

**AVANCES Y PERSPECTIVAS
EN LA INVESTIGACIÓN DE LOS
BOSQUES TROPICALES Y SUS ALREDEDORES:
LA REGIÓN DE LOS TUXTLAS**



Víctor Hugo Reynoso
Rosamond I. Coates
María de Lourdes Vázquez Cruz
(Editores)

CAPÍTULO 16

LOS EFECTOS DE LA FRAGMENTACIÓN DEL HÁBITAT SOBRE LAS POBLACIONES DE MONOS AULLADORES DE MANTO EN LOS TUXTLAS: UNA VISIÓN INTEGRADA

Jurgi Cristóbal-Azkarate^{1,2}, Pedro Américo D. Dias³, Sira Vegas-Carrillo⁴, Blanca Hervier⁴, Jacob Dunn^{1,2}, Norberto Asensio^{5,6}, Ernesto Rodríguez Luna² y Joaquim J. Veà i Baró³⁺

1. Department of Biological Anthropology, University of Cambridge, Cambridge, Reino Unido.

2. Centro de Investigaciones Tropicales, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz, México.

3. Instituto de Neuroetología, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz, México.

4. Centre Especial de Recerca en Primats, Universitat de Barcelona, España.

5. Faculty of Environment and Resource Studies, Mahidol University, Nakhon Pathom, Tailandia.

6. Conservation Genetics and Ecology Group, Institute of Molecular Biosciences, Mahidol University, Nakhon Pathom, Tailandia.

Correspondencia: jca40@cam.ac.uk

RESUMEN

Desde finales de los años 90, un grupo de estudiantes e investigadores del Centre de Recerca en Primats de la Universitat de Barcelona y de la Universidad Veracruzana, hemos estudiado los efectos de la vida en fragmentos de selva sobre los monos aulladores desde una perspectiva multidisciplinaria, enfocándonos en el estudio de distintos aspectos de la biología de la especie. A lo largo de este capítulo, presentamos evidencias de que este fenómeno afecta a la demografía y dinámica poblacional, al comportamiento social y a las estrategias de forrajeo de esta especie. Nuestros

estudios indican que las transformaciones del hábitat pueden estar afectando negativamente a la salud de los monos aulladores, lo que podría estar poniendo en riesgo la viabilidad a largo plazo de sus poblaciones.

Palabras clave: *Alouatta palliata*, demografía, endocrinología, conducta, parasitismo

INTRODUCCIÓN

La principal amenaza para la conservación de muchas especies de primates es la pérdida, transformación y fragmentación de su hábitat (Cowlshaw y Dunbar, 2000). Este es el caso del mono aullador de manto mexicano (*Alouatta palliata mexicana*), cuya distribución original abarcaba desde el sudeste mexicano (excluyendo la Península de Yucatán) hasta el sur de Guatemala, pero que en la actualidad se encuentra en gran medida restringida a una serie de reservas aisladas y áreas no protegidas, todas ellas altamente fragmentadas (Rodríguez-Luna et al., 1996). Como consecuencia, la subespecie está clasificada como en peligro crítico de extinción (Cuarón et al., 2008), lo cual hace urgente tomar medidas que garanticen su conservación. Estas medidas tendrán que considerar a las poblaciones de mono aullador mexicano afectadas por la fragmentación de su hábitat.

Para poder diseñar estrategias de conservación para *A. palliata mexicana* en el paisaje fragmentado, es necesario conocer la forma en que la vida en fragmentos de selva afecta a los monos aulladores, así como su capacidad de adaptación a este fenómeno. Esta problemática llamó la atención de los biólogos hace ya algún tiempo (Estrada, 1982; Rodríguez-Luna et al., 1987), pero ha

sido en los últimos años cuando hemos presenciado un incremento importante en el número de publicaciones que estudian este fenómeno. La inmensa mayoría de los trabajos sobre el mono aullador en hábitat fragmentado se han realizado en Los Tuxtlas. De forma general, estos trabajos se pueden englobar en dos grupos, aquellos que buscan relacionar la presencia y abundancia de aulladores con las características de los fragmentos y del paisaje (Estrada y Coates-Estrada, 1996; Cristóbal-Azkarate et al., 2005; Anzures-Dadda y Manson, 2007; Arroyo-Rodríguez et al., 2007, 2008); y, aquellos que analizan cómo vivir en un fragmento repercute sobre la dieta y el patrón de actividad de los aulladores (ver Cristóbal-Azkarate y Arroyo-Rodríguez, 2007). Otros trabajos con monos aulladores en fragmentos han estudiado las parasitosis (Villanueva-Jiménez, 1988; Trejo-Macias et al., 2007), las relaciones interespecíficas (Asensio y Marín, 2002; Asensio et al., 2007b) e intraespecíficas (Dias y Rodríguez-Luna, 2003; 2005a; 2005b; 2006; Dias et al., 2008; Cristóbal-Azkarate et al., 2004; 2006; 2007; Arroyo-Rodríguez et al., 2007) y el desarrollo demográfico (Asensio et al., 2008).

Uno de los grupos de investigación que en estos últimos años se ha sumado al estudio del efecto del paisaje fragmentado en los monos aulladores de Los Tuxtlas, es el compuesto por el Centre de Recerca en Primats de la Universidad de Barcelona y la Universidad Veracruzana. Quizás, la característica más distintiva de nuestro grupo es que hemos intentado abordar el problema desde una perspectiva multidisciplinaria, enfocándonos a distintos aspectos de la biología de la especie. En este capítulo repasaremos los distintos trabajos que hemos realizado en la zona, buscando dar una visión integrada de la forma en que la vida en fragmentos afecta a los monos aulladores de manto mexicanos y sobre sus respuestas a los cambios impuestos por este fenómeno. Estos trabajos en su mayoría ya están publicados, y otros están en vía de publicación o en forma de tesis doctoral.

DEMOGRAFÍA

Una de las primeras tareas a la que nos dimos fue la de realizar un censo demográfico para conocer el estado de las poblaciones de monos aulladores en un hábitat

fragmentado, así como determinar las características de los fragmentos que influyen en la presencia y abundancia de aulladores. Buscamos grupos de aulladores en distintas zonas en el norte de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, hasta que finalmente establecimos nuestra zona de estudio, aproximadamente 7,500 ha localizadas junto a la comunidad de Montepío, al noreste de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, UNAM (Cristóbal-Azkarate et al., 2005). Elegimos este paisaje por presentar fragmentos de selva con características biogeográficas y de perturbación variadas, pero una edad de aislamiento similar entre los 22 y 32 años (Cristóbal-Azkarate, 2004). Esto nos permitió analizar con mayor claridad la forma en que afecta a los monos aulladores el vivir en un fragmento.

Censamos un total de 316 monos aulladores entre 104 machos grupales adultos, 11 machos solitarios adultos, 138 hembras grupales adultas, 28 juveniles y 35 infantes; y 43 grupos, los cuales habitaban 15 fragmentos de selva. Encontramos que los monos aulladores vivían en densidades poblacionales muy altas, el doble del valor reportado para la especie (e.g. Chapman y Balcomb, 1998) y habitaban en fragmentos de selva muy pequeños y degradados. El 50% de los fragmentos eran menores a 10 ha y el área basal media de los árboles presentes en 63% de los fragmentos era menor que el de los árboles de la selva continua de la estación Los Tuxtlas de la UNAM (Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006).

Encontramos que en los grupos de monos aulladores el número de hembras con inmaduros era muy bajo, prácticamente un tercio del valor medio reportado para la especie (Chapman y Balcomb, 1998), y que en el 60% de las subpoblaciones (definidas como el conjunto de aulladores habitando un mismo fragmento) y en el 65% de los grupos no había juveniles. Todo esto era indicativo de una alta mortalidad de infantes que atribuimos a una baja disponibilidad de alimento en los fragmentos, ya que ésta parece ser uno de los principales reguladores demográficos de los monos aulladores (Otis et al., 1981; Milton, 1982). La disminución en la disponibilidad de alimento ha sido relacionado con altas densidades poblacionales (Fowler, 1987) y con hábitats pequeños y degradados (Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006).

circunstancias que se dan en nuestra zona de estudio. Apoyando la idea de que existe una carencia de alimento en los fragmentos, encontramos que el tamaño de los grupos de aulladores era muy pequeño, equivalente a la mitad del valor promedio de la especie (Chapman y Balcomb, 1998), una respuesta a la fragmentación del hábitat descrita anteriormente en otras poblaciones de monos aulladores (Gaulin et al., 1980; Chapman, 1989). Por otra parte, también cabe la posibilidad de que éste sea el tamaño típico en las poblaciones de *A. palliata mexicana*.

Finalmente, encontramos que el conjunto de variables biogeográficas y florísticas de los fragmentos que mejor predecían la presencia y abundancia de individuos eran el tamaño de fragmento y el índice Shannon de diversidad florística. En los fragmentos de estudio, la mayor diversidad florística se asoció a la presencia de vegetación secundaria, lo que sugiere que, en nuestro paisaje, la vegetación secundaria podría ser beneficiosa para la supervivencia de los monos aulladores. Este efecto positivo derivaría de que los aulladores responden a la reducción en la disponibilidad de alimentos incrementado el consumo de hojas (Juan et al., 2000; Asensio et al., 2007a; Dunn et al., 2009), y de que la vegetación secundaria tiene una mayor producción de hojas y que son además de alta calidad (Coley, 1983; Coley et al., 1985). Por otra parte, los fragmentos de selva más grandes serían los que más alimento tendrían, lo cual explicaría la presencia y mayor abundancia de monos aulladores en ellos.

MIGRACIONES

Una de las observaciones que más llamó nuestra atención durante los censos que realizamos, incluyendo el reportado en Cristóbal-Azkarate et al. (2005), fue que todos los individuos solitarios eran adultos y que todos, excepto una hembra, eran machos (Cristóbal-Azkarate et al., 2004). El patrón de dispersión típico de *A. palliata* es bisexual, y se da cuando los individuos son subadultos (Clarke, 1990; Glander, 1992; Clarke y Glander, 2008). Estos pueden pasar varios años viviendo solitarios antes de unirse a otro grupo o formar uno nuevo (Glander, 1992), por lo que la población

de individuos solitarios debería estar compuesta por machos y hembras, tanto adultos como subadultos. El sesgo en la edad y sexo de los solitarios observados, junto a la baja proporción de machos por hembra en los grupos, sugería que, tanto los machos como las hembras, estaban abandonando sus grupos a edades más avanzadas y a tasas menores que en otras poblaciones (Cristóbal-Azkarate et al., 2005).

Estas observaciones nos llevaron a estudiar si la fragmentación del hábitat podría estar afectando a los procesos migratorios de los monos aulladores en el paisaje fragmentado de Los Tuxtlas. Para ello, primero analizamos si las numerosas lesiones de los solitarios (cicatrices, colas cortadas, dedos rotos) que observamos durante los censos eran atribuibles a episodios migratorios (Cristóbal Azkarate et al., 2004). Esta posible relación se debe a que la entrada de los machos solitarios en los grupos está asociada a intensas peleas con los machos residentes, las cuales pueden incluso resultar en la muerte de alguno de ellos (Glander, 1992).

Encontramos que el 22% de los machos grupales censados presentaban heridas ($N = 76$), de las cuales el 87% eran faciales, resultado típico de las peleas cara a cara de los machos (Crockett, 1984; Crockett y Pope, 1988), mientras que sólo el 3% de las hembras residentes presentaban heridas ($N = 108$), y ninguno de los solitarios ($N = 17$) ni inmaduros ($N = 53$) presentaban lesiones. El hecho de que prácticamente los únicos individuos con heridas fueran los machos residentes, y que estas heridas estuvieran sobre todo localizadas en la cara sugería que, efectivamente, eran consecuencia de peleas asociadas a migraciones y no de caídas u otro tipo de sucesos.

Las migraciones en el paisaje fragmentado pueden darse entre grupos habitando el mismo fragmento o entre fragmentos distintos. Confirmando que las heridas eran indicativas de episodios migratorios, encontramos que las variables demográficas y biogeográficas que mejor predecían la incidencia de lesiones eran el número de grupos en el fragmento y la distancia al fragmento más cercano habitado por monos aulladores, de forma que la incidencia era mayor cuantos más grupos había en los fragmentos y cuanto menos aislados estaban.

Una vez establecida la relación entre las heridas y los episodios migratorios, analizamos la distribución de heridas en la población, y encontramos que el 65% ($N = 11$) de las poblaciones censadas no presentaban ninguna herida. Esto, junto al sesgo en el sexo y edad de los individuos solitarios que censamos, sugería que la fragmentación del hábitat original de los aulladores en Los Tuxtlas podría estar afectando a sus procesos migratorios. Por el contrario, observaciones recientes basadas en el monitoreo a largo plazo de los grupos de monos aulladores indican que, al menos en nuestro paisaje de estudio, los procesos de dispersión son frecuentes (Cristóbal-Azkarate et al., 2015). Esto es clave para reducir los efectos negativos de la endogamia.

HORMONAS Y MACHOS SOLITARIOS

La entrada de los machos solitarios a los grupos a menudo genera intensas peleas entre los machos. Esto se debe a que los machos residentes responden agresivamente contra los machos solitarios, ya sea con vocalizaciones o con persecuciones y peleas (Glander, 1992; Dias et al., 2010). Por el contrario, a pesar de que los machos solitarios pueden atacar a los inmaduros e incluso matarlos (Clarke, 1983; Glander, 1992), las hembras no repelen de forma agresiva a los machos solitarios –aunque alguna vez las hemos visto vocalizar junto a los machos grupales contra los machos solitarios.

Para analizar si las distintas respuestas conductuales de los machos y las hembras grupales estaban acompañadas por respuestas hormonales distintas, colectamos heces de nueve grupos de monos aulladores habitando seis fragmentos de selva, y analizamos sus concentraciones de glucocorticoides y testosterona (Cristóbal-Azkarate et al., 2006, 2007). Estudios previos con distintas especies han reportado incrementos en los niveles de testosterona y de agresiones en respuesta a situaciones que amenazan el éxito reproductivo de los machos, lo que ha venido a llamarse la 'hipótesis de desafío' (*challenge hypothesis*; Wingfield et al., 1997). Por otra parte, varios estudios indican que la expresión del despliegue de estrategias de afrontamiento activas-agresivas frente a estrategias pasivas-no agresivas está acompañada de niveles de glucocorticoides menores (Henry y Meehan, 1981; Koolhaas et al., 1999).

Debido a la dificultad de presenciar interacciones entre machos solitarios y aulladores grupales, utilizamos como medida indirecta la densidad de machos solitarios en los fragmentos. Predijimos que cuanto mayor fuera la densidad de solitarios, mayor sería la tasa de interacción (visual, auditiva u olfativa) entre ellos y con los grupos, lo que se traduciría en mayores niveles de testosterona en los machos y de glucocorticoides en las hembras. Confirmando nuestra predicción, encontramos que las densidades de machos solitarios en los fragmentos de selva estaban relacionadas positivamente con los niveles de testosterona de los machos y los niveles de glucocorticoides de las hembras, pero no encontramos ninguna relación significativa de esta variable con los niveles de glucocorticoides de los machos (Fig. 1). Estos resultados sugieren que las respuestas conductuales distintas de machos y hembras de monos aulladores grupales ante la presencia de machos solitarios se acompañan de respuestas hormonales diferenciadas: las hembras responden de forma pasiva lo cual se acompaña con una respuesta de estrés (aumento en niveles de glucocorticoides), mientras que los machos responden de forma activa, lo cual se acompaña con un incremento de sus niveles de testosterona.

Por último, es importante resaltar que las altas densidades y el pequeño tamaño de los fragmentos en Los Tuxtlas (Cristóbal-Azkarate et al., 2005) podrían estar favoreciendo la proximidad y contacto entre los machos solitarios y los aulladores residentes, lo cual resultaría en niveles crónicamente altos de glucocorticoides y testosterona. Si tal fuera el caso, los niveles crónicamente altos de glucocorticoides (Munk et al., 1984; Pride, 1995a; Wasser et al., 2000) y testosterona (Zuk y McKean, 1996; Buck y Barnes, 1999; Moore y Wilson, 2002; Owens, 2002; Ellison, 2003), podrían afectar negativamente a la salud y viabilidad de las subpoblaciones.

RELACIONES SOCIALES

Nuestros estudios, junto a otros realizados en la Isla Agaltepec (Dias y Rodríguez-Luna, 2003, 2005a, b, 2006; Dias et al., 2008, 2010), indican que la modificación de los procesos migratorios de los machos *Alouatta palliata*, resulta en alteraciones en la estructura social, en

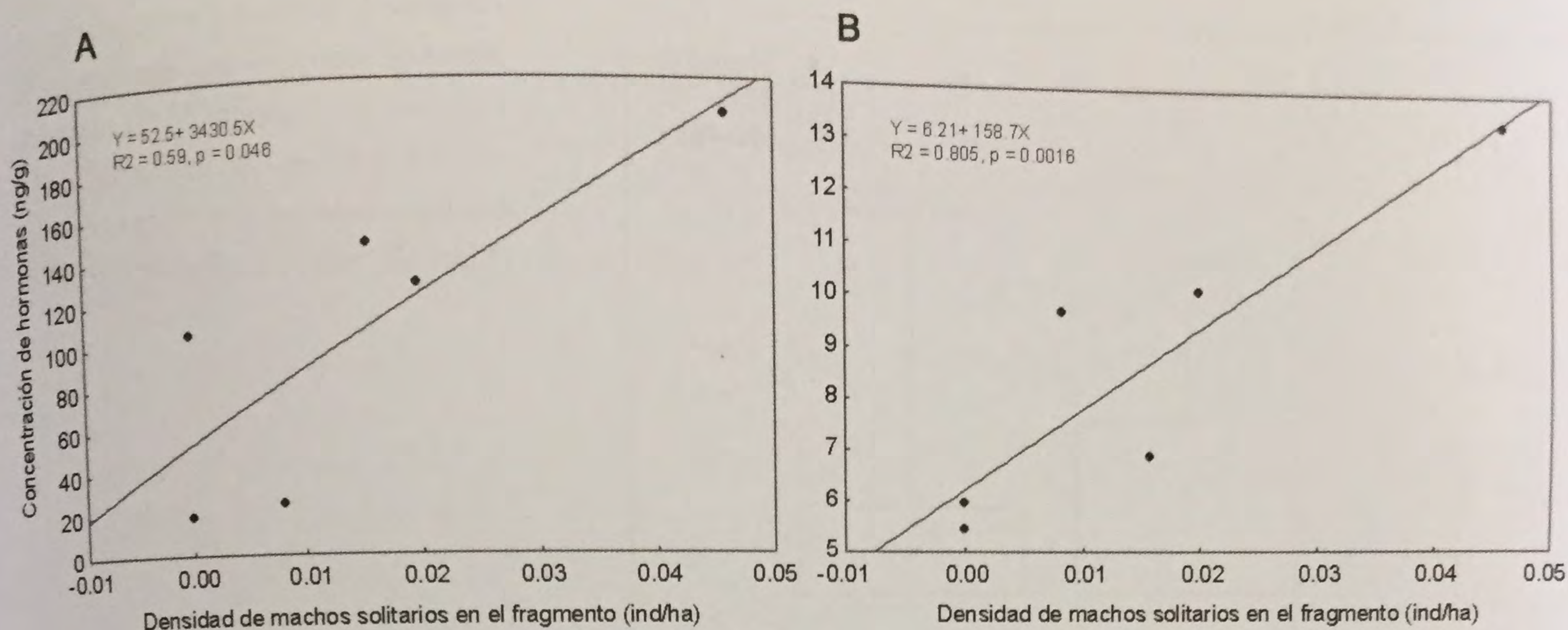


Figura 1. Regresiones lineales relacionando la densidad de machos solitarios por fragmento (ind/ha) y la concentración media (ng/g) de glucocorticoides fecales en hembras residentes (A) y testosterona en machos residentes (B).

los niveles de testosterona, y en la incidencia de lesiones físicas. Sin embargo, se desconocían las consecuencias de estos procesos sobre las relaciones sociales de los machos. Además, estudios en otras localidades indican que diferencias en el número de machos por grupo y en los patrones de dispersión por sexo podrían explicar variaciones en el régimen de competencia, directa o indirecta, establecida entre los machos (Zucker y Clarke, 1986; Wang y Milton, 2003).

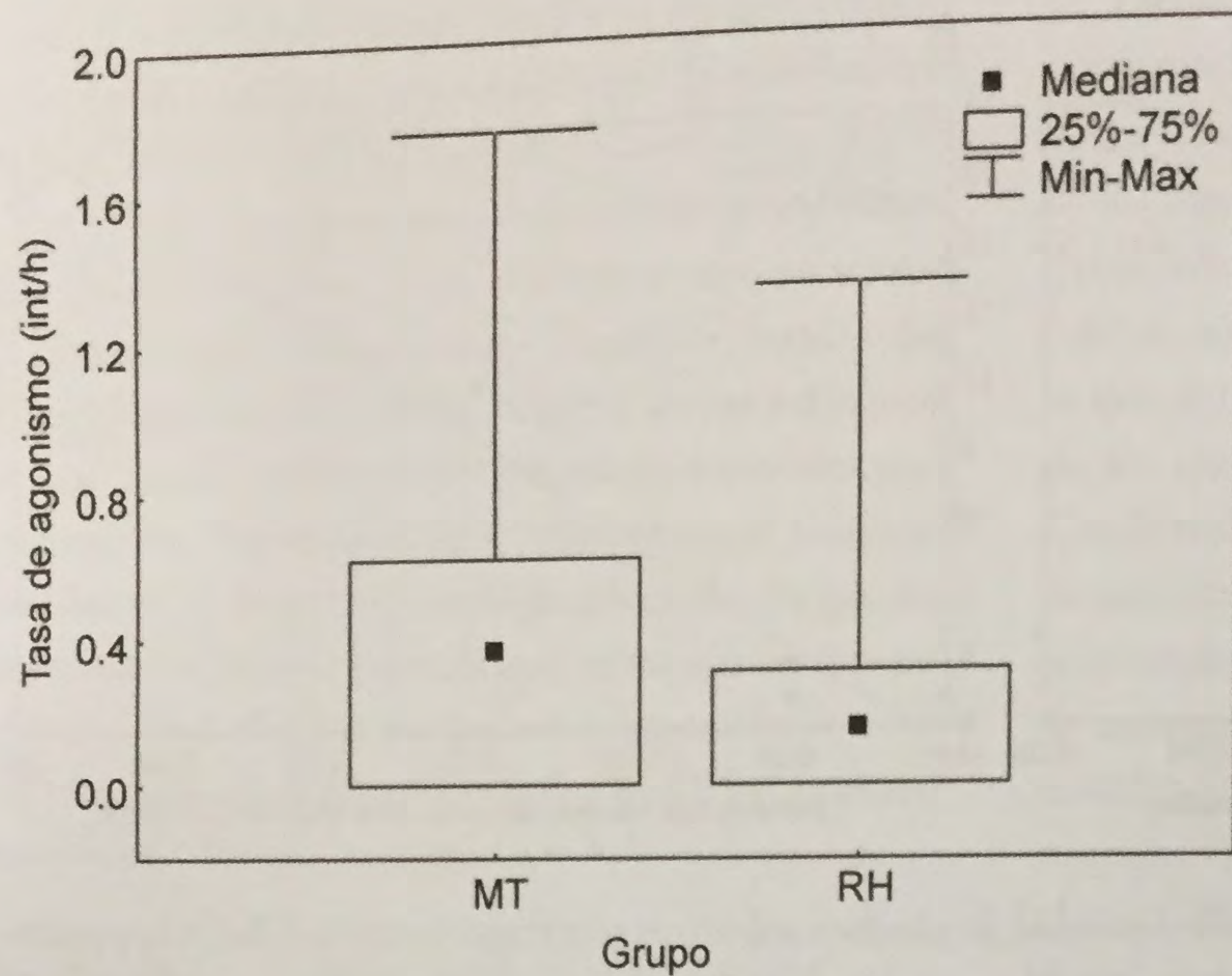
Para entender mejor las consecuencias de la vida en fragmentos de la selva sobre las relaciones intragrupalas de los machos, diseñamos un estudio cuyo objetivo específico fue investigar si las relaciones sociales intragrupalas de los machos eran primordialmente determinadas por la ocurrencia de inmigraciones recientes de machos, por el número de machos grupales, por las variaciones en la calidad del hábitat, y/o por los patrones de dispersión por sexo (Dias, 2007). La calidad del hábitat se midió en función del área, aislamiento, distancia al poblado más cercano, riqueza de especies arbóreas, diversidad de especies arbóreas, porcentaje de especies arbóreas primarias y área basal de los árboles.

A lo largo de ≈ 750 horas de observación, estudiamos las interacciones sociales y relaciones espaciales entre los machos adultos de dos grupos (MT y RH). Ambos

grupos tenían el mismo número de machos y patrones de dispersión por sexo similares, pero presentaban notables diferencias en términos de calidad del hábitat. Además, el grupo que vivía en condiciones de mayor perturbación ambiental había sido invadido recientemente por una coalición de machos (MT).

En el grupo invadido, encontramos una gran inestabilidad en las relaciones sociales de los machos reflejada en cambios frecuentes en las relaciones jerárquicas, en altas tasas de interacciones agonísticas (i.e. conductas establecidas entre individuos en contexto agresivo), y en la ocurrencia de episodios de agonismo intenso (i.e. conductas agresivas que involucran contacto físico entre los agonistas). En estos tres indicadores de las relaciones sociales, los dos grupos presentaron diferencias significativas entre sí (tasas de agonismo intenso: MT = 0.028 interacciones/hora; RH = 0.003 interacciones/hora; Fig. 2).

Para poder discriminar entre los efectos de las inmigraciones y de las variaciones en la calidad del hábitat sobre el comportamiento de los machos, realizamos comparaciones entre los grupos en diferentes momentos. En el grupo MT el agonismo intenso se restringió temporalmente a los primeros meses después de la invasión, y hacia el final del estudio las relaciones jerárquicas se



< **Figura 2.** Variación entre grupos en la tasa de interacciones agonísticas. El agonismo fue más alto en el grupo que vivía en el hábitat de menor calidad y que había sido invadido recientemente (Mann-Whitney $z = 2.898$, $p < 0.01$).

volvieron más consistentes y la tasa de agonismo disminuyó (Fig. 3). En ese momento, varios indicadores de las relaciones sociales de los machos fueron similares entre los dos grupos. Nuestros resultados sugieren que la ocurrencia de inmigraciones y, sobre todo, el tiempo transcurrido desde éstas, es la variable que mejor explica las variaciones en las relaciones sociales de los machos.

En conclusión, este trabajo nos permitió demostrar que la invasión de los grupos por machos inmigrantes resulta en inestabilidad grupal a nivel social, que se puede prolongar por varios meses después de la invasión (≈ 5 meses). Es importante notar que variaciones en la conducta de los machos no pudieran ser directamente relacionadas con diferencias en la calidad del hábitat. Sin embargo, y tal como se discutió anteriormente, la heterogeneidad ambiental resultante de la fragmentación podría resultar en variaciones en la frecuencia de intentos de invasión de los grupos; de este modo, la ocurrencia de periodos de inestabilidad grupal, y por tanto en las relaciones sociales entre los machos, se relaciona indirectamente con los efectos de la fragmentación del hábitat.

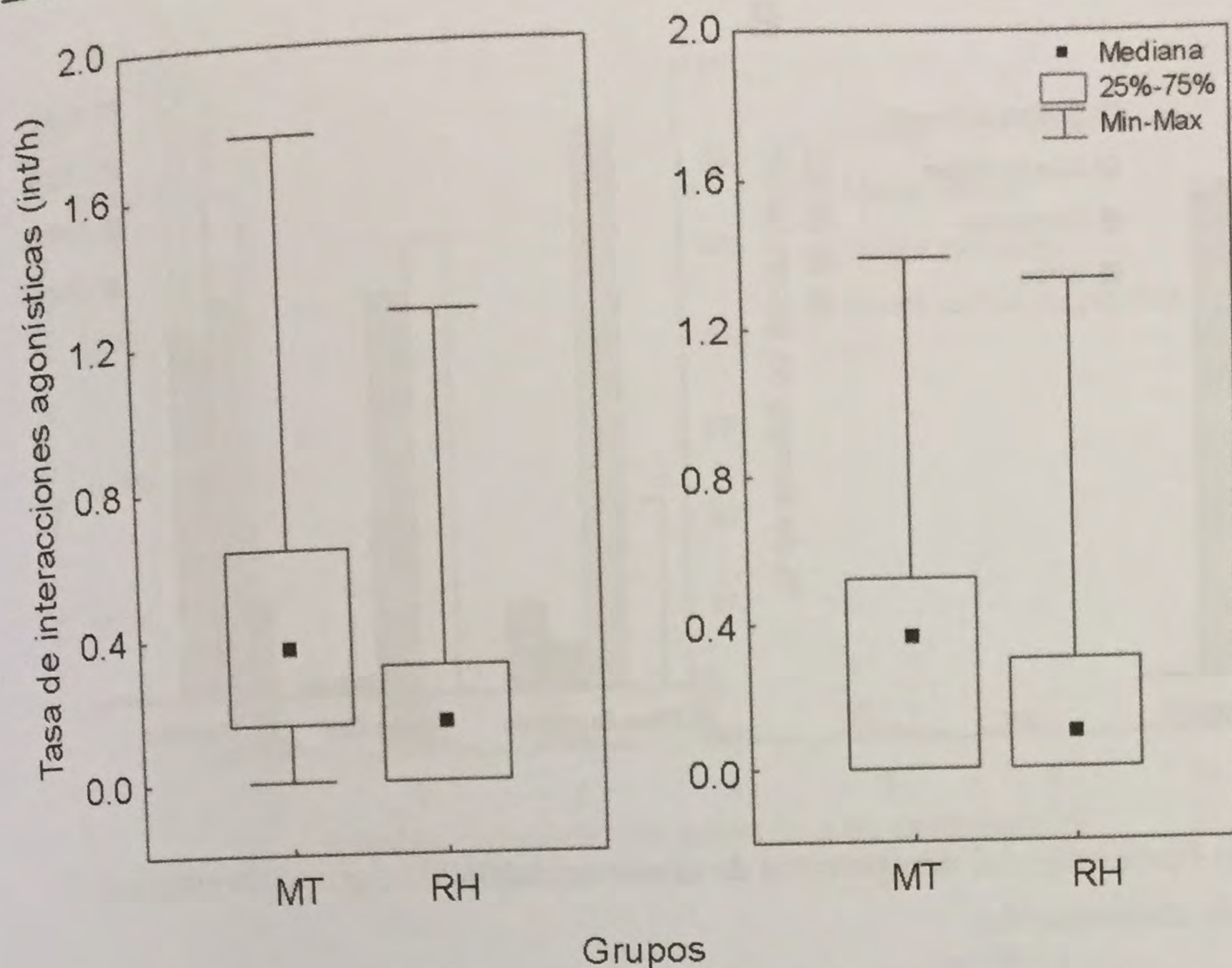
FORRAJEJO

Uno de los aspectos más importantes a la hora de evaluar los efectos de la vida en fragmentos de selva sobre

los monos aulladores es el estudio de su dieta y patrón de forrajeo, debido al vínculo directo entre la dieta y la supervivencia de los animales.

Los monos aulladores (*Alouatta* spp.) son consumidores primarios que comen principalmente hojas y fruta, aunque también flores, pecíolos, ramas y otras partes vegetales (Neville et al., 1988). Aunque presentan un alto grado de folivoría en su dieta, los monos aulladores no disponen de especializaciones morfológicas en su aparato digestivo para el procesamiento de hojas (Milton, 1980), y compensan la ausencia de adaptaciones morfológicas a través de adaptaciones conductuales. Varios estudios indican que los monos aulladores optimizan su forrajeo: 1) siendo selectivos y evitando alimentos ricos en fibra no digerible (Milton, 1980; 1982); comiendo diariamente tanto frutas como hojas para obtener una mezcla óptima de energía y nutrientes (Milton, 1980, 1998); y 3) reduciendo su gasto energético a través de una minimización de la emisión de conductas sociales, de largos periodos de descanso y de desplazamientos dirigidos y organizados alrededor de fuentes alimenticias principales (Milton, 1980).

Para estudiar la forma en que la vida en fragmentos afecta al forrajeo de los aulladores, estudiamos la dieta y los presupuestos de tiempo de tres grupos viviendo en condiciones muy dispares: (1) Playa Escondida, un

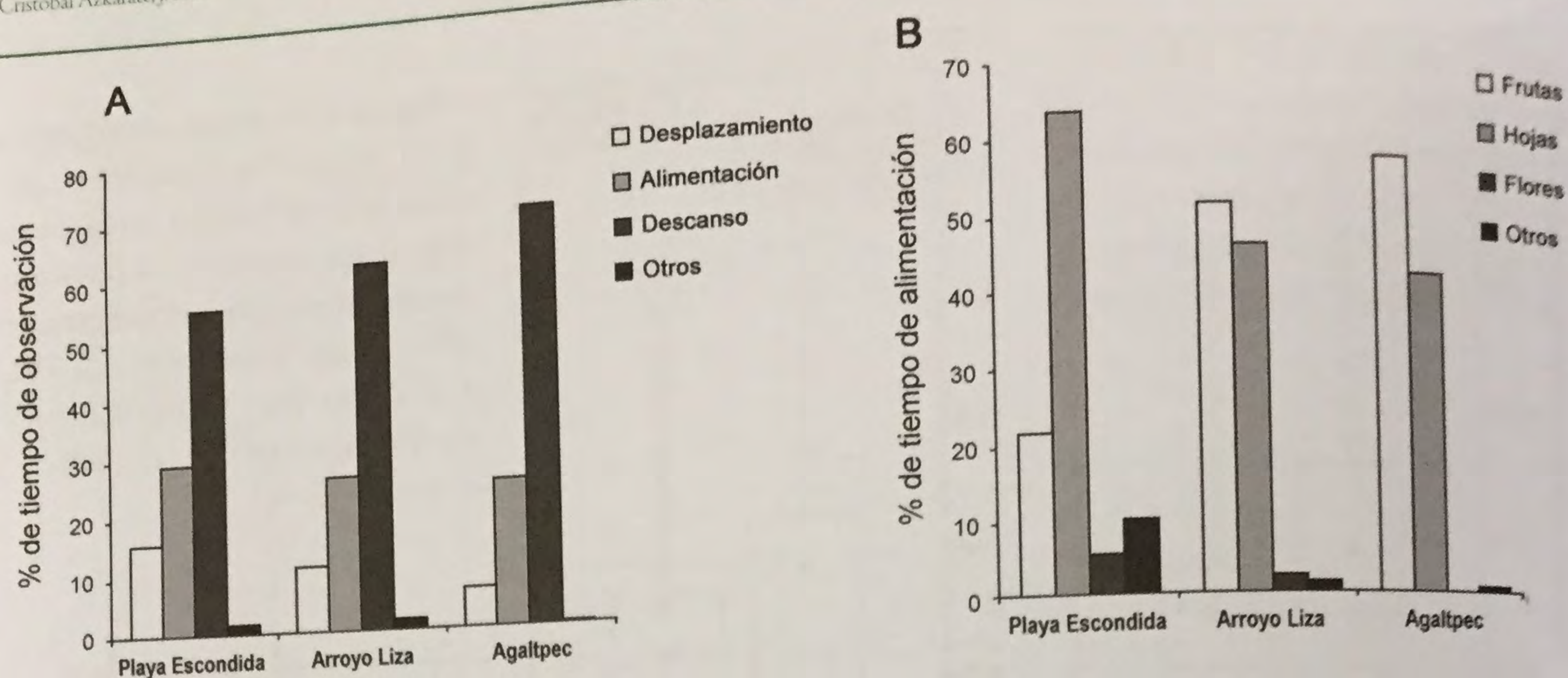


< **Figura 3.** Variación entre grupos en la tasa de interacciones agonísticas en diferentes momentos. Solamente existieron diferencias significativas al inicio del estudio (P1: Mann-Whitney $z = 2.382$, $p < 0.01$; P2: Mann-Whitney $z = 1.636$, $p > 0.05$).

grupo de siete individuos, con un ámbito hogareño de 14.7 ha y un alto grado de conservación; (2) Arroyo Liza, un grupo de seis individuos habitando un fragmento de 1.3 ha con un alto grado de perturbación; y (3) Agaltepec, un grupo de 59 individuos habitando una isla de 8.5 ha, de las cuales ocupan 6.2 ha de selva en regeneración. Tomamos el grupo de Playa Escondida como control, por vivir bajo condiciones coincidentes con las reportadas para hábitats no-transformados, y analizamos la respuesta a la baja disponibilidad de alimentos resultante de las altas densidades poblacionales, gran tamaño grupal, y degradación del hábitat en Agaltepec y Arroyo Liza. La respuesta del grupo Agaltepec fue un incremento en el consumo de hojas y otras partes vegetales, así como la explotación de fuentes alimenticias no arbóreas, como enredaderas y lianas. Estos cambios en la dieta se acompañaron de un incremento en el tiempo de alimentación y desplazamiento y una reducción en el tiempo de descanso. La respuesta del grupo Arroyo de Lisa fue muy diferente. Estos individuos redujeron el tiempo dedicado a la alimentación y desplazamiento, aumentaron el tiempo de descanso, y mantuvieron una dieta rica en frutos (aunque no tanto como el grupo Playa Escondida) (Fig. 4). Por lo tanto, parecía que los aulladores presentaban dos estrategias distintas para afrontar la escasez de alimentos relacionada con

su aislamiento en fragmentos de selva: una basada en la reducción de la calidad de la dieta e incremento del esfuerzo de forrajeo, y otra basada en una dieta rica en frutos y ahorro energético.

Ya que en este estudio los grupos presentaban importantes diferencias en tamaño grupal, tamaño del ámbito hogareño y calidad de hábitat, no se pudieron investigar independientemente los efectos de cada una de estas variables sobre la disponibilidad de alimento. En este sentido, diseñamos un nuevo estudio comparando el forrajeo de dos grupos de monos aulladores (RH y RC3) que presentaban un tamaño grupal prácticamente igual (RH = 9 y RC3 = 8) y una calidad de hábitat muy similar. En este caso para estimar la calidad de hábitat se usó la sumatoria de los índices de dominancia de las especies alimenticias preferidas por los monos aulladores en Los Tuxtlas dentro de los ámbitos hogareños de los dos grupos de estudio, sin encontrar diferencias significativas. Sin embargo, estos grupos presentaban ámbitos hogareños con tamaños muy distintos (RH = 90 ha y RC3 = 6 ha). Este control de las variables nos permitió determinar qué factores definen las estrategias de forrajeo de los aulladores y analizar cómo el tamaño del ámbito hogareño, directamente relacionado con el tamaño de los fragmentos (Cristóbal-Azkarate y Arroyo-Rodríguez, 2007), afecta a los patrones de forrajeo.

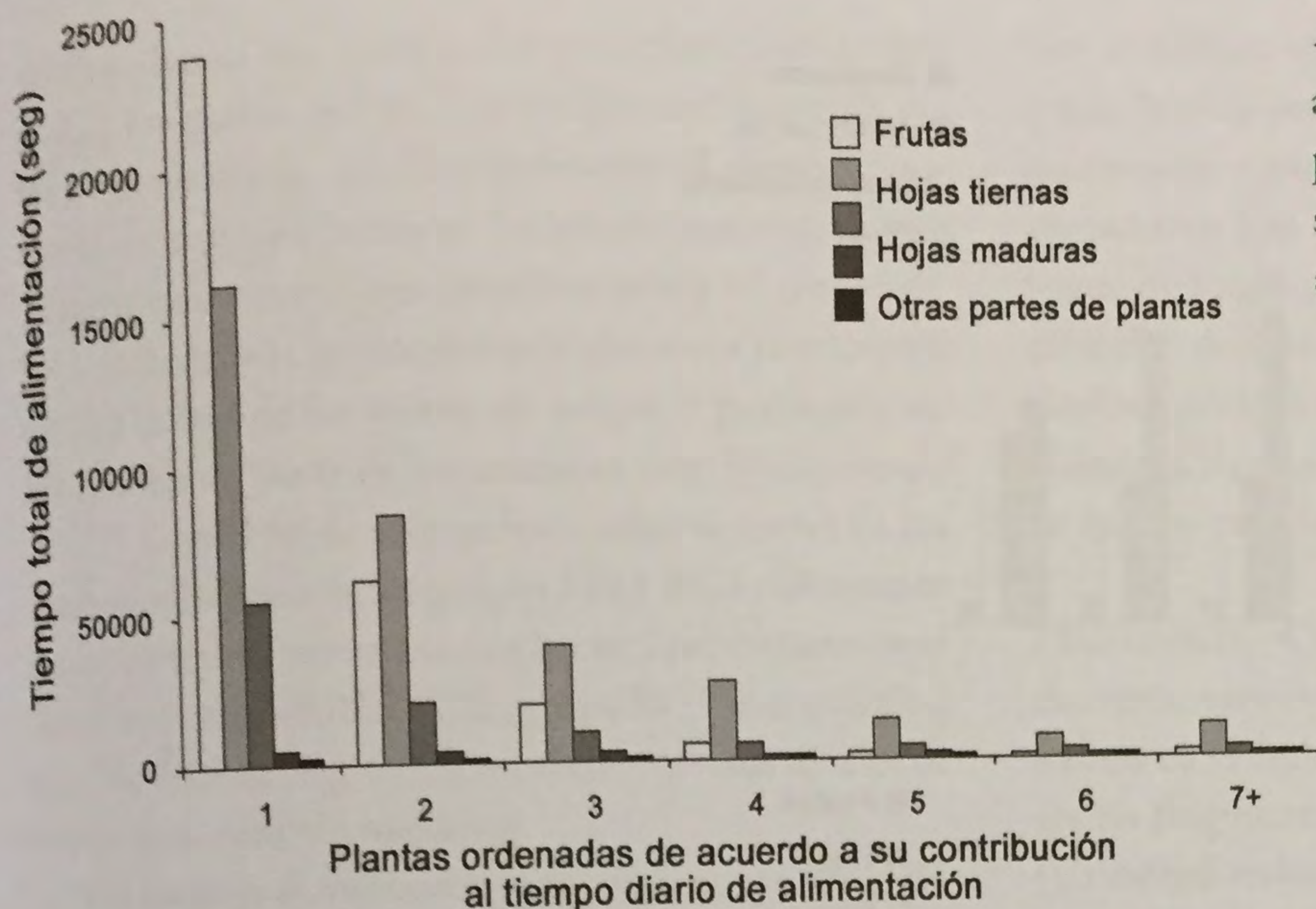


< **Figura 4.** Presupuestos de tiempo. A) Porcentaje del tiempo total de observación (300 h/grupo de estudio). B) Dieta, porcentaje del tiempo total de alimentación.

Encontramos que los monos aulladores concentraron la mayor parte de su alimentación diaria en una sola planta (Fig. 5), y que se alimentaron de pocas plantas cada día: el número medio de plantas alimenticias diarias fue 4.2 ± 2.7 ; la moda fue de dos plantas, y en el 46% de los días de observación se alimentaron de $\leq$ tres plantas. La razón para minimizar el número de plantas alimenticias diarias es que comer de varias plantas conlleva tener que desplazarse durante más tiempo y por distancias más largas (Figs. 6 y 7), lo que trae consigo un incremento en el gasto energético. Esto también indica que los monos aulladores están siendo muy selectivos a la hora de elegir las plantas de las que se alimentan. Para compensar el incremento en el gasto energético asociado a alimentarse de más plantas, los monos aulladores se ven forzados a aumentar el tiempo diario dedicado a la alimentación y a reducir el tiempo de descanso (Fig. 7). Entonces quisimos ver cuáles eran las características de las plantas más consumidas diariamente y encontramos que por lo general eran árboles (94%) con un tamaño mayor que el de las demás plantas ($H_6 = 62.8, p < 0.01$) y que eran sobre todo fuentes de fruta ($H_6 = 70.7, p < 0.01$) (Fig. 5). Estos grandes árboles con fruta suponen grandes concentraciones de alimentos ricos en energía y permiten a los aulladores completar sus requerimientos energéticos diarios en una o pocas fuentes alimenticias. Por lo tanto, la estrategia de forrajeo de los

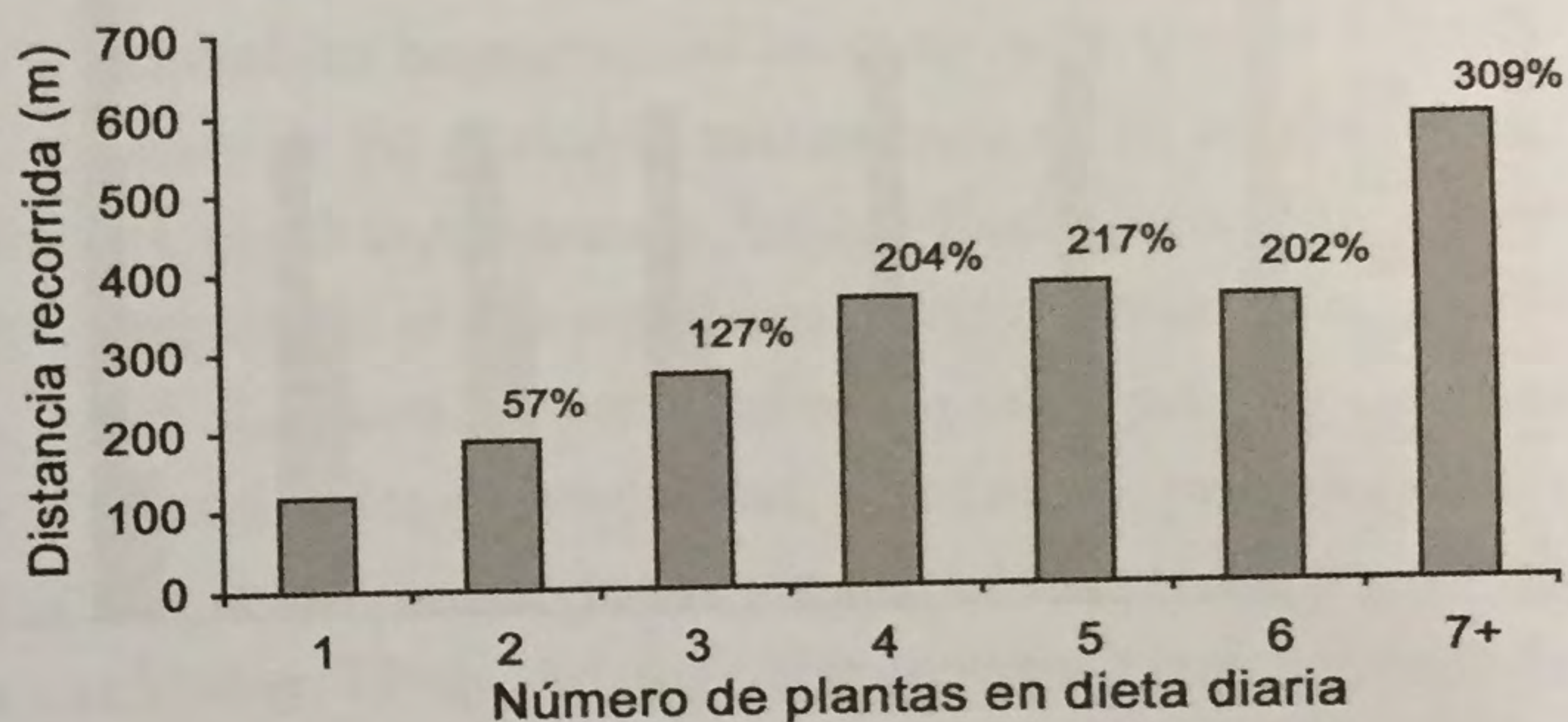
aulladores parece basarse en la optimización del balance energético diario a través de la maximización del consumo de frutas en grandes árboles y minimización de los desplazamientos. De cualquier forma, los aulladores no descuidan el consumo de proteínas en forma de hojas ya que en el 76% de los días de observación se alimentaron tanto de frutos como de hojas.

Los árboles adultos en general, y los que sirven como fuente de fruta a los monos aulladores en particular, se encuentran dispersos en la selva (Janzen, 1970; Milton, 1980; Terborgh, 1983; Oates, 1987), por lo que la reducción en el tamaño del hábitat asociado a la fragmentación debería resultar en la reducción en su disponibilidad. En este sentido, encontramos que el grupo RC3 (el grupo con menor ámbito hogareño) se alimentó de árboles más pequeños (diámetro a la altura del pecho medio diario RC3 = 0.59 ± 0.19 m contra RH = 1.60 ± 0.74 m; $z = 12.4, N1 = 448, N = 226, p < 0.01$) y consumió menos fruta (39% contra 49% del tiempo total de alimentación; promedio diario: RC3 = $39.2 \pm 35.9\%$ y RH = $58.6 \pm 37.0\%$; $z = 3.30, N1 = N2 = 80, p < 0.01$) que el grupo RH. Al no poder concentrar su alimentación en árboles grandes y en el consumo de fruta, el grupo RC3 tuvo que utilizar más árboles como alimento cada día para completar sus necesidades nutricionales



< **Figura 5.** Tiempo total dedicado a alimentación por los dos grupos. Las plantas están ordenadas de acuerdo a su contribución al tiempo diario de alimentación.

< **Figura 6.** Variación en la distancia media de viaje diario (m) a medida que aumenta el número de plantas consumidas. Los porcentajes en las figuras son incrementos medios en la distancia diaria de viaje respecto al recorrido medio diario cuando sólo se alimentan de una planta.

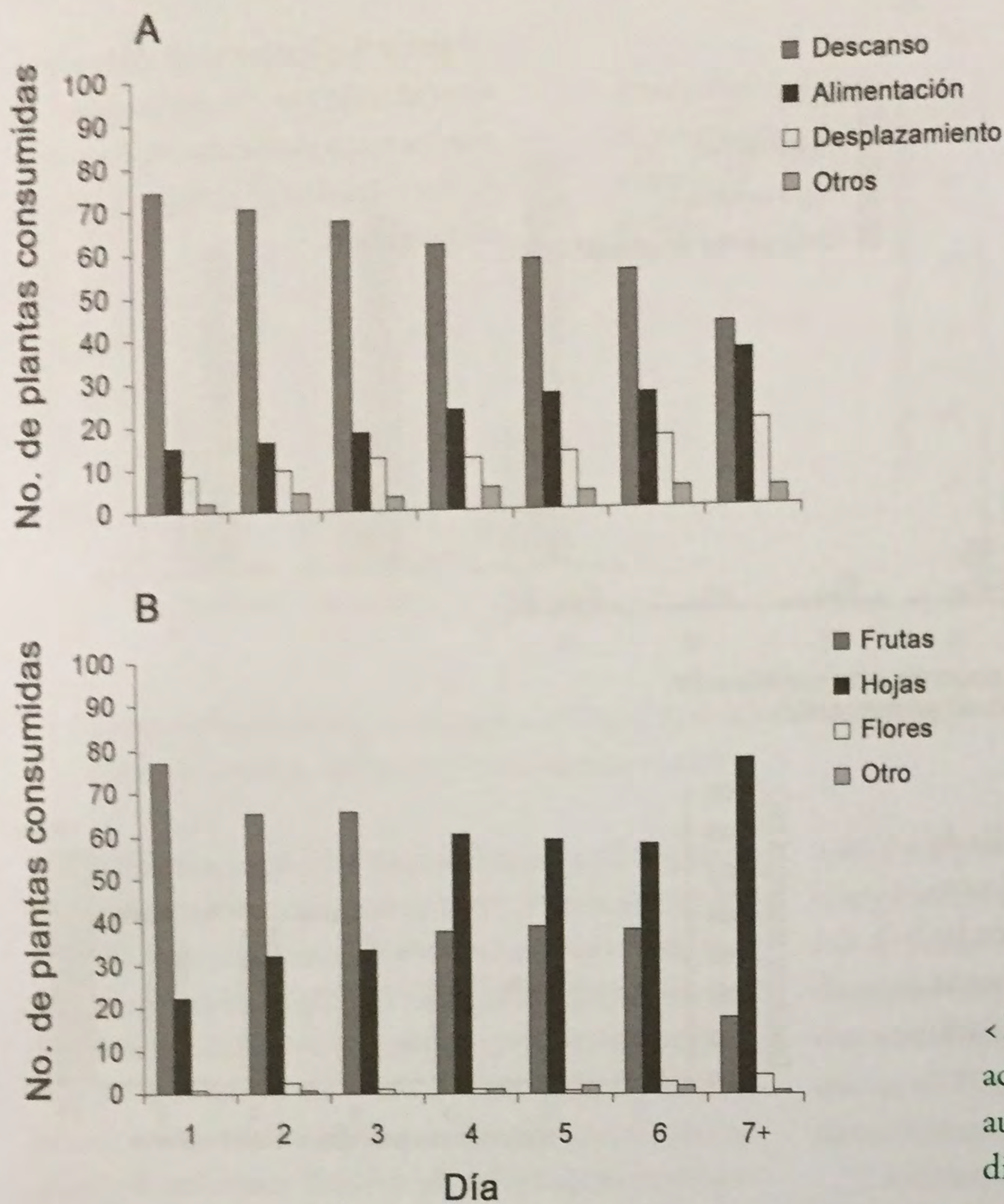


(5.6 ± 2.9 contra 2.8 ± 1.6 plantas diarias; $z = -6.94$, $N1 = N2 = 80$, $p < 0.01$) lo que se tradujo en un mayor tiempo de desplazamiento ($RC3 = 14.9 \pm 7.9\%$ y $RH = 10.2 \pm 6.3\%$; $z = -4.06$, $N1 = N2 = 80$, $p < 0.01$) y distancia de recorrido diario ($RC3 = 393.3 \pm 263.6\%$ y $RH = 241.6 \pm 282.1\%$; $z = -4.73$, $N1 = N2 = 80$, $p < 0.01$). Finalmente, el grupo RC3 tuvo que dedicar más tiempo cada día a alimentarse que el grupo RH, presumiblemente para poder compensar el incremento en el gasto energético asociado a la explotación de más plantas, y la reducción en la energía obtenida por episodio alimenticio asociado al mayor grado de folivoría.

Nuestros resultados indican que la presencia de grandes árboles con fruta en el hábitat de los monos aulladores es fundamental para que éstos puedan optimizar su forrajeo. Tal y como lo demuestran los casos de RC3 y Agaltepec (Rodríguez-Luna et al., 2003; Asensio et al.,

2007a), la disminución de su disponibilidad, bien sea por una reducción en el tamaño del hábitat (en RC3) o por un incremento en el tamaño y densidad poblacional (en Agaltepec), fuerza a los individuos a incrementar el consumo de hojas, lo cual se traduce en un aumento en el esfuerzo de forrajeo y en una reducción en la ganancia energética. Ésto lleva a los monos aulladores a tener que alimentarse más y descansar menos.

De cualquier forma, la respuesta del grupo Arroyo Liza (cf. *supra*; Asensio et al., 2007a) indica que existe un umbral en el tamaño de hábitat, relacionado con la disponibilidad de alimentos para los aulladores, a partir del cual no tiene sentido aumentar el esfuerzo de forrajeo. En tales casos, la mejor estrategia de forrajeo se basa en el ahorro energético logrado a través de una reducción de todas las actividades, excepto el descanso, y en el mantenimiento de una dieta rica en frutas.



◀ **Figura 7.** Variación en los presupuestos de actividad (A) y en la dieta (B) a medida que aumenta el número de plantas consumidas diariamente.

SALUD

Estrés—Nuestros estudios, así como otros realizados con monos aulladores en fragmentos de selva (Estrada, 1984; Johns y Skorupa, 1987; Estrada y Coates-Estrada, 1996; Crockett, 1998; Estrada et al., 1999; Juan et al., 2000; Gilbert, 2003; Rodríguez-Luna et al., 2003; Cristóbal-Azkarate y Arroyo-Rodríguez, 2007), indicaba que los monos aulladores responden a los cambios en la cantidad y calidad de las fuentes de alimento en los fragmentos adaptando su forrajeo. Sin embargo, se desconocía si los cambios en los patrones de forrajeo tendrían efectos a largo plazo sobre la salud y viabilidad de las poblaciones, por lo que decidimos analizar los niveles de estrés de los grupos RH y RC3 (Vegas-Carrillo, 2008; Dunn et al., 2013).

El estrés es uno de los indicadores más generales y objetivos de la salud de los animales (Wasser et al., 1997;

Romero, 2004; Pride, 2005b; Chapman et al., 2007), ya que sus niveles aumentan cuando los cambios en el ambiente hacen que los animales pierdan su equilibrio homeostático (Walker et al., 2005). Además, es importante valorar los niveles de estrés de los organismos porque si éstos se mantienen crónicamente altos, como consecuencia de la incapacidad de los individuos para resolver la situación estresante, pueden tener efectos negativos importantes sobre su supervivencia y reproducción (Sapolsky, 2004).

Así, valoramos los niveles de estrés de los grupos RH y RC3 empleando dos métodos no invasivos, uno fisiológico, a partir de niveles de glucocorticoides fecales (Dunn, et al., 2013) y otro conductual, basado en el cálculo de la dimensión fractal del comportamiento (Vegas-Carrillo, 2009). En situaciones de estrés crónico, las hormonas

que se liberan son principalmente glucocorticoides (GC), los cuales una vez terminadas sus funciones en los órganos diana, son eliminados por el organismo a través de la orina y las heces. En los últimos años se han desarrollado técnicas que permiten medir los niveles de GC en heces y se ha demostrado que estos niveles son un fiel reflejo de los niveles en sangre, y por tanto, de los niveles de estrés de los animales (ver Wasser et al., 2000). Con el fin de valorar los niveles de estrés de los monos aulladores de los grupos RH y RC3 colectamos *ad libitum* durante un año sus heces. Encontramos que las concentraciones de GC del grupo RC3 eran más altas que los del RH (Fig. 8), lo que indica que sus niveles de estrés eran también más altos.

En cuanto al método conductual, el uso de la dimensión fractal del comportamiento (DFC) como un indicador de estrés se basa en que el estrés aumenta el consumo de energía (Sapolsky, 1992; Alados et al., 1996; Sapolsky et al., 2000) y este, a su vez, reduce la complejidad de las conductas. La dimensión fractal de un comportamiento es una medida de su complejidad, de manera que la DFC de un animal estresado será menor (Hahn et al., 1992; Escós et al., 1995; Alados et al., 1996; Alados y Huffman, 2000). Por tanto, si los cambios en los patrones de forrajeo no fueran suficientes para que los aulladores mantuvieran su homeostasis, conduciendo a un estrés crónico, la dimensión fractal de sus conductas sería menor.

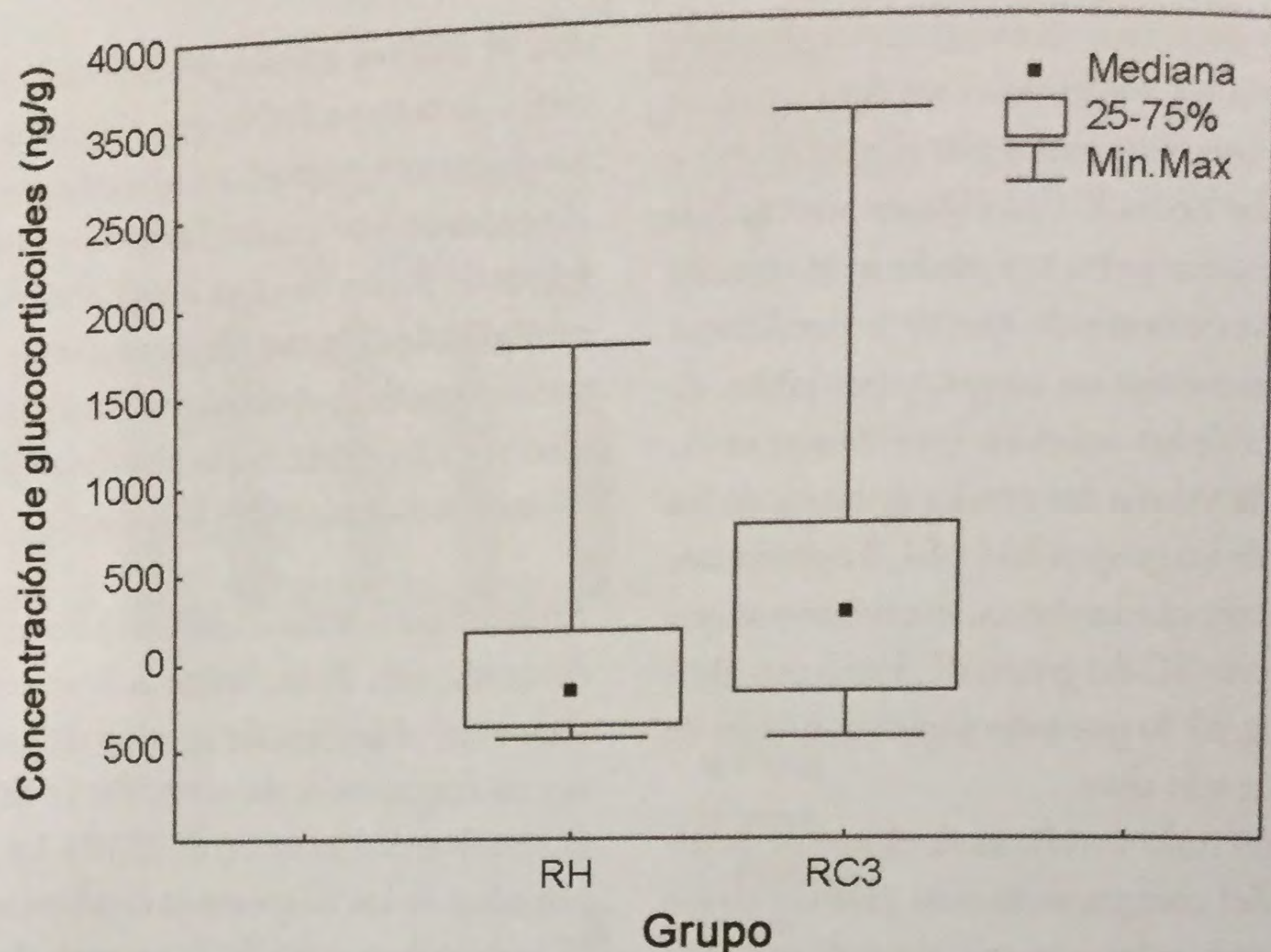
Así, registramos la conducta de los grupos RH y RC3 durante un año y calculamos la dimensión fractal de la categoría conductual de descanso. Para el cálculo de la DFC, descompusimos el comportamiento de descanso en una serie de eventos conductuales con una duración y una frecuencia determinadas, y luego analizamos la distribución de tales eventos a lo largo del tiempo (Schroeder, 1991). Coincidiendo con los resultados de los niveles de glucocorticoides fecales, observamos que el grupo RC3 presentó menor dimensión fractal de la conducta de descanso (Fig. 9).

Ambos estudios sugieren que los cambios en el patrón de forrajeo del grupo RC3 no están siendo suficientes para contrarrestar la reducción en la disponibilidad de alimento derivada de la fragmentación de su hábitat, lo

cual se traduce en una pérdida de la homeostasis y en estrés. Es muy probable que, al igual que el grupo RC3, muchos otros grupos habitando fragmentos pequeños y alterados en Los Tuxtlas tampoco estén pudiendo hacer frente de forma efectiva a las limitaciones en la disponibilidad de alimento de sus hábitats. Por este motivo, también podrán estar estresados crónicamente, lo cual afectará a largo plazo a la viabilidad de las poblaciones de monos aulladores en Los Tuxtlas.

Parasitismos—Como complemento a las valoraciones de estrés, otra de las líneas de investigación que abordamos en el ámbito de la salud de los monos aulladores en fragmentos de selva, fue la de la parasitología (Cristóbal-Azkarate et al., 2010). La reducción en los tamaños de los fragmentos conlleva una reducción en el ámbito hogareño del los grupos de monos aulladores y de un probable incremento en su solapamiento (Cristóbal-Azkarate y Arroyo-Rodríguez, 2007). Esto resulta en el uso repetitivo de las mismas áreas (Dunn et al., datos no publicados) lo cual, junto a las altas densidades demográficas, aumenta la probabilidades de infección y reinfección parasitaria (Gilbert, 1997; Stoner, 1996). Además, el incremento en los niveles de estrés en fragmentos de pequeño tamaño (Martínez-Mota et al., 2007; Vegas-Carrillo, 2008; Dunn et al., 2013) podría estar inmunodeprimiendo a los monos aulladores, incrementando la patogeneicidad de los parásitos (Harris et al., 2000).

Para comprobarlo, diseñamos un estudio en el que se colectaron durante un periodo de un año las heces de tres grupos de monos aulladores en tres fragmentos con diferente tamaño, grado de conservación y densidad poblacional, de manera que dispusiéramos de un gradiente de condiciones que favorecieran altos niveles de parasitismo (ámbito hogareño reducido, alta densidad poblacional y disminución del alimento preferido). El primer grupo fue RC3, el cual habitaba el fragmento más pequeño (7 ha) y que había mostrado niveles de estrés altos (Vegas-Carrillo, 2008; Dunn et al., 2013); el segundo grupo fue RH, el cual habitaba el fragmento de mayor tamaño (244 ha) y había mostrado niveles bajos de estrés (Vegas-Carrillo, 2008; Dunn et al., 2013); y



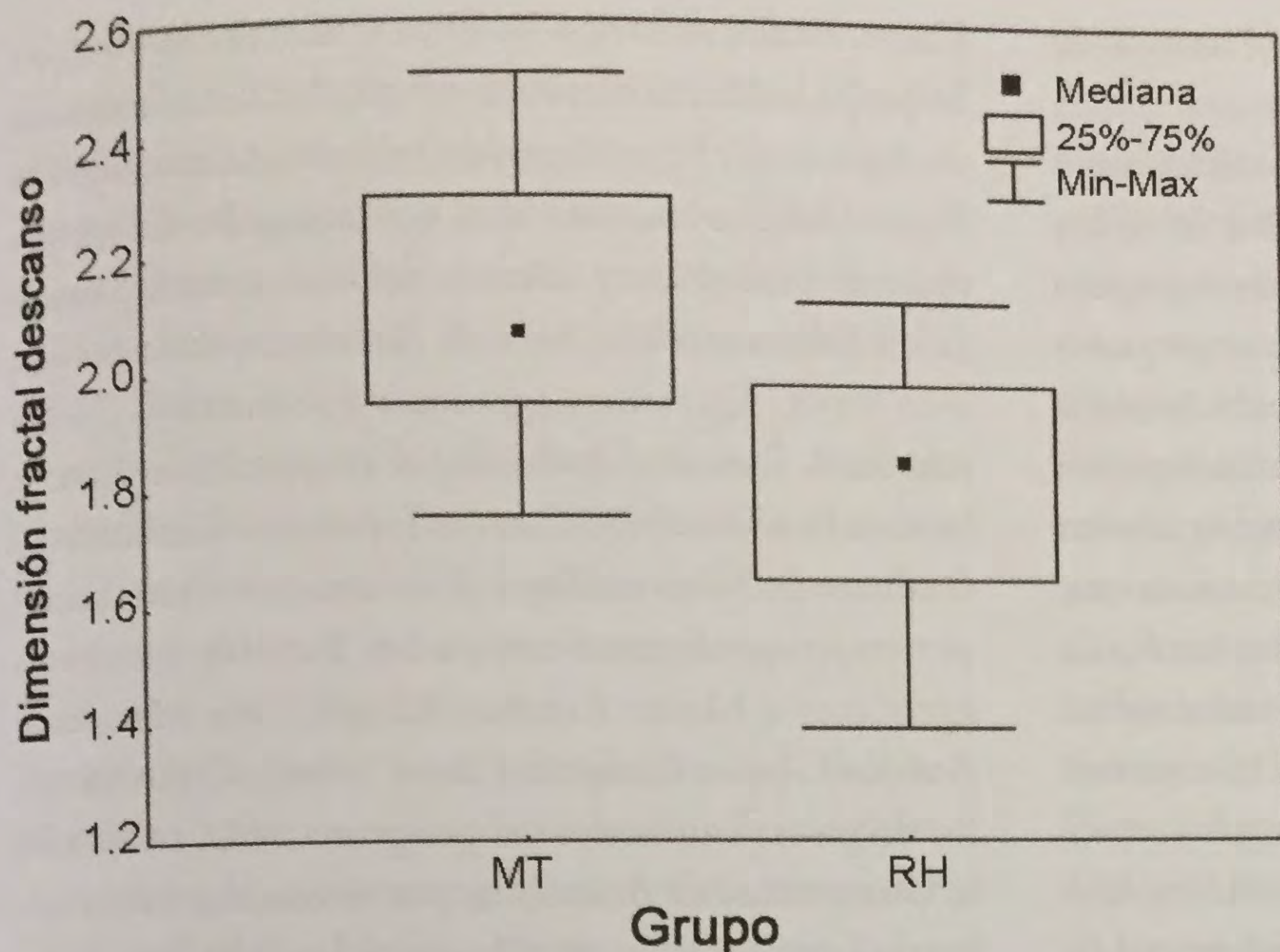
< **Figura 8.** Concentración media (ng/g) de glucocorticoides fecales de los grupos de monos aulladores RH y RC3. Los niveles fueron significativamente más altos en el grupo con menor ámbito hogareño (Mann-Whitney $z = 3.74$, $N1 = 88$, $N2 = 59$, $p < 0.01$).

el tercer grupo fue MT que habitaba un fragmento de tamaño intermedio (64 ha).

Tras la centrifugación y tinción de las muestras pudimos identificar nueve taxa de parásitos: ooquistes de los protozoos *Isospora* sp., *Entamoeba* sp. y el primer registro de *E. coli* en Los Tuxtlas, huevos de los oxiúridos *Tripanoxyuris minutus*, de otros nemátodos de la familia Ancylostomatidae (primer registro para *A. paliatta*) y del género *Strongyloides* sp., un nemátodo adulto no identificado, huevos del tremátodo *Controrchis biliophylus* y quistes de *Ascaris* sp. El número de taxa encontrado fue sorprendentemente alto, puesto que teóricamente la pérdida de hábitat, está asociada a una reducción en la riqueza de especies de parásitos (Lewis, 1968). Sin embargo, pudimos comprobar cómo los parásitos de ciclos complejos o con formas libres, tienden a desaparecer en los ecosistemas perturbados (George-Nascimento, 1987), ya que en el fragmento más degradado no pudimos encontrar ni el tremátodo *C. biliophylus*, con un huésped intermediario, ni las uncinarias *Ancylostoma* sp., con fase de vida libre. Esta

tendencia fue observada también por Trejo-Macías et al. (2007) en un estudio comparativo de los parásitos de los monos aulladores de hábitats conservados y fragmentos. Los autores encontraron huevos de *C. biliophylus* en heces de aulladores de cuatro de los seis sitios conservados que habían estudiado; y sin embargo, sólo encontraron el tremátodo en dos de los seis fragmentos. A pesar de la pérdida del tremátodo y las uncinarias en el fragmento más pequeño y degradado, en las heces de estos animales encontramos quistes de *Ascaris* sp. Este parásito pudiera provenir de las poblaciones humanas adyacentes al fragmento, como se ha documentado en otros casos con monos aulladores (Stuart et al., 1990; Eckert et al., 2006).

En los tres grupos, la prevalencia, definida como el porcentaje de individuos parasitados teniendo en cuenta sólo los grupos donde se identificó el parásito, fue bastante alta. La más baja fue la de *Ascaris* sp. que se encontró en el 50% de los animales del grupo donde estuvo presente, y *Entamoeba coli* encontrada en el 67% de los animales. El resto de los parásitos tuvieron



< **Figura 9.** Dimensión fractal de la conducta de descanso en los grupos RH y RC3. La dimensión fractal fue significativamente más baja en el grupo con el menor ámbito hogareño (Mann-Whitney $z = 5.2$, $p = 0.002$).

una prevalencia superior al 90%. La frecuencia de infecciones múltiples con tres o más parásitos en una muestra fue igualmente elevada (92% de las muestras). Estos resultados indican que existe una gran cantidad y variedad de parásitos con capacidad de infección en los fragmentos de selva. La ausencia de una relación entre los niveles de parasitación y las condiciones en que los grupos de estudio viven, se deberá probablemente a la no cuantificación del número de parásitos a nivel individual.

Aunque en condiciones normales las especies de parásitos detectadas no son patogénicas, pueden ocasionar enfermedades severas cuando la respuesta inmune del huésped está deprimida (Harris et al., 2000) e incluso producir la muerte de sus hospedadores (Amato et al., 2002; Villanueva-Jiménez, 1988). Por lo tanto, los animales de los fragmentos de tamaño reducido y menor disponibilidad de alimento, serían más susceptibles a estas infecciones masivas debido al estrés crónico que parecen sufrir (Vegas-Carrillo, 2008; Dunn et al., 2013). Asimismo, estos individuos podrían ser más susceptibles a la contaminación por parásitos procedentes de las poblaciones humanas adyacentes (Stuart et al., 1990; Stuart y Strier, 1995; Gillespie, 2004; Eckert et al., 2006; Gillespie y Chapman, 2006). La acción combi-

nada del estrés nutricional, la edad de los animales, y las parasitaciones ha demostrado ser un importante regulador demográfico de monos aulladores (Milton, 1996). Esta misma combinación podría estar resultando en un incremento en la mortalidad de infantes en los fragmentos de selva, lo cual explicaría la baja proporción de inmaduros en nuestra zona de estudio (Cristóbal-Azkarate et al., 2005).

CONCLUSIONES

A lo largo de los últimos 11 años, los diversos trabajos de investigación realizados por el grupo Centre de Recerca en Primats de la Universidad de Barcelona y de la Universidad Veracruzana han generado información importante sobre los efectos de la vida en fragmentos de la selva en los monos aulladores de manto en Los Tuxtlas. Como describimos a lo largo de este trabajo, hemos reunido evidencias de que este fenómeno afecta a la demografía y dinámica poblacional, al comportamiento social, a la estrategia de forrajeo y a la salud de los monos aulladores.

En el paisaje fragmentado de Los Tuxtlas los monos aulladores viven en fragmentos pequeños, degradados y con altas densidades poblacionales. En este escenario de perturbación, las variables que mejor predicen la

presencia y abundancia de individuos son el tamaño de los fragmentos y la diversidad florística.

Machos y hembras presentan diferencias conductuales ante la presencia y entrada de machos solitarios en los grupos, y éstas se acompañan de respuestas hormonales distintas. Asimismo, las altas densidades y el pequeño tamaño de los fragmentos podrían estar favoreciendo la proximidad y contacto entre los machos solitarios y los individuos residentes, lo que podrá resultar en niveles crónicamente altos de glucocorticoides y testosterona. La entrada de machos solitarios en los grupos resulta en inestabilidad social que se prolonga durante varios meses. Ya que la probabilidad de invasión y/o de intentos de invasión de los grupos varía de acuerdo con las características de los fragmentos, en algunas circunstancias la fragmentación promueve la inestabilidad grupal en las relaciones sociales intragrupal.

La reducción en la disponibilidad de los alimentos en fragmentos perturbados obliga a los aulladores a aumentar su folivoría y su esfuerzo de forrajeo. Sin embargo, frente a reducciones notables en el tamaño del hábitat, éstos optan por ahorrar energía y concentrar su dieta en alimentos de calidad. Los cambios en el patrón de forrajeo no están permitiendo a los aulladores mantener su homeostasis en los fragmentos más perturbados, por lo que están más estresados y posiblemente inmunodeprimidos.

La inmunodepresión, la gran cantidad de parásitos intestinales y otras patologías presentes en los fragmentos, podrían estar aumentando la mortalidad, sobre todo de infantes. Esto explicaría algunos aspectos de la estructura poblacional, como el bajo número de juveniles y la baja proporción de inmaduros por hembras en los grupos de monos aulladores.

AGRADECIMIENTOS

Para la realización de estos trabajos hemos contado con el apoyo de dos becas del Ministerio de Educación y Ciencia del Gobierno Español para proyectos de investigación y una beca de la Fundación BBVA. De forma particular, Jurgi Cristóbal Azkarate y Norberto Asensio Herrero contaron con el apoyo de becas de doctorado de la Dirección de Política Científica del Gobierno

Vasco, Pedro Américo D. Dias y Blanca Hervier con becas para Estancias de Investigación de la Secretaría de Relaciones Exteriores del Gobierno Mexicano, Sira Vegas Carrillo con una beca de doctorado del Ministerio de Educación y Ciencia del Gobierno Español y Jacob Dunn con una beca de doctorado de la Fundación BBVA. Queremos agradecer a Rosamond Coates jefa del a Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (UNAM) y a Domingo Canales Espinosa ex-director del Instituto de Neuroetología (Universidad Veracruzana) por su apoyo durante estos años. También queremos agradecer a Mateo Escobar Aliaga, Lino Mendoza, Braulio Gómez Chagala, Eladio Velasco Quiroga, y a los diversos estudiantes del programa PRACTICUM de la Universidad de Barcelona, por su inestimable ayuda en el campo; a Roberto Chavira y Lourdes Boeck del Laboratorio de Hormonas Esteroides del Instituto de Ciencias Médicas y Nutrición Salvador Zubirán por su colaboración en los análisis hormonales y a David Osorio Sarabia del Laboratorio de Helmintología del Instituto de Biología de la UNAM por su colaboración en los análisis parasitológicos. Finalmente, queremos agradecer a la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, a la Asociación Civil Mar y Montaña de la comunidad de Montepío, a Don Carlos Huber, a la familia Palacios y en especial a Don Ricardo Palacios, por habernos permitido acceder a nuestros lugares de estudio.

REFERENCIAS

- Alados, C. L. y M. A. Huffman.** 2000. Fractal long-range correlations in behavioural sequences of wild chimpanzees: a non invasive analytical tool for the evaluation of health. *Ethology*, 106: 105–116.
- Alados, C. L., J. M. Escós y J. M. Emlen.** 1996. Fractal structure of sequential behaviour patterns: an indicator of stress. *Animal Behaviour*, 51: 437–443.
- Amato, J. F. R., S. B. Amato, C. Calegario-Marques y J. Bicca-Marques.** 2002. *Trypanoxyuris* (*Trypanoxyuris*) *minutus* associated with the death of a wild southern brown howler monkey, *Alouatta guariba clamitans*, in Rio Grande do Sul, Brazil. *Arquivos do Instituto Biologico, Sao Paulo*, 69: 99–102.
- Anzures-Dadda, A. y R. H. Manson.** 2007. Effects

of patch quality and connectivity on howler monkey abundance in rainforest fragments in northern Chiapas, Mexico. *Animal Conservation*, 10: 69–76.

Arroyo-Rodríguez, V. y S. Mandujano. 2006. Forest fragmentation modifies habitat quality for *Alouatta palliata*. *International Journal of Primatology*, 27: 1079–1096.

Arroyo-Rodríguez, V., S. Mandujano, J. Benitez-Malvido y C. Cuende-Fanton. 2007b. The influence of large tree density on howler monkey (*Alouatta palliata mexicana*) presence in very small rain forest fragments. *Biotropica*, 39: 760–766.

Arroyo-Rodríguez, V., S. Mandujano, y J. Benitez-Malvido. 2008. Landscape attributes affecting patch occupancy by howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology*, 70: 69–77.

Asensio, N., J. Cristóbal-Azkarate, P. A. D. Dias, J. J. Veà y E. Rodríguez-Luna. 2007a. Foraging habits of *Alouatta palliata mexicana* in three forest fragments. *Folia Primatológica*, 78: 141–153.

Asensio, N., V. Arroyo-Rodríguez y J. Cristóbal-Azkarate, J. 2007b. Feeding encounters between howler monkeys and white-nosed coatis at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 23: 253–255.

Asensio, N., V. Arroyo-Rodríguez y J. Cristóbal-Azkarate, J. 2008. Demography, life history and migrations in a Mexican mantled howler group in a rainforest fragment. *American Journal of Primatology*, 70: 114–118.

Asensio, N. y F. Gómez-Marín. 2002. Interspecific interaction and predator avoidance behavior in response to tayra (*Eira barbara*) by mantled howler monkeys. *Primates*, 43: 339–342.

Chapman, C. A. 1989. Primate seed dispersal: the fate of dispersed seeds. *Biotropica*, 21: 148–154.

Chapman, C. A. y S. R. Balcomb. 1998. Population characteristics of howlers: ecological conditions or group history. *International Journal of Primatology*, 19: 385–403.

Chapman, C. A., T. L. Saj y T. V. Snaith. 2007. Temporal dynamics of nutrition, parasitism and stress in colobus monkeys: implications for population regu-

lation and conservation. *American Journal of Physical Anthropology*, 134: 240–250.

Clarke, M. R. 1983. Infant-killing and infant disappearance following male takeovers in a group of free-ranging howling monkeys (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. *American Journal of Primatology*, 5: 241–247.

Clarke, M. R. 1990. Behavioral development and socialization of infants in a free-ranging group of howler monkeys (*Alouatta palliata*). *Folia Primatologica. International Journal of Primatology*, 54: 1–15.

Clarke, M. R. y K. E. Glander. 2008. Natal emigration by both sexes in the La Pacifica population of mantled howlers: when do some stay? *American Journal of Primatology*, 70: 195–200.

Coley, P. D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs*, 53: 209–234.

Coley, P. D., J. P. Bryant y F. S. Chapin, III. 1985. Resource availability and plant anti-herbivore defense. *Science*, 230: 895–899.

Cowlishaw, G. y R. Dunbar. 2000. *Primate Conservation Biology*. University of Chicago Press, Chicago.

Cristóbal-Azkarate J. 2004. Determinación de la capacidad de carga de un hábitat y evaluación de la capacidad de adaptación conductual y social de los monos aulladores (*Alouatta palliata mexicana*). Tesis de Doctorado. Universitat de Barcelona, Barcelona, 173 p.

Cristóbal-Azkarate, J. y V. Arroyo-Rodríguez. 2007. Diet and activity patterns of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in Los Tuxtlas, Mexico: effects of habitat fragmentation and implications for conservation. *American Journal of Primatology*, 69: 1–17.

Cristóbal-Azkarate J., R. Chavira, L. Boeck, E. Rodríguez-Luna y J. J. Veál. 2006. Testosterone levels of free-ranging resident mantled howler monkey males in relation to the number and density of solitary males: a test of the challenge hypothesis. *Hormones and Behavior*, 49: 261–267.

Cristóbal-Azkarate, J., C. Domingo-Balcells, J. C. Dunn y J. Veà-Baró. 2011. Evolución demográfica de monos aulladores en fragmentos de selva en Los Tuxtlas. Págs. 27–43, en, Dias P., A. Rangel-Negrín, D. Canales-Espinosa (eds.), *La conservación de primates*

- en México. Colección la Ciencia en Veracruz, Consejo Veracruzano de Ciencia y Tecnología. Xalapa, Mexico.
- Cristóbal-Azkarate, J. J. Veà, N. Asensio y E. Rodríguez-Luna.** 2005. Biogeographical and floristic predictors of the presence and abundance of mantled howlers (*Alouatta palliata mexicana*) in rainforest fragments at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology*, 67: 209–222.
- Cristóbal-Azkarate, J., B. Hervier, S. Vegas-Carrillo, D. Osorio-Sarabia, E. Rodríguez-Luna y J. J. Veà.** 2010. Parasitic infections of three Mexican howler monkey groups (*Alouatta palliata mexicana*) living in forest fragments in Mexico. *Primates*, 51: 231–239.
- Crockett, C. M.** 1984. Emigration by female red howler monkeys and the case for female competition. Págs. 159–173, en, Small, M. (ed.), *Female primates: studies by women primatologists*, Alan R. Liss, New York.
- Crockett, C. M.** 1998. Conservation biology of the genus *Alouatta*. *International Journal of Primatology*, 19: 549–578.
- Crockett, C. M. y T. Pope.** 1988. Inferring patterns of aggression from red howler monkey injuries. *American Journal of Primatology*, 15: 289–308.
- Cuarón, A. D., A. Shedden, E. Rodríguez-Luna, P. C. de Grammont y A. Link.** 2008. *Alouatta palliata* ssp. *mexicana*. The IUCN Red List of Threatened Species. Versión 2014.3. <www.iucnredlist.org>. Descargado el 11 de marzo de 2015.
- Dias, P. A. D.** 2007. Relaciones sociales entre machos *Alouatta palliata* en Los Tuxtlas, México: variaciones en función de factores sociodemográficos y ecológicos. Tesis de Doctorado. Universidad Autónoma de Madrid, Madrid, 270 p.
- Dias, P. A. D. y E. Rodríguez-Luna.** 2003. Estrategias conductuales entre los machos de un grupo de *Alouatta palliata mexicana* (Isla Agaltepec, Veracruz, México). *Neotropical Primates*, 11: 159–162.
- Dias, P. A. D. y E. Rodríguez-Luna.** 2005a. Organización espacial y dominancia social en machos *Alouatta palliata* en la Isla Agaltepec, Veracruz, México. *Universidad y Ciencia*, (No. esp.) 2: 45–53.
- Dias, P. A. D. y E. Rodríguez-Luna.** 2005b. Association patterns and subgroup formation among mantled howler monkey males (*Alouatta palliata mexicana*). *Folia Primatologica*, 76: 49.
- Dias, P. A. D. y E. Rodríguez-Luna.** 2006. Seasonal changes in associative behavior and subgrouping patterns of mantled howler monkey males living on an island. *International Journal of Primatology*, 27: 1635–1651.
- Dias, P. A. D., E. Rodríguez-Luna y D. Canales-Espinosa.** 2008. The functions of the “greeting ceremony” among male mantled howlers (*Alouatta palliata*) on Agaltepec Island, Mexico. *American Journal of Primatology*, 70: 621–628.
- Dias, P. A. D., A. Rangel-Negrín, J. J. Veà y Canales-Espinosa.** 2010. Coalitions and male-male behavior in *Alouatta palliata*. *Primates* 51:91–94
- Dunn, J., J. Cristóbal-Azkarate, B. Schulte-Herbrüggen, R. Chavira, J. J. Veà.** 2013. Travel time predicts fecal glucocorticoid levels in free-ranging howlers (*Alouatta palliata*). *International Journal of Primatology*, 34: 246–259.
- Dunn, J. C., J. Cristóbal-Azkarate y J. Veà.** 2009. Differences in the diet and activity pattern of two groups of *Alouatta palliata* associated with the availability of big trees and fruit of top food taxa. *American Journal of Primatology*, 71: 654–662.
- Eckert, K. A., N. E. Hahn, A. Genz, D. M. Kitchen, M. D. Stuart, G. A. Averbeck, B. E. Stromberg y H. Markowitz.** 2006. Coprological surveys of *Alouatta pigra* at two sites in Belize. *International Journal of Primatology*, 27: 227–238.
- Ellison, P. T.** 2003. Energetics and reproductive effort. *American Journal of Human Biology*, 15: 342–351.
- Escós, J. M., C. L. Alados y J. M. Emlen.** 1995. Fractal structures and fractal functions as disease indicators. *Oikos*, 74: 310–314.
- Estrada, A.** 1982. Survey and census of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in the rain forest of Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *American Journal of Primatology*, 2: 363–372.
- Estrada, A.** 1984. Resource use by howler monkeys (*Alouatta palliata*) in the rain forest of Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *International Journal of Primatology*, 5: 105–131.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada y D. Meritt.** 1994.

Non-flying mammals and landscape changes in the tropical forest region of Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography*, 17: 229–241.

Estrada, A., S. Juan-Solano, M. T. Ortiz y R. Coates-Estrada. 1999. Feeding and general activity patterns of a howler monkey (*Alouatta palliata*) troop living in a forest fragment at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology*, 48: 167–183.

Fowler C. W. 1987. Density dependence as related to life history strategy. *Ecology*, 62: 602–610.

Gaulin, S., Knight, D. y C. Gaulin. 1980. Local variance in *Alouatta* group size and food availability on Barro Colorado Island. *Biotropica*, 12: 137–143.

George-Nascimento, M. A. 1987. Ecological helminthology of wildlife animal hosts from South America: a literature review and a search for patterns in marine food webs. *Revista Chilena de Historia Natural*, 60: 181–202.

Gilbert, K. A. 1997. Red howling monkey use of specific defecation sites as a parasite avoidance strategy. *Animal Behaviour*, 54: 451–455.

Gilbert, K. A. 2003. Primates and fragmentation of the Amazon forest. Págs. 145–157, en, Marsh, L. K. (ed.), *Primates in Fragments: ecology and conservation*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York.

Gillespie, T. R. 2004. Effects of human disturbance on primate parasite dynamics. Tesis de Doctorado, University of Florida, Gainesville, 99 p.

Gillespie, T. R. y C. A. Chapman. 2006. Prediction of parasite infection dynamics in primate metapopulations based on attributes of forest fragmentation. *Conservation Biology*, 20: 441–448.

Glander, K. E. 1992. Dispersal patterns in Costa Rican mantled howling monkeys. *International Journal of Primatology*, 13: 415–436.

Hahn, G. L., Y. R. Chen, J. A. Nienaber, R. A. Eigenberg y A. M. Parkhurst. 1992. Characterizing animal stress through fractal analysis of thermoregulatory responses. *Journal of Thermal Biology*, 17: 115–120.

Harris, P. D., A. Soleng y T. A. Bakke. 2000. Increased susceptibility of salmonids to the monogenean *Gyrodactylus salaris* following administration of hydrocortisone acetate. *Parasitology*, 120: 57–64.

Henry, J. P. y J. P. Meehan. 1981. Psychosocial stimuli, physiological specificity, and cardiovascular disease. Págs. 305–335, en, Weiner H, M. A. Hofer y A. J. Stunkard (eds.), *Brain, behaviour and bodily disease*. Raven Press, New York.

Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, 104: 501–528.

Johns, A. D. y J. P. Skorupa. 1987. Responses of rain-forest primates to habitat disturbances: a review. *International Journal of Primatology*, 8: 157–191.

Juan, S., A. Estrada y R. Coates-Estrada. 2000. Contrastes y similitudes en el uso de recursos y patrón general de actividades en tropas de monos aulladores (*Alouatta palliata*) en fragmentos de selva de Los Tuxtlas, México. *Neotropical Primatology*, 8: 131–135.

Koolhaas, J. M., S. M. Korte, S. F. De Boer, B. J. Van Der Vegt, C. G. Van Reenen, H. Hopster, I. C. De Jong, M. A. Ruis y H. J. Blokhuis. 1999. Coping styles in animals: current status in behavior and stress physiology. *Neuroscience Biobehavioral Reviews*, 23: 925–935.

Lewis, J. W. 1968. Studies on the helminth parasites of voles and shrews from Wales. *Journal of Zoology*, London, 154: 313–331.

Martínez-Mota, R., C. Valdespino, M. A. Sánchez-Ramos y J. C. Serio-Silva. 2007. Effects of forest fragmentation on the physiological stress response of black howler monkeys. *Animal Conservation*, 10: 374–379.

Milton, K. 1980. The foraging strategy of howler monkeys; a study of primate economics. Columbia University Press, New York, 165 p.

Milton, K. 1982. Dietary quality and population regulation in a howler monkey population. Págs. 273–289, en, Leigh Jr., E. G., A. S. Rand y D. M. Windsor (eds.), *The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Milton, K. 1996. Effects of bot fly (*Alouattamyia baeri*) parasitism on a free-ranging howler monkey (*Alouatta palliata*) population in Panama. *Journal of Zoology*, 239: 39–63.

Milton, K. 1998. Physiological ecology of howlers

- (*Alouatta*): energetic and digestive considerations and comparison with the Colobinae. *International Journal of Primatology*, 19: 513–547.
- Moore S. L. y K. Wilson**, 2002. Parasites as a viability cost of natural selection in natural populations of mammals. *Science*, 297: 2015–2018.
- Munk, A., P. M. Guyre y N. J. Holbrook**, 1984. Physiological functions of glucocorticoids in stress and their relation to pharmacological actions. *Endocrine Reviews*, 5: 25–44.
- Neville, M. K., K. E. Glander, F. Braza y A. B. Rylands**, 1988. The howling monkeys, genus *Alouatta*. Págs. 349–453, en, Mittermeier R. A., A. B. Rylands, A. F. Coimbra-Filho y G. A. B. da Fonseca (eds.), *Ecology and behavior of neotropical primates*, Vol. 2. World Wildlife Fund, Washington, DC.
- Oates, J. F.** 1987. Food distribution and foraging behavior. Págs. 197–209, en, Smuts B. B., D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham y T. T. Struhsaker (eds.), *Primate societies*. University of Chicago Press, Chicago.
- Otis, J., J. Froelich y R. Thorington**, 1981. Seasonal and age-related differential mortality by sex in the Mantled howler monkey, *-Alouatta palliata-*. *International Journal of Primatology*, 2: 197–205.
- Owens, I. P. F.** 2002. Sex differences in mortality rate. *Science*, 297: 2008–2009.
- Pride, R. E.** 2005a. High faecal glucocorticoid levels predict mortality in ring-tailed lemurs (*Lemur catta*). *Biological Letters*, 1: 60–68.
- Pride, R. E.** 2005b. Foraging success, agonism, and predator alarms: behavioural predictors of cortisol in *Lemur catta*. *International Journal of Primatology*, 22: 295–319.
- Rodríguez-Luna, E., J. E. Fa, F. García-Orduña, G. Silva-López y D. Canales-Espinosa**, 1987. Primate conservation in Mexico. *Primate Conservation*, 8: 114–118.
- Rodríguez-Luna, E., L. Cortés-Ortiz y D. Canales-Espinosa**, 1996. El tráfico de monos araña en México: el estudio de un caso. *Neotropical Primates*, 4: 18–13.
- Rodríguez-Luna, E., L. E. Domínguez-Domínguez, J. Morales-Mávila y M. Martínez-Morales**, 2003. Foraging strategy changes in an *Alouatta palliata mexicana* troop released on an island. Págs. 229–250, en, Marsh L. K. (ed.), *Primates in fragments: ecology and conservation*. Kluwer Academics/Plenum Publishers, New York.
- Romero, L. M.** 2004. Physiological stress in ecology: lessons from biomedical research. *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 249–255.
- Sapolsky, R. M.** 1992. Endocrinology of the stress-response. Págs. 287–324, en, Becker J. D. y M. B. Crews (eds.), *Behavioral endocrinology*. MIT Press, Cambridge.
- Sapolsky, R. M.** 2004. Social status and health in humans and other animals. *Annual Review of Anthropology*, 33: 393–418.
- Sapolsky, R. M., L. M. Romero y A. Munck**, 2000. How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions. *Endocrine Reviews*, 21: 55–89.
- Schroeder, M.** 1991. *Fractals, chaos and power laws. Minutes from an infinite paradise*. Freeman, New York, 429 p.
- Stoner, K. E.** 1996. Prevalence and intensity of intestinal parasites in mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*) in Northeastern Costa Rica: implications for conservation biology. *Conservation Biology*, 10: 539–546.
- Stuart, M. D. y K. B. Strier**, 1995. Primates and parasites: a case for a multidisciplinary approach. *International Journal of Primatology*, 16: 577–593.
- Stuart, M. D., L. L. Greenspan, K. E. Glander y M. R. Clarke**, 1990. A cropological survey of parasites of wild mantled howling monkeys, *Alouatta palliata palliata*. *Journal of Wildlife Disease*, 26: 547–549.
- Terborg, J.** 1983. *Five new world primates: a study in comparative ecology*. Princeton University Press, Princeton, 260 p.
- Trejo-Macías, G., A. Estrada y M. A. Mosqueda-Cabrera**, 2007. Survey of helminth parasites in populations of *Alouatta palliata mexicana* and *A. pigra* in continuous and in fragmented habitat in southern Mexico. *International Journal of Primatology*, 28: 931–945.
- Vegas Carrillo, S.** 2008. Efectos de la transformación del hábitat en la conducta y niveles de estrés de *Alouatta palliata mexicana*. Tesis de Doctorado. Universidad de Barcelona, Barcelona, 196 p.
- Villanueva-Jiménez, E. A.** 1988. Identificación de helmintos del tracto digestivo del mono aullador (*Alouatta*

palliata) en poblaciones silvestres. Tesis Profesional. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Veracruzana, Xalapa.

Walker, B. G., P. Dee Boersma y J. C. Wingfield. 2005. Field endocrinology and conservation biology. *Integrative and Comparative Biology*, 45: 12–18.

Wang, E. y K. Milton. 2003. Intragroup social relationships of male *Alouatta palliata* on Barro Colorado Island, Republic of Panama. *International Journal of Primatology*, 24: 1227–1243.

Wasser, S. K., K. Bevis, G. King y E. Hanson. 1997. Noninvasive physiological measures of disturbance in the northern spotted owl. *Conservation Biology*, 11: 1019–1022.

Wasser, S. K., K. E. Hunt, J. L. Brown, K. Cooper, C. M. Crockett, U. Bechert, J. J. Millsaugh, S. Larson y S. L. Monfort. 2000. A generalized fecal glucocorticoid assay for use in a diverse array of nondomestic mammalian and avian species. *General and Comparative Endocrinology*, 120: 260–275.

Zucker, E. L. y M. R. Clarke. 1986. Male–male interactions in a group of mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. Ninth Annual Meeting of the American Society of Primatologists, 1–13.

Zuk, M., y K. A. McKean. 1996. Sex differences in parasite infections: patterns and process. *International Journal of Parasitology*, 26: 1009–1124.