

## MONOS AULLADORES (*Alouatta palliata*) EN UNA PLANTACIÓN DE CACAO (*Theobroma cacao*) EN TABASCO, MÉXICO: ASPECTOS DE LA ECOLOGÍA ALIMENTARIA

### Howler monkeys (*Alouatta palliata*) in a cocoa plantation (*Theobroma cacao*) in Tabasco, Mexico: aspects of feeding ecology

D Muñoz , A Estrada, E Naranjo

(DM) Programa de Posgrado, El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México  
aullador@primatesmx.com

(AE) Estación de Biología Los Tuxtlas, Instituto de Biología, UNAM. México.

(EN) El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de las Casas

**Artículo recibido:** 1 de junio de 2005

**Artículo aceptado:** 8 de septiembre de 2005

**RESUMEN.** Evidencias recientes indican que en paisajes fragmentados del neotrópico poblaciones de primates silvestres pueden persistir usando algunos agrosistemas. Sin embargo, son pocos los datos acerca de cómo estos primates pueden sostenerse en estos hábitats artificiales. La ecología alimentaria de una tropa (N=24 individuos) de monos aulladores se analizó durante nueve meses en una plantación de cacao en Comalcalco, Tabasco, México. El censo de vegetación en la plantación indicó la presencia de 630 árboles ( $\geq 20$  cm DAP) de 32 especies de sombra. Los aulladores utilizaron 16 especies vegetales (13 árboles) como fuentes de hojas, frutos y flores. Cinco especies de árboles de sombra (*Ficus cotinifolia*, *Pithecellobium saman*, *Gliricidia sepium*, *F. obtusifolia* y *Ficus* sp) contribuyeron ligeramente sobre el 85.7 % del tiempo alimentación y representaron al 78 % de los árboles (N=136) utilizados por los aulladores. Mensualmente, los monos aulladores dedicaron el 51 % del tiempo de alimentación al consumo de hojas jóvenes y un 29 % al de frutos maduros. Diferencias en la proporción proteína-fibra entre hojas jóvenes y maduras parecen influir en la selección de alimento por parte de los monos aulladores. Las plantaciones de cacao como la estudiada, pueden mantener segmentos de poblaciones de monos aulladores.

**Palabras clave:** monos aulladores, *Alouatta palliata*, ecología alimentaria, plantación de cacao, agrosistemas, Tabasco, México.

**ABSTRACT.** Recent evidence indicates that wild primate populations may persist in Neotropical fragmented landscapes by using some agrosystems. However, few data are available on how these primates are able to survive in these artificial habitats. The feeding ecology of a troop (N=24 individuals) of howler monkeys was analysed during nine months in a cocoa plantation in Comalcalco, Tabasco, Mexico. A vegetation census in the plantation indicated the presence of 630 trees ( $\geq 20$  cm DBH) of 32 shade species. The howlers used 16 plant species (13 trees) as sources of leaves, fruits and flowers. Five shade tree species (*Ficus cotinifolia*, *Pithecellobium saman*, *Gliricidia sepium*, *F. obtusifolia* and *Ficus* sp) accounted for slightly over 85.7 % of the feeding time and represented 78 % of the trees (N=136) used by the howlers. On a monthly basis, the howlers spent 51% of their feeding time eating young leaves and 29 % eating ripe fruit. Differences in the protein-fiber ratio between young and mature leaves seem to influence the choice of food by the howler monkeys. Cocoa plantations such as the one studied can sustain segments of howler monkey populations.

**Key words:** howler monkeys, *Alouatta palliata*, feeding ecology, cocoa plantation, agrosystems, Tabasco, Mexico.

## INTRODUCCIÓN

Las prácticas agrícolas se han considerado como la causa principal de la pérdida y fragmentación de la selva tropical en el mundo (Donald 2004; Henle *et al.* 2004 a, b) y la resultante destrucción y

fragmentación del hábitat son la causa principal del aumento en los índices de extinción de especies en décadas recientes (Henle *et al.* 2004 a, b). La fragmentación del hábitat, las fuerzas estocásticas y la rareza del hábitat juegan un papel importante en la disminución poblacional y de especies en el nivel

local (Henle *et al.* 2004 b). Sin embargo la evidencia reciente sugiere que no todas las especies declinan hacia la extinción después de la fragmentación y que, en algunos casos, la resistencia de la especie puede ser mayor que la esperada (Estrada *et al.* 2005). Igualmente, el foco de los estudios del paisaje en las zonas tropicales ha sido el «hábitat» y no la «matriz», es decir, el hábitat que rodea los parches nativos del hábitat de interés. Esta perspectiva binaria se ha aplicado al estudio de las consecuencias de la fragmentación del hábitat en comunidades biológicas del Neotrópico, basadas principalmente en investigaciones conducidas en Suramérica, en donde la mayoría de los estudios han examinado la riqueza biológica de los fragmentos de selva y cómo tal riqueza es afectada por el aislamiento, los efectos del borde, especies invasoras, aislamiento y el manejo temporal (Laurance *et al.* 2002; Estrada *et al.* 2005).

En la actualidad, se ha sugerido que algunos agrosistemas pueden ser elementales para sostener la biodiversidad de vertebrados en paisajes tropicales modificados por el hombre proporcionando un hábitat temporal, áreas de vegetación, disponibilidad de recursos potenciales, refugio y conectividad, entre otras ventajas, para poblaciones aisladas de un amplio espectro de especies animales (Greenberg *et al.* 2000; Ricketts 2001; Daily *et al.* 2003; Murphy & Lovett-Doust 2004; Harvey *et al.* 2004).

Mientras que la tierra dedicada a la ganadería extensiva domina el paisaje fragmentado en Mesoamérica, algunas prácticas agrícolas han dado lugar a paisajes variados y altamente heterogéneos en donde los parches de lo natural y del agrosistema coexisten. Muchos de estos paisajes abrigan varios tipos de agrosistemas arbóreos y no arbóreos tales como café (*Coffea arabica*), cacao (*Theobroma cacao*) y cardomomo (*Elatteria cardamomum*; Zingiberaceae) bajo sombra de la selva o bajo sombra de árboles plantados por el hombre; plantaciones arbóreas (como pimienta, *Pimienta dioica*, cítricos, *Citrus* sp.), y otros cultivos no arbóreos como plátano (*Musa* sp.), maíz (*Zea mays*), entre otros (Schroth *et al.* 2004) así como también las cercas vivas para delimitar las tierras (Harvey *et al.* 2004).

En el caso de los primates, se ha descrito

su presencia en plantaciones agroforestales. Por ejemplo, los sistemas de cacao en Brasil han atraído la atención debido a su capacidad de abrigar primates tales como el tití león cabeza dorada (*Leontopithecus chrysomelas*), una especie en peligro (Rice & Greenberg 2000). De la misma manera, en el parque nacional de Gulung Palung en Kalimantan, primates tales como el langur castaño (*Presbytis rubicunda*) y el gibón (*Hylobates agilis*) se encuentran en sistemas agroforestales (Salafsky 1993). La presencia de especies de primates (macacos, langures castaños, gibones y syamangs; *Hylobates syndactylus*) fue registrada en plantaciones de hule (*Hevea brasiliensis*) y damar (*Shorea javanica*), y cinco especies más en plantaciones de durio (*Durio zibethinus*) en Sumatra, en las cuales la densidad de individuos resultó similar que en el bosque primario (Michon & de Foresta 1995). En Costa Rica y Nicaragua, monos aulladores (*Alouatta palliata*) han sido encontrados dentro de plantaciones de café bajo sombra (McCann *et al.* 2003; Somarriba *et al.* 2004) y en Los Tuxtlas, México, poblaciones de monos aulladores (*A. palliata*) y monos araña (*Ateles geoffroyi*) han sido detectadas en plantaciones de cacao y de café que crecen bajo la sombra de la selva (Estrada & Coates-Estrada 1996). Recientemente, un estudio en paisajes modificados por el hombre en las tierras bajas del sur de México, Guatemala y Costa Rica menciona la presencia de poblaciones de cinco (*A. palliata*, *A. pigra*, *A. geoffroyi*, *Saimiri oerstedii*, *Cebus capucinus*) de las ocho especies de primates silvestres que existen en Mesoamérica, en 15 tipos de agrosistemas arbóreos (Estrada *et al.* 2005).

Una mejor comprensión del valor de los agrosistemas para la conservación de las poblaciones remanentes de primates en paisajes modificados por el hombre es determinar como logran sobrevivir las poblaciones en estos hábitats antropogénicos. Contribuyendo con información en esta dirección, aquí se interpretan los resultados de un estudio sobre el uso de recursos alimentarios por una tropa de monos aulladores (*A. palliata*) que habita en una plantación de cacao (*Theobroma cacao*), localizada en las tierras bajas de Tabasco, México.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Sitio de estudio

El estudio se realizó en una plantación de cacao localizada a 2.0 km de la ciudad de Comalcalco (18°26' N, 93°32' O; altitud de 10 - 40 msnm, precipitación media anual de 1 934 milímetros y temperatura media de 26.4 °C) en las tierras bajas de Tabasco, México. La ganadería y el cultivo de cacao son dos de los componentes principales de la economía de subsistencia local (Anónimo 2000). El municipio de Comalcalco tiene una superficie de 72 319 ha de las cuales el 0.2 % está ocupado por selvas y el 23.2 % son plantaciones de cacao. El resto son pastizales, humedales, superficie urbana y otros tipos de agricultura (Anónimo 2000). La plantación de cacao considerada para este estudio es parte de un rancho ganadero que abarca 28 ha. De éstas, 16 ha son pastos y 12 ha constituyen el agrosistema de cacao. La plantación tiene más de 4 400 árboles de cacao en producción y está compuesta por un sistema de sombra cultivada que utiliza especies arbóreas como *Pithecellobium saman*, *Erythrina americana*, *Gliricidia sepium*, *Inga jinicuil*, e *I. vera*, entre otras.

### Población de primates

Los reconocimientos en la plantación demostraron la existencia de una sola tropa de monos aulladores compuesta por 24 individuos: cinco machos adultos, 11 hembras adultas, seis juveniles y dos infantes. En base al peso promedio de individuos de *A. palliata* en Los Tuxtlas (400 km al noroeste de Comalcalco; Estrada 1982) se estimó que la tropa de monos aulladores representó una biomasa de 10.2 kg/ha en la plantación de estudio.

### Observaciones de la conducta alimentaria

El comportamiento de alimentación de los monos aulladores se registró, en promedio, durante ocho días por mes ( $\pm 1.8$  días DE), de febrero a octubre del 2003. Las observaciones fueron realizadas entre las 07:00 y 19:00 h, y el procedimiento de observación empleado fue el de muestreo del animal focal (Altmann 1974). Este consistió en observaciones de cada individuo durante 10 min, excluyendo los individuos infantiles (N = 2) en la tropa. Los individuos bajo observación fueron seleccionados al azar para su observación y se identi-

caron por medio de marcas tales como cicatrices faciales, parches de pelo rubio en la cola, manos y patas, y asociación con otros individuos, por ejemplo madres con sus crías. En cada muestra focal se registró el tiempo dedicado al consumo de cada parte vegetal ingerida y su estado de madurez (maduro o joven). Los árboles utilizados por los monos aulladores como recurso alimentario fueron marcados, medidos (altura y diámetro a la altura del pecho; DAP) e identificados a nivel de especie.

### Censo de los árboles de sombra en la plantación

Todos los árboles ( $\geq 20$  cm de DAP) que aportan sombra al cacao fueron contados. Los árboles fueron medidos (altura y DAP) e identificados a nivel de especie. Para cada especie identificada se calculó el índice de valor de importancia (IVI). Este índice incorpora en una sola medida la densidad relativa, la frecuencia relativa y el área basal relativa de los árboles cada especie. Aquí, la densidad relativa es la densidad de una especie referida a la densidad de todas las especies del área, la frecuencia relativa es el número de muestras en las que se encontró una especie, referida a la frecuencia total de todas las especies y el área basal relativa es la sumatoria del área basal de una especie referida a la sumatoria del área basal de todas las especies (Brower *et al.* 1998).

### Contenido de fibra y proteína de las partes vegetales consumidas por los monos aulladores

Muestras de hojas jóvenes y maduras de al menos tres individuos de cada una de ocho especies consumidas por los monos fueron secadas a una temperatura constante (60 °C) por 48 h. La proporción de proteína cruda y de fibra en las hojas recolectadas fue estimada mediante análisis químicos (Lucas *et al.* 2003).

### Análisis de la información

El tiempo de alimentación total de los individuos en la tropa fue dividido entre el tiempo de alimentación mensual total en cada parte vegetal y este se expresó como el porcentaje de observación focal (Muñoz *et al.* 2002). La diversidad dietética total y mensual fue estimada usando el índice de diversidad de Shannon ( $H'$ ) y se utilizó el coeficiente de similitud de Sorensen (Brower *et al.* 1998) para

determinar, a nivel de especie, el grado de superposición mensual en las especies usadas como fuente de alimento. El coeficiente de correlación de Spearman ( $r_s$ ) fue utilizado para examinar la relación entre pares de las variables (por ejemplo, número de los árboles usados por especie y porcentaje de tiempo de alimentación). Las pruebas de Student y U de Mann-Whitney fueron utilizadas para comparar entre grupos de datos, como la altura, DAP y el IVI entre especies de árboles utilizados y no utilizados por los monos aulladores.

## RESULTADOS

### Especies de plantas usadas como fuente de alimento

Durante el periodo de estudio se acumularon 3 056 muestras focales con una suma de 505 h de observación (339 muestras focales por mes con un intervalo desde 267 en septiembre hasta 397 en mayo). El uso de 16 especies vegetales, pertenecientes a 10 familias, fue registrado como fuente de

alimento para los monos aulladores. Las especies de las familias Moraceae y Fabaceae presentaron el 57 % y 32 % de tiempo de alimentación respectivamente; las especies de las otras siete familias aportaron el 11 % restante. Trece de las 16 especies utilizadas fueron árboles, las otras fueron dos epifitas y un bejuco (Tabla 1). Los monos aulladores utilizaron 139 árboles de las diferentes especies como fuente de alimento, y concentraron el 86 % de su tiempo de alimentación en cinco especies arbóreas (*Ficus cotinifolia*, *Pithecellobium saman*, *Gliricidia sepium*, *Ficus obtusifolia* y *Ficus* sp.), que contribuyeron al 67 % de los árboles utilizados como fuente de alimento (Tabla 1).

### Partes vegetales utilizadas

Los aulladores invirtieron el 60 y 35 % del tiempo de alimentación en el consumo de hojas y frutos, respectivamente. Las flores, tallos y pecíolos representaron el 5 % del tiempo de alimentación. Las hojas jóvenes y los frutos maduros fueron los elementos más importantes en la dieta de los

**Tabla 1.** Especies vegetales utilizadas por los monos aulladores como fuente de alimento en la plantación de cacao en febrero-octubre de 2003. Todas las especies, excepto tres (epífita E, bejuco V), son árboles. Se muestra también el número de árboles ( $\geq 20$  cm DAP) de cada especie presente en la plantación, su densidad y los valores de IVI, y el número de los meses que cada uno fue utilizado por los aulladores como fuente de alimento.

**Table 1.** Plant species used by howler monkeys as food sources in the cocoa plantation for the period February-October 2003. All the species were trees, except for three (epiphyte E, vine V). Also shown is the number of trees ( $\geq 20$  cm DBH) of each species present in the plantation, their density and IVI values, and the number of months that each one was used by the howlers as a food source.

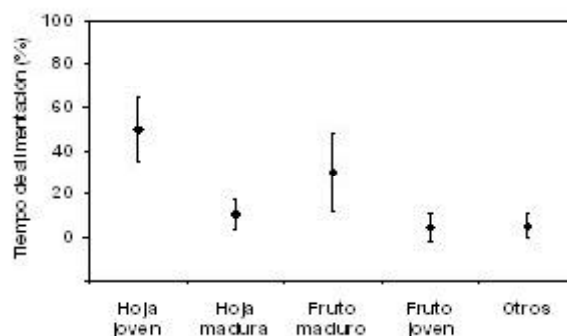
Especies	Familia	Árboles usados	Árboles en el sitio	Densidad (ind/ha)	IVI	Meses de uso	Tiempo de alimentación (%)
<i>Ficus cotinifolia</i>	Moraceae	22	36	3.0	22.7	9	41.6
<i>Pithecellobium saman</i>	Fabaceae	41	99	8.3	98.2	9	15.6
<i>Gliricidia sepium</i>	Fabaceae	30	103	8.6	36.9	9	12.7
<i>Ficus</i> sp.	Moraceae	4	6	0.5	3.4	6	8.7
<i>Ficus obtusifolia</i>	Moraceae	11	18	1.5	7.7	8	7.1
<i>Spondias mombin</i>	Anacardiaceae	6	13	1.1	5.5	3	5.3
<i>Diphysa robinoides</i>	Fabaceae	13	35	2.9	14.0	8	3.5
<i>Manilkara zapota</i>	Sapotaceae	1	1	0.1	0.5	2	2.1
<i>Mangifera indica</i>	Anacardiaceae	2	7	0.6	3.1	3	0.9
<i>Bursera simaruba</i>	Burseraceae	1	6	0.5	1.8	1	0.7
<i>Eritrina americana</i>	Fabaceae	6	55	4.6	16.7	3	0.5
<i>Cecropia obtusifolia</i>	Cecropiaceae	1	14	1.2	7.0	1	0.4
<i>Selenicereus</i> sp. (E)	Cactaceae	-	-	-	-	4	0.4
<i>Terminalia amazonia</i>	Combretaceae	1	3	0.3	1.3	2	0.3
<i>Paullinia pinnata</i> (V)	Sapindaceae	-	-	-	-	1	0.2
<i>Syngonium podophyllum</i> (E)	Araceae	-	-	-	-	1	0.03

aulladores, ya que en promedio, invirtieron el 51 % de su tiempo de alimentación mensual en hojas jóvenes y el 29 % en frutos maduros (Figura 1). Los aulladores utilizaron 11 especies de plantas como fuentes de hojas jóvenes (Tabla 2). De estas, *Ficus cotinifolia*, *Gliricidia sepium* y *Ficus sp.* fueron las especies más importantes, ya que contribuyeron al 80 % del tiempo de alimentación en esta parte vegetal. En el caso de las hojas maduras los aulladores invirtieron 60 % del tiempo de alimentación en *P. saman* y el 19 % en *F. cotinifolia*. Para las hojas jóvenes y maduras, el número de árboles usados por especie estuvo asociado positivamente al porcentaje del tiempo de alimentación ( $r_s = 0.76$ ,  $p = 0.02$ ,  $n = 9$ ;  $r_s = 0.98$ ,  $p = 0.01$ ,  $n = 6$ , respectivamente). En el caso de frutos jóvenes y maduros, los aulladores utilizaron cinco y siete especies de plantas, respectivamente. Especies como *F. cotinifolia* fueron preferidas por los aulladores, quienes concentraron en estas el 70 % de tiempo de alimentación en frutos jóvenes. Los aulladores mostraron una preferencia en el consumo de frutos maduros en las especies *F. cotinifolia*, *Spondias mombin* y *P. saman* e invirtieron un 84 % del tiempo de alimentación en esta parte vegetal. Solamente para el caso de los frutos maduros se estimó una asociación entre el número de árboles usados por especie y el porcentaje del tiempo de alimentación ( $r_s = 0.91$ ,  $p = 0.01$ ,  $n = 7$ ). Los aulladores consumieron flores principalmente de *P. saman* y *G. sepium*, en donde concentraron el 81 % del tiempo de alimentación en esta parte vegetal (Tabla 2).

### Variación mensual en la dieta de los aulladores

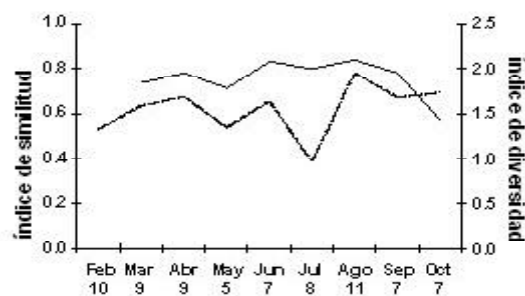
Los aulladores utilizaron un promedio de 7.8 especies vegetales ( $\pm 1.7$  DE) por mes como fuente de alimento con un intervalo de cinco especies en mayo a 11 especies en agosto (Figura 2). La diversidad media de la dieta mensual fue  $H' = 1.55 \pm 0.29$ , con un valor más bajo encontrado en julio ( $H' = 0.97$ ) y el más alto en agosto ( $H' = 1.95$ ) (Figura 2). El índice de similitud (Sorensen) en el uso de especies como fuente alimento entre meses adyacentes varió de 0.67 entre junio-julio a 0.91 en mayo-junio (media =  $0.76 \pm 0.08$ ) (Figura 2).

El número de árboles usados por mes como fuente de alimento varió de 24 en septiembre a 44 en octubre (media =  $32 \pm 6.3$ ). Mientras que las



**Figura 1.** Porcentaje medio del tiempo de alimentación mensual invertido por los aulladores en diversas partes vegetales en la plantación del cacao. «Otro» se refiere a flores, peciolo y a partes no identificadas.

**Figure 1.** Mean percentage of monthly feeding time spent by the howlers on different plant parts in the cocoa plantation. "Other" refers to flowers, petioles and unidentified items.



**Figura 2.** Diversidad dietética mensual ( $H'$  = línea discontinua) y sobreposición dietética ( $IS$  = línea continua) a nivel de especie entre los meses adyacentes. El número debajo de la inicial de los meses indica el número de especies vegetales usadas como fuente de alimento por los aulladores.

**Figure 2.** Monthly dietary diversity ( $H'$  = discontinuous line) and dietary overlap ( $IS$  = continuous line) at the species level between adjacent months. The number below the months' initials refers to the number of plant species used as food sources by the howlers.

hojas y los frutos fueron consumidas por los aulladores a través del período de estudio, el consumo de hojas jóvenes varió desde 23 % en julio hasta 67 % en octubre (Figura 3). En el caso de frutos maduros, el consumo varió desde 11.9 % en febrero hasta 64 % en julio (Figura 3). El porcentaje mensual del tiempo de alimentación invertido por los aulladores en hojas jóvenes se asoció positivamente a la diversidad dietética mensual ( $r_s = 0.63$ ,  $p = 0.03$ ,  $n = 9$ ) y se encontró una relación negativa, pero marginalmente significativa en el caso de hojas maduras ( $r_s = -0.51$ ,  $p = 0.07$ ,  $n = 9$ ).

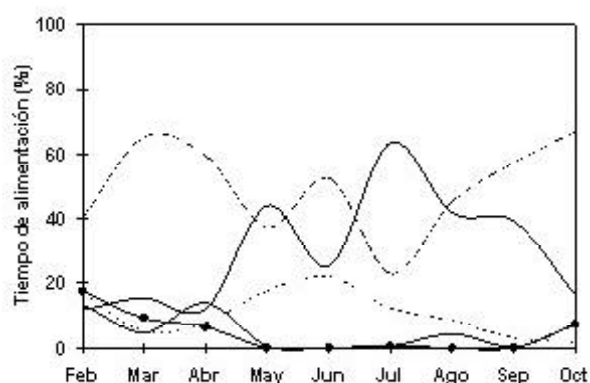
**Tabla 2.** Porcentaje de tiempo invertido por los monos aulladores en el consumo de las diferentes partes de cada especie vegetal en su dieta en febrero-octubre de 2003 en la plantación del cacao.

**Table 2.** Time percentage invested by the howler monkeys in the consumption of different parts of each plant species in their diet for the period February-October 2003 in the cocoa plantation.

Especie	Hoja joven	Hoja madura	Fruto joven	Fruto maduro	Otros
<i>Ficus cotinifolia</i>	41.9	18.9	70.1	52.4	
<i>Pithecellobium saman</i>	6.9	60.0	9.0	12.9	27.8
<i>Glixicidia sepium</i>	20.9	8.9			25.4
<i>Ficus sp.</i>	17.2	2.6			
<i>Ficus obtusifolia</i>	3.6	4.3	6.8	10.0	28.4
<i>Spondias mombin</i>			0.9	18.2	
<i>Diphysa robinoides</i>	5.9	5.4			
<i>Manilkara zapota</i>				5.3	15.5
<i>Mangifera indica</i>			13.1	0.3	1.9
<i>Bursera simaruba</i>	1.3				
<i>Erythrina americana</i>	1.0				0.2
<i>Cecropia obtusifolia</i>	0.9				
<i>Selenicereus sp.</i>					6.2
<i>Terminalia amazonia</i>				0.9	
<i>Paullinia pinnata</i>	0.4				
<i>Syngonium podophyllum</i>	0.1				

### Características cuantitativas de la vegetación

El censo de los árboles de sombra resultó en un conteo de 630 árboles pertenecientes a 32 especies. De éstas, el 66 % fueron árboles de las especies utilizadas por los aulladores como fuente de alimento y, a excepción de *P. saman* y *G. sepium*, se presentaron en densidades menores de 5 ind/ha (Tabla 1). Mientras que la altura media total y el DAP de los árboles de sombra en la plantación fue de  $16.2 \pm 14.6$  m y  $59.9 \pm 48.7$  cm, respectivamente, los árboles utilizados por los aulladores como fuente de alimento tuvieron en promedio una altura de  $19.2 \pm 4.6$  m (intervalo de 6 - 28 m) y un DAP de  $106 \pm 68.4$  cm (intervalo 17 - 365 cm). Los árboles utilizados y no utilizados por los monos aulladores se diferenciaron estadísticamente en estas dos medidas (altura,  $t = 3.68$ ,  $p < 0.01$ , gl 406; DAP,  $t = 5.97$ ,  $p = 0.01$ , gl 97). Los individuos de la especie *P. saman* presentaron una altura media más alta que otros árboles de sombra de la plantación (altura media *P. saman*  $21.0 \pm 2.4$  m; otros árboles  $14.3 \pm 3.8$  m;  $t = 27.74$ ,  $p = 0.001$ , gl 163) y un mayor DAP promedio que árboles de las otras especies (DAP



**Figura 3.** Estacionalidad en el uso de las partes vegetales por los aulladores. Véase los picos y los valles marcados en el uso de hojas jóvenes, frutos maduros y hojas maduras (hoja joven=línea discontinua, hoja madura=línea punteada, fruto maduro=línea gruesa, fruto joven=línea con círculos, otros=línea delgada).

**Figure 3.** Seasonality in the use of plant parts by the howlers. Note the peaks and valleys in the use of young leaves, ripe fruit and mature leaves (young leaf=discontinuous line, mature leaf=dotted line, ripe fruit=thick line, young fruit=line with circles, others=thin line).

medio *P. saman*  $115.8 \pm 28.0$  cm; otros árboles  $54.9 \pm 51.9$  cm;  $t = 20.00$ ,  $p = 0.0001$ , gl 169).

### Índice de Valor Importancia (IVI) de las especies arbóreas

Las especies arbóreas utilizadas por los aulladores como fuente de alimento presentaron un mayor IVI medio ( $16.8 \pm 26.6$ ) que las otras especies de árboles ( $4.3 \pm 7.5$ ) ( $U = 61.5$ ,  $p = 0.018$ ). Las tres especies de árboles más importantes en la dieta de los monos mostraron los IVI más altos en la plantación: *P. saman* IVI = 98.2, *G. sepium* IVI = 36.9 y *F. cotinifolia* IVI = 22.7 (Tabla 1). El resto de las especies presentaron valores del  $IVI \leq 17.0$  (Tabla 1). El porcentaje de tiempo invertido en alimentación por los aulladores y el número de meses en que las especies de árboles fueron utilizadas por estos como fuente del alimento estuvo correlacionada con el IVI de las especies (tiempo  $r_s = 0.59$ ,  $p = 0.01$ ; meses  $r_s = 0.79$ ,  $p = 0.0001$ , respectivamente), pero una correlación más fuerte fue encontrada entre el número de árboles usados por especie y el IVI de las estas ( $r_s = 0.9107$ ,  $p = 0.001$ ). El porcentaje del tiempo de alimentación en hojas jóvenes, frutos maduros y hojas maduras por los aulladores fue asociado a los IVI de la especies arbóreas fuente de alimento ( $r_s = 0.48$ ,  $p = 0.05$   $n =$

9;  $r_s = 0.67$ ,  $p = 0.04$   $n = 7$ ;  $r_s = 0.94$ ,  $p = 0.002$ ,  $n = 6$ ; respectivamente), pero este no fue el caso para frutos jóvenes ( $r_s = 0.20$ ,  $p > 0.05$ ,  $n = 5$ ).

### Contenido de fibra y proteína de las hojas

El análisis químico de las hojas usadas por los aulladores como alimento mostró que el contenido medio (porcentaje de materia seca/g) de proteína cruda fue más alto en hojas jóvenes ( $19.87\% \pm 10.38$ ) que en maduras ( $11.59\% \pm 5.56$ ;  $t = 1.96$ ,  $p = 0.039$ , gl 10). El contenido medio de fibra fue más alto en hojas maduras ( $6.35\% \pm 3.83$ ) que en jóvenes ( $3.15\% \pm 0.94$ ;  $t = 2.16$ ,  $p = 0.037$ , gl 6). Las hojas jóvenes presentaron un relación media proteína-fibra más alta que las maduras ( $7.02 \pm 4.54$  vs  $1.39 \pm 0.33$ ;  $t = 3.09$   $p = 0.018$  gl 7).

### DISCUSIÓN

En este estudio, los árboles de cacao no fueron usados por los aulladores como fuente de alimento. Los aulladores se mantienen en la plantación de cacao explotando hojas, frutos y flores de un reducido número de otras especies vegetales, de las cuales el 80 % son árboles que aportan la sombra al cacao. Cinco especies (*F. cotinifolia*, *P. saman*, *G. sepium*, *F. obtusifolia* y *Ficus* sp.) pertenecientes a las Familias Fabaceae y Moraceae, destacaron dentro de la dieta de los monos aulladores. Las especies de árboles de estas familias han sido señaladas como fuentes importantes de alimento para *Alouatta* en otros sitios en México (Estrada 1984; Estrada *et al.* 1999; García del Valle *et al.* 2001; Serio-Silva & Rico-Gray 2002; Rivera & Calme 2005), Belice (Silver *et al.* 1998; Pavelka & Knopff 2004), Costa Rica (Glander 1975), Panamá (Milton 1980) y Colombia (Gaulin & Gaulin 1982).

Las hojas y frutos de los árboles del género *Ficus* fueron especialmente importantes en la dieta de los aulladores en la plantación de cacao durante todos los meses del período de estudio. Sobre una base mensual, las partes vegetales más importantes en la dieta de los aulladores en la plantación de cacao fueron las hojas jóvenes y los frutos maduros. Las hojas maduras, los frutos jóvenes y otras complementaron su dieta. Especies tales como *F. cotinifolia*, *G. sepium* y *Ficus* sp., fueron la fuente

principal de hojas jóvenes, mientras que *P. saman* fue la fuente principal de hojas maduras. Los árboles de las especies *P. saman*, *S. mombin* y del género *Ficus* fueron las fuentes principales de frutos maduros para los aulladores. Los monos aulladores en la plantación de cacao mostraron patrones dietéticos y preferencias similares a los presentados en hábitat continuo y en hábitat fragmentado en otros lugares en México (Estrada 1984; Estrada *et al.* 1999; García del Valle *et al.* 2001; Fuentes *et al.* 2003; Rivera & Calme 2005) y en otras regiones del Neotrópico (Glander 1975; Milton *et al.* 1980; Silver *et al.* 1998). Las hojas jóvenes consumidas por los aulladores presentaron una relación proteína-fibra más alta que las hojas maduras, lo cual sugiere que los monos aulladores, como otros primates folívoros, seleccionan hojas de alta calidad para satisfacer sus requisitos alimentarios (Chapman *et al.* 2002; Wasserman & Chapman 2003).

Las variaciones mensuales en el uso de especies vegetales fueron evidentes en la dieta de los aulladores, pero los valores relativamente altos del índice de similitud intermensual en las especies usadas como fuente de alimento indica que estos cambios giraron alrededor de la visita continua a árboles que pertenecen al número reducido de especies, de las cuales derivan su sustento en la plantación. Durante las observaciones los aulladores no utilizaron todos los árboles disponibles de las especies que favorecieron su dieta, esto significa que los aulladores tienen disponibles recursos potenciales adicionales para su sustento. Sin embargo, variaciones en la calidad alimenticia y la presencia y concentración de compuestos secundarios en las hojas jóvenes y maduras de árbol a árbol, también podrían explicar la selectividad de los aulladores por árboles particulares en la plantación (Chapman *et al.* 2003).

El análisis del IVI para las especies de árboles presentes en la plantación de cacao demostró que los aulladores prefirieron árboles de especies que contribuyen por arriba del promedio en área basal y densidad de la población de árboles de sombra. Así, las tres especies dominantes en su dieta presentaron los valores más altos del IVI y los aulladores utilizaron constantemente estas especies a través del período de estudio como fuente de ali-

mento y para otras actividades de mantenimiento. Estos árboles fueron generalmente más grandes y altos que el resto de la población de los árboles en la plantación y no sólo proveen a los aulladores con cantidades significativas de alimento (hojas, fruta, flores), sino también con el substrato físico sobre el cual realizan otras actividades como descanso e interacciones sociales.

Los aulladores en la plantación de cacao investigada en Comalcalco viven en un hábitat manejado totalmente por el hombre. Los árboles de sombra, como *P. saman* y *G. sepium*, fueron plantados hace aproximadamente 40 años, junto con otros árboles exóticos, como aguacate, de interés para los agricultores. Otros árboles, tales como los higos estranguladores (*F. cotinifolia*) colonizaron la plantación probablemente vía dispersión de sus semillas por aves y/o por murciélagos. Los aulladores colonizaron la plantación hace aproximadamente 25 años, probablemente trasladándose de parches de selva circundante. A pesar de que la densidad de especies de árboles que aportan sombra a la plantación de cacao es baja (2.9 especies/ha), este estudio sugiere que los aulladores se han sostenido en la plantación de cacao consumiendo hojas, frutos y flores de pocas especies. Aún cuan-

do la dieta de los aulladores en la plantación de cacao no es tan diversa como la de aulladores que viven en pequeños fragmentos de selva (Bicca-Marques 2003; Estrada *et al.* 1999; Juan *et al.* 2000), los recursos en la plantación parecen ser suficientes para sostener una biomasa relativamente alta de monos aulladores (10.2 kg/ha) ya que esta excede a la mencionada (1.8 kg/ha) para poblaciones de aulladores en un hábitat continuo (Estrada 1982).

En conclusión, esta investigación indica que bajo condiciones similares a las de la plantación de estudio, ciertas prácticas agrícolas en el trópico pueden sostener segmentos de poblaciones de monos aulladores por varias décadas en paisajes fragmentados por la acción humana (Estrada & Coates-Estrada 1996; Estrada *et al.* 2005). Debido a que en la región en donde esta ubicada la plantación de cacao estudiada existen otros agrosistemas habitados por monos aulladores, el manejo de las poblaciones debe contemplar la protección y/o el establecimiento de corredores de vegetación arbórea entre las unidades arbóreas artificiales y naturales en el paisaje, de modo que las poblaciones aisladas de monos aulladores sean reconectadas y estas se conserven (Harvey *et al.* 2004; Mandujano *et al.* 2005).

## LITERATURA CITADA

- Altmann J (1974) Observational study of behavior: sampling methods. *Behavior* 49:227-267.
- Anónimo (2000) Cuaderno estadístico municipal. Comalcalco, Tabasco. Edición 2000, INEGI. Aguascalientes. 192 pp.
- Bicca-Marques JC (2003) How do howler monkeys cope with habitat fragmentation? En: Marsh LK (ed) *Primates in fragments: ecology and conservation*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, NY: 283-303.
- Brower JE, Zar JH, Von Ende CN (1998) *Field and laboratory methods for general ecology*. WMC. Mc Graw-Hill. Dubuque. 226 pp.
- Chapman CA, Chapman LJ, Bjorndal KA, Onderdonk DA (2002) Application of protein-to-fiber ratios to predict colobine abundance on different spatial scales. *International Journal of Primatology* 23: 283-310.
- Chapman CA, Chapman LJ, Rode KD, Hauck EM, McDowell LR (2003) Variation in the nutritional value of primate foods: among trees, time periods, and areas. *International Journal of Primatology* 24: 317-333.
- Daily G, Ceballos G, Pacheco J, Suzan G, Sánchez-Azofeifa A (2003) Country side biogeography of neotropical mammals: conservation opportunities in agricultural landscapes in Costa Rica. *Conservation Biology* 17: 1815-1826.
- Donald PF (2004) Biodiversity impacts of some agricultural commodity production systems. *Conservation Biology* 18: 17-37.

- 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 in the rain forest of Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *International Journal of Primatology* 5: 105-131.
- Estrada A, Coates-Estrada R (1996) Tropical rain forest fragmentation and wild populations of primates at Los Tuxtlas. *International Journal of Primatology* 5: 759-783.
- Estrada A, Juan S, Ortíz-Martínez T, Coates-Estrada R (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.
- Estrada A, Saenz J, Harvey C, Naranjo E, Muñoz D, Rosales-Meda M. (2005) Primates in agroecosystems: conservation value of agricultural practices in Mesoamerican landscapes. En: Estrada A, Garber PA, Pavelka MSM, Luecke L (eds) *New perspectives in the study of Mesoamerican primates: distribution, ecology, behavior and conservation*. Springer Press, NY: 437-470.
- Fuentes E, Estrada A, Franco B, Magaña M, Decena Y, Muñoz D, García del Valle Y (2003) Uso de recursos alimenticios por una tropa de monos aulladores, *Alouatta palliata*, en el parque La Venta, Tabasco, México. *Neotropical Primates* 11: 24-29.
- García del Valle Y, Muñoz D, Estrada A, Franco B, Magaña M (2001) Uso de plantas como alimento por monos aulladores, *Alouatta palliata*, en el parque Yumká, Tabasco, México. *Neotropical Primates*. 9: 112-118.
- Gaulin, SJC, Gaulin CK (1982) Behavioral ecology of *Alouatta seniculus* in Andean cloud forest. *International Journal of Primatology* 3: 1-32.
- Glander KE (1975) Habitat description and resource utilization: an ecological view of social organization in mantled howler monkeys. En: Tuttle RH (ed) *Socioecology and Psychology of Primates*. The Hague, Mouton: 37-57.
- Greenberg R, Bichier P, Cruz A (2000) Bird conservation value of cacao plantations with diverse planted shade in Tabasco, Mexico. *Animal Conservation* 22: 105-112.
- Harvey C, Tucker N, Estrada A (2004) Can live fences, isolated trees and windbreaks help conserve biodiversity within fragmented tropical landscapes? En: Schroth G, Fonseca G, Gascon C, Vasconcelos H, Izac AM, Harvey C (eds) *Agroforestry and conservation of biodiversity in tropical landscapes*. Island Press Inc, NY: 261-289.
- Henle K, Lindemayer DB, Margules CR, Saunders DA, Wissel C (2004 a) Species survival in fragmented landscapes : where are we now ? *Biodiversity and Conservation* 13: 1-8.
- Henle K, Davoes KF, Kleyer M, Margules C, Settele J (2004 b) Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodiversity and Conservation* 13: 207-251.
- Juan S, Estrada A, Coates-Estrada R (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 en los Tuxtlas, México. *Neotropical Primates* 8: 131-135.
- Laurance WF, Lovejoy TE, Vasconcelos HL, Bruna EM, Dirham RK, Stoufer PC (2002) Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22 year investigation. *Conservation Biology* 16: 605-618.
- Lucas PW, Corlett RT, Dominy NJ, Essackjee HC, Riba-Hernandez P, Stoner KE, Yamashita N (2003) Dietary analysis II: food chemistry. En: Setchell JM, Curtis DJ (eds) *Field and laboratory methods in primatology*. Cambridge University Press. Cambridge: 199-203.
- McCann C, Williams-Guillen K, Koontz F, Roque Espinoza AA, Martinez Sanchez JC, Koontz, C (2003) Shade coffee plantations as wildlife refuge for mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*) in Nicaragua. En: Marsh L (ed) *Primates in fragments: ecology and conservation*. Kluwer Press, NY: 321-342.
- Mandujano S, Escobedo-Morales LA, Palacios-Silva R, Arroyo V, Rodriguez-Toledo EMA (2005) Metapopulation approach to conserving the howler monkey in a highly fragmented landscape in Los Tuxtlas, Mexico.

- En: Estrada A, Garber PA, Pavelka MSM, Luecke L (eds) *New perspectives in the study of Mesoamerican primates: distribution, ecology, behavior and conservation*. Springer Press, NY: 513-538.
- Michon G, de Foresta H (1995) The Indonesian agro-forest model. En: Halladay P, Gimour DA, (eds) *Conserving biodiversity outside protected areas: the role of traditional agroecosystems*. IUCN. Gland, Switzerland: 90-106.
- Milton, K (1980) *The foraging strategy of howler monkeys: a study in primate economics*. Columbia University Press, NY: 170.
- Milton K, Van Soest PJ, Robertson JB (1980) Digestive efficiencies of wild howler monkeys. *Physiological Zoology* 4:402-409.
- Muñoz D, García del Valle Y, Franco B, Estrada A, Magaña M (2002) Estudio del patrón de actividad general de monos aulladores (*Alouatta palliata*) en el Parque Yumká, Tabasco, México. *Neotropical Primates* 10: 11-17.
- Murphy HT, Lovett-Doust J (2004) Context and connectivity in plant populations and landscape mosaics: does the matrix matter? *Oikos* 105: 3-14.
- Pavelka MSM, Knopff K (2004) Diet and activity in *A. pigra* in southern Belize: does degree of frugivory influence activity level? *Primates* 45: 105-112.
- Rice RA, Greenberg R (2000) Cacao cultivation and the conservation of biological diversity. *Ambio* 3: 167-176.
- Ricketts TH (2001) The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *The American Naturalist* 158: 87-99.
- Rivera A, Calme S (2005) Forest fragmentation and changes in the feeding ecology of black howlers (*Alouatta pigra*) from the Calakmul area in Mexico. En: Estrada A, Garber PA, Pavelka MSM, Luecke L (eds) *New perspectives in the study of Mesoamerican primates: distribution, ecology, behavior and conservation*. Springer Press, NY: 189-214.
- Salafsky N (1993) Mammalian use of a buffer zone agroforestry system bordering Gunung Palung National Park, west Kalimantan, Indonesia. *Conservation Biology* 7: 928-933.
- Schroth G, Fonseca G, Gascon C, Vasconcelos H, Izac AM, Harvey C (2004) *Agroforestry and conservation of biodiversity in tropical landscapes*. Island Press Inc. New York. 576 pp
- Serio-Silva, JC, Rico-Gray V (2002) Interacting effects of forest fragmentation and howler monkey foraging on germination and dispersal of fig seeds. *Oryx* 36: 266-271.
- Silver SC, Ostro LET, Yeager CP, Horwich, R (1998) Feeding ecology of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in northern Belize. *American Journal of Primatology* 45: 263-279.
- Somarriba E, Harvey CA, Samper M, Anthony F, Gonzales J, Slaver Ch, Rice RA (2004) Biodiversity conservation in Neotropical coffee (*Coffea arabica*) plantations. En: Schroth, G, Fonseca G, Gascon C, Vasconcelos H, Izac AM, Harvey C (eds) *Agroforestry and conservation of biodiversity in tropical landscapes*. Island Press Inc, NY: 198-226.
- Wasserman MD, Chapman CA (2003) Determinants of colobine monkey abundance: the importance of food energy, protein and fibre content. *Journal of Animal Ecology* 72: 650 -659.