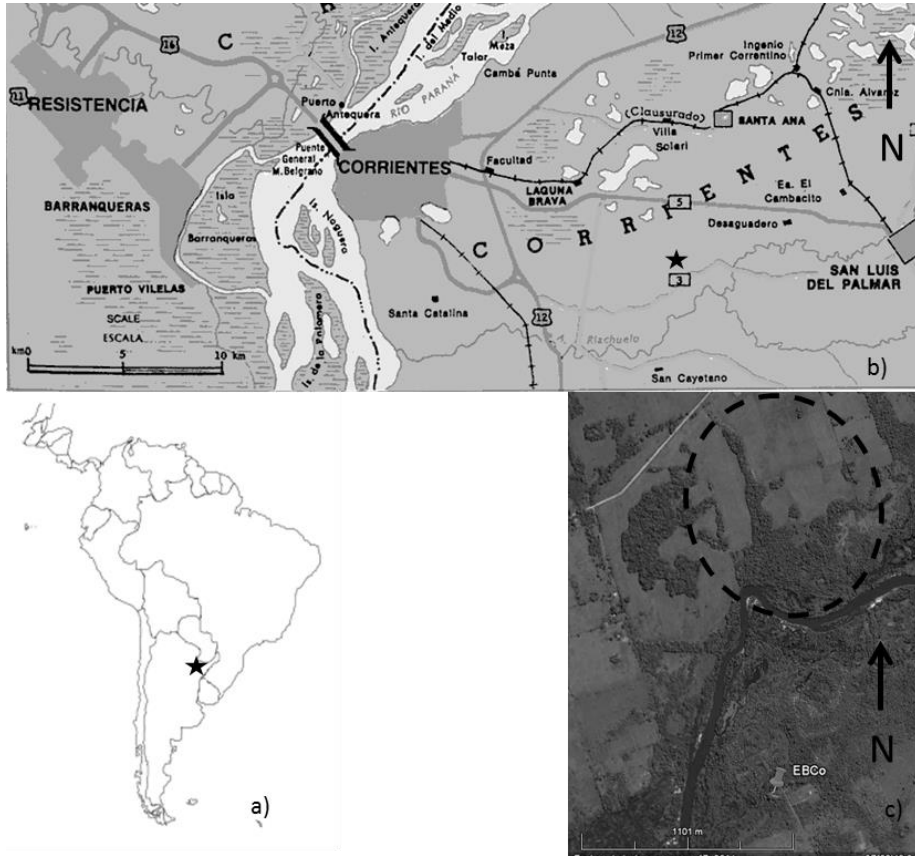


Figura 2. Ubicación del sitio de estudio (marcado con una estrella) dentro de a) la Argentina y b) la provincia de Corrientes. En la figura 3.c se señala con un círculo el fragmento de bosque ocupado por los grupos de estudio y su distancia a la Estación Biológica Corrientes (EBCo).

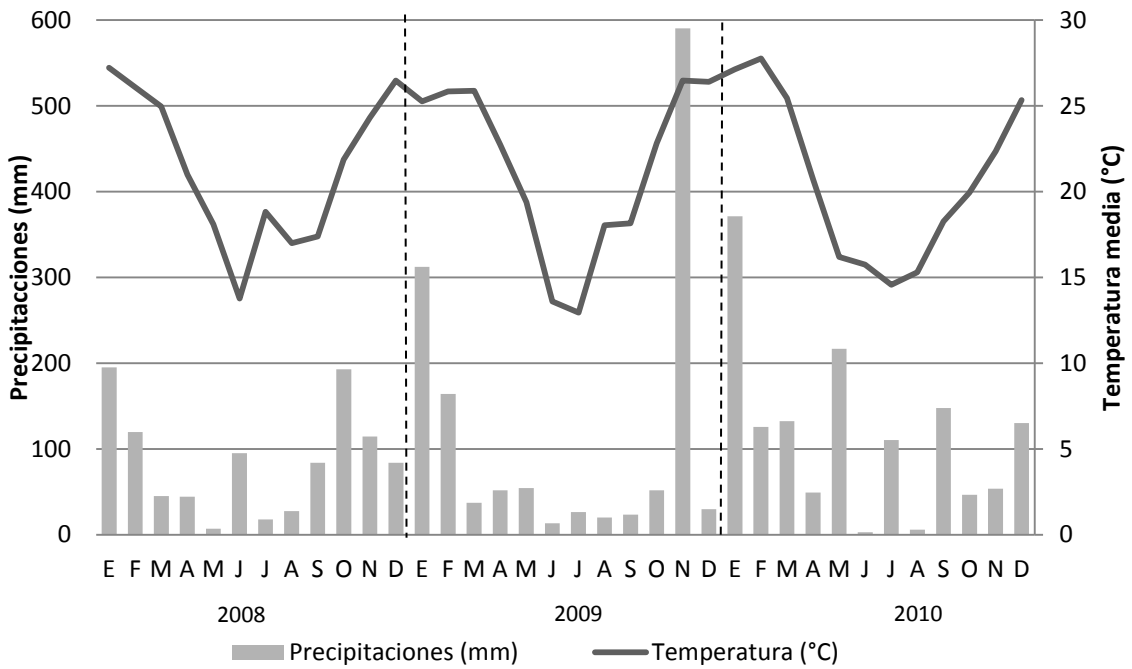


Figura 3. Climatograma 2008-2010 calculado a partir de los datos suministrada por el Servicio Meteorológico Nacional para ese período.

1.4.2. Grupos de estudio

Se seleccionaron dos grupos de monos aulladores vecinos (Grupo S y T) que habitan en un fragmento de bosque de 12 hectáreas. Los estudios de ecología y comportamiento de monos aulladores en este fragmento de bosque (denominado “Laboratorio 1”) comenzaron en el año 1981 (Zunino 1986), por lo que estos grupos se encuentran habituados al seguimiento por parte de los observadores. Desde ese entonces, y debido a la dinámica propia de la especie, los grupos han ido cambiando en su número de individuos y proporción de sexos, número de grupos vecinos, porcentaje de solapamiento entre grupos. Sin embargo, durante el trabajo de campo de la presente tesis doctoral, la composición de ambos grupos fue estable y similar (Tabla 1), así también la de sus grupos vecinos, y el porcentaje de solapamiento de áreas las de acción y las áreas de uso exclusivo pueden verse en la Figura 4.

Sexo y categoría de edad	Grupo S	Grupo T
Macho adulto	2	1
Macho subadulto	1	0
Hembra adulta	2	3
Hembra subadulto	0	0
Macho juvenil	0	0
Hembra juvenil	1	1
Infante macho	2	1
Infante hembra	0	0
Total	8	6

Tabla 1. Categoría de sexo y edad de los dos grupos incluidos en este estudio

La distinción entre categorías de edades se hizo utilizando la clasificación propuesta por Rumiz (1990) con modificaciones realizadas por Kowalewski (2007) a partir de características morfológicas y comportamentales.

- 1) Infantes (0 a 1 año): los infantes son de un color amarillo claro.
- 2) Juveniles (1 a 3 años en las hembras y desde 1 a 4 años en los machos): los infantes fueron considerados juveniles cuando comenzó a disminuir el cuidado maternal (a partir de los 10-12 meses). Las hembras juveniles poseen un clítoris largo y delgado, los labios de la vulva también son delgados y el color de la piel es más claro y pálido que el de las hembras adultas. Los machos adquieren un color más oscuro, siguiendo un patrón que comienza con el oscurecimiento de la frente, brazos, manos y pies, finalizando cuando se vuelven homogéneamente oscuros. Incluso, más oscuros que la mayoría de las hembras adultas.
- 3) Subadultos (desde los 3 hasta 4,5 años en las hembras y desde los 4 hasta los 5 en los machos): los genitales de las hembras comienzan a cambiar, el clítoris se vuelve más corto y grueso y el tamaño corporal es similar al de las hembras adultas. El tamaño de los machos alcanza el tamaño de las hembras adultas, con los testículos blanquecinos, la mayor parte de la piel de un color marrón oscuro o negro con algunos sectores todavía claros (pelos amarillos y marrones en el dorso), y el vientre es marrón.
- 4) Adultos (hembras a partir del primer parto, alrededor de los 4-5 años, y los machos a partir de los 5 años de edad): el clítoris de la hembra es apenas perceptible, los labios de la vulva son gruesos con una pigmentación irregular y se advierten signos de amamantamiento (pezones alargados). El color del cuerpo es de rubio a rojizo con la espalda de un color grisáceo. Los machos son totalmente negros, con los testículos de color anaranjado, el vientre ligeramente marrón o grisáceo pero menos que los subadultos. Su tamaño corporal es notablemente mayor que las hembras. Dependiendo de la posición social dentro del grupo, algunos machos tienen un aspecto más grande y robusto que el resto de los machos adultos del mismo grupo (Blomquist et al. 2009).

A partir del acceso a cópulas, el cuidado de las hembras receptivas (Tabla 2), el tamaño y apariencia corporal, se pudo clasificar como *macho central* a un macho de cada grupo (Kowalewski 2007, Van Belle et al. 2009): Manuel en el grupo T y Enzo en el grupo S.

1.4.3. Observaciones comportamentales generales

Las observaciones comportamentales se realizaron sobre los individuos adultos de ambos grupos focales (3 machos y 5 hembras), los cuales fueron perfectamente identificados a través de caravanas, tobilleras y/o marcas naturales. El seguimiento se realizó durante cuatros días consecutivos al mes cada uno desde abril hasta diciembre de 2010. Durante este período, y con la ayuda de 3 asistentes de campo, se realizaron observaciones continuas sobre sobre individuos focales, desde la salida hasta la puesta de sol (9 a 11,5 horas diarias) (Altmann 1974). De esta manera, se colectó información de 1 día completo de seguimiento mensual por individuo.

Consideramos el área de acción del grupo como la superficie del terreno que los grupos utilizaron al menos una vez durante el seguimiento, incluyendo las áreas de solapamiento con otros grupos y las áreas de uso exclusivo. Las áreas de acción (13,4 ha) fue dividido en cuadrantes de 20 x 20 metros. Cada cuadrante fue construido usando una cinta métrica y una brújula, marcando cada esquina con una etiqueta plástica que fue identificada con una letra (A-Z) y un número (1-37) (Figura 4). Durante el seguimiento, registramos la posición espacial de los individuos focales en su área de acción (cuadrantes). Luego, calculamos el desplazamiento diario de cada individuo (en metros), sumando la distancia en línea recta entre todos los cuadrantes (desde el centro del cuadrante) por los que individuo transitó. Para el análisis de datos de patrón de actividad, se incluyeron sólo los días completos, en los que, en caso de haber perdido de vista al animal, este tiempo no superó el 10% del tiempo de duración total de ese día de seguimiento. Además, se registró la altura a la que se encontraba el individuo, ubicación dentro del área de acción (coordenada de los cuadrantes) y especie vegetal

utilizada como soporte y se realizaron observaciones de barrido en intervalos de 10 minutos, a fin de conocer la disposición espacial del grupo. Las observaciones de barrido permitieron, entre otras cosas, registrar el contexto grupal -la actividad desarrollada por al menos el 50% de grupo- en el que se desarrollaban los comportamientos de los individuos focales.

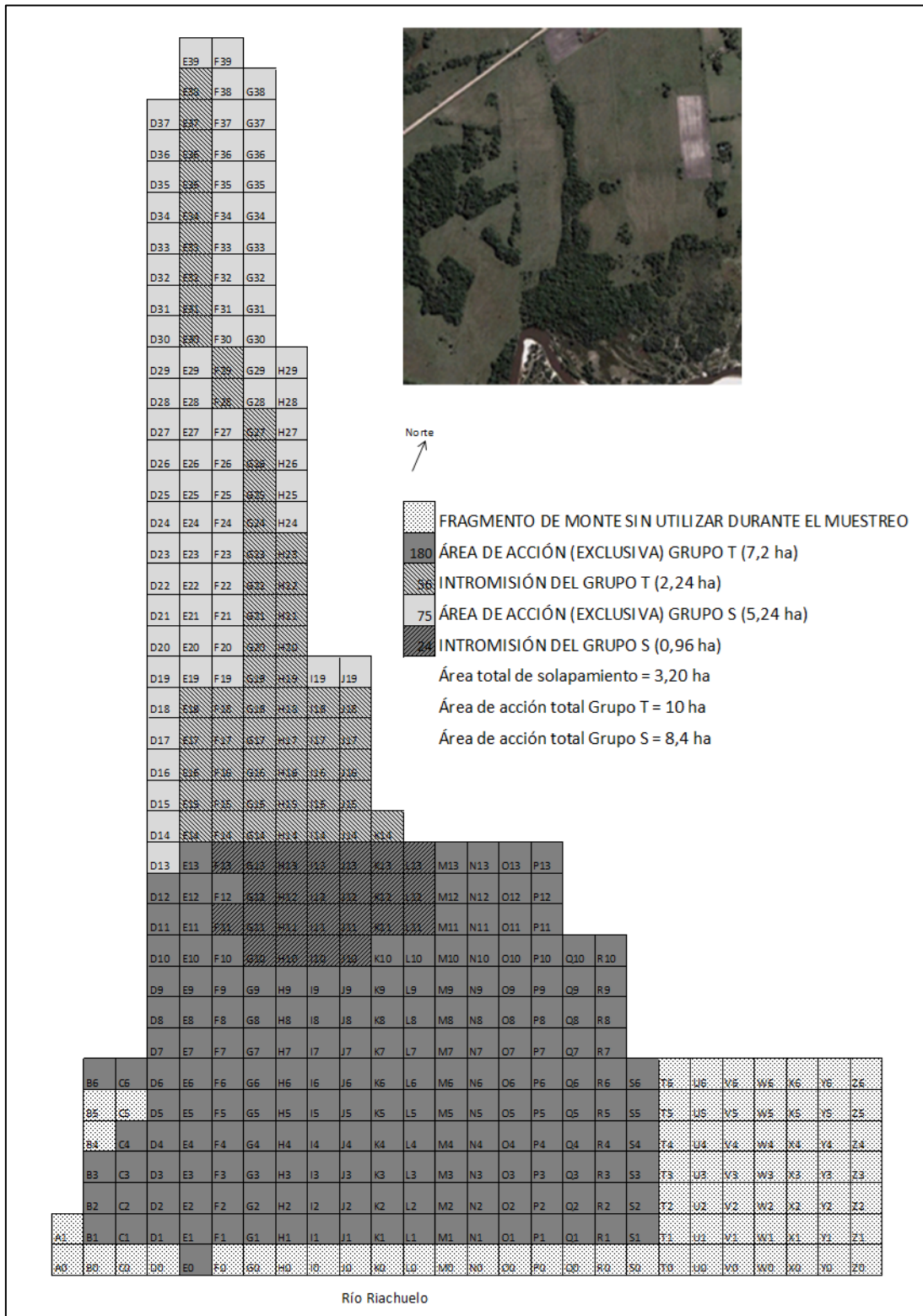


Figura 4. Ubicación de la grilla dentro de las áreas de acción de ambos grupos, utilizada para el estudio de vegetación y la ubicación de los individuos focales durante el seguimiento. En total se realizaron 199 cuadrante de 20 x 20 metros, correspondientes a 7,96 ha. En las referencias se informa el número de cuadrantes correspondientes al área de acción de cada grupo y su equivalente en ha. Además, se muestran las áreas de solapamiento entre los mismos y una vista de la imagen satelital del área (imagen satelital obtenida de *Google earth*)

El comienzo y finalización de cada actividad fue registrada de manera precisa con la ayuda de un cronometro de mano. Las actividades registradas fueron definidas de la siguiente manera:

- **Movimiento:** acción muscular voluntaria que implicó un cambio de posición en el espacio, incluidos todos los desplazamientos con una duración superior a 5 segundos.
- **Descanso:** períodos en los que el individuo permaneció inactivo.
- **Interacciones sociales:** las interacciones sociales se agruparon en “afiliativas” -, acicalamiento y juego- y “agonistas” – suplantaciones y cualquier tipo de agresión física, aullido o vocalización interpretada como agresiva-; se identificó el tipo de interacción realizada, dirección y los individuos involucrados. Las cópulas se registraron como un comportamiento independiente dentro de las interacciones sociales.
- **Alimentación:** masticado e ingesta de material vegetal.
- **Otras:** actividades registradas no pertenecientes a las categorías anteriormente definidas.
- **Fuera de vista:** períodos de tiempo en donde se perdió contacto visual con el individuo focal.

Tabla 2. Estado reproductivo de las hembras incluidas en este estudio. G: gestación; L: con cría lactante. * Al comienzo de este trabajo, Heidi tenía una cría de aproximadamente 15 días, a la que no volvimos a ver (por lo que se supone muerta). ** Se observó copular a la hembra, al menos una vez y *** y al menos una de esas cópulas fue con machos de grupos vecinos (cópula extragrupo).

Mes	Grupo				
	T			S	
	Heidi	Clara	India	Violeta	Inés
mayo	cria*	G**	G	-	G
junio	**	L**	L	-	L
julio		L	L	-	L
agosto	**	L	L	-	L
septiembre	**	L	L	**	L**
octubre	**	L	L	***	L**
noviembre	-	L	L**	-	***
diciembre	-	-	-	-	-

1.5. DESCRIPCIÓN DEL PATRÓN DE ACTIVIDADES DIARIO

Para el análisis de las observaciones comportamentales generales, se utilizaron 38 días completos de animal-foco (5 hembras y 3 machos, completando 398 horas de seguimiento) correspondientes al período junio a octubre de 2010. Para el análisis estadístico se aplicaron análisis de modelos lineales mixtos (MLM) para medidas repetidas (ver Sección 2.2.5. pág. 34). El tiempo fuera de vista de los individuos fue 1,85% del tiempo total (7,3 horas). La principal actividad desarrollada por los individuos de ambos grupos durante los 5 meses de seguimiento fue el descanso ($56,83 \pm 4,42\%$, $CV=7,78\%$), seguido de la alimentación ($22,68 \pm 4,89\%$, $CV=21,57\%$), el movimiento ($13,93 \pm 1,93\%$, $CV= 13,89\%$) y, por último, las interacciones sociales ($2,89 \pm 1,3\%$ $CV=44,98\%$). Si bien los patrones de actividades globales de ambos grupos son similares, para todas las actividades consideradas se encontró que el factor grupo \times mes fue significativo, es decir, no solo hubo diferencias en los tiempos invertidos mensualmente sino que, además, las tendencias fueron diferentes en ambos grupos (Tabla 3). El análisis de los resultados sobre la alimentación se presenta en detalle en el capítulo 2.

1.5.1. Descanso

Ambos grupos difirieron en el tiempo invertido al descanso: en junio y julio, el grupo S invirtió más tiempo en descanso ($69 \pm 4,7\%$ y $63,9 \pm 4,7\%$, respectivamente) que el grupo T ($58,2 \pm 5,5\%$ y $55,04 \pm 5,5\%$, respectivamente), mientras que, en septiembre, esta tendencia se revirtió (grupo T: $64,4 \pm 5,5\%$ y grupo S: $51,4 \pm 4,7\%$). En agosto y octubre, no hubo diferencias en el tiempo invertido en descanso entre los grupos ($54,4 \pm 11\%$ y $51,6 \pm 6,7\%$, respectivamente) (Figura 5A, Tabla 3). Para el grupo T, la tendencia promedio en el tiempo fue estable ($54,9 \pm 6,7\%$) a excepción de septiembre, en dónde se registra un incremento en el tiempo invertido en descanso por este grupo ($63 \pm 3,5\%$).

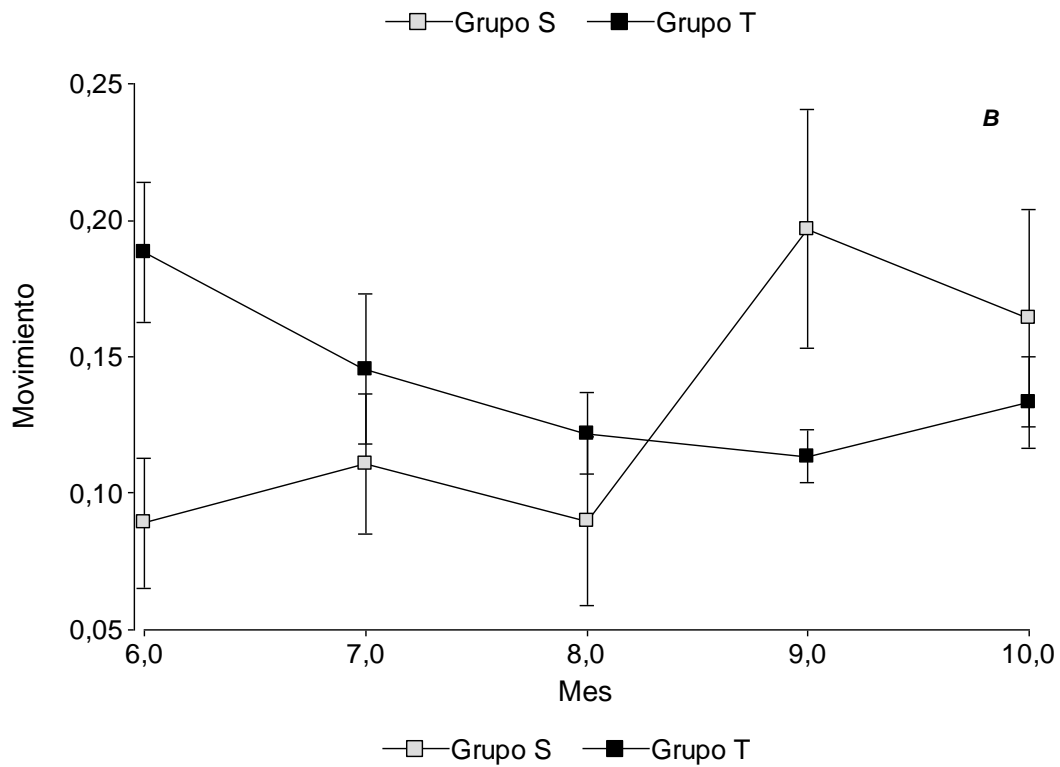
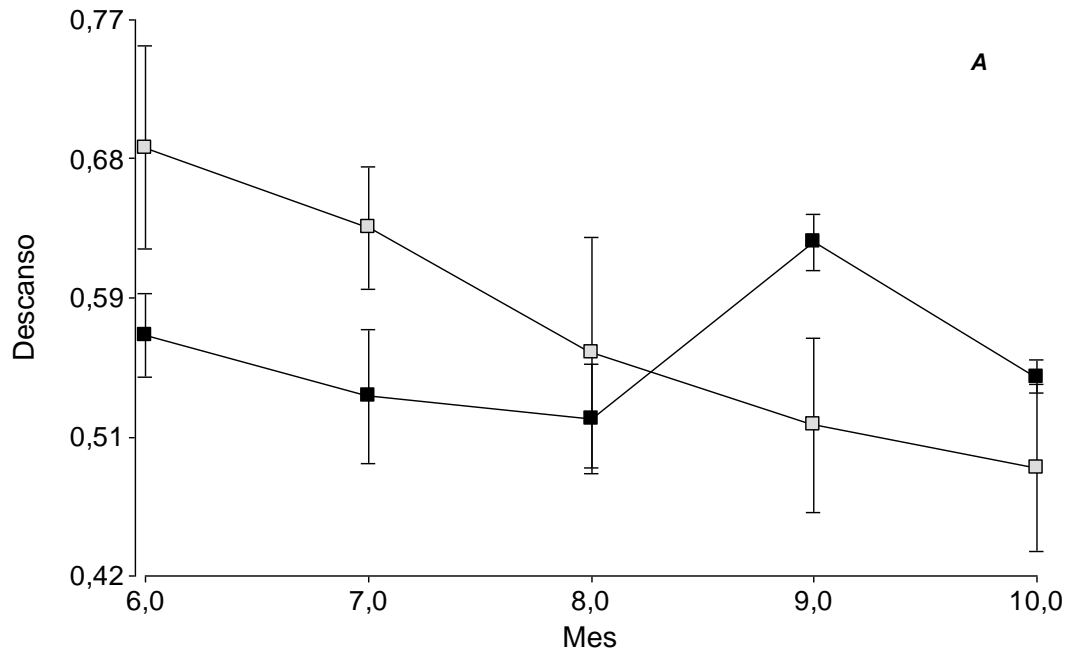
1.5.2. Movimiento

Al igual que con el descanso, encontramos diferencias entre ambos grupos en el patrón de tiempo invertido en movimiento. Mientras que para el grupo T no se detectaron diferencias en la inversión promedio de tiempo en movimiento a lo largo del estudio ($14,07 \pm 2,39$ %), el grupo S dedicó más tiempo al movimiento en septiembre y octubre ($20,08 \pm 2,83$ y $14,42 \pm 3,28$ %, respectivamente) respecto a los otros meses ($10,1 \pm 5$ %) (Figura 5B, Tabla 3). Además, no hubo diferencias en el desplazamiento diario promedio entre los grupos (S: $325 \pm 31,42$ y T: $403 \pm 35,21$ m), aunque si hubo diferencias entre los meses, siendo junio el mes con el desplazamiento diario más bajo ($250,83 \pm 19,0$ m) y octubre el más largo ($460,50 \pm 53,56$ m). Por otro lado, no encontramos una asociación entre el desplazamiento diario y la temperatura media, la proporción de encuentros intergrupo, el tiempo invertido en alimentación ni de la proporción de cada estructura en la dieta para ningún individuo, excepto para dos hembras pertenecientes al grupo S, en las que encontramos una asociación positiva entre el desplazamiento diario y el consumo de frutos maduros (Inés, $r = 0,97$, $p = 0,007$) y hojas nuevas (Violeta, $r = 0,89$, $p = 0,030$).

1.5.3. Interacciones sociales

El tiempo dedicado a interacciones sociales ($2,89 \pm 1,3$ %), se invirtió principalmente en interacciones agonistas (42,7%) seguidas por las afiliativas (35,8%) y las cópulas (21,5%), pero encontramos diferencias entre grupos, el grupo T dedicó casi el doble de tiempo a las interacciones sociales que el grupo S ($3,29 \pm 2,23$ %, $CV = 56,94$ % vs. $1,86 \pm 0,83$ %, $CV = 44,55$ %) y entre los sexos en cada grupo (Figura 5C). Asimismo, el tiempo invertido por cada individuo mensualmente en interacciones afiliativas y agonistas y el porcentaje de cópulas fue diferente entre los grupos (Tabla 3). Por ejemplo, las cópulas dentro del grupo T estuvieron distribuidas entre los meses de observación (a excepción de agosto, en donde no registramos cópulas) y entre las hembras (Tabla 2) mientras que para el grupo S se concentraron principalmente en el

mes de octubre, en donde las dos hembras de este grupo copularon. Más aún, de las 33 cópulas que registramos en los 5 meses de observación, el 36,5% (n= 12) fueron en septiembre y el 30,3% (n = 10) fueron en octubre. De las 10 cópulas registradas en octubre, 8 fueron cópulas extra-grupo entre una hembra del grupo S (Violeta) y el macho central del grupo T (Manuel).



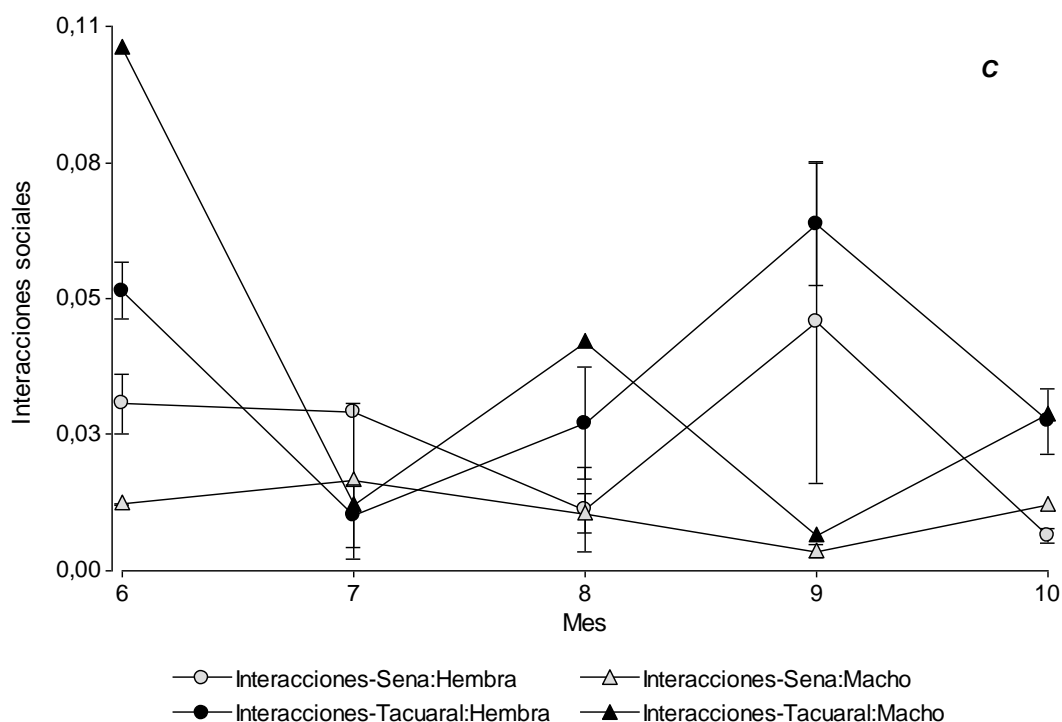


Figura 5. Patrón de actividades. Proporción mensual promedio de tiempo que cada grupo invirtió en A) Descanso, B) Movimiento y C) Interacciones sociales. 6: junio; 7: julio; 8: agosto; 9: septiembre; 10: octubre.

Tabla 3. Tiempo mensual promedio (D.E.: desvío estándar y CV: coeficiente de variación en porcentaje) que cada individuo focal dedicó a cópulas, encuentros intergrupo (EI) e interacciones sociales afiliativas (I. Af.) y agonistas (I Ag.).

	Grupo	S				T			
		Variable	Cópula	EI	I. Af.	I. Ag.	Cópula	EI	I. Af.
junio	Media	0,00%	0,00%	0,34%	1,00%	0,32%	1,00%	0,41%	3,00%
	D.E.	0,00%	0,00%	0,25%	1,00%	1,00%	1,00%	1,00%	1,00%
	CV	0	0	74,4	97,14	163,92	200	136,87	41,55
julio	Media	0,00%	0,00%	0,44%	3,00%	0,26%	0,00%	0,39%	2,00%
	D.E.	0,00%	0,00%	1,00%	2,00%	1,00%	0,00%	1,00%	1,00%
	CV	0	0	120,23	74,34	200	0	158,93	58,31
agosto	Media	0,00%	0,00%	1,00%	0,39%	0,00%	2,00%	0,44%	2,00%
	D.E.	0,00%	0,00%	1,00%	0,41%	0,00%	3,00%	1,00%	3,00%
	CV	0	0	136,34	103,88	0	124,82	175,67	147,4
septiembre	Media	0,18%	7,00%	1,00%	0,48%	0,05%	14,00%	0,30%	0,23%
	D.E.	0,32%	4,00%	1,00%	1,00%	0,11%	10,00%	0,38%	0,44%
	CV	180,06	64,74	96,7	131,5	200	71,62	127,2	194,82
octubre	Media	1,00%	4,00%	4,00%	3,00%	0,02%	12,00%	1,00%	6,00%
	D.E.	2,00%	3,00%	3,00%	2,00%	0,04%	10,00%	1,00%	3,00%
	CV	147,23	86,64	86,06	70,17	173,21	87	83,46	49,1
Total	Media	0,30%	2,01%	1,32%	1,57%	0,13%	5,73%	0,55%	2,58%
	D.E.	0,57%	2,95%	1,46%	1,48%	0,15%	6,77%	0,37%	2,00%
	CV	191,49	146,53	109,94	94,53	112,92	118,16	67,60	77,69

El presupuesto diario de actividades encontrado en ambos grupos no difiere del patrón general encontrado para otros grupos de aulladores en general (ver tabla 11.4 en Di Fiore et al., 2011), ni para los monos aulladores negros y dorados que habitan en Argentina en particular (Tabla 4): los monos aulladores negros y dorados en el sitio de estudio invierten la mayor parte de su tiempo en el descanso, seguido por el movimiento y la alimentación (capítulo 3) y, en menor proporción, las interacciones sociales. Esto coincide con la idea de que el presupuesto diario de actividades de este género es altamente conservativo a través de toda su distribución y de las diferentes especies que lo integran, aún en ambientes fragmentados (Bicca-Marques 2003). Uno de los grupos de estudio, el Grupo T, no mostró este patrón en el mes de primavera.

La estacionalidad en el patrón de actividades que observamos indicaría que los individuos de *A. caraya* descansan menos, tienen más actividad social y se mueven más durante la primavera en contraste con el invierno. En nuestro sitio de estudio, el invierno es la estación del año con menor disponibilidad de alimentos, respecto de la primavera (capítulo 2, y Zunino 1996, Pave 2013). Este patrón es el esperado para una especie considerada “minimizadora del gasto energético” (Milton 1980, Milton 1998): en la estación de menor disponibilidad de alimento –definida como la estación de en donde se supone que la cantidad de alimentos disponibles no son suficientes para satisfacer los requerimientos de los individuos–, los monos aulladores minimizan su gasto energético descansando más y desplazándose menos (Zunino 1986, Prates y Bicca-Marques 2008, Agostini et al. 2010). Sin embargo, esta clasificación debería ser revisada, teniendo en cuenta el consumo de alimentos (capítulo 2) y las metas nutricionales de los individuos (capítulo 3).

Tabla 4. Porcentaje promedio (y desvío estándar en los casos que se haya informado) del presupuesto de actividades diario invertido en diferentes actividades para monos aulladores negros y dorados (*A. caraya*) que habitan en Argentina. N: número de grupos incluidos en el estudio. IB: Isla Brasilera, Chaco; EBCo: alrededores de la Estación Biológica Corrientes, Corrientes: PIÑ: Parque Provincial Piñalito, Misiones. 1 (Bravo y Sallenave 2003), 2 (Ventura 2004), 3 (Delgado 2005), 4 (Kowalewski 2007), 5 (Agostini 2008), 6 (Raño 2010) y 7 esta tesis. En todos los trabajos, los datos fueron colectados con la técnica de barrido (Altmann 1974), con excepción de los datos de esta tesis. Valores entre paréntesis indican el rango observado.

Descanso	Alimentación	Movimiento	Interacciones sociales	Período	Estación	N	Hs. Obs.	Referencia y Sitio
57%	19%	16%	8%	Mayo - septiembre de 1998; octubre 1998 - Enero 1999; Marzo 1999 - Febrero 2000	Anual	2	1680	1, IB
64,64%	24,46%	9,38%	1,52%	Mayo-junio 2003	Invierno	2	196 y 197	2, EBCo
52,3% (44,66-63,63)	15,91% (13,53-22,18)	14,94 (13,04-17,74)	4,84% (1,52-8,68)	Enero-diciembre 2004	Anual	2	1181	3, EBCo
55,7 y 61,6%	17,7 y 20,3%	14,9 y 16,1%	5,9 y 7,8%	diciembre 2003 – noviembre 2004	Anual	2	¿?	4, IB
54,63±2,23 y 59,53±1,31%	12,69±1,08 y 15,02±0,93%	25,84±1,67 y 20,27±0,7%	5,21±0,76 y 3,38±0,72%	diciembre 2006 – noviembre 2007	Anual	2	351 y 383	5, PIÑ
60,29 y 53,11%	20,89 y 26,97%	13,44 y 12,06%	5,36 y 7,83%	septiembre 2007 – Febrero 2008	Verano	2	492	6, EBCo
56,83±4,42%	22,68±4,89%	13,93±1,93%	2,89±1,3%	junio-octubre 2010	Invierno - Primavera	2	398	7, EBCo

Capítulo 2. Ecología de la alimentación en *Alouatta caraya*: patrones de selección del alimento y su relación con la disponibilidad

2.1. INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales presentan una alta heterogeneidad, tanto espacial como temporal, en la oferta de recursos alimenticios (Carr y Macdonald 1986, Tuomisto et al. 2003). Esto se debe esencialmente a la acción de factores abióticos, principalmente la irradiancia y el estrés hídrico, que han modelado la fenología de las plantas que habitan los bosques tropicales lo que resulta, por ejemplo, en una sincronización de los períodos de floración y fructificación (van Schaik et al. 1993). Esta variabilidad en la oferta de recursos tiene un gran impacto sobre la comunidad de vertebrados que se alimentan de ellas, quienes pueden adaptar su alimentación e historia de vida a estas ofertas estacionales de alimentos. En primates, por ejemplo, varios trabajos han sugerido que esta variabilidad en la oferta de alimentos, no solo determina el tipo de estrategia de explotación de los recursos alimenticios que utilizan sino que también afecta, por ejemplo, la composición estacional de la dieta, la distribución temporal de los nacimientos durante el año, el uso diferencial de las áreas de acción, las estructuras sociales y, posiblemente, los patrones de migración, las tasas de crecimiento poblacional y las densidades (Milton 1980, van Schaik et al. 1993, Chapman et al. 1997, Janson y Chapman 1999, Borries et al. 2001, Kowalewski y Zunino 2004, Felton 2008, Felton et al. 2009c).

Todas las especies de monos aulladores (*Alouatta* sp.) son consideradas folívoras-frugívoras (por ejemplo: Crockett y Eisenberg 1987, Crockett 1998, Milton 1998, Cristóbal-Azkarate y Arroyo-Rodríguez 2007, Agostini 2008, Palma et al. 2011, Chaves y César Bicca-Marques 2013, Righini 2014). Sin embargo, y particularmente aquellos que viven en bosques estacionales, en ciertas épocas del año dedican del 50% al 78% de su tiempo de alimentación a consumir hojas, especialmente hojas nuevas (Crockett 1998, Di Fiore et al. 2011). En este sentido, los monos aulladores son

considerados los primates neotropicales más folívoros (Crockett 1998, Di Fiore et al. 2011, Hawes y Peres 2014). Los folívoros que además son arbóreos, como lo son la mayoría de los primates, deben enfrentar la dificultad de obtener sus requerimientos nutricionales a partir de plantas que, generalmente, contienen bajas concentraciones de nutrientes pero altas concentraciones de fibra y compuestos secundarios, los cuales reducen la ingesta y digestibilidad de nutrientes (Milton 1979, Wallis et al. 2012). Los monos aulladores carecen del estómago anterior especializado de los individuos de la subfamilia Colobinae o el intestino especializado de la familia Indridae, que pueden tener una dieta considerada de baja calidad con alta presencia de hojas maduras (Lambert 1998). Aunque presentan adaptaciones morfológicas en el intestino posterior, como evaginaciones en forma de saco y bandas longitudinales, las cuales aumentan la retención del alimento en el tracto digestivo favoreciendo la fermentación microbiana (Clemens y Phillips 1980, Milton 1984, Lambert 1998). La falta de adaptaciones especializadas del tracto digestivo, sumado a la baja digestibilidad de la proteína y fibra (Milton 1980) ha llevado a proponer que los monos aulladores son “folívoros comportamentales” (Milton 1998). Esto implica que los monos aulladores sobreviven en base a una dieta de difícil digestión como las hojas a través de estrategias comportamentales como ser altamente selectivos en su alimentación (seleccionando hojas con mayor relación de proteína respecto a la fibra), minimizar el tiempo de traslado (para minimizar los costos energéticos que esto implica) y dedicar una gran parte de su tiempo al reposo (Milton 1980, Di Fiore et al. 2011).

El tiempo dedicado a alimentarse es la medida convencional para medir el comportamiento alimenticio de los animales (Altmann 1974, Martin y Bateson 2007, Tillberg et al. 2007, Festa-Bianchet y Apollonio 2013). Aunque puede considerarse una medida válida, ya que el tiempo es un recurso y da información importante sobre cómo los animales lo distribuyen entre las diferentes actividades diarias, las interpretaciones sobre cuáles alimentos son más importantes para los individuos pueden cambiar

dependiendo con qué variable -tiempo o biomasa- estemos midiendo (Kurland y Gaulin 1987, Felton et al. 2009c, Rothman et al. 2011a). Así, por ejemplo, Gaulin y Gaulin (1982) encontraron que *A. arctoidea* (anteriormente *A. seniculus*) invertía más del 50% de su tiempo en alimentarse de hojas, pero que esta estructura representaba menos del 25% de la dieta cuando se consideraba la cantidad de biomasa (en peso seco) ingerida. Asimismo, los frutos maduros, que representaron el 40% del tiempo invertido, fueron el 70% de la cantidad de biomasa ingerida por estos animales. Otro ejemplo de esto es un estudio reciente en *A. pigra* (Righini 2014), en donde se encontró que para esos grupos de aulladores (n=2), basado en el tiempo invertido en alimentación, las estructuras foliares representaban en promedio el 50,6% de la dieta mientras que los frutos el 40,2%. Sin embargo, cuando se consideraba las proporciones que representaba cada tipo de alimento, basados en su peso, los frutos pasaron a ser el principal componente de la dieta (58,2% respecto al 37% de estructuras foliares).

A pesar de la evidencia que sugiere que el tiempo invertido en alimentación no resulta un buen indicador para realizar inferencias sobre la composición de la dieta, la mayoría de los trabajos publicados que describen patrones de alimentación de primates no humanos utilizan el tiempo como variable para estimar composición de la dieta (Oates 1994, Nekaris y Bearder 2007, Di Fiore et al. 2011). Esto, como mencionamos en el capítulo I, no solo influye sobre lo que se infiere acerca de las estrategias alimentarias de los animales sino que sienta las bases de la construcción del conocimiento tanto ecológico, social como evolutivo de los primates. Debido a esto, utilizamos dos variables para describir la dieta: el tiempo invertido en alimentación, tal como se hace en la mayoría de los artículos que se refieren a este tema, y el consumo (biomasa ingerida), como lo sugieren Gaulin *et al.* (1980) y Gaulin y Gaulin (1982). El propósito de utilizar estas dos variables es comparar los resultados encontrados y discutir sobre cuál es la variable más precisa para evaluar tópicos referidos a la dieta de los animales.

El objetivo general de este capítulo es analizar los factores que influyen en la

selección del alimento en dos grupos de monos aulladores (*Alouatta caraya*) que habitan en el límite sur de su distribución. En particular, en este capítulo analizamos: a) cómo varía la disponibilidad de los recursos alimenticios en el ambiente, b) si existe una variación mensual en la dieta y c) si existe una relación entre la disponibilidad de un determinado alimento y su consumo. Tomamos como hipótesis de trabajo de este capítulo que los individuos focales responden a la variación temporal en la disponibilidad de los recursos a través de cambios en la composición de la dieta. Por lo tanto, se espera que los individuos seleccionen los alimentos en función de su disponibilidad, es decir, consumen alimentos de forma proporcional a su oferta en el ambiente.

2.2. MATERIALES Y MÉTODOS

Una descripción detallada de los materiales y métodos generales se encuentra en la sección 1.4 del capítulo I. A continuación describimos los materiales y métodos específicos de este capítulo.

2.2.1. Composición florística, análisis estructural y disposición espacial de la vegetación

Para estimar la disponibilidad de los recursos alimenticios del área de estudio, en primer lugar analizamos la composición florística y la estructura de la vegetación en las áreas de acción de los grupos estudiados, a través de un muestreo sistemático. Para ellos utilizamos la metodología desarrollada por el *Smithsonian Institute* para el monitoreo de parcelas permanentes, *SI/MAB Biodiversity program* (Dallmeier 1992). Dentro del 59,4% del fragmento de bosque ocupado por ambos grupos (7,96 ha, 199 cuadrantes), registramos a todos los individuos de árboles, arbustos y especies trepadoras con un DAP mayor o igual a 1,91 cm, o 6 cm de perímetro ($n = 12.443$), la especie, altura y diámetro a altura de pecho. Generalmente, este tipo de análisis se realizan sobre individuos que tienen un diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor o igual a 10 cm (31 cm de perímetro) pero, dado que los monos aulladores usualmente

incluyen en su dieta especies vegetales (como enredaderas o arbustos) que tienen valores de DAP menores, decidimos modificar este valor en nuestro muestreo y medir a los individuos con un DAP mayor o igual a 1,75 cm (5,5 cm de perímetro).

Con estos valores construimos índices para caracterizar el hábitat de estos dos grupos de aulladores (Dallmeier 1992, Matteucci y Colma 2002):

- Frecuencia de la especie i (F_i) = número de cuadrantes en los que se encuentra la especie.
- Frecuencia relativa de la especie i (Fr_i) = $F_i \div \sum_{i=1}^n F_i \times 100$
- Densidad = número de individuos de la especie $i \div$ unidad de área
- Abundancia relativa i (AR_i) = número de individuos de la especie $i \div$ número total de individuos $\times 100$
- Dominancia o Área basal de la especie i (AB_i) = $\sum_{i=1}^{N_i} b_i$, donde $b_i = [(\pi d^2) \div 4]$, d = diámetro, N_i = número de individuos de la especie i .
- Dominancia o Área basal relativa de la especie i (DR_i) = $(AB_i \div AB) \times 100$, donde AB = al área basal de total de toda la comunidad

A partir de estos valores, calculamos el Índice de Valor de Importancia (IVI_{300%}) = $Fr_i + AR_i + DR_i$. Este índice expresa la importancia ecológica relativa de cada especie vegetal analizada (Curtis y Mc Intosh, 1951). Para evaluar la disposición espacial de cada especie vegetal (i) dentro del área de estudio se utilizó el índice de Morisita (I_d) (Krebs 1999):

$$I_{di} = n \left[\frac{\sum x^2 - \sum x}{(\sum x)^2 - \sum x} \right]$$

Donde n = es el número de individuos de la especie i y $\sum x$ = es el número de individuos en cada una de las unidades de muestreo (cuadrados). Para evaluar I_d estadísticamente, se realizó una prueba χ^2 con $n-1$ grados de libertad.

2.2.2. Disponibilidad estacional del alimento

Para determinar la disponibilidad y estacionalidad de los recursos alimenticios, realizamos un análisis fenológico de las principales especies identificadas en trabajos previos en este sitio como alimento de estos grupos (Zunino 1986, Delgado 2005, Raño 2010, Pave 2013, Silvana Peker com. pers.). Para ello, seleccionamos al azar, una única vez al comienzo del trabajo de campo, entre 5 y 15 individuos de cada especie seleccionada ($27 \pm 5,2$ especies mensuales, dependiendo de la cantidad de individuos de cada especie que se encontraran en el área), ubicados dentro del área de acción de ambos grupos, los cuales fueron visitados mensualmente. En cada individuo seleccionado, se registró visualmente para cada estructura (hoja, flor, fruto) la abundancia de cada fenofase (flor; yema, hoja nueva y hoja madura; fruto inmaduro, fruto maduro). Dividimos cada copa en 4 partes y asignamos un valor de abundancia a cada fenofase (0=0%, 1=25%, 2=50%, 3=75%, 4=100%) (Chapman et al. 1994). Para cada estructura, asignamos los valores de manera tal de que las diferentes fenofases de esa estructura no puedan sumar valores de cobertura mayores a 100%, es decir, que la suma total de los valores para cada grupo de estructuras no sumara más de 4. Los valores individuales fueron promediados por especie para obtener el Índice Fenológico por Especie (IFE) para cada mes y cada fenofase. Las observaciones fueron realizadas siempre por el mismo observador, con la ayuda de binoculares 8 x 40.

Se han desarrollado varios índices para estimar la disponibilidad estacional del alimento, pero en la actualidad el más utilizado es el índice de la Abundancia Relativa de cada Fenofase (ARF), la cual pondera el IFE por la Dominancia Relativa de cada especie (DR_i): $ARF = \sum(IFE \times DR_i)$. Este índice es ampliamente utilizado en primates, dado que se ha demostrado en bosques tropicales que el DAP de un individuo correlaciona positivamente con la producción de frutos (McDiarmid et al. 1977, Leighton y Leighton 1982, Chapman et al. 1992). Esta relación no se cumple para las palmeras y las lianas, por este motivos calculamos dos índices separados para estas especies (Felton et al. 2008): índice “P” para las palmeras ($\sum_i (p_i \times d_i) * 100$),

donde D_i es la densidad de la especie i (número de individuos/ha.) y el índice “L”, que es el promedio de los valores IFE para cada especie. Por un inconveniente logístico, no se cuenta con los valores de disponibilidad de las lianas y las palmeras para el mes de noviembre.

2.2.3. Ecología de la alimentación

Para el análisis de las observaciones alimentarias, utilizamos 48 días completos de animal-foco (5 hembras y 2 machos, aproximadamente 482 horas de seguimiento) correspondientes al período junio - diciembre de 2010. La actividad “alimentación” fue definida como masticado e ingesta de material vegetal. En este trabajo no incluimos dentro de “alimentación” el forrajeo (búsqueda y manipulación del alimento), ya que consideramos que, de esta manera, se sobrestima el tiempo en que los individuos estuvieron ingiriendo alimentos y eso dificulta la comparación con la ingesta medida a través del consumo de biomasa. Registramos la especie consumida, el número del ejemplar y estructura ingerida (hoja madura, hoja nueva, brote, flor, fruto maduro, fruto inmaduro, corteza y otros). El inicio y finalización de esta actividad fue registrada de manera precisa con la ayuda de un cronometro de mano. En caso de que el individuo focal hiciera una pausa en la alimentación, registramos esta pausa como “descanso” de manera tal de no sobre estimar el tiempo de alimentación. Para analizar la variación mensual de la composición de la dieta tuvimos en cuenta dos variables: el tiempo dedicado a la alimentación (como una proporción o porcentaje del tiempo de observación total) y el consumo de alimento (peso seco/día). Para evaluar diferencias entre sexos en el tiempo invertido en alimentación y el consumo de biomasa se dividieron las estimaciones diarias de estas dos variables por la unidad de masa corporal (mmc) estimada para primates ($M^{0.762}$) (Nagy 1994).

Todas las plantas incluidas como alimento por los individuos focales fueron señalizadas para su posterior colecta, la cual fue realizada dentro de los 4 días siguientes. Realizamos la colecta con la ayuda de tijeras y mangos extensibles (Figura

6), y en el caso de muestras a una altura mayor a 7 metros, recurrimos a la colecta por voleo o con la ayuda de una honda. Para evitar posibles sesgos en los valores nutricionales debido a posibles diferencias en el suelo del bosque o variación intraespecífica de las especies de plantas ingeridas, colectamos las muestras de varios individuos de la misma especie consumida durante nuestras observaciones. Por ejemplo, individuos de *Eugenia uniflora* de los cuáles un individuo focal consumió frutos maduros, pero de diferentes cuadrantes. De la misma manera, si la misma especie era consumida en meses consecutivos, repetimos la colecta, a fin de evitar un sesgo por variación estacional o intraespecífica (Chapman et al. 2003, O'Driscoll Worman y Chapman 2005). Las muestras siempre se colectaron sobre individuos que fueron consumidos.

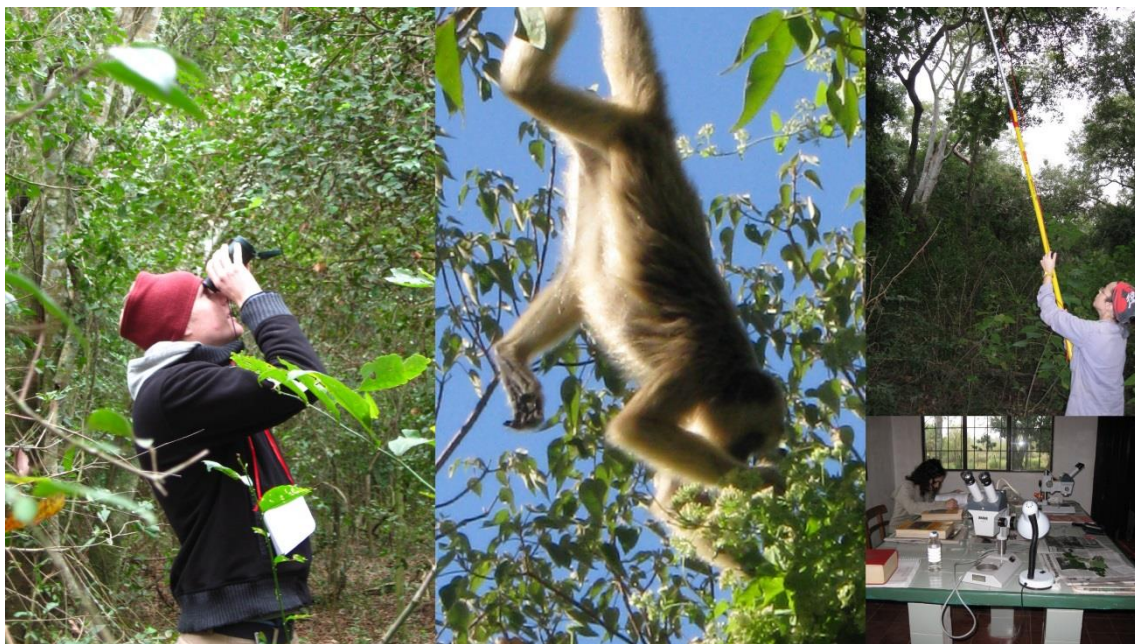


Figura 6. Secuencia de colecta de alimentos ingeridos por los individuos focales. Observación, colecta (con ayuda de tijera telescópica), identificación y procesamiento en el laboratorio de campo.

Las muestras fueron rotuladas, almacenadas en bolsas plásticas y trasladadas dentro de las 3 horas posteriores al laboratorio. Colectamos en total 459 muestras pertenecientes a 32 especies ingeridas por los individuos focales. Una vez en el laboratorio, fueron pesadas frescas, secadas en estufa a 45°C y pesadas nuevamente hasta que alcanzaron peso constante para determinar el contenido de agua. Luego, las

muestras fueron almacenadas en bolsas *Ziploc*® dentro de envases plásticos herméticos conteniendo gel de sílica hasta su utilización para los análisis de composición nutricional (ver capítulo IV). Asimismo, estimamos visualmente el tamaño aproximado de los bocados de cada estructura y especie (por ejemplo, un bocado de fruto maduro de *Enterolobium contortisilquum* equivale a 1/3 del fruto, cuyo peso seco es aproximadamente 2,4 gramos) consumidos por los individuos focales. Con esta información calculamos el consumo total en peso seco (ver más abajo).

Para el análisis de los datos utilizamos las siguientes definiciones:

- **Parche:** estructuras alimenticias (hojas nuevas, hojas maduras, brotes, corteza, flores inmaduras, flores maduras, frutos maduros e inmaduros) que se encontraban en un árbol/arbusto/enredadera individual o en una agregación de la misma especie cuyas copas estaban en contacto.
- **Tasa de consumo:** número de bocados (introducción de alimento dentro de la boca) / tiempo.
- **Tiempo de alimentación:** número de segundos que el animal focal estuvo alimentándose.
- **Consumo:** equivale a la ingesta de biomasa. Se calcula como la tasa de consumo × tiempo de alimentación × peso del bocado. Este valor hace referencia a la ingesta de biomasa basada en el peso seco del alimento (gramos) (Altmann 1998, Irwin et al. 2014).

2.2.4. Preferencias alimentarias

Para determinar la preferencia alimentaria calculamos el Índice de selectividad de Ivlev (Milton 1980, Ganas et al. 2004, Felton 2008):

$$I = (r_i - n_i) \div (r_i + n_i)$$

Dónde r_i representa la proporción del alimento i en la dieta (porcentaje basado

en el tiempo de alimentación o en el consumo) y n_i representa la disponibilidad relativa en el ambiente, es decir, la proporción de ese alimento en el ambiente, que calculamos mensualmente como un porcentaje relativo del total: $(IFE_{\text{estructura; especie}} \times \text{Dominancia Relativa de la especie}) \div \sum (IFE_{\text{estructura; especie}} \times \text{Dominancia Relativa de la especie})$. Este índice varía entre -1 (evitado) a 1 (altamente seleccionado). Valores cercanos a 0 (cero) implican un consumo en concordancia con la oferta. Para poder determinar si un determinado valor del índice era mayor, igual o menor a cero, calculamos intervalos de confianza mediante una técnica de construcción de intervalos no paramétrica basada en el procedimiento de *bootstrap* (Di Rienzo et al. 2011). Asimismo, para evaluar posibles cambios en el grado de preferencia de un alimento con su disponibilidad, realizamos correlaciones entre los valores del índice de Ivlev y la disponibilidad mensual cada alimento.

2.2.5. Análisis de los datos

Para analizar las diferentes variables evaluadas en este capítulo, aplicamos un análisis de modelos lineales mixtos (MLM) para medidas repetidas (en este caso, las observaciones sobre los individuos a lo largo del tiempo). Previamente, comprobamos la Normalidad de la variable dependiente, mediante una prueba Shapiro-Wilks. Utilizamos, como variable dependiente la variable a analizar en cada caso (consumo de alimento, tiempo de alimentación y diversidad mensual de la dieta.) y como factores fijos consideramos al grupo, el sexo del individuo y sus respectivas interacciones. Como factor aleatorio consideramos a cada individuo, anidado en la interacción grupo×sexo. Dado que existe correlación residual entre observaciones de un mismo individuo, para la modelación, se consideró la estructura de la matriz de covarianza residual, luego de probar las diferentes opciones (i.e. simetría compuesta, sin estructura, errores independientes, autorregresiva de orden 1, entre otras). En caso de existir heteroscedasticidad, para algún criterio de agrupamiento (grupo, sexo o mes) esta fue modelada (Di Rienzo et al. 2011). Basamos la selección del mejor modelo utilizando el

criterio de información de Akaike (AIC) (Akaike 1978). Los métodos de comparación múltiple de medias *a posteriori* seleccionado fueron un procedimiento basado en conglomerados (DGC, Prueba de Di Rienzo, Guzmán y Casanoves, Di Rienzo *et al.* 2002) y Prueba LSD de Fisher (Di Rienzo *et al.* 2011). Una vez elegido el modelo, procedimos a realizar inferencias acerca de las medias. El criterio de rechazo utilizado fue para valores de $p < 0,05$.

2.3. RESULTADOS

2.3.1. Composición florística y análisis estructural de la vegetación

En el área de acción total ocupada por ambos grupos se pudieron identificar 57 especies vegetales arbóreas/arbustivas pertenecientes a 25 familias (Tabla 5). El 37% fueron especies raras (aquellas que tuvieron menos de 10 individuos), mientras que las especies únicas (presentes en una sola unidad de muestreo) fueron el 11,9% y los *singletons* (especies representadas por un solo individuo) 11,7%. La densidad media fue 23,7 individuos/ ha. y el área basal media 244,79 m² (30,75 m²/ha.). Dentro del área evaluada, las especies vegetales se distribuyen de manera heterogénea: de las 52 especies analizadas, 25 se encuentran distribuidas de manera agregada ($I_d > 1$), 24 en forma regular ($I_d < 1$) y solo 3 de manera aleatoria ($I_d = 1$) (Tabla 5).

Según los valores IVI, las especies más importantes en el área de ambos grupos fueron *Eugenia uniflora*, *Gleditsia amorphoides*, *Enterolobium contortosiliquum*, *Sebastiania brasiliensis*, *Celtis sp.* y *Sideroxylon obtusifolium* (Tabla 5). Las familias más importantes fueron Myrtaceae (IVI_{300%} = 61,61), Fabaceae (IVI_{300%} = 53,57), Sapotaceae (IVI_{300%} = 30,81), Moraceae (IVI_{300%} = 20,72), Euphorbiaceae (IVI_{300%} = 19,64) y Celtidaceae (IVI_{300%} = 17,74). Además, se registraron 4 especies de enredaderas (*Dolichandra unguis-cati*, Bignoniaceae; *Forsteronia glabrescens*, Apocynaceae; *Passiflora sp.*, Passifloraceae; *Paullinia elegans*, Sapindaceae) de las cuáles se pudo estimar la abundancia, densidad y frecuencia relativa de dos de ellas

(FRi%): *Dolichandra unguis-cati* (106 individuos, 13,3 ind./ha., FRI%: 2,04) y *Forsteronia glabrescens* (465 individuos, 58,42 ind./ha., FRI%: 4,06) y dos especies de palmeras (*Acrocomia aculeata* (n = 1) y *Butia yatay* (n = 1) , Familia Arecaceae).

Cuando se consideraron el área de uso exclusivo de cada grupo y el área de solapamiento, no se detectaron diferencias entre los valores de IVI de las especies entre estas tres áreas (Prueba de T pareada: Grupo S exclusiva vs. Solapamiento: n = 54, T = 0,16, p = 0,87; Grupo T exclusiva vs. Solapamiento: n = 54, T = 0,60, p = 0,55; Grupo S exclusiva vs. Grupo T exclusiva: n = 54, T = 0,56, p = 0,58), aunque algunas especies pueden no encontrarse presente en todas las sub-áreas. Por ejemplo, *Tessaria integrifolia* solo se encuentra en la zona de solapamiento de los grupos (Tabla anexo 2).

Tabla 5 Resultados del análisis estructural para las especies arbóreas registradas dentro del área de estudio. Fr_i = Frecuencia relativa de la especie i; DR_i = Dominancia o Área basal relativa de la especie i; IVI (Índice de Valor de Importancia) = Fr_i + AR_i + DR_i; Abundancia (número de individuos); densidad (individuos/hectáreas). I_d: índice de Morisita.

Nombre científico	Familia	Abundancia (N de individuos)	Densidad (ind./ha.)	Abundancia relativa (Ni/N total)	Fr _i %	DR _i %	IVI (al 300%)	Ranking	I _d	Distribución
<i>Eugenia uniflora</i>	Myrtaceae	3156	396,48	28,64	6,72	6,16	41,52	1	2,00	Agregada
<i>Gleditsia amorphoides</i>	Fabaceae	807	101,38	7,32	6,39	12,29	26,01	2	0,00	Regular
<i>Enterolobium contortosiliquum</i>	Fabaceae	250	31,41	2,27	4,75	13,53	20,56	3	0,81	Regular
<i>Sebastiania brasiliensis</i>	Euphorbiaceae	1104	138,69	10,02	4,72	4,57	19,31	4	0,67	Aleatoria
<i>Celtis</i> sp.	Celtidaceae	918	115,33	8,33	6,24	3,17	17,74	5	0,33	Regular
<i>Sideroxylon obtusifolium</i>	Sapotaceae	426	53,52	3,87	4,46	8,13	16,46	6	0,00	Regular
<i>Chrysophyllum marginatum</i>	Sapotaceae	615	77,26	5,58	5,44	2,93	13,95	7	0,17	Regular
<i>Ficus luschnathiana</i>	Moraceae	100	12,56	0,91	2,54	9,83	13,28	8	5,30	Agregada
<i>Myrcianthes pungens</i>	Myrtaceae	366	45,98	3,32	4,36	5,58	13,25	9	0,00	Regular
<i>Nectandra falcifolia</i>	Lauraceae	324	40,7	2,94	3,3	4,94	11,18	10	4,93	Agregada
<i>Casearia sylvestris</i>	Salicaceae	455	57,16	4,13	5,08	1,67	10,88	11	7,45	Agregada
<i>Tabernaemontana catharinensis</i>	Apocynaceae	383	48,12	3,48	4,94	2,15	10,56	12	3,88	Agregada
<i>Ruprechtia laxiflora</i>	Polygonaceae	273	34,3	2,48	4,61	2,56	9,64	13	17,08	Agregada
<i>Scutia buxifolia</i>	Rhamanaceae	345	43,34	3,13	4,65	0,76	8,54	14	3,31	Agregada
<i>Allophylus edulis</i>	Sapindaceae	249	31,28	2,26	4,17	0,49	6,93	15	2,50	Agregada
<i>Phytolacca dioica</i>	Phytolacaceae	38	4,77	0,34	1,13	5,26	6,73	16	4,34	Agregada

<i>Maclura tinctoria</i>	<i>Moraceae</i>	126	15,83	1,14	2,94	1,95	6,03	17	7,93	Agregada
<i>Myrsine sp.</i>	<i>Myrsinaceae</i>	103	12,94	0,93	2,29	2,44	5,67	18	0,59	Regular
<i>Hexachlamys edulis</i>	<i>Myrtaceae</i>	83	10,43	0,75	2,25	1,88	4,88	19	0,39	Regular
<i>Rollinia emarginata</i>	<i>Annonaceae</i>	143	17,96	1,3	2,25	0,16	3,7	20	3,31	Agregada
<i>Melia azedarach</i>	<i>Meliaceae</i>	57	7,16	0,52	1,74	1,3	3,56	21	0,00	Regular
<i>Brunfelsia australis</i>	<i>Solanaceae</i>	148	18,59	1,34	1,42	0,13	2,89	22	0,40	Regular
<i>Zanthoxylum fagara</i>	<i>Rutaceae</i>	84	10,55	0,76	1,56	0,27	2,59	23	1,86	Agregada
<i>Erythrina crista-galli</i>	<i>Fabaceae</i>	54	6,78	0,49	1,31	0,64	2,44	24	5,31	Agregada
<i>Geoffroea decorticans</i>	<i>Fabaceae</i>	8	1,01	0,07	0,15	1,61	1,83	25	19,60	Agregada
<i>Vassobia breviflora</i>	<i>Solanaceae</i>	48	6,03	0,44	1,31	0,06	1,81	26	0,68	Regular
<i>Handroanthus heptaphyllus</i>	<i>Bignoniaceae</i>	24	3,02	0,22	0,69	0,9	1,8	27	1,31	Agregada
<i>Sorocea bonplandii</i>	<i>Moraceae</i>	23	2,89	0,21	0,65	0,44	1,3	28	0,00	Regular
<i>Salix humboldtiana</i>	<i>Salicaceae</i>	14	1,76	0,13	0,36	0,79	1,28	29	3,96	Agregada
<i>Citrus aurantium</i>	<i>Rutaceae</i>	24	3,02	0,22	0,8	0,24	1,25	30	1,24	Agregada
<i>Albizia inundata</i>	<i>Fabaceae</i>	29	3,64	0,26	0,58	0,25	1,1	31	1,57	Agregada
<i>Psidium guajava</i>	<i>Myrtaceae</i>	32	4,02	0,29	0,73	0,05	1,07	32	0,00	Regular
<i>Pithecellobium scalare</i>	<i>Fabaceae</i>	22	2,76	0,2	0,51	0,31	1,02	33	0,77	Regular
<i>Campomanesia sp.</i>	<i>Myrtaceae</i>	26	3,27	0,24	0,65	0,03	0,91	34	5,80	Agregada
<i>Pisonia zapallo</i>	<i>Nyctaginaceae</i>	16	2,01	0,15	0,25	0,32	0,72	35	2,54	Agregada
<i>Patagonula americana</i>	<i>Boraginaceae</i>	8	1,01	0,07	0,29	0,25	0,61	36	1,23	Agregada
<i>Citrus reticulata</i>	<i>Rutaceae</i>	11	1,38	0,1	0,36	0,04	0,5	37	0,98	Regular
<i>Randia armata</i>	<i>Rubiaceae</i>	13	1,63	0,12	0,36	0,01	0,49	38	0,00	Regular
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	<i>Sapotaceae</i>	8	1,01	0,07	0,29	0,03	0,4	39	5,66	Agregada
<i>Grevillea robusta</i>	<i>Proteaceae</i>	4	0,5	0,04	0,11	0,26	0,4	40	0,43	Regular
<i>Sapium haematospermum</i>	<i>Euphorbiaceae</i>	5	0,63	0,05	0,18	0,1	0,33	41	0,55	Regular
<i>Cestrum parqui</i>	<i>Solanaceae</i>	7	0,88	0,06	0,22	0,01	0,29	42	0,00	Regular
<i>Guapurium peruvianum</i>	<i>Myrtaceae</i>	4	0,5	0,04	0,15	0,07	0,25	43	0,00	Regular
<i>Schinopsis balansae</i>	<i>Anacardiaceae</i>	2	0,25	0,02	0,07	0,16	0,25	44	0,80	Regular
<i>Lonchocarpus campestris</i>	<i>Fabaceae</i>	4	0,5	0,04	0,15	0,01	0,19	45	1,25	Agregada
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	<i>Rutaceae</i>	3	0,38	0,03	0,11	0,03	0,17	46	0,00	Regular
<i>Acacia bonariensis</i>	<i>Fabaceae</i>	3	0,38	0,03	0,11	0	0,14	47	0,00	Regular

<i>Tessaria integrifolia</i>	<i>Asteraceae</i>	4	0,5	0,04	0,04	0,06	0,14	48	4,00	<i>Aleatoria</i>
<i>Banara arguta</i>	<i>Salicaceae</i>	1	0,13	0,01	0,04	0,08	0,13	49	1,33	<i>Aleatoria</i>
<i>Acacia aroma</i>	<i>Fabaceae</i>	2	0,25	0,02	0,07	0,03	0,12	50	0,00	<i>Regular</i>
<i>Inga sp.</i>	<i>Fabaceae</i>	1	0,13	0,01	0,04	0,08	0,12	51	3,99	<i>Agregada</i>
<i>Broussonetia papyrifera</i>	<i>Moraceae</i>	4	0,5	0,04	0,07	0	0,11	52	7,13	<i>Agregada</i>
<i>Acrocomia aculeata</i>	<i>Arecaceae</i>	1	0,13	0,01	0,04	0,01	0,05	53		
<i>Citrus aurantifolia</i>	<i>Rutaceae</i>	1	0,13	0,01	0,04	0	0,05	54		
<i>Citrus limon</i>	<i>Rutaceae</i>	1	0,13	0,01	0,04	0,01	0,05	55		
<i>Peltophorum dubium</i>	<i>Fabaceae</i>	1	0,13	0,01	0,04	0	0,05	56		
<i>Solanum granuloso-leprosum</i>	<i>Solanaceae</i>	1	0,13	0,01	0,04	0	0,05	57		

2.3.2. Análisis fenológicos de la vegetación y disponibilidad de alimento

En el área de estudio, encontramos una variación estacional en la disponibilidad de alimento para las especies arbóreas (índice ARF) (Figura 7, Tabla anexo 3). Las hojas maduras fueron la fenofase más abundante durante todo el estudio ($53,16 \pm 25,55\%$), a excepción de agosto, cuando hojas maduras y brotes estuvieron igualmente disponibles (28,2 y 29,8%, respectivamente) y en septiembre, cuando la abundancia de hojas nuevas tuvo un pico (44,28%) que superó a la disponibilidad de hoja madura (12,38%, ARF = $3,65 \pm 7,85$ su valor de ARF más bajo). La producción de frutos inmaduros comenzó en agosto (5,16%) y su disponibilidad fue en aumento hasta el final del estudio (diciembre, 15,34%). En cambio, los frutos maduros siempre estuvieron poco disponibles ($3,12 \pm 1,72\%$), al igual que los siconos ($4,01 \pm 2,65\%$), aunque la disponibilidad de estos último fue mayor en septiembre y en noviembre y diciembre ($6,2 \pm 2,61\%$). Las flores tuvieron un pico de disponibilidad en septiembre (22,8%) y octubre (20,5%) mientras que el resto de los meses su disponibilidad fue baja ($4,58 \pm 4,57\%$). Por otro lado, las dos especies de lianas incluidas en análisis fenológico, *Dolichandra unguis-cati* y *Forsteronia glabrescens*, tuvieron un patrón similar al de las especies arbóreas en la disponibilidad de cada fenofase durante el estudio (índice L,

Figura 8), con la diferencia que en agosto hubo un pico en la disponibilidad de *Dolichandra unguis-cati* y en octubre ambas especies tuvieron un pico de hojas nuevas. En el caso de las palmeras, se registró la fenología de *Acrocomia aculeata*, que tuvo una oferta de frutos durante casi todo el estudio (Figura 9).

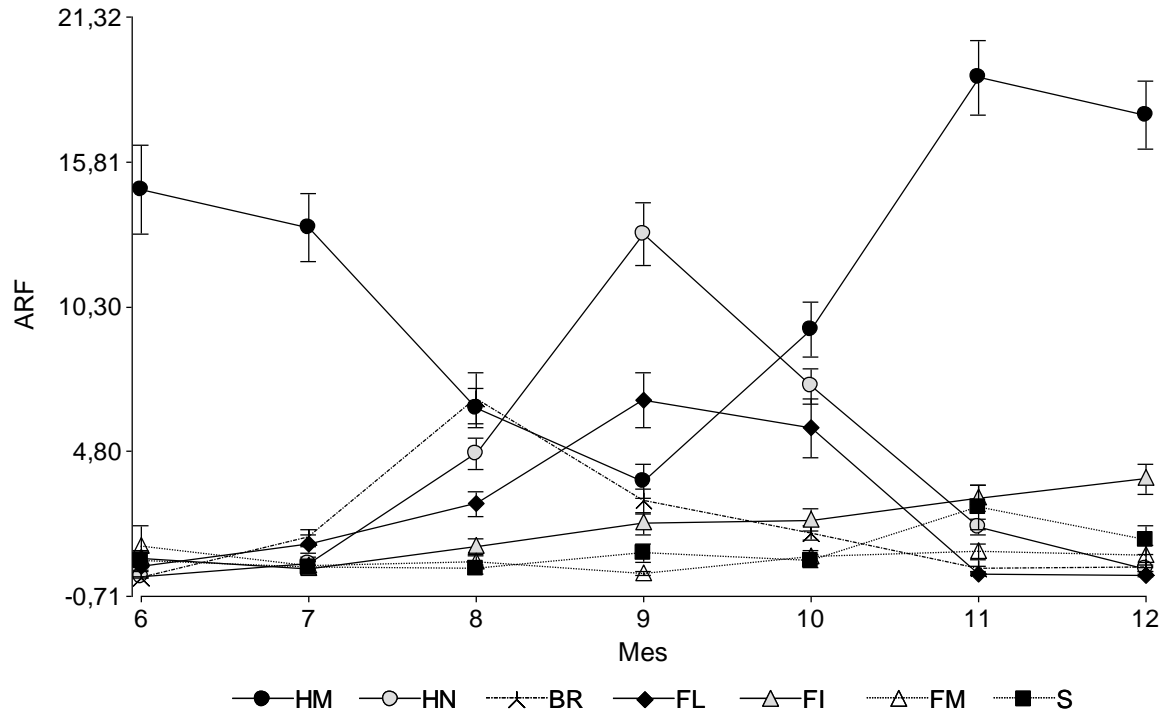


Figura 7. Disponibilidad mensual de las distintas fenofases para especies arbóreas (ARF) durante el período de muestreo (junio – diciembre de 2010). Se incluyeron $27 \pm 5,2$ especies mensualmente en el análisis (ver métodos para más explicación). HM: hoja madura; HN: hoja nueva; BR: brote; FL: flor; FI: fruto inmaduro; FM: fruto maduro; S: siconos de *Ficus sp.*

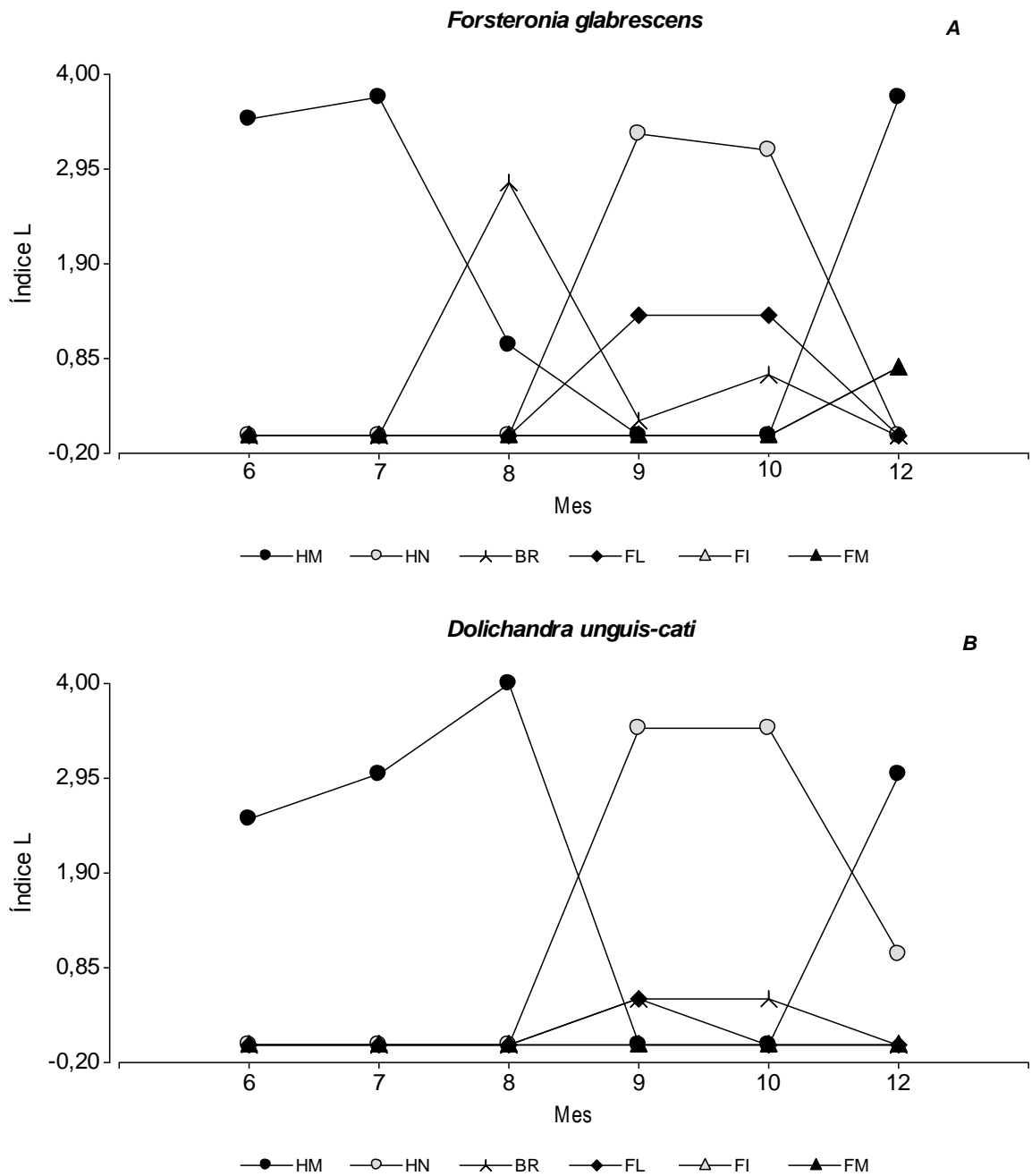


Figura 8. Disponibilidad mensual de las distintas fenofases para lianas (índice L) durante el período de muestreo (junio – diciembre de 2010). A) *Forsteronia glabrescens* y B) *Dolichandra unguis-cati*. HM: hoja madura; HN: hoja nueva; BR: brote; FL: flor; FI: fruto inmaduro; FM: fruto maduro.

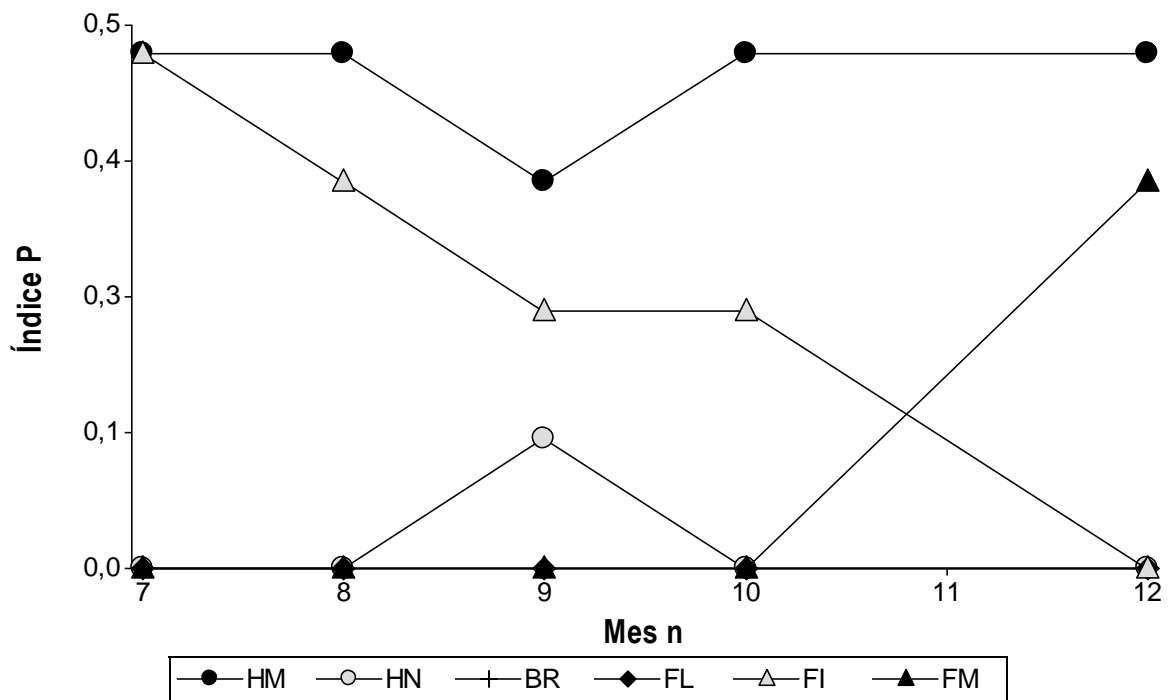


Figura 9. Disponibilidad mensual de las distintas fenofases para la especie de palmera *Acrocomia aculeata* (índice P) durante el período de muestreo (junio – diciembre de 2010). HM: hoja madura; HN: hoja nueva; BR: brote; FL: flor; FI: fruto inmaduro; FM: fruto maduro.

2.3.3. Ecología de la alimentación: Variación mensual de la composición de la dieta

2.3.3.1. Diferencias generales entre sexos y grupos de estudio

Considerando el tiempo de alimentación en primer lugar, en general, ambos grupos dedicaron aproximadamente 136 ± 37 minutos por día a alimentarse, con un pico máximo en agosto (180 ± 47 minutos). Esto representó, aproximadamente, el 20% de tiempo diario de actividad en ambos grupos (Grupo S = $20,33 \pm 1,64\%$ y Grupo T = $20,34 \pm 1,55\%$). Sin embargo, cuando analizamos el porcentaje de tiempo que cada individuo dedica a la alimentación diariamente, encontramos diferencias entre los sexos y grupos a lo largo del período estudiado (interacción Grupo \times Sexo \times Mes significativa, Tabla 6 y Tabla 7, Figura 10). Las hembras de ambos grupos registraron un pico de tiempo invertido en alimentación en agosto (Grupo S = $31,48 \pm 4,39\%$ y Grupo T = $34,12 \pm 3,58\%$), mientras que los valores más bajos fueron en junio, diciembre y julio para las hembras del grupo S ($17,08 \pm 2,03\%$, $18,04 \pm 1,57\%$ y $18,44 \pm$

1,89%, respectivamente) y noviembre, diciembre, octubre y junio para las hembras del grupo T ($13,43 \pm 2,72\%$, $16,7 \pm 1,41\%$, $17,88 \pm 2,75\%$ y $20,10 \pm 1,55\%$, respectivamente) (Tabla 7, Figura 10).

Los machos de ambos grupos tuvieron patrones diferentes en el tiempo invertido en alimentación. El macho del grupo T, siguiendo la tendencia de las hembras de su grupo, tuvo un pico tiempo invertido en alimentación en agosto ($25,14 \pm 6,21\%$) y julio ($24,46 \pm 2,87\%$), mientras que los valores más bajos para este individuo los registramos en diciembre, octubre, noviembre y junio ($13,45 \pm 2,22\%$, $13,89 \pm 4,76\%$, $17,46 \pm 4,71\%$ y $18,07\%$, respectivamente). El menor tiempo invertido en alimentación se registró para el macho del grupo S en junio ($11,64 \pm 2,68\%$). Este macho fue el único que tuvo un patrón diferente, si bien también registró un pico en agosto ($24,10 \pm 6,21\%$), octubre fue el mes de mayor inversión en alimentación ($24,30 \pm 4,76\%$).

Tabla 6. Resultados del análisis de Modelos Lineales Mixtos (MLM) para medidas repetidas para el porcentaje de tiempo diario dedicado a la alimentación. La variable dependiente considerada fue la proporción de tiempo que invirtió, diariamente, cada individuo focal en alimentación. Se consideraron como factores fijos el sexo y grupo de pertenencia de los individuos focales, el mes de observación y sus respectivas interacciones. El factor aleatorio fue el individuo, anidado en la interacción grupo \times sexo. El número de individuos fue: Hembras Grupo T = 3, Grupo S = 2; Machos ambos grupos n = 1.

Variable dependiente	Variabes independientes	GL	F	p	AIC	Sigma	Estructura de la matriz de covarianza residual	Función de varianza
Alimentación (tiempo)	Intercept	1/17	289,2	<0,0001	-6,45	0,03	Autorregresiva de orden 1 (variable que indica el orden de las observaciones : Mes)	Identidad (Mes)
	Grupo	1/3	0,26	0,64				
	Sexo	1/3	35,99	0,009				
	Mes	6/17	19,45	<0,0001				
	Grupo:Sexo	1/3	8,84	0,06				
	Grupo:Mes	6/17	8,53	0,0002				
	Sexo:Mes	6/17	2,25	0,09				
	Grupo:Sexo:Mes	6/17	2,91	0,04				

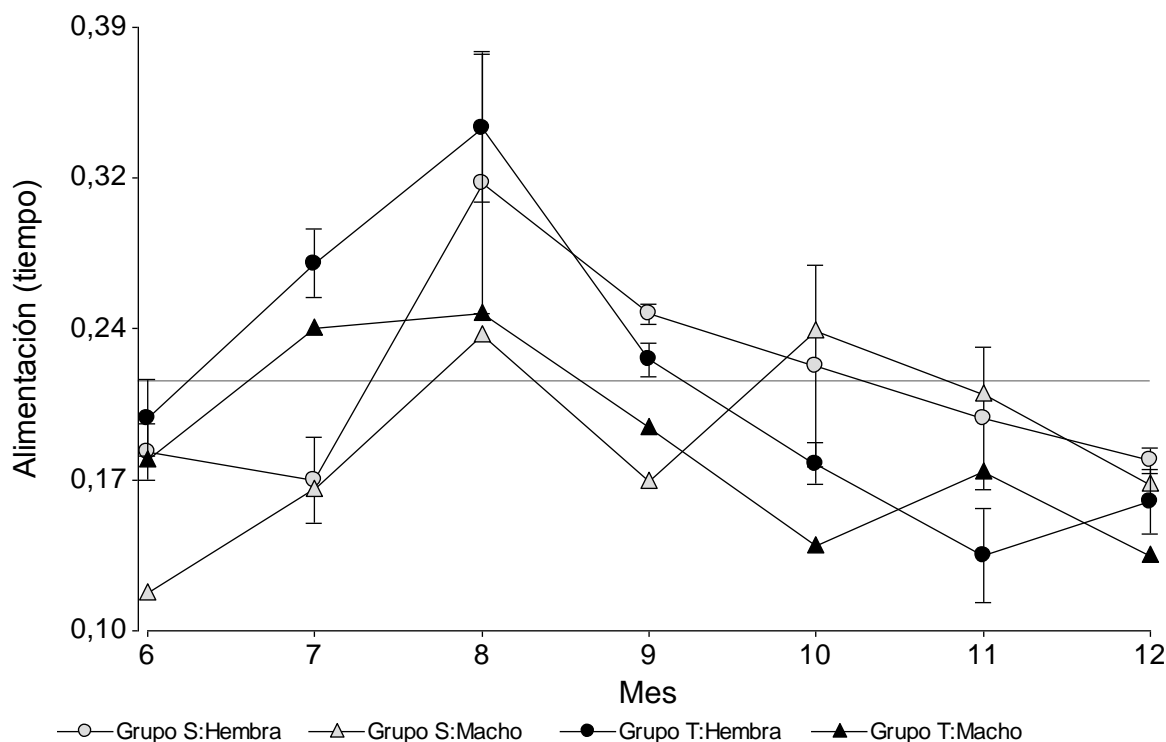


Figura 10. Proporción de tiempo diario dedicado a la alimentación en machos (n=1) y hembras (n=3) del grupo T y machos (n=1) y hembras (n=2) del grupo S. Los resultados de la inferencia estadística se muestran en la **Tabla 6.** y los valores para cada punto en la **Tabla 7** (en porcentajes). La línea horizontal señala, solo con fines comparativos, la separación entre los dos grupos de medias basadas en el método de comparación múltiple *a posteriori* DGC (**Tabla 7**)

2.3.3.2. Diferencias en el consumo de estructuras (tiempo invertido en la alimentación)

En general, los individuos dedicaron el $28,4 \pm 24,53$ % del tiempo a alimentarse de hojas nuevas, $22,47 \pm 22,58$ % de frutos maduros, $18,6 \pm 28,85$ % de hojas maduras, $8,84 \pm 15,62$ % de brotes, $7,19 \pm 14,18$ % de siconos (inflorescencias e infrutescencias de *Ficus* sp.), $6,74 \pm 16,16$ % de frutos inmaduros, $4,30 \pm 7,36$ % de flores, $2,13 \pm 5,29$ % de capullos, $1,24 \pm 2,75$ % en corteza y $0,11 \pm 0,59$ % en cáscara de frutos. Sin embargo, cuando se analizó el tiempo invertido en la alimentación sobre las diferentes estructuras en el tiempo, también considerando los factores fijos grupo y sexo y a los individuos como factores aleatorios (anidados en la interacción sexo \times grupo), se obtuvo una interacción cuádruple significativa, es decir, el efecto de cada uno de los factores depende del nivel de los otros (LMM, Grupo \times Sexo \times Mes \times Estructura: $AIC = 1793,5$, $Sigma = 3,62$, $gl = 48/117$, $F = 1,9$, $p = 0,0014$, Tabla anexo 4). A pesar de esta

falta de patrón general, puede observarse cierto patrón mensual en el tiempo invertido en la alimentación de diferentes estructuras (Figura 11). Durante el invierno (junio a agosto) y comienzo de la primavera (septiembre) más del 50% del tiempo dedicado a la alimentación fue sobre estructuras foliares (junio y julio, principalmente hojas maduras y agosto y septiembre, principalmente hojas nuevas y brotes). Los valores más altos fueron en agosto (Grupo S = 91,53% y Grupo T = 80,57%), aunque cabe destacar que en junio los frutos y los siconos de *Ficus* sp. representaron el 55,57% (Grupo T) y 29,77% (Grupo S) del tiempo de alimentación (Figura 11, Tabla anexo 4). Este patrón se revirtió en la primavera (octubre a diciembre), en dónde los individuos dedicaron más del 50% de su tiempo de alimentación al consumo de frutos y flores., con los valores más altos en octubre (75,7% Grupo S y 58,29% Grupo T) (Figura 11, Tabla anexo 4).

Tabla 7. Porcentaje de tiempo diario dedicado a la alimentación. Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$).

Grupo	Sexo	Mes	% Tiempo diario dedicado a la alimentación		Comparación múltiple	
			Media	DE	LSD Fisher	DGC
T	Hembra	8	34,12%	3,58%	A	A
S	Hembra	8	31,48%	4,39%	AB	A
T	Hembra	7	27,58%	1,66%	ABC	A
T	Macho	8	25,14%	6,21%	ABCD	A
S	Hembra	9	25,14%	0,90%	ABCD	A
T	Macho	7	24,46%	2,87%	ABCD	A
S	Macho	10	24,30%	4,76%	ABCD	A
S	Macho	8	24,10%	6,21%	ABCD	A
T	Hembra	9	22,91%	0,73%	BCD	A
S	Hembra	10	22,61%	3,37%	BCD	A
S	Macho	11	21,22%	4,71%	BCD	B
T	Hembra	6	20,10%	1,55%	CD	B
S	Hembra	11	20,06%	3,33%	CD	B
T	Macho	9	19,65%	1,27%	CD	B
S	Hembra	6	18,44%	1,90%	CD	B
T	Macho	6	18,07%	2,68%	CD	B
S	Hembra	12	18,04%	1,57%	CD	B
T	Hembra	10	17,88%	2,75%	CD	B
T	Macho	11	17,46%	4,71%	CD	B
S	Hembra	7	17,08%	2,03%	D	B
S	Macho	9	16,99%	1,27%	D	B
S	Macho	12	16,91%	2,22%	D	B
T	Hembra	12	16,69%	1,41%	D	B
S	Macho	7	16,65%	2,87%	D	B
T	Macho	10	13,89%	4,76%	D	B
T	Macho	12	13,45%	2,22%	D	B
T	Hembra	11	13,43%	2,72%	D	B
S	Macho	6	11,64%	2,68%	D	B

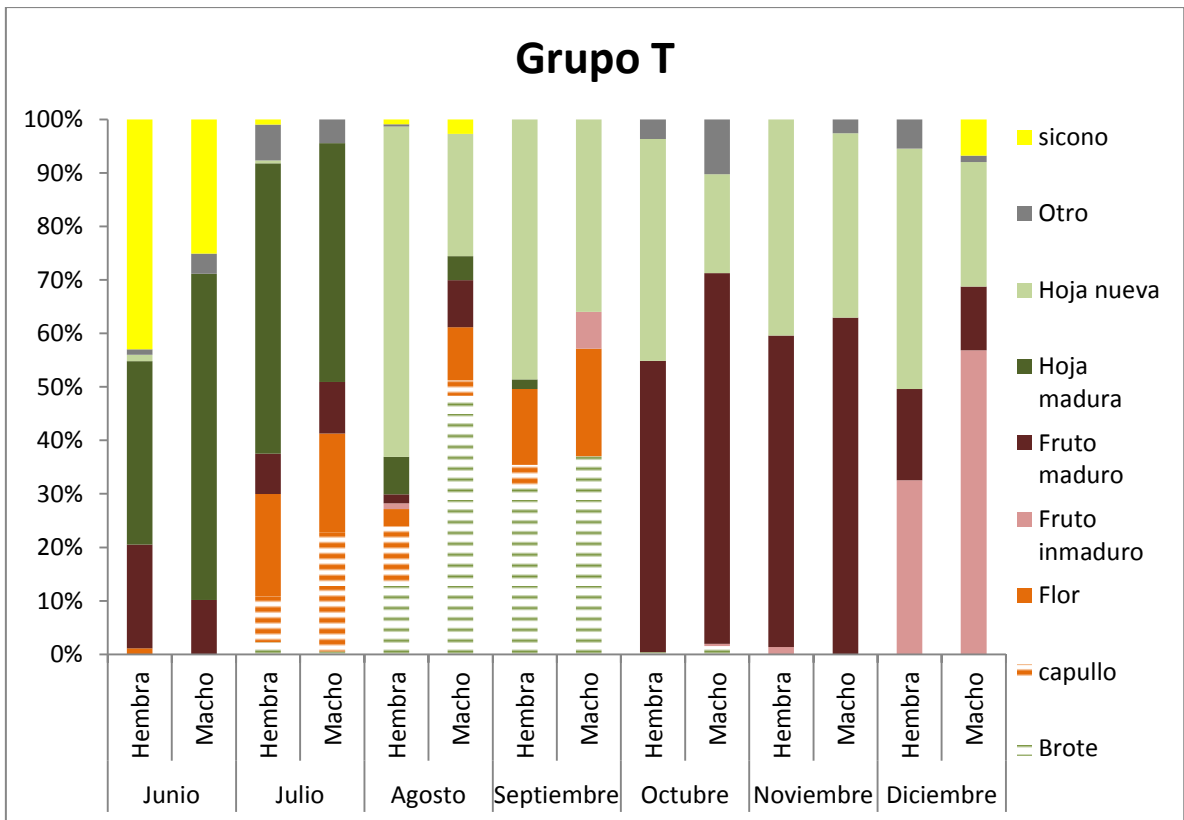
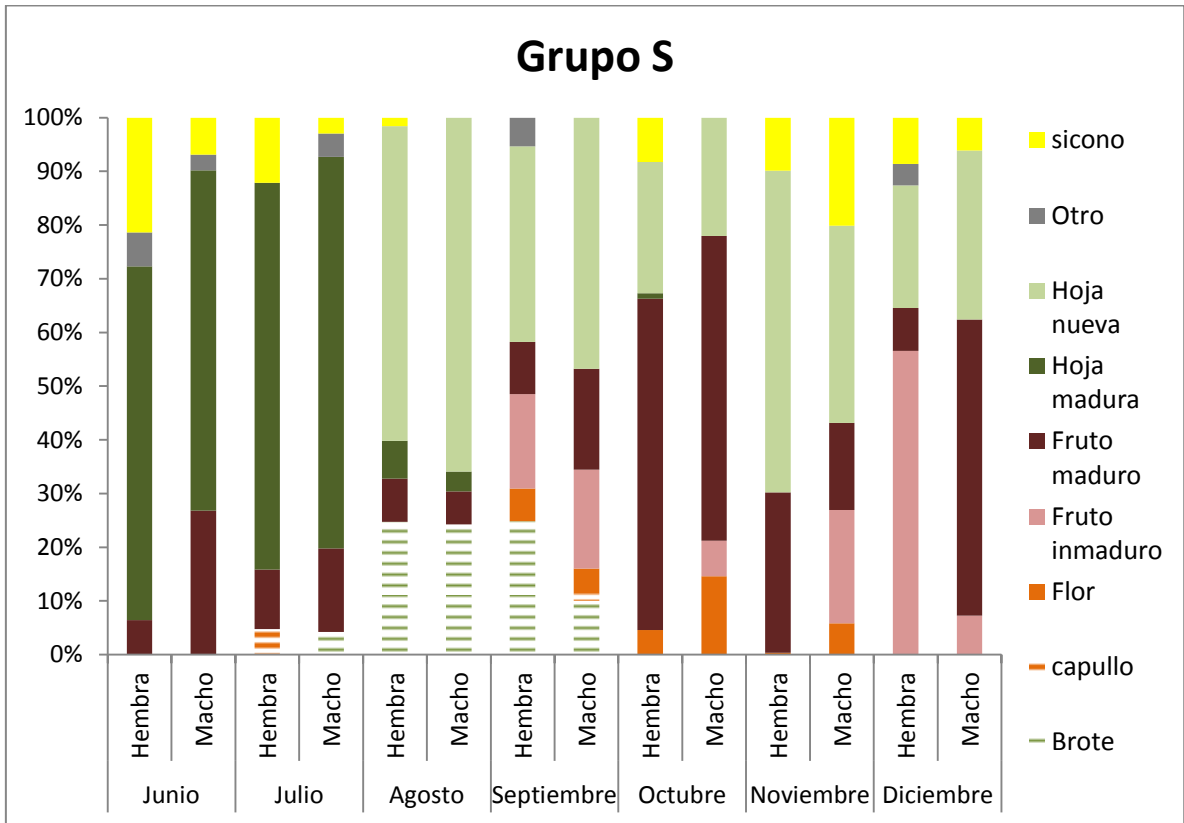
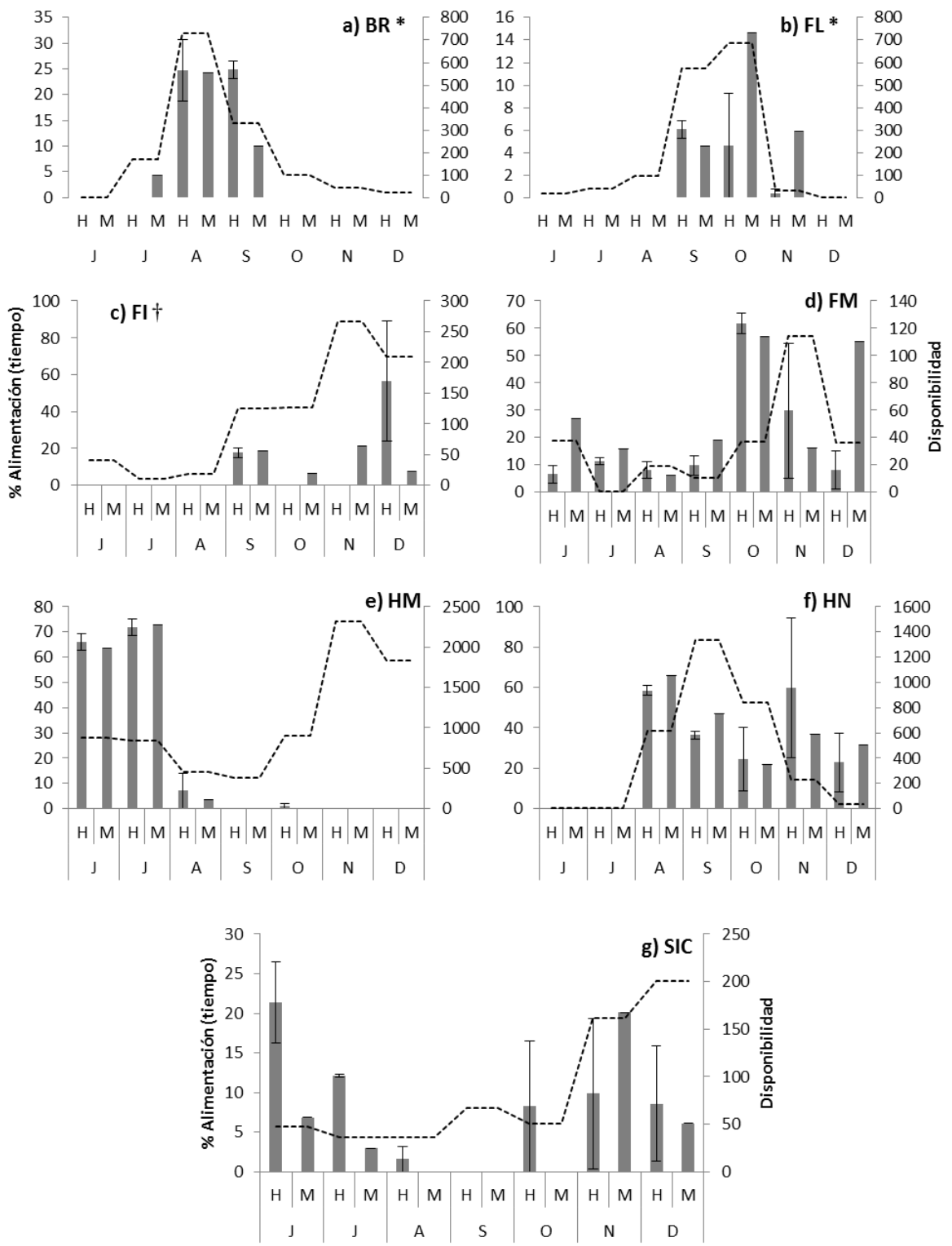


Figura 11. Variación mensual general en el porcentaje de tiempo invertido en la alimentación de cada tipo de estructura en ambos grupos y sexos.

2.3.3.3. Variación del tiempo invertido en alimentación y su relación con la disponibilidad de las diferentes estructuras

Cuando analizamos la variación mensual en la relación entre el tiempo invertido en la alimentación de diferentes estructuras y la disponibilidad de las mismas en el ambiente, encontramos que, en la mayoría de los casos, no existe una asociación entre estas variables. En los únicos casos en que encontramos una asociación fue entre el consumo y disponibilidad de, para el grupo S, brotes y flores en ambos sexos ($r_{\text{brotes hembra}} = 0,87, p < 0,01$; $r_{\text{brotes macho}} = 0,99, p < 0,0001$ y $r_{\text{flores hembra}} = 0,96, p < 0,001$; $r_{\text{flores macho}} = 0,80, p < 0,05$) y frutos inmaduros en el macho ($r_{\text{frutos inmaduros macho}} = 0,8, p < 0,05$) (Figura 12, a-g) y para el grupo T, en el tiempo invertido por ambos sexos en el consumo de frutos maduros ($r_{\text{frutos maduros ambos sexos}} = 0,83, p < 0,05$), en el consumo de brotes en el macho ($r_{\text{brotes macho}} = 0,91, p < 0,01$) y frutos inmaduros en el macho ($r_{\text{frutos inmaduros macho}} = 0,75, p = 0,048$) (Figura 12, h-n).



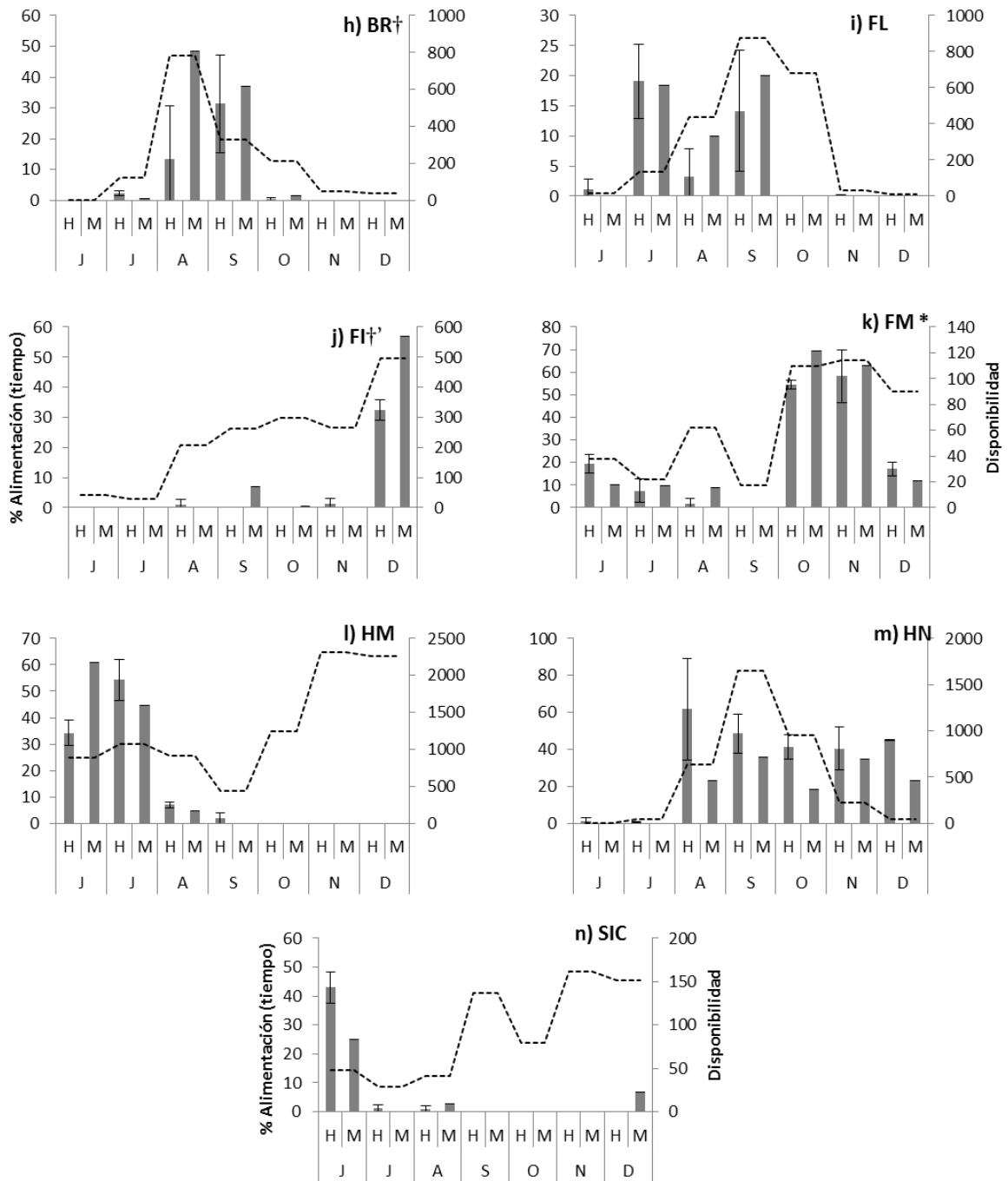


Figura 12. Variación mensual de la relación entre el tiempo invertido en la alimentación de diferentes estructuras (barras grises) y su disponibilidad en el ambiente (línea punteada) en machos (M) y hembras (H) del grupo S (a-g) y el grupo T (h-n). BR: brote, FL: flor, FI: fruto inmaduro, FM: fruto maduro, HM: hoja madura, HN: hoja nueva y SIC: siconos de *Ficus* sp. Relación significativa para ambos sexos (*), para machos (†). El (') señala una relación marginal para las hembras ($p = 0,054$).

2.3.3.4. Diferencias en el consumo de estructuras (variable: biomasa)

Considerando el consumo de alimento en términos de biomasa ingerida (gramos de peso seco consumidos diariamente), los resultados fueron muy diferentes. La cantidad promedio de alimento consumido por individuo fue $319,37 \pm 53,77$ gramos diarios (basado en peso seco, $n = 7$, rango 231,08 a 412,36 gramos), lo que equivale a $78,02 \pm 15,65$ gramos de peso seco por unidad de masa corporal (hembras: $n=5$, $82,26 \pm 16,96$ y machos: $n=2$, $67,42 \pm 2,52$). En este caso, analizando ambas variables (cantidad de alimento consumido total y por unidad de masa corporal) no registramos diferencias entre sexos ni entre grupos aunque encontramos diferencias en la cantidad de biomasa ingerida entre los diferentes meses (Tabla 8): junio, julio y octubre fueron los meses de mayor consumo de alimento ($472,11 \pm 87,93$ gr., $463,76 \pm 79,94$ gr. y $461,94 \pm 86,42$ gr., respectivamente) mientras que los meses en los que registramos menos consumo fueron septiembre y agosto ($149,63 \pm 21,15$ y $167,6 \pm 25,39$, respectivamente) (Figura 13).

Por otro lado, cuando analizamos el porcentaje de biomasa diaria que representan las diferentes estructuras, encontramos que el efecto de cada uno de los factores analizados (grupo, sexo, mes y estructura) depende del nivel de los otros (LMM, Grupo \times Sexo \times Mes \times Estructura: $AIC = 1511,34$, $Sigma = 17,19$, $gl = 36/137$, $F = 2,51$, $p = 0,0001$, Tabla anexo 5), es decir, no hay un patrón claro en estos resultados. Sin embargo, si pudimos observar algunos resultados generales como que los frutos, principalmente maduros, fueron la estructura más consumida por estos individuos durante todo el período estudiado (excepto en el mes de septiembre para el Grupo T, Figura 14). Algo similar ocurrió con el consumo diario de cada estructura relativizado a la unidad de masa corporal, aunque en este caso, encontramos diferencias entre los meses, grupos y estructuras pero no entre individuos de diferente sexo (LMM, Grupo \times Mes \times Estructura: $AIC = 1568,26$, $Sigma = 32,68$, $gl = 36/137$, $F = 2,14$, $p = 0,0009$, Sexo: $gl = 1/3$, $F = 0,91$, $p = 0,41$).

Tabla 8. Resultados del análisis de Modelos Lineales Mixtos (MLM) para medidas repetidas para la alimentación. La variable dependiente considerada fue la cantidad de alimento y la cantidad de alimento por unidad de masa metabólica corporal (mmc) ingerido por cada individuo diariamente (basado en gramos de peso seco). Se consideraron como factores fijos el sexo y grupo de pertenencia de los individuos focales, el mes de observación y sus respectivas interacciones. El factor aleatorio fue el individuo, anidado en la interacción grupo × sexo.

Variable dependiente	Variabes independientes	GL	F	p	AIC	Sigma	Estructura de la matriz de covarianza residual	Función de varianza
Alimentación (consumo en peso seco)	Intercept	1/17	298,7	<0,0001	314,40	0,10	Errores independientes	Potencia
	Grupo	1/3	0,01	0,92				
	Sexo	1/3	0,0003	0,96				
	Mes	6/17	8,23	0,0003				
	Grupo:Sexo	1/3	2,15	0,24				
	Grupo:Mes	6/17	2,14	0,10				
	Sexo:Mes	6/17	1,02	0,44				
	Grupo:Sexo:Mes	6/17	0,49	0,81				
Alimentación (consumo en peso seco/ mmc)	Intercept	1/17	277,92	<0,0001	265,31	0,79	Autorregresivo de orden 1 (Mes) Exponencial (Grupo)	Identidad (Mes)
	Grupo	1/3	9,9E-03	0,9539				
	Sexo	1/3	1,72	0,2805				
	Mes	6/17	68,46	<0,001				
	Grupo:Sexo	1/3	0,22	0,6716				
	Sexo:Mes	6/17	1,42	0,2644				
	Grupo:Mes	6/17	2,53	0,0621				
	Grupo:Sexo:Mes	6/17	1,52	0,2321				

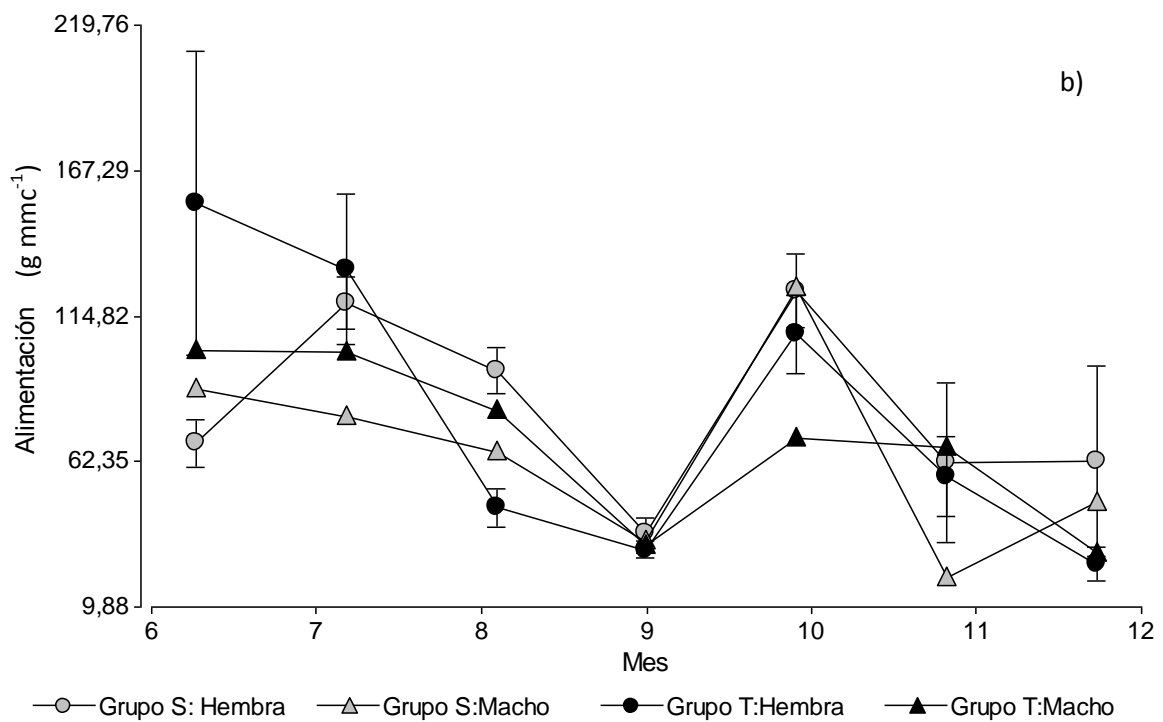
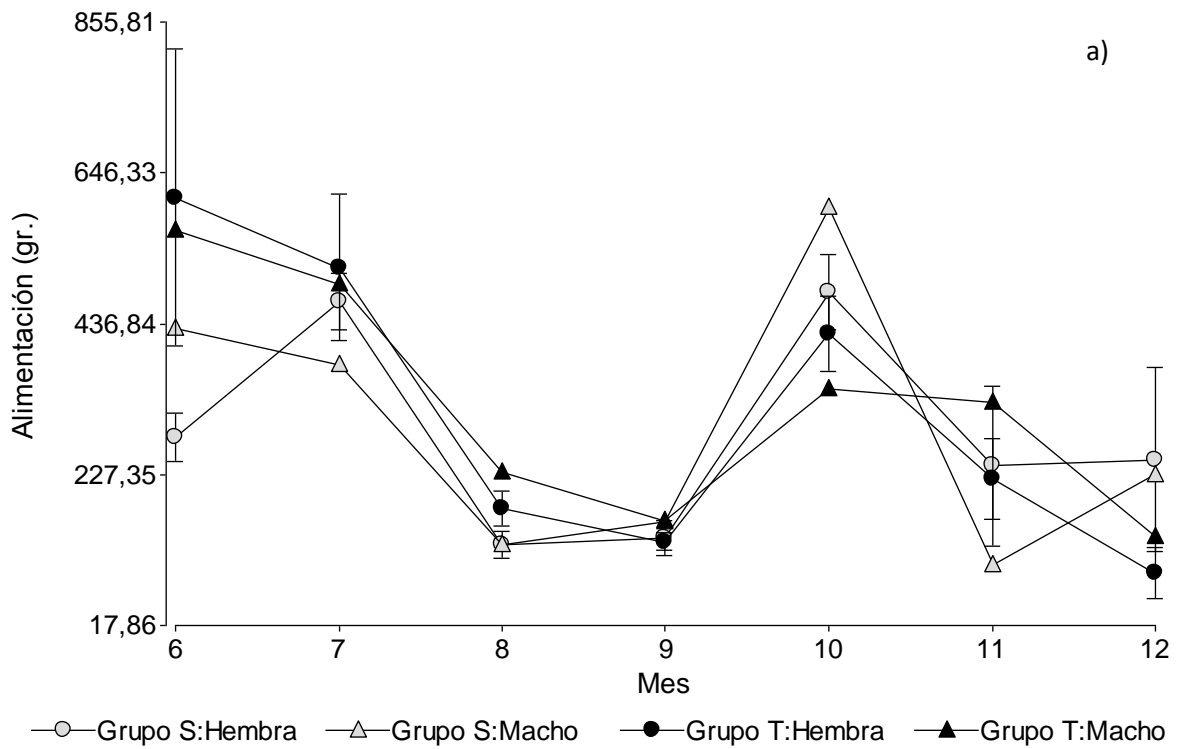


Figura 13. a) Consumo de biomasa (basado en gr. peso seco) y b) Consumo de biomasa/mmc (basado en gr. peso seco) en los diferentes meses en machos (n=1) y hembras (n=3) del grupo T y machos (n=1) y hembras (n=2) del grupo S.

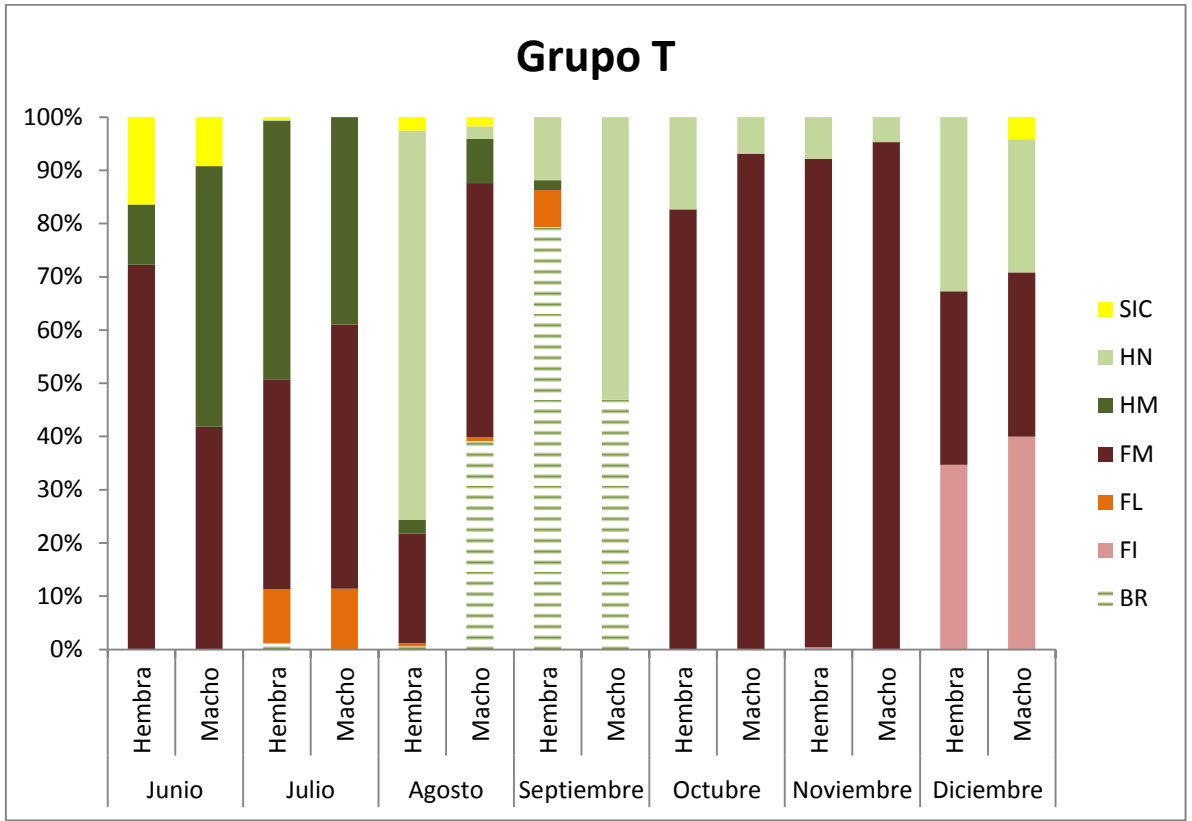
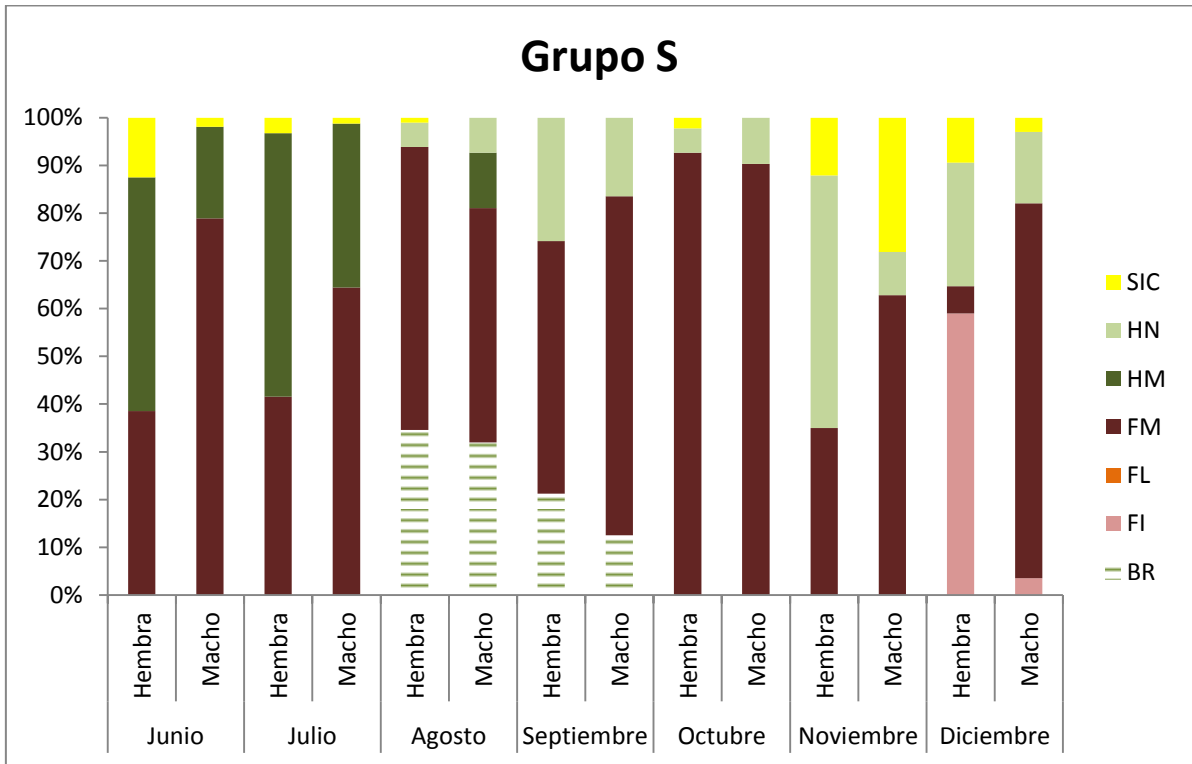


Figura 14. Variación mensual en el porcentaje de consumo de alimento (gramos de peso seco consumidos diariamente) de cada tipo de estructura en el Grupo S y T.

2.3.3.5. Tiempo de alimentación versus consumo de biomasa (peso seco)

Los resultados presentados sugieren que, utilizando el porcentaje de tiempo invertido en consumir una determinada estructura, existe una sobre/sub estimación de lo que representa esa estructura en la ingesta de biomasa diaria (calculada en base a su peso seco) en la dieta de los individuos focales. En particular, en la mayoría de las estructuras, el tiempo de alimentación sobrestima la ingesta, con excepción de los frutos maduros, en donde los individuos consumen, en promedio, un 29% más de lo que sugiere el tiempo que dedican a alimentarse en esta estructura (Tabla 9, Figura 15). De esta manera, cuando se considera el porcentaje de cada estructura consumida por los individuos en peso seco, es decir, la biomasa que el individuo ingiere, se observa que los frutos maduros fueron la estructura más consumida durante todo el período de tiempo estudiado (Tabla 9, Figura 15). Entonces, como se discutirá en la sección final, la composición de la dieta, evaluada a partir de la biomasa ingerida en lugar del tiempo invertido en cada estructura, revela una estrategia de alimentación distinta.

Tabla 9. Prueba T pareada para la comparación entre el porcentaje de tiempo invertido en alimentación y su equivalente en consumo de biomasa (gr). (*) Subestimación, (‡) Sobrestimación

Estructura	Media(dif)	Media(gr)	Media(t)	DE(dif)	T	p (Bilateral)	% Promedio de sobre o subestimación
Brote	0,009	0,095	0,086	0,136	0,485	0,629	0,91
Capullo	-0,018	0,001	0,019	0,050	-2,610	0,012	1,81‡
Cáscara	0,003	0,004	0,001	0,015	1,350	0,183	0,29‡
Corteza	-0,010	0,001	0,011	0,025	-2,809	0,007	0,98‡
Flor	-0,012	0,011	0,023	0,038	-2,343	0,023	1,25‡
Fruto inmaduro	-0,004	0,044	0,048	0,028	-1,010	0,317	0,39
Fruto maduro	0,291	0,516	0,225	0,194	10,816	0,000	29,09*
Hoja madura	-0,052	0,130	0,182	0,121	-3,097	0,003	5,18‡
Hoja nueva	-0,120	0,163	0,283	0,173	-4,985	0,000	11,98‡
Sicono	-0,036	0,036	0,072	0,101	-2,592	0,012	3,62‡

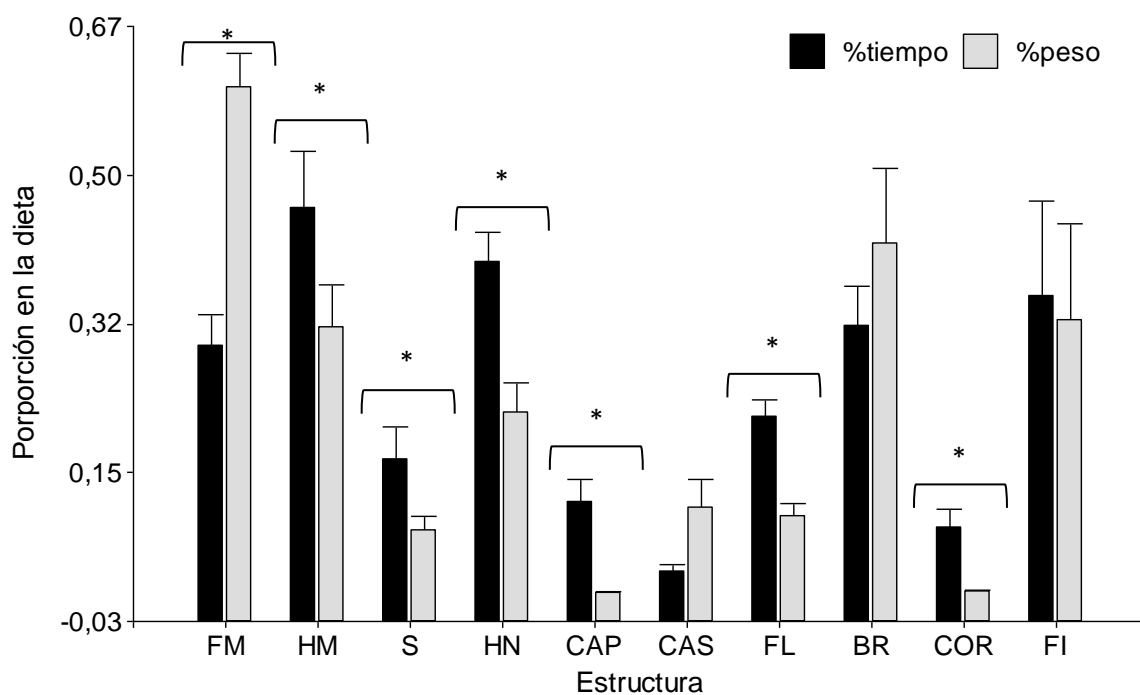


Figura 15. Comparación entre el porcentaje de tiempo invertido en alimentación y su equivalente en consumo de biomasa (peso seco). FM: fruto maduro; HM: hoja madura; S: sicono de *Ficus sp.*; HN: hoja nueva; CAP: capullo; CAS: cáscara; FL: flor; BR: brote; COR: corteza; FI: fruto inmaduro.

2.3.4. Preferencias alimentarias

Para el análisis de las preferencias alimentarias se utilizaron datos de 23 especies de las cuales se pudo estimar el consumo en peso seco y su disponibilidad. Se utilizó la variable consumo en peso seco ya que, como se demostró en la sección 2.3.3.5. (y se discutirá en la sección de Discusión), es la variable más apropiada para describir la dieta de los individuos. Los resultados generales, sin discriminar por grupo, mes o categoría de alimento, como se presentan tradicionalmente en la disciplina, sugieren que ninguna de estas especies es consumida en mayor proporción que su disponibilidad. Es más, todas estas especies serían “evitadas” ya que su consumo es menor a su disponibilidad (índice de Ivlev < 0). Sin embargo, al hacer el cálculo de esta manera se trata a las observaciones como pseudoréplicas, ya que no se tiene en consideración que muchas observaciones pertenecen a los mismos individuos o a un mismo individuo en diferentes meses. Por ese motivo, se calculó el valor del índice de Ivlev mensual para cada categoría de alimento (estructura y especie) pero agrupando

las observaciones por individuo y grupo.

Según el análisis del índice de Ivlev, la mayoría de los alimentos analizados fueron evitados, es decir, de los 117 tipos de alimentos analizados (7 estructuras correspondientes a 23 especies), el 80,3% (94 alimentos) para el grupo S y 96% (109 alimentos) para el grupo T fueron consumidos en menor proporción que su disponibilidad al menos un mes (Tabla anexo 6). Los alimentos “preferidos” fueron el 13,27% (n = 15, 11 especies) de los alimentos consumidos por el grupo S y el 14,16% (n = 16, 11 especies) consumidos por el grupo T fueron seleccionados al menos una vez en mayor proporción que su disponibilidad (Ivlev > 0) (Tabla 10). Entre estos alimentos, ambos grupos coincidieron en “preferir” las hojas nuevas y maduras de *Celtis* sp., los frutos maduros de *Enterolobium contortosiliquum*, *Eugenia uniflora* y *Myrcianthes pungens*, los brotes de *Ficus* sp., las hojas nuevas de *Gleditsia amorphoides*, *Sorocea bonplandii* y *Hexachlamys edulis* y los frutos inmaduros y hojas nuevas de *Maclura tinctoria*. Además, el grupo S también tuvo como alimentos preferidos los frutos maduros de *Chrysophyllum marginatum*, las hojas maduras de *Gleditsia amorphoides*, las flores de *Hexachlamys edulis* y las hojas nuevas de *Myrsine* sp., mientras que el grupo T también prefirió los frutos maduros de *Allophylus edulis*, los siconos de *Ficus* sp., los brotes de *Hexachlamys edulis* y las flores y hojas nuevas de *Salix humboldtiana*.

En una proporción similar, estos grupos consumieron alimentos según su disponibilidad, lo que se considera como “oportunisto”, [13,27% (n = 15) para el grupo S y el 19,47% (n = 22) para el grupo T] al menos en un mes (Tabla anexo 6). Sin embargo, si bien el grado de preferencia (cuanto más próximo a 1 el valor de Ivlev, mayor preferencia) fue variable, más del 60% de los alimentos preferidos (grupo S: 68% y grupo T: 70%) tuvieron un valor de preferencia Ivlev > 0,9 y ambos grupos incorporaron al menos 1 tipo de alimento al mes con estos valores, la mayor parte de ellos, frutos, principalmente maduros, y hojas nuevas de diversas especies (Tabla 10).

La única excepción a este patrón fue el mes de junio para ambos grupos, en donde el rango de preferencia fue entre 0,44-0,89 y noviembre para el grupo S (0,389-0,688).

diciembre fue el mes en donde los individuos consumieron mayor cantidad de alimentos de manera altamente selectiva: 5 tipos de alimentos el grupo T y 7 el grupo S (Tabla 10). Cabe destacar en este punto que, a excepción de noviembre, ambos grupos coinciden en consumir preferencialmente al menos un tipo de alimento en común. Los alimentos con valores de preferencia intermedios ($0,5 < I_{vlev} < 0,9$) fueron el 16% para el grupo S y el 20% para el grupo T. Este fue el caso, por ejemplo, de los frutos maduros de *Enterolobium contortosiliquum* en el mes de junio ($I_{vlev \text{ grupo S: } 0,87, I_{vlev \text{ grupo T: } 0,89}$) y las hojas maduras de *Celtis* sp. en julio ($I_{vlev \text{ grupo S: } 0,76, I_{vlev \text{ grupo T: } 0,67}$). Dentro de los alimentos preferido, los alimentos con baja preferencia ($0 < I_{vlev} < 0,5$) fueron la minoría (16% grupo S y 10% grupo T). Este sería el caso, por ejemplo, de las hojas maduras de *Gleditsia amorphoides* en julio ($I_{vlev \text{ grupo S: } 0,38}$), los frutos inmaduros ($I_{vlev \text{ grupo T: } 0,43}$) de *Maclura tinctoria* en noviembre, los siconos de *Ficus* sp. en junio ($I_{vlev \text{ grupo T: } 0,43}$) y las hojas nuevas ($I_{vlev \text{ grupo S: } 0,46}$) de *Celtis* sp. en septiembre.

Con excepción del mes de septiembre (para el grupo T), ambos grupos incorporaron preferencialmente frutos en su dieta en todos los meses analizados. En particular, durante el invierno ambos grupos consumieron preferentemente frutos maduros de *Enterolobium contortosiliquum*. Con el comienzo de la primavera (septiembre y octubre) los individuos comenzaron a consumir preferentemente los frutos maduros de *Eugenia uniflora* a los que, en noviembre y diciembre, se le agregan los frutos maduros de *Allophylus edulis* (grupo T), *Chrysophyllum marginatum* (grupo S) y *Myrcianthes pungens* (ambos grupos). Los únicos frutos inmaduros consumidos de manera preferencial fueron los de *Maclura tinctoria* en noviembre (grupo T) y diciembre (ambos grupos). En el caso particular de los siconos de *Ficus* sp., solo el grupo T los consumió de manera preferencial en junio y en agosto de manera

oportunista mientras que el resto de los meses los consumió en menor proporción que su oferta (evasión). Por otro lado, el grupo S consumió siconos de manera oportunista todos los meses analizados, a excepción de agosto, septiembre y octubre en donde los consumió en menor proporción que la ofertan (Tabla anexo 6).

Respecto al consumo de estructuras foliares, solo el grupo S incorporó de manera preferencial a estas estructuras todos los meses analizados, mientras que el grupo T no las consumió en junio y agosto (Tabla 10). Al consumo preferencial de hojas maduras en junio (grupo S) y julio (ambos grupos) de *Celtis* sp. se agregan en julio y agosto las hojas maduras de *Gleditsia amorphoides* (grupo S). El resto de los meses, la preferencia de estructuras foliares es sobre brotes de *Ficus* sp. (agosto grupo S y septiembre ambos grupos) y hojas nuevas de *Salix humboldtiana*, *Myrsine* sp., *Celtis* sp., *Maclura tinctoria*, *Sorocea bonplandii*, *Hexachlamys edulis*, y *Gleditsia amorphoides*. Las flores solo fueron consumidas preferencialmente en julio (*Hexachlamys edulis* el grupo S y *Salix humboldtiana* el grupo T) (Tabla 10).

Tabla 10. Índices mensuales de Ivlev para el porcentaje diario de consumo (basado en peso seco) de las especies seleccionadas preferencialmente (Ivlev > 0), es decir, en una mayor proporción que su disponibilidad. La tabla completa se muestra en la Tabla anexo 6.

Mes	Estructura	Especie	Grupo S	Grupo T
junio	FM	<i>Enterolobium contortosiliquum</i>	0,870	0,892
	HM	<i>Celtis sp.</i>	0,520	
	SIC	<i>Ficus luschnathiana</i>		0,445
julio	FL	<i>Hexachlamys edulis</i>	1,000	
		<i>Salix humboldtiana</i>		0,907
	FM	<i>Enterolobium contortosiliquum</i>	1,000	0,938
	HM	<i>Celtis sp.</i>	0,761	0,677
		<i>Gleditsia amorphoides</i>	0,384	
	HN	<i>Salix humboldtiana</i>		1,000
agosto	BR	<i>Ficus luschnathiana</i>	0,657	
	FM	<i>Enterolobium contortosiliquum</i>	0,954	0,939
	HM	<i>Gleditsia amorphoides</i>	1,000	
	HN	<i>Celtis sp.</i>	1,000	
		<i>Myrsine sp.</i>	1,000	
septiembre	BR	<i>Ficus luschnathiana</i>	0,437	0,858
		<i>Hexachlamys edulis</i>		1,000
	FM	<i>Eugenia uniflora</i>	0,993	
	HN	<i>Celtis sp.</i>	0,458	
		<i>Maclura tinctoria</i>	0,983	
octubre	FM	<i>Eugenia uniflora</i>	0,996	0,963
	HN	<i>Sorocea bonplandii</i>	0,995	
noviembre	FI	<i>Maclura tinctoria</i>		0,435
	FM	<i>Allophylus edulis</i>		1,000
		<i>Chrysophyllum marginatum</i>	0,688	
		<i>Eugenia uniflora</i>		0,961
	HN	<i>Celtis sp.</i>	0,389	
		<i>Hexachlamys edulis</i>		1,000
<i>Maclura tinctoria</i>			0,680	
diciembre	FI	<i>Maclura tinctoria</i>	0,977	0,975
	FM	<i>Eugenia uniflora</i>	1,000	
		<i>Myrcianthes pungens</i>	1,000	1,000
	HN	<i>Celtis sp.</i>	0,948	0,948
		<i>Gleditsia amorphoides</i>	1,000	1,000
		<i>Hexachlamys edulis</i>	1,000	
		<i>Sorocea bonplandii</i>	1,000	1,000

2.4. DISCUSIÓN

Nuestros resultados indican que la disponibilidad de alimentos en nuestro sitio de estudio es heterogénea tanto espacial como temporalmente y que estos primates respondieron a esa variación modificando la composición de la dieta. Sin embargo, los alimentos fueron consumidos en menor proporción que su oferta en el ambiente. Además, nuestros resultados sugieren que el tiempo invertido en alimentación no refleja lo que los individuos están realmente ingiriendo, por lo que no es recomendable utilizarlo como predictor de las estrategias alimentarias de los primates. Diversos autores llegaron a conclusiones similares estudiando otras especies de primates (Felton et al. 2009c, Rothman et al. 2011a, Righini 2014).

2.4.1. Cambios estacionales en la disponibilidad del alimento.

Al igual que el resto de los primates no humanos, los grupos de aulladores estudiados en esta tesis habitan en un ambiente que se puede considerar estacional desde el punto de vista de la disponibilidad de alimentos (Di Fiore et al. 2011). Esto puede inferirse a partir de los cambios mensuales en la disponibilidad de las diferentes fenofases de cada especie vegetal. En este estudio, estos cambios los podemos resumir en tres etapas: una primera etapa, al comienzo del invierno (junio y julio), en donde las hojas maduras, tanto de especies arbóreas como de enredaderas, fueron el item más disponible. Una segunda etapa, a partir del mes de agosto, en donde hubo un máximo en la disponibilidad de brotes, tanto de especies arbóreas como de la enredadera *Forsteronia glabrescens*. Esta segunda etapa se caracterizó por un incremento en la disponibilidad de hojas nuevas y flores, que registraron un máximo en septiembre y octubre, tanto para las especies arbóreas como las enredaderas evaluadas. Por último, la tercera etapa comenzó en octubre, donde hubo un incremento en la disponibilidad de hojas maduras (que se convirtió en la fenofase más disponible). Por otro lado, la disponibilidad de frutos inmaduros fue en aumento desde junio hasta diciembre mientras que los frutos maduros siempre tuvieron una baja disponibilidad en

comparación con el resto de las fenofases, a excepción de noviembre, en donde su disponibilidad fue similar a la de los frutos maduros y los siconos de *Ficus* sp. Al igual que lo encontrado en trabajos anteriores (Zunino 1986, Pave 2013), en nuestro sitio de estudio *Ficus* sp. produjo siconos de manera asincrónica a lo largo de todo el período estudiado.

2.4.2. Variación mensual en el tiempo invertido en alimentación

Los monos aulladores estudiados en esta tesis dedican a la alimentación aproximadamente 136 ± 37 minutos por día, lo que representa aproximadamente el 20% del tiempo diario de actividad en ambos grupos. Esta inversión del tiempo de actividad diaria en la alimentación no difiere del registrado en otros estudios con aulladores en general (revisado por Di Fiore *et al.* 2011) ni con *A. caraya* en particular a lo largo de su distribución (17,3% y 20,3%, (Kowalewski 2007); 15-20%, (Agostini 2008); 14,9%, (Prates y Bicca-Marques 2008)). Respecto a los meses analizados, en general el tiempo de alimentación va en aumento desde junio hasta agosto (durante el invierno) en donde se registra el tiempo máximo y luego disminuye hasta que en diciembre (comienzo del verano) alcanza valores similares a junio. Sin embargo, encontramos diferencias en el tiempo que cada individuo dedica a alimentarse diariamente entre los diferentes meses de seguimiento, entre individuos de diferente sexo dentro de un mismo grupo (lo que discutiremos en la sección 2.4.5) y entre individuos de diferentes grupos.

2.4.3. Variación mensual en el tiempo invertido en la alimentación de diferentes estructuras y su relación con la disponibilidad espacial y temporal

Al igual que lo sugerido en trabajos anteriores para aulladores (Crockett 1998, Di Fiore *et al.* 2011), las hojas y brotes fueron las estructuras a las que estos monos aulladores les dedicaron la mayor parte de su tiempo de alimentación durante todo el estudio. En particular, nuestros resultados coinciden con los resultados encontrados en

trabajos anteriores para grupos de monos aulladores en nuestro mismo sitio de estudio. Por ejemplo, G. E. Zunino (1986) trabajando durante 12 meses con dos grupos de monos aulladores que habitaron en el mismo fragmento de bosque en donde realizamos nuestro trabajo (denominado “Laboratorio 1”), encontró que esos grupos dedicaron anualmente el 74,21% y el 23,58% de su tiempo de alimentación a las estructuras foliares y frutos, respectivamente, pero también encontró una variación en donde las estructuras foliares alcanzaron el 91,43% del tiempo de alimentación en invierno y el 60,12% en verano. De manera similar, en otro trabajo realizado en nuestro mismo sitio de estudio en el año 2004 con dos grupos de *A. caraya* se encontró que durante el invierno y comienzo de la primavera (junio -septiembre), el tiempo dedicado a la alimentación de estructuras foliares alcanzó el 91,3% mientras que en verano (diciembre – Marzo) fue del 42,4% (Delgado 2005).

Nuestros resultados sugieren que, en general, el tiempo invertido en la alimentación de estructuras foliares (hojas y brotes), coincide con el patrón general de disponibilidad de estas estructuras discutido en la sección 3.4.1. (pág. 129). Al principio del invierno (junio y julio), los individuos se alimentaron principalmente de hojas maduras. Luego en agosto tuvieron el pico máximo de inversión en tiempo de alimentación (84,75% del tiempo total de alimentación) que coincide con el aumento en la disponibilidad de brotes. Con el comienzo de la primavera (septiembre), el tiempo dedicado al consumo de estructuras foliares (principalmente hojas nuevas) disminuye y es reemplazado por un aumento en el tiempo dedicado a la alimentación de frutos y flores (solo para el grupo S al igual que el aumento del tiempo invertido en frutos maduros solo estuvo relacionado con la disponibilidad en el caso del macho del grupo T). Por otro lado, si bien el consumo frutos, principalmente maduros, podría considerarse estacional ya que el aumento en el tiempo dedicado a estas estructuras coincide con un aumento de su disponibilidad, los individuos invirtieron tiempo en alimentarse de frutos durante todos los meses estudiados.

Respecto a la disponibilidad espacial de alimentos, el 77% del tiempo total de alimentación se concentró en 10 especies, de las cuales 7 se encuentran entre las 10 primeras según el ranking calculado a partir del Índice de Valor de Importancia ecológica relativa (IVI) (*Celtis sp.*, *Chrysophyllum marginatum*, *Enterolobium contortosiliquum*, *Eugenia uniflora*, *Ficus sp.*, *Gleditsia amorphoides* y *Myrcianthes pungens*). Esto hace suponer que los individuos estudiados se alimentaron de las especies y estructuras más disponibles en su área de acción. Sin embargo, cuando se analizan las preferencias mensuales de cada especie, se ve que, en general, los individuos se alimentan de cada especie en menor proporción que la oferta disponible, lo que coincide con la definición de “evitación” de ese alimento (Milton 1980, Ganas et al. 2004, Felton 2008). Este resultado sugiere que la disponibilidad del alimento no es el factor que influye en su elección y que los factores nutricionales pueden tener mayor relevancia (como discutiremos en el próximo capítulo).

2.4.4. Variación mensual en la biomasa ingerida de diferentes estructuras

Los individuos consumieron en promedio $309,12 \pm 58,37$ gramos diarios (basado en peso seco) de alimento. Esta cantidad es similar a lo encontrado para otros aulladores y atelinos (Tabla 11). Sin embargo, a diferencia de lo que encontramos respecto al tiempo invertido en alimentación, en este caso no registramos diferencias entre sexos. La cantidad de biomasa que los individuos ingirieron diariamente (tanto la absoluta como la relativizada por mmc) tuvo una variación mensual. junio, julio y octubre fueron los meses en dónde registramos los mayores valores de consumo, mientras que agosto, septiembre, noviembre y diciembre fueron los de menos consumo. Esto podría estar relacionado al tipo de estructura consumida mayoritariamente en cada mes y a los tiempos de digestión que cada estructura necesita. Por ejemplo, en los meses en los que registramos menor tiempo de alimentación, el principal componente (en biomasa) de la dieta fueron frutos maduros (junio y julio el $50,53 \pm 21,34\%$ de *Enterolobium contortosiliquum* y en octubre $87,68 \pm$

8,68 de *Eugenia uniflora*) mientras que en agosto, que fue el mes en donde registramos el pico máximo del tiempo dedicado a alimentación, coincidió con el mes en el que consumieron mayor proporción (en biomasa) de hojas y brotes. La digestión de las hojas es un proceso largo que limita la cantidad de biomasa por unidad de tiempo que un individuo puede ingerir (Espinosa-Gómez et al. 2013). En consecuencia, los individuos se pueden ver obligados a estar más tiempo alimentándose para satisfacer sus requerimientos nutricionales (ver capítulo 3).

Tabla 11. Peso, dimorfismo sexual y biomasa ingerida en especies de primates no humanos en las que se han realizado estudios de ecología nutricional. Referencias: 1) estimación a partir de varios estudios, ver Rothman 2008, 2) Karesh et al. (1998), 3) Kowalewski, datos no publicados

Especie	Familia	Peso Media \pm DE (n)		mmc		Dimorfismo	Biomasa ingerida (gr. MS/día)		Biomasa ingerida/mmc		Referencia	n (ind.)	n (meses)
		Macho	Hembra	Macho	Hembra		Macho	Hembra	Macho	Hembra			
<i>Gorilla beringei</i>	Hominidae	200 ¹	100 ¹	56,674	33,41	2	1880 \pm 1300 (peso fresco)	1490 \pm 800 (peso fresco)	33,17 \pm 22,94	44,60 \pm 23,94	Rothman et al. 2008, 2011	2 machos, 6 hembras	12
<i>Papio hamadryas ursinus</i>	Cercopithecidae		15,5		8,07			1900 \pm 800 (peso fresco)			Johnson et al. 2013	1 hembra	1
<i>Ateles chamek</i>	Atelidae	8,16 (7,6 - 8,6) ₂	8,275 (7,8 - 8,75) ²	4,951	5,004	0,986	262		52,917	52,355	Felton 2009	8 machos, 10 hembras	12
<i>Alouatta palliata</i>	Atelidae	8,415 \pm 1,02	6,25 \pm 0,37	5,069	4,041	1,346	348		68,658	86,123	Nagy y Milton 1979, Milton 1979		
<i>Alouatta pigra</i>	Atelidae	7,6 \pm 0,9	6 \pm 0,3	4,69	3,92	1,267	218,5 \pm 95,3		46,59	55,74	Righini 2014		12
<i>Alouatta caraya</i>	Atelidae	7,8 \pm 1,29 (16) ₃	5,9 \pm 0,65 (27) ³	4,784	3,867	1,322	231,08 - 412,36		67,421	82,084	datos en esta tesis	5 hembras, 2 machos	7

3.4.5. Diferencias entre sexos

Varios autores (revisado en Dunbar et al., 2009) sugieren que la composición de la dieta, al igual que el presupuesto diario de actividades (discutido en el capítulo 2), varía entre individuos de diferentes edades y sexos. Por ejemplo, un trabajo realizado con dos especies de aulladores que habitan en simpatria en el norte de Argentina encontró que los machos de *A. guariba* se alimentaron de más frutos y menos hojas que las hembras, mientras que ocurrió lo contrario en *A. caraya* (los machos se alimentaron de más frutos y menos hojas) (Agostini 2008). A diferencia de este trabajo, nuestros resultados sugieren que no se puede hacer tal generalización y que las diferencias entre individuos dependen del mes en que se los observe y del grupo al que pertenecen. Por ejemplo, el macho del grupo T en agosto estuvo alimentándose durante más tiempo de brotes que las hembras de su grupo ($48,33 \pm 13,79$ vs. $13,42 \pm 7,96\%$) mientras que ocurrió lo contrario en el mes de septiembre en el grupo S. Algo similar ocurrió con el resto de las estructuras (ver **Tabla anexo 4**). Esto implica que, si bien podemos encontrar diferencias respecto al tiempo en que dedican machos y hembras a alimentarse de ciertas estructuras, esta tendencia no se mantiene en el tiempo por lo que no podemos hacer una generalización sobre a cuáles estructuras dedica más tiempo cada sexo.

En mamíferos se asume que los costos energéticos de las hembras son mayores que los de los machos, debido a que las hembras deben alcanzar los requerimientos nutricionales necesarios para sobrellevar la preñez, la lactancia y el cuidado de las crías (Jolly 1984, Coelho 1986). En este sentido, en varias especies de primates, las hembras dedican más tiempo a alimentarse que los machos y seleccionan alimentos con mayor contenido calórico, lo que se interpreta como una respuesta a las mayores demandas energéticas que representan la gestación y la lactancia (revisado en Hiraiwa-Hasegawa, 1997). Cuando analizamos la dieta pero considerando la ingesta de biomasa en lugar del tiempo de alimentación, no encontramos diferencias entre machos y hembras ni en la

cantidad de biomasa absoluta ingerida diariamente (hembra: $318,11 \pm 65,53$ vs. macho: $322,54 \pm 12,04$ gramos de peso seco) ni en la cantidad de biomasa ingerida/mmc (hembra: $82,26 \pm 16,95$ vs. macho: $67,42 \pm 2,52$).

Una posible explicación puede atribuirse al dimorfismo sexual de *Alouatta caraya* en el tamaño corporal, en el que los machos son aproximadamente un 25% más grandes que las hembras (ver Crockett y Eisenberg, 1987; Crockett, 1998 y Tabla 11). En este sentido, un trabajo realizado con 19 especies de primates sugirió que el tamaño corporal es el principal determinante de los requerimientos energéticos (Key y Ross 1999). En este trabajo, los autores sugirieron que en especies con un dimorfismo sexual de entre un 30 y un 50% (considerado como bajo o moderado dimorfismo), los costos energéticos de las hembras terminan siendo mayores en respuesta a los costos asociados a la lactancia y gestación. En cambio, en especies con alto dimorfismo sexual, no se observan diferencias entre los sexos, ya que los costos asociados a la lactancia y gestación en las hembras son igualados o, incluso superados, por los costos de mantenimiento de un mayor tamaño corporal en los machos. Asimismo, un trabajo reciente propone que el sexo de mayor tamaño puede experimentar, además de los costos asociados al mantenimiento, una mortalidad diferencial asociada al incremento en la carga parasitaria o a una malnutrición en épocas de escasez (revisado en Isaac, 2005). En la población a la que pertenecen los grupos de *A. caraya* estudiados en esta tesis, se registró que los machos son aproximadamente entre un 32% (Kowalewski et al. datos no publicados, Tabla 11) y un 48% más grandes que las hembras (Rumiz 1990) lo que podría explicar que no hayamos detectado diferencias ni en los tiempos invertidos en alimentación ni en la cantidad de biomasa ingerida entre los sexos.

La única diferencia que encontramos fue en el mes de septiembre, en donde las hembras de ambos grupos invirtieron entre 6 y 9% más tiempo en alimentarse que los machos. Generalmente, una mayor inversión de tiempo de alimentación por parte de las hembras se asocia como una respuesta a un determinado estado reproductivo

(preñez y/o lactancia) (Altmann 1980, Dunbar y Dunbar 1988, Dunbar et al. 2002). Por ejemplo, se encontró que las hembras lactantes de *A. pigra* difieren en su presupuesto diario de actividades (por ejemplo, permanecen más tiempo en reposo) y aumentan el consumo de alimentos de “alta calidad” (ricos en carbohidratos, por ejemplo, los frutos) en comparación con hembras no lactantes (Dias et al. 2011). Aunque nosotros no pudimos poner a prueba hipótesis referidas a posibles diferencias entre hembras en diferentes estados reproductivos debido al pequeño tamaño de nuestra muestra, no observamos diferencias entre hembras con crías lactantes (tres hembras con crías lactantes menores de 6 meses) y hembras receptivas (dos hembras sin crías y en las que no registramos crías recién nacidas, hasta Febrero de 2011, lo que indica que no estaban gestando o, a lo sumo, tenían 1 mes de gestación). Si bien sería necesario incorporar un mayor número de hembras a este tipo de análisis, o incorporar análisis de perfiles hormonales, nuestros resultados sugieren que la inversión diferencial en el tiempo dedicado a la alimentación observado en septiembre no respondería a diferencias reproductivas. Probablemente, estas diferencias, como discutiremos en el próximo capítulo, puedan no ser tales si se analiza ya que, probablemente, puedan estar consumiendo un balance similar de macronutrientes y energía.

2.4.5. *Tiempo de alimentación versus consumo de biomasa:*

Nagy y Milton (1979) realizaron un estudio para determinar el consumo de alimentos y la utilización de la Energía en monos aulladores (*A. palliata*) de vida silvestre. Para ellos utilizaron un método de marcado isotópico (método de agua doblemente marcada) para medir las tasas de producción de CO₂ en animales silvestres (n=6) y cajas metabólicas para medir la asimilación de Energía y producción de CO₂ en animales silvestres que fueron mantenidos temporariamente en cautiverio (n=3). Estos autores notaron que los individuos “se alimentaban de una determinada cantidad de fruta fresca en aproximadamente la mitad del tiempo que necesitaban para ingerir la misma cantidad de hojas” (pág.: 477). En este sentido, y al igual que propusieron

Gaulin y Gaulin (1982), Kurland y Gaulin (1987), Felton y colaboradores (2009 c), Rothman y colaboradores (2011 a) y, recientemente, Righini (2014), nuestros resultados también sugieren que cuando se comparan los porcentajes de tiempo respecto a los porcentajes de consumo de todas las categorías de alimento analizadas, la importancia relativa de ciertos alimentos respecto de otros cambia.

Nuestro resultados sugieren que, considerando el porcentaje de tiempo dedicado a la alimentación, se sobreestima la ingesta de hojas, flores, siconos y otros (corteza y capullos). No obstante, cuando consideramos la ingesta de biomasa, en promedio, la estructura más consumida por estos individuos fueron los frutos maduros, que representaron más del 50% de la ingesta diaria. Además, estos valores variaron entre los diferentes meses. Durante el invierno (julio – septiembre), el componente principal de la dieta fueron las estructuras foliares (del 50 A 65% de la biomasa aproximadamente), a excepción de junio, que, al igual que durante la primavera, lo fueron los frutos. Esto revela un patrón en el que, si bien las hojas son un alimento importante, los valores de ingesta de frutos fueron igualmente altos durante todo el período de estudio. Estos resultados coinciden con los resultados de un trabajo realizado con *A. pigra* en México (Righini 2014). En ese caso, los frutos maduros, cuando se considera la ingesta en biomasa, pasaron a ser el 58,2% de la dieta en comparación al 40,2% que representaban cuando se infería la dieta a partir del tiempo invertido en alimentación. Estos resultados ponen de manifiesto que la categorización de los primates dentro de diferentes estrategias alimenticias (folivoría, semifolivoría, frugivoría, entre otras) inferidas a partir del tiempo que los individuos dedican a alimentarse de cada fenofase puede llevarnos a resultados que reflejan la composición dietaria real de los primates en cuestión.

2.5. CONCLUSIONES

Los resultados presentados en este capítulo respecto al tiempo invertido en la alimentación de diferentes estructuras, son similares a los resultados previamente

publicados para *Alouatta* en general y para *A. caraya* en particular (revisado en Di Fiore et al., 2011 y Fernández et al., 2014). No obstante, uno de los resultados más destacables de este capítulo, es que cada una de las preguntas que buscamos contestar tuvo una respuesta diferente dependiendo si la analizábamos con el tiempo invertido en alimentación o con la ingesta de biomasa. En particular, cuando consideramos la ingesta de biomasa, la proporción de frutos en la dieta, tanto maduros como inmaduros, aumentó considerablemente. En este trabajo, nos referimos deliberadamente a “tiempo invertido en alimentación” cuando otros autores se refieren a “composición de la dieta” para señalar que, a nuestro criterio y en vista de los resultados que hemos presentado, son dos cosas diferentes.

A pesar de que pasaron más de 30 años desde la publicación del trabajo de Gaulin y Gaulin (1982) -en donde se mostraban evidencia de que aunque las estructuras foliares representaran más del 50 % del tiempo de alimentación sólo aportaban el 25% de la biomasa (en peso seco) ingerida por *A. seniculus*,- la mayoría de los trabajos continúan utilizando el “tiempo de alimentación” como variable para estimar la composición de la dieta. Si bien el tiempo invertido en alimentación está aceptado como un buen indicador de, por ejemplo, el esfuerzo de forrajeo, es un indicador muy pobre del consumo de nutrientes (Zinner 1999, Felton et al. 2009a, Rothman et al. 2011a). Por lo tanto, sugerimos que “composición de la dieta” debe utilizarse para hacer referencia exclusivamente a la incorporación de biomasa por parte de un individuo y no a la cantidad de tiempo que este dedica a ingerir dicho alimento.

Esta distinción entre las variables utilizadas para inferir estrategias alimenticias puede ser clave en estudios de filogenia y evolución de primates. Por ejemplo, los monos aulladores junto con los muriquies (*Brachyteles* spp.) son considerados los primates neotropicales más folívoros, ya que invierten un gran proporción de su tiempo total de alimentación en el consumo de estructuras foliares (más del 50%) (revisado en Di Fiore et al. 2011). Sin embargo, sólo los monos aulladores reúnen las características

morfológicas y comportamentales de lo que se considera un “buen modelo” de folivoría: su relación tamaño del cerebro-tamaño corporal, la morfología de los molares y del intestino posterior (como evaginaciones en forma de saco y bandas longitudinales), y su comportamiento “minimizador” del gasto de Energía (áreas de acción pequeñas, desplazamientos diarios cortos y una gran proporción del tiempo de actividad dedicado al reposo) (Hartwig et al. 2011, Rosenberger et al. 2011). Esto ha llevado a proponer diferentes caminos evolutivos hacia la folivoría para estos dos géneros (Hartwig et al. 2011, Rosenberger et al. 2011), ya que si bien comparten una alta inversión de su tiempo de alimentación en la ingesta de estructuras foliares, *Brachyteles* no exhibe el complejo de adaptaciones que sería característico de un folívoro “típico”. También se ha hipotetizado que si bien *Brachyteles* no tiene las adaptaciones típicas de un folívoro, la capacidad de consumir un gran porcentaje de hojas puede haber surgido como una adaptación a la vida en ambientes estacionales, en donde existen períodos de escasez de frutos (Strier 1992).

En conclusión, cabe preguntarse si esta interpretación de la evolución de *Alouatta* y *Brachyteles* hacia la folivoría -que supone una gran convergencia en la estrategia alimentaria a pesar de las marcadas divergencias morfológicas y comportamentales (Rosenberger 1992, Rosenberger et al. 2009, Hartwig et al. 2011, Rosenberger et al. 2011)- no proviene, en realidad, de considerar erróneamente que las estructuras foliares constituyen su alimento principal. Notablemente, cuando se considera la biomasa ingerida en lugar del tiempo de alimentación, los frutos pueden pasar a representar una parte fundamental de la dieta. Así, el considerar la biomasa ingerida en vez del tiempo de alimentación podría ayudarnos a comprender mejor los factores ecológicos que podrían haber impulsado o limitado la evolución de los primates platirrininos. Esto probablemente nos conduzca a la necesidad de plantearnos si no sería preciso revisar algunas de las interpretaciones evolutivas que se han realizado en el pasado sobre estas características en ambos géneros, sobre todo considerando que los trabajos antes mencionados se basan en trabajos ecológicos que utilizan el tiempo

invertido en alimentación para inferir estrategias alimentarias

Capítulo 3. Ecología nutricional en monos aulladores negros y dorados

Alouatta caraya

3.1. INTRODUCCIÓN

La ecología nutricional estudia cómo los animales afrontan la heterogeneidad espacial, temporal y nutricional del ambiente para adquirir el alimento y proveerse de los macro y micronutrientes que requieren su crecimiento, supervivencia y reproducción (Milton 2006, Lambert 2011). De esta manera, se la considera “la rama trófica de la ecología funcional”, es decir, una disciplina que estudia la relación de un animal con su medio a través de las interacciones nutricionales (Parker et al. 2009, Raubenheimer y Boggs 2009) y entendiendo "nutricional" en el sentido amplio de cualquier propiedad de un alimento que afecta al animal (Westoby 1974). Al centrarse principalmente a nivel del organismo, los estudios en ecología nutricional se concentran sobre las formas en que los organismos responden al ambiente a diferentes escalas de tiempo: respuestas fisiológicas y de comportamiento, plasticidad fenotípica (e.g. morfología bucal), en el desarrollo y la historia de la vida (e.g. edad de madurez), y la adaptación en una escala de tiempo evolutivo. De esta manera, es una disciplina integradora en el que se estudia cómo un organismo influye y es influido por su entorno ecológico en términos nutricionales y que se centra en comprender los mecanismos y procesos que median esta interacción (Raubenheimer et al. 2009).

Las variaciones, tanto estacionales como espaciales, en la disponibilidad de alimentos, ejercen un efecto sobre varios aspectos de la ecología de los mamíferos en general, incluyendo a los primates, como se discutió en el capítulo 2 de esta tesis. Habitualmente los trabajos en Primatología se refieren a los períodos de escasez de alimentos como aquellos períodos en donde la disponibilidad de alimentos de “alta calidad” (frutos y flores) es mínima (ver van Schaik y Pfannes, 2005) y a que en estos períodos se observan cambios en la composición de la dieta hacia los denominados alimentos de reserva que son alimentos poco preferidos pero muy abundantes en el

ambiente (Marshall y Wrangham 2007, Dunn y Asensio 2012). Por ejemplo, las hojas maduras y los frutos inmaduros han sido consideradas típicamente alimentos de reserva para un gran número de especies de primates, ya que suelen ser abundantes en épocas de escasez de frutos maduros y hojas nuevas (por ejemplo, *Colobus guereza*: (Chapman y Chapman 2002, Fashing et al. 2007); *Gorilla gorilla beringei*: (Ganas et al. 2009, Doran-Sheehy et al. 2009); *Pan troglodytes schweinfurthii* (Watts et al. 2012)).

De manera similar a lo expuesto, también es de esperar que una heterogeneidad espacial y temporal en la disponibilidad de macronutrientes afecte a las poblaciones de primates. Sin embargo, pocos trabajos se centran en cómo varía la disponibilidad de nutrientes en el tiempo y/o han evaluado su efecto sobre los primates (Altmann 1998, Conklin-Brittain et al. 2006, Rothman et al. 2008, Felton et al. 2009c, Vogel et al. 2012, Irwin et al. 2014). Por ejemplo, en un trabajo realizado durante un año de observación en un grupo de gorilas (*Gorilla beringei*) que habitan dentro del Parque Nacional “Bwindi Impenetrable” en Uganda, J. Rothamn y colaboradores (2008) concluyeron que estos gorilas tienen diferentes respuestas frente a la heterogeneidad en la disponibilidad de macronutrientes. En particular, encontraron que estas diferentes respuestas dependieron del sexo y edad del individuo, de manera tal que las hembras y los juveniles consumieron mayor cantidad de alimento y proteína (por unidad de masa corporal) que los machos espalda plateada y sugirieron que esto estaría asociado a diferencias en los costos reproductivos y de crecimiento que afrontan los individuos (Rothman et al. 2008).

Las variaciones estacionales en esta disponibilidad de macronutrientes también pueden demandar que los individuos “ajusten” su consumo de macronutrientes, a través de, por ejemplo, cambios en la composición de la dieta. Por ejemplo, un trabajo en el que se observó durante un año a dos grupos de sifacas diademados (*Propithecus diadema*) que habitan en Tsinjoarivo, Madagascar, registró una reducción en el

consumo de frutos del 85% a 25% en la estación de escasez respecto a la estación de abundancia (Irwin et al. 2014). Este cambio en la composición de la dieta estuvo asociado a un aumento en el consumo de proteína, a pesar de que la composición nutricional de los alimentos no difirió entre estaciones, lo que implica que los individuos regulan la ingesta de nutrientes a través de cambios en la composición de la dieta. Asimismo, en la estación de escasez registraron un menor tiempo de alimentación e ingesta de biomasa que fue asociada a una mayor dificultad en el procesamiento y digestión de los alimentos en esa estación. Así, a pesar de que no registraron una variación en la disponibilidad de nutrientes entre estaciones, el consumo diario de macronutrientes y Energía podría estar regulado por las diferentes cantidades de biomasa ingerida en cada estación. De esta manera, los autores concluyen que la cantidad de alimento que pueden ingerir los animales podría tener más importancia que la composición nutricional de los alimentos *per se* para regular la ingesta de Energía.

3.1.1. Marcos teóricos utilizados en Ecología Nutricional

Para poder evaluar las interacciones entre el ambiente y los organismos, desde un enfoque nutricional, los marcos teóricos utilizados deben ser nutricionalmente explícitos, es decir, deben buscar responder cuáles macronutrientes u otros componentes de los alimentos (por ejemplo, compuestos secundarios) son importantes, influyen y/o afectan, a un organismo en determinada situación, estado reproductivo y edad, entre otros (Raubenheimer et al. 2009). Existen 5 marcos teóricos que cumplen este criterio y que han sido aplicados en estudios sobre alimentación en primates (revisados en Felton et al., 2009 a) maximización de la Energía (Schoener 1971); b) maximización de proteína (Mattson Jr 1980); c) evasión o regulación de los metabolitos secundarios de las plantas (Freeland y Janzen 1974); d) limitación de la ingesta de fibra (Milton 1979); y e) balance de macronutrientes (Raubenheimer y Simpson 2004). Cada uno de estos marcos teóricos propone que la selección del alimento responde a diferentes objetivos nutricionales y estas diferencias provienen de la amplia variedad de

especies y enfoques que han sido utilizados para estudiar dichos objetivos (Felton et al. 2009a).

Tanto el marco teórico de maximización de Energía (a) como el de maximización de la proteína (b) se desprenden de la Teoría de Forrajeo Óptimo (Emlen 1966, MacArthur y Pianka 1966), la cual asume que un solo componente del alimento limita a los organismos (por ejemplo, Energía o nitrógeno, respectivamente), confiriéndole a este el carácter de "moneda". Si bien el aporte de estos marcos teóricos a la ecología nutricional ha sido muy importante, una creciente acumulación de críticas hace que su utilización sea replanteada. Por ejemplo, una de las principales críticas al de optimización de Energía es que la Energía no es un nutriente en sí mismo, sino una propiedad de un grupo de macronutrientes (proteínas, lípidos y carbohidratos) y la no distinción entre estos puede llevar a confundir la maximización de Energía con la maximización de uno o varios macronutrientes determinados o la optimización de su balance (Raubenheimer et al. 2009). De la misma manera, si bien varios trabajos han sugerido que el contenido de proteína en el alimento es un factor muy importante en la selección del alimento en algunas especies o ecosistemas, otros factores como la regulación del contenido de proteína (Felton et al. 2009b) o de la fibra (Milton 1979) han demostrado ser más importantes en la selección del alimento en primates que la proteína como algo aislado.

Asimismo, otros componentes que no son considerados moneda, como los compuestos secundarios (marco teórico c) o la fibra (marco teórico e), se consideran restricciones que los organismos deben enfrentar para maximizar su éxito reproductivo (Westoby 1974, Pulliam 1975, Belovsky 1990, Hirakawa 1995, Hirakawa 1997), pero, en este caso, distinguir entre una restricción y una estrategia adaptativa puede ser metodológicamente difícil (Raubenheimer et al. 2009). Por ejemplo, tradicionalmente se han considerado a los taninos como disuasivos de la herbivoría (Freeland y Janzen 1974) y perjudiciales para la digestión (ya que se unen a las proteínas y reducen su digestión y, en consecuencia, alteran la calidad de los alimentos) (Robbins et al. 1987).

Si bien varios trabajos en primates han encontrado una relación negativa entre la selección de un alimento y la presencia de taninos -por ejemplo, en *Alouatta palliata*, (Glander 1981)-, otros han encontrado que la concentración de taninos no afecta su selección o preferencia -por ejemplo, *Colobus guereza* (Fashing et al. 2007) y *Lemur catta* (Gould et al. 2009)-. Más aún, varios trabajos sugieren que los primates eligen consumir ciertas cantidades de compuestos secundarios dadas sus propiedades farmacológicas (ver revisión de Huffman 1997). Por ejemplo, las hembras de *Propithecus verreauxi verreauxi* próximas a parir, aumentan el consumo de taninos en comparación al resto de los individuos (Carrai et al. 2003). Los autores sugirieron que, de manera similar a lo que se encontró en rumiantes, el consumo de taninos puede favorecer un aumento del peso y la producción de leche en hembras lactante (Barry y McNabb 1999) y, al mismo tiempo, pueden presentar efectos antihelmínticos (Min et al. 2004).

El consumo de alimentos nutricionalmente deficientes o inadecuados es la mayoría de las veces inevitable, forzando un compromiso entre comer demasiados alimentos que contienen exceso de algunos macronutrientes para adquirir aquellos que se encuentran en pequeñas cantidades (Altmann 1998, Simpson et al. 2004). Para alcanzar su objetivo nutricional, la alimentación es el primer nexo entre un organismo y su ambiente y es un acto en el cuál un organismo puede cambiar y regular su estado nutricional (Simpson y Raubenheimer 2012). Los alimentos se puede considerar como “paquetes” donde existe una mezcla de diferentes cantidades y proporciones de nutrientes, compuestos secundarios y, fibras (Altmann 1998). Por ejemplo, cuanta más cantidad de alimento vegetal sea ingerido, mayor probabilidad hay de que algún requerimiento nutricional pueda ser satisfecho pero, al mismo tiempo, la cantidad de compuestos secundarios ingeridos puede aproximarse a niveles tóxicos (Altmann 1998). En este sentido, ya en el año 1974, M. Westoby proponía que el objetivo de los grandes herbívoros era maximizar la mejor mezcla de macronutrientes, idea que sería luego desarrollada en el modelo de balance de macronutrientes o alimentación

balanceada (marco teórico e) (Hailey et al. 1998, Singer y Bernays 2003). En los últimos años han aumentado el número de trabajos que proponen que los macronutrientes interactúan de una manera compleja sobre los organismos y que, por lo tanto, es necesario construir modelos multi-dimensionales para entender estos efectos (ver Parker et al., 2009 y Raubenheimer et al., 2009 a). Recientemente estas ideas se concretaron en un marco teórico analítico conocido como el marco teórico de la Geometría Nutricional (*Geometric framework*) (Raubenheimer y Simpson 1993, Raubenheimer y Simpson 1994, Simpson y Raubenheimer 1995, Raubenheimer y Simpson 1997, Simpson y Raubenheimer 1999, Simpson y Raubenheimer 2011).

3.1.1.1. El marco teórico de la Geometría Nutricional

En este marco teórico (GF, por sus siglas en inglés), las relaciones nutricionales de un animal con su ambiente son representadas en un espacio n -dimensional, en donde cada dimensión representa un componente del alimento (Figura 16) (Raubenheimer et al. 2009). Además, puede incluir el estado nutricional actual y óptimo del organismo (el que le permite maximizar su éxito reproductivo), la eficiencia en la utilización de los macronutrientes, las tasas de excreción, como cualquier variable de interés que indique el desempeño del individuo dentro de ese espacio (Figura 16) (Raubenheimer et al. 2009). Una de las grandes ventajas de este modelo es que nos permite evaluar los patrones observados de consumo de macronutrientes, sin la necesidad de hacer suposiciones *a priori* sobre cuál/cuales son los objetivos nutricionales de los individuos (Felton et al. 2009a).

Este modelo ha sido desarrollado principalmente en invertebrados como langostas, orugas y saltamontes (Raubenheimer y Simpson 1993, Raubenheimer y Simpson 2003, Raubenheimer y Simpson 2004) y luego fue aplicado en áfidos (Abisgold 1994) y cucarachas (South et al. 2011), entre otros invertebrados. En los últimos años han aumentado los trabajos con vertebrados como peces (Simpson y Raubenheimer 2001), aves (Köhler et al. 2012) y mamíferos (por ejemplo, visones

(Mayntz et al. 2009), marsupiales (Nersesian et al. 2012) y osos pardos (Erlenbach et al. 2014)). En Primatología, la aplicación de este modelo es muy reciente aún, al punto que al comenzar esta tesis (año 2008) no existían trabajos publicados en primates no humanos, siendo el primero la tesis de A. Felton (2009) con *Ateles chamek*, seguido por el trabajo con *Gorilla beringei* (Rothman et al. 2011b) y, recientemente, con *Papio hamadryas ursinus* (Johnson et al. 2013) y *Alouatta pigra* (Righini 2014).

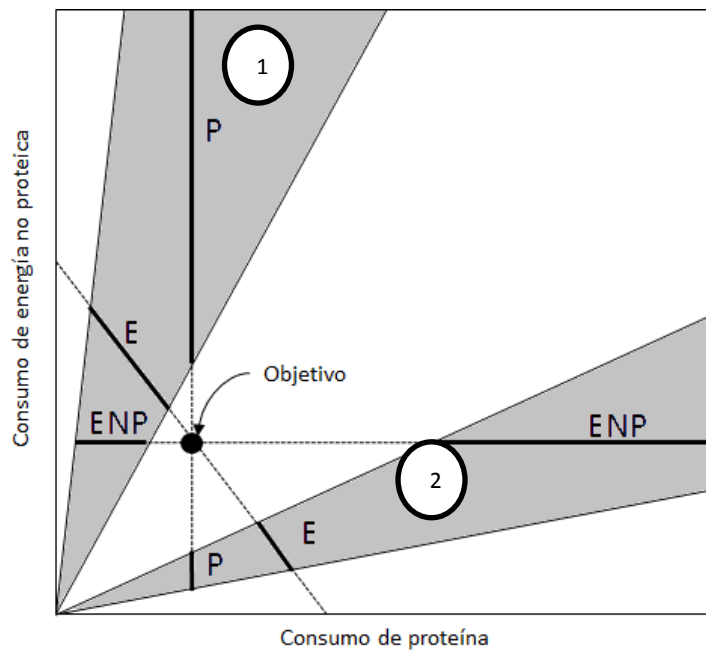


Figura 16. Esquema utilizando la Geometría Nutricional de los resultados esperados cuando los animales consumen alimentos que contienen diferentes proporciones de (P) proteína en relación con la Energía no proteica (ENP) (generalmente, carbohidratos y lípidos, a excepción de las especies que tengan algún grado de fermentación de la fibra, como *Alouatta*, en donde también se incluye esta proporción, ver en Materiales y Métodos). Cuando los animales pueden elegir entre alimentos que representan todo el rango de proporción P:ENP, existen 3 escenarios posible: (i) si los individuos regulan el consumo de proteína sobre el de Energía no proteica, el consumo diario debe encontrarse en lo representado por los segmentos P; (ii) si en cambio, los individuos regulan el consumo de Energía no proteica, el consumo diario queda representado por los segmentos ENP. Por último, si ninguna de las dos dimensiones (ENP y P) son reguladas por separado, pero los individuos regulan el consumo diario de Energía Total, entonces el consumo quedaría representado por los segmentos E. De cualquier manera, el consumo diario converge alrededor de un punto en el espacio nutricional (círculo negro) que sería el consumo “objetivo” a través del balance de macronutrientes. Las líneas que se originan en el centro de coordenadas representan “carriles de alimentos” que indican las proporciones P:ENP de los alimentos disponibles (las cuales se mantienen constantes a lo largo de un mismo carril). Las áreas grises representan dietas de alto contenido de carbohidratos y lípidos (1) o con alto contenido de proteína (2) (esquema adaptado de Simpson et al., 2003).

Los alimentos se representan gráficamente como vectores cuyo ángulo desde el origen está determinado por la proporción de los macronutrientes que contienen (carriles nutricionales), y el estado nutricional de los animales es un punto dentro de este espacio nutricional (Figura 17 a-c) (adaptado de Simpson et al., 2003 y Simpson y Raubenheimer, 2005). A medida que el animal come un alimento, su estado nutricional cambia a lo largo del carril nutricional de la dieta elegida, que resulta de la combinación de los diferentes carriles que representa cada alimento incluido en la dieta. El objetivo del individuo es seleccionar diferentes alimentos y comerlos en cantidades apropiadas para alcanzar un estado nutricional que maximiza su éxito reproductivo (su consumo objetivo, punto negro en la Figura 17.a.).

Si bien, a fines prácticos, los objetivos nutricionales se representan como puntos estáticos en el espacio, en la realidad estos puntos se integran en trayectorias que se mueven en el tiempo dando como resultado objetivos nutricionales “móviles” (Simpson y Raubenheimer 2012). Los factores que influyen en la movilidad de los objetivos nutricionales cambian según la escala temporal a la que se estudien. A largo plazo, estos objetivos se van moviendo según un individuo experimente cambios relacionados con su crecimiento, maduración y estado reproductivo, mientras que a corto plazo los requerimientos de un individuo dependerán de las condiciones ambientales y de las demandas fisiológicas a las que se enfrente (Simpson y Raubenheimer 2012). La locomoción, el mantenimiento y la termorregulación se consideran las principales actividades que influyen en los requerimientos de Energía de los mamíferos en el corto plazo (Pianka 1981, Nagy 1987, McNab 2002).

Si el individuo no puede alcanzar su objetivo nutricional consumiendo un solo tipo de alimento que sea nutricionalmente balanceado (aquel que contiene la proporción exacta que el individuo necesita de proteína en relación a la Energía no proteica, línea diagonal negra Figura 17.a) puede recurrir al consumo de alimentos complementarios (aquellos que se ubican a cada lado del objetivo nutricional) (fig. Figura 17.b) a través de diferentes combinaciones de estos alimentos, llamadas

“trayectorias de alimentación” (flechas negras y punteadas de la fig. Figura 17.b). En teoría, si el animal tiene disponible alimentos que son complementarios, entonces puede ir ajustando su comportamiento alimenticio “bocado a bocado” y, de esta forma, puede alcanzar su objetivo nutricional de manera más eficiente (utilizando una trayectoria más cercana a la trayectoria balanceada) (flechas punteadas, Figura 17.b). En cambio, un animal puede elegir una trayectoria que involucre menos “pasos” que la trayectoria anterior (flechas negras, Figura 17.b), manteniéndose por más tiempo en un solo alimento no balanceado hasta el momento en que debe cambiar de alimento con el fin de alcanzar su objetivo nutricional. El número óptimo de intervalos de cambios debería reflejar el balance entre el costo relativo de permanecer en el carril de un alimento no balanceado y el costo de moverse a buscar un alimento complementario (Simpson y Raubenheimer 2012).

Cuando los individuos son incapaces de alcanzar su consumo objetivo porque no disponen de un alimento nutricionalmente balanceado o alimentos complementarios, entonces deben elegir entre diferentes “reglas de compromiso” (Figura 17.c.) para reducir al mínimo los costos de ingerir en exceso un tipo de nutriente o grupo de macronutrientes en pos de mantener la ingesta necesaria del otro (por ejemplo, en la Figura 17.c. todos los triángulos señalan los puntos en donde se mantiene el consumo objetivo de proteína pero con el costo de consumir en exceso o déficit Energía no proteica (ENP), lo mismo se ejemplifica con los cuadrados para la Energía no proteica). Si suponemos, por ejemplo, la situación en que el individuo tiene disponible una dieta con menor P:ENP que su objetivo (Figura 17.c). En ese caso, el individuo puede continuar alimentándose de ese alimento hasta que el consumo de proteína iguala a la proporción del consumo objetivo (punto 1), pero con el consecuente consumo en exceso de ENP. Por otro lado, si quisiera priorizar el consumo de ENP, el individuo podría consumir la cantidad de alimento necesaria para alcanzar el valor de ENP de su objetivo, pero consumiendo P en menor cantidad que su objetivo (punto 2). Si el individuo buscara priorizar el consumo de Energía total, lo que se esperaría sería una

situación intermedia en donde el déficit en el consumo de un nutriente es compensado por el exceso en el consumo del otro (señalado con estrellas en la Figura 17.c).

Diversos grupos de animales (insectos, peces, aves y mamíferos), regulan el consumo de proteína más estrictamente que el consumo de carbohidratos y lípidos cuando se los limita a dietas de una determinada composición macronutricional (Raubenheimer y Simpson 1997). Dado que la proteína es un componente minoritario respecto a otros componentes de los alimentos, una reducción pequeña en el consumo de proteína puede resultar en un gran exceso en el consumo de carbohidratos y lípidos. Este efecto, denominado “efecto palanca de la proteína” (*the protein leverage effect*) (línea P en la Figura 16 y Figura 18), predice que el consumo de Energía no proteica aumentará en forma hiperbólica a medida que la proporción de proteína en la dieta disminuye, mientras que el consumo de proteína permanecerá constante (Simpson y Raubenheimer 2005). Este efecto fue descrito originalmente en humanos (Simpson y Raubenheimer 2005), pero ha sido aplicado a otras especies como *Ateles chamek*, donde los autores encontraron que la estrategia nutricional de estos primates frugívoros es similar a la de los humanos, y que los monos arañas consumieron cantidades similares de proteína diariamente a pesar de la gran variación de este macronutriente en los alimentos disponibles (Felton et al. 2009b).

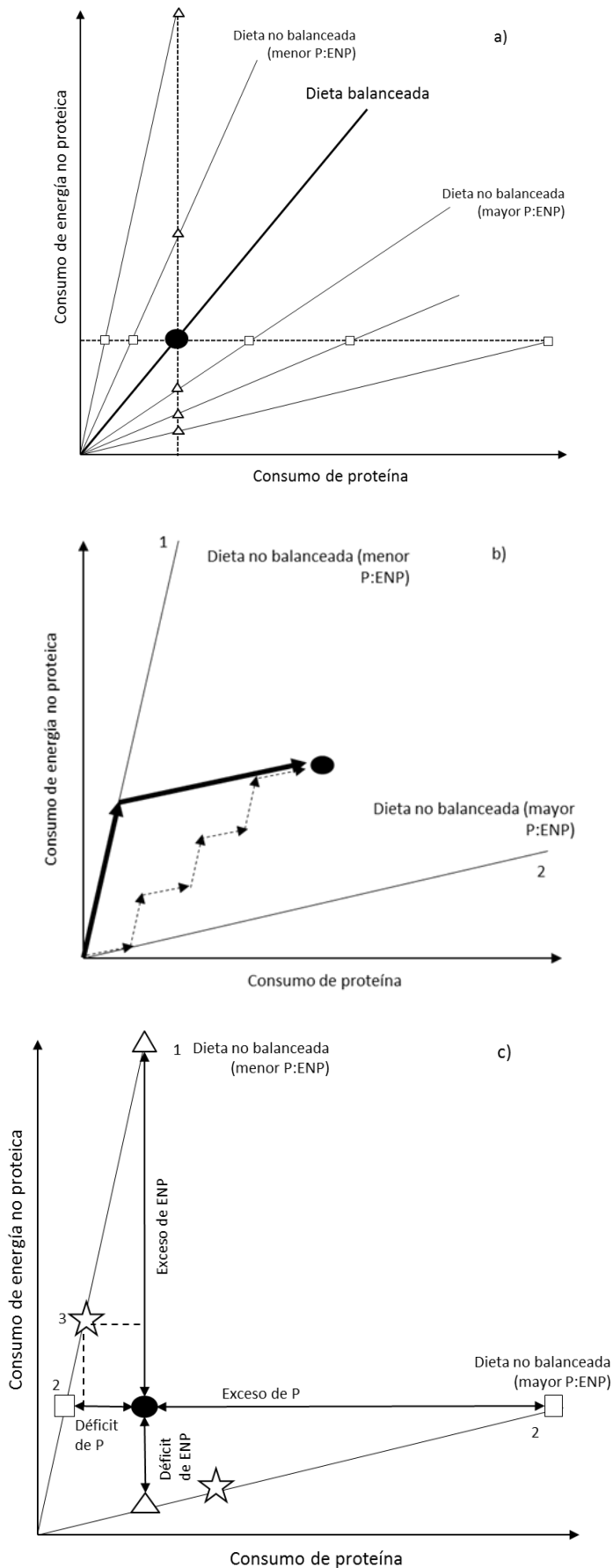


Figura 17. Representación gráfica de un espacio nutricional bidimensional, que representa el consumo de Energía no proteica (carbohidratos y lípidos) versus el consumo de proteína. a) el consumo de macronutrientes “objetivo” (circulo negro) es aquel que tiene la proporción de P:ENP para satisfacer los requerimientos nutricionales de un individuo. Un individuo puede tener disponible diferentes tipos de dietas (líneas que salen desde el origen) pero solo se considera una dieta “balanceada” si le permite al individuo alcanzar ese consumo objetivo, en este caso, la línea negra que intercepta el objetivo. b) Si las reglas de compromiso que sigue el individuo son priorizar proteína (línea punteada vertical en a) o priorizar el consumo de Energía no proteica (línea punteada horizontal en a) y se encuentra en una situación en donde no tiene disponible una dieta no balanceada (triángulos y cuadrados) debe consumir en exceso o déficit el otro nutriente/s con el fin de alcanzar ese objetivo (adaptado de Simpson et al. 2003 y Simpson y Raubenheimer 2005). Leer el texto para más detalles.

A pesar de lo incipiente de la aplicación de GF en Primatología, los resultados de estos trabajos ya pusieron en evidencia la utilidad de este enfoque. Por ejemplo, el trabajo realizado en el departamento de Santa Cruz, Bolivia, con un grupo de *Ateles chamek* (Felton et al. 2009c) sugiere que el consumo diario de macronutrientes (32 días completos y 11 parciales para las hembras y 19 días completos y 8 parciales para los machos -días completos fueron aquellos con más de 10 horas de observación y días parciales con entre 5 y 10 horas de observación-), en los individuos estudiados ($n = 18$), está sujeto a la regulación en el consumo de proteína. Esto representa una novedad, ya que para los atelinos, en particular los frugívoros, tradicionalmente se había propuesto la priorización de la Energía como una estrategia alimentaria debido a su modo de locomoción (braquiación) y a las grandes cantidades de frutos que consumen, ricos en lípidos y carbohidratos solubles (Rosenberger y Strier 1989, Strier 1992). Asimismo, luego de observar en el sur de Cape Town, Sudáfrica, a una sola hembra de *Papio hamadryas ursinus* durante 30 días consecutivos (Johnson et al. 2013), se encontró un patrón similar al de *Ateles chamek* (un balance constante en el consumo de proteína respecto a la Energía no proteica). Para mantener este balance, esta hembra consumió carbohidratos y lípidos como recursos intercambiables de Energía mientras mantuvo un consumo relativamente constante de proteína. Además, ambos trabajos encontraron que el balance de macronutrientes no seguía las fluctuaciones en la oferta de alimento, lo que refuerza la hipótesis de que ambas especies son capaces de regular este balance, independientemente de la oferta de nutrientes.

En contraposición con los resultados mencionados, el análisis geométrico del consumo de macronutrientes y Energía en un grupo de *Gorilla beringei* que habitan en el Parque Nacional “Bwindi Impenetrable”, Uganda (Rothman et al. 2011c), sugiere que estos individuos (8 adultos y 4 juveniles) priorizaron la ingesta de Energía no proteica (ENP), lo que llevó a estos individuos a ingerir proteína en exceso, principalmente cuando se alimentaron de una dieta rica en estructuras foliares. Además de que esta población de gorilas está adaptada fisiológicamente para excretar el exceso de

nitrógeno, los autores del trabajo concluyen de que el consumo de taninos, que se encuentran en alta concentración en las hojas, puede ayudar a los primates folívoros a digerir el exceso de nitrógeno, dada la capacidad de los taninos de unirse a las proteínas y hacerlas precipitar. Los trabajos mencionados coinciden con cada una de las reglas de compromiso enunciadas en los párrafos anteriores. El interrogante que surge entonces es si los factores que subyacen a estas reglas de compromiso son una respuesta al entorno ecológico de las especies o a cuestiones filogenéticas. Simpson y Raubenheimer (2005) proponen que el efecto de palanca de la proteína podría explicar el origen de la obesidad humana. En la actualidad, la proteína que ingieren los humanos se encuentra “diluida” en una dieta rica en carbohidratos y grasas y esto obliga a los individuos a consumir un exceso de estos macronutrientes en pos de ingerir los valores necesarios de proteína. En su trabajo, Felton y colaboradores (2009) sugieren que las similitudes en el patrón de regulación de la proteína entre monos arañas y humanos pueden ayudar a comprender el origen de los requerimientos nutricionales en humanos.

El objetivo de este capítulo es analizar la relación entre la disponibilidad de nutrientes y la composición de la dieta y evaluar si los monos aulladores regulan el consumo de macronutrientes y Energía. En particular, en este capítulo nos interesa: 1) describir las características nutricionales de los alimentos que los monos aulladores consumen; 2) identificar si alguno de estos componentes está asociado con la preferencia por dicho alimento; 3) establecer si existe un patrón de variación estacional en la disponibilidad de nutrientes y si el consumo de nutrientes responde a este patrón; 4) estimar el objetivo nutricional de los monos aulladores en el sitio de estudio; 5) evaluar si existen períodos en los cuáles los individuos no puedan satisfacer estos requerimientos nutricionales y, en esos casos, 6) identificar cuál es la regla de compromiso que media la ingesta de macronutrientes y/o Energía. A su vez, los resultados de este capítulo son comparados con los encontrados en otras especies de primates con el fin de explorar si los patrones observados son una respuesta al entorno o una consecuencia de relaciones filogenéticas.

En este capítulo, nos planteamos como hipótesis de trabajo que, dada la variación temporal en la disponibilidad de alimentos en el sitio de estudio, existe una variación temporal en la disponibilidad de nutrientes pero esta variación no afecta la selección del alimento sino que esta se realiza en función de su composición nutricional. En particular, esperamos que los individuos prefieran alimentos con mayor relación Proteína:Fibra y contenido de Energía y menor contenido de fibra. Por otro lado, también tomamos como hipótesis de trabajo que el objetivo nutricional de los monos aulladores es equilibrar el consumo de macronutrientes y/o Energía mediante la mezcla de los alimentos de diferente composición nutricional, en lugar de maximizar la tasa de captura de un nutriente en particular, independientemente de su disponibilidad. En este sentido, esperamos que si la estrategia de regulación en el consumo de macronutrientes y Energía responde cuestiones ecológicas, el mono aullador negro y dorado (considerado un primate esencialmente folívoro-frugívoro, con periodos de folivoría casi exclusiva) tenga un patrón de regulación de macronutriente y Energía similar al encontrado para *Gorilla beringei*, y otros animales folívoros. Por lo tanto esperaríamos encontrar una priorización en el consumo de Energía no proteica. En cambio, si la estrategia de regulación de macronutrientes y Energía está determinada por cuestiones filogenéticas, entonces esperamos que regulen el consumo de proteína de manera similar a lo encontrado para *Ateles chamek* y/o el balance entre Energía no proteica y proteína como se describió en *A. pigra*.

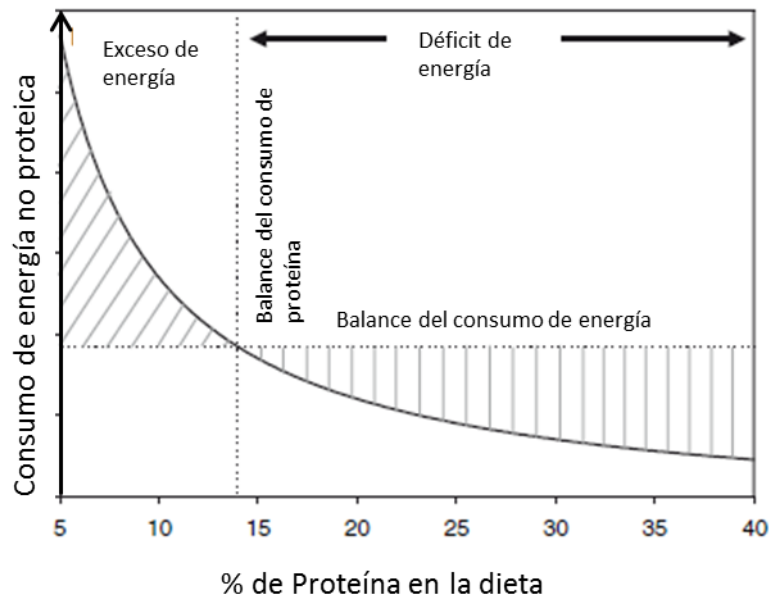


Figura 18. Hipótesis del efecto palanca de la proteína (adaptado de Simpson y Raubenheimer 2005). El gráfico está basado en el caso de un humano que debe consumir 10700 KJ de Energía total para satisfacer su balance energético, de los cuáles el 14% (1500 KJ) corresponden a proteína. Si el consumo de proteína es altamente regulando, entonces pequeños cambios en la composición de la dieta tendrán una gran impacto en el consumo de carbohidratos y lípidos y, por lo tanto, en el balance de Energía total. Las líneas diagonales y horizontales delimitan la zona de exceso y déficit de Energía (hacia la izquierda y derecha de la línea de balance en el consumo de proteína, respectivamente).

3.2. MATERIALES Y MÉTODOS

Una descripción detallada de los materiales y métodos generales se encuentra en la sección 1.4 del capítulo I (pág. 10). Las observaciones comportamentales y la colecta de muestras se describen en detalle en la sección 1.4.3. del capítulo 3(pág. 15). A continuación describimos los materiales y métodos específicos de este capítulo. Asimismo, hacemos una breve descripción de los macronutrientes que analizamos y su importancia en la dieta de los animales (Robbins 1993, Ortmann et al. 2006, Rothman et al. 2011a).

3.2.1. Análisis químicos y cálculos del consumo de macronutrientes

De las 459 muestras de alimentos colectadas (ver sección 2.2.3, capítulo 2 pág. 32), por cuestiones logísticas, se seleccionaron 146 (de 459 muestras totales) para su posterior análisis en el laboratorio. El criterio que utilizamos para la selección de estas

muestras fue que quedaran representadas la mayor parte de las especies y estructuras consumidas en las dos estaciones (Invierno y Primavera) que incluyo este estudio. En total se analizaron muestras pertenecientes a 27 especies (45% de las especies presentes en el área de estudio y 73% de las especies consumidas) agrupadas en 18 familias (72% de las familias presentes en el área de estudio y 86% de las familias consumidas) (Tabla anexo 7). Procesamos las muestras de manera similar a cómo las procesaron los individuos focales (por ejemplo, si observamos a los individuos comer un fruto pero no su semilla, entonces las semillas fueron removidas para el análisis). Estas muestras fueron transportadas al *Primate Nutritional Ecology Laboratory* de *Hunter College, NY, USA*, donde fueron molidas utilizando el procesador *Thomas Wiley® Mini-Mill* para su posterior análisis nutricional.

Todas las estimaciones de la concentración de macronutrientes fueron calculadas en base a la materia seca (MS) y por duplicado, siguiendo los protocolos revisados en Rothman et al. (2011). Para ello, se utilizaron bolsas de filtro F57 cuando fue necesario (*ANKOM technology, Macedon, NY*). Para el cálculo de MS, se tomaron sub muestras de cada muestra (aprox. 0,5 gr.) que fueron secadas nuevamente en horno a $105 \pm 2^{\circ}\text{C}$ durante 3 horas, para extraer cualquier partícula de agua atmosférica, y vueltas a pesar. La porción de la muestra que no contiene materia orgánica, llamada ceniza, contiene generalmente minerales, suelo y contaminación de polvo y se calcula quemando una submuestra (aprox. 2 gr.) a $500\text{-}550^{\circ}\text{C}$ y pesándola nuevamente para calcular la fracción por diferencia de pesos. Esta estimación fue realizada por el laboratorio *Dairy One Forage Lab, Ithaca, NY, USA*. Los lípidos, al igual que los carbohidratos, son una fuente importante de Energía para los primates y, aunque poseen mayor valor calórico que cualquier otro nutriente, la mayoría de las plantas no tienen cantidades significativas de lípidos (<10%). Utilizamos la técnica de extracción de lípidos, predominantemente triglicéridos, con éter de petróleo y utilizando un analizador de lípidos *XT15 (ANKOM technology, Macedon, NY)*, en el cual la muestra se hierve en éter de petróleo a 90°C por 120 minutos.

Los carbohidratos son la principal fuente de Energía en la dieta de los primates. Estos, a su vez, pueden dividirse en dos grupos. Por un lado, los carbohidratos no estructurales (CNE) incluyen a los componentes de reserva (almidón, sacarosa y fructanos) y a los azúcares simples (glucosa y fructosa). Son fácilmente digeribles por los animales, por lo que son una fuente rápida de Energía, al mismo tiempo que su contenido de azúcar los hace altamente palatables. El contenido de CNE de los alimentos se calculó por diferencia (Conklin-Brittain *et al.* 2006):

$$\%CNE = 100 - (\%Lípidos + \%PC + \%Cenizas + \%FDN) \text{ (Ecuación 1)}$$

Donde PC corresponde al contenido de proteína cruda (nosotros utilizamos proteína disponible) y FDN al de fibra en detergente neutro (ver más adelante). Por el otro lado, se encuentran los carbohidratos estructurales (hemicelulosa, celulosa y pectina) que, junto con la lignina (polímero aromático de alto peso molecular, principalmente indigerible), son los componentes principales de la pared celular y es lo que se denomina “fibra”. La hemicelulosa es parcialmente digerible por los vertebrados mientras que la celulosa es resistente a la digestión de cualquier enzima producida por los vertebrados, por lo que sólo puede ser digerida con la ayuda de microbios simbioses. La lignina es resistente a la hidrólisis enzimática y ácida de bacterias, protozoos y vertebrados, por lo que se la considera el principal factor que limita la digestión de los polisacáridos de la pared celular.

Para estimar el contenido de fibra de los alimentos, utilizamos el método secuencial de fibra en detergente (Van Soest *et al.* 1991) utilizando un analizador de fibra ANKOM 200 (ANKOM technology, Macedon, NY). En primer lugar, realizamos el análisis de fibra en detergente neutro (FDN), con α -amilasa y sulfito de sodio, que separa los componentes celulares solubles (azúcares, almidón, pectinas, lípidos, carbohidratos solubles, nitrógeno proteico y no proteico, vitaminas y minerales) de los componentes insolubles (los componente de la pared celular, que es la fracción que

queda luego del análisis y se denomina FDN). Luego de secar la muestra, determinamos la fracción de FDN por diferencia de peso antes y después del procedimiento. En segundo lugar, hervimos el remanente FDN dentro del analizador en una solución de detergente ácido que disuelve la hemicelulosa. El nuevo remanente, denominado FDA, contiene celulosa, lignina, cutina y suberina, y la cantidad de hemicelulosa se estimó nuevamente por diferencia de peso entre tratamientos. Finalmente, extrajimos de la fracción FDA la lignina con ácido sulfúrico (72%). La fracción remanente, denominada LDA (Lignina en detergente ácido), solo contenía lignina que, nuevamente, se estimó por diferencia de peso entre tratamientos. Las muestras que fueron altamente lipídicas (contenido de lípidos > 10%), previamente fueron pre-extraídas con acetona a fin de evitar que los lípidos interfirieran con el detergente.

Para evaluar el contenido de proteína en los alimentos, en primer lugar estimamos el contenido total de nitrógeno (N) en la muestra por combustión completa (AOAC 1995, método 990.03) utilizando un analizador de N *Leco TruSpec* (*Leco, St. Joseph, MI*). El resultado estima la cantidad total de N, es decir, tanto al N proteico como al no proteico (por ejemplo, proveniente de alcaloides o los productos del catabolismo de los aminoácidos). El contenido de nitrógeno (N) en las proteínas es aproximadamente un 16%, por este motivo, se utiliza un factor de conversión de 6,25 (100%/16%) para convertir la cantidad total de N en la muestra a la cantidad de proteína cruda (PC) equivalente (Milton y Dintzis 1981, Conklin-Brittain *et al.* 2006):

$$\%PC = 6,25 \times \%N \text{ (Ecuación 2)}$$

La PC no es totalmente digerible, ya que parte del N puede unirse, por ejemplo, a la fibra y, de esta manera, volverse una fracción difícilmente digerible para los animales (Rothman *et al.* 2008). Por ese motivo, calculamos el contenido de proteína disponible (PD) en la muestra a través del método de Nitrógeno insoluble en detergente ácido

(NIDA). Para ello, primero estimamos la cantidad de PC en la muestra. En segundo lugar, para calcular la proporción de proteína indigerible (la que se une a la fibra), se realiza el ensayo de FDA sobre ese remanente y se estimó el contenido de N en el analizador (de igual manera que con la muestra de PC). El contenido de PD se estimó por diferencia entre PC y el N estimado en NIDA:

$$\%PC - [(\%N_r \times \%FDA) \div 100] \times 6,25 \text{ (Ecuación 3)}$$

donde $\%N_r$ =porcentaje de nitrógeno en el remanente de FDA.

Para la estimación de la Energía contenida en los alimentos (KJ/g), calculamos el contenido de Energía metabolizable (EM), es decir, la Energía sobrante luego de lo que se pierde vía heces y orina. Para esto, calculamos los valores energéticos fisiológicos de sus componentes utilizando factores de conversión estándares: CNE 4 kcal/g (16 KJ/g) para carbohidratos no estructurales (CNE), 4 kcal/g (16 KJ/g) para la proteína disponible (PD) y 9 kcal/g (37 KJ/g) para los lípidos. Asimismo, incorporamos un factor de conversión para la cantidad de Energía proveniente de la fermentación de la fibra (FDN), que depende del organismo en estudio (Conklin-Brittain *et al.* 2006). Este factor de conversión tiene en cuenta, en primer lugar, que la celulosa y hemicelulosa son carbohidratos, por lo que corresponde aplicar el factor de conversión de los CNE (4 kcal/g), con la corrección de restarle 1 kcal/g utilizada por los microbios encargados de la fermentación para su propio crecimiento (Conklin-Brittain *et al.* 2006). Para los monos aulladores, Edwards y Ullrey (1999) estimaron que las tres especies de monos aulladores (*A. palliata*, *A. caraya* y *A. seniculus*) en la que basaron su trabajo en cautiverio, digirieron el 47,7% de la FDN (basados en una dieta con 42% de FDN). De esta manera, el factor de conversión utilizado para *Alouatta* spp. es $3 \times 0,477 = 1,43$ kcal/g (5,72 KJ/g):

$$EM \text{ (KJ/g)} = (16 \times \%CNE) + (16 \times \%PD) + (37 \times \%Lípidos) + (5,72 \times \%FDN)$$

(Ecuación 4)

4.2.2. Análisis de los datos

3.2.2.1. Disponibilidad de macronutrientes

Para analizar una posible variación en la disponibilidad de macronutrientes, calculamos un índice DM (disponibilidad de macronutrientes) como

$$DM_i = \sum ARF_j \times \%M_i \text{ (Ecuación 5)}$$

donde ARF es la disponibilidad de la fenofase j (ver materiales y métodos, capítulo 3), y $\%M$ es el porcentaje del macronutriente i en la composición promedio de la fenofase j .

3.2.2.2. Consumo de macronutrientes

Calculamos el consumo de macronutrientes en cada evento de alimentación (definido como el período de tiempo dedicado a comer un tipo de alimento dentro de un mismo parche):

$$CM_{ye} = \sum_1^m D_e \times T_x \times M_x \times C_{xy} \text{ (Ecuación 6)}$$

donde CM_{ye} = consumo de y (expresado en gramos para los macronutrientes y en KJ/g para la Energía) en el evento e , m = número de macronutrientes, D_e = duración del evento de alimentación e (en segundos), T_x = tasa de consumo (número de bocados del alimento x /segundo), M_x = promedio de biomasa ingerida en cada bocado de x (g /materia seca) y C_{xye} = concentración del nutriente y o de la Energía presente en el alimento x (% de materia seca para macronutrientes o KJ/g para la Energía) consumida en el evento e . En aquellos casos en los que no pudimos observar claramente el número de bocados ingeridos en un determinado evento, utilizamos la tasa de consumo T_x promedio observada en cada estación para ese alimento. Cuando no pudimos registrar la tasa de consumo para un tipo de alimento en ningún evento, entonces utilizamos la tasa de consumo promedio observada para esa misma estructura (por ejemplo, hojas

maduras) en cada estación.

A partir de esto, calculamos el consumo diario de macronutrientes (CD) como la sumatoria de los macronutrientes consumidos durante todos los eventos de alimentación de un día ($\sum CM_{ye}$) (Altmann 1998). El consumo de macronutrientes y Energía de cada individuo depende de su tasa metabólica, la cual varía, entre otras cosas, en función del peso del individuo. Para comparar el consumo de macronutrientes y Energía entre los individuos, corregimos la ingesta diaria registrada en cada individuo por masa metabólica corporal (mmc: peso del individuo $^{0.762}$) (Nagy 1994) que incluye un factor de escala calculado a partir de las tasas metabólicas de mamíferos silvestres y ya ha sido aplicada en estudios similares en primates (Rothman *et al.* 2008, Irwin *et al.* 2013, Righini 2014)

3.2.2.3. Geometría Nutricional e Hipótesis del efecto palanca de la proteína

Para poner a prueba si el consumo de macronutrientes se ajusta a lo que predice la hipótesis del efecto palanca de la proteína, calculamos el consumo de ENP incluyendo la contribución de la fermentación de la fibra:

$$ENP \text{ (KJ/g)} = (16 \times \%CNE) + (37 \times \%Lípidos) + (5,72 \times \%FDN) \text{ (Ecuación 7)}$$

Luego, calculamos el consumo de ENP esperado siguiendo la fórmula de Simpson y Raubenheimer (2005):

$$ENP = \left(\frac{P_t}{p} \right) - P_t \text{ (Ecuación 8)}$$

donde P_t es el consumo objetivo de proteína y p es la proporción de proteína en el consumo total de Energía metabolizable (de acá en adelante, “Energía”). Como se ha realizado en trabajos anteriores (Simpson y Raubenheimer 2005, Felton *et al.* 2009b), asumiremos que el consumo observado de proteína es similar al consumo objetivo nutricional fisiológico (P_t).

3.2.2.4. Análisis estadísticos

Para analizar las diferentes variables evaluadas en este capítulo, aplicamos un análisis de modelos lineales mixtos (MLM). Previamente, comprobamos la Normalidad de la variable dependiente, mediante una prueba Shapiro-Wilks. A continuación, detallamos las variables dependientes y factores (fijos y aleatorios) analizados en este capítulo:

1. Composición nutricional de las diferentes estructuras consumidas por los individuos (contenido de cada macronutriente y Energía en g/MS para los macronutrientes y KJ/g para la Energía). Variable dependiente: porcentaje de ese macronutriente en la estructura. Factor fijo: tipo de estructura (10 niveles: BR, brote; CAP, capullo; CAS, cáscara; COR, corteza; FI, fruto inmaduro; FL, flor; FM, fruto maduro; HM, hoja madura; HN, hoja nueva; SIC, sicono). Factor aleatorio: especie (27 niveles).
2. Variación mensual en la disponibilidad de macronutrientes. Variable dependiente: índice DM_i (disponibilidad mensual del macronutriente i). Factor fijo: mes (junio-diciembre). Factor aleatorio: tipo de estructura.
3. Variación mensual en el consumo de Energía y macronutrientes. Variable dependiente: CD (consumo diario de macronutrientes). Factores fijos: grupo (2 niveles: Grupos S y T), sexo (2 niveles: macho y hembra) y mes (7 niveles: junio-diciembre). Factor aleatorio: individuo (6 niveles, cada individuo, dado que para este análisis se utilizó la información de los individuos que tenían registros completos en todos los meses) anidado en la interacción Grupo×Sexo.

Dado que existe correlación residual entre observaciones de un mismo individuo o alimento, para la formulación del MLM se consideró la estructura de la matriz de covarianza residual, a través de probar las diferentes opciones (i.e. simetría compuesta, sin estructura, errores independientes, autorregresiva de orden 1, entre otras) y, en

caso haberla, modelamos la heteroscedasticidad para algún criterio de agrupamiento (grupo, sexo o mes) (Di Rienzo *et al.* 2013). Basamos la selección del mejor modelo utilizando el criterio de información de Akaike (AIC) (Akaike, 1978). Los métodos de comparación múltiple de medias *a posteriori* seleccionado fueron un procedimiento basado en conglomerados (DGC, Prueba de Di Rienzo, Guzmán y Casanoves, Di Rienzo *et al.* 2002) y Prueba LSD de Fisher (Di Rienzo *et al.* 2013). Una vez elegido el modelo, procedimos a realizar inferencias acerca de las medias. El criterio de rechazo utilizado fue para valores de $p < 0,05$.

Para evaluar diferencias entre estaciones en la composición nutricional de un mismo tipo de alimento (brotes, hojas maduras y nuevas pertenecientes a una misma especie) realizamos una prueba de T pareada donde comparamos el promedio en el contenido de cada macronutriente y Energía en invierno y primavera. Además, para cada individuo, evaluamos la asociación entre el consumo de los diferentes macronutrientes y Energía y el consumo de las diferentes estructuras en los meses analizados, a través de correlaciones de Spearman. Para comparar la variabilidad entre diferentes conjuntos de valores (por ejemplo, contenido de macronutrientes en diferentes estructuras o consumo diario de macronutrientes y Energía entre individuos o entre meses) se utilizó el coeficiente de variación (CV) del estimador (en este caso, la media) que elimina la dimensionalidad de las variables y tiene en cuenta la proporción existente entre medias y su desviación típica.

3.3. RESULTADOS

3.3.1. Composición nutricional de los alimentos

Las estructuras consumidas por estos grupos de aulladores variaron ampliamente en su contenido de macronutrientes y Energía metabolizable (MLM, $n = 147$, $gl = 9/111$; $p < 0,001$, Tabla anexo 8). Las estructuras con mayor cantidad de Energía metabolizable (a la que nos referiremos sólo como “Energía” de acá en

adelante) fueron la cáscara de los frutos, los frutos inmaduros, los frutos maduros, los capullos y las flores (Tabla 12, Figura 19.). Por otro lado, los brotes fueron la estructura con mayor cantidad de proteína (tanto cruda como disponible). El contenido de lípidos fue bajo en general ($3,06 \pm 2,08\%$), aunque los frutos inmaduros tuvieron un contenido de lípidos 280% mayor que el promedio ($8,58 \pm 3,03\%$). Las cortezas de los árboles fueron las que aportaron mayores cantidades de fibra ($n = 5, 65,41 \pm 7,20\%$).

La Figura 20 muestra la proporción de macronutrientes que aportan en promedio las diferentes estructuras. Encontramos que la composición de macronutrientes de una misma estructura puede variar ampliamente dependiendo de la especie (Tabla 13). Por ejemplo, los frutos maduros de *Mircyanthes pungens* solo contienen $3,12 \pm 1,44\%$ ($n = 2$) de proteína disponible mientras que los frutos maduros de *Enterolobium contortisiliquum* tienen $14,58 \pm 1,57\%$ ($n = 6$), lo que genera una gran variación en el contenido de proteína disponible entre frutos maduros ($CV = 52,79$). Esta variación es aún más marcada en el contenido de lípidos, donde el coeficiente de variación para, por ejemplo, los frutos inmaduros, es del 106%.

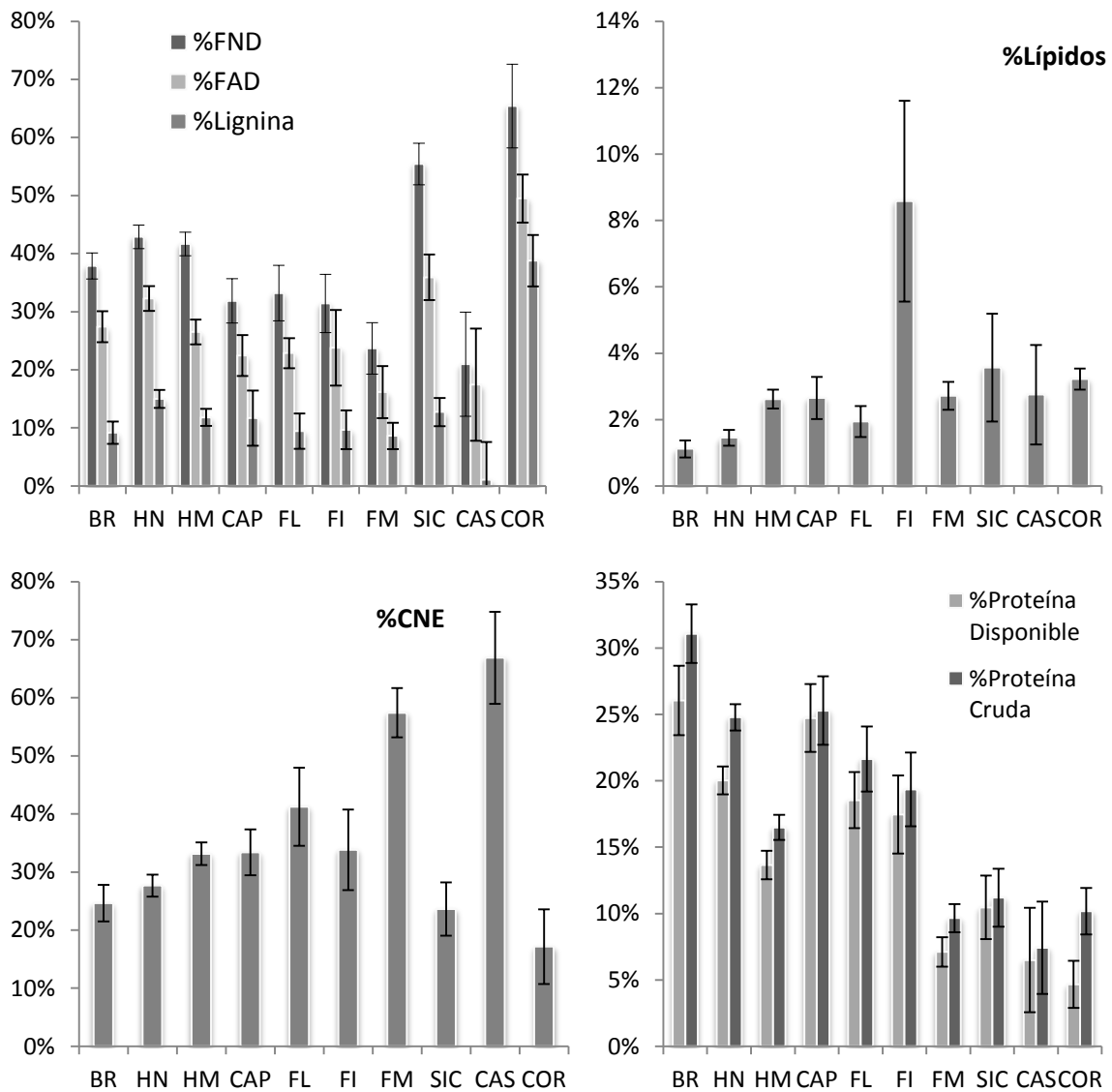


Figura 19. Composición nutricional (media \pm E.E) de los alimentos ingeridos por los monos aulladores negros y dorados en los alrededores de la EBCo, Corrientes, Argentina. Las barras representan el error estándar. FDN: fibra en detergente neutro; FDA: fibra en detergente ácido; PD: proteína disponible; CNE: carbohidratos no estructurales. BR: brote, FL: flor, FI: fruto inmaduro, FM: fruto maduro, HM: hoja madura, HN: hoja nueva y SIC: siconos de *Ficus* sp. Los valores están expresados en porcentaje de materia seca.

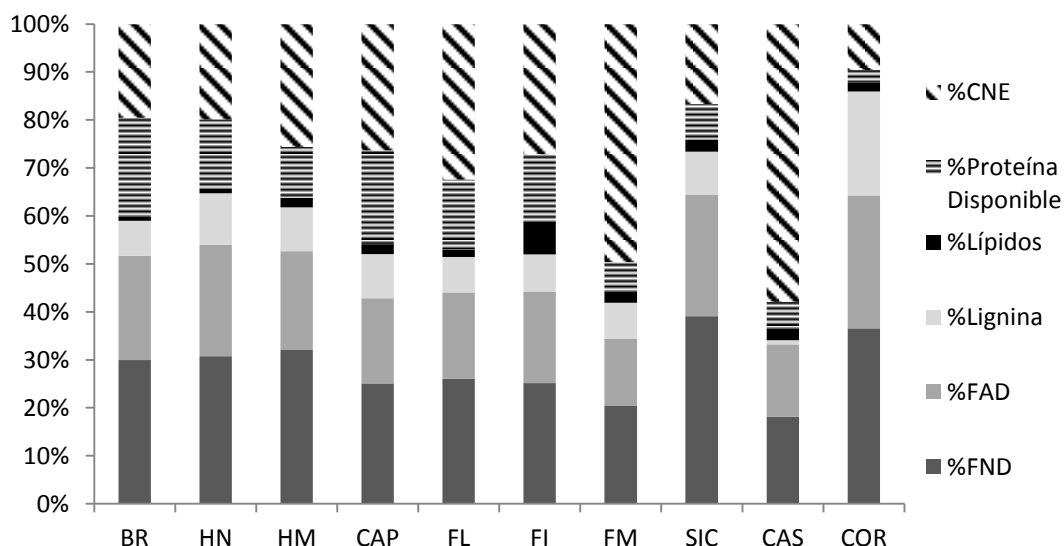


Figura 20. Composición de macronutrientes (en proporción) que contiene cada estructura consumida por los monos aulladores negros y dorados en los alrededores de la EBCo, Corrientes, Argentina. FDN: fibra en detergente neutro; FDA: fibra en detergente ácido; CNE: carbohidratos no estructurales. BR: brote, FL: flor, FI: fruto inmaduro, FM: fruto maduro, HM: hoja madura, HN: hoja nueva y SIC: siconos de *Ficus* sp. Los valores están expresados en porcentaje de materia seca.

3.3.1.1. Variación estacional en la composición nutricional de los alimentos

El porcentaje de proteína (%P) y Energía no proteica (%ENP) de los alimentos disponibles en cada estación fue similar ($\%P_{\text{Invierno}} = 24,78 \pm 8,98$, $\%P_{\text{Primavera}} = 24,46 \pm 14,48$ y $\%ENP_{\text{Invierno}} = 75,22 \pm 8,98$, $\%ENP_{\text{Primavera}} = 75,54 \pm 14,48$, $n_{\text{Invierno}} = 79$ y $n_{\text{Primavera}} = 67$). Sin embargo, en el Invierno los valores de %P fueron menos variables que en la Primavera, es decir, los alimentos fueron más parecidos en el porcentaje de P contenido ($CV_{\text{Invierno}} = 36,23\%$ contra $CV_{\text{Primavera}} = 59,18\%$). Cuando comparamos la composición de macronutrientes de aquellos alimentos que estuvieron disponibles en ambas estaciones (brotes, hojas maduras y nuevas pertenecientes a una misma especie), tampoco encontramos una variación estacional ($n_{\text{especies}} = 10$; Prueba de T apareada, Tabla 14) en ninguno de los macronutrientes analizados.

No obstante, la disponibilidad de macronutrientes mostró una variación mensual para la mayoría de los macronutrientes analizados, con excepción de la disponibilidad de lípidos que se mantuvo constante en el tiempo (Figura 21.b., $DM_{\text{lípidos}} = 0,027 \pm 0,0132$, MLM, $n = 49$, $AIC = -79,46$, $F_{\text{mes}} = 1,0256$, $p = 0,4247$). Los CNE

tuvieron un pico máximo en noviembre ($DM_{CNE} = 0,67 \pm 0,19$), mientras los meses de menor disponibilidad fueron julio y agosto ($DM_{CNE} = 0,29 \pm 0,19$) y no encontramos diferencias en la disponibilidad entre junio, septiembre, octubre y diciembre (Figura 21.a., $DM_{CNE} = 0,43 \pm 0,19$, MLM, $n = 49$, $AIC = 129,41$, $F_{mes} = 1,52$, $p = 0,199$). La disponibilidad de proteína tuvo un patrón similar a los CNE, con un máximo en el mes de noviembre ($DM_{proteína} = 0,0125 \pm 0,036$), los valores mínimos registrados de julio a octubre ($DM_{proteína} = 0,045 \pm 0,036$) y valores intermedios en junio y diciembre ($DM_{lípidos} = 0,0765 \pm 0,036$) (Figura 21.a., MLM, $n = 49$, $AIC = 31,36$, $F_{mes} = 1,58$, $p = 0,181$). La fibra en detergente neutro fue en aumento desde julio, que fue el mes en el que registró el valor mínimo de disponibilidad ($DM_{FDN} = 0,077 \pm 2,6 \times 10^{-5}$), hasta diciembre (Figura 21.a., MLM, $n = 49$, $AIC = 143,92$, $F_{mes} = 33,92 \times 10^9$, $p = 0,181$). De esta manera, se podrían identificar tres etapas en la disponibilidad de CNE y proteína, una en noviembre, en donde se registró el máximo de disponibilidad para ambos macronutrientes y otra en julio, agosto y septiembre cuando se registró la menor disponibilidad y junio y diciembre los valores intermedios.

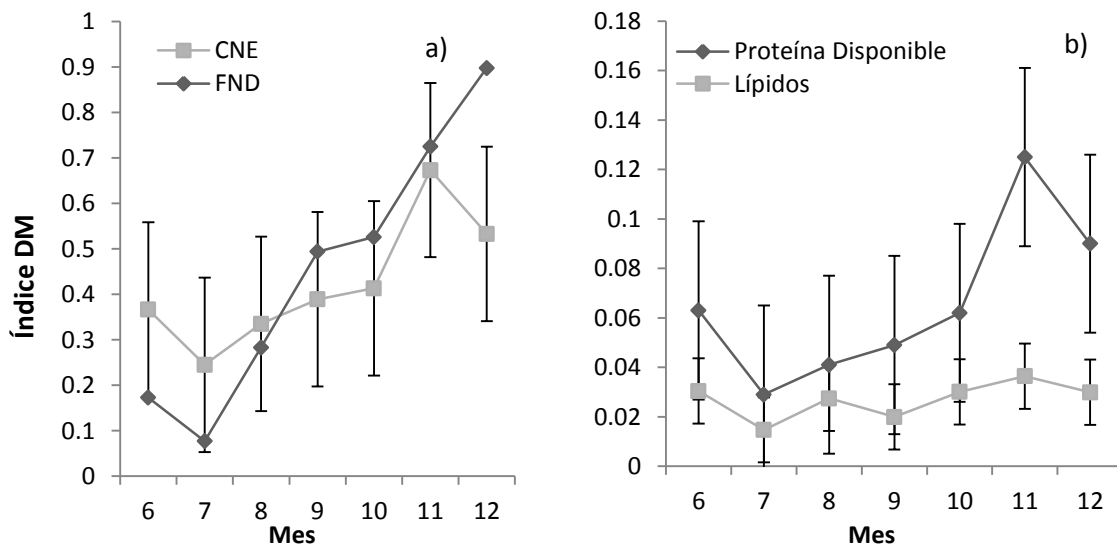


Figura 21. Variación mensual en la disponibilidad de a) carbohidratos no estructurales (CNE) y fibra neutra detergente (FDN) y b) proteína disponible y lípidos.

Estructura	N ₁	N ₂	%FDN			%FDA			%Lignina			%Lípidos			%Proteína Cruda			%Proteína Disponible			%CNE			Energía Metabolizable (KJ/g)		
BR	11	6	37,89 ±	2,26	^{CD}	27,41 ±	2,68	^B	9,17 ±	1,93	^C	1,12 ±	0,26	^B	31,07 ±	2,21	^A	26,04 ±	2,62	^A	24,63 ±	3,14	^C	11,31 ±	0,31	^B
HN	60	18	42,90 ±	2,02	^B	32,28 ±	2,15	^B	14,98 ±	1,54	^B	1,45 ±	0,24	^B	24,78 ±	0,99	^B	20,02 ±	1,05	^B	27,66 ±	1,90	^C	11,07 ±	0,28	^B
HM	35	15	41,65 ±	2,02	^{BC}	26,52 ±	2,12	^B	11,80 ±	1,46	^{BC}	2,61 ±	0,29	^{AB}	16,49 ±	0,95	^C	13,65 ±	1,08	^{CD}	33,15 ±	1,93	^{BC}	11,30 ±	0,30	^B
CAP	5	3	31,87 ±	3,82	^D	22,46 ±	3,51	^{BC}	11,69 ±	4,76	^{BC}	2,65 ±	0,63	^{AB}	25,28 ±	2,58	^{AB}	24,73 ±	2,56	^{AB}	33,40 ±	3,97	^{BC}	13,12 ±	0,44	^A
FL	7	6	33,20 ±	4,78	^{CD}	22,86 ±	2,57	^{BC}	9,45 ±	3,03	^{BC}	1,94 ±	0,47	^B	21,64 ±	2,45	^B	18,54 ±	2,12	^B	41,25 ±	6,73	^B	12,59 ±	0,31	^A
FI	4	2	31,42 ±	5,04	^D	23,79 ±	6,53	^{BC}	9,67 ±	3,31	^{BC}	8,58 ±	3,03	^A	19,35 ±	2,78	^{BC}	17,45 ±	2,95	^{BC}	33,84 ±	6,94	^{BC}	13,78 ±	0,88	^A
FM	16	7	23,71 ±	4,43	^D	16,16 ±	4,47	^C	8,63 ±	2,27	^C	2,71 ±	0,42	^{AB}	9,65 ±	1,07	^D	7,11 ±	1,11	^{DE}	57,43 ±	4,24	^A	13,66 ±	0,48	^A
SIC	2	1	55,43 ±	3,56	^A	35,93 ±	3,94	^B	12,74 ±	2,43	^{BC}	3,57 ±	1,63	^{AB}	11,20 ±	2,19	^D	10,46 ±	2,39	^{CD}	23,65 ±	4,59	^C	10,72 ±	0,43	^B
CAS	2	1	20,96 ±	8,95	^D	17,44 ±	9,67	^{BC}	1,06 ±	6,49	^C	2,75 ±	1,50	^{AB}	7,42 ±	3,49	^D	6,50 ±	3,92	^{DE}	66,89 ±	7,93	^A	14,58 ±	1,24	^A
COR	5	2	65,41 ±	7,20	^A	49,49 ±	4,12	^A	38,78 ±	4,42	^A	1,67 ±	1,87	^B	10,17 ±	1,76	^D	4,66 ±	1,77	^E	17,16 ±	6,42	^C	8,75 ±	0,87	^C

Tabla 12. Composición nutricional (media ± E.E) de los alimentos ingeridos por los monos aulladores negros y dorados en los alrededores de la EBCo ($n = 147$), Corrientes, Argentina. BR: brote; CAP: capullos; CAS: cáscara; COR: corteza; FI: fruto inmaduro; FL: flor; FM: fruto maduro; HM: hija madura; HN: hoja nueva; SIC: sicono. FDN: fibra en detergente neutro; FDA: fibra en detergente ácido; CNE: carbohidratos no estructurales. Los valores están expresados en porcentaje de materia seca. N₁: número de estructuras y N₂: número de especies de cada categoría analizadas. Las diferencias estadísticamente significativas entra las diferentes estructuras se indican con letras en superíndice ($p < 0,05$).

Estructura	N	%FDN	%FDA	%Lignina	%Lípidos	%Proteína Disponible	%CNE	Energía Metabolizable (KJ/g)
BR	6	25,3	36,88	52,85	65,55	35,25	37,47	12,67
HN	18	24,33	35,62	58,55	37,11	26,58	32,89	11,62
HM	15	22,55	34,56	56,47	49,61	28,11	31,83	11,06
CAP	3	25,5	25,31	53,75	61,78	19,69	27,51	2,86
FL	6	49,92	47,78	40,57	66,26	37,59	50,97	12,18
FI	2	19,45	17,06	19,44	106,93	72,9	26,36	12,27
FM	7	62,67	71,58	57,21	83,51	52,79	37,42	16,57
SIC	1	0	0	0	0	0	0	0
CAS	1	0	0	0	0	0	0	0
COR	2	4,52	7,72	31,78	111,94	66,85	18,47	4,2

Tabla 13. Coeficientes de variación de la composición nutricional de las diferentes estructuras utilizadas como alimento. N = Número de especies analizadas para cada categoría.

Variable	N (especies)	Invierno	Primavera	T	p (Bilateral)
%Proteína disponible	10	19,90 ± 5,98%	16,90 ± 6,1%	2,172	0,058
%Lípidos	10	1,70 ± 0,96%	1,70 ± 0,62%	-0,013	0,99
%FDN	10	40,00 ± 9,22%	43,60 ± 8,62%	-2,281	0,05
%CNE	10	29,00 ± 6,66%	30,10 ± 7,20%	-0,682	0,513
Energía metabolizable (KJ/g)	10	11,22 ± 1,22	11,11 ± 0,89	0,385	0,709

Tabla 14. Comparación de los macronutrientes y Energía para 10 especies de alimentos de los que se alimentaron de la misma estructura en ambas estaciones (1: Invierno, n hojas maduras = 6, n hojas nuevas = 18, n brotes = 1; 2: Primavera, n hojas maduras = 1, n hojas nuevas = 23, n brotes = 1).

3.3.2. Consumo diario de Energía y macronutrientes

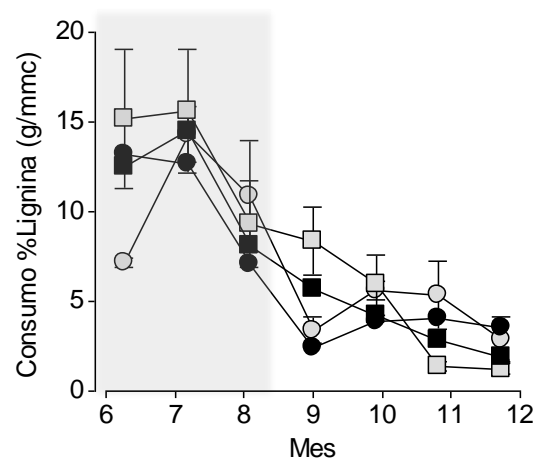
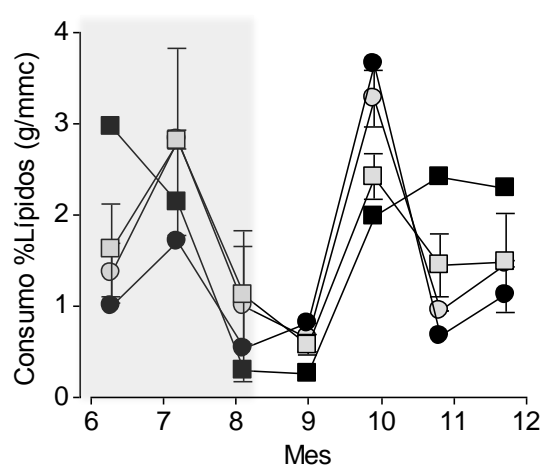
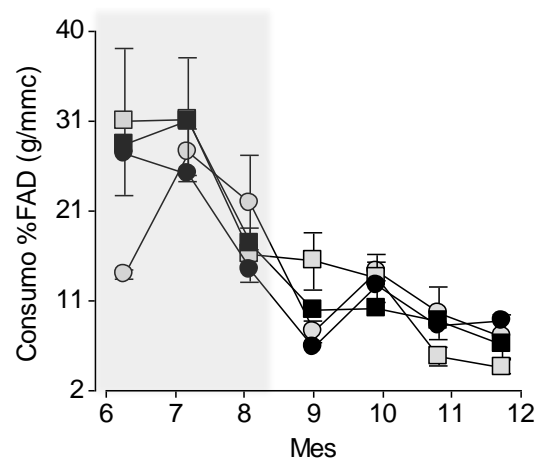
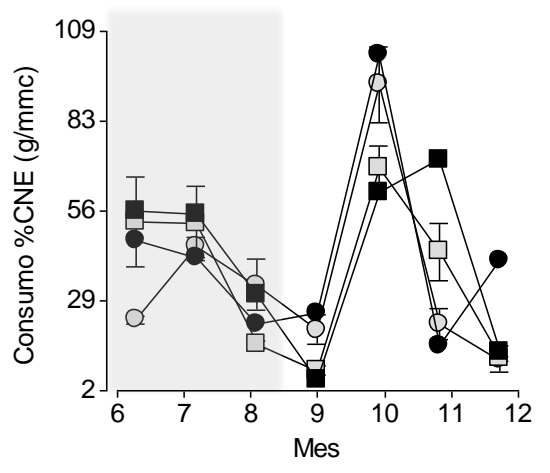
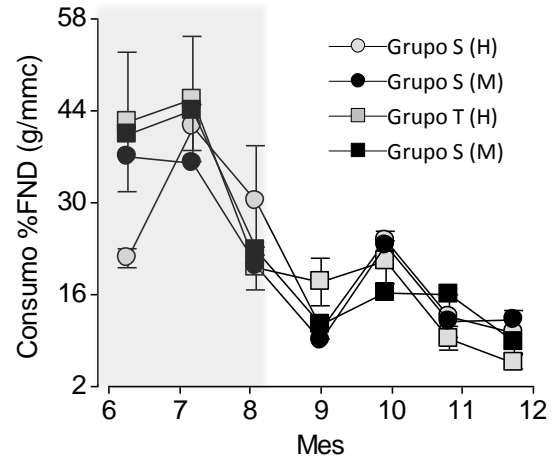
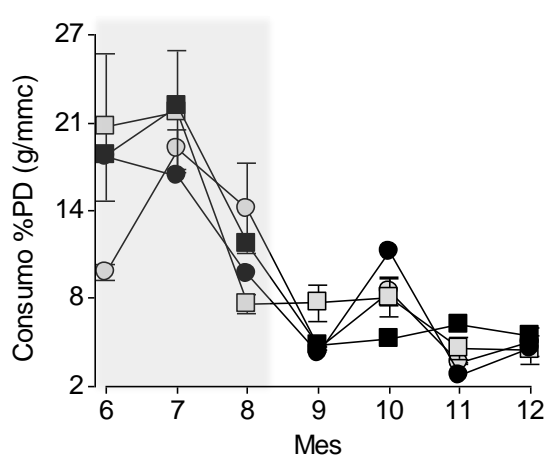
Para el análisis de las observaciones alimentarias, utilizamos 48 días completos de animal-foco (5 hembras y 2 machos, 482 horas de seguimiento) correspondientes al período junio - diciembre de 2010 (excepto para una hembra, Clara, que solo disponemos de datos de junio-noviembre, debido a que en diciembre la perdimos de vista durante el período de muestreo). Los individuos consumieron en promedio 309,12 ± 58,37 gramos diarios (basado en materia seca) de alimento. La cantidad de biomasa que los individuos ingirieron diariamente (tanto la absoluta como la relativizada por mmc) tuvo una variación mensual.

Encontramos un efecto significativo de las interacciones Grupo×Mes y Mes×Sexo para el consumo de lignina y Energía metabolizable, un efecto de la

interacción Grupo×Mes×Sexo para el consumo de lípidos, FDN y FDA, y un efecto de la interacción Grupo×Mes para el consumo de proteína disponible (Figura 22, Tabla anexo 9). A pesar de estas interacciones entre los factores analizados, puede observarse un patrón general: en el Invierno (junio-agosto), el consumo de proteína disponible, de fibra (tanto FDN como FDA) y lignina es mayor que en la primavera (septiembre-diciembre), mientras que sucede lo contrario para el consumo de carbohidratos no estructurales (Figura 22). En el caso del consumo de lípidos, el patrón fue similar al de los carbohidratos no estructurales (CNE) en la primavera, con un pico en el mes de octubre, pero durante el invierno, en particular en agosto, registramos mayor variación para este macronutriente respecto a la variación en el consumo tanto de CNE como del resto de los macronutrientes y de la Energía (Figura 22). Durante la primavera, con excepción del mes de octubre, registramos la mayor variación entre los individuos principalmente en el consumo de CNE y lignina.

Para todos los macronutrientes y Energía consumida, la variación entre meses fue superior al 40% (Figura 23). Esto implica una gran variación mensual en el consumo de macronutrientes que no corresponde a cambios en la composición nutricional de un mismo tipo de alimento (como se indicó en la sección anterior) ni corresponde con el patrón de la variación en la disponibilidad de macronutrientes de la Figura 21. El único patrón que podría explicarse es el pico de consumo de lípidos y carbohidratos no estructurales en octubre (Figura 22), el cual coincide con un pico en el consumo de frutos maduros en ambos grupos (Figura 14, capítulo 3). En este sentido, el incremento en el consumo de Energía no proteica estuvo altamente asociado con el incremento en el consumo de frutos maduros en 6 de los 7 individuos analizados (Clara: $r=0,77$; $p = 0,43$; Enzo: $r = 0,98$; $p = 0,0001$; Heidi: $r = 0,88$, $p = 0,009$; India: $r = 0,99$, $p < 0,0001$; Manuel: $r = 0,93$, $p = 0,003$; Violeta: $r = 0,97$, $p = 0,0003$). Asimismo, el consumo de proteína estuvo asociado al incremento en el consumo de hojas maduras en 4 de los 7 individuos analizados (Enzo: $r = 0,85$, $p = 0,02$; India: $r = 0,87$, $p = 0,01$; Manuel: $r = 0,93$, $p = 0,002$; Violeta: $r = 0,78$, $p = 0,04$). De esta manera, el

patrón de consumo de cada macronutriente y Energía no puede ser explicado de manera aislada ni por variaciones en la composición nutricional de los alimentos, ni por variaciones temporales en su disponibilidad, sino por los cambios en la composición de la dieta de cada individuo, es decir, la proporción de biomasa ingerida de cada alimento. Por lo tanto, como veremos en los párrafos siguientes, es necesario un enfoque que analice esta situación en el contexto del consumo de múltiples macronutrientes de manera simultánea para entender estos patrones.



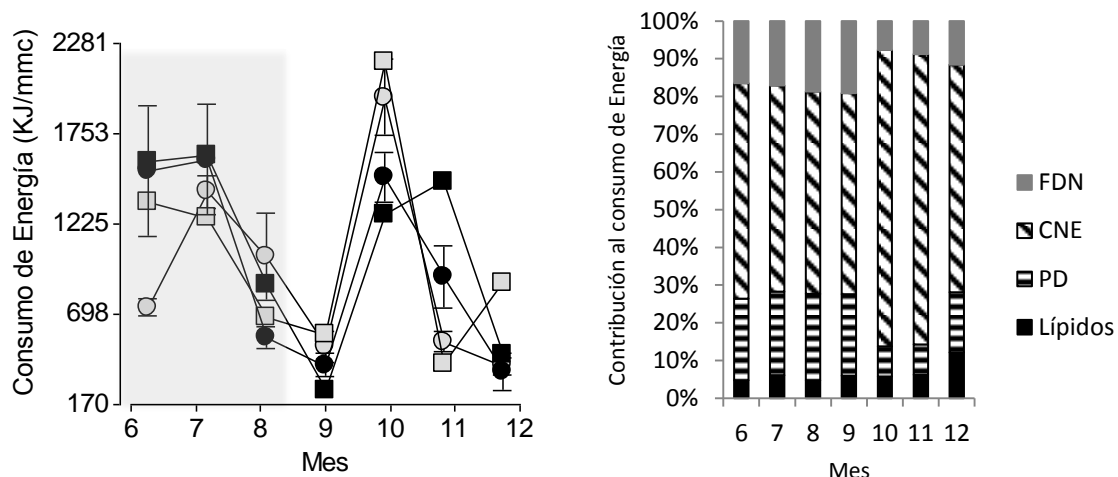


Figura 22. Variación mensual en el consumo diario promedio de macronutrientes por los monos aulladores negros y dorados en los alrededores de la EBCo, Corrientes, Argentina. El área gris representa el invierno. Las barras representan el error estándar. H: hembra; M: machos. FDN: fibra en detergente neutro; FDA: fibra en detergente ácido; PD: proteína disponible; CNE: carbohidratos no estructurales. Los valores están expresados en porcentaje de materia seca. Los números en el eje x indican los meses (6: junio, 7: julio, 8: agosto, 9: septiembre, 10: octubre, 11: noviembre, 12: diciembre)

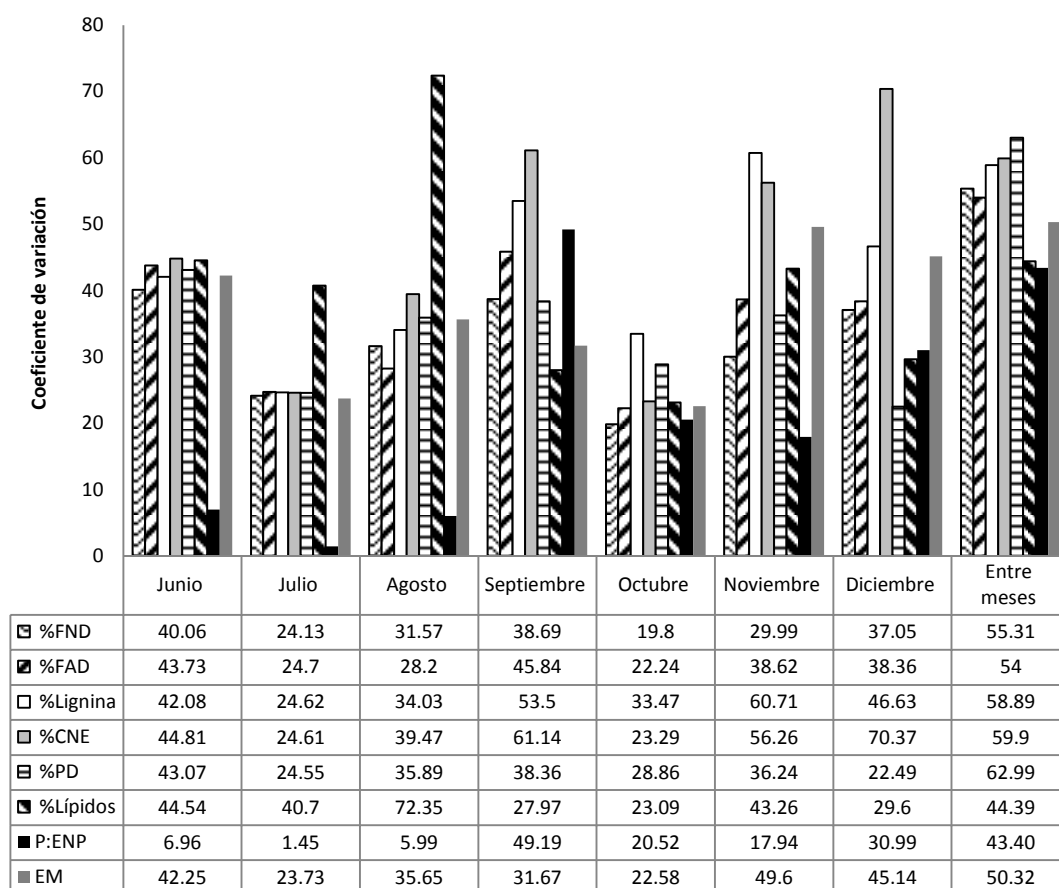
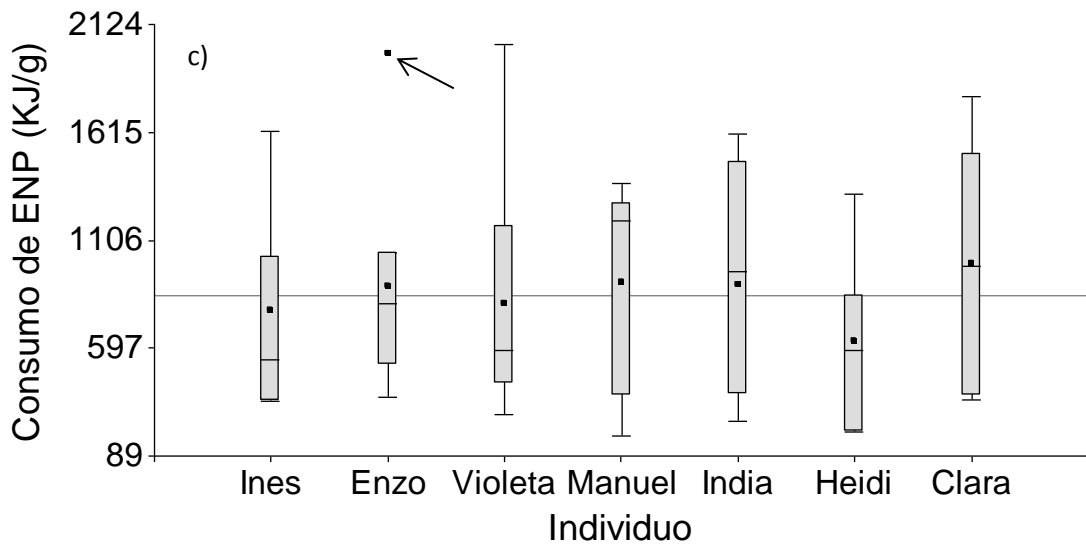
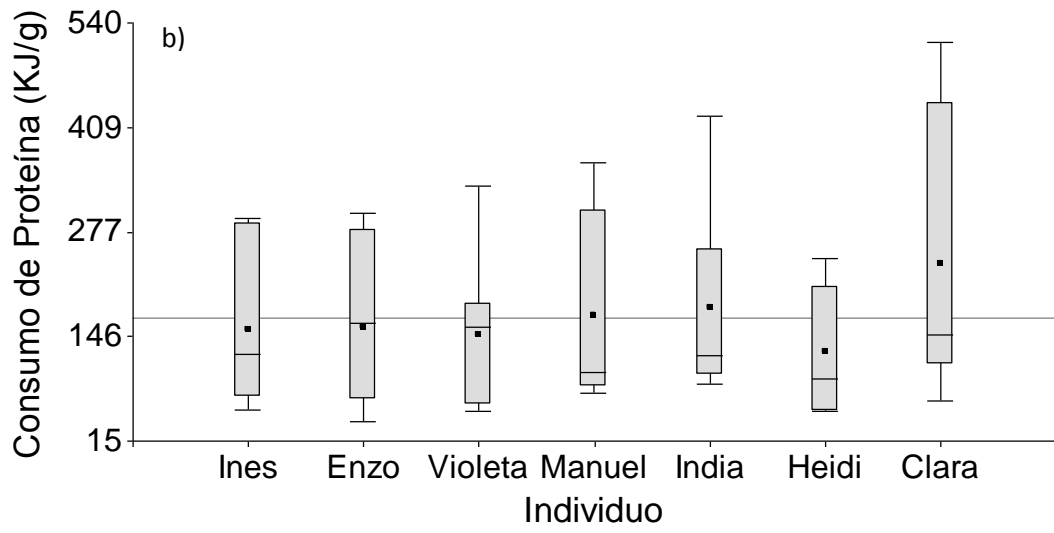
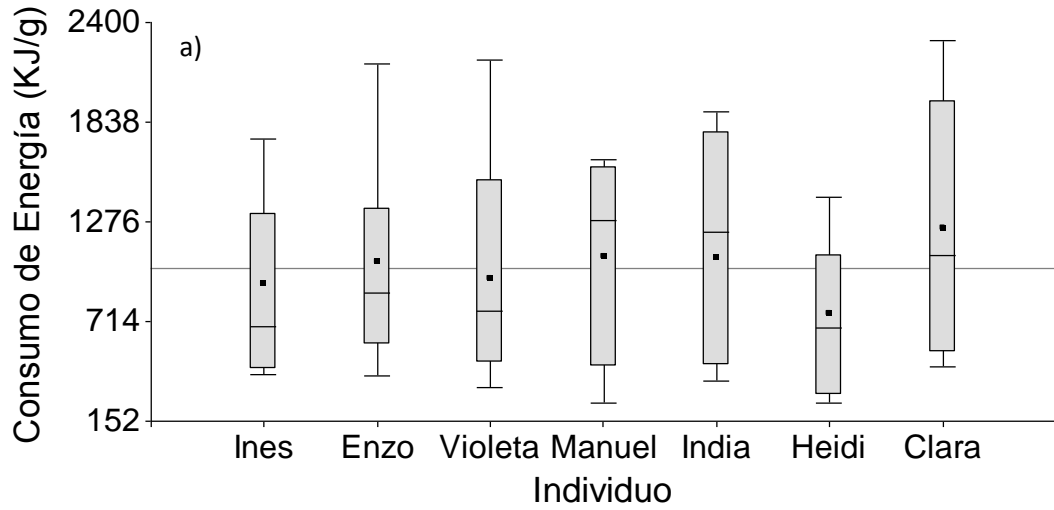


Figura 23. Coeficientes de variación (CV) mensuales calculados a partir del consumo diario de macronutrientes de individuos de *A. caraya* (n=6) que habitan en los alrededores de la EBCo, Corrientes, Argentina y el CV total (entre meses, n=7). FDN: fibra en detergente neutro; FDA: fibra en detergente ácido; CNE: carbohidratos no estructurales; PD: proteína disponible; P:ENP: relación entre el consumo

de proteína disponible en relación a Energía no proteica. Los valores están expresados en porcentaje de materia seca/MMC.

3.3.3. Análisis geométrico del consumo de macronutrientes

Los individuos focales ($n = 7$) consumieron en promedio $1011,22 \pm 149,26 \text{ KJg}^{-1}\text{mmc}^{-1}$ de Energía total ($\text{CV} = 14,76\%$) ($n = 7$ meses, excepto para Clara $n = 6$), de los cuáles $842,57 \pm 117,66 \text{ KJg}^{-1}\text{mmc}^{-1}$ correspondieron a Energía no proteica ($\text{CV} = 13,96\%$) y $168,66 \pm 35,13 \text{ KJg}^{-1}\text{mmc}^{-1}$ a proteína ($\text{CV} = 20,83\%$) (Figura 23), lo que representó un consumo de $9,92 \pm 2,1 \text{ gmmc}^{-1}$ diarios de proteína. Sin embargo, se observó que estos valores fueron muy variables entre los meses analizados ($\text{CV}_{\text{Energía}} = 50,32$; $\text{CV}_{\text{Energía no proteica}} = 53,24$ y $\text{CV}_{\text{proteína}} = 62,99$) (Tabla 15). El consumo de Energía no proteica (ENP) fue, en promedio, $6,13 \pm 0,4$ veces mayor que el consumo de proteína (P) ($n = 7$ meses, excepto para Clara $n = 6$), y si bien no registramos una gran variación entre los individuos ($\text{CV} = 8,81$), sí registramos una gran variación entre los diferentes meses ($\text{CV} = 53,24$). Asimismo, la relación P:ENP promedio fue $0,23 \pm 0,025$. Esta relación, aunque fue muy variable entre los meses ($\text{CV} = 43,4$), fue poco variable entre los individuos (Figura 24.d) ($\text{CV} = 11,16$). Por otro lado, al analizar la asociación entre los índices de preferencia de Ivlev (ver capítulo 3) y la composición nutricional y contenido de Energía de los alimentos, encontramos que en general los individuos focales prefirieron alimentos con menor contenido de fibra (FDN) y mayor contenido de Energía, carbohidratos no estructurales y proteína en relación al contenido de fibra (P:FDN) (Tabla 16).



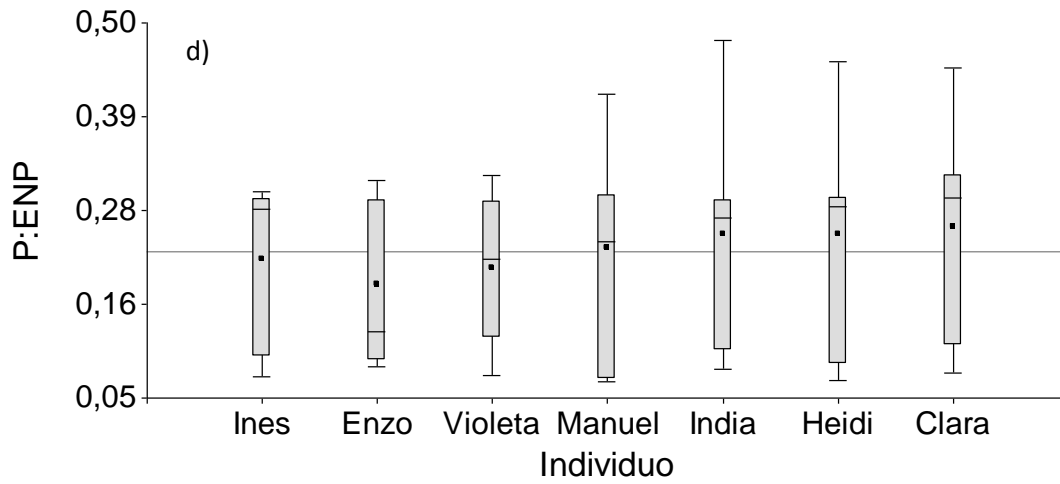


Figura 24. Gráfico de cajas para el consumo diario de 7 individuos durante 7 meses (6, en el caso de Clara) de a) Energía, b) Energía no proteica (ENP), c) proteína (P) y d) de la proporción entre el consumo de proteína en relación al consumo de Energía no proteica (P:ENP). Todos los valores están expresados en KJ/g y relativizados a la mmc. En las cajas se muestra la media (punto), la mediana (raya) y los cuantiles 0,05, 0,25, 0,75 y 0,95. En el caso que los hubiera, se señalan la presencia de valores extremos (flecha). La línea horizontal en cada gráfico indica el valor medio para los 7 individuos.

Tabla 15. Consumo medio en cada estación de Energía, Energía no proteica (ENP), proteína (P) y la relación entre el consumo de Energía no proteica y proteína (valores de medias, D.E., mínimos y máximos están expresados en $\text{KJg}^{-1}\text{mmc}^{-1}$) y proteína ($\text{g}^{-1}\text{mmc}^{-1}$). La *n* junto a cada individuo expresa el número de meses utilizados para calcular el promedio. La *n* en cada estación señala el número de individuos utilizados para calcular el promedio.

Estación	Mes	n	Energía					ENP					NPE/P				
			Media	D.E.	CV	Mín.	Máx.	Media	D.E.	CV	Mín.	Máx.	Media	D.E.	CV	Mín.	Máx.
Invierno	6	7	1286,75	543,65	42,25	686,65	2297,96	1008,4	425,61	42,21	532,73	1781,79	3,62	0,28	7,68	3,45	4,2
	7	7	1502,53	356,62	23,73	957,06	1953,9	1168,64	274,7	23,51	748,14	1515,26	3,51	0,05	1,46	3,45	3,58
	8	7	757,04	269,88	35,65	461,67	1284,72	583,33	208	35,66	350,74	990,56	3,37	0,21	6,11	3,15	3,69
Primavera	9	7	437,58	138,58	31,67	256,26	601,23	342,86	140,85	41,08	181,14	528,08	4,13	2,51	60,73	2,09	7,74
	10	7	1696,99	383,15	22,58	1279,76	2188,28	1561,72	352,3	22,56	1172,79	2031,13	11,94	2,29	19,2	8,88	14,46
	11	7	814,42	403,94	49,6	405,95	1471,08	748,69	380,6	50,84	367,23	1370,86	10,94	1,88	17,15	8,16	13,68
	12	6	474,43	214,17	45,14	253,9	877,41	398,64	210,89	52,9	201,15	806,52	5,35	2,98	55,6	3,61	11,38
Media			995,68	501,07	50,32	437,58	1696,99	830,33	442,11	53,24	342,86	1561,72	6,12	3,7	60,49	3,37	11,94

Tabla 15. Continuación

Estación	Mes	n	P					P (g/mmc)				
			Media	D.E.	CV	Mín.	Máx.	Media	D.E.	CV	Mín.	Máx.
Invierno	6	7	278,35	119,89	43,07	153,92	516,17	16,37	7,05	43,07	9,05	30,36
	7	7	333,89	81,96	24,55	208,91	438,64	19,64	4,82	24,55	12,29	25,8
	8	7	173,7	62,33	35,89	110,93	294,16	10,22	3,67	35,89	6,53	17,3
Primavera	9	7	94,72	36,33	38,36	66,67	164,95	5,57	2,14	38,36	3,92	9,7
	10	7	135,27	39,04	28,86	82,76	187,02	7,96	2,3	28,86	4,87	11
	11	7	65,73	23,82	36,24	38,72	100,22	3,87	1,4	36,24	2,28	5,9
	12	6	75,79	17,05	22,49	52,74	96,9	4,46	1	22,49	3,1	5,7
Media			165,35	104,15	62,99	65,73	333,89	9,73	6,13	62,99	3,87	19,64

Tabla 16. Correlaciones de Spearman entre el índice de preferencia de Ivlev y el porcentaje de proteína (PD), carbohidratos no estructurales (CNE), lípidos, fibra en detergente neutro (FDN), Energía y la proporción de proteína respecto al contenido de fibra de los alimentos. En negrita se señalan las correlaciones estadísticamente significativas ($p < 0,05$).

Individuo	parámetros	%PD	%CNE	%Lípidos	%FDN	P:FDN	Energía (KJ/g)
Clara	<i>r</i>	0,084	0,226	-0,106	-0,292	0,272	0,190
	<i>p</i>	0,405	0,024	0,293	0,003	0,006	0,059
Dante	<i>r</i>	0,161	0,192	-0,071	-0,402	0,367	0,199
	<i>p</i>	0,224	0,145	0,594	0,002	0,004	0,132
Enzo	<i>r</i>	0,029	0,288	0,026	-0,345	0,272	0,362
	<i>p</i>	0,779	0,004	0,801	0,000	0,006	0,000
Heidi	<i>r</i>	0,093	0,219	0,053	-0,316	0,294	0,258
	<i>p</i>	0,342	0,023	0,585	0,001	0,002	0,007
India	<i>r</i>	0,015	0,244	0,059	-0,332	0,221	0,332
	<i>p</i>	0,878	0,009	0,532	0,000	0,018	0,000
Inés	<i>r</i>	0,074	0,286	-0,006	-0,374	0,300	0,329
	<i>p</i>	0,484	0,005	0,957	0,000	0,003	0,001
Manuel	<i>r</i>	-0,062	0,306	0,068	-0,283	0,110	0,291
	<i>p</i>	0,519	0,001	0,479	0,003	0,249	0,002
Violeta	<i>r</i>	0,120	0,405	0,065	-0,489	0,412	0,429
	<i>p</i>	0,283	0,000	0,561	0,000	0,000	0,000

El consumo diario de P:ENP en relación al sexo y grupo de pertenencia de los individuos depende del mes analizado [MLM: $n = 48$, $AIC = -28,2$; Grupo×Mes: $gl = 6/17$, $F = 28,67$, $p < 0,0001$ y Sexo×Mes: $gl = 6/17$, $F = 5,23$, $p = 0,003$, Tabla 17). Sin embargo, pueden distinguirse dos momentos en los que la relación P:ENP se mantiene constante: durante el invierno (junio-agosto, P:ENP = $0,29 \pm 0,01$) y parte de la primavera (octubre y noviembre, P:ENP = $0,09 \pm 0,01$). En el comienzo de la primavera (septiembre), ambos grupos se comportaron de manera muy diferente: mientras que el grupo S registró un valor intermedio entre el consumo de P:ENP del Invierno y la Primavera ($0,15 \pm 0,02$), el grupo T registró los valores más altos registrados de la relación P:ENP ($0,44 \pm 0,02$). En diciembre, el consumo promedio P:ENP de todos los individuos volvió a los valores registrados en Invierno ($0,24 \pm$

0,02), a excepción del macho del grupo S cuyo consumo se mantuvo en los valores registrados para octubre y noviembre (0,08). El comportamiento de este macho es el responsable de las interacciones Grupo×Mes y Sexo×Mes significativas (Tabla 17).

Tabla 17. Valores de las medias ajustadas y desviaciones estándares para las interacciones Grupo×Mes y Sexo×Mes en el consumo de P:ENP. Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$).

Mes	Grupo	Medias	E.E.		Sexo	Medias	E.E.	
6	S	0,29	0,01	BC	Hembra	0,28	0,01	AB
6	T	0,26	0,01	C	Macho	0,26	0,01	B
7	T	0,29	0,00	BC	Macho	0,29	0,00	AB
7	S	0,28	0,00	C	Hembra	0,28	0,00	AB
8	S	0,31	0,01	B	Macho	0,30	0,01	AB
8	T	0,29	0,01	BC	Hembra	0,30	0,01	AB
9	T	0,44	0,02	A	Hembra	0,31	0,02	A
9	S	0,15	0,02	D	Macho	0,27	0,02	AB
10	S	0,09	0,01	EF	Hembra	0,09	0,01	D
10	T	0,08	0,01	F	Macho	0,08	0,01	D
11	S	0,11	0,01	DE	Hembra	0,10	0,01	CD
11	T	0,08	0,01	F	Macho	0,09	0,01	D
12	T	0,24	0,02	C	Hembra	0,25	0,02	B
12	S	0,17	0,03	D	Macho	0,16	0,03	C

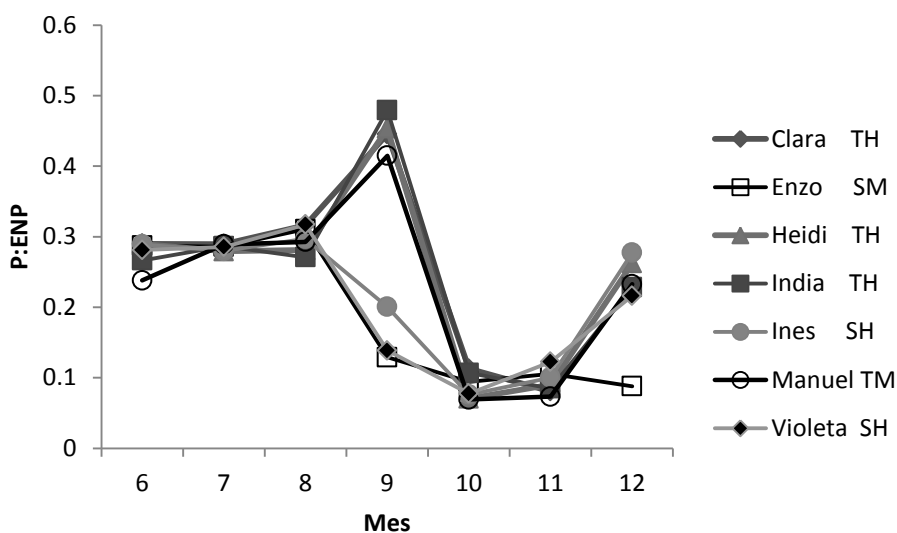
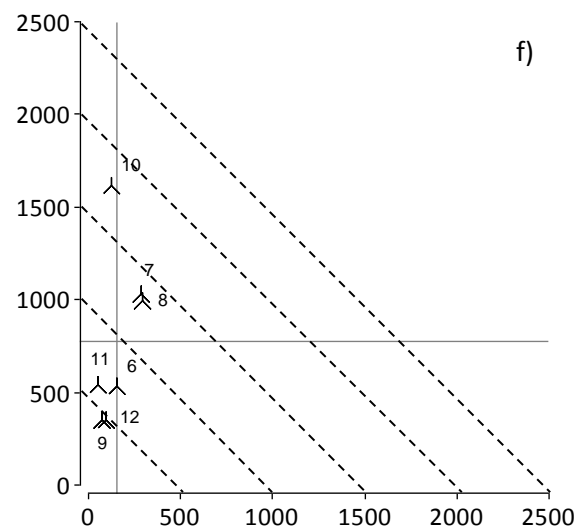
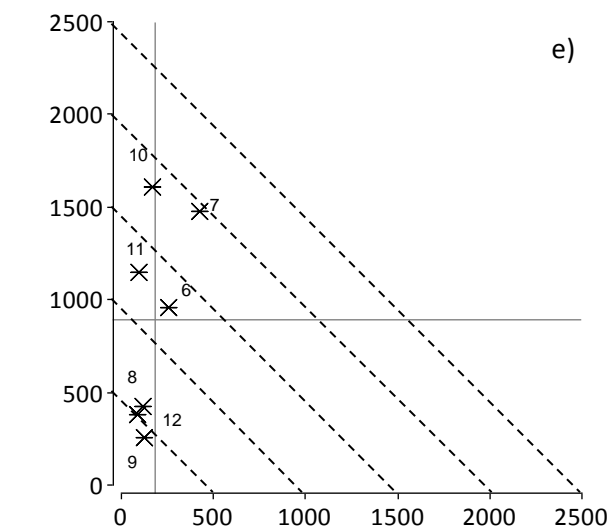
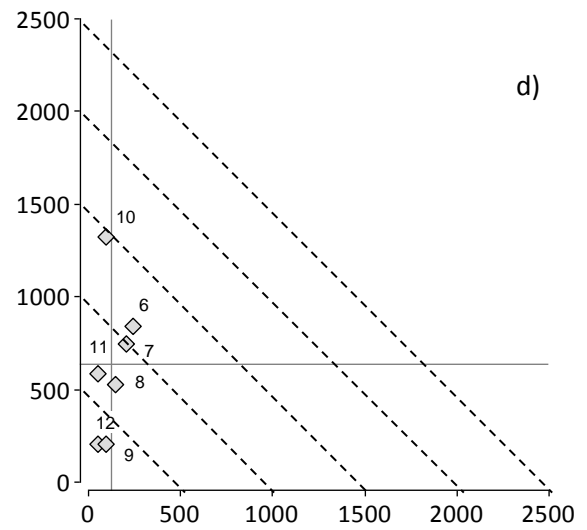
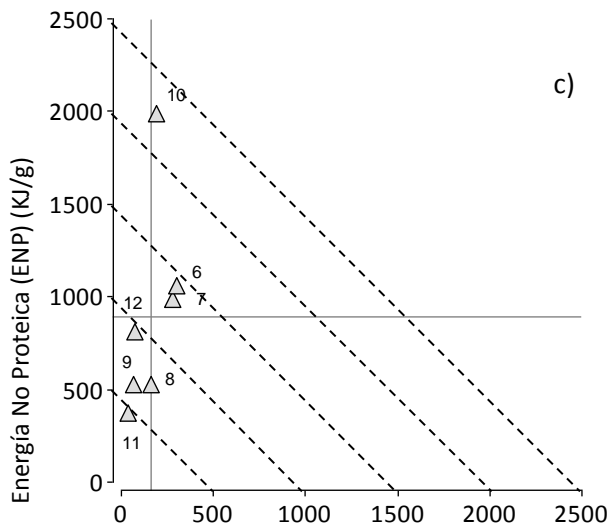
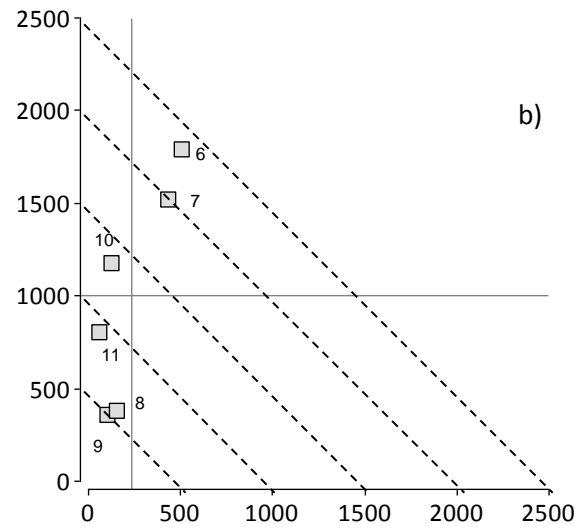
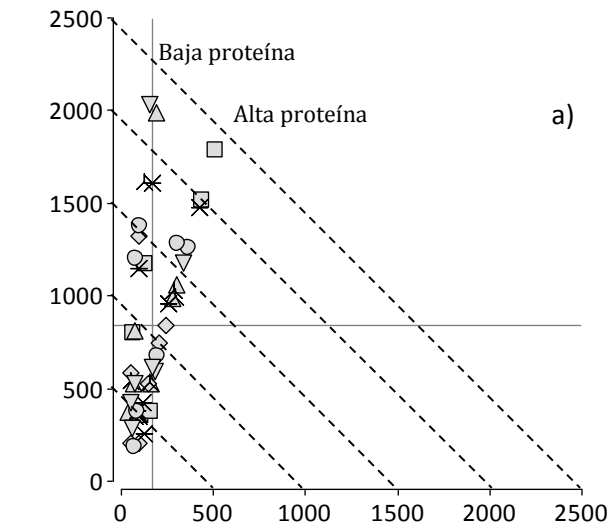


Figura 25. Consumo diario individual promedio observado de proteína en relación al consumo de Energía no proteica (P:ENP) durante el período de estudio. TH: Grupo T, Hembra; TM: Grupo T, Macho; SH: Grupo S, Hembra; SM: Grupo S, Macho.

3.3.3.1. Estacionalidad del balance en el consumo de macronutrientes

La representación gráfica del balance entre el consumo de ENP y P se muestra en la Figura 26. Encontramos dos tipos de relaciones en el consumo de proteína respecto a la Energía no proteica (Figura 26.a.). Por un lado, un consumo de 3,5 KJg-1mmc-1 de ENP cada 1 KJg-1mmc-1 de proteína, (dieta con una mayor proporción de proteína, denominada dieta “alta proteína”). Por otro lado, un consumo de 8,18 KJg-1mmc-1 de ENP cada 1 KJg-1mmc-1 de proteína (dieta con una menor proporción de proteína, denominada dieta “baja proteína”). Cuando desglosamos el análisis para evaluar el consumo diario de P:ENP por cada individuo (Figura 26. b-h), observamos que estos dos tipos de relaciones pueden asociarse cada una a una estación diferente, “baja proteína” con la Primavera (meses 9-12) y “alta proteína” con el Invierno (meses 6-8) (Tabla 18). Sin embargo, la consistencia de estas dos tipos de relaciones no es igual. Mientras que la relación encontrada durante la Primavera (“baja proteína”) muestra variación entre los individuos (CV = 10,97) y entre observaciones de un mismo individuo (CV entre 16,09 y 73,34, Tabla 18) la relación encontrada en el Invierno (“alta proteína”) muestra una gran consistencia entre los individuos (CV = 3,69) y entre observaciones de un mismo individuo en diferentes meses (CV entre 2,02 y 11,96, Tabla 18). Por otro lado, no encontramos diferencias estacionales en el consumo de Energía total (invierno: $1182,11 \pm 223,50$, CV = 18,91 vs. Primavera: $871,1 \pm 118,38$, CV = 13,59) ni observamos una regulación en su consumo (las líneas punteadas diagonales de la Figura 26 muestran las isóclinas de consumo de Energía).



Proteína (KJ/g)

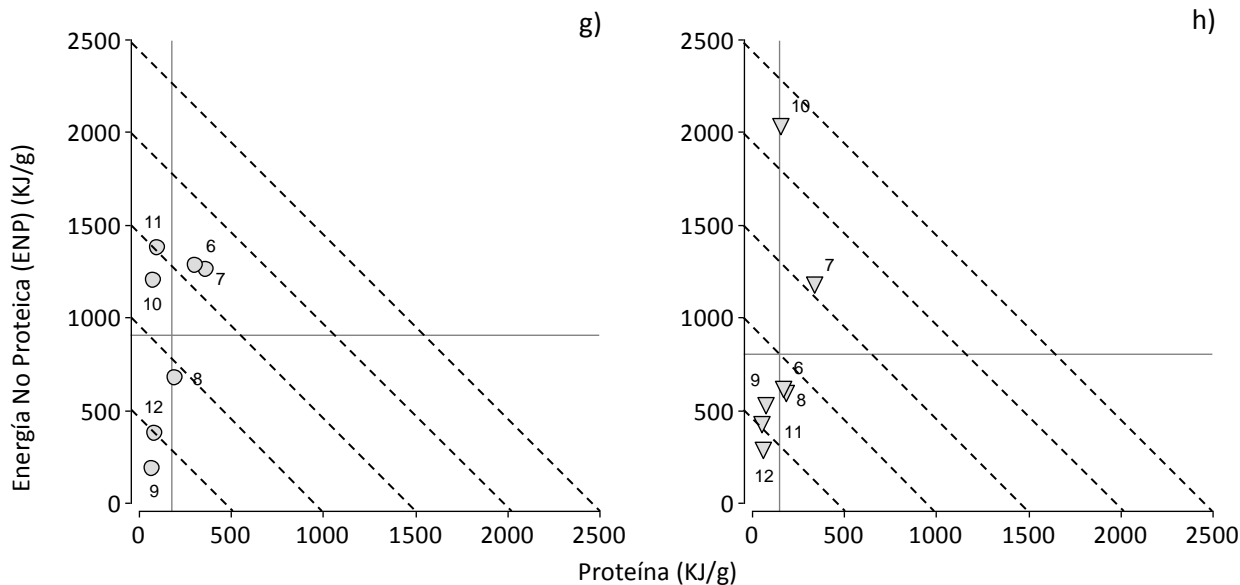


Figura 26. Representación gráfica del espacio nutricional bidimensional representado por el consumo de Energía no proteica (ENP: carbohidratos, lípidos y la fracción proveniente de la fermentación de la fibra) y el consumo de proteína. a) Cada punto representa los valores diarios observados del consumo de ENP/P para todos los individuos focales, b) Clara, c) Enzo, d) Heidi, e) India, f) Inés, g) Manuel y h) Violeta. Los números en cada gráfico representan los meses (6: junio, 7: julio, 8: agosto, 9: septiembre, 10: octubre, 11: noviembre y 12: diciembre). Las líneas horizontales y verticales de cada gráfico representa el consumo promedio de ENP y P de cada individuo, respectivamente. Las líneas punteadas diagonales representan isóclinas de consumo de Energía Metabolizable (KJ/g).

3.3.3.2. Relación entre el consumo de macronutrientes y el balance nutricional de los alimentos

La Figura 27 muestra la relación entre el porcentaje de proteína versus la Energía no proteica de los alimentos consumidos por los individuos focales. Cada recta de color representa un carril de alimentación, mientras que las líneas punteadas representan la media general (en negro) y mensual (en rojo) de la estación. Los carriles de alimentación delimitan el espacio nutricional en el que los individuos focales se alimentaron en cada estación. En el invierno, este espacio nutricional muestra un continuo desde el carril compuesto por la hoja madura de *Tabebuia heptaphylla* (ENP/P=16,62) hasta el carril de la hoja madura de *Gleditsia amorphoides* (ENP/P=0,9). En esta estación, la proporción consumida por los individuos focales de ENP respecto a P (“alta proteína”) se ubica en el medio del espacio nutricional (Figura 27.a.) y coincide con la media registrada mensualmente en esta estación (junio: $3,62 \pm 0,28$, julio: $3,51 \pm 0,05$ y agosto: $3,37 \pm 0,21$, $CV_{\text{invierno}} = 3,69\%$).

Por otro lado, en la primavera el espacio nutricional queda delimitado por el fruto maduro de *Mircyanthes pungens* (ENP/P=40,46) y el brote de *Celtis* sp. (ENP/P= 0,53). En esta estación, la proporción promedio consumida de ENP respecto a P (“baja proteína”) se encuentra ubicada sobre la izquierda del espacio nutricional (Figura 27.b.), donde sería la zona de mayor ENP respecto a P. Asimismo, las medias registradas mensualmente se alejan de la media estacional (septiembre: $4,13 \pm 2,51$, octubre: $11,94 \pm 2,29$, noviembre: $10,94 \pm 1,88$ y diciembre: $5,35 \pm 2,98$, CV primavera = 10,97). De esta manera, el espacio nutricional de la primavera fue más amplio que el espacio nutricional del invierno (ángulo formado entre los carriles extremos de cada estación: $44,57^\circ$ en el invierno versus $60,66^\circ$ en la primavera).

Cuando analizamos gráficamente las trayectorias utilizadas por los individuos para alcanzar su objetivo nutricional encontramos que los individuos utilizaron dos trayectorias: a) manteniendo una trayectoria en línea recta a través del consumo de alimentos balanceados y b) alternando el consumo de alimentos entre alimentos con mayor/menor contenido de P:ENP que el objetivo nutricional. Durante el invierno, todos los individuos coincidieron no sólo en consumir alimentos nutricionalmente balanceados (opción a, junio-agosto, trayectorias marcadas con triángulos, Figura 28 a-g) sino que además, estas trayectorias fueron exactamente la misma (trayectorias individuales solapadas, Figura 28.h). Por otro lado, en primavera, la opción b se desglosó a su vez en aquellos meses en los individuos utilizaron trayectorias con mayor contenido de ENP (octubre y noviembre) y meses con mayor consumo de P (septiembre y diciembre), respecto del objetivo nutricional (a ambos lados del valor promedio). Como resultado, en primavera, el grupo de trayectorias utilizadas fue más variable que en primavera (Figura 28.i). Sin embargo, no encontramos diferencias estacionales en el número de pasos (combinaciones) que formaron cada trayectoria individual sino diferencias mensuales (MLM: $n = 48$, $AIC = 338,62$; $gl = 6/35$, $F = 19,29$, $p < 0,0001$): junio fue el mes que involucró menor número de pasos ($18 \pm 7,44$) mientras que

septiembre, julio y octubre fueron los de mayor número de pasos ($43,14 \pm 5,069$, $40,29 \pm 3,4$ y $40,14 \pm 5,54$, respectivamente) (Figura 29).

Estación	Individuo	n	Energía					ENP					P				
			Media	D.E.	CV	Mín.	Máx.	Media	D.E.	CV	Mín.	Máx.	Media	D.E.	CV	Mín.	Máx.
Invierno	Clara	3	1571,18	976,14	62,13	461,67	2297,96	1215,93	761,04	62,59	350,74	1781,79	355,25	215,10	60,55	110,94	516,17
	Enzo	3	1098,35	361,98	32,96	683,68	1351,08	850,38	286,78	33,72	521,66	1049,37	247,97	75,21	30,33	162,02	301,70
	Heidi	3	907,26	207,99	22,93	678,89	1085,83	706,60	159,98	22,64	529,95	841,72	200,66	48,12	23,98	148,94	244,12
	India	3	1217,88	676,71	55,56	542,33	1895,73	953,36	523,37	54,90	426,73	1473,41	264,52	153,55	58,05	115,60	422,32
	Inés	3	1096,64	355,46	32,41	686,66	1318,54	851,23	276,54	32,49	532,73	1030,39	245,41	79,29	32,31	153,92	294,16
	Manuel	3	1360,54	422,86	31,08	872,76	1623,52	1071,71	343,57	32,06	675,18	1280,57	288,83	84,42	29,23	197,58	364,14
	Violeta	3	1022,89	420,70	41,13	775,20	1508,64	791,65	331,14	41,83	588,52	1173,76	231,24	90,05	38,94	172,17	334,88
Total Invierno		7	1182,11	223,50	18,91	907,26	1571,18	920,12	174,78	19,00	706,60	1215,93	261,98	49,33	18,83	200,66	355,25
Primavera	Clara	3	901,31	386,11	42,84	535,42	1304,88	780,80	401,48	51,42	370,47	1172,79	120,51	51,22	42,50	64,49	164,95
	Enzo	4	1009,09	798,05	79,09	405,95	2170,08	918,27	732,93	79,82	367,23	1983,06	90,83	65,70	72,34	38,72	187,02
	Heidi	4	649,86	538,52	82,87	253,90	1415,66	577,30	528,31	91,51	201,15	1322,42	72,57	23,01	31,71	52,54	93,24
	India	4	967,11	667,70	69,04	375,20	1778,68	847,82	642,81	75,82	253,61	1607,27	119,29	37,68	31,59	86,77	171,42
	Inés	4	800,94	632,03	78,91	417,97	1741,59	714,87	609,28	85,23	348,17	1618,40	86,07	30,34	35,25	54,42	123,19
	Manuel	4	866,36	598,69	69,10	256,26	1471,08	780,23	591,10	75,76	181,14	1370,86	86,13	10,51	12,20	75,13	100,22
	Violeta	4	903,05	863,28	95,60	343,18	2188,28	817,13	815,60	99,81	282,17	2031,13	85,92	48,25	56,16	52,35	157,15
Total Primavera		7	871,10	118,38	13,59	649,86	1009,09	776,63	108,28	13,94	577,29	918,27	94,47	18,26	19,33	72,57	120,51

Tabla 18. Consumo medio en cada estación de Energía, Energía no proteica (ENP), proteína (P) y la relación entre el consumo de Energía no proteica y proteína. Todos los valores de medias, D.E., mínimos y máximos están expresados en $\text{KJg}^{-1}\text{mmc}^{-1}$. La n junto a cada individuo expresa el número de meses utilizados para calcular el promedio. La n en cada estación señala el número de individuos utilizados para calcular el promedio.

Estación	Individuo	n	NPE/PE					P (g/mmc)				
			Media	D.E.	CV	Mín.	Máx.	Media	D.E.	CV	Mín.	Máx.
Invierno	Clara	3	3,36	0,17	5,02	3,16	3,45	20,90	12,65	60,55	6,53	30,36
	Enzo	3	3,40	0,16	4,57	3,22	3,50	14,59	4,42	30,33	9,53	17,75
	Heidi	3	3,53	0,07	2,02	3,45	3,58	11,80	2,83	23,98	8,76	14,36
	India	3	3,65	0,14	3,82	3,49	3,76	15,56	9,03	58,05	6,80	24,84
	Inés	3	3,47	0,10	3,01	3,37	3,58	14,44	4,66	32,31	9,05	17,30
	Manuel	3	3,69	0,44	11,96	3,42	4,20	16,99	4,97	29,23	11,62	21,42
	Violeta	3	3,41	0,22	6,48	3,15	3,56	13,60	5,30	38,94	10,13	19,70
Total Invierno		7	3,50	0,13	3,69	3,36	3,69	15,41	2,90	18,83	11,80	20,90
Primavera	Clara	3	7,84	5,15	65,73	2,25	12,39	7,09	3,01	42,50	3,79	9,70
	Enzo	4	9,80	1,58	16,09	7,74	11,38	5,34	3,86	72,34	2,28	11,00
	Heidi	4	7,83	5,74	73,34	2,21	14,18	4,27	1,35	31,71	3,09	5,48
	India	4	6,91	4,46	64,54	2,09	11,81	7,02	2,22	31,59	5,10	10,08
	Inés	4	7,93	4,42	55,77	3,61	13,14	5,06	1,78	35,25	3,20	7,25
	Manuel	4	8,71	6,24	71,63	2,41	14,46	5,07	0,62	12,20	4,42	5,90
	Violeta	4	8,23	3,47	42,12	4,63	12,93	5,05	2,84	56,16	3,08	9,24
Total Primavera		7	8,18	0,90	10,97	6,91	9,80	5,56	1,07	19,33	4,27	7,09

Tabla 18. (Continuación)

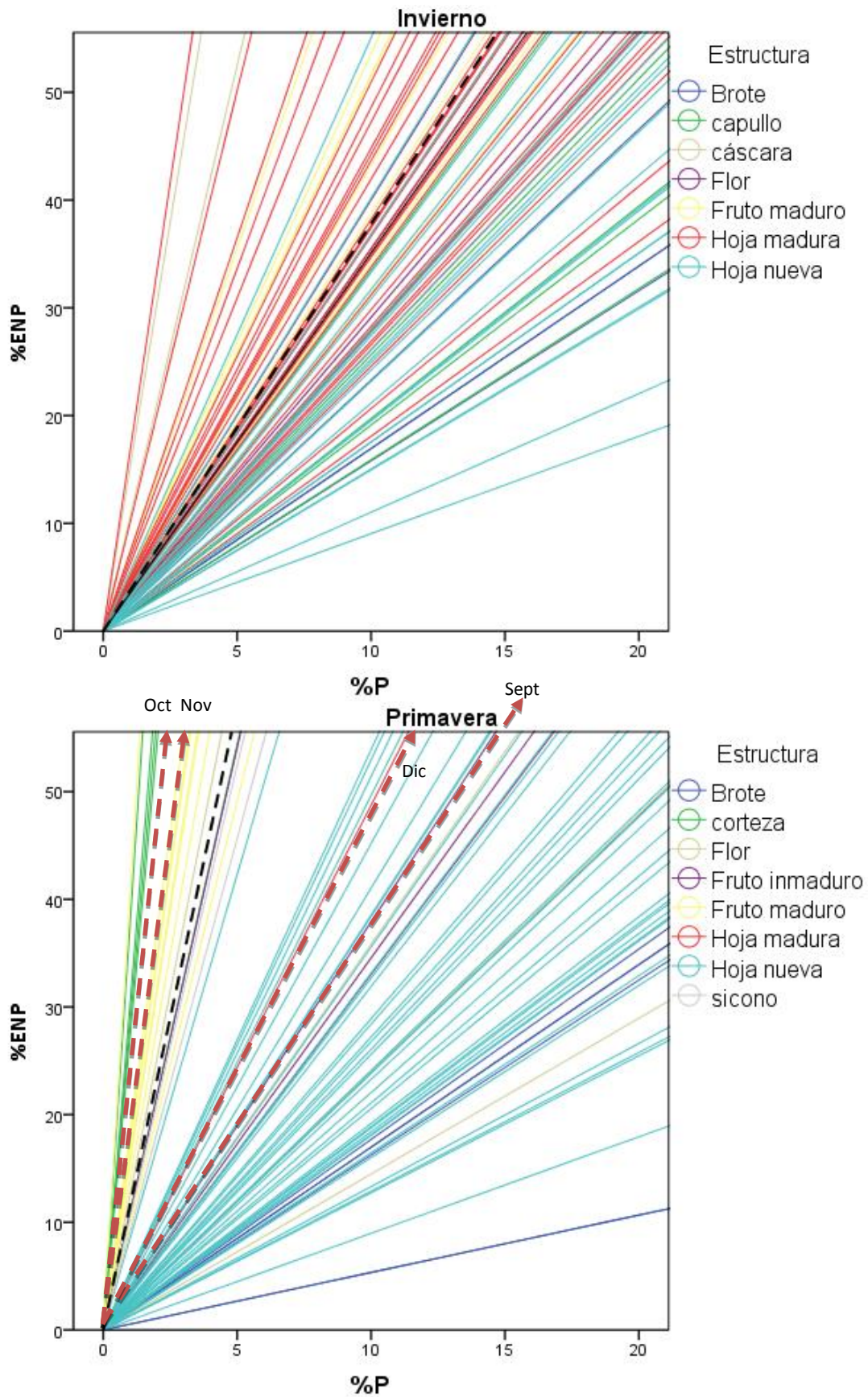
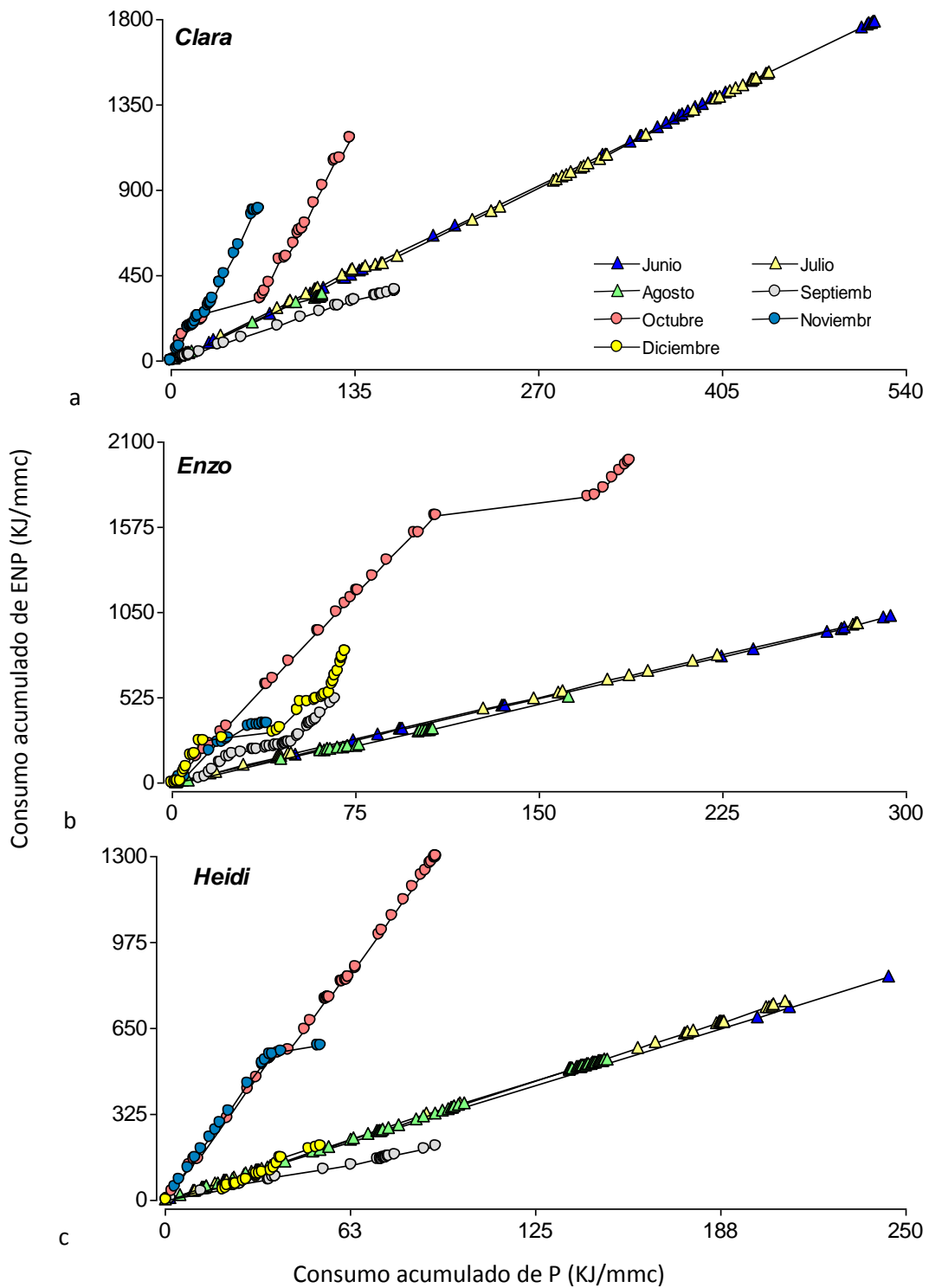
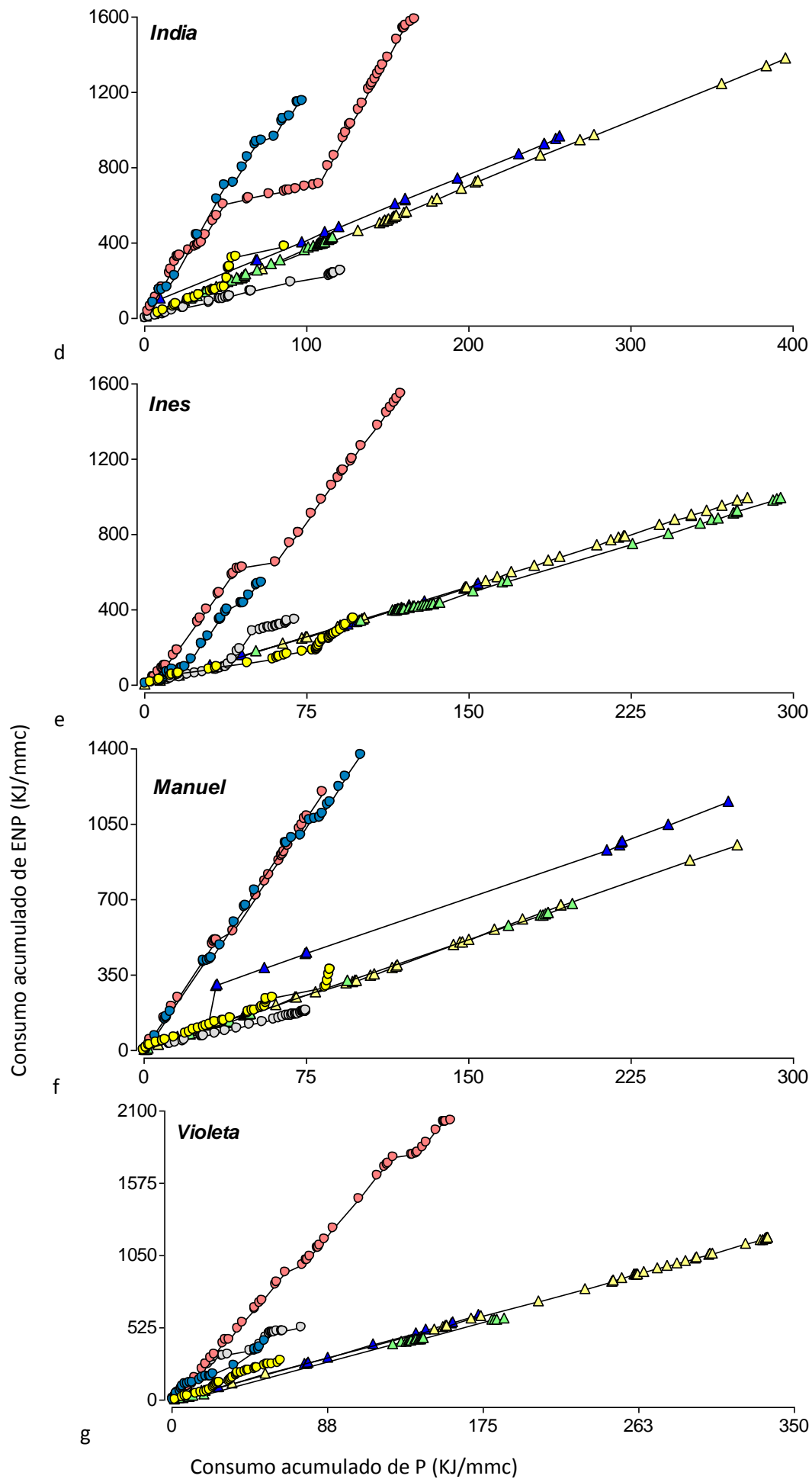


Figura 27. Relación porcentual entre el contenido de Energía no proteica (ENP) y proteína (P) de los alimentos consumidos por los monos aulladores negros y dorados en invierno y primavera. Las líneas punteadas representan el consumo promedio mensual (rojas) y estacional (negras) de ENP/P de los individuos (en invierno, las líneas rojas se superponen con la meda mensual).

Figura 28. Trayectorias individuales (*a-g*) y estacionales (*h e i*) utilizadas para alcanzar el objetivo nutricional. Triángulos: invierno. Círculos: primavera.





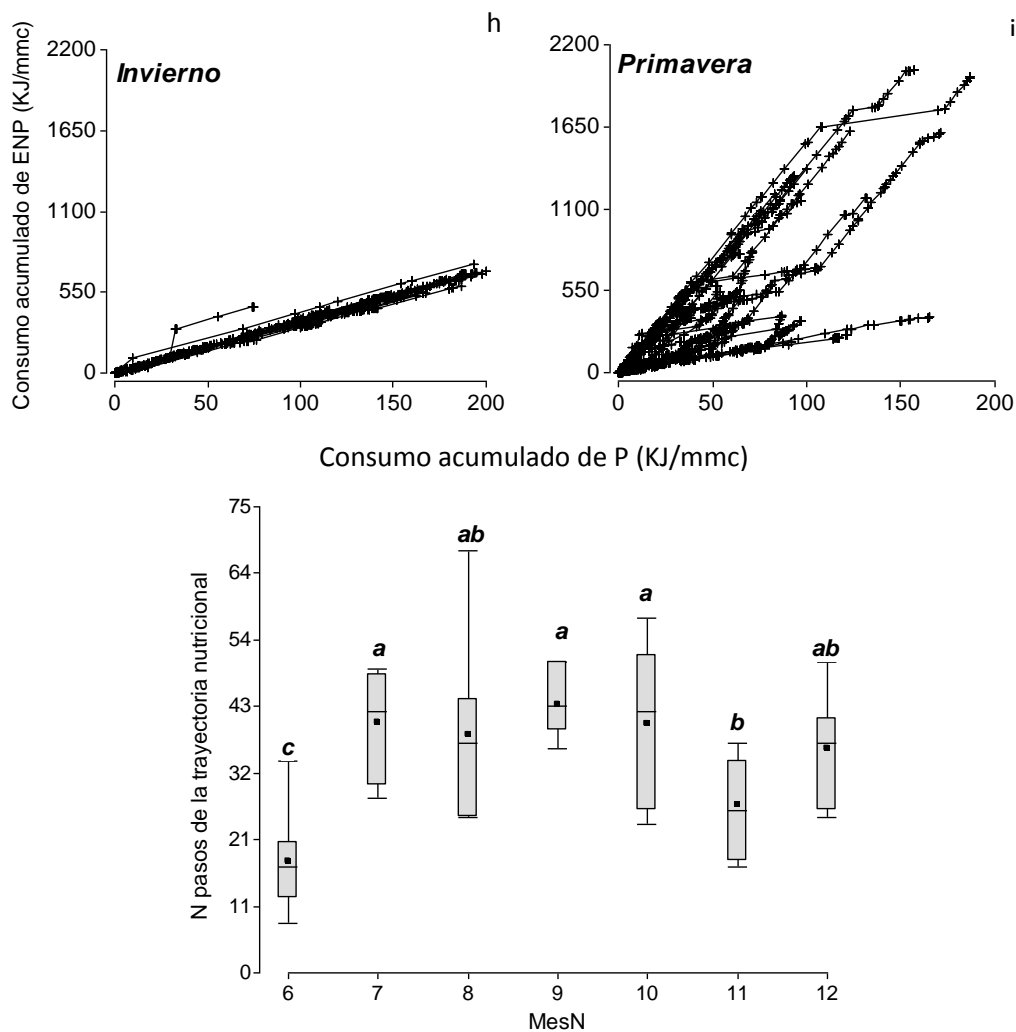


Figura 29. Número de pasos involucrados en las trayectorias nutricionales utilizadas por los individuos focales mensualmente. Letras diferentes indican diferencias significativas. Los números en el eje X indican los meses de observación (por ejemplo, 6: junio)

3.3.4. Diversidad de la dieta

Durante los 7 meses estudiados, los individuos focales consumieron 102 categorías de alimentos diferentes, correspondientes a 37 especies (1 especie no identificada) agrupadas en 21 familias (capítulo 3). En general, la diversidad mensual de la dieta, estimada mediante el índice *Shannon-Weaver*, fue mayor en la primavera (octubre – noviembre) respecto al invierno (junio – septiembre), con un máximo en el mes de octubre. Sin embargo, se encontraron diferencias significativas en la diversidad de la dieta mensual entre los grupos y sexos (Tabla 19, Figura 30). La dieta más diversa se registró para las hembras del grupo T en octubre ($H' = 13,02 \pm 6,01$). En noviembre,

el grupo T tuvo una dieta más diversa que el grupo S ($H' = 11,5 \pm 2,2$ y $H' = 6,23 \pm 1,56$, respectivamente). De junio a agosto y en diciembre, la diversidad promedio de la dieta fue similar para todos los individuos ($H' = 1,7 \pm 1,16$) a excepción de las hembras del grupo T, cuya dieta fue tan diversa como en octubre y noviembre ($H' = 9,06 \pm 1,44$).

Variable dependiente	Variables independientes	GL	F	p	AIC	Sigma	Estructura de la matriz de covarianza residual	Función de varianza
H'	Intercept	1/12	33,79	0,0001	125,50	0,79	Autorregresiva de orden 1	Identidad (Mes)
	Grupo	1/2	1,65	0,327				
	Mes	6/12	18,21	<0,0001				
	Sexo	½	0,06	0,84				
	Grupo:Mes	6/12	16,24	<0,0001				
	Mes:Sexo	6(12)	6,31	0,0034				
	Grupo:Sexo	½	0,04	0,853				
	Grupo:Sexo:Mes	6/12	5,46	0,006				

Tabla 19. Resultados del análisis de Modelos Lineales Mixtos (MLM) para medidas repetidas para la diversidad mensual de la dieta. La variable dependiente considerada fue el índice Shannon-Wiener para la proporción de cada estructura/especie consumida diariamente por cada individuo (se excluyeron los datos de una hembra a la cuál le faltaba información del último mes; $n_{\text{machos}} = 2$, $n_{\text{hembras}} = 4$, $n_{\text{meses}} = 7$, $N = 42$). Se consideraron como factores fijos el sexo y grupo de pertenencia de los individuos focales, el mes de observación y sus respectivas interacciones. El factor aleatorio fue el individuo, anidado en la interacción grupo \times sexo

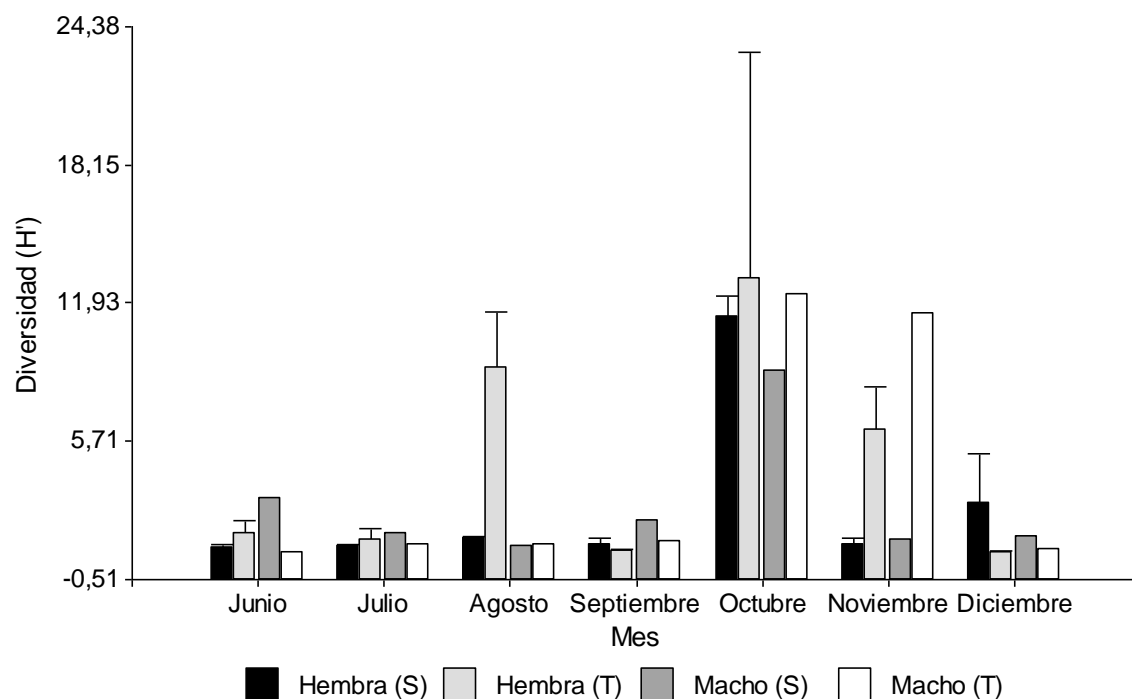


Figura 30. Diversidad de la dieta (especie/ítem) según el índice Shannon – Wiener para machos y hembras de ambos grupos (identificados con las letras entre “(”)”). Datos calculados a partir del consumo diario basado en materia seca.

3.3.5. Hipótesis del efecto palanca de la proteína

El porcentaje de proteína contenida en la dieta fue mayor en el invierno ($22,24 \pm 0,09\%$, $CV = 2,74\%$) que en la primavera ($13,58 \pm 0,68\%$, $CV = 19,65\%$) y no encontramos que el sexo o grupo de pertenencia del individuo focal tuviera un efecto en este porcentaje (Tabla 20). Cuando se analiza gráficamente la relación entre el consumo diario observado de ENP en relación al contenido de proteína en la dieta (Figura 31), se observa una relación bimodal que se corresponde con las estaciones estudiadas (Figura 31). En primavera el consumo de ENP disminuye hiperbólicamente con el incremento de proteína en la dieta, de manera similar al modelo de la hipótesis de apalancamiento de la proteína (Figura 18, pág. 87), mientras que en el invierno, esta relación hiperbólica no se observa gráficamente (Figura 32). Sin embargo, no encontramos diferencias entre los valores de consumo diario de ENP observados en cada individuo y el consumo de ENP esperado por el modelo del efecto palanca de la proteína en ninguna de las estaciones (Prueba de T muestras apareadas, Tabla 21).

Esto sugiere que, en ambas estaciones, nuestros valores coinciden con el modelo de regulación en el consumo de proteína.

Variables independientes	GL	F	p	AIC	Sigma
Intercept	1/37	386,392	<0,0001	248,58	1,03
Grupo	1/3	1,244	0,3461		
Sexo	1/3	0,533	0,5181		
Estación	1/37	22,606	<0,0001		
Grupo×Sexo	1/3	0,023	0,888		
Sexo×Estación	1/37	0,326	0,5715		
Grupo×Estación	1/37	2,49	0,1231		
Grupo×Sexo×Estación	1/37	0,174	0,6791		

Tabla 20. Resultados MLM para el contenido de proteína en invierno y primavera. Función de modelado de varianza: identidad (mes)

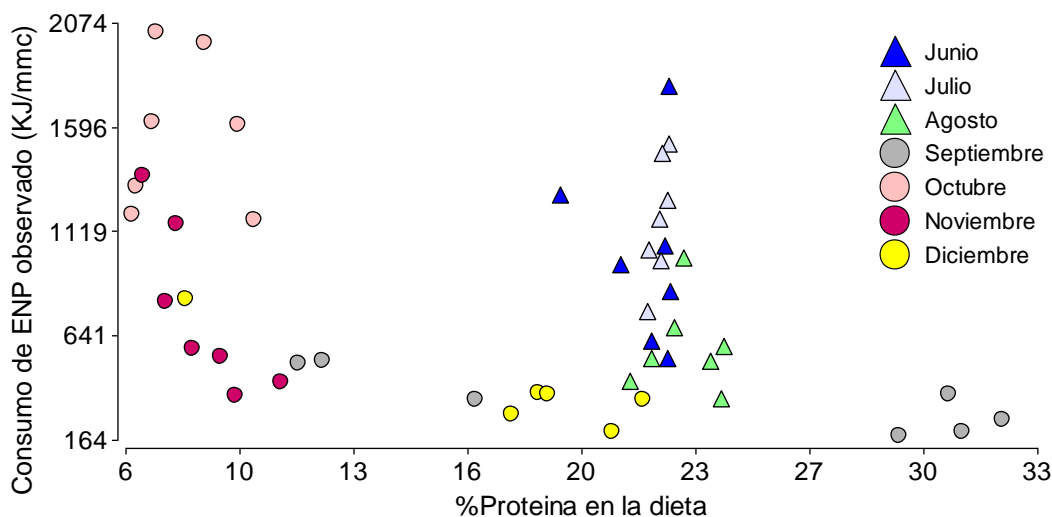


Figura 31. Consumo mensual observado de cada individuo focal de Energía no proteica (ENP) en relación al contenido de proteína en la dieta. Triángulos: invierno. Círculos: primavera.

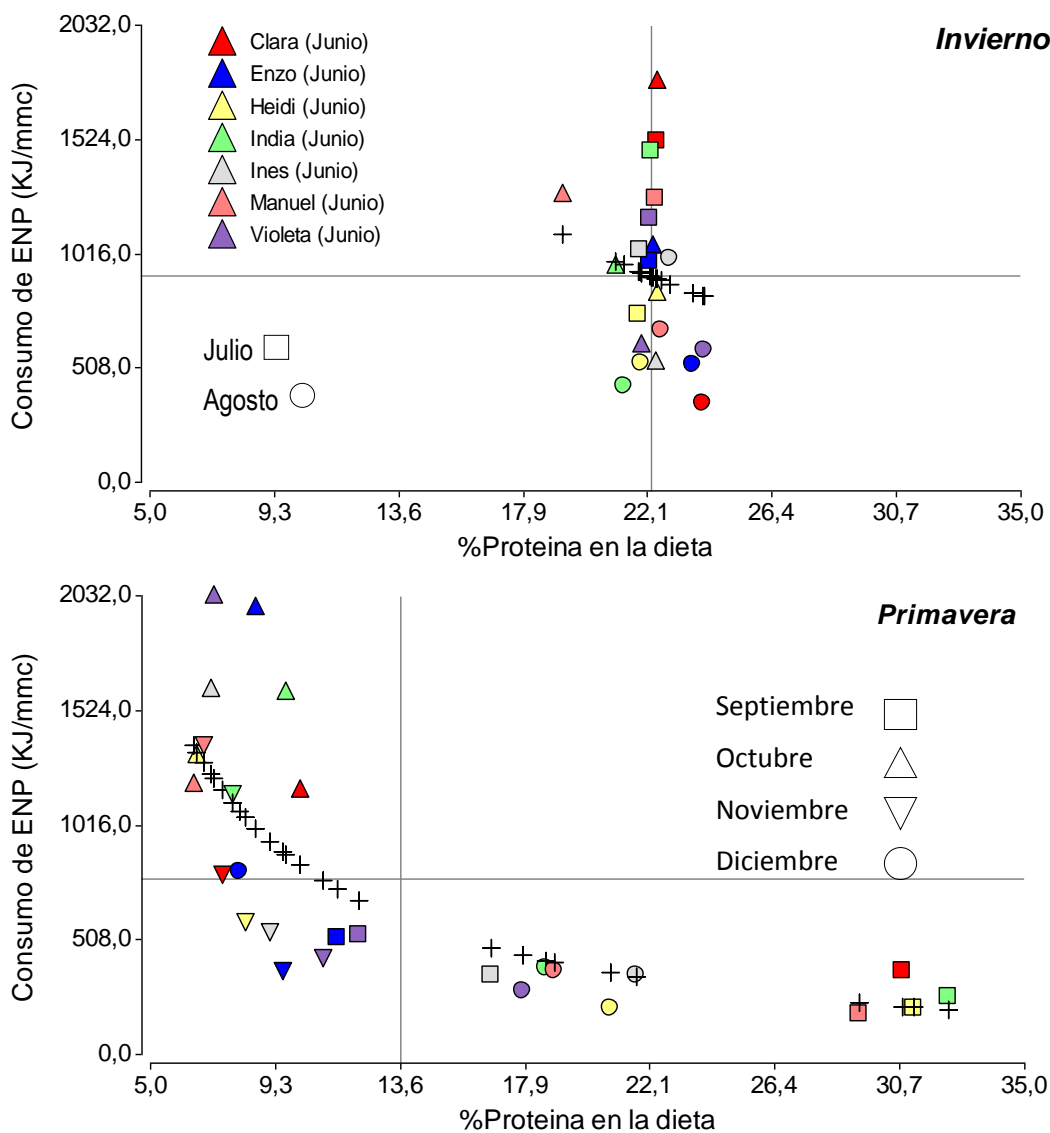


Figura 32. Consumo mensual observado de Energía no proteica (ENP) en relación al contenido de proteína en la dieta en invierno y primavera. Los colores representan los diferentes individuos

observados mensualmente. Las líneas horizontales y verticales representan los valores de consumo promedio de Energía no proteica ($920,12 \pm 174 \text{ KJg}^{-1}\text{mmc}^{-1}$ en invierno y $776,00 \pm 108,28 \text{ KJg}^{-1}\text{mmc}^{-1}$ en primavera) y contenido de proteína en la dieta (22,24% en invierno y 13,48% en primavera), respectivamente.

Tabla 21. Prueba de T muestras apareadas para los valores promedio de consumo de Energía no proteica (ENP) observado y esperado según la ecuación 8. Los *n* indican la cantidad de observaciones (meses) en cada individuo.

Estación	Individuo	n	Media (ENP obs.)	Media (ENP esp.)	Media(dif)	DE(dif)	LI(95%)	LS(95%)	T	p (Bilateral)
Invierno	Clara	3	1215,93	879,21	336,72	717,72	-1446,20	2119,65	0,81	0,50
	Enzo	3	850,38	890,37	-39,99	246,93	-653,41	573,43	-0,28	0,81
	Heidi	3	706,60	924,55	-217,95	172,03	-645,29	209,39	-2,19	0,16
	India	3	953,36	954,95	-1,59	550,21	-1368,38	1365,20	-0,01	1,00
	Inés	3	851,23	908,58	-57,35	274,32	-738,80	624,11	-0,36	0,75
	Manuel	3	1071,71	967,37	104,34	294,04	-626,10	834,79	0,62	0,60
	Violeta	3	791,65	892,14	-100,49	311,04	-873,17	672,18	-0,56	0,63
Primavera	Clara	3	780,80	740,50	40,30	367,24	-871,97	952,56	0,19	0,87
	Enzo	4	918,27	926,00	-7,74	673,49	-1079,40	1063,93	-0,02	0,98
	Heidi	4	577,30	739,31	-162,02	213,93	-502,42	178,39	-1,52	0,23
	India	4	847,82	653,15	194,67	353,30	-367,51	756,85	1,10	0,35
	Inés	4	714,87	749,10	-34,23	322,89	-548,01	479,55	-0,21	0,85
	Manuel	4	780,23	823,24	-43,01	101,44	-204,43	118,41	-0,85	0,46
	Violeta	4	817,13	777,68	39,45	521,50	-790,38	869,27	0,15	0,89

Basado en el consumo total de Energía registrado en cada estación (Invierno: $1182,11 \pm 223,50$, CV = 18,91 vs. Primavera: $871,1 \pm 118,38$, CV = 13,59), el contenido promedio de proteína en la dieta observado (22,24% en invierno y 13,48% en primavera) equivale a que un individuo debe consumir, en promedio, $262,9 \pm 49,71 \text{ KJ.g}^{-1}\text{mmc}^{-1}$ diarios de proteína en invierno y $117,4 \pm 85,87 \text{ KJ.g}^{-1}\text{mmc}^{-1}$ en primavera, a fin de permanecer en un balance energético. En el invierno, el consumo diario promedio de proteína observado en cada individuo ($261,98 \pm 49,33$) fue similar al esperado (Prueba de T muestras apareadas: $n = 7$, $LI_{95\%} = -7,33$ y $LS_{95\%} = 5,5$, $T = -0,35$, $p = 0,74$). Por el contrario, en la primavera, el valor observado ($94,47 \pm 18,26$) fue un 19,55% menor al valor esperado (Prueba de T muestras apareadas: $n = 7$, $LI_{95\%} = -37,11$ y $LS_{95\%} = -8,79$, $T = -3,97$, $p = 0,007$). Esto sugiere que en primavera, los individuos

pueden haber experimentado un período en el alcanzaron a consumir la cantidad de proteína necesaria para mantener su balance energético.

3.4. DISCUSIÓN

En este capítulo nos planteamos una serie de preguntas referidas a la composición nutricional de los alimentos que consumen los monos aulladores negros y dorados en el sitio de estudio y a la regulación en el consumo de macronutrientes y Energía. Nuestros resultados sugieren que, en el sitio de estudio los monos aulladores tienen disponibles alimentos que difieren ampliamente entre ellos en su composición nutricional y, al mismo tiempo, la disponibilidad de cada uno de estos alimentos es igualmente variable en el tiempo. Sin embargo, el patrón de consumo de macronutrientes observado no pudo ser explicado solamente por esta variación sino también por cambios en la composición de la dieta. En este sentido observamos que, entre los alimentos disponibles, los individuos prefirieron aquellos con menor contenido de fibra y mayor contenido de Energía, carbohidratos no estructurales y proteína en relación al contenido de fibra. Asimismo, observamos que consumieron cantidades similares de cada macronutriente independientemente de la variación de ese determinado macronutriente en los alimentos disponibles y que este consumo lo lograron a través del consumo de alimentos nutricionalmente balanceados cuando estuvieron disponibles o combinando alimentos nutricionalmente desbalanceados cuando no. Respecto al tipo de regulación, encontramos que los monos aulladores negros y dorados incluidos en este estudio, regularon la ingesta de proteína de manera similar a lo encontrado en humanos y *Ateles chamek*, pero solo en primavera mientras que en invierno regularon el consumo de ENP:P, de manera similar a *A. pigra*. Esto sugiere que, si bien este tipo de estrategia puede haber sido modelada tempranamente en la evolución de los primates, los objetivos nutricionales están sujetos a selección natural y cambian en la medida en que las especies evolucionan para explotar nuevos ambientes nutricionales y adaptarse a las condiciones ecológicas particulares del

ambiente en el que habitan (Simpson y Raubenheimer 2012). De esta manera, posiblemente esta plasticidad fenotípica en los monos aulladores explique su presencia en ambientes marginales (Ménard 2003, Chevin y Lande 2011).

3.4.1. El consumo de macronutrientes y Energía y su relación con la disponibilidad

Los individuos focales incluyeron en su dieta alimentos con una amplia variedad en su composición nutricional. Estacionalmente, no encontramos diferencias en la composición nutricional de un mismo tipo de alimento o en el contenido de proteína (P) y Energía no proteica (ENP) de los alimentos disponibles ($\%P_{\text{Invierno}} = 24,78 \pm 8,98$, $\%P_{\text{Primavera}} = 24,46 \pm 14,48$ y $\%ENP_{\text{Invierno}} = 75,22 \pm 8,98$, $\%ENP_{\text{Primavera}} = 75,54 \pm 14,48$), aunque sí encontramos que en el invierno los alimentos consumidos fueron más similares entre sí respecto a su balance de macronutrientes que en primavera ($CV_{\text{Invierno}} = 36,23\%$ versus $CV_{\text{Primavera}} = 59,18\%$). Asimismo, encontramos que la disponibilidad de nutrientes en el ambiente siguió un patrón estacional: en general, en primavera los individuos tuvieron más disponibilidad que en el invierno de todos los macronutrientes analizados, con un pico máximo en el mes de octubre y un pico mínimo en julio (con la excepción de los lípidos cuya disponibilidad se mantuvo constante en el tiempo). Por lo que se podría considerar que, durante el período que duró nuestro estudio, la primavera fue una estación de mayor abundancia de alimentos y nutrientes en relación al invierno.

Al igual que lo encontrado en otros trabajos -*Lemur catta* y *Propithecus verreauxi verreauxi* (Yamashita 2008), *Gorilla beringei* (Rothman et al. 2008), *Propithecus diadema* (Irwin et al. 2013)- el consumo de macronutrientes y Energía no estuvo asociado a los cambios estacionales en la composición de un mismo tipo de alimento ni a la variación estacional de la disponibilidad de nutrientes. Por ejemplo, el consumo de proteína (g/mmc) en el invierno fue mayor que en primavera (Tabla 15 y Figura 22) mientras que la disponibilidad de proteína tuvo un pico en noviembre y los

meses con menos proteína disponible fueron de julio a octubre (Figura 21). Asimismo, el consumo de Energía tampoco siguió su patrón de disponibilidad. La disponibilidad máxima de Energía fue en la primavera, sin embargo, los valores más altos en el consumo de proteína fueron en junio, julio y octubre (Tabla 15 y Figura 22). Esto sugiere que el consumo de macronutrientes y Energía no está regulado por la disponibilidad en el ambiente, sino por estaría respondiendo a otros factores que discutiremos en los párrafos siguientes.

El macronutriente que más aportó al consumo de Energía fueron los carbohidratos no estructurales, los cuales en octubre y noviembre, por ejemplo, aportaron casi el 80% de Energía consumida. Sin embargo, la proporción en que cada macronutriente aportó al consumo de Energía fue variando estacionalmente (Figura 22.h.). Durante el invierno y comienzo de la primavera (junio-septiembre), hubo una mayor contribución de la proteína disponible (aprox. 20%) respecto a octubre y noviembre (aprox. 8%). En este período también fue importante el porcentaje de Energía estimado que los monos aulladores obtuvieron de la fermentación de la fibra (16-19%). El aporte de los lípidos al consumo de Energía siempre fue bajo (menor al 6%) con la excepción de diciembre, en donde el aporte fue similar al de la proteína (12% y 16%, respectivamente). Como mencionamos anteriormente, la Energía no es un nutriente en sí mismo, sino una propiedad de un grupo de macronutrientes (proteínas, lípidos y carbohidratos) (Raubenheimer et al. 2009). Por lo tanto, nuestros resultados sugieren que estos aulladores negros y dorados estarían utilizando los diferentes nutrientes como recursos intercambiables de Energía, de manera similar a lo observado para *Papio hamadryas ursinus* (Johnson et al. 2013) y *A. pigra* (Righini 2014).

3.4.2. Balance de macronutrientes y Energía

Los alimentos consumidos por los monos aulladores fueron muy variables respecto a su disponibilidad y composición nutricional. Sin embargo, a través del análisis geométrico nutricional pudimos identificar que el consumo de macronutrientes

se concentró en dos áreas dentro del espacio nutricional, una en invierno y otra en primavera, dentro de las cuales el consumo de proteína y Energía no proteica (P:ENP) se mantuvo relativamente constante (Figura 26 b-h). Estas regiones del espacio nutricional son las que se reconocen como el “objetivo nutricional” de los individuos [Simpson y Raubenheimer 1993].

3.4.2.1. *Objetivos nutricionales móviles*

En este trabajo, observamos una estacionalidad en el movimiento de los objetivos nutricionales diarios. Durante el invierno, los objetivos nutricionales de los individuos se movieron sobre un mismo carril, al que denominamos “alta proteína”, mientras que durante la primavera los objetivos nutricionales de los individuos se movieron sobre diferentes carriles a ambos lados del carril medio, al que denominamos “baja proteína” (Figura 26 b-h). El objetivo nutricional diario es el resultado de integrar el consumo “bocado a bocado” de macronutrientes en un día. Para alcanzar estos objetivos nutricionales, los individuos pueden utilizar diferentes trayectorias. Por un lado, la trayectoria más directa es consumir unos pocos alimentos que sean nutricionalmente balanceados (aquellos con una proporción P:ENP similar al objetivo nutricional, línea diagonal negra Figura 17.a). Este fue el tipo de trayectoria de consumo de todos los individuos durante los meses del invierno (Figura 28). Asimismo, encontramos que en esta estación más del 80% de la ingesta de biomasa estuvo concentrada en 3 alimentos cuyo balance P:ENP fue similar al objetivo nutricional de los monos aulladores en esta estación (P:ENP = $0,29 \pm 0,01$): frutos maduros de *Enterolobium contortisiliquum*, hojas maduras de *Gleditsia amorphoides* y *Celtis* sp. (P:ENP = $0,26 - 0,28$). Este resultado sugiere que estos alimentos son nutricionalmente balanceados en relación al objetivo nutricional de los individuos focales en esta estación.

Por otro lado, cuando los alimentos balanceados no están disponibles, los individuos pueden alternar el consumo entre alimentos no balanceados (aquellos con una mayor o menor proporción P:ENP que el objetivo) pero complementarios (flechas

negras y punteadas de la Figura 17.b). Estas fueron las trayectorias que los individuos utilizaron durante la primavera. En esta estación, los individuos se mantuvieron en un mismo carril de alimentación durante la mayor parte de la trayectoria pero realizaron “cambios de carril” que implican el consumo de alimentos con diferente balance de macronutriente (similar a las flechas negras de la Figura 17.b, pág. 83). En coincidencia con esto, en primavera, en particular en octubre, la dieta fue más diversa que en invierno. Esto refuerza la idea de que en invierno, los individuos se alimentaron de un menor número de alimentos balanceados, moviéndose por el carril de la dieta balanceada (Figura 17.c) mientras que en primavera, consumieron una mayor cantidad de alimentos, nutricionalmente desbalanceados. Al observar los carriles de alimentación utilizado en primavera, observamos que estos carriles se encuentran por encima del carril considerado balanceado para este grupo, por lo que se podría inferir que en primavera, hubo una regulación del consumo de la proteína (dieta 1 de la Figura 17.c).

3.4.2.2. Consumo de Energía y la hipótesis del efecto palanca de la proteína

Cuando el objetivo nutricional no puede ser alcanzado a través del consumo de alimentos nutricionalmente balanceados, se establecen mecanismo regulatorios, como la regulación de la ingesta la biomasa o la liberación de determinadas enzimas durante la ingestión, que les permiten a los organismos encontrar el mejor balance entre consumir en exceso un determinado macronutriente en detrimento de otros (las denominadas “reglas de compromiso”. En estas reglas de compromiso, se asume que los costos de consumir un exceso o déficit de cierto macronutriente depende de cuál es el macronutriente en cuestión, por lo que dentro del grupo de trayectorias “desbalanceadas” no son todas necesariamente iguales y que en general, varias especies tienden a alcanzar la cantidad necesaria de proteína más allá de que eso conlleve a un consumo en exceso de carbohidratos y lípidos (Simpson y Raubenheimer 2012).

En humanos, los requerimientos nutricionales estimados son, considerando un hombre adulto de 76 kg y una dieta de 10700 KJ diarios, 1500 KJ de proteína -14% de

la energía total consumida, 88 g diarios, lo que equivale a $3,25 \text{ g mmc}^{-1}$ - y 9200 KJ de energía no proteica. Frente a una dieta desbalanceada, en donde la proteína se encuentra en baja proporción respecto a los carbohidratos y lípidos, se ha observado un aumento del 45% en el consumo de carbohidratos y lípidos, y un incremento de 1,9 kg de alimento adicional, respecto a los 1,3 kg de alimento consumido en un dieta balanceada (Simpson et al. 2003, Simpson y Raubenheimer 2005). Este fenómeno, sintetizado en la “hipótesis del efecto palanca de la proteína”, predice que el consumo de proteína es regulado más estrictamente que el consumo de carbohidratos y lípidos (Energía no proteica – ENP) y que en casos extremos, el consumo de Energía no proteica aumentará hiperbólicamente con la disminución en la proporción de proteína en la dieta, mientras que el consumo de proteína se mantendrá relativamente constante (Figura 18) (Simpson y Raubenheimer 2005). En los monos arañas (*Ateles chamek*), por ejemplo, mientras el consumo de proteína se mantuvo relativamente constante ($2,29 \pm 0,12 \text{ g mmc}^{-1}$), el consumo de Energía diario (media $402 \pm 166 \text{ KJ mmc}^{-1}$) tuvo un gran rango de variación ($140 - 1240 \text{ KJ mmc}^{-1}$) (Tabla 22, Felton et al. 2009b). El caso de los monos arañas ha sido considerado uno de los ejemplos más extremos del efecto palanca de la proteína (Gosby et al. 2011).

Los valores observados de consumo de Energía no proteica en relación al contenido de proteína en la dieta que observamos en este trabajo (Figura 26), no difieren de los valores esperados según la hipótesis del efecto palanca de la proteína (línea P, Figura 16) en ambas estaciones (Tabla 21). Si bien los valores observados para el consumo de ENP no difieren de los valores esperados según la Ecuación 8, gráficamente se observa una relación bimodal entre estas variables (Figura 31), y solo en primavera, observamos la relación gráfica esperada (Figura 32). Como plantea la hipótesis, esta relación se hace evidente en casos extremos, es decir, cuando el contenido de proteína en la dieta es bajo, probablemente, menor que el requerimiento nutricional del individuo. En primavera, si bien hubo una mayor disponibilidad de todos los macronutrientes analizados (a excepción de los lípidos), incluyendo proteína

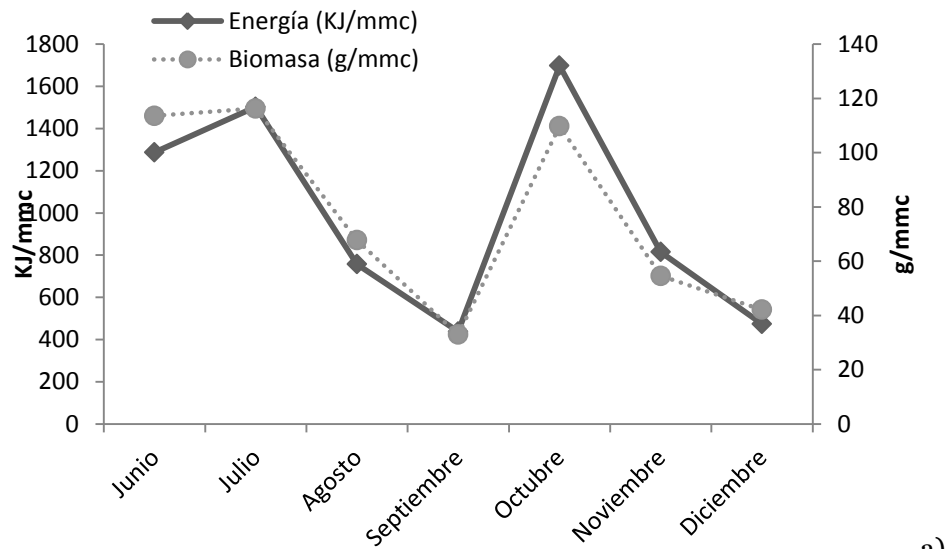
(Figura 21), los individuos consumieron menor porcentaje de proteína y tuvieron sus porcentajes máximos para el consumo de carbohidratos no estructurales y lípidos, particularmente en octubre (Figura 22).

El consumo promedio de proteína ($5,56 \pm 1,07 \text{ g mmc}^{-1}$) que registramos en primavera, si bien fue similar al requerimiento diario de $4,9\text{-}5,2 \text{ g mmc}^{-1}$ calculados por Milton (1979), fue 24-78% menor que el promedio anual (Tabla 15). Y en particular en octubre, los individuos consumieron un 46% más Energía no proteica que su consumo promedio mensual ($1561,72 \pm 352,3$ versus $830,33 \pm 442,11$, $9,92 \pm 2,1 \text{ KJ g mmc}^{-1}$, respectivamente) mientras que el consumo de proteína fue solo un 24,6% menor que el promedio ($7,96 \pm 2,3$ versus $9,92 \pm 2,1 \text{ g mmc}^{-1}$, respectivamente). Esto es similar a lo que se observó en los monos arañas y en los experimentos con humanos (descritos en los párrafos anteriores), lo que puede interpretarse como que en primavera la proteína se encontró “diluida” en la dieta y que esto está asociado a un exceso en el consumo de Energía no proteica en pos de satisfacer sus requerimientos diarios de proteína. Nuestros resultados tienen 3 factores en común con los resultados informados para *Ateles chamek* y humanos (Tabla 22): 1) el contenido de proteína en la dieta fue menor al 14%; 2) el consumo de proteína fue similar o menor al valor de referencia (5 g mmc^{-1} para monos aulladores y $3,25 \text{ g mmc}^{-1}$ para humanos) y 3) el consumo de proteína se encontró diluido en el consumo de Energía no proteica ($\text{P:ENP} < 0,16$). Esto, delimita una zona en el espacio nutricional definido por la relación P:ENP y el contenido de proteína (g mmc^{-1}) en dónde el patrón de respuesta, hasta el momento descrita, es la regulación de la proteína.

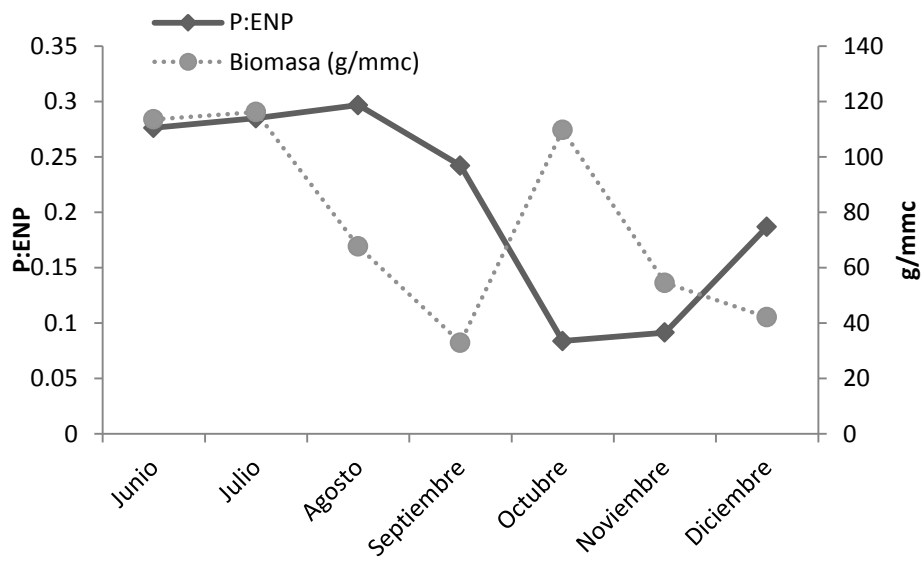
Por otro lado, en invierno, no observamos este efecto de palanca de la proteína. Por el contrario, lo que observamos fue una fuerte regulación en la ingesta del balance P:ENP ($3,37 \pm 0,05 - 3,62 \pm 0,28 \text{ KJ g mmc}^{-1}$ de Energía no proteica por cada 1 KJ g mmc^{-1} de proteína, un cociente $\text{P:ENP} = 0,29$, Tabla 22), lo que se infiere a partir de sus bajos coeficientes de variación (1,46-7,68, Tabla 15). Este tipo de patrón ha sido previamente observado en *Alouatta pigra* (Righini 2014) y *Papio hamadryas ursinus*

(Johnson et al. 2013). Nuevamente, nuestros resultados presentan tres factores en común con ambos trabajos (Tabla 22): 1) el contenido de proteína en la dieta fue entre el 17 y el 22% 2) el consumo diario de proteína fue similar o superior al requerimiento nutricional sugerido por K. Milton (1979) y 3) la relación P:ENP fue entre 0,21 y 0,29.

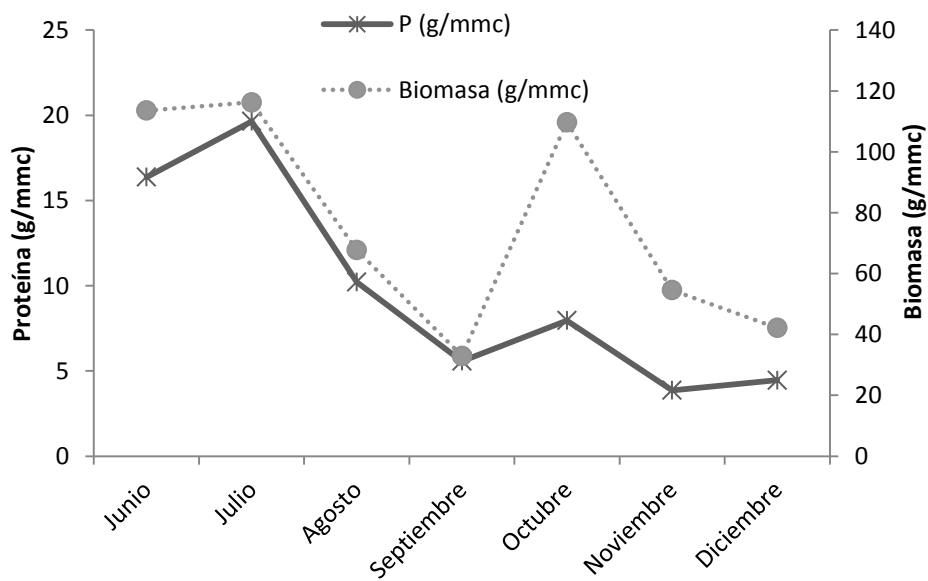
En los estudios realizados con *Alouatta pigra* y *Papio hamadryas ursinus* existe otro factor común que difiere de nuestros resultados: el consumo de ENP ronda los 400 KJ mmc⁻¹. Nuestros resultados sugieren que el consumo de Energía no proteica fue en junio y julio un 72,87 y 100,34%, respectivamente, mayor que en agosto (Tabla 15). Este patrón no responde a la disponibilidad de nutrientes (de hecho, julio fue el mes con menos disponibilidad de nutrientes). Entre los factores que hemos considerado, el que podría explicar la regulación en el consumo de Energía es el consumo de biomasa (Figura 33). En agosto, el mismo consumo de P:ENP se alcanza a partir de una disminución en el consumo de biomasa (Figura 33) y esto coincide con la mayor proporción de estructuras foliares, principalmente brotes y hojas nuevas, en la dieta. Asimismo, en agosto observamos la mayor inversión del presupuesto diario de actividades dedicado a la alimentación (31-34%) (Figura 10 y Tabla 7, capítulo 2) que coincide con un aumento en la disponibilidad de brotes (Figura 12 a y h, capítulo 2 pág. 49). Sin embargo, el consumo de proteína solo sigue el patrón de consumo de biomasa durante los meses de invierno (Figura 33). Esto puede asociarse, como planteamos anteriormente, a que en esta estación el alimento consumido puede considerarse balanceado -respecto a la relación P:ENP- pero, al contener una gran cantidad de material indigerible, sólo se lograría alcanzar el consumo de nutrientes necesarios aumentando la ingesta de biomasa.



a)



b)



c)

Figura 33. Consumo de a) Energía, b) del balance entre la Energía no proteica y la proteína (ENP:P) y c) la cantidad de proteína (P) y su relación con el consumo de biomasa en función del tiempo

Tabla 22. Información sobre consumo de nutrientes, energía, proporción de frutos en la dieta (medidos en tiempo y biomasa), relación entre el consumo de Energía no proteica y consumo de proteína (ENP:P) para los trabajos sobre ecología nutricional de primates en donde se informa un patrón de regulación de nutrientes¹

Especie	Consumo diario de ENP (KJ/mmc)		Consumo diario de Energía (KJ/mmc)		P (% de la Energía total)	% Frutos (MS)	% Frutos (tiempo)	Consumo diario de P (KJ/mmc)		Consumo diario de Proteína (g/mmc)		P:ENP	Patrón de regulación	Referencia
	Macho	Hembra	Macho	Hembra				Macho	Hembra	Macho	Hembra			
<i>Gorilla beringei</i>	550,68	829,31	679,85 ± 34,76	1024,84 ± 74,05	19% (+ Fr); 30% (- Fr)	5-15%		203,95 ± 10,43	307,45 ± 22,21	12 ± 0,61	18,08 ± 1,31	0,5	Regulación de Energía no-proteica	Rothman et al. 2008, 2011
<i>Gorilla beringei</i>	550,68	829,31	679,85 ± 34,76	1024,84 ± 74,05	19% (+ Fr); 30% (- Fr)	35-60%		129,17 ± 6,6	194,69 ± 14,07	7,60 ± 0,39	11,45 ± 0,83	0,3	Regulación de Energía no-proteica	Rothman et al. 2008, 2011
<i>Alouatta caraya</i>	920,12 ± 174,78		1182,11 ± 223,5		22,24 ± 0,09%			261,98 ± 49,33		15,41 ± 2,9		0,29	Regulación de P:ENP	datos en esta tesis
<i>Alouatta pigra</i>	424,00		526 ± 248		19,39%	58,20%	40,20%	102 ± 51		6 ± 3		0,24	Regulación de P:ENP	Righini 2014 (promedio)
<i>Alouatta pigra</i>	414,11		519,40 ± 190,3		20,02%	40,80%		105,29		6,19 ± 2,9		0,25	Regulación de P:ENP	Righini 2014 (estación norte)
<i>Alouatta pigra</i>	579,10		689,03 ± 340,9		16,26%	69,20%		109,94		6,46 ± 3,2		0,2	Regulación de P:ENP	Righini 2014 (estación lluviosa)
<i>Alouatta pigra</i>	541,42		636,32 ± 269,5		15,21%	54,10%		94,91		5,58 ± 2,9		0,18	Regulación de P:ENP	Righini 2014 (estación seca)
<i>Papio hamadryas ursinus</i>		403,23		487,5 ± 220,9	17,29%				84,27		4,96	0,21	Regulación de P:ENP	Johnson et al. 2013
<i>Alouatta caraya</i>	776,63 ± 108,28		871,10 ± 118,38		13,58 ± 0,68%			94,47 ± 18,26		5,56 ± 1,07		0,12	Regulación Proteína	datos en esta tesis
<i>Ateles chamek</i>	363		402 ± 166		10,46%		82%	39 ± 2		2,29 ± 0,12		0,11	Regulación Proteína	Felton 2009
<i>Homo sapiens</i>	145,55		193,14		33%			64,18		3,77		0,5	Disminuye consumo de C+L	Simpson y Raubenheimer 2003

<i>Homo sapiens</i>	339,36		394,69		14,0%			55,33		3,25		0,16		Simpson y Raubenheimer 2005
<i>Homo sapiens</i>	492,07		536,33		8%			44,26		2,60		0,09	Regulación Proteína	Simpson y Raubenheimer 2003
<i>Pongo pygmaeus</i>										1,6	1,3		Evidencias de metabolización de tejidos	Vogel et al. 2012

¹ Los valores promedio y rangos son extraídos o calculados a partir de los datos en los trabajos a los que se hace referencia en cada especie. En los casos en los que fue necesario, estimamos el valor de mmc de la especie a partir de los pesos calculados o utilizados por los autores de cada trabajo para luego relativizar el consumo informado en el trabajo por su mmc y poder comparar entre las distintas especies.

3.5. CONCLUSIÓN

De la misma manera que ha sido sugerido para otras especies de primates - *Lemur catta* y *Propithecus verreauxi verreauxi* (Yamashita 2008), *Gorilla beringei* (Rothman et al. 2008), *Pongo pygmaeus* (Vogel 2012), *Propithecus diadema* (Irwin et al. 2013), *Alouatta pigra* (Righini, 2014)-, el consumo de macronutrientes y Energía observado en esta tesis no sigue el patrón de disponibilidad de cada uno de estos macronutrientes en el ambiente. Esto sugiere que este consumo podría estar siendo regulado a nivel individual a través de la alimentación. Cuando estos alimentos no contienen las proporciones o cantidades que un organismo necesita, los individuos han desarrollado diferentes estrategias para enfrentar este problema. Una primera respuesta es la mezcla de alimentos nutricionalmente no balanceados. Este fue el caso que observamos para la primavera, donde nuestros resultados sugieren que los individuos debieron aumentar la cantidad de alimentos consumidos como una respuesta a la falta de alimentos nutricionalmente balanceados.

Por otro lado, como lo sugieren nuestros resultados para el invierno, cuando los nutrientes se encuentran en proporciones similares a las que el individuo necesita, pero dentro de alimentos que contienen mucho material no digerible como el caso de la fibra en las estructuras foliares, los animales pueden alcanzar su objetivo nutricional ajustando la cantidad de biomasa total que ingieren (Raubenheimer y Simpson 1993). Cuando observamos la ingesta de biomasa de los individuos en este estudio, observamos que el patrón de consumo es similar al de consumo de Energía (Figura 33 a). Esto, sumado a que no se observó una relación entre la ingesta de nutrientes y su disponibilidad, nos sugiere: por un lado, que la ingesta de Energía y macronutrientes podría estar regulada por la cantidad de biomasa que los individuos ingieren más que por la disponibilidad de nutrientes en el ambiente, algo que ya fue sugerido para *Propithecus diadema* (Irwin et al. 2014); por el otro, que durante el invierno, si bien los alimentos fueron nutricionalmente balanceados, los macronutrientes se encontraron

empaquetados junto con mayor cantidad de material no digerible, razón por la cual tanto la Energía no proteica como la proteína fueron estrictamente reguladas.

Para entender cómo la fisiología de un organismo interactúa con su ambiente nutricional debemos responder tres preguntas básicas (Simpson y Raubenheimer 2012) que fueron las que guiaron este capítulo:

1. ¿Los monos aulladores negros y dorados regulan el consumo de nutrientes?
2. ¿Cuál es la regla de compromiso para esta especie?
3. ¿Cómo resuelven el problema del exceso en el consumo de nutrientes?

A lo largo de este capítulo hemos tratado de contestar estas preguntas, remontándonos a cuestiones más básicas como tratar de entender el espacio nutricional en el que se encuentran los grupos de *Alouatta caraya* incluidos en este estudio. En este sentido, uno de las primeras conclusiones de este capítulo es que una misma categoría de alimento puede variar ampliamente en su composición nutricional y, de esta manera, puede estar representado por más de un carril nutricional. A su vez, diferentes alimentos pueden tener contenidos nutricionales similares por lo que, si solo de su composición dependiera, podrían incorporarse a la dieta de los individuos como recursos intercambiables de macronutrientes y Energía. Estos dos resultados son claves para entender las consecuencias que pueden tener sobre un consumidor la variación temporal y espacial de los alimentos. Subrayan también la necesidad de observar más allá de los alimentos, considerados como paquetes, y mirar su contenido nutricional, sobre todo a la hora de interpretar, por ejemplo, el alcance que estas diferencias pueden tener en la historia evolutiva de las especies (punto al que volveremos en los comentarios finales de esta tesis).

Nuestro análisis geométrico de los datos nos permitió explorar cómo responden los monos aulladores negros y dorados a las variaciones estacionales en la composición nutricional de la dieta. De hecho, como señalan Simpson y Raubenheimer (2012) en

referencia al trabajo realizado con gorilas por Rothman y colaboradores (2011) -aunque también podría aplicarse a nuestro caso-, la variación estacional de los alimentos proporciona un experimento natural para evaluar el consumo objetivo de los individuos y las reglas de compromiso que se utilizan en caso de no poseer alimentos nutricionalmente balanceados. En este tipo de experimentos -ya realizados con diferentes organismos, desde moscas de la fruta, orugas, langostas, lepidópteros, ratas, hasta humanos (Chambers et al. 1995, Raubenheimer y Simpson 2003, Simpson et al. 2003, Simpson et al. 2004, Raubenheimer y Jones 2006, Lee et al. 2008)-, se les ofrecen a los individuos una amplia variedad de alimentos y se les permite que elijan libremente su dieta. Esto se realiza bajo el supuesto de que la selección natural ha equipado a los individuos con mecanismos que les permiten regular su consumo objetivo para alcanzar su punto óptimo cuando tienen la oportunidad y, en consecuencia, podemos utilizar el valor elegido por los individuos en estas condiciones como posición de su objetivo nutricional (Simpson y Raubenheimer 1995, Simpson y Raubenheimer 2012). En una segunda etapa, se confina a los individuos a dietas que varían en su composición de macronutrientes, generalmente proteínas en relación a los carbohidratos y lípidos, se observa nuevamente su consumo objetivo y se infieren las reglas de compromiso utilizadas para alcanzarlo.

3.5.1. ¿Los monos aulladores negros y dorados regulan el consumo de nutrientes?

La respuesta a esta pregunta, según nuestros resultados, es que sí. En particular, el consumo de proteína es regulado más estrictamente que el consumo de carbohidratos y lípidos (Energía no proteica – ENP) en casos extremos, es decir, cuando el contenido de proteína en la dieta es bajo. Por otro lado, cuando el contenido de proteína es mayor a 6 g mmc^{-1} , se regula el balance P:ENP.

3.5.2. ¿Cuál es la regla de compromiso para esta especie?

A partir de nuestros resultados, podemos inferir que la regla de compromiso para los monos aulladores negros y dorados coincide con la definida para humanos como “efecto palanca de la proteína” (Simpson y Raubenheimer 2005): cuando el consumo de los individuos se ve forzado a una solución de compromiso entre el consumo de proteína versus el consumo de carbohidratos y lípidos, los monos aulladores priorizaron el consumo de proteína. Sin embargo, esta parecería no ser la única regla de compromiso que emerge de nuestros resultados. Aparentemente, cuando el consumo objetivo de proteína es satisfecho, el consumo de Energía no proteica también es regulado. Frente a una dieta con un contenido de proteína bajo, los monos aulladores regularon la ingesta de proteína a través de un exceso en el consumo de carbohidratos y lípidos. Cuando los requerimientos de proteína se encuentran cubiertos, los monos aulladores regularon el consumo de Energía no proteica. En ambos casos, la regulación en el consumo de Energía, Energía no proteica y proteína se realizó a través de la regulación en la cantidad de alimento ingerido.

Por otro lado, a diferencia de lo que se observó en gorilas, si quisiéramos establecer un paralelo con los experimentos en donde se manipula la disponibilidad de nutrientes, en nuestro caso la estación de mayor abundancia de alimentos no sería el escenario apropiado para establecer el objetivo nutricional de los monos aulladores ya que, en esta situación, fue cuando observamos el efecto palanca en la regulación de la proteína. Esto respondió a que en esta estación, si bien los monos tuvieron acceso a mayor variedad de alimentos, estos alimentos fueron nutricionalmente desbalanceados. Por lo tanto, consideramos que, en estos casos, una aproximación para establecer el consumo objetivo de los individuos puede ser observar el valor “umbral” al cual se comienza a observar el efecto palanca, es decir, el valor en el cuál el consumo de carbohidratos y lípidos aumenta rápidamente como respuesta -o asociado a- una disminución en el contenido de proteína en la dieta. Este valor umbral podría ser al cuál los individuos comienzan a entrar en un balance N de nitrógeno, en el cuál, si se mantiene por un período prolongado de tiempo, podría conducirlos a la muerte

3.5.3. ¿Cómo resuelven el exceso de nutrientes?

Si consideramos que estos primates han evolucionado en un ambiente en el cual la disponibilidad de alimentos varía estacionalmente o al menos tiene características marginales (Rosenberger et al 2009), obligándolos a consumir exceso de macronutrientes en determinados momentos, entonces sería adaptativo poseer mecanismos capaces de excretar estos excesos con los menores costos posibles. Aunque en esta tesis no profundizamos acerca de este punto, las evidencias de excreción de proteína encontradas en orangutanes (*Pongo pygmaeus*) (Voguel et al. 2011, 2012) y *A. pigra* (Amato 2014) apoyan esta hipótesis.

El metabolismo de las proteínas implica un proceso por el cual se sintetizan proteínas corporales a partir de los aminoácidos provenientes de las proteínas incorporadas de los alimentos, y de la degradación a nuevos aminoácidos (Maynard et al. 1979). El consumo, tanto en exceso como en déficit de proteína, puede generar diversas alteraciones en la salud de los seres vivos, por lo que los animales deben mantener un “balance proteico”. Este balance, es sintetizado en el modelo de balance del N en vertebrados (ver Martínez del Río y Wolf, 2005 y Vogel et al., 2011 para más detalles). En primer lugar, cuando el consumo de N dietario excede la pérdida de N a través de la orina y la materia fecal, el individuo se encuentra en un balance positivo de N, los niveles de N endógeno permanecen estables y el individuo excreta el exceso de N a través de la orina, que resulta más concentrada en urea y del N fecal. A medida que el consumo de N disminuye, un individuo puede mantener un balance neutral de N, siempre y cuando el consumo de N no caiga por debajo de los valores mínimos requeridos para el mantenimiento celular. Incluso si el individuo entra en un balance energético negativo (consume menos Energía que la que su metabolismo necesita) puede mantener un balance neutral de N en la medida que ingiera la cantidad necesaria de proteína.

En segundo lugar, si en cambio, el consumo de N es menor que la cantidad de N que se pierde a través de la orina y las heces, pero el individuo puede recurrir a su reserva de lípidos para obtener la Energía que necesita (y que no puede obtener de la dieta), ese balance de N negativo puede considerarse “estable” siempre y cuando no se recurra al N endógeno como fuente de Energía. En tercer lugar, finalmente, si el consumo de N continúa disminuyendo, las reservas de lípidos endógenos comienzan a ser agotadas y el individuo entra en un balance negativo de N durante el cual utiliza las reservas endógenas de proteína (los tejidos) para satisfacer los requerimientos de Energía. Si la situación no se revierte, este último estado conduce a la muerte del individuo.

Este tipo de balances ha sido estudiado en un grupo de 23 orangutanes (*Pongo pygmaeus*), 12 hembras y 11 machos adultos y subadultos que habitan en la isla de Borneo (Voguel et al. 2011). En períodos de baja disponibilidad de frutos, se encontraron evidencias de catabolismo de grasas en la orina, a través de la presencia de quetonas y de la disminución de péptidos C, lo que fue interpretado como una evidencia de utilización de tejido adiposo de reserva. En el mismo trabajo con orangutanes, E. Voguel y colaboradores (2011) encontraron que, en estos períodos de baja disponibilidad de frutos, la concentración de urea fue 2,6 veces menor que en períodos de alta disponibilidad, lo que sugiere que los orangutanes aumentaron la retención de N a través de reciclar urea para compensar la menor ingesta de proteína. Los autores concluyen de que en esta situación, donde el consumo de proteína fue 1,3 y 1,6 g mmc⁻¹ (Tabla 22), machos y hembras respectivamente, los individuos entraron en un balance negativo de N. Los resultados obtenidos en diversas especies pueden resumirse en la Figura 34, en la que se observa que los diferentes patrones de regulación observados podrían formar parte de una respuesta continua que se expresa según la combinación de factores a los cuáles los individuos son sometidos.

Finalmente, las diferentes reglas de compromiso descritas entre monos arañas, gorilas y humanos, señalan que no podemos asumir que el efecto palanca de la proteína es la única regla de compromiso que ha evolucionado dentro del Orden Primates. Las evidencias indican que dentro del género *Alouatta* estas reglas pueden ser diferentes y depender principalmente del entorno nutricional en el que habitan actualmente las diferentes especies o poblaciones. Esto nos sugiere la necesidad de expandir estos estudios a más especies y más sitios dentro de la distribución de estas especies, para comprender los impactos que los actuales cambios (rápidos y a gran escala) en el ambiente nutricional pueden tener sobre la supervivencia de estos grupos.

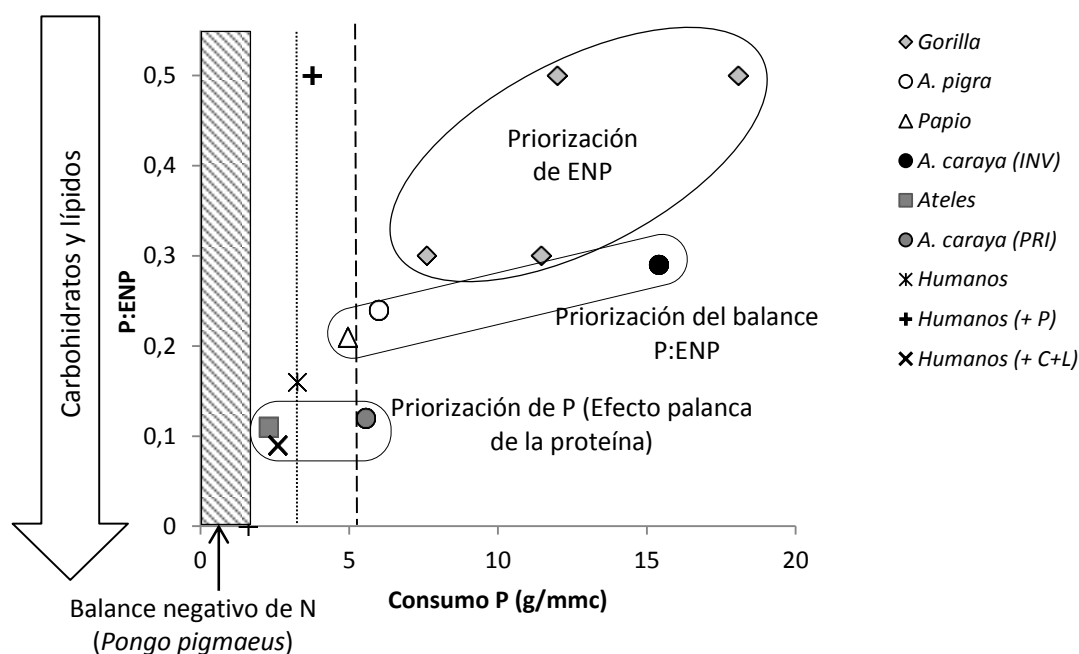


Figura 34. Espacio nutricional formado por el consumo de macronutrientes y energía informados hasta el momento en primates. Valores del cociente entre el consumo de Energía no proteica (ENP) y la proteína (P) en relación a la cantidad de de P (g/mmc) consumida. La flecha en el eje Y señala el sentido en el que disminuye el consumo de carbohidratos y lípidos. A medida de que el consumo de proteína va disminuyendo en relación al consumo de ENP, es decir, dietas menos proteicas (siguiendo el sentido de la flecha en el eje y), el consumo neto (g/mmc) de proteína disminuye. En este esquema se observa cómo los patrones de regulación observados hasta el momento en primates (Priorización de ENP, del balance P:ENP y el efecto palanca de la proteína) se acomodan de manera de manera continua (¿?) dentro de este espacio nutricional. Los valores de consumo de proteína cercanos y/o menores a los valores considerados “óptimos” en aulladores (línea guionada vertical) y humanos (línea de guión y puntos vertical) son los valores asociados al efecto palanca de la proteína, es decir, a un consumo en exceso de carbohidratos y lípidos. Un consumo mucho menor al valor recomendado se ha asociado a una balance negativo de N en orangutanes (*Pongo pigmaeus*) (barra vertical). PRI: Primavera; INV: Invierno; +P: dietas con alto contenido de proteína; +C+L: dietas con alto contenido de carbohidratos y lípidos (leer el texto para más detalle). Los valores graficados corresponden a los trabajos resumidos en la tabla 22.

Capítulo 4. Discusión y conclusiones finales

En esta tesis analizamos factores que intervienen en la selección del alimento como la disponibilidad y composición nutricional de los mismos, en dos grupos vecinos de monos aulladores negros y dorados (*Alouatta caraya*) que habitan en la provincia de Corrientes, Argentina, el límite sur de su distribución. Para ello recolectamos información comportamental, centrada principalmente en los aspectos relacionados a la adquisición de alimento, de 7 individuos adultos durante 7 meses de seguimiento. Esta información, fue analizada en conjunto con análisis estructurales y fenológicos de la vegetación para evaluar cómo los individuos respondieron a las variaciones tanto espaciales como estacionales en la disponibilidad el mismo. Además, integramos esta información conjuntamente con los análisis nutricionales de los alimentos dentro del marco teórico analítico de la Geometría Nutricional, con el propósito de comprender cuáles fueron los objetivos nutricionales de estos individuos y cuáles las reglas de compromiso y estrategias utilizadas para alcanzarlos. En los siguientes párrafos sintetizamos las principales conclusiones de esta tesis.

- Los monos aulladores negros y dorados respondieron a la variación en la disponibilidad de alimentos a través de cambios en la composición de la dieta. Si bien el 77% del tiempo total de alimentación se concentró en 10 especies -de las cuales 7 se encuentran entre las 10 primeras según el ranking calculado a partir del Índice de Valor de Importancia ecológica relativa (IVI) (*Celtis sp.*, *Chrysophyllum marginatum*, *Enterolobium contortosiliquum*, *Eugenia uniflora*, *Ficus sp.*, *Gleditsia amorphoides* y *Myrcianthes pungens*)- en general, la proporción en la que los alimentos fueron consumidos fue menor que su oferta en el ambiente y solo un grupo de especies fue seleccionada preferentemente cada mes. Este resultado sugiere que, salvo excepciones, los individuos focales no seleccionaron el alimento en función de su disponibilidad.

- Al igual que lo informado en trabajos anteriores para esta especie, basados en el tiempo de alimentación, los individuos focales tuvieron una dieta principalmente

folívora, ya que invirtieron más del 50% de su tiempo de alimentación en el consumo de estructuras foliares. Sin embargo, cuando consideramos la ingesta de biomasa, en promedio, la estructura más consumida por estos individuos fueron los frutos maduros, que representaron más del 50% de la biomasa ingerida diariamente. Resultados similares fueron informados recientemente en *A. pigra* (Righini 2014), lo que nos sugiere que el consumo de frutos no es solo un “complemento” en la dieta de los monos aulladores. Esto pone en evidencia que el tiempo que los individuos invierten en la alimentación de ciertas estructuras no es la variable correcta para categorizar a los primates dentro de diferentes estrategias alimenticias (folivoría, semifolivoría, frugivoría, entre otras) por lo que sugerimos que “composición de la dieta” se utilice para hacer referencia exclusivamente a la incorporación de biomasa por parte de un individuo y no a la cantidad de tiempo que este dedica a ingerir dicho alimento.

- A pesar de que los alimentos disponibles en el sitio de estudio difirieron ampliamente entre ellos en su composición nutricional, los individuos focales consumieron cantidades similares de cada macronutriente. A través del análisis geométrico nutricional, pudimos identificar que el consumo de macronutrientes se concentró en dos áreas dentro del espacio nutricional, identificadas como el objetivo nutricional de los individuos, que coincidieron con el invierno y la primavera.

- El objetivo nutricional de cada individuo estaría regulado a nivel individual a través de la alimentación, es decir, a través de la regulación en la cantidad de biomasa ingerida y de la composición nutricional de los alimentos seleccionados. Cuando los alimentos no contienen las proporciones o cantidades de macronutrientes que el individuo necesita, una opción es la mezcla de alimentos nutricionalmente no balanceados. Por otro lado, cuando los nutrientes se encuentran en proporciones similares a las que el individuo necesita, como lo sugieren nuestros resultados para el invierno, pero se encuentran dentro de alimentos que contienen mucho material no digerible, como el caso de la fibra en las estructuras foliares, entonces los animales

pueden alcanzar su objetivo nutricional ajustando la cantidad de biomasa total que ingieren (Raubenheimer y Simpson 1993).

- Encontramos que los monos aulladores negros y dorados incluidos en este estudio presentaron dos patrones de regulación de macronutrientes. Por un lado, durante el invierno, observamos una fuerte regulación en la ingesta del balance P:ENP ($3,37 \pm 0,05 - 3,62 \pm 0,28$ KJ g mmc^{-1} de Energía no proteica por cada 1 KJ g mmc^{-1} de proteína, un cociente P:ENP = 0,29). Este tipo de patrón, en coincidencia con lo que ha sido previamente observado en *Alouatta pigra* (Righini 2014) y *Papio hamadryas ursinus* (Johnson et al. 2013), se observó cuando el contenido de proteína en la dieta fue entre el 17 y el 22%, el consumo diario de proteína fue similar o superior al requerimiento nutricional sugerido por K. Milton (1979) y la relación P:ENP fue entre 0,21 y 0,29. Por otro lado, durante la primavera observamos otro patrón de regulación, que coincide con el observado en *Ateles chamek* (Felton et al. 2009b) y humanos (Simpson et al. 2003, Simpson y Raubenheimer 2005) y denominado “efecto palanca de la proteína”. Al igual que dichos trabajos, observamos este patrón cuando el contenido de proteína en la dieta fue menor al 14%, el consumo de proteína fue similar o menor al valor de referencia (5 g mmc^{-1} para monos aulladores y 3,25 g mmc^{-1} para humanos) y el consumo de proteína se encontró diluido en el consumo de Energía no proteica (P:ENP < 0,16).

- Los patrones de regulación de macronutrientes observados hasta el momento en primates, incluidos los dos descriptos en esta tesis, sugieren que, si bien pueden haber sido modelados tempranamente en la evolución de este grupo, pueden variar, probablemente asociados a distintos ambientes nutricionales, lo que les permitiría adaptarse a las condiciones ecológicas particulares del ambiente en el que habitan. Los resultados de todas las especies, graficados en la Figura 34, sugieren que los diferentes patrones observados podrían formar parte de una respuesta continua que se expresa según la combinación de factores a los cuáles los individuos son sometidos. Para poder profundizar en este aspecto necesitamos contar con más estudios de ecología

nutricional en otras especies de primates. Dichos estudios deberían ser diseñados para responder preguntas sobre la ecología nutricional de los individuos. Este diseño implica varios puntos (ver Rothman et al., 2011 a) comenzando principalmente por la utilización de la cantidad de biomasa ingerida como variable para inferir la composición de la dieta en lugar del tiempo invertido en alimentación.

4.1. Comentarios finales

Uno de los aportes, a nuestro entender, quizás más destacables de esta tesis es la importancia de incorporar el consumo de biomasa en lugar del tiempo de alimentación para inferir aspectos relacionados a la alimentación de los primates. Poniendo en un contexto evolutivo los resultados descritos en esta tesis, nos conduce a la necesidad de plantearnos si no sería necesario revisar algunas de las interpretaciones evolutivas que se han realizado de las estrategias alimenticias de los primates en el pasado. Asimismo, los estudios socioecológicos en primates han sido realizados sobre las bases de diferentes modelos ampliamente aceptados (van Schaik 1989, Isbell 1991, Chapman et al. 1995, Sterck et al. 1997), en donde la competencia por el alimento, principalmente entre hembras, tiene un papel preponderante y es la presión de selección última que explica la organización social de los primates (revisado en Snaith y Chapman, 2007). En ese sentido, los resultados de esta tesis también se suman a los de una serie de trabajos (Simpson y Raubenheimer 2005, Raubenheimer et al. 2009, Felton et al. 2009a, Gosby et al. 2011, Amato 2013, Aristizabal-Borja 2013, Johnson et al. 2013, Righini 2014) que demuestran que la alimentación es una interacción compleja, que se basa principalmente en la necesidad de alcanzar una dieta nutricionalmente balanceada que satisfaga los requerimientos nutricionales de los organismos. Por lo tanto, creemos que existe un cuerpo de evidencia relevante que demuestra el rol de la composición nutricional de los alimentos en la selección de los mismos, y nos plantea la necesidad de repensar el papel de la competencia en la estructuración de las relaciones sociales dentro de los primates.

Referencias Bibliográficas

- Abisgold J (1994) Nutrient regulation in the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*: application of a novel geometric framework to sugar and amino acid consumption. *Physiological entomology* 19(2):95-102.
- Agostini I (2008) Ecology and behavior of two howler monkey species (*Alouatta guariba clamitans* and *Alouatta caraya*) living in sympatry in Northeastern Argentina. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Matemáticas, Físicas e Naturales, Universidad de los Andes de Mérida, 211 pp.
- Agostini I, Holzmann I, Bitetti MS (2010) Ranging Patterns of Two Syntopic Howler Monkey Species (*Alouatta guariba* and *A. caraya*) in Northeastern Argentina. *International Journal of Primatology* 31(3):363-381.
- Akaike H (1978) A Bayesian Analysis of the Minimum AIC Procedure. *Annals of the Institute of Statistical Mathematics* 30:9-14.
- Altmann J (1974) Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 227-267.
- Altmann J (1980) Baboon mothers and infants. Harvard University Press, Cambridge, 242 pp.
- Altmann SA (1998) Foraging for survival: yearling baboons in africa. University of Chicago Press
- Amato K (2013) Black howler monkey (*Alouatta pigra*) nutrition: integrating the study of behavior, feeding ecology, and the gut microbial community. Tesis Doctoral. University of Illinois at Urbana-Champaign, 223 pp.
- Aristizabal-Borja J (2013) Estrategias de forrajeo y características nutricionales de la dieta del mono aullador negro (*Alouatta pigra*) en un ambiente fragmentado. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México, 90 pp.
- Barry TN, Mcnabb WC (1999) The implications of condensed tannins on the nutritive value of temperate forages fed to ruminants. *British Journal of Nutrition* 81(4):263-272.
- Behie AM, Pavelka MSM (2012) The role of minerals in food selection in a black howler monkey (*Alouatta pigra*) population in Belize following a major hurricane. *American journal of primatology* 74(11):1054-63.
- Belovsky G (1990) How important are nutrient constraints in optimal foraging models or are spatial/temporal factors more important? En: Hughes R. (ed) *Behavioural Mechanisms of Food Selection*. Springer, Berlin Heidelberg, pp 255-280.
- Bicca-Marques J (2003) How do howler monkeys cope with habitat fragmentation? En: Marsh LK (ed) *Primates in fragments*. Springer, US, pp 283-303.
- Bicca-Marques JC, Calegario-Marques C (1998) Behavioral thermoregulation in a sexually and developmentally dichromatic neotropical primate, the black-and-gold howling monkey (*Alouatta caraya*). *American Journal of Physical Anthropology* 106(4):533-46.
- Blomquist GE, Kowalewski MM, Leigh SR (2009) Demographic and Morphological Perspectives on Life History Evolution and Conservation of New World Monkeys. En: Garber P, Estrada A, Bicca-Marques JC, Heymann EW, Strier KB (eds) *South American Primates*. Springer New York, pp 117-138.

- Borries C, Koenig A, Winkler P (2001) Variation of life history traits and mating patterns in female langur monkeys (*Semnopithecus entellus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 39:1-402.
- Bravo SP, Sallenave A (2003) Foraging Behavior and Activity Patterns of *Alouatta caraya* in the Northeastern Argentinean Flooded Forest. *International Journal* 24(4):825-846.
- Brown AD, Zunino GE (1994) Habitat, densidad y problemas de conservación de los primates de Argentina. *Vida Silvestre Neotropical* 3(1):30-40.
- Carr GM, Macdonald DW (1986) The sociality of solitary foragers: a model based on resource dispersion. *Animal Behaviour* 34:1540-1549.
- Carrai V, Borgognini-Tarli SM, Huffman M a, Bardi M (2003) Increase in tannin consumption by sifaka (*Propithecus verreauxi verreauxi*) females during the birth season: a case for self-medication in prosimians? *Primates* 44(1):61-6.
- Chambers PG, Simpson SJ, Raubenheimer D (1995) Behavioural mechanisms of nutrient balancing in *Locusta migratoria* nymphs. *Animal Behaviour* 50:1513-1523.
- Chapman C (1988) Patch use and patch depletion by the spider and howling monkeys of Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Behaviour* 99-116.
- Chapman C, Chapman L (2000a) Constraints on group size in red colobus and red-tailed guenons: examining the generality of the ecological constraints model. *International Journal of Primatology* 21(4):565-585.
- Chapman C, Chapman L (2000b) Determinants of group size in primates: the importance of travel costs. En: Boinski S, Garber PA (eds) *On the move: how and why animals travel in groups*. University of Chicago Press, Chicago, pp 24-42.
- Chapman C, Chapman L, Rode KD, Hauck EM, McDowell LR (2003) Variation in the nutritional value of primate foods: among trees, time periods, and areas. *International Journal of Primatology* 24(2):317-333.
- Chapman C, Chapman L, Wingham R (1992) Estimators of fruit abundance of tropical trees. *Biotropica* 24(4):527-531.
- Chapman C, Pavelka M (2005) Group size in folivorous primates: ecological constraints and the possible influence of social factors. *Primates* 46(1):1-9.
- Chapman C, Wrangham R, Chapman L (1994) Indices of habitat-wide fruit abundance in tropical forest. *Biotropica* 26(2):160-171.
- Chapman CA, Chapman LJ (2002) Foraging challenges of red colobus monkeys: influence of nutrients and secondary compounds. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 133(3):861-875.
- Chapman CA, Chapman LJ, Wrangham RW, Isabirye-Basuta G, Ben-David K (1997) Spatial and temporal variability in the structure of a tropical forest. *African Journal of Ecology* 35(4):287-302.
- Chapman CA, Wrangham RW, Chapman LJ (1995) Ecological constraints on group size: An analysis of spider monkey and chimpanzee subgroups. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 36:59-70.
- Chaves OM, César Bicca-Marques J (2013) Dietary flexibility of the brown howler monkey throughout its geographic distribution. *American Journal of Primatology* 75(1):16-29.

- Chevin L-M, Lande R (2011) Adaptation to marginal habitats by evolution of increased phenotypic plasticity. *Journal of Evolutionary Biology* 24(7):1462-76.
- Clarke MR, Crockett CM, Zucker EL (2002) Mantled Howler Population of Hacienda La Pacifica, Costa Rica, Between 1991 and 1998: Effects of Deforestation. *American Journal of Primatology* 56:155-163.
- Clemens E, Phillips B (1980) Organic acid production and digesta movement in the gastrointestinal tract of the baboon and Sykes monkey. *Comparative Biochemistry and Physiology* 66(3):529-532.
- Coelho A (1986) Time and energy budgets. En: Mitchell G, Erwin J (eds) *Comparative primate biology*. Alan R Liss, Inc., New York, pp 141-166.
- Conklin-Brittain N, Knott C, Wrangham R (2006) Energy intake by wild chimpanzees and orangutans: methodological considerations and a preliminary comparison. En: Hohmann G, Robbins M, Boesch C (eds) *Feeding ecology in apes and other primates: ecological, physical and behavioural aspects*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 445-465.
- Cortés-Ortiz L, Rylands A, Mittermeier R (2014) The taxonomy of howler monkeys: integrating old and new knowledge from morphological and genetic studies. En: Kowalewski M, Garber P, Cortés-Ortiz L, Urbani B, Youlatos D (eds) *Howler monkeys I: adaptive radiation, systematics, and morphology*. Springer, New York, NY, p 422.
- Crawley MJ (1983) *Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions*. Blackwell Scientific Publications, 447 pp.
- Cristóbal-Azkarate J, Arroyo-Rodríguez V (2007) Diet and activity pattern of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in Los Tuxtlas, Mexico: effects of habitat fragmentation and implications for conservation. *American journal of primatology* 69(9):1013-1029.
- Crockett C (1998) Conservation biology of the genus *Alouatta*. *International Journal of Primatology* 19(3):549-578.
- Crockett C, Janson C (2000) Infanticide in red howlers: female group size, male membership, and a possible link to folivory. En: van Schaik CP, Janson CH (eds) *Infanticide by males and its implications*. Cambridge University Press, pp 75-98.
- Crockett CM, Eisenberg JF (1987) *Howlers: Variations in Group Size and Demography*. En: Smuts B, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT (eds) *Primate Societies*. University of Chicago Press, pp 54-68.
- Dallmeier F (1992) Long-term monitoring of biological diversity in tropical forest areas: methods for establishment and inventory of permanent plots. UNESCO, Paris, 73 pp.
- Delgado A (2005) Estudio de Patrones de Uso de Sitios de Defecación y su Posible Relación con Infecciones Endoparasitarias en dos grupos de Monos Aulladores negros y dorados (*Alouatta caraya*) en el Nordeste Argentino. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, 54 pp.
- Di Fiore A, Link A, Campbell C (2011) The atelines: behavioral and socioecological diversity in a New World radiation. En: Campbel CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M, Beader S (eds) *Primates in perspective*, 2.^a ed. Oxford University Press, Oxford, Uk, pp 155-188.
- Di Rienzo JA, Casanoves F, Balzarini MG, Gonzalez L, Tablada M, Robledo CW (2011) *InfoStat. Manual del Usuario*. Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina, 334 pp.

- Dias PAD, Rangel-Negrín A, Canales-Espinosa D (2011) Effects of lactation on the time-budgets and foraging patterns of female black howlers (*Alouatta pigra*). *American journal of physical anthropology* 145(1):137-46.
- Doran-Sheehy D, Mongo P, Lodwick J, Conklin-Brittain NL (2009) Male and female western gorilla diet: preferred foods, use of fallback resources, and implications for ape versus old world monkey foraging strategies. *American Journal of Physical Anthropology* 140(4):727-38.
- Dunbar R, Hannah-Stewart L, Dunbar P (2002) Forage quality and the costs of lactation for female gelada baboons. *Animal Behaviour* 80:1-805.
- Dunbar RIM, Dunbar P (1988) Maternal time budgets of gelada baboons. *Animal Behaviour* 36(4):970-980.
- Dunbar RIM, Korstjens AH, Lehmann J (2009) Time as an ecological constraint. *Biological Reviews* 84:413-429.
- Dunn J, Asensio N (2012) The ranging costs of a fallback food: liana consumption supplements diet but increases foraging effort in howler monkeys. *Biotropica* 44(5):705-714.
- Eisenberg J, Muckenhirn N, Rundran R (1972) The relation between ecology a social structure in primates. *Science* 176(4037):863-874.
- Emlen J (1966) The role of time and energy in food preference. *American Naturalist* 100(916):611-617.
- Erlenbach J a., Rode KD, Raubenheimer D, Robbins CT (2014) Macronutrient optimization and energy maximization determine diets of brown bears. *Journal of Mammalogy* 95(1):160-168.
- Espinosa-Gómez F, Gómez-Rosales S, Wallis IR, Canales-Espinosa D, Hernández-Salazar L (2013) Digestive strategies and food choice in mantled howler monkeys *Alouatta palliata mexicana*: bases of their dietary flexibility. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology* 183(8):1089-100.
- Estrada A, Saenz J, Harvey C (2006) Primates in agroecosystems: conservation value of some agricultural practices in Mesoamerican landscapes. En: Estrada A, Garber PA, Pavelka MSM, Luecke L (eds) *New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates*. Springer, US, New York, pp 437-470.
- Fashing PJ, Dierenfeld EES, Mowry CBC (2007) Influence of plant and soil chemistry on food selection, ranging patterns, and biomass of *Colobus guereza* in Kakamega Forest, Kenya. *International Journal of Primatology* 28(3):673-703.
- Felton AM (2008) *The Nutritional Ecology of Spider Monkeys (Ateles chamek) in the Context of Reduced- Impact Logging*.
- Felton AM, Felton A, Lindenmayer DB, Foley WJ (2009a) Nutritional goals of wild primates. *Functional Ecology* 23(1):70-78.
- Felton AM, Felton A, Raubenheimer D, Simpson SJ, Foley WJ, Wood JT, Wallis IR, Lindenmayer DB (2009b) Protein content of diets dictates the daily energy intake of a free-ranging primate. *Behavioral Ecology* 20(4):685-690.
- Felton AM, Felton A, Wood JT, Foley WJ, Raubenheimer D, Wallis IR, Lindenmayer DB (2009c) Nutritional Ecology of *Ateles chamek* in lowland Bolivia: How Macronutrient Balancing Influences Food Choices. *International Journal of Primatology* 30(5):675-696.

- Felton AM, Felton A, Wood JT, Lindenmayer DB (2008) Diet and Feeding Ecology of *Ateles chamek* in a Bolivian Semihumid Forest: The Importance of *Ficus* as a Staple Food Resource. *International Journal of Primatology* 29(2):379-403.
- Fernández V a, Kowalewski M, Zunino GE (2013) Who is coordinating collective movements in black and gold howler monkeys? *Primates* 54(2):191-9.
- Fernández VA, Righini N, Rothman JM (2014) Diet and nutritional ecology of primates in Argentina: Current knowledge and new directions. En: Kowaleski MM, Oklander LI (eds) *Primatology In Argentina*. Sociedad Argentina de Mastozoología, Buenos Aires (En prensa).
- Festa-Bianchet M, Apollonio M (2013) *Animal Behavior and Wildlife Conservation*. Island Press, 322 pp.
- Freeland W, Janzen D (1974) Strategies in herbivory by mammals: the role of plant secondary compounds. *American Naturalist* 108(961):269-289.
- Ganas J, Ortmann S, Robbins MM (2009) Food choices of the mountain gorilla in Bwindi Impenetrable National Park, Uganda: the influence of nutrients, phenolics and availability. *Journal of Tropical Ecology* 25(02):123.
- Ganas J, Robbins MM, Nkurunungi JB, Kaplin B a., McNeilage A (2004) Dietary Variability of Mountain Gorillas in Bwindi Impenetrable National Park, Uganda. *International Journal of Primatology* 25(5):1043-1072.
- Gaulin S, Gaulin C (1982) Behavioral ecology of *Alouatta seniculus* in Andean cloud forest. *International Journal of Primatology* 3(1):1-32.
- Gaulin S, Knight D, Gaulin C (1980) Local variance in *Alouatta* group size and food availability on Barro Colorado Island. *Biotropica* 12(2):137-143.
- Gilbert K, Stouffer P (1989) Use of a ground water source by mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*). *Biotropica* 21(4):380.
- Gillespie TR, Chapman CA (2001) Determinants of group size in the red colobus monkey (*Procolobus badius*): an evaluation of the generality of the ecological-constraints model. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 329-338.
- Glander K (1981) The foraging strategy of howler monkeys: A study in primate economics. *International Journal of Primatology* 2(4):381-382.
- Glander KE (1978) Howling monkey feeding behavior and plant secondary compounds: A study strategies. En: Montgomery G (ed) *The Ecology of Arboreal Folivores*. Smithsonian Press, Washington DC, pp 561-573.
- Gosby A, Conigrave A, Lau N (2011) Testing protein leverage in lean humans: a randomised controlled experimental study. *PLoS One* 6(10):e25929.
- Gould L, Constabel P, Mellway R, Rambeloarivony H (2009) Condensed tannin intake in spiny-forest-dwelling Lemur catta at Berenty reserve, Madagascar, during reproductive periods. *Folia Primatologica* 80(4):249-63.
- Hailey A, Chidavaenzi RL, Loveridge JP (1998) Diet mixing in the omnivorous tortoise *Kinixys spekii*. *Functional Ecology* 12(3):373-385.
- Harris T, Chapman C, Monfort S (2010) Small folivorous primate groups exhibit behavioral and physiological effects of food scarcity. *Behavioral Ecology*. doi: 10.1093/beheco/arpl50

- Hartwig W, Rosenberger AL, Norconk M a, Owl MY (2011) Relative brain size, gut size, and evolution in New World monkeys. *Anatomical Record* 294(12):2207-2221.
- Hawes JE, Calouro AM, Peres C a. (2013) Sampling effort in Neotropical Primate diet studies: Collective gains and underlying geographic and taxonomic biases. *International Journal of Primatology* 34(6):1081-1104.
- Hawes JE, Peres C a. (2014) Ecological correlates of trophic status and frugivory in neotropical primates. *Oikos* 123(3):365-377.
- Hiraiwa-Hasegawa M (1997) Development of sex differences in nonhuman primates. En: Morbeck M, Galloway AT, Zihlman AL (eds) *The evolving female: a life-history perspective*. Princeton University Press, Princeton, NJ, pp 69-75.
- Hirakawa H (1995) Diet optimization with a nutrient or toxin constraint. *Theoretical population biology* 47(3):331-346.
- Hirakawa H (1997) Digestion-constrained optimal foraging in generalist mammalian herbivores. *Oikos* 78:37-47.
- Huffman M a. (1997) Current evidence for self-medication in primates: A multidisciplinary perspective. *American Journal of Physical Anthropology* 104(S25):171-200.
- Irwin MT, Raharison J-L, Raubenheimer D, Chapman C a, Rothman JM (2014) Nutritional correlates of the «lean season»: effects of seasonality and frugivory on the nutritional ecology of diademed sifakas. *American Journal of Physical Anthropology* 153(1):78-91.
- Isaac JL (2005) Potential causes and life-history consequences of sexual size dimorphism in mammals. *Mammal Review* 35(1):101-115.
- Isbell L (1991) Contest and scramble competition: patterns of female aggression and ranging behavior among primates. *Behavioral Ecology* 2(2):143-155.
- Janson C, Chapman C (1999) Resources and primate community structure. En: Fleagle JG, Janson C, Reed K (eds) *Primate communities*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 237-267.
- Janson C, Schaik CV (1988) Recognizing the many faces of primate food competition: Methods. *Behaviour* 105:165-186.
- Janson CH, Goldsmith ML (1995) Predicting group size in primates: foraging costs and predation risks. *Behavioral Ecology* 6:326-336.
- Janson CJ (1992) Evolutionary Ecology of Primate Social Structure. *Evolutionary Ecology and Human Behavior*. pp 95-130.
- Johnson C, Raubenheimer D, Rothman J (2013) 30 Days in the Life: Daily Nutrient Balancing in a Wild Chacma Baboon. *PloS one*. doi: 10.1371/journal.pone.0070383
- Jolly A (1984) The puzzle of female feeding priority. En: Small MF (ed) *Female primates: Studies by women primatologists*. New York: Liss, pp 197-205.
- Karesh WB, Wallace RB, Lilian E Painter R, Rumiz D, Braselton WE, Dierenfeld ES, Puche H (1998) Immobilization and health assessment of free-ranging black spider monkeys (*Ateles paniscus chamek*). *American Journal of Primatology* 44:107-123.

- Key C, Ross C (1999) Sex differences in energy expenditure in non-human primates. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 266(1437):2479-2485.
- Köhler A, Raubenheimer D, Nicolson SW (2012) Regulation of nutrient intake in nectar-feeding birds: insights from the geometric framework. *Journal of Comparative Physiology B, Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology* 182(5):603-11.
- Korstjens A, Sterck E, Noe R (2002) How adaptive or phylogenetically inert is primate social behaviour? A test with two sympatric colobines. *Behaviour* 203-225.
- Kowalewski M, Zunino G (2004) Birth seasonality in *Alouatta caraya* in Northern Argentina. *International Journal of Primatology* 25(2):383-401.
- Kowalewski MM (2007) Patterns of Affiliation and Co-operation in Howler Monkeys: An Alternative Model to Explain Social Organization in Non-human Primates. Tesis Doctoral. University of Illinois at Urbana-Champaign, 362 pp.
- Kowalewski MM, Garber PA (2010) Mating promiscuity and reproductive tactics in female black and gold howler monkeys (*Alouatta caraya*) inhabiting an island on the Parana River, Argentina. *American Journal of Primatology* 72:734-748.
- Krebs CJ (1999) *Ecological methodology*, 2.^a ed. Benjamin/Cummings, Menlo Park, California, 620 pp.
- Kurland JA, Gaulin SJC (1987) Comparability among measures of primate diets. *Primates* 28(1):71-77.
- Lambert J (1998) Primate digestion: interactions among anatomy, physiology, and feeding ecology. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 7(1):8-20.
- Lambert JE (2011) Primate Nutritiona Ecology. En: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Bearder SK, Stumpf RM (eds) *Primates in perspective*. Oxford University Press, New York, pp 512-522.
- Lee KP, Simpson SJ, Wilson K (2008) Dietary protein-quality influences melanization and immune function in an insect. *Functional Ecology* 22:1052-1061.
- Leighton M, Leighton D (1982) relationship of size of feeding aggregate to size of food patch: howler monkeys (*Alouatta palliata*) feeding in *Trichilia cipo* fruit trees on Barro Colorado Island. *Biotropica* 14(2):81-90.
- MacArthur R, Pianka E (1966) On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* 100(916):603-609.
- Majolo B, Ventura R, Koyama NF, Hardie SM, Jones BM, Knapp LA, Schino G (2008) Analysing the effects of group size and food competition on Japanese macaque social relationships. *Behaviour* 113-137.
- Marshall AJ, Wrangham RW (2007) Evolutionary Consequences of Fallback Foods. *International Journal of Primatology* 28(6):1219-1235.
- Martin P, Bateson P (2007) *Measuring Behaviour: An Introductory Guide*, 2.^a ed. Cambridge University Press, Cambridge University Press, 242 pp.
- Matteucci S, Colma A (2002) *Metodología para el estudio de la vegetación*. Serie de biología Ediciones Ave Fénix, Buenos Aires, Argentina, 163 pp.

- Mattson Jr W (1980) Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:119-161.
- Mayntz D, Nielsen VH, Sørensen A, Toft S, Raubenheimer D, Hejlesen C, Simpson SJ (2009) Balancing of protein and lipid intake by a mammalian carnivore, the mink, *Mustela vison*. *Animal Behaviour* 77(2):349-355.
- McDiarmid R, Ricklefs R, Foster M (1977) Dispersal of *Stemmadenia donnell-smithii* (Apocynaceae) by birds. *Biotropica* 9(1):9-25.
- McNab B (2002) *The Physiological Ecology of Vertebrates: A View from Energetics*. Cornell University Press, 576 pp.
- Ménard N (2003) Ecological plasticity of Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 11(1):95-100.
- Milton K (1979) Factors influencing leaf choice by howler monkeys: a test of some hypotheses of food selection by generalist herbivores. *American Naturalist* 114(3):362-378.
- Milton K (1984) The role of food-processing factors in primate food choice. En: Rdoman P, Cant J (eds) *Adaptations for foraging in nonhuman primates*. Columbia University Press, New York, pp 249-279.
- Milton K (1998) Physiological ecology of howlers (*Alouatta*): energetic and digestive considerations and comparison with the Colobinae. *International Journal of Primatology* 19(3):513-548.
- Milton K (1980) *The foraging strategy of howler monkeys: a study in primate economics*. Columbia University Press, 165 pp.
- Milton K (2006) Analyzing nutritional ecology. En: Hohmann G, Robbins MM, Boesch C (eds) *Feeding Ecology in Apes and Other Primates. Ecological, Physical and Behavioral Aspects*. Cambridge University Press, pp 381-396.
- Min BR, Pomroy WE, Hart SP, Sahlu T (2004) The effect of short-term consumption of a forage containing condensed tannins on gastro-intestinal nematode parasite infections in grazing wether goats. *Small Ruminant Research* 51(3):279-283.
- Muñoz D, Estrada A (2006) Foraging ecology of howler monkeys in a cacao (*Theobroma cacao*) plantation in Comalcalco, Mexico. *American Journal of Primatology* 68(2):127-142.
- Nagy K (1994) Field bioenergetics of mammals-what determines field metabolic rates. *Australian Journal of Zoology* 42(1):43-53.
- Nagy KA (1987) *Field Metabolic Rate and Food Requirement Scaling in Mammals and Birds* Kenneth. *Ecological monographs* 57:111-128.
- Nakagawa N (2009) Feeding rate as valuable information in primate feeding ecology. *Primates* 50(2):131-41.
- Nekaris A, Bearder S (2007) The Lorisiform primates of Asia and mainland Africa. En: Campbell C, Fuentes A, MacKinnon K, Bearder S, Stumpf R (eds) *Primates in Perspective*, First. Oxford University Press, New York, NY, pp 24-45.
- Nersesian CL, Banks PB, Simpson SJ, McArthur C (2012) Mixing nutrients mitigates the intake constraints of a plant toxin in a generalist herbivore. *Behavioral Ecology* 23(4):879-888.

- Nicholson A (1954) An outline of the dynamics of animal populations. *Australian Journal of Zoology* 2:9.
- O'Driscoll Worman C, Chapman C a. (2005) Seasonal variation in the quality of a tropical ripe fruit and the response of three frugivores. *Journal of Tropical Ecology* 21(06):689.
- Oates J (1994) The natural history of African colobines. En: Davies G, Oates J (eds) *Colobine monkeys: Their ecology, behaviour and evolution*. Cambridge University Press, pp 75-128.
- Oates JF, Waterman PG, Choo GM (1980) Food selection by the South Indian leaf-monkey, *Presbytis johnii*, in relation to leaf chemistry. *Oecologia* 45:45-56.
- Ortmann S, Bradley B, Stolter C, Ganzhorn JU (2006) Estimating the quality and composition of wild animal diets: a critical survey of methods. En: Hohmann G, Robbins MM, Boesch C (eds) *Feeding ecology in apes and other primates: ecological, physical and behavioural aspects*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp 397-420.
- Palma AC, Vélez A, Gómez-Posada C, López H, Zárate DA, Stevenson PR (2011) Use of space, activity patterns, and foraging behavior of red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in an Andean forest fragment in Colombia. *American Journal of Primatology* 73(10):1062-1071.
- Parker KL, Barboza PS, Gillingham MP (2009) Nutrition integrates environmental responses. *Functional Ecology* 23(1):57-69.
- Pave R (2013) El conflicto madre-infante en el mono aullador negro y dorado (*Alouatta caraya*) y su comparación en dos sitios del noreste argentino. Tesis doctoral. Universidad Nacional del Litoral, 197 pp.
- Pavé R, Kowalewski M, Garber P, Zunino G, Fernández V, Peker S (2012) Infant mortality in black-and-gold howlers (*Alouatta caraya*) living in a flooded forest in Northeastern Argentina. *International Journal of Primatology* 33(4):937-957.
- Pavelka MSM, Knopff KH (2004) Diet and activity in black howler monkeys (*Alouatta pigra*) in southern Belize: does degree of frugivory influence activity level? *Primates* 45(2):105-11.
- Pianka E (1981) Resource acquisition and allocation among animals. En: Townsend CR, Calow P (eds) *Physiological Ecology: An Evolutionary Approach to Resource Use*. Blackwell, pp 300-314.
- Pozo-Montuy G, Serio-Silva JC (2007) Movement and resource use by a group of *Alouatta pigra* in a forest fragment in Balancán, México. *Primates* 48(2):102-7.
- Prates HMH, Bicca-Marques JJC (2008) Age-sex analysis of activity budget, diet, and positional behavior in *Alouatta caraya* in an orchard forest. *International Journal of Primatology* 29(3):703-715.
- Pruetz JD, Isbell LA (2000) Correlations of food distribution and patch size with agonistic interactions in female vervets (*Chlorocebus aethiops*) and patas monkeys (*Erythrocebus patas*) living in simple habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49(1):38-47.
- Pulliam H (1975) Diet optimization with nutrient constraints. *American Naturalist* 109(970):765-768.
- Raño M (2010) Determinantes del desplazamiento diario en monos aulladores negros y dorados (*Alouatta caraya*). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 66 pp.

- Raubenheimer D, Boggs C (2009) Nutritional ecology, functional ecology and Functional Ecology. *Functional Ecology* 23(1):1-3.
- Raubenheimer D, Jones S a. (2006) Nutritional imbalance in an extreme generalist omnivore: tolerance and recovery through complementary food selection. *Animal Behaviour* 71(6):1253-1262.
- Raubenheimer D, Simpson S (2004) Organismal stoichiometry: quantifying non-independence among food components. *Ecology* 85(5):1203-1216.
- Raubenheimer D, Simpson S (1994) The analysis of nutrient budgets. *Functional Ecology* 8:783-791.
- Raubenheimer D, Simpson S, Mayntz D (2009) Nutrition, ecology and nutritional ecology: toward an integrated framework. *Functional Ecology* 23(1):4-16.
- Raubenheimer D, Simpson SJ (1997) Integrative models of nutrient balancing: application to insects and vertebrates. *Nutrition Research Reviews* 10(1):151-79.
- Raubenheimer D, Simpson SJ (2003) Nutrient balancing in grasshoppers: behavioural and physiological correlates of dietary breadth. *The Journal of Experimental Biology* 206:1669-1681.
- Raubenheimer D, Simpson SJ (1993) The geometry of compensatory feeding in the locust. *Animal Behaviour* 45(5):953-964.
- Righini N (2014) Primate nutritional ecology: the role of food selection, energy intake, and nutrient balancing in mexican black howler monkey (*Alouatta pigra*) foraging strategy. University of Illinois at Urbana-Champaign. Urbana, IL
- Robbins C (1993) *Wildlife feeding and nutrition*, 2.^a ed. Academic Press, 352 pp.
- Robbins C, Hanley T, Hagerman A (1987) Role of tannins in defending plants against ruminants: reduction in protein availability. *Ecology* 68(1):98-107.
- Rosenberger a L (1992) Evolution of feeding niches in New World monkeys. *American Journal of Physical Anthropology* 88(4):525-62.
- Rosenberger A, Strier K (1989) Adaptive radiation of the ateline primates. *Journal of Human Evolution* 18(7):717-750.
- Rosenberger AL (2011) Evolutionary morphology, platyrrhine evolution, and systematics. *Anatomical Record* 294(12):1955-74.
- Rosenberger AL, Halenar L, Cooke SB (2011) The making of platyrrhine semifolivores: models for the evolution of folivory in primates. *Anatomical Record* 294(12):2112-30.
- Rosenberger AL, Tejedor MF, Cooke SB, Pekar S (2009) Platyrrhine ecophylogenetics in space and time. En: Garber PA (ed) *South American Primates*. Springer Science, pp 69-113.
- Rothman JM, Chapman C a., Soest PJ (2011a) *Methods in Primate Nutritional Ecology: A User's Guide*. *International Journal of Primatology* 33(3):542-566.
- Rothman JM, Dierenfeld E, Molina D, Shaw A, Hintz H, Pell A (2006) Nutritional chemistry of foods eaten by gorillas in Bwindi Impenetrable National Park, Uganda. *American Journal of Primatology* 691(August 2005):675-691.

- Rothman JM, Dierenfeld ES, Hintz HF, Pell AN (2008) Nutritional quality of gorilla diets: consequences of age, sex, and season. *Oecologia* 155(1):111-22.
- Rothman JM, Raubenheimer D, Chapman CA (2011b) Nutritional geometry: gorillas prioritize non-protein energy while consuming surplus protein. *Biology Letters* 7(6):847-9.
- Rothman JM, Raubenheimer D, Chapman CA (2011c) Nutritional geometry: gorillas prioritize non-protein energy while consuming surplus protein. *Biology Letters* 7(6):847-849.
- Rumiz D, Zunino G, Obregozo M, Ruiz J (1986) *Alouatta caraya*: Habitat and Resource Utilization in Northern Argentina. En: Taub D, King F (eds) *Current Perspectives in Primate Social Dynamics*. Van Nostrand Reinhold, New York, pp 175–193.
- Rumiz DI (1990) *Alouatta caraya*: population density and demography in northern Argentina. *American Journal of Primatology* 21:279-294.
- Schoener T (1971) Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2:369-404.
- Simpson S, Raubenheimer D (1999) Assuaging nutritional complexity: a geometrical approach. *The Proceedings of the Nutrition Society* 58(4):779-789.
- Simpson S, Raubenheimer D (2001) A framework for the study of macronutrient intake in fish. *Aquaculture Research* 32(6):421-432.
- Simpson SJ, Batley R, Raubenheimer D (2003) Geometric analysis of macronutrient intake in humans: the power of protein? *Appetite* 41(2):123-140.
- Simpson SJ, Raubenheimer D (1995) *The Geometric and Nutrition: Analysis of Feeding a User's Guide*. *Journal of Insect Physiology* 41:545-553.
- Simpson SJ, Raubenheimer D (2005) Obesity: the protein leverage hypothesis. *Obesity reviews* : an official journal of the International Association for the Study of Obesity 6(2):133-42.
- Simpson SJ, Raubenheimer D (2011) The nature of nutrition: a unifying framework. *Australian Journal of Zoology* 59(6):350.
- Simpson SJ, Sibly RM, Lee KP, Behmer ST, Raubenheimer D (2004) Optimal foraging when regulating intake of multiple nutrients. *Animal Behaviour* 68(6):1299-1311.
- Simpson SJS, Raubenheimer D (2012) *The nature of nutrition: a unifying framework from animal adaptation to human obesity*. Princeton University Press, 239 pp.
- Singer M, Bernays E (2003) Understanding omnivory needs a behavioral perspective. *Ecology* 84(10):2532-2537.
- Snaith T V, Chapman CA (2007) Primate Group Size and Interpreting Socioecological Models : Do Folivores Really Play by Different Rules ? *Evolutionary Anthropology* 106:94-106.
- Snaith T V, Chapman CA (2008) Red colobus monkeys display alternative behavioral responses to the costs of scramble competition. *Behavioral Ecology* 19(6):1289-1296.
- Snaith T V, Chapman CA (2005) Towards an ecological solution to the folivore paradox : patch depletion as an indicator of within-group scramble competition in red colobus monkeys (*Ptilocolobus tephrosceles*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59(2):1-6.

- South SH, House CM, Moore AJ, Simpson SJ, Hunt J (2011) Male cockroaches prefer a high carbohydrate diet that makes them more attractive to females: implications for the study of condition dependence. *Evolution* 65(6):1594-606.
- Sterck E, Watts D, Schaik C van (1997) The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 41(5):291-309.
- Strier K (1992) Atelinae adaptations: behavioral strategies and ecological constraints. *American Journal of Physical Anthropology* 88(4):515-524.
- Suarez SA (2006) Diet and Travel Costs for Spider Monkeys in a Nonseasonal, Hyperdiverse Environment. *International Journal of Primatology* 27(2):411-436.
- Sussman R, Garber P (2011) Cooperation, collective action, and competition in primate social interactions. En: Campbell CJ, Fuentes A, Mackinnon KC, Bearder S, Stumpf S (eds) *Primates in Perspective*, 2.^a ed. Oxford University Press, New York, pp 587-599.
- Sussman RW, Garber P a, Cheverud JM (2005) Importance of cooperation and affiliation in the evolution of primate sociality. *American Journal of Physical Anthropology* 128(1):84-97.
- Sussman RW, Garber PA (2007) Cooperation and Competition in Primate Social Interactions. *Primates in Perspective*. pp 636-651.
- Thierry B (2013) Identifying constraints in the evolution of primate societies. *Philosophical transactions of the Royal Society of London Series B, Biological sciences* 368(1618):20120342.
- Tillberg C V., Breed MD, Hinners SJ (2007) *Field and Laboratory Exercises in Animal Behavior*. Academic Press, 232 pp.
- Tuomisto H, Ruokolainen K, Yli-Halla M (2003) Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science* 299(5604):241-4.
- Van Belle S, Estrada A, Ziegler TE, Strier KB (2009) Social and hormonal mechanisms underlying male reproductive strategies in black howler monkeys (*Alouatta pigra*). *Hormones and Behavior* 56(4):355-363.
- van Schaik CP (1989) The Ecology of Social Relationships Amongst Female Primates. En: Standen V, Foley RA (eds) *Comparative Socioecology: The Behavioural Ecology of Humans and Other Mammals*. Blackwell, Oxford, Uk, pp 195-218.
- van Schaik CP, Pfannes KR (2005) Tropical climates and phenology: a primate perspective. En: Brockman DK, van Schaik CP (eds) *Seasonality in Primates: Studies of Living and Extinct Human and Non-Human Primates*. Cambridge University Press, pp 24-5.
- van Schaik CP, Terborgh J, Wright S (1993) The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:353-377.
- Van Soest PJ, Robertson JB, Lewis BA (1991) Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber, and nonstarch polysaccharides in relation to animal nutrition. *Journal of Dairy Science* 74:3583-3597.
- Ventura V (2004) Patrón comportamental, alimentación y estrategias de optimización del forrajeo en el mono aullador negro y dorado (*Alouatta caraya*) en el noreste argentino. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Uruguay, 57 pp.

- Vogel ER, Knott CD, Crowley BE, Blakely MD, Larsen MD, Dominy NJ (2012) Bornean orangutans on the brink of protein bankruptcy. *Biology letters* 8(3):333-6.
- Wallis IR, Edwards MJ, Windley H, Krockenberger AK, Felton AM, Quenzer M, Ganzhorn JU, Foley WJ (2012) Food for folivores: nutritional explanations linking diets to population density. *Oecologia* 169(2):281-91.
- Watts DP, Potts KB, Lwanga JS, Mitani JC (2012) Diet of chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) at Ngogo, Kibale National Park, Uganda, 2. Temporal variation and fallback foods. *American Journal of Primatology* 74(2):130-44.
- Westoby M (1974) An analysis of diet selection by large generalist herbivores. *American Naturalist* 108(961):290-304.
- Wheeler BC, Scarry CJ, Koenig A (2013) Rates of agonism among female primates: a cross-taxon perspective. *Behavioral ecology* 24(6):1369-1380.
- Wrangham R (1980) An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour* 75(3):262-300.
- Young OP (1981) Chasing behavior between males within a howler monkey troop. *Primates* 22:424-426.
- Zinner D (1999) Relationship between feeding time and food intake in hamadryas baboons (*Papio hamadryas*) and the value of feeding time as predictor of food intake. *Zoo Biology* 18(6):495-505.
- Zunino G (1996) Análisis de nacimientos en *Alouatta caraya* (Primates, Cebidae), en el noreste de la Argentina. Nueva Serie, Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia» 133:1-10.
- Zunino G, Kowalewski MM, Oklander LI, González V (2007) Habitat fragmentation and population size of the black and gold howler monkey (*Alouatta caraya*) in a semideciduous forest in northern Argentina. *American Journal of Primatology* 69(9):966-975.
- Zunino G, Rumiz D (1986) Observaciones sobre el comportamiento territorial del mono aullador negro (*Alouatta caraya*). *Boletín Primatológico Argentino* 4:136-152.
- Zunino GE (1989) Hábitat, dieta y actividad del mono aullador negro (*Alouatta caraya*) en el noreste de la Argentina. *Boletín Primatológico Latinoamericano* 1(1):78-94.
- Zunino GE (1986) Algunos aspectos de la ecología y etología del mono aullador negro (*Alouatta caraya*) en hábitat fragmentados. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires, 152 pp.

Anexo

Tabla anexo 1. Resultados del análisis de Modelos Lineales Mixtos (MLM) para medidas repetidas para el patrón de actividades de los grupos estudiados. La variable dependiente considerada fue el tiempo que invirtió, diariamente, cada individuo focal en descanso, en movimiento e interacciones sociales. Los valores fueron relativizados al tiempo total de actividad diaria de cada individuo. Se consideraron como factores fijos el sexo y grupo de pertenencia de los individuos focales, el mes de observación y sus respectivas interacciones. El factor aleatorio fue el individuo, anidado en la interacción grupo × sexo.

Variable dependiente	Variabes independientes	GL	F	p	AIC	Sigma	Estructura de la matriz de covarianza residual	Función de varianza
Descanso	Intercept	1/14	341,25	<0,0001	11,40	0,055	Errores independientes	Sin modelar (homocedacea)
	Grupo	1/4	0,025	0,88				
	Sexo	1/4	1,05	0,36				
	Mes	1/14	4,44	0,016				
	Grupo:Sexo	1/4	0,06	0,82				
	Grupo:Mes	4/14	5,44	0,007				
	Sexo:Mes	4/14	0,63	0,65				
	Grupo:Sexo:Mes	4/14	1,13	0,38				
Movimiento	Intercept	1/14	72,12	<0,0001	-0,97	0,04	Errores independientes	Sin modelar (homocedacea)
	Grupo	1/4	0,13	0,74				
	Sexo	1/4	1,27	0,32				
	Mes	1/14	1,18	0,36				
	Grupo:Sexo	1/4	0,45	0,53				
	Sexo:Mes	4/14	0,29	0,88				
	Grupo:Mes	4/14	4,07	0,022				
	Grupo:Sexo:Mes	4/14	0,82	0,53				
Interacciones sociales	Intercept	1/14	123,82	<0,0001	-52,05	0,02	Errores independientes	Sin modelar (homocedacea)
	Grupo	1/4	1,44	0,297				
	Sexo	1/4	3,02	0,157				
	Mes	1/14	25,39	<0,0001				
	Grupo:Sexo	1/4	3,16	0,15				
	Sexo:Mes	4/14	4,43	0,016				
	Grupo:Mes	4/14	4,30	0,018				
	Grupo:Sexo:Mes	4/14	6,16	0,004				

Tabla anexo 2. Índices de Valor de Importancia (IVI) para las especies vegetales de las 3 sub-áreas estudiadas (área de uso exclusivo de cada uno de los grupos y el área de solapamiento).

Especie	Área		
	Grupo S (exclusiva)	Solapamiento	Grupo T (exclusiva)
<i>Eugenia uniflora</i>	30,03	37,58	39,69

<i>Gleditsia amorphoides</i>	25,90	27,23	23,87
<i>Enterolobium contortosiliquum</i>	39,47	26,25	13,83
<i>Sebastiania brasiliensis</i>	15,81	24,43	17,99
<i>Chrysophyllum marginatum</i>	20,21	19,84	10,13
<i>Celtis sp.</i>	15,61	17,31	19,26
<i>Tabernaemontana catharinensis</i>	12,28	16,35	7,25
<i>Sideroxylon obtusifolium</i>	11,98	14,37	14,78
<i>Casearia sylvestris</i>	13,78	12,16	10,67
<i>Ruprechtia laxiflora</i>	12,77	11,84	7,51
<i>Scutia buxifolia</i>	11,67	11,09	5,85
<i>Myrcianthes pungens</i>	9,71	9,85	15,50
<i>Allophylus edulis</i>	9,29	8,23	5,35
<i>Ficus luschnathiana</i>	21,34	7,71	15,80
<i>Nectandra falcifolia</i>	8,57	7,19	15,32
<i>Maclura tinctoria</i>	10,07	6,40	4,89
<i>Phytolacca dioica</i>	2,47	6,37	6,18
<i>Hexachlamys edulis</i>	4,46	5,90	4,87
<i>Myrsine sp.</i>	5,88	5,24	4,04
<i>Zanthoxylum fagara</i>	0,77	3,98	2,02
<i>Rollinia emarginata</i>	4,61	3,23	4,01
<i>Melia azedarach</i>	3,73	3,09	4,38
<i>Erythrina crista-galli</i>	1,89	2,45	2,52
<i>Vassobia breviflora</i>	2,41	1,80	1,83
<i>Psidium guajava</i>	2,45	1,33	0,78
<i>Handroanthus heptaphyllus</i>	0,49	1,29	2,67
<i>Grevillea robusta</i>		1,28	
<i>Salix humboldtiana</i>		1,24	1,74
<i>Pithecellobium scalare</i>		1,12	1,35
<i>Brunfelsia australis</i>	1,37	0,72	4,16
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>		0,51	
<i>Citrus aurantium</i>	1,55	0,50	1,30
<i>Tessaria integrifolia</i>		0,42	
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>		0,28	0,52
<i>Patagonula americana</i>	0,99	0,28	0,59
<i>Randia armata</i>		0,28	0,72
<i>Sorocea bonplandii</i>	2,38	0,26	1,89
<i>Citrus reticulata</i>		0,16	0,82
<i>Citrus limon</i>		0,15	
<i>Peltophorum dubium</i>		0,14	
<i>Acacia bonariensis</i>		0,14	0,19
<i>Acacia aroma</i>			0,14
<i>Albizia inundata</i>			2,14
<i>Banara arguta</i>			0,25
<i>Broussonetia papyrifera</i>			0,23
<i>Cestrum parqui</i>			0,50

<i>Citrus aurantifolia</i>			0,10
<i>Geoffroea decorticans</i>			3,55
<i>Guapurium peruvianum</i>			0,50
<i>Inga sp.</i>			0,25
<i>Lonchocarpus campestris</i>			0,39
<i>Sapium haematospermum</i>			0,21
<i>Schinopsis sp.</i>			0,50
SP4			1,45

Tabla anexo 3. Índice de disponibilidad mensual de las distintas fenofases para especies arbóreas (ARF) durante el período de muestreo: junio (6) – diciembre (12) de 2010. HM: hoja madura; HN: hoja nueva; BR: brote; FL: flor; FI: fruto inmaduro; FM: fruto maduro; S: siconos de *Ficus sp.*

Mes	Estructura	n	Media ARF	D.E. ARF	Mín ARF	Máx ARF	%
6	HM	60	14,75	13,2	0	49,17	82,8651685
	HN	60	0,02	0,12	0	0,9	0,11235955
	BR	60	0,01	0,06	0	0,49	0,05617978
	FL	60	0,45	1,6	0	8,78	2,52808989
	FI	54	0,72	1,95	0	9,87	4,04494382
	FM	54	1,19	5,81	0	40,59	6,68539326
	S	60	0,66	3,06	0	19,66	3,70786517
7	HM	100	13,32	12,82	0	49,17	74,8314607
	HN	100	0,54	2,21	0	15,79	3,03370787
	BR	100	1,51	3,21	0	13,53	8,48314607
	FL	100	1,29	3,52	0	21,05	7,24719101
	FI	88	0,32	1,77	0	14,81	1,79775281
	FM	88	0,43	2,11	0	13,53	2,41573034
	S	100	0,39	2,39	0	19,66	2,19101124
8	HM	157	6,45	9,15	0	54,12	28,2152231
	HN	157	4,72	7,56	0	40,59	20,6474191
	BR	157	6,81	12,13	0	54,12	29,7900262
	FL	157	2,8	6,03	0	24,63	12,2484689
	FI	144	1,18	3,78	0	18,48	5,16185477
	FM	144	0,59	2,57	0	13,53	2,58092738
	S	157	0,31	2,06	0	19,66	1,35608049
9	HM	148	3,65	7,85	0	54,12	12,3854768
	HN	148	13,05	14,38	0	54,12	44,282321
	BR	148	2,9	5,54	0	39,32	9,84051578
	FL	148	6,73	12,78	0	54,12	22,8367832
	FI	134	2,06	4,87	0	21,05	6,99015948
	FM	134	0,15	0,92	0	6,16	0,5089922
	S	148	0,93	4,34	0	29,49	3,15575161
10	HM	156	9,44	12,87	0	54,12	34,0671238
	HN	156	7,28	8,23	0	39,32	26,2721039

	BR	156	1,7	3,34	0	13,53	6,13496933
	FL	156	5,69	13,83	0	54,12	20,5341032
	FI	143	2,19	5,21	0	40,59	7,90328401
	FM	143	0,78	3,12	0	18,48	2,81486828
	S	156	0,63	3,29	0	29,49	2,27354746
11	HM	121	19,02	15,63	0,49	54,12	67,6386913
	HN	121	1,94	3,23	0	12,32	6,89900427
	BR	121	0,32	1,36	0	12,29	1,13798009
	FL	121	0,15	0,89	0	6,45	0,53342817
	FI	109	3,02	5,07	0	16,73	10,7396871
	FM	109	0,99	3,23	0	18,48	3,52062589
	S	121	2,68	9,15	0	39,32	9,53058321
12	HM	157	17,58	16,15	0,11	54,12	72,1082855
	HN	157	0,35	1,1	0	8,78	1,43560295
	BR	157	0,37	1,46	0	12,29	1,51763741
	FL	157	0,08	0,59	0	5,26	0,32813782
	FI	143	3,74	7,01	0	36,88	15,340443
	FM	143	0,82	5,02	0	54,12	3,36341263
	S	157	1,44	6,84	0	39,32	5,90648072

Tabla anexo 4. Porcentaje de tiempo invertido en el consumo de cada categoría de alimento en ambos grupos de estudio. Letras diferentes indican diferencias significativas.

Mes	Grupo	Estructura	Sexo	Tiempo (Media)	Tiempo (E.E.)	LSD Fisher	DCG
junio	S	Brote	Hembra	0	2,32	G	D
			Macho	0	3,29	G	D
		Capullo	Hembra	0	2,32	G	D
			Macho	0	3,29	G	D
		Flor	Hembra	0	2,32	G	D
			Macho	0	3,29	G	D
		Otro	Hembra	6,3	2,32	FG	D
			Macho	2,94	3,29	G	D
		Fruto inmaduro	Hembra	0	2,32	G	D
			Macho	0	3,29	G	D
		Fruto maduro	Hembra	6,43	2,32	FG	D
			Macho	26,85	3,29	CDEFG	C
		Hoja madura	Hembra	65,91	2,32	AB	A
			Macho	63,34	3,29	AB	A
		Hoja nueva	Hembra	0	2,32	G	D
			Macho	0	3,29	G	D
		Sicono	Hembra	21,38	2,32	CDEFG	C
			Macho	6,87	3,29	FG	D
	T	Brote	Hembra	0	2,09	G	D
			Macho	0	3,62	G	D

		Capullo	Hembra	0	2,09	G	D
			Macho	0	3,62	G	D
		Flor	Hembra	1,15	2,09	G	D
			Macho	0	3,62	G	D
		Otro	Hembra	1,03	2,09	G	D
			Macho	3,8	3,62	G	D
		Fruto inmaduro	Hembra	0	2,09	G	D
			Macho	0	3,62	G	D
		Fruto maduro	Hembra	19,37	2,09	EFG	C
			Macho	10,17	3,62	FG	D
		Hoja madura	Hembra	34,27	2,09	BCDEFG	B
			Macho	60,94	3,62	ABCD	A
		Hoja nueva	Hembra	1,21	2,09	G	D
			Macho	0	3,62	G	D
		Sicono	Hembra	42,97	2,09	ABCDEFGF	B
			Macho	25,08	3,62	CDEFG	C
julio	S	Brote	Hembra	0	1,97	G	D
			Macho	4,26	2,79	G	D
		Capullo	Hembra	4,75	1,97	G	D
			Macho	0	2,79	G	D
		Flor	Hembra	0	1,97	G	D
			Macho	0	2,79	G	D
		Otro	Hembra	0	1,97	G	D
			Macho	4,35	2,79	G	D
		Fruto inmaduro	Hembra	0	1,97	G	D
			Macho	0	2,79	G	D
		Fruto maduro	Hembra	11,12	1,97	FG	D
			Macho	15,56	2,79	FG	D
		Hoja madura	Hembra	72	1,97	A	A
			Macho	72,88	2,79	A	A
		Hoja nueva	Hembra	0	1,97	G	D
			Macho	0	2,79	G	D
		Sicono	Hembra	12,13	1,97	FG	D
			Macho	2,95	2,79	G	D
	T	Brote	Hembra	2,28	3,23	G	D
			Macho	0,55	5,6	G	D
		Capullo	Hembra	8,62	3,23	FG	D
			Macho	22,3	5,6	CDEFG	C
		Flor	Hembra	19,08	3,23	EFG	C
			Macho	18,41	5,6	EFG	C
		Otro	Hembra	6,65	3,23	FG	D
			Macho	4,47	5,6	G	D
		Fruto inmaduro	Hembra	0	3,23	G	D
			Macho	0	5,6	G	D
		Fruto maduro	Hembra	7,5	3,23	FG	D

			Macho	9,64	5,6	FG	D
		Hoja madura	Hembra	54,29	3,23	ABCDEF	A
			Macho	44,63	5,6	ABCDEFG	B
		Hoja nueva	Hembra	0,57	3,23	G	D
			Macho	0	5,6	G	D
		Sicono	Hembra	1	3,23	G	D
			Macho	0	5,6	G	D
agosto	S	Brote	Hembra	24,75	3,4	CDEFG	C
			Macho	24,3	4,8	CDEFG	C
		Capullo	Hembra	0	3,4	G	D
			Macho	0	4,8	G	D
		Flor	Hembra	0	3,4	G	D
			Macho	0	4,8	G	D
		Otro	Hembra	0	3,4	G	D
			Macho	0	4,8	G	D
		Fruto inmaduro	Hembra	0	3,4	G	D
			Macho	0	4,8	G	D
		Fruto maduro	Hembra	8,07	3,4	FG	D
			Macho	6,1	4,8	FG	D
		Hoja madura	Hembra	7,03	3,4	FG	D
			Macho	3,68	4,8	G	D
		Hoja nueva	Hembra	58,57	3,4	ABCDE	A
			Macho	65,92	4,8	AB	A
		Sicono	Hembra	1,59	3,4	G	D
			Macho	0	4,8	G	D
	T	Brote	Hembra	13,42	7,96	FG	D
			Macho	48,33	13,79	ABCDEFG	B
		Capullo	Hembra	10,49	7,96	FG	D
			Macho	2,86	13,79	G	D
		Flor	Hembra	3,27	7,96	G	D
			Macho	9,93	13,79	FG	D
		Otro	Hembra	0,41	7,96	G	D
			Macho	0	13,79	G	D
		Fruto inmaduro	Hembra	1,09	7,96	G	D
			Macho	0	13,79	G	D
		Fruto maduro	Hembra	1,63	7,96	G	D
			Macho	8,8	13,79	FG	D
		Hoja madura	Hembra	7,04	7,96	FG	D
			Macho	4,51	13,79	G	D
		Hoja nueva	Hembra	61,76	7,96	ABCD	A
			Macho	22,86	13,79	CDEFG	C
		Sicono	Hembra	0,9	7,96	G	D
			Macho	2,7	13,79	G	D
septiembre	S	Brote	Hembra	24,89	1,73	CDEFG	C
			Macho	10,02	2,45	FG	D

		Capullo	Hembra	0	1,73	G	D
			Macho	1,43	2,45	G	D
		Flor	Hembra	6,09	1,73	FG	D
			Macho	4,59	2,45	G	D
		Otro	Hembra	5,32	1,73	G	D
			Macho	0	2,45	G	D
		Fruto inmaduro	Hembra	17,59	1,73	EFG	C
			Macho	18,44	2,45	EFG	C
		Fruto maduro	Hembra	9,67	1,73	FG	D
			Macho	18,78	2,45	EFG	C
		Hoja madura	Hembra	0	1,73	G	D
			Macho	0	2,45	G	D
		Hoja nueva	Hembra	36,45	1,73	BCDEFG	B
			Macho	46,75	2,45	ABCDEFG	B
		Sicono	Hembra	0	1,73	G	D
			Macho	0	2,45	G	D
	T	Brote	Hembra	31,37	5,17	CDEFG	B
			Macho	37,04	8,96	ABCDEFG	B
		Capullo	Hembra	4,06	5,17	G	D
			Macho	0	8,96	G	D
		Flor	Hembra	14,16	5,17	FG	D
			Macho	20,09	8,96	EFG	C
		Otro	Hembra	0	5,17	G	D
			Macho	0	8,96	G	D
		Fruto inmaduro	Hembra	0	5,17	G	D
			Macho	6,9	8,96	FG	D
		Fruto maduro	Hembra	0	5,17	G	D
			Macho	0	8,96	G	D
		Hoja madura	Hembra	1,82	5,17	G	D
			Macho	0	8,96	G	D
		Hoja nueva	Hembra	48,59	5,17	ABCDEF	B
			Macho	35,97	8,96	BCDEFG	B
		Sicono	Hembra	0	5,17	G	D
			Macho	0	8,96	G	D
octubre	S	Brote	Hembra	0	6,25	G	D
			Macho	0	8,84	G	D
		Capullo	Hembra	0	6,25	G	D
			Macho	0	8,84	G	D
		Flor	Hembra	4,62	6,25	G	D
			Macho	14,61	8,84	FG	D
		Otro	Hembra	0	6,25	G	D
			Macho	0	8,84	G	D
		Fruto inmaduro	Hembra	0	6,25	G	D
			Macho	6,61	8,84	FG	D
		Fruto maduro	Hembra	61,68	6,25	ABCD	A

			Macho	56,79	8,84	ABCDE	A
		Hoja madura	Hembra	1,01	6,25	G	D
			Macho	0	8,84	G	D
		Hoja nueva	Hembra	24,44	6,25	CDEFG	C
			Macho	21,99	8,84	CDEFG	C
		Sicono	Hembra	8,25	6,25	FG	D
			Macho	0	8,84	G	D
	T	Brote	Hembra	0,4	2,03	G	D
			Macho	1,52	3,52	G	D
		Capullo	Hembra	0	2,03	G	D
			Macho	0	3,52	G	D
		Flor	Hembra	0	2,03	G	D
			Macho	0	3,52	G	D
		Otro	Hembra	3,66	2,03	G	D
			Macho	10,25	3,52	FG	D
		Fruto inmaduro	Hembra	0	2,03	G	D
			Macho	0,42	3,52	G	D
		Fruto maduro	Hembra	54,47	2,03	ABCDEF	A
			Macho	69,34	3,52	A	A
		Hoja madura	Hembra	0	2,03	G	D
			Macho	0	3,52	G	D
		Hoja nueva	Hembra	41,47	2,03	ABCDEFG	B
			Macho	18,47	3,52	EFG	C
		Sicono	Hembra	0	2,03	G	D
			Macho	0	3,52	G	D
noviembre	S	Brote	Hembra	0	14,51	G	D
			Macho	0	20,52	G	D
		Capullo	Hembra	0	14,51	G	D
			Macho	0	20,52	G	D
		Flor	Hembra	0,38	14,51	G	D
			Macho	5,86	20,52	FG	D
		Otro	Hembra	0	14,51	G	D
			Macho	0	20,52	G	D
		Fruto inmaduro	Hembra	0	14,51	G	D
			Macho	21,1	20,52	CDEFG	C
		Fruto maduro	Hembra	29,84	14,51	CDEFG	B
			Macho	16,19	20,52	EFG	D
		Hoja madura	Hembra	0	14,51	G	D
			Macho	0	20,52	G	D
		Hoja nueva	Hembra	59,92	14,51	ABCDE	A
			Macho	36,73	20,52	ABCDEFG	B
		Sicono	Hembra	9,86	14,51	FG	D
			Macho	20,12	20,52	DEFG	C
	T	Brote	Hembra	0	3,9	G	D
			Macho	0	6,75	G	D

		Capullo	Hembra	0	3,9	G	D
			Macho	0	6,75	G	D
		Flor	Hembra	0,1	3,9	G	D
			Macho	0	6,75	G	D
		Otro	Hembra	0	3,9	G	D
			Macho	2,57	6,75	G	D
		Fruto inmaduro	Hembra	1,26	3,9	G	D
			Macho	0	6,75	G	D
		Fruto maduro	Hembra	58,26	3,9	ABCDE	A
			Macho	62,94	6,75	ABC	A
		Hoja madura	Hembra	0	3,9	G	D
			Macho	0	6,75	G	D
		Hoja nueva	Hembra	40,39	3,9	ABCDEFG	B
			Macho	34,49	6,75	BCDEFG	B
		Sicono	Hembra	0	3,9	G	D
			Macho	0	6,75	G	D
diciembre	S	Brote	Hembra	0	12,36	G	D
			Macho	0	17,48	G	D
		Capullo	Hembra	0	12,36	G	D
			Macho	0	17,48	G	D
		Flor	Hembra	0	12,36	G	D
			Macho	0	17,48	G	D
		Otro	Hembra	3,99	12,36	G	D
			Macho	0	17,48	G	D
		Fruto inmaduro	Hembra	56,56	12,36	ABCDE	A
			Macho	7,28	17,48	FG	D
		Fruto maduro	Hembra	8,02	12,36	FG	D
			Macho	55,13	17,48	ABCDEF	A
		Hoja madura	Hembra	0	12,36	G	D
			Macho	0	17,48	G	D
		Hoja nueva	Hembra	22,81	12,36	CDEFG	C
			Macho	31,49	17,48	BCDEFG	B
		Sicono	Hembra	8,6	12,36	FG	D
			Macho	6,11	17,48	FG	D
	T	Brote	Hembra	0	1,57	G	D
			Macho	0	2,22	G	D
		Capullo	Hembra	0	1,57	G	D
			Macho	0	2,22	G	D
		Flor	Hembra	0	1,57	G	D
			Macho	0	2,22	G	D
		Otro	Hembra	5,48	1,57	G	D
			Macho	1,24	2,22	G	D
		Fruto inmaduro	Hembra	32,52	1,57	BCDEFG	B
			Macho	56,82	2,22	ABCDE	A
		Fruto maduro	Hembra	17,1	1,57	EFG	C

			Macho	11,89	2,22	FG	D
		Hoja madura	Hembra	0	1,57	G	D
			Macho	0	2,22	G	D
		Hoja nueva	Hembra	44,92	1,57	ABCDEFGF	B
			Macho	23,28	2,22	CDEFG	C
		Sicono	Hembra	0	1,57	G	D
			Macho	6,76	2,22	FG	D

Tabla anexo 5. Porcentaje de consumo (peso seco) de cada categoría de alimento en ambos grupos de estudio. Letras diferentes indican diferencias significativas.

Mes	Grupo	Estructura	Sexo	Consumo (Media)	Consumo (E.E.)	LSD Fisher	DGC
junio	S	Brote	Hembra	0	7,26	HI	C
			Macho	0	10,26	HI	C
		Flor	Hembra	0	7,26	HI	C
			Macho	0	10,26	HI	C
		Fruto inmaduro	Hembra	0	7,26	HI	C
			Macho	0	10,26	HI	C
		Fruto maduro	Hembra	36,76	7,26	EFGHI	B
	Macho		77,53	10,26	ABCD	A	
	T	Hoja madura	Hembra	46,76	7,26	DEFGH	B
			Macho	18,87	10,26	FGHI	B
		Hoja nueva	Hembra	0	7,26	HI	C
			Macho	0	10,26	HI	C
		Sicono	Hembra	11,9	7,26	FGHI	C
			Macho	1,87	10,26	GHI	C
julio		S	Brote	Hembra	0	5,93	HI
	Macho			0	10,26	HI	C
	Flor		Hembra	0	5,93	HI	C
			Macho	0	10,26	HI	C
	Fruto inmaduro		Hembra	0	5,93	HI	C
			Macho	0	10,26	HI	C
	Fruto maduro		Hembra	70,37	5,93	CD	A
		Macho	36,02	10,26	EFGHI	B	
	T	Hoja madura	Hembra	11,03	5,93	FGHI	C
			Macho	42,14	10,26	DEFGH	B
		Hoja nueva	Hembra	0	5,93	HI	C
			Macho	0	10,26	HI	C
		Sicono	Hembra	16	5,93	FGHI	B
			Macho	7,96	10,26	GHI	C

		Fruto inmaduro	Hembra	0	8,24	HI	C
			Macho	0	11,65	HI	C
		Fruto maduro	Hembra	41,04	8,24	DEFGH	B
			Macho	62,74	11,65	CDE	B
		Hoja madura	Hembra	54,43	8,24	CDE	B
			Macho	33,47	11,65	EFGHI	B
		Hoja nueva	Hembra	0	8,24	HI	C
			Macho	0	11,65	HI	C
		Sicono	Hembra	3,22	8,24	GHI	C
			Macho	1,2	11,65	GHI	C
	T	Brote	Hembra	1,09	6,73	GHI	C
			Macho	0	11,65	HI	C
		Flor	Hembra	9,94	6,73	FGHI	C
			Macho	11,29	11,65	FGHI	C
		Fruto inmaduro	Hembra	0	6,73	HI	C
			Macho	0	11,65	HI	C
		Fruto maduro	Hembra	38,42	6,73	EFGHI	B
			Macho	49,21	11,65	CDEF	B
		Hoja madura	Hembra	47,36	6,73	DEFGH	B
			Macho	38,65	11,65	EFGHI	B
		Hoja nueva	Hembra	0,18	6,73	HI	C
			Macho	0	11,65	HI	C
		Sicono	Hembra	0,46	6,73	HI	C
			Macho	0	11,65	HI	C
agosto	S	Brote	Hembra	34,09	12,15	EFGHI	B
			Macho	31,5	17,19	EFGHI	B
		Flor	Hembra	0	12,15	HI	C
			Macho	0	17,19	HI	C
		Fruto inmaduro	Hembra	0	12,15	HI	C
			Macho	0	17,19	HI	C
		Fruto maduro	Hembra	58,39	12,15	CDE	B
			Macho	48,25	17,19	CDEFG	B
		Hoja madura	Hembra	0	12,15	HI	C
			Macho	11,46	17,19	FGHI	C
		Hoja nueva	Hembra	5,05	12,15	GHI	C
			Macho	7,19	17,19	GHI	C
		Sicono	Hembra	0,98	12,15	GHI	C
			Macho	0	17,19	HI	C
	T	Brote	Hembra	0,55	9,92	HI	C
			Macho	39,13	17,19	DEFGHI	B
		Flor	Hembra	0,6	9,92	HI	C
			Macho	0,71	17,19	GHI	C
		Fruto inmaduro	Hembra	0	9,92	HI	C
			Macho	0	17,19	HI	C
		Fruto maduro	Hembra	19,96	9,92	FGHI	B

			Macho	47,74	17,19	DEFGH	B
		Hoja madura	Hembra	2,55	9,92	GHI	C
			Macho	8,32	17,19	FGHI	C
		Hoja nueva	Hembra	71	9,92	BCD	A
			Macho	2,31	17,19	GHI	C
		Sicono	Hembra	2,47	9,92	GHI	C
			Macho	1,79	17,19	GHI	C
septiembre	S	Brote	Hembra	21,03	4,47	FGHI	B
			Macho	12,51	6,32	FGHI	C
		Flor	Hembra	0	4,47	HI	C
			Macho	0	6,32	HI	C
		Fruto inmaduro	Hembra	0	4,47	HI	C
			Macho	0	6,32	HI	C
		Fruto maduro	Hembra	52,25	4,47	CDE	B
			Macho	70,85	6,32	CD	A
		Hoja madura	Hembra	0	4,47	HI	C
			Macho	0	6,32	HI	C
		Hoja nueva	Hembra	25,52	4,47	EFGHI	B
			Macho	16,45	6,32	FGHI	B
		Sicono	Hembra	0	4,47	HI	C
			Macho	0	6,32	HI	C
	T	Brote	Hembra	69,99	3,65	CD	A
			Macho	44,45	6,32	DEFGH	B
		Flor	Hembra	6,12	3,65	GHI	C
			Macho	0	6,32	HI	C
		Fruto inmaduro	Hembra	0	3,65	HI	C
			Macho	0	6,32	HI	C
		Fruto maduro	Hembra	0	3,65	HI	C
			Macho	0	6,32	HI	C
		Hoja madura	Hembra	1,66	3,65	GHI	C
			Macho	0	6,32	HI	C
		Hoja nueva	Hembra	10,46	3,65	FGHI	C
			Macho	50,38	6,32	CDE	B
		Sicono	Hembra	0	3,65	HI	C
			Macho	0	6,32	HI	C
octubre	S	Brote	Hembra	0	3,78	HI	C
			Macho	0	5,34	HI	C
		Flor	Hembra	0	3,78	HI	C
			Macho	0	5,34	HI	C
		Fruto inmaduro	Hembra	0	3,78	HI	C
			Macho	0	5,34	HI	C
		Fruto maduro	Hembra	92,32	3,78	AB	A
			Macho	90,32	5,34	AB	A
		Hoja madura	Hembra	0	3,78	HI	C
			Macho	0	5,34	HI	C

		Hoja nueva	Hembra	5,09	3,78	GHI	C
			Macho	9,68	5,34	FGHI	C
		Sicono	Hembra	2,2	3,78	GHI	C
			Macho	0	5,34	HI	C
	T	Brote	Hembra	0	3,09	HI	C
			Macho	0	5,34	HI	C
		Flor	Hembra	0	3,09	HI	C
			Macho	0	5,34	HI	C
		Fruto inmaduro	Hembra	0	3,09	HI	C
			Macho	0	5,34	HI	C
		Fruto maduro	Hembra	82,35	3,09	ABC	A
			Macho	92,73	5,34	AB	A
		Hoja madura	Hembra	0	3,09	HI	C
			Macho	0	5,34	HI	C
		Hoja nueva	Hembra	17,28	3,09	FGHI	B
			Macho	6,82	5,34	GHI	C
		Sicono	Hembra	0	3,09	HI	C
			Macho	0	5,34	HI	C
noviembre	S	Brote	Hembra	0	4,31	HI	C
			Macho	0	6,1	HI	C
		Flor	Hembra	0	4,31	HI	C
			Macho	0	6,1	HI	C
		Fruto inmaduro	Hembra	0	4,31	HI	C
			Macho	0	6,1	HI	C
		Fruto maduro	Hembra	34,82	4,31	EFGHI	B
			Macho	60,34	6,1	CDE	B
		Hoja madura	Hembra	0	4,31	HI	C
			Macho	0	6,1	HI	C
		Hoja nueva	Hembra	52,65	4,31	CDE	B
			Macho	8,76	6,1	FGHI	C
		Sicono	Hembra	12,06	4,31	FGHI	C
			Macho	26,99	6,1	EFGHI	B
	T	Brote	Hembra	0	3,52	HI	C
			Macho	0	6,1	HI	C
		Flor	Hembra	0	3,52	HI	C
			Macho	0	6,1	HI	C
		Fruto inmaduro	Hembra	0,4	3,52	HI	C
			Macho	0	6,1	HI	C
		Fruto maduro	Hembra	91,13	3,52	AB	A
			Macho	94,58	6,1	A	A
		Hoja madura	Hembra	0	3,52	HI	C
			Macho	0	6,1	HI	C
		Hoja nueva	Hembra	7,8	3,52	GHI	C
			Macho	4,66	6,1	GHI	C
		Sicono	Hembra	0	3,52	HI	C

			Macho	0	6,1	HI	C
diciembre	S	Brote	Hembra	0	11,03	HI	C
			Macho	0	15,6	HI	C
		Flor	Hembra	0	11,03	HI	C
			Macho	0	15,6	HI	C
		Fruto inmaduro	Hembra	58,17	11,03	CDE	B
			Macho	3,54	15,6	GHI	C
		Fruto maduro	Hembra	5,65	11,03	GHI	C
			Macho	78,28	15,6	ABCD	A
		Hoja madura	Hembra	0	11,03	HI	C
			Macho	0	15,6	HI	C
		Hoja nueva	Hembra	25,55	11,03	EFGHI	B
			Macho	14,95	15,6	FGHI	B
		Sicono	Hembra	9,26	11,03	FGHI	C
			Macho	2,94	15,6	GHI	C
	T	Brote	Hembra	-2,7E-09	11,03	I	C
			Macho	0	15,6	HI	C
		Flor	Hembra	-2,7E-09	11,03	I	C
			Macho	0	15,6	HI	C
		Fruto inmaduro	Hembra	33,53	11,03	EFGHI	B
			Macho	39,72	15,6	DEFGH	B
		Fruto maduro	Hembra	31,58	11,03	EFGHI	B
			Macho	30,69	15,6	EFGHI	B
		Hoja madura	Hembra	-2,7E-09	11,03	I	C
			Macho	0	15,6	HI	C
		Hoja nueva	Hembra	31,68	11,03	EFGHI	B
			Macho	24,84	15,6	EFGHI	B
		Sicono	Hembra	-2,7E-09	11,03	I	C
			Macho	4,17	15,6	GHI	C

Tabla anexo 6. Índices mensuales de Ivlev para el porcentaje diario de consumo de cada estructura (basado en peso seco) de cada una de las especies evaluadas. Este índice varía entre -1 (evitado) a 1 (altamente seleccionado). Valores cercanos a 0 (cero) implican un consumo en concordancia con la oferta. Para poder determinar si un determinado valor del índice era mayor, igual o menor a cero, se construyeron intervalos de confianza mediante una técnica de construcción de intervalos no paramétrica basada en el procedimiento de remuestreo conocido como *bootstrap*.

Mes	item	Especie	Grupo					
			S			T		
			Evasión	Preferencia	Oportunista	Evasión	Preferencia	Oportunista
junio	FL	<i>Allophylus edulis</i>				-1,000		
		<i>Chrysophyllum marginatum</i>				-1,000		
	FM	<i>Citrus aurantium</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Enterolobium contortosiliquum</i>		0,870			0,892	
		<i>Myrsine sp.</i>	-1,000			-1,000		

	HM	<i>Allophylus edulis</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Celtis sp.</i>		0,520				-0,282
		<i>Chrysophyllum marginatum</i>	-0,881			-1,000		
		<i>Citrus aurantium</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Citrus reticulata</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Enterolobium contortosiliquum</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Eugenia uniflora</i>	-0,982			-1,000		
		<i>Ficus luschnathiana</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Gleditsia amorphoides</i>			0,095			-0,399
		<i>Handroanthus heptaphyllus</i>	-1,000			-0,624		
		<i>Maclura tinctoria</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Myrcianthes pungens</i>	-0,995			-0,964		
		<i>Myrsine sp.</i>			-0,568	-1,000		
		<i>Nectandra falcifolia</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Pithecellobium scalare</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Ruprechtia laxiflora</i>	-0,701			-1,000		
		<i>Sebastiania brasiliensis</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Tabernaemontana catharinensis</i>	-1,000			-1,000		
	HN	<i>Handroanthus heptaphyllus</i>	-1,000			-1,000		
	SIC	<i>Ficus luschnathiana</i>			-0,142		0,445	
julio	BR	<i>Allophylus edulis</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Chrysophyllum marginatum</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Citrus aurantium</i>				-1,000		
		<i>Enterolobium contortosiliquum</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Eugenia uniflora</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Ficus luschnathiana</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Handroanthus heptaphyllus</i>				-1,000		
		<i>Myrcianthes pungens</i>				-1,000		
		<i>Myrsine sp.</i>				-1,000		
		<i>Phytolacca dioica</i>				-0,626		
		<i>Salix humboldtiana</i>	-1,000			-1,000		
	FI	<i>Nectandra falcifolia</i>	-1,000					
		<i>Phytolacca dioica</i>	-1,000					
	FL	<i>Allophylus edulis</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Chrysophyllum marginatum</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Citrus aurantium</i>				-1,000		
		<i>Eugenia uniflora</i>				-1,000		
		<i>Handroanthus heptaphyllus</i>						-0,304
		<i>Hexachlamys edulis</i>		1,000				
		<i>Myrcianthes pungens</i>				-1,000		
		<i>Phytolacca dioica</i>				-1,000		
		<i>Salix humboldtiana</i>	-1,000				0,907	
	FM	<i>Citrus aurantium</i>				-1,000		
		<i>Enterolobium contortosiliquum</i>		1,000			0,938	
		<i>Myrsine sp.</i>				-1,000		

	HM	<i>Allophylus edulis</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Celtis sp.</i>		0,761			0,677	
		<i>Chrysophyllum marginatum</i>	-0,634			-1,000		
		<i>Citrus aurantium</i>				-1,000		
		<i>Citrus reticulata</i>				-1,000		
		<i>Enterolobium contortosiliquum</i>				-1,000		
		<i>Eugenia uniflora</i>	-1,000			-0,894		
		<i>Ficus luschnathiana</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Gleditsia amorphoides</i>		0,384				-0,041
		<i>Handroanthus heptaphyllus</i>				-1,000		
		<i>Hexachlamys edulis</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Maclura tinctoria</i>	-1,000			-0,870		
		<i>Myrcianthes pungens</i>	-1,000			-0,992		
		<i>Myrsine sp.</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Nectandra falcifolia</i>	-1,000			-0,760		
		<i>Phytolacca dioica</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Pithecellobium scalare</i>				-1,000		
		<i>Ruprechtia laxiflora</i>	-1,000					
		<i>Sebastiania brasiliensis</i>				-1,000		
		<i>Sorocea bonplandii</i>	-1,000			-1,000		
	HN	<i>Allophylus edulis</i>				-1,000		
		<i>Eugenia uniflora</i>				-1,000		
		<i>Gleditsia amorphoides</i>				-1,000		
		<i>Myrcianthes pungens</i>				-1,000		
		<i>Myrsine sp.</i>				-1,000		
		<i>Phytolacca dioica</i>				-1,000		
		<i>Salix humboldtiana</i>					1,000	
	SIC	<i>Ficus luschnathiana</i>			-0,226	-0,781		
agosto	BR	<i>Allophylus edulis</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Celtis sp.</i>				-1,000		
		<i>Chrysophyllum marginatum</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Citrus aurantium</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Citrus reticulata</i>				-1,000		
		<i>Enterolobium contortosiliquum</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Eugenia uniflora</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Ficus luschnathiana</i>		0,657		-1,000		
		<i>Gleditsia amorphoides</i>	-0,914			-0,873		
		<i>Handroanthus heptaphyllus</i>				-1,000		
		<i>Hexachlamys edulis</i>	-0,520			-1,000		
		<i>Myrcianthes pungens</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Myrsine sp.</i>				-1,000		
		<i>Phytolacca dioica</i>	-1,000			-0,822		
		<i>Ruprechtia laxiflora</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Salix humboldtiana</i>	-1,000					-0,304
		<i>Sebastiania brasiliensis</i>				-1,000		

		<i>Tabernaemontana catharinensis</i>	-1,000			-1,000		
	FI	<i>Eugenia uniflora</i>				-1,000		
		<i>Nectandra falcifolia</i>				-1,000		
		<i>Salix humboldtiana</i>				-1,000		
	FL	<i>Allophylus edulis</i>				-1,000		
		<i>Chrysophyllum marginatum</i>				-1,000		
		<i>Citrus aurantium</i>						-0,102
		<i>Eugenia uniflora</i>				-1,000		
		<i>Gleditsia amorphoides</i>				-1,000		
		<i>Handroanthus heptaphyllus</i>						-0,471
		<i>Hexachlamys edulis</i>				-1,000		
		<i>Myrcianthes pungens</i>				-1,000		
		<i>Phytolacca dioica</i>				-1,000		
		<i>Salix humboldtiana</i>				-1,000		
		<i>Sebastiania brasiliensis</i>				-1,000		
	FM	<i>Citrus aurantium</i>				-1,000		
		<i>Enterolobium contortosiliqum</i>		0,954				0,939
		<i>Myrsine sp.</i>				-1,000		
	HM	<i>Celtis sp.</i>			-0,539	-0,598		
		<i>Chrysophyllum marginatum</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Citrus aurantium</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Citrus reticulata</i>				-1,000		
		<i>Enterolobium contortosiliqum</i>				-1,000		
		<i>Eugenia uniflora</i>	-1,000			-0,979		
		<i>Ficus luschnathiana</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Gleditsia amorphoides</i>		1,000		-0,736		
		<i>Maclura tinctoria</i>	-1,000					-0,629
		<i>Myrcianthes pungens</i>	-1,000			-0,699		
		<i>Myrsine sp.</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Nectandra falcifolia</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Phytolacca dioica</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Ruprechtia laxiflora</i>	-1,000					
		<i>Sorocea bonplandii</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Tabernaemontana catharinensis</i>	-1,000			-1,000		
	HN	<i>Allophylus edulis</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Celtis sp.</i>		1,000		-1,000		
		<i>Chrysophyllum marginatum</i>	-0,661			-1,000		
		<i>Citrus aurantium</i>				-1,000		
		<i>Citrus reticulata</i>				-1,000		
		<i>Enterolobium contortosiliqum</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Eugenia uniflora</i>	-0,704			-0,961		
		<i>Gleditsia amorphoides</i>	-0,783			-0,502		
		<i>Hexachlamys edulis</i>	-0,745			-1,000		
		<i>Myrcianthes pungens</i>			-0,502			-0,341
		<i>Myrsine sp.</i>		1,000				

		<i>Phytolacca dioica</i>	-1,000					-0,564
		<i>Ruprechtia laxiflora</i>	-0,405			-0,833		
		<i>Salix humboldtiana</i>	-1,000					-0,031
		<i>Sebastiania brasiliensis</i>	-0,963			-0,406		
		<i>Tabernaemontana catharinensis</i>	-1,000					
	SIC	<i>Ficus luschnathiana</i>	-0,777					0,101
septiembre	BR	<i>Allophylus edulis</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Celtis sp.</i>	-0,741					-0,589
		<i>Chrysophyllum marginatum</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Citrus aurantium</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Enterolobium contortosiliquum</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Ficus luschnathiana</i>		0,437			0,858	
		<i>Gleditsia amorphoides</i>	-0,576			-0,729		
		<i>Handroanthus heptaphyllus</i>				-1,000		
		<i>Hexachlamys edulis</i>					1,000	
		<i>Maclura tinctoria</i>			-0,552	-1,000		
		<i>Myrsine sp.</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Nectandra falcifolia</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Phytolacca dioica</i>						0,481
		<i>Ruprechtia laxiflora</i>	-1,000					
		<i>Sebastiania brasiliensis</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Sorocea bonplandii</i>	-1,000			-1,000		
		SP4				-1,000		
		<i>Tabernaemontana catharinensis</i>	-1,000			-1,000		
	FI	<i>Citrus aurantium</i>				-1,000		
		<i>Eugenia uniflora</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Gleditsia amorphoides</i>	-1,000					
		<i>Hexachlamys edulis</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Myrcianthes pungens</i>				-1,000		
		<i>Nectandra falcifolia</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Phytolacca dioica</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Salix humboldtiana</i>	-1,000			-1,000		
	FL	<i>Allophylus edulis</i>	-1,000					
		<i>Celtis sp.</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Chrysophyllum marginatum</i>	-1,000					
		<i>Citrus aurantium</i>				-1,000		
		<i>Citrus reticulata</i>				-1,000		
		<i>Enterolobium contortosiliquum</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Eugenia uniflora</i>				-1,000		
		<i>Gleditsia amorphoides</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Handroanthus heptaphyllus</i>						-0,130
		<i>Hexachlamys edulis</i>				-0,994		
		<i>Myrcianthes pungens</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Myrsine sp.</i>				-1,000		
		<i>Nectandra falcifolia</i>				-1,000		

		<i>Phytolacca dioica</i>				-1,000		
		<i>Ruprechtia laxiflora</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Salix humboldtiana</i>	-1,000					-0,480
		<i>Sebastiania brasiliensis</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Sorocea bonplandii</i>	-1,000			-1,000		
		SP4				-1,000		
		<i>Tabernaemontana catharinensis</i>	-1,000					
	FM	<i>Eugenia uniflora</i>		0,993				
	HM	<i>Celtis sp.</i>						-0,053
		<i>Chrysophyllum marginatum</i>				-1,000		
		<i>Citrus aurantium</i>				-1,000		
		<i>Citrus reticulata</i>				-1,000		
		<i>Enterolobium contortosiliqum</i>				-1,000		
		<i>Eugenia uniflora</i>				-1,000		
		<i>Ficus luschnathiana</i>				-1,000		
		<i>Gleditsia amorphoides</i>				-1,000		
		<i>Maclura tinctoria</i>				-1,000		
		<i>Myrcianthes pungens</i>				-1,000		
		<i>Myrsine sp.</i>				-1,000		
		<i>Nectandra falcifolia</i>				-1,000		
		<i>Salix humboldtiana</i>				-1,000		
		<i>Sebastiania brasiliensis</i>				-1,000		
		<i>Sorocea bonplandii</i>				-1,000		
	HN	<i>Allophylus edulis</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Celtis sp.</i>		0,458		-1,000		
		<i>Chrysophyllum marginatum</i>	-0,708			-0,798		
		<i>Citrus aurantium</i>	-1,000					-0,059
		<i>Citrus reticulata</i>				-1,000		
		<i>Enterolobium contortosiliqum</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Eugenia uniflora</i>	-0,981			-0,950		
		<i>Ficus luschnathiana</i>	-0,830			-1,000		
		<i>Gleditsia amorphoides</i>	-0,356			-0,453		
		<i>Handroanthus heptaphyllus</i>	-0,350			-1,000		
		<i>Hexachlamys edulis</i>	-1,000					-0,338
		<i>Maclura tinctoria</i>		0,983		-1,000		
		<i>Myrcianthes pungens</i>	-0,636			-0,986		
		<i>Myrsine sp.</i>				-1,000		
		<i>Nectandra falcifolia</i>				-1,000		
		<i>Phytolacca dioica</i>	-1,000					-0,525
		<i>Ruprechtia laxiflora</i>	-0,974			-0,874		
		<i>Salix humboldtiana</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Sebastiania brasiliensis</i>			-0,256	-0,602		
		SP4				-1,000		
		<i>Tabernaemontana catharinensis</i>	-1,000			-1,000		
	SIC	<i>Ficus luschnathiana</i>	-1,000			-1,000		

octubre	BR	<i>Allophylus edulis</i>				-1,000		
		<i>Celtis sp.</i>				-1,000		
		<i>Chrysophyllum marginatum</i>				-1,000		
		<i>Citrus aurantium</i>				-1,000		
		<i>Enterolobium contortosiliquum</i>				-1,000		
		<i>Ficus luschnathiana</i>				-1,000		
		<i>Gleditsia amorphoides</i>				-1,000		
		<i>Handroanthus heptaphyllus</i>				-1,000		
		<i>Maclura tinctoria</i>				-1,000		
		<i>Myrsine sp.</i>				-1,000		
		<i>Nectandra falcifolia</i>				-1,000		
		<i>Phytolacca dioica</i>				-1,000		
		<i>Ruprechtia laxiflora</i>				-1,000		
		<i>Sorocea bonplandii</i>				-1,000		
		SP4				-1,000		
		<i>Tabernaemontana catharinensis</i>				-1,000		
	FI	<i>Allophylus edulis</i>	-1,000					
		<i>Celtis sp.</i>	-1,000					
		<i>Chrysophyllum marginatum</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Citrus aurantium</i>				-1,000		
		<i>Enterolobium contortosiliquum</i>				-1,000		
		<i>Eugenia uniflora</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Hexachlamys edulis</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Myrcianthes pungens</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Nectandra falcifolia</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Phytolacca dioica</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Ruprechtia laxiflora</i>				-1,000		
		<i>Salix humboldtiana</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Sebastiania brasiliensis</i>	-1,000			-1,000		
	FL	<i>Celtis sp.</i>	-1,000					
		<i>Enterolobium contortosiliquum</i>	-1,000					
		<i>Gleditsia amorphoides</i>	-1,000					
		<i>Myrcianthes pungens</i>	-1,000					
		<i>Phytolacca dioica</i>	-1,000					
		<i>Tabernaemontana catharinensis</i>	-1,000					
	FM	<i>Allophylus edulis</i>				-0,414		
		<i>Citrus aurantium</i>				-1,000		
		<i>Eugenia uniflora</i>		0,996			0,963	
		<i>Hexachlamys edulis</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Myrcianthes pungens</i>				-0,733		
		<i>Myrsine sp.</i>				-1,000		
	HM	<i>Allophylus edulis</i>	-1,000					
		<i>Celtis sp.</i>	-1,000					
		<i>Chrysophyllum marginatum</i>	-1,000					
		<i>Citrus aurantium</i>	-1,000					

		<i>Enterolobium contortosiliquum</i>	-1,000				
		<i>Eugenia uniflora</i>	-1,000				
		<i>Ficus luschnathiana</i>	-1,000				
		<i>Gleditsia amorphoides</i>	-1,000				
		<i>Hexachlamys edulis</i>	-1,000				
		<i>Myrcianthes pungens</i>	-1,000				
		<i>Myrsine sp.</i>	-1,000				
		<i>Nectandra falcifolia</i>	-1,000				
		<i>Phytolacca dioica</i>	-1,000				
		<i>Salix humboldtiana</i>	-1,000				
		<i>Sebastiania brasiliensis</i>	-1,000				
		<i>Sorocea bonplandii</i>	-1,000				
	HN	<i>Allophylus edulis</i>	-1,000			-1,000	
		<i>Celtis sp.</i>	-0,826			-0,598	
		<i>Chrysophyllum marginatum</i>	-1,000			-1,000	
		<i>Citrus aurantium</i>	-1,000			-1,000	
		<i>Citrus reticulata</i>				-1,000	
		<i>Enterolobium contortosiliquum</i>	-1,000			-1,000	
		<i>Eugenia uniflora</i>	-1,000			-1,000	
		<i>Ficus luschnathiana</i>	-0,801				-0,079
		<i>Gleditsia amorphoides</i>	-0,977			-0,960	
		<i>Handroanthus heptaphyllus</i>				-1,000	
		<i>Hexachlamys edulis</i>	-1,000			-1,000	
		<i>Maclura tinctoria</i>	-0,645				-0,298
		<i>Myrcianthes pungens</i>				-0,906	
		<i>Myrsine sp.</i>	-1,000				-0,334
		<i>Nectandra falcifolia</i>	-1,000			-1,000	
		<i>Phytolacca dioica</i>	-1,000			-1,000	
		<i>Ruprechtia laxiflora</i>	-1,000			-1,000	
		<i>Salix humboldtiana</i>				-1,000	
		<i>Sebastiania brasiliensis</i>	-0,728			-0,752	
		<i>Sorocea bonplandii</i>		0,995			0,029
		SP4				-1,000	
		<i>Tabernaemontana catharinensis</i>	-1,000			-1,000	
	SIC	<i>Ficus luschnathiana</i>	-0,546			-1,000	
noviembre	FI	<i>Celtis sp.</i>	-1,000			-1,000	
		<i>Chrysophyllum marginatum</i>	-1,000			-1,000	
		<i>Gleditsia amorphoides</i>	-1,000			-1,000	
		<i>Maclura tinctoria</i>	-1,000				0,435
		<i>Myrcianthes pungens</i>	-1,000			-1,000	
		<i>Nectandra falcifolia</i>	-1,000			-1,000	
		<i>Phytolacca dioica</i>	-1,000			-1,000	
		<i>Ruprechtia laxiflora</i>	-1,000			-1,000	
	FL	<i>Maclura tinctoria</i>	-1,000			-1,000	
		<i>Tabernaemontana catharinensis</i>	-1,000			-1,000	

	FM	<i>Allophylus edulis</i>					1,000	
		<i>Chrysophyllum marginatum</i>		0,688				0,009
		<i>Eugenia uniflora</i>			0,254		0,961	
		<i>Maclura tinctoria</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Myrcianthes pungens</i>	-1,000			-1,000		
	HN	<i>Allophylus edulis</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Celtis sp.</i>		0,389				-0,156
		<i>Chrysophyllum marginatum</i>			0,209	-0,670		
		<i>Eugenia uniflora</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Ficus luschnathiana</i>			0,304	-1,000		
		<i>Gleditsia amorphoides</i>			-0,161	-0,987		
		<i>Hexachlamys edulis</i>					1,000	
		<i>Maclura tinctoria</i>			-0,340		0,680	
		<i>Myrcianthes pungens</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Nectandra falcifolia</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Phytolacca dioica</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Ruprechtia laxiflora</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Sebastiania brasiliensis</i>			-0,152	-0,854		
		<i>Sorocea bonplandii</i>	-1,000					-0,520
		<i>Tabernaemontana catharinensis</i>	-1,000			-1,000		
	SIC	<i>Ficus luschnathiana</i>			0,289	-1,000		
diciembre	FI	<i>Celtis sp.</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Citrus aurantium</i>				-1,000		
		<i>Citrus reticulata</i>				-1,000		
		<i>Enterolobium contortosiliqum</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Gleditsia amorphoides</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Maclura tinctoria</i>		0,977			0,975	
		<i>Myrcianthes pungens</i>			0,202			-0,534
		<i>Nectandra falcifolia</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Phytolacca dioica</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Ruprechtia laxiflora</i>	-1,000			-1,000		
	FM	<i>Chrysophyllum marginatum</i>			0,180			0,020
		<i>Citrus aurantium</i>				-1,000		
		<i>Enterolobium contortosiliqum</i>				-1,000		
		<i>Eugenia uniflora</i>		1,000				
		<i>Gleditsia amorphoides</i>				-1,000		
		<i>Myrcianthes pungens</i>		1,000			1,000	
		<i>Nectandra falcifolia</i>	-1,000					
		<i>Phytolacca dioica</i>				-1,000		
		SP4				-1,000		
	HN	<i>Allophylus edulis</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Celtis sp.</i>		0,948			0,948	
		<i>Chrysophyllum marginatum</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Citrus aurantium</i>	-1,000					-0,310
		<i>Gleditsia amorphoides</i>		1,000			1,000	

		<i>Hexachlamys edulis</i>		1,000				
		<i>Maclura tinctoria</i>	-1,000					-0,426
		<i>Myrsine sp.</i>	-1,000			-1,000		
		<i>Sorocea bonplandii</i>		1,000			1,000	
	SIC	<i>Ficus luschnathiana</i>			-0,294	-0,692		

Tabla anexo 7. Composición nutricional de las principales estructuras analizadas

Especie	Estructura	N	%FND		%FAD		%Lignina		%Cenizas		%Materia Seca		%Lípidos		%Proteína Cruda		%Proteína Disponible		%CNE		Energía Metabolizable (KJ/g)	
			Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.	Media	D.E.
Apocynaceae																						
<i>Forsteronia glabrescens</i>	HM	4	47,36	5,55	28,48	2,74	14,43	2,2	8,72	0	0,91	0,01	1,91	0,7	17,84	1,59	13,16	1,42	28,85	4,15	10,59	0,72
	HN	7	48,61	3,49	32,71	3,08	17,54	3,07	9,84	1,69	0,91	0,01	0,93	0,15	20,09	4,74	13,87	4,73	26,75	5,89	10,07	0,62
<i>Tabernaemontana catharinensis</i>	HM	1	36,03	0	15,82	0	2,65	0	1,75	0	0,92	0	3,94	0	19,41	0	16,6	0	41,68	0	13,40	0,00
Asteraceae																						
<i>Tessaria integrifolia</i>	COR	3	73,25	9,62	67,07	3,3	32,13	4,96	6,97	0,65	0,89	0,06	0,35	0,12	8	0,78	1,49	0,31	17,94	9,61	7,77	110,35
Bignoniaceae																						
<i>Dolichandra unguis-cati</i>	FL	1	52,57	0	18,3	0	7,61	0	3,95	0	0,92	0	1,97	0	31,95	0	26,45	0	15,05	0	10,84	0,00
	FM	1	67,85	0	53,62	0	20,19	0	5,4	0	0,91	0	0,97	0	10,42	0	6,45	0	19,33	0	8,75	0,00
	HM	3	40,62	2,69	18,54	2,36	6,26	3,53	7,55	0	0,91	0	0,87	0,84	20,39	1,6	19,31	1,8	31,64	3,52	11,30	0,33
<i>Handroanthus heptaphyllus</i>	CAP	2	36,93	0	28,6	0	17,45	0	6,39	0,01	0,91	0,01	4,4	0,78	23,55	3,65	23,55	3,65	28,74	4,42	12,63	16,38
	FL	1	36,93	0	28,6	0	17,45	0	3,95	0	0,92	0	3,27	0	24,54	0	16,68	0	39,17	0	12,80	0,00
	HM	2	37,25	2,41	24,4	2,31	4,96	1,34	12,36	0	0,92	0,01	2,8	0,33	10,8	3,78	7,69	5,54	39,9	2,81	11,26	19,06
	HN	2	42,23	16,52	28,2	16,8	12,04	12,23	7,14	0	0,93	0,01	2,11	0,38	29,26	2,56	23,7	3,22	24,82	19,36	11,45	185,65
Celtidaceae																						
<i>Celtis sp.</i>	BR	2	29,78	0	16,93	0	3,15	0	15,18	0	0,9	0	0,1	0	45,49	0	42,93	0	12,01	0	11,02	0,00
	HM	7	30,44	3,64	19,46	3,64	8,22	2,04	19,58	8,55	0,9	0,01	2,31	0,57	18,4	2,11	14,92	2,06	32,74	6,43	10,68	1,05
	HN	3	31,51	6,8	18,99	5,09	8,47	4,02	10,92	1,86	0,91	0,01	1,17	0,61	26,45	3,31	24,16	3,24	32,25	10,82	11,77	1,16
Euphorbiaceae																						
<i>Sebastiania brasiliensis</i>	HN	7	28,67	2,89	19,43	2,38	3,47	2,1	7,11	2	0,9	0,01	2,21	0,26	21,76	2,26	19,62	2,59	42,4	2,71	12,94	34,45

Fabaceae																						
<i>Enterolobium contortosiliquum</i>	FM	6	29,46	4,4	23,09	3,59	10,39	4,01	7,05	3,5	0,9	0,01	0,37	0,15	17,02	2,12	14,58	1,57	48,54	8,45	12,48	1,02
<i>Geoffroea decorticans</i>	BR	1	38,16	0	29,68	0	15,67	0	11,15	0	0,91	0	0,62	0	28,6	0	24,81	0	25,26	0	10,90	0,00
<i>Gleditsia amorphoides</i>	BR	2	26,73	0	18,4	0	6,19	0	6,83	0	0,91	0	2,19	0	33,05	0	29,23	0	35,02	0	13,19	0,00
	HM	4	39,05	2,14	24,48	2,73	13,62	0,84	11,41	0,12	0,92	0,01	5,16	0,5	16,53	1,37	14,41	1,65	29,97	1,05	11,72	0,24
	HN	11	34,15	6,56	24,36	6	10,9	5,4	5,78	3,01	0,92	0,01	2,26	0,47	33,14	6,18	29,51	6,36	28,3	5,96	12,58	0,71
Lauraceae																						
<i>Nectandra falcifolia</i>	HM	1	52,84	0	31,58	0	17,97	0	5,58	0	0,93	0	3,28	0	21,2	0	17,66	0	20,65	0	10,82	0,00
Moraceae																						
<i>Ficus luschnathiana</i>	BR	3	45,47	0,83	38,52	2,18	21,16	1,58	14,72	0,46	0,9	0,01	1,53	0,09	27,37	2,13	19,87	2,62	18,41	2,05	9,71	0,17
	HN	2	55,26	1,62	49,12	2,16	30,18	4,81	13,4	1,07	0,89	0	1,35	0,2	19,13	1,51	10,26	2,87	19,73	3,62	8,84	0,05
	SIC	2	63,6	3,39	48,18	3,27	24,47	0,21	9,75	1,28	0,97	0,02	3,9	2,26	8,28	0,09	5,03	0,27	17,71	4,11	9,09	0,32
<i>Maclura tinctoria</i>	FI	3	20,66	0,74	15,16	0,24	4,69	0,78	10,64	4,06	0,91	0,02	10,63	5,14	20,76	3,03	19,89	3,02	38,19	5,35	14,97	1,69
	HM	2	24,92	1,99	11	2,13	3,25	3,03	14,9	1,83	0,91	0,01	1,59	0,61	14,88	2,96	12,34	2,92	46,25	6,13	11,90	0,65
	HN	1	23,49	0	12,46	0	1,44	0	12,61	0	0,92	0	1,79	0	21,03	0	20,28	0	41,83	0	12,48	0,00
<i>Sorocea bonplandii</i>	HN	3	31,6	2,6	18,91	2,49	7,2	2,19	8,49	1,1	0,91	0,01	1,87	0,54	31,96	2,93	28,82	2,18	29,23	4,03	12,32	38,24
Myrsinaceae																						
<i>Myrsine parvula</i>	HM	1	54,36	0	37,77	0	22,84	0	13,94	0	0,91	0	3,19	0	16,48	0	14,58	0	13,93	0	9,23	0,00
	HN	1	52,14	0	40,82	0	16,79	0	13,94	0	0,92	0	3,21	0	23,39	0	20,11	0	10,6	0	9,48	0,00
Myrtaceae																						
<i>Eugenia uniflora</i>	FM	3	13,81	2,35	7,83	1,03	2,67	0,54	4,9	0,13	0,92	0,01	2,18	0,1	6,76	0,12	5,3	0,79	73,81	1,64	14,90	0,29
	HM	2	33,26	1,47	21,11	3,3	7,46	2,03	4,38	0	0,91	0	1,3	1,82	18,5	7,11	16,68	5,76	44,38	2,46	12,71	0,22
	HN	2	44,05	4	37,59	7,95	21,32	5,52	8,74	4,73	0,91	0	1,77	1,17	27,19	3,13	21,95	2,38	23,49	9,94	10,92	1,47
<i>Hexachlamys edulis</i>	BR	1	52,73	0	45,48	0	17,34	0	11,9	0	0,91	0	0,92	0	23,11	0	16,64	0	17,81	0	9,28	0,00
	CAP	2	38,29	6,46	29,83	3,86	10,86	2,69	2,29	0	0,9	0,02	1,14	0,57	29,06	1,7	27,02	4,38	31,26	1,51	12,48	0,81

	FL	1	49,06	0	37,54	0	12,89	0	2,29	0	0,91	0	1,16	0	23,24	0	19,93	0	27,57	0	11,33	0,00
	COR	1	68,71	0	60,12	0	50,75	0	10,35	0	0,91	0	2,99	0	10,24	0	4,15	0	13,79	0	8,25	0,00
	HN	3	52,41	1,72	48,47	2,24	26,95	0,05	4,78	4,25	0,92	0,01	1,02	0,81	21,71	1,6	15,94	1,9	25,85	4,86	10,52	1,06
<i>Myrcianthes pungens</i>	FI	1	27,25	0	19,32	0	6,19	0	9,23	0	0,92	0	1,48	0	7,89	0	6,36	0	55,68	0	12,58	0,00
	FM	2	22,82	10,01	18,45	6,67	8,11	3,62	5,37	2,02	0,9	0,01	1,15	0,36	5,07	1,76	3,12	1,44	67,54	13,83	13,63	1,34
	HM	2	52,96	5,12	43,41	4,51	18,32	2,02	4,84	0,69	0,9	0	1,49	0,12	9,89	1,87	6,62	1,04	34,08	5,35	10,55	0,46
	HN	4	51,73	6,3	44,69	3,33	20,3	2,04	2,58	0,59	0,91	0,01	0,91	0,73	15,01	5,05	11,61	4,6	33,16	2,95	10,94	0,85
Passifloraceae																						
<i>Passiflora sp.</i>	HN	1	33,38	0	22,2	0	5,33	0	5,59	0	0,92	0	2,17	0	19	0	17,5	0	41,36	0	12,67	0,00
Phytolacaceae																						
<i>Phytolacca dioica</i>	BR	2	45,44	3,45	34,45	9,64	15,34	8,77	9,93	1,61	0,91	0	1,78	0,51	29,96	0,35	23,93	0,74	18,91	1,61	10,57	0,01
	FM	1	29,88	0	23,75	0	16,44	0	11,42	0	0,92	0	6,44	0	14,04	0	12,18	0	40,08	0	12,97	0,00
	HM	1	50,98	0	24,9	0	13,06	0	12,37	0	0,93	0	1,75	0	20,33	0	20,33	0	14,58	0	9,56	0,00
	HN	1	46,7	0	31,93	0	12,18	0	12,28	0	0,91	0	1,32	0	25,41	0	20,12	0	19,58	0	9,95	0,00
Polygonaceae																						
<i>Ruprechtia laxiflora</i>	HM	2	55,83	0,64	38,12	1	20,16	0,47	7,19	1,36	0,92	0	1,6	0,37	15,49	1,47	11,8	1,42	23,57	1,07	9,87	23,66
	HN	2	61,56	4,11	48,63	3,3	28,94	0,13	9,51	0,51	0,91	0	1,44	0,09	22,75	1,5	16,59	1,7	10,91	1,8	8,84	37,64
<i>Grevillea robusta</i>	FL	1	8,26	0	8,13	0	9,55	0	5,61	0	0,85	0	1,48	0	9,91	0	6,72	0	77,94	0	15,23	0,00
Rutaceae																						
<i>Citrus aurantium</i>	CAP	1	23,17	0	18,08	0	5,39	0	9,48	0	0,92	0	2,43	0	18,08	0	18,08	0	46,82	0	13,18	0,00
	FL	1	23,8	0	15,91	0	5,71	0	9,48	0	7,3	0	0,03	0	17,53	0	15,05	0	51,64	0	12,60	0,00
	HM	1	37,75	0	22,53	0	8,6	0	3,6	0	0,91	0	2,19	0	21,5	0	19,56	0	36,91	0	12,54	0,00
	HN	2	39,91	1,89	27,61	1,05	7,04	2,05	12,52	0,67	0,9	0	0,87	0,24	24,53	2,01	19,97	2,16	26,72	3,63	10,54	0,04
	CAS	2	20,96	0,19	17,44	0,36	1,06	0,6	2,9	0	0,91	0,02	2,75	1,48	7,42	1,6	6,5	1,69	66,89	2,98	14,58	0,33
Salicaceae																						
<i>Salix</i>	FL	2	28,56	0	20,64	0	8,99	0	7,36	0	0,9	0,04	2,98	1,3	20,22	2,37	18,56	2,37	42,53	3,67	13,07	27,20

<i>humboldtiana</i>	HN	4	42,83	2,9	35,4	2,65	22,21	3,63	7,73	2,39	0,93	0,01	2,42	0,46	23,39	4,5	17,23	4,09	29,8	6,88	11,35	56,33
Sapindaceae																						
<i>Allophylus edulis</i>	FM	1	31,83	0	19,84	0	12,25	0	4,12	0	0,91	0	6,32	0	0,1149	0	7,69	0	50,03	0	13,96	0,00
Sapotaceae																						
<i>Chrysophyllum marginatum</i>	FM	2	11,99	5,58	6,35	0,93	5,19	2,14	5,75	0	0,92	0	3,88	0,84	6,43	0,82	5,25	0,4	73,13	6,03	15,31	0,42
	HM	2	41,75	0,1	23,26	3,54	7,94	0,46	2,36	2,45	0,9	0,01	4,44	0,15	13,43	2,05	11,66	2,86	39,79	0,46	12,79	0,45
	HN	4	44,82	7,74	39,57	8,27	19,02	7,44	6,29	0,91	0,91	0,01	2,06	0,92	22,32	3,93	17	3,5	29,82	7,31	11,30	1,14

Tabla anexo 8. Resultados del LMM para los composición nutricional de los alimentos (N=147). Consideramos como factor fijo “estructura” (10 niveles: BR, brote; CAP, capullo; CAS, cáscara; COR, corteza; FI, fruto inmaduro; FL, flor; FM, fruto maduro; HM, hoja madura; HN, hoja nueva; SIC, sicono) y como factor aleatorio “especie” (27 niveles). El mejor modelo fue, en todos los caso, con la función de varianza “identidad (estructura)” y sin estructura para la matriz de covarianza residual.

Variable dependiente	Variables independientes	GL	F	p	AIC	Sigma
%FDN	Intercept	1/111	330,34	<0,0001	-278,35	0,14
	Estructura	9/111	10,62	<0,0001		
%FDA	Intercept	1/111	156,36	<0,0001	-277,56	0,14
	Estructura	9/111	10,35	<0,0001		
%Lignina	Intercept	1/111	69,39	<0,0001	-346,02	0,06
	Estructura	9/111	7,16	<0,0001		
%Lípidos	Intercept	1/111	50,63	<0,0001	-837,38	0,01
	Estructura	9/111	14,33	<0,0001		
%Proteína cruda	Intercept	1/111	395,12	<0,0001	-405,44	0,02
	Estructura	9/111	35,06	<0,0001		
%Proteína disponible	Intercept	1/111	235,80	<0,0001	-400,92	0,02
	Estructura	9/111	29,40	<0,0001		
%CNE	Intercept	1/111	305,48	<0,0001	-221,81	0,14
	Estructura	9/111	9,96	<0,0001		
Energía Metabolizable (KJ/g)	Intercept	1/111	1829,80	<0,0001	458,07	1,31
	Estructura	9/111	12,45	<0,0001		

Tabla anexo 9. Resultados del LMM para el consumo diario de macronutrientes y Energía. Consideramos como factor fijo “grupo” (2 niveles), “sexo” (2 niveles) y “mes” (7 niveles) y como factor aleatorio “individuo” (6 niveles, dado que para este análisis se utilizó la información de los individuos que tenían registros completos en todos los meses).

Variable dependiente	Variables independientes	GL	F	p	AIC	Sigma	Estructura de la matriz de covarianza residual	Función de varianza
Consumo %FDN	Intercept	1/12	132,771	<0,0001	156,72	5,97	Errores independientes	Identidad (mes)
	Grupo	1/2	0,002	0,966				
	Mes	6/12	3,69E+01	<0,0001				
	Sexo	1/2	1,04	0,415				
	Grupo × Mes	6/12	2,631	0,073				
	Mes × Sexo	6/12	1,695	0,206				
	Grupos × Sexo	1/2	0,01	0,929				
	Grupo × Mes × Sexo	6/12	6,383	0,003				
Consumo	Intercept	1/12	130,7545	<0,0001	151,58	3,94	Autorregresiva	Identidad

%FDA	Grupo	1/2	0,0362	0,867			de orden 1 (individuo)	(mes)
	Mes	6/12	172,6411	<0,0001				
	Sexo	1/2	1,1101	0,403				
	Grupo × Mes	6/12	9,9839	4E-04				
	Mes × Sexo	6/12	4,4607	0,013				
	Grupos × Sexo	1/2	2,50E-06	0,999				
	Grupo × Mes × Sexo	6/12	3,2362	0,04				
Consumo %Lignina	Intercept	1/12	284,1827	<0,0001	135,62	1,72	Errores independientes	Identidad (mes)
	Grupo	1/2	0,0581	0,832				
	Mes	6/12	59,8363	<0,0001				
	Sexo	1/2	4,7579	0,161				
	Grupo × Mes	6/12	3,5157	0,03				
	Mes × Sexo	6/12	3,8382	0,023				
	Grupos × Sexo	1/2	0,0217	0,897				
	Grupo × Mes × Sexo	6/12	0,7536	0,619				
Consumo %Lípidos	Intercept	1/12	86,944	<0,0001	80,96	0,36	Autorregresiva de orden 1 (individuo)	Sin modelar
	Grupo	1/2	0,1618	0,726				
	Mes	6/12	34,3229	<0,0001				
	Sexo	1/2	0,8706	0,449				
	Grupo × Mes	6/12	6,7212	0,003				
	Mes × Sexo	6/12	2,2434	0,11				
	Grupos × Sexo	1/2	0,1888	0,706				
	Grupo × Mes × Sexo	6/12	4,7473	0,011				
Consumo %Proteína disponible	Intercept	1/12	129,998	<0,0001	133,20	2,34	Errores independientes	Identidad (mes)
	Grupo	1/2	0,012	0,922				
	Mes	6/12	56	<0,0001				
	Sexo	1/2	0,434	0,578				
	Grupo × Mes	6/12	6,183	0,004				
	Mes × Sexo	6/12	1,075	0,429				
	Grupos × Sexo	1/2	0,011	0,926				

	Grupo × Mes × Sexo	6/12	1,798	0,182				
Consumo %CNE	Intercept	1/12	368,4204	<0,0001	172,85	2,87	Errores independientes	Identidad (mes)
	Grupo	1/2	0,0414	0,858				
	Mes	6/12	46,2619	<0,0001				
	Sexo	1/2	0,0653	0,822				
	Grupo × Mes	6/12	12,3534	2E-04				
	Mes × Sexo	6/12	5,2839	0,007				
	Grupos × Sexo	1/2	0,1139	0,768				
	Grupo × Mes × Sexo	6/12	4,5664	0,012				
Consumo Energía Metabolizable (KJ/g)	Intercept	1/12	428,4332	<0,0001	264,97	98,30	Errores independientes	Identidad (mes)
	Grupo	1/2	0,0019	0,969				
	Mes	6/12	38,9231	<0,0001				
	Sexo	1/2	0,5503	0,536				
	Grupo × Mes	6/12	8,2656	0,001				
	Mes × Sexo	6/12	3,899	0,022				
	Grupos × Sexo	1/2	0,0149	0,914				
	Grupo × Mes × Sexo	6/12	1,683	0,208				
Consumo Proteína disponible (KJ/g)	Intercept	1/12	129,9983	<0,0001	212,11	39,1309	Errores independientes	Identidad (mes)
	Grupo	1/2	0,0124	0,922				
	Mes	6/12	55,9996	<0,0001				
	Sexo	1/2	0,4344	0,578				
	Grupo × Mes	6/12	6,1833	0,004				
	Mes × Sexo	6/12	1,075	0,429				
	Grupos × Sexo	1/2	0,0109	0,926				
	Grupo × Mes × Sexo	6/12	1,7985	0,182				