



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE BIOLOGÍA  
ECOLOGÍA**

**PATRONES DE NAVEGACIÓN EN EL HÁBITAT ASOCIADOS AL USO DE RECURSOS  
ALIMENTICIOS POR MONOS AULLADORES NEGROS (*Alouatta pigra*)  
EN FRAGMENTOS DE SELVA EN PALENQUE, CHIAPAS, MÉXICO**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**ANAID CÁRDENAS NAVARRETE**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JESÚS ALEJANDRO ESTRADA MEDINA**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

**COMITÉ TUTOR: DR. EDUARDO JORGE NARANJO PIÑERA**  
DEPARTAMENTO DE CONSERVACIÓN DE LA BIODIVERSIDAD, ECOSUR  
**DR. JOSÉ JUAN FLORES MARTÍNEZ**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

**CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., NOVIEMBRE, 2020**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.





**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA  
ECOLOGÍA

**PATRONES DE NAVEGACIÓN EN EL HÁBITAT ASOCIADOS AL USO DE RECURSOS  
ALIMENTICIOS POR MONOS AULLADORES NEGROS (*Alouatta pigra*)  
EN FRAGMENTOS DE SELVA EN PALENQUE, CHIAPAS, MÉXICO**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**ANAID CÁRDENAS NAVARRETE**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:** DR. JESÚS ALEJANDRO ESTRADA MEDINA  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM  
**COMITÉ TUTOR:** DR. EDUARDO JORGE NARANJO PIÑERA  
DEPARTAMENTO DE CONSERVACIÓN DE LA BIODIVERSIDAD, ECOSUR  
DR. JOSÉ JUAN FLORES MARTÍNEZ  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX. 2020

**COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE BIOLOGIA**

**OFICIO CPCB/699/2020**

**ASUNTO: Oficio de Jurado**

**M. en C. Ivonne Ramírez Wence**  
**Directora General de Administración Escolar, UNAM**  
**Presente**

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité de Ecología, Manejo Integral de Ecosistemas, Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 31 de agosto de 2020, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **ECOLOGÍA** de la alumna **CARDENAS NAVARRETE ANAID** con número de cuenta **309580476** con la tesis titulada "**Patrones de navegación en el hábitat asociados al uso de recursos alimenticios por monos aulladores negros (*Alouatta pigra*) en fragmentos de selva en Palenque, Chiapas, México**", realizada bajo la dirección del **DR. JESÚS ALEJANDRO ESTRADA MEDINA**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente:	DR. FERNANDO ALFREDO CERVANTES REZA
Vocal:	DR. SALVADOR MONTIEL ORTEGA
Secretario:	DR. JOSÉ JUAN FLORES MARTÍNEZ
Suplente:	DRA. MARIANA YÓLOTL ÁLVAREZ AÑORVE
Suplente	DR. LÁZARO GUEVARA LÓPEZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**ATENTAMENTE**  
**"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"**  
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 26 de octubre de 2020

**COORDINADOR DEL PROGRAMA**



**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**



## **AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por permitirme continuar con mi formación académica en el programa de Maestría en Ciencias Biológicas.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por otorgarme una beca de Posgrado (No. 924438) durante dos años, la cual me permitió enfocarme de tiempo completo en mis estudios y proyecto de Maestría.

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT IN200216) por el apoyo otorgado al Dr. Alejandro Estrada para el establecimiento del proyecto acerca del comportamiento de navegación y estrategias de búsqueda de alimento en primates silvestres: el mono aullador negro (*Alouatta pigra*).

A mi tutor, el Dr. Alejandro Estrada por su apoyo inigualable en la creación y desarrollo del proyecto y en la escritura de la Tesis. Y a los miembros de mi Comité de Tutores, Dr. Eduardo Naranjo y Dr. José Juan Flores, por sus valiosos comentarios en el desarrollo del proyecto y escritura de la Tesis.

## **AGRADECIMIENTOS PERSONALES**

Gracias a mi tutor, el Dr. Alejandro Estrada, quien a través de casi cinco años de conocernos me ha guiado pacientemente por el camino de la investigación. Por sus consejos que me servirán a lo largo de mi carrera y por siempre alentarme a continuar sin detenerme, porque este camino definitivamente no es fácil, pero posiblemente será el más enriquecedor.

Gracias a la Dra. Sarie Van Belle por su invaluable ayuda y mentoría en cada una de las fases del proyecto. Pero, sobre todo, porque todo lo que ella me enseñó me ayudó a sentar las bases de este proyecto.

Gracias a los miembros de mi jurado, Dr. Fernando Cervantes, Dr. Salvador Montiel, Dr. José Juan Flores, Dra. Mariana Álvarez y Dr. Lázaro Guevara por sus muy acertados comentarios en la Tesis. También quiero agradecer al Mtro. Álvaro Campos por su mentoría y ayuda en la identificación taxonómica de los árboles registrados en el estudio.

Gracias a los propietarios de los fragmentos de selva donde realicé el estudio: Teresa Cabrales, Escuela Secundaria Benito Juárez García, Denise Veillard, Alessandra R. y René Uscanga. No sólo les agradezco por permitirme entrar a sus propiedades para observar a los monos, pero principalmente por permitir que la selva se mantenga e incluso se regenere, dándole a los grupos de monos una oportunidad para sobrevivir en este paisaje antropogénico. De igual forma quiero agradecer a la señora Carmita, al señor Alfredo y a Carmen, quienes desde el momento que me conocieron me ofrecieron sus conocimientos, ayuda y su amistad.

Gracias a Cecilia García, Samara Téllez, Elsa Barrios y Caitlin Kunis por asistirme en el trabajo de campo y por resistir las 12 horas de trabajo diarias. Aunque hubo algunos días menos emocionantes que otros, ellas se mantuvieron a mi lado haciendo que los largos periodos de descanso de los monos pasaran más rápido. Jamás terminaré de agradecer a Elsa, por siempre maestra y amiga para mí.

Gracias a Dallas Levey, mi compañero de vida y el mejor asistente de campo. Es difícil imaginar este camino sin su presencia, no sólo por su apoyo emocional, sino por todo en lo que me ha ayudado y enseñado a lo largo de estos años.

Gracias a mis padres, Diana y Enrique, por siempre alentarme a hacer lo que yo decida, por nunca detenerme a pesar de lo lejos que deba ir y porque a pesar de ello, siempre están presentes siendo mi soporte.

Y sobre todo, gracias a los monos, por acostumbrarse a mi presencia, por enseñarme tanto y por motivarme a continuar. Dedicarles mi vida es lo mejor que pude elegir.

**Este trabajo es por y para los monos.**

## ÍNDICE DE CONTENIDO

Resumen .....	1
Abstract .....	3
Introducción.....	5
Pérdida y fragmentación del hábitat .....	5
Movimiento animal a través del paisaje .....	7
Estrategias primates para navegar en búsqueda de recursos .....	8
Efectos del paisaje perturbado en primates.....	9
Antecedentes .....	11
Objetivo.....	17
Hipótesis.....	18
Sitio de estudio .....	20
Grupos de estudio .....	23
Métodos.....	25
Análisis de datos .....	28
Esfuerzo de muestreo .....	34
Resultados .....	35
Censo de vegetación arbórea en los fragmentos de selva.....	35
Ámbito hogareño de los grupos de monos aulladores negros.....	40
Navegación en el hábitat.....	41

Distribución del presupuesto de tiempo.....	46
Patrones de alimentación .....	50
Árboles fuente de alimento de los grupos.....	54
Discusión .....	60
Estructura y composición arbórea de los fragmentos de selva .....	60
Ámbitos hogareños de los grupos de monos aulladores negros.....	62
Navegación en el hábitat.....	63
Distribución del presupuesto de tiempo.....	67
Patrones de alimentación .....	70
Relevancia para la conservación de la especie.....	75
Conclusiones.....	78
Limitaciones del estudio.....	79
Referencias .....	80
Apéndices .....	95

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Síntesis de los efectos de la matriz de tierra transformada en la abundancia de especies, composición de la comunidad y procesos ecológicos dentro de los fragmentos de vegetación nativa.....	6
<b>Figura 2.</b> Área de distribución histórica estimada de <i>Alouatta pigra</i> en el sureste de México, norte y centro de Guatemala y Belice.....	12
<b>Figura 3.</b> Mapa del sitio de estudio.....	20
<b>Figura 4.</b> Configuración física exterior e interior de los fragmentos donde habitan los grupos de monos aulladores negros bajo estudio.....	22
<b>Figura 5.</b> Individuos adultos de cada grupo de monos aulladores negros bajo estudio....	24
<b>Figura 6.</b> Riqueza de especies arbóreas en los 10 transectos de vegetación por sitio.....	36
<b>Figura 7.</b> Riqueza estimada de especies arbóreas por sitio.....	37
<b>Figura 8.</b> Análisis de clúster de Bray – Curtis de especies presentes entre sitios.....	38
<b>Figura 9.</b> Curvas de rango – abundancia de especies arbóreas identificadas en los transectos de vegetación por sitio.....	38
<b>Figura 10.</b> Aproximado de la apertura del dosel con base en las mediciones de luz que atraviesan el dosel de los árboles de cada sitio.....	39
<b>Figura 11.</b> Ámbito hogareño y áreas núcleo estimados para los grupos de monos aulladores negros bajo estudio.....	40
<b>Figura 12.</b> Imágenes de los monos aulladores negros viajando a través de la matriz de tierra transformada.....	41
<b>Figura 13.</b> Distancias diarias viajadas por los grupos de monos aulladores negros dependiendo del destino de viaje.....	43

<b>Figura 14.</b> Correlación entre los intervalos de distancias recorridas por los grupos de monos aulladores negros y la tendencia a desviarse de la línea recta.....	44
<b>Figura 15.</b> Mapas de los viajes recorridos por los grupos de monos aulladores negros bajo estudio.....	45
<b>Figura 16.</b> Esfuerzo de forrajeo que presentó cada grupo de monos aulladores negros durante el estudio total y en cada periodo de observación.....	49
<b>Figura 17.</b> Proporción del tiempo de alimentación durante el estudio total y cada periodo de observación dedicado a consumir las diferentes estructuras vegetales de los árboles.....	50
<b>Figura 18.</b> Estructura de los árboles de alimentación de los grupos de monos aulladores negros bajo estudio.....	54
<b>Figura 19.</b> Curva observada de acumulación de especies de árboles de alimentación para cada grupo de monos aulladores negros a lo largo del estudio.....	55
<b>Figura 20.</b> Mapa de calor de la ubicación y reutilización de los árboles de alimentación de los grupos de monos aulladores negros bajo estudio.....	56
<b>Figura 21.</b> Análisis de clúster Bray – Curtis de especies de árboles de alimentación entre grupos de monos aulladores negros.....	57
<b>Figura 22.</b> Curvas de uso de especies de árboles por parte de cada grupo de monos aulladores negros durante el estudio total.....	57
<b>Figura 23.</b> Ejemplos de peligros a los que están expuestos los monos aulladores negros viviendo en fragmentos de selva aislados.....	76

## LISTA DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Síntesis de los efectos negativos reportados en especies de monos del género <i>Alouatta</i> viviendo en fragmentos de selva.....	15
<b>Tabla 2.</b> Composición de edad y sexo de los grupos de monos aulladores negros a lo largo del estudio.....	23
<b>Tabla 3.</b> Síntesis del esfuerzo de muestreo para cada grupo de monos aulladores negros bajo estudio.....	34
<b>Tabla 4.</b> Síntesis de la estructura de la vegetación arbórea muestreada a lo largo de los transectos de cada fragmento de selva bajo estudio.....	35
<b>Tabla 5.</b> Ámbito hogareño y áreas núcleo estimados para los tres grupos de monos aulladores negros durante el estudio total y en cada periodo de observación.....	40
<b>Tabla 6.</b> Síntesis de los viajes realizados por los grupos de monos aulladores negros bajo estudio.....	42
<b>Tabla 7.</b> Síntesis de la distribución del presupuesto de tiempo de los grupos de monos aulladores negros bajo estudio.....	47
<b>Tabla 8.</b> Porcentaje del tiempo de alimentación en que los grupos de monos aulladores negros consumieron las diferentes estructuras vegetales de los árboles.....	51
<b>Tabla 9.</b> Resultados del análisis de correlación de Spearman entre la proporción de tiempo en que los grupos se alimentaron de las diferentes estructuras vegetales y la proporción de tiempo en que realizaron sus actividades más importantes.....	53
<b>Tabla 10.</b> Especies de árboles principales en la alimentación de los grupos de monos aulladores negros durante el estudio total y en cada periodo de observación.....	58
<b>Tabla 11.</b> Valores del Índice de Vecinos más Próximos de los árboles de alimentación de los grupos de monos aulladores negros bajo estudio.....	59

## LISTA DE APÉNDICES

<b>Apéndice 1.</b> Lista de especies de árboles de alimentación de los grupos de monos aulladores negros bajo estudio.....	95
<b>Apéndice 2.</b> Catálogo de especies de árboles de alimentación de los grupos de monos aulladores negros bajo estudio.....	97
<b>Apéndice 3.</b> Mapa conceptual de las estrategias propuestas para la conservación de <i>Alouatta pigra</i> a largo plazo.....	109
<b>Apéndice 4.</b> Ubicación de las estrategias de conservación propuestas para facilitar el movimiento de individuos o grupos de monos aulladores negros a través de la matriz de tierra transformada.....	110

## RESUMEN

La pérdida de hábitat en los ecosistemas naturales genera pérdida de biodiversidad y cambios en procesos ecológicos a gran escala. Como consecuencia de la pérdida de hábitat, la fragmentación reduce la conectividad entre parches de vegetación e incrementa los efectos de borde. En específico, la pérdida y fragmentación de las selvas tropicales del sur de México resultan en la disminución y extinción local de las poblaciones de primates silvestres que ahí habitan (*Alouatta pigra*, *A. palliata* y *Ateles geoffroyi*). Aunque los monos aulladores (*Alouatta* sp.) pueden sobrevivir en hábitats perturbados, es crucial conocer cómo se adaptan a la reducción de su área de actividad y disminución de recursos. Con este estudio apporto conocimiento acerca de cómo influyen las variaciones de la estructura y composición arbórea en los patrones de navegación, distribución de presupuestos de tiempo y alimentación de grupos de *A. pigra* que habitan fragmentos de selva (**CH**: 9.3 ha, **ES**: 9.2 ha y **SF**: 13 ha) en Palenque, Chiapas. Durante seis meses, observé a tres grupos de *A. pigra* durante dos periodos (**CH**: 435.7 h, **ES**: 444.6 h, **SF**: 444.6 h). Colecté muestras del comportamiento de los grupos, registré su ubicación cada 20 m durante sus viajes y registré la diversidad de sus árboles de alimentación. Adicionalmente, realicé un censo de la vegetación arbórea en los sitios y medí la conectividad del dosel. Los resultados del censo de vegetación indicaron menor perturbación en el fragmento **CH** que se encuentra bajo un proceso de regeneración natural; mientras que los niveles constantes de actividad humana resultaron en cambios drásticos en la conectividad del dosel en **ES**, y en la composición de la vegetación en **SF**. En promedio, el grupo **ES** recorrió distancias diarias significativamente más largas ( $600.6 \pm 168.2$  m) que **CH** ( $309.6 \pm 131.8$  m) y **SF** ( $316.4 \pm 150.3$  m); en tanto que la tendencia a desviarse de las rutas más directas fue significativamente menor en **CH** (24%), comparada con **ES** (37%) y **SF** (32%). Los valores del esfuerzo de forrajeo (tiempo de alimentación más viaje, dividido entre descanso) fueron significativamente mayores para **ES** durante el primer periodo ( $0.55 \pm 0.32$ ), seguido de **CH** ( $0.39 \pm 0.23$ ) y **SF** ( $0.26 \pm 0.15$ ); mientras que, en el segundo periodo, los valores presentaron una tendencia opuesta. Registré 348 árboles de alimentación (**CH**: 161, **ES**: 107, **SF**: 80), representando 61 especies botánicas. El índice de disimilitud de Bray–Curtis mostró que las especies de alimentación de **ES** y **SF** son más similares entre sí, con respecto a las de **CH**. Los grupos se alimentaron principalmente de

hojas jóvenes, pero **CH** lo hizo en mayor proporción (45%). Los frutos fueron el siguiente alimento más común para **ES**, y hojas maduras para **SF**. Los tres grupos se alimentaron principalmente de árboles (**CH**: 73.8%, **ES**: 92.8%, **SF**: 92.7%), sin embargo, fue notable el consumo de lianas en **CH** (23.8%). Los resultados sugieren que las distancias recorridas y la tendencia a desviarse en los viajes grupales están relacionadas con la conectividad del dosel. La distribución del presupuesto de tiempo de los grupos sugiere la capacidad de alternar entre estrategias que les permiten modular su gasto energético ante posibles variaciones de recursos disponibles. Un incremento de la folivoría de **CH** sugiere baja disponibilidad de recursos preferidos (frutos); mientras que, en **ES** y **SF**, la presencia de árboles no nativos permitió que los grupos mantuvieran una dieta folívora-frugívora. Si bien los grupos presentaron flexibilidad en su comportamiento de forrajeo, las variaciones en conectividad del dosel y en composición arbórea influyeron significativamente en su uso del hábitat y de especies fuente de alimento.

## ABSTRACT

Habitat loss in natural ecosystems has impacted biodiversity and large-scale ecological processes. As a result, continuous habitat becomes fragmented, leading to lower connectivity and increasing edge effects. Specifically, habitat loss and fragmentation of the southeastern Mexican rainforest has resulted in declines and local extinction of wild primate populations (*Alouatta pigra*, *A. palliata* and *Ateles geoffroyi*). Although howler monkeys (*Alouatta* sp.) can survive in fragmented habitats, it is crucial to know how they adapt to excessive reduction of their activity areas and resources. With this study, I evaluate how variations in tree structure and composition influence habitat navigation patterns, time budget distribution, and feeding patterns of *A. pigra* groups inhabiting forest fragments (**CH**: 9.3 ha, **ES**: 9.2 ha y **SF**: 13 ha) in Palenque, Chiapas. For six months, I observed three *A. pigra* groups for two periods (**CH**: 435.7 h, **ES**: 444.6 h, **SF**: 444.6 h). I took samples of individual behavioral activity, recorded group location every 20 m during travel bouts, and registered the diversity of feeding resources. Additionally, I carried out a vegetation census and measured the canopy connectivity at each site. Results from the vegetation census indicated less disturbance in the naturally regenerating **CH** fragment. Constant human disturbance has resulted in low canopy connectivity in **ES** and distinct vegetation composition in **SF**. **ES** had significantly higher daily travel distances ( $600.6 \pm 168.2$  m) than **CH** ( $309.6 \pm 131.8$  m) and **SF** ( $316.4 \pm 150.3$  m), while **CH** had significantly lower deviation tendencies in travel bouts (24%) compared to **ES** (37%) and **SF** (32%). Foraging effort (feeding plus traveling time divided by resting time) during the first period was significantly higher in **ES** ( $0.55 \pm 0.32$ ), followed by **CH** ( $0.39 \pm 0.23$ ) and **SF** ( $0.26 \pm 0.15$ ). In the second period, the results showed a complete opposite trend. While all groups fed principally on young leaves, **CH** fed on this item at the highest proportion (45%). The second highest item fed on in **ES** and **SF** were fruits and mature leaves, respectively. Each group fed principally from trees (**CH**: 73.8%, **ES**: 92.8%, **SF**: 92.7%), and **CH** fed at the highest proportion from lianas (23.8%). I registered 348 feeding trees (**CH**: 161, **ES**: 107, **SF**: 80), comprising of 61 total species. The Bray—Curtis dissimilarity index showed that composition of feeding trees from **ES** and **SF** were most similar to each other and equally dissimilar from **CH**. My results suggest that travel distances and deviation tendencies are likely related to forest fragment connectivity.

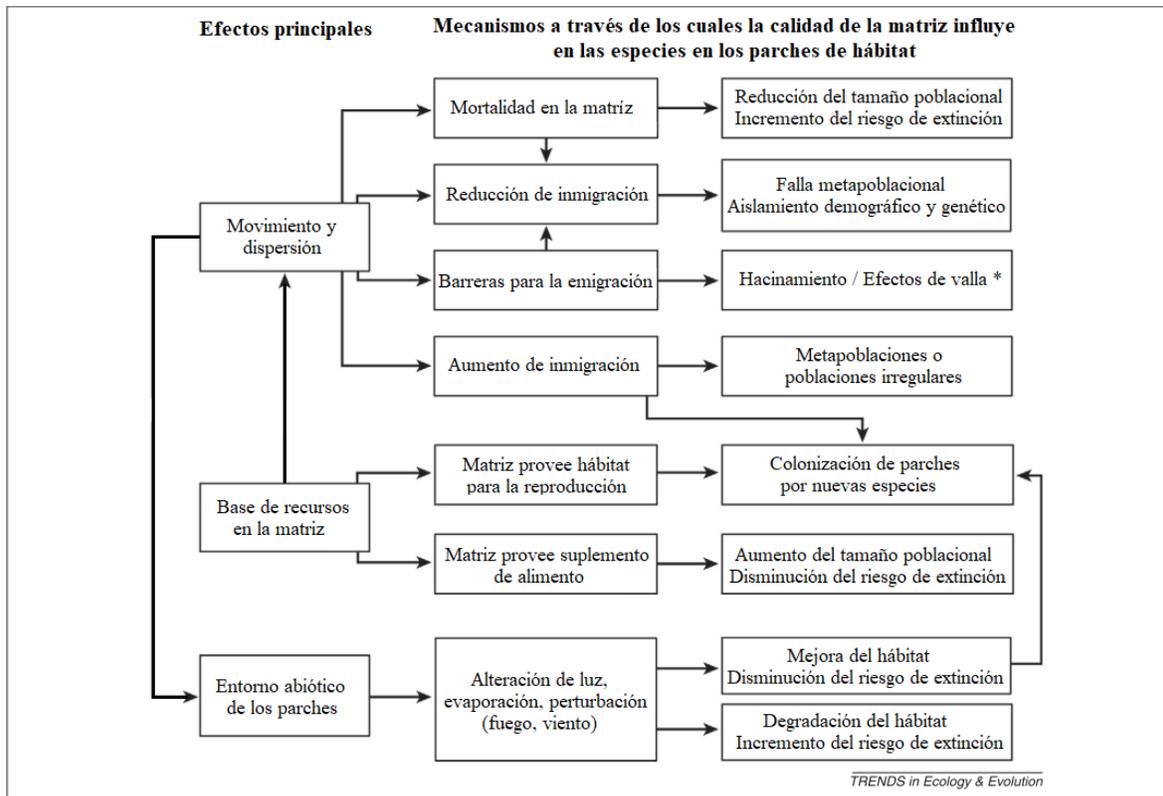
The time budget distribution of the groups suggests the capacity to alternate between strategies that allow energy cost regulation under variations of available resources. Increased folivory by **CH** suggests a low availability of preferred resources (fruits), while in the **ES** and **SF** sites, the presence of introduced fruiting trees allowed the groups to maintain a folivorous-frugivorous diet. Even though the groups presented a flexible foraging behavior, human disturbance leading to variation in canopy connectivity and vegetation composition significantly influenced habitat use and feeding species diversity.

## INTRODUCCIÓN

### **Pérdida y fragmentación del hábitat**

La pérdida de hábitat debida a la destrucción y degradación de los ecosistemas naturales trae consigo pérdida de biodiversidad y cambios en procesos ecológicos a gran escala (Newbold et al., 2015; Pfeifer et al., 2017). Hasta el momento, aproximadamente del 50 al 70% de la superficie terrestre, incluyendo el 82% de los bosques restantes, han sido afectados por la actividad humana; ya sea directamente con la expansión de la agricultura, ganadería, silvicultura y urbanización; o indirectamente con fenómenos provocados por el cambio climático (Curtis et al., 2018; Song et al., 2018). Las consecuencias que el cambio de uso y cobertura del suelo traen consigo son severas, ya que alteran el balance energético de la Tierra y los ciclos biogeoquímicos, afectando las propiedades de la superficie terrestre y su capacidad de proveer servicios ecosistémicos (Song et al., 2018).

Como consecuencia de la pérdida de hábitat, el hábitat comienza a dividirse en fragmentos aislados, separados por una matriz de tierra transformada que no provee las características necesarias para mantener a una población que depende de los fragmentos de vegetación (Fahrig, 2003; Haddad et al., 2015); Figura 1). La fragmentación del hábitat reduce la conectividad entre fragmentos aislados e incrementa los efectos de borde al maximizar el área expuesta a la matriz transformada (100 – 300 m hacia el interior del fragmento; Haddad et al., 2015). Esta exposición genera una zona de transición que es más vulnerable ante factores bióticos y abióticos no propios del hábitat original (Haddad et al., 2015; Turner, 1996). Ejemplos de efectos de borde pueden ser la alteración del microclima del sitio mediante la reducción de la humedad, el aumento en el daño y mortalidad de los árboles nativos, la disminución del almacenamiento de carbono y nitrógeno, o incluso la disminución de la polinización (Brinck et al., 2017; Fletcher et al., 2018; Laurance et al., 2011). Algunos factores como el fuego, el aire y la desecación del dosel de los árboles pueden penetrar algunos kilómetros dentro de los fragmentos más grandes (Briant et al., 2010).



**Figura 1.** Síntesis de los efectos de la matriz de tierra transformada en la abundancia de especies, composición de la comunidad y procesos ecológicos dentro de los fragmentos de vegetación nativa. Tomado y adaptado de Driscoll et al. (2013). \* Los efectos de valla representan fenómenos asociados con obstáculos que no permiten a los animales salir del área en la que se encuentran, produciendo un crecimiento poblacional extraordinario y la sobreexplotación de recursos, que por consiguiente destruyen el hábitat y ocasionan el declive drástico de las poblaciones que lo habitan (Ostfeld, 1994).

Un aspecto que generalmente se correlaciona con la pérdida, degradación y fragmentación de los ecosistemas es la calidad del hábitat, es decir, “la habilidad del ambiente de proveer las condiciones ambientales apropiadas para la persistencia de individuos y poblaciones de especies” (Hall et al., 1997; Mortelliti et al., 2010). Conforme el área del fragmento disminuye y el aislamiento incrementa, es más probable que la composición y diversidad de las especies vegetales se modifique, afectando negativamente la calidad, cantidad y variedad de recursos disponibles para las poblaciones que lo habitan (Arroyo-Rodríguez y Dias, 2010; Laurance et al., 2011). La teoría predice que cuando la disponibilidad del hábitat se reduce a niveles muy bajos (10 – 30%) es muy posible que exista una disminución abrupta de biodiversidad en los ecosistemas (Betts et al., 2017), lo que entre

otros factores, acelera la actual extinción masiva de especies (Ceballos et al., 2017). Mientras que algunas especies pueden sobrevivir bajo estas condiciones, algunas otras son más sensibles a la pérdida y fragmentación del ecosistema dependiendo del tipo de hábitat que requieran y su especialización a este, su tasa de fecundidad, longevidad y masa corporal (Keinath et al., 2017). No obstante, mientras que algunos ecosistemas modificados pueden proveer un sostén para ciertas especies no generalistas, su persistencia a largo plazo en estos hábitats no es segura y sólo dependerá de la conservación de áreas forestales de mayor tamaño (Şekercioğlu et al., 2019).

### **Movimiento animal a través del paisaje**

Uno de los elementos fundamentales en el mantenimiento de un ecosistema es el movimiento animal, ya que permite el funcionamiento de dinámicas como la dispersión de semillas, la cadena trófica y el enlace entre poblaciones (Tucker et al., 2018). El movimiento a través del paisaje es esencial para la supervivencia de los animales al permitirles buscar alimento o parejas potenciales para reproducirse, escapar de depredadores y evitar competencia intra- o interespecífica (Doherty y Driscoll, 2018; Wiener et al., 2011). Por lo anterior, el movimiento está relacionado con la adecuación biológica, flujo genético y la persistencia de las poblaciones de animales (Doherty y Driscoll, 2018).

Las tasas de movimiento a gran escala de algunos animales varían con factores ambientales como la disponibilidad de recursos y la densidad de sus poblaciones (Eycott et al., 2012). Tucker et al. (2018) reportaron una reducción significativa en los registros de movimientos de especies de mamíferos que habitan en áreas con alta perturbación humana comparado con los movimientos de animales viviendo en áreas poco perturbadas. Esto se debe a que en los sitios más perturbados, los patrones de uso del hábitat de algunos animales cambia, en parte, por barreras físicas que impiden su movimiento, por la presencia de recursos de fácil acceso como cultivos y por la desaparición de especies con movimientos de largo alcance (Tucker et al., 2018).

A medida que los ecosistemas se van transformando, la capacidad de navegación de los animales, o habilidad de orientarse en espacio y tiempo para elegir cuándo y hacia dónde moverse (Nathan et al., 2008) se interrumpe, ya que tienen que adaptarse a las variaciones de

recursos disponibles y a la nueva estructura del paisaje (Doherty y Driscoll, 2018). Los animales tienen la capacidad de integrar y seguir señales espaciales que les permiten identificar sus objetivos al momento de navegar (Trapanese et al., 2019). Dicha integración se lleva a cabo a través de diversas modalidades sensitivas, la formación y recuperación de memorias y la activación selectiva de tareas específicas (Fagan et al., 2013; Wiener et al., 2011). Si los movimientos basados en la memoria no se adaptan al paisaje transformado, la adecuación biológica de las especies se vuelve más costosa (Doherty y Driscoll, 2018).

### **Estrategias primates para navegar en búsqueda de recursos**

Schoener (1971) propuso que para poder describir las decisiones que un animal toma en su búsqueda de recursos, es necesario tomar en cuenta la optimización de la energía. Según la teoría de forrajeo óptimo, los animales deben maximizar la energía ganada con el alimento, mientras que minimizan el tiempo y la energía utilizada para obtenerlo (Charnov, 1976). Los primates tienen la capacidad de integrar diversos procesos cognitivos complejos al momento de forrajear (Garber y Dolins, 2014). La integración de estos procesos les permite generar mapas mentales de la ubicación y distribución de los sitios de interés dentro de su área de actividad (Garber y Jelinek, 2005; Trapanese et al., 2019). Estos mapas ayudan a reducir el esfuerzo y aumentar la eficiencia de búsqueda de alimento minimizando los riesgos, lo que por consiguiente, beneficia su adecuación (Garber y Dolins, 2014; Trapanese et al., 2019).

Existen dos tipos de representación cognitiva de los mapas mentales. El primero es un mapa topológico que se basa en una red de rutas, en las cuales se presenta la información espacial en forma de puntos predeterminados, secuencias de viaje, puntos de referencia y características del ambiente que permiten la generación de rutas de viaje y memorizarlas (Garber y Jelinek, 2005). A pesar de que las rutas no son directas hacia el punto de destino, esta estrategia permite ahorrar energía al navegar por sitios conocidos o a través de rutas que presenten mayor continuidad en el dosel y disponibilidad de recursos (Hopkins, 2011, 2016). El uso de mapas topológicos se ha reportado en numerosos primates de diversos géneros (*Alouatta*: Fortes et al., 2015; Garber y Jelinek, 2005; Hopkins 2011, 2016; *Ateles*: Di Fiore et al., 2007; Valero y Byrne, 2007; *Cebus* y *Sapajus*: McLean et al., 2016; Presotto et al.,

2018; *Chiropotes*: Gregory et al., 2014; *Hylobates*: Asensio et al., 2011; *Papio*: Noser y Byrne, 2009; *Leontocebus*: Garber y Dolins, 2014; Garber y Porter, 2014).

El segundo tipo de representación cognitiva es un mapa Euclidiano que se basa en la ubicación de recursos a partir de coordenadas X y Y. Este mapa resulta en la generación de rutas de viaje más directas y novedosas hacia los recursos desde diferentes direcciones, haciendo que esta representación sea más eficiente que la red de rutas (Porter y Garber, 2013; Trapanese et al., 2019). Hasta ahora, el uso de mapas basados en coordenadas sólo se ha reportado en homínidos (*P. paniscus*: Menzel et al., 2002; *P. troglodytes*: Janmaat et al., 2013; Ban et al., 2014; *Homo sapiens*: Foo et al., 2005). Recientemente también se reportó que los elefantes africanos (*Loxodonta africana*) tienen la capacidad de utilizar mapas euclidianos en el área núcleo de sus ámbitos hogareños (Presotto et al., 2019).

### **Efectos del paisaje perturbado en primates**

Los primates brindan importantes servicios al ambiente, tales como ser eficientes dispersores de semillas, ser pieza integral del flujo de energía en el ecosistema y representar gran proporción de la biomasa animal en las selvas tropicales (Chapman et al., 2013; Marsh, 2003). Ya que las selvas tropicales albergan a la gran mayoría de primates, las repercusiones de la pérdida y fragmentación del hábitat resultan en la disminución y extinción local de sus poblaciones debido a su aislamiento y a su reestructuración demográfica y genética, con 60% de las especies en peligro de extinción (Estrada et al., 2017, 2019). Mientras que la vulnerabilidad que cada especie de primates presenta ante diversas amenazas depende en gran parte de su flexibilidad ecológica, su conducta arbórea los vuelve más vulnerables ante la pérdida y cambios en la estructura del hábitat, principalmente a los generados por la agricultura y ganadería (Isaac y Cowlshaw, 2004).

Algunos reportes de primates neotropicales viviendo en selvas continuas indican que estos animales tienden a moverse en áreas con árboles de mayor altura y conectividad del dosel, lo cual les permite maximizar su eficiencia energética y tener una mayor posibilidad de éxito al escapar de depredadores (*Alouatta palliata*, *Ateles geoffroi*, *Cebus capucinus*: McLean et al., 2016). Sin embargo, en áreas altamente perturbadas, la densidad de árboles grandes tiende a ser reducida (Arroyo-Rodríguez y Dias, 2010), generando cambios en el

movimiento de estos animales. Esto se traduce en un mayor gasto energético que difícilmente puede ser cubierto dada la baja disponibilidad de alimento en algunos fragmentos de selva (Dunn et al., 2009).

La dieta es otro aspecto que la pérdida de hábitat altera en los primates, ya que la disponibilidad de alimento en los fragmentos de selva tiende a disminuir conforme el tamaño del parche (Arroyo-Rodríguez y Dias, 2010). En algunos casos, los individuos tienden a alimentarse de más especies que no presentan variaciones fenológicas drásticas, ya que pueden depender de ellas durante largos periodos de tiempo (*Propithecus diadema*: Irwin, 2008). También se ha reportado que algunos primates incrementan el número de fuentes secundarias de alimentación, pasan más tiempo alimentándose de recursos provenientes de árboles pequeños o lianas, y menos tiempo consumiendo recursos de su preferencia como lo son las frutas, a pesar de haber viajado por más tiempo (*A. palliata*: Dunn et al., 2009, 2012). Como consecuencia, su esfuerzo de forrajeo (tiempo que pasan alimentándose y viajando, dividido entre el tiempo que descansan) resulta más alto, lo cual se asocia con niveles de estrés mayores (Dunn et al., 2010, 2012, 2013). Adicionalmente, el cambio climático altera los patrones fenológicos de las plantas principalmente por las variaciones en la duración de las temporadas, lo que afecta directamente a los animales frugívoros y desencadena más efectos dentro de la comunidad (Almeida-Rocha et al., 2017; Morellato et al., 2016).

La manera en la que los primates distribuyen su presupuesto de tiempo y energía en diversas actividades tiene un impacto directo en su adecuación (Korstjens et al., 2010). Existe evidencia de que la alta plasticidad conductual que presentan los primates les permite mitigar los efectos generados en su ambiente debido a la fragmentación, pérdida y degradación del hábitat generadas por las actividades humanas (Corrêa et al., 2018; Marsh, 2003). Algunas especies se ven obligadas a cambiar sus patrones de actividad, ya sea utilizando estrategias de maximización o minimización del gasto energético (aumentando su tiempo de alimentación, viaje o descanso), para hacer frente a los cambios que trae consigo la pérdida y transformación de su hábitat (*Chlorocebus djamdjamensis*: Mekonnen et al., 2017). Otra estrategia suele ser aumentar el tiempo de vigilancia, ya que se vuelven más notorios ante depredadores y cazadores (Isaac y Cowlshaw, 2004). Adicionalmente, las alteraciones en los ecosistemas que causan un incremento de la temperatura, así como los generados por el

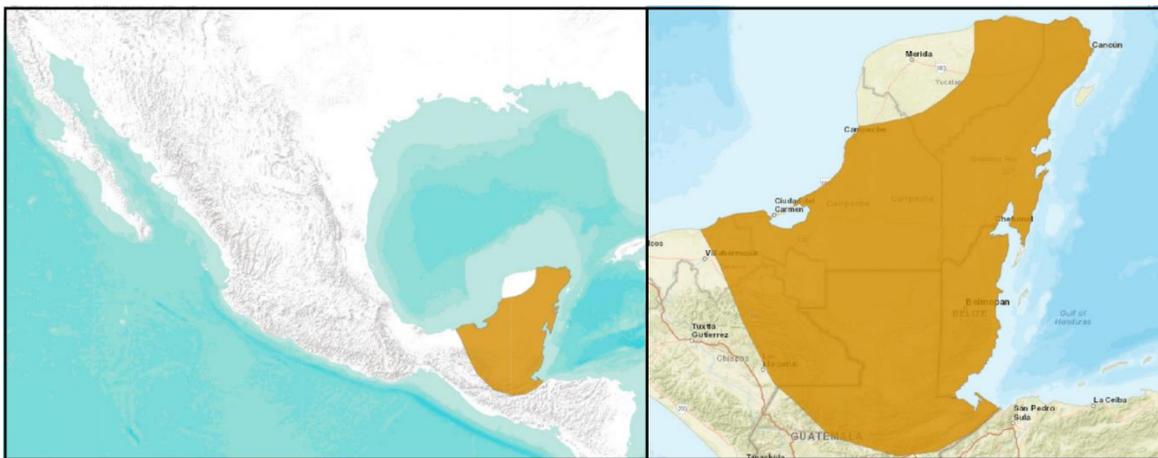
cambio climático (2 – 4°C) y los efectos de borde (Brinck et al., 2017), podrían traer consigo cambios en el tiempo de descanso dedicado a conservar energía para la termorregulación (Dunbar, 1996), y por consiguiente, alteraciones en la distribución del tiempo y la energía (Korstjens et al., 2010).

Algunos otros efectos de las actividades humanas en hábitats de primates incluyen el aumento en la frecuencia de uso de áreas alrededor y dentro de cultivos, debido a la concentración de recursos alimenticios (*Macaca sylvanus*: Namous y Znari, 2018). La pérdida de hábitat ha hecho que sea común observar a diversas especies de primates usar elementos de la matriz urbana, tales como techos y postes de electricidad para navegar entre parches de alimentación (*Macaca fascicularis* y *M. sylvanus*: Klegarth et al., 2017; *A. guariba*: Corrêa et al., 2018), lo que en ocasiones trae consigo la muerte de individuos. Así mismo, la construcción de carreteras genera problemas en el movimiento de la mayoría de los animales cuyos ámbitos hogareños quedan divididos, por lo que recurren a utilizar la vegetación a lo largo de las carreteras para su movimiento grupal, destacando la importancia de la conectividad entre los árboles que conectan los parches divididos (*A. geoffroyi*: Asensio et al., 2017). Es importante evaluar cómo las poblaciones de primates que habitan fragmentos de selva persisten en dichos ambientes, con el fin de generar programas de conservación que incluyan la protección de los hábitats que restan, debido a su valor ecológico al permitir la subsistencia de poblaciones de primates (Fahrig, 2017; Fahrig et al., 2019).

## **Antecedentes**

En México existen tres especies de primates que habitan las selvas del sur del país, el mono aullador negro (*Alouatta pigra*), el mono aullador de manto (*A. palliata*) y el mono araña (*Ateles geoffroyi*). Según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) y la Norma Oficial Mexicana, las tres especies se encuentran en peligro de extinción (Marsh et al., 2008, SEMARNAT, 2010). En 2008, la IUCN estimó que las poblaciones de *A. pigra* disminuirán en un 60% durante un período de tres generaciones (30 años) con base en las tasas de pérdida, destrucción y fragmentación de las selvas que habitan, su caza para recurso alimenticio, su captura para la venta ilegal como mascota y los cambios ambientales causados por el cambio climático (Marsh et al., 2008).

Los monos aulladores negros son primates arbóreos y de hábitos diurnos que naturalmente viven en grupos pequeños de 2 a 12 individuos, generalmente compuestos por no más de 3 machos adultos, 4 hembras adultas y sus crías (Estrada et al., 2002a; Van Belle y Estrada, 2006). Su densidad poblacional en selvas continuas varía de 12.8 a 23 individuos por km<sup>2</sup> (Estrada et al., 2002a; Estrada et al., 2004b). Se distribuyen en el sureste de México, norte y centro de Guatemala, y Belice (Horwich y Johnson, 1986; Figura 2). En México, esta especie se encuentra en los estados de Chiapas, Tabasco, Campeche, Yucatán y Quintana Roo (Estrada et al., 2006). Son primates relativamente robustos en comparación con las demás especies de primates de América, con pelaje denso y de color negro homogéneo (Crockett y Eisenberg, 1987). Presentan un dimorfismo sexual similar al reportado para la mayoría de los primates neotropicales donde la diferencia entre machos y hembras no es altamente marcada (Kelaita et al., 2011). Su patrón de dispersión se da por parte de ambos sexos una vez que llegan a la madurez sexual, sin embargo, las hembras son más propensas a mantenerse dentro de su grupo natal (Dias et al., 2015; Klass et al., 2020a).



**Figura 2.** Área de distribución histórica estimada de *Alouatta pigra* en el sureste de México, norte y centro de Guatemala y Belice. La IUCN estima que sus poblaciones disminuirán drásticamente (~60%) en un periodo de 30 años como consecuencia de las actividades humanas dentro de su área de distribución (IUCN - Marsh et al., 2008).

La distribución del presupuesto de tiempo de los monos aulladores negros presenta un patrón de minimización del gasto de energía al dedicar la mayor parte de su tiempo al descanso (>60%), seguido de la alimentación (>20%) y el viaje (<10%) (Pavelka y Knopff,

2004; Silver et al., 1998). Tienen una dieta folívora-frugívora variada en la que aproximadamente el 80% se constituye de hojas y frutos en proporciones similares, aunque generalmente depende de la disponibilidad de alimento (Pavelka y Knopff, 2004; Silver et al., 1998). Aunque se piensa que su alimentación les permite mantener un balance entre la energía y macronutrientes consumidos y la reducción de la ingesta de fibra y toxinas, estudios recientes en selvas continuas indican que su dieta no se correlaciona con una selección particular de nutrientes o componentes presentes en las hojas o frutos (Righini et al., 2017). Algunos reportes en hábitats no perturbados indican que la baja disponibilidad de algunos alimentos no representa variaciones significativas en su estilo de vida (Amato y Garber, 2014). Dentro de sus árboles de alimentación preferidos se encuentran las especies de los géneros *Ficus*, *Brosimum* y *Poulsenia* ya que les proveen de hojas y frutos jóvenes y maduros que integran una parte importante de su dieta (Estrada et al., 2002a; Silver et al., 1998). Los monos aulladores negros realizan sus distintivos llamados principalmente antes del amanecer y al atardecer desde cualquier punto dentro de su ámbito hogareño (Van Belle y Estrada, 2019), lo que generalmente se relaciona con un comportamiento de espaciado intergrupalo (Brown y Waser, 2018; Van Belle y Estrada, 2019).

Al momento de navegar dentro de su ámbito hogareño, los monos aulladores negros utilizan una estrategia de navegación basada en rutas, reutilizando los parches de vegetación ya conocidos y manteniéndose en árboles que presentan alimento de mayor calidad (Plante et al., 2014). Estudios previos de *A. pigra* en el Parque Nacional Palenque (PNP) documentan que estos primates presentan ámbitos hogareños que varían entre las 7 y 15 ha (de Guinea et al., 2019), dentro de los que navegan visitando los árboles de alimentación de modo recurrente a través de un uso repetido de las rutas de viaje más eficientes (Cárdenas, 2017; de Guinea, 2015). Recientemente se propuso que navegan a lo largo de una red de rutas vinculada a atributos del paisaje, la cual les permite interceptar más árboles fuente de alimento de lo que se esperaría de manera aleatoria; las desviaciones tomadas entre dichas rutas evitan obstáculos que pueden ser energéticamente demandantes, como zonas con baja conectividad del dosel (de Guinea et al., 2019). Más estudios en el PNP indican que estos primates navegan hacia los llamados de grupos vecinos más recurrentemente de lo que se esperaría por casualidad, especialmente cuando los grupos vecinos se ubican a menos de 150 m o cuando la disponibilidad de alimentos preferidos es baja (Van Belle y Estrada, 2019).

Los monos aulladores negros, tal como las demás especies del género *Alouatta*, son capaces de sobrevivir en hábitats fragmentados y perturbados por la actividad humana (Van Belle y Estrada, 2006; Tabla 1), lo cual generalmente se relaciona con su gran flexibilidad alimenticia (Fortes et al., 2015; Pavelka y Knopff, 2004). Su densidad de población en fragmentos de selva llega a ser hasta cinco veces la reportada en selvas continuas (119.2 vs 20.9 ind/km<sup>2</sup>), sugiriendo una saturación del hábitat (Van Belle y Estrada, 2006). Aun cuando los monos aulladores negros pueden sobrevivir en fragmentos de selva, son sensibles a la reducción excesiva de su hábitat y a su aislamiento debido a la reducción de su área de actividad y disminución de recursos (Arroyo-Rodríguez y Dias, 2010). Por ello, tienen que responder a las altas presiones impuestas por el tamaño pequeño del fragmento adoptando diversas estrategias para cubrir sus necesidades básicas nutrimentales (Pozo-Montuy y Serio-Silva, 2007). Se ha reportado que el consumo de peciolas aumenta en el hábitat perturbado, lo cual se relaciona con un comportamiento de compensación alimenticia asociada con una baja disponibilidad de recursos preferidos (Dias et al., 2014; Zárata et al., 2014). Asimismo, su capacidad de moverse entre parches de selva se limita al estar rodeados de pastizales inducidos y tierras de cultivo (Mandujano et al., 2004).

Algunos reportes indican que los monos aulladores negros destinan más tiempo a forrajear para compensar la baja cantidad y calidad de los recursos disponibles, reduciendo su tiempo de descanso y su disponibilidad de energía neta (Rangel-Negrín et al., 2018). Por otro lado, existen registros de grupos que aumentan su tiempo de descanso como respuesta a la perturbación y a las altas temperaturas registradas dentro de los sitios que habitan (Aristizabal et al., 2018). En ocasiones, los grupos se mantienen en los estratos bajos de los árboles donde la temperatura suele ser más baja, reduciendo el tiempo que dedican a realizar otras actividades, lo cual se ha asociado con una disminución en la diversidad de comportamientos dentro de su repertorio (Aristizabal et al., 2018; Rangel-Negrín et al., 2016). Adicionalmente, la persistencia a largo plazo de las poblaciones de monos aulladores negros en fragmentos de selva es incierta, ya que la permanencia de la selva en estos sitios sin protección legal sólo depende de sus propietarios, por lo que en algunos casos, su transformación es inminente, así como la desaparición de los grupos de monos que los habitan (Dias et al., 2015).

**Tabla 1.** Síntesis de los efectos negativos reportados en especies de monos del género *Alouatta* viviendo en fragmentos de selva.

<b>ESPECIE</b>	<b>EFFECTOS DEL PAISAJE PERTURBADO</b>	<b>REFERENCIA</b>
<b>MOVIMIENTO / NAVEGACIÓN EN EL HÁBITAT</b>		
<i>A. caraya</i>	Movimientos grupales dentro de la matriz transformada	(Barboza Muhle, 2008)
<i>A. guariba</i>	Uso de elementos de la matriz urbana Disminución de las distancias diarias de viaje	(Corrêa et al., 2018)
<i>A. palliata</i>	Aumento de las distancias diarias de viaje Restricción de sus movimientos dentro del fragmento	(Clarke et al., 2002) (Juan et al., 2000)
<i>A. pigra</i>	Uso de elementos de la matriz urbana	(Pozo-Montuy y Serio-Silva, 2007)
<b>DISTRIBUCIÓN DEL PRESUPUESTO DE TIEMPO</b>		
<i>A. palliata</i>	Disminución de las interacciones sociales Aumento del tiempo de alimentación y viaje Aumento del esfuerzo de forrajeo	(Clarke et al., 2002) (Asensio et al., 2007; Clarke et al., 2002) (Dunn et al., 2010, 2012, 2013)
<i>A. pigra</i>	Aumento del tiempo de forrajeo Aumento del tiempo de descanso Disminución de la diversidad de su repertorio de comportamiento	(Pozo-Montuy y Serio-Silva, 2007) (Rangel-Negrín et al., 2018) (Rangel-Negrín et al., 2016)
<b>ALIMENTACIÓN</b>		
<i>A. caraya</i>	Aumento de fuentes secundarias de alimento Alimentación de especies cultivadas Aumento del nivel de folivoría	(Barboza Muhle, 2008)
<i>A. guariba</i>	Alimentación de especies cultivadas	(Chaves y Bicca-Marques, 2017)
<i>A. palliata</i>	Aumento de fuentes secundarias de alimento Aumento del nivel de folivoría Aumento del número de especies de alimentación	(Dunn et al., 2009, 2013) (Asensio et al., 2007; Juan et al., 2000) (Cristóbal-Azkarate y Arroyo-Rodríguez, 2007; Muñoz et al., 2005)
<i>A. pigra</i>	Aumento de fuentes secundarias de alimento	(Rangel-Negrín et al., 2018; Zárata et al., 2014)

---

**OTROS**

<i>A. caraya</i>	Reducción de su ámbito hogareño (< 2 ha)	(Barboza Muhle, 2008)
	Desaparición por pérdida total del hábitat	(Zunino et al., 2007)
	Disminución de la densidad poblacional a nivel de paisaje	
<i>A. guariba</i>	Mortalidad por electrocución y depredadores	(Corrêa et al., 2018)
<i>A. palliata</i>	Alteración en la dispersión de individuos	(Clarke et al., 2002; Mandujano et al., 2004)
	Disminución de la riqueza de parásitos	(Cristóbal-Azkarate et al., 2010)
	Aumento en niveles de parasitismo	
<i>A. pigra</i>	Aumento en exposición a depredadores	(Pozo-Montuy y Serio-Silva, 2007)
	Desaparición por pérdida total del hábitat	(Dias et al., 2015)
	Aumento de densidad poblacional	(Klass et al., 2020b; Van Belle y Estrada, 2006)
<i>A. seniculus</i>	Aumento de densidad poblacional	(Gómez-Posada y Londoño, 2012)
	Reducción de la dispersión	

---

## **OBJETIVO**

Determinar cómo influyen las variaciones en la estructura y composición de la vegetación arbórea en los patrones de navegación en el hábitat, distribución de presupuestos de tiempo y patrones de alimentación de tres grupos de monos aulladores negros (*Alouatta pigra*) viviendo en fragmentos de selva de un paisaje antropogénico ubicado en la vecindad del Parque Nacional Palenque en Chiapas, México.

### **Objetivos Específicos**

1. Documentar los patrones de navegación en el hábitat que los monos aulladores negros usan en la búsqueda de alimento dentro de los fragmentos de selva que habitan (distancias de viaje, tendencia a la desviación, reutilización de rutas).
2. Documentar la distribución de presupuestos de tiempo y patrones de alimentación de los grupos de monos aulladores negros viviendo en los fragmentos de selva.
3. Determinar cuáles son las especies de árboles elegidas por los monos aulladores negros, así como sus características morfológicas que les permiten escogerlos como recursos alimenticios dentro de los fragmentos que habitan.
4. Estimar el grado de perturbación de cada fragmento con base en la estructura y composición de especies arbóreas, y el grado de conectividad del dosel.
5. Perfilar la relación entre los patrones de navegación en el hábitat, distribución de presupuestos de tiempo y patrones de alimentación de los tres grupos de monos aulladores negros y el grado de perturbación del fragmento.

## **HIPÓTESIS**

Los diferentes niveles de perturbación humana provocan una variación en la estructura y composición de la vegetación presente en los tres fragmentos de selva bajo estudio. Para mitigar dichos efectos, los tres grupos de monos aulladores negros adoptan diferentes estrategias de navegación en el hábitat, distribución de presupuestos de tiempo y patrones de alimentación. Para comprobarlo, puse a prueba las siguientes predicciones:

### **I. Navegación en el hábitat**

PI.1 Ya que los fragmentos de selva se encuentran bajo presiones antropogénicas, la pérdida y transformación de la vegetación nativa generará que la conectividad entre el dosel de los árboles sea baja. Por ello, los grupos viajarán distancias más largas para alcanzar sus objetivos al tener que mantenerse en las áreas más conectadas. Así mismo, la tendencia a la desviación con relación al punto de destino será más alta, ya que esta característica está asociada con el grado de conectividad del dosel y con obstáculos relacionados con la actividad humana.

PI.2 Contrario a la predicción anterior, debido a que los movimientos de los grupos están restringidos por las actividades humanas que se llevan a cabo al interior y exterior de los fragmentos de selva, los ámbitos hogareños y las distancias diarias viajadas serán menores a las reportadas para la especie en selvas continuas.

PI.3 En los sitios donde la restricción de la movilidad sea mayor (menor conectividad, más perturbación humana) los grupos reutilizarán una alta proporción de segmentos de rutas en su ámbito hogareño, y la repetición de dichas rutas será mayor a lo reportado en selvas continuas.

### **II. Patrones de actividad general**

PII.1 Ya que la disponibilidad de árboles grandes y la cantidad de recursos suele ser limitada en los fragmentos de selva, los grupos destinarán más tiempo a viajar en búsqueda de alimento. Como consecuencia, reducirán su tiempo de descanso, resultando en un mayor esfuerzo de forrajeo.

PII.2 Contrario a la predicción anterior, debido a las altas temperaturas registradas dentro de los fragmentos de selva, los grupos de monos aumentarán su tiempo de descanso para conservar energía necesaria para la termorregulación.

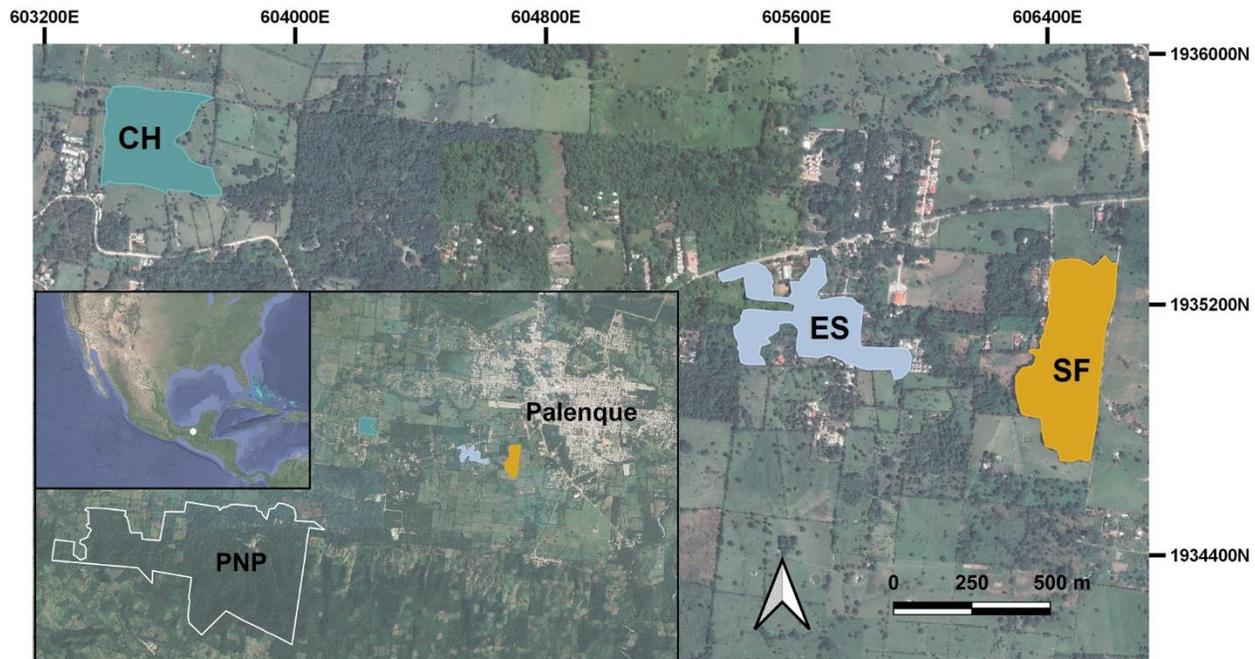
### **III. Patrones de alimentación**

PIII.1 Ya que los recursos disponibles suelen ser limitados en los fragmentos de selva, los monos aulladores se alimentarán de más árboles, lianas o plantas epífitas y de diferentes estructuras vegetales para mantener la diversidad de su dieta (Dias et al., 2014).

PIII.2 Debido a la presencia de cultivos y especies de árboles introducidas, la disponibilidad y diversidad de especies botánicas preferidas por los monos en los fragmentos de selva será menor, por lo que los grupos de monos aumentarán su nivel de folivoría para satisfacer sus necesidades energéticas.

## SITIO DE ESTUDIO

Realicé el estudio en tres fragmentos de selva pertenecientes a un paisaje antropogénico ubicado en la vecindad norte y oriental del Parque Nacional Palenque (PNP) en Chiapas, México ( $17^{\circ} 29' - 17^{\circ} 30' N$ ;  $99^{\circ} 01' - 92^{\circ} 04' O$ ; Figura 3). Esta área natural protegida presenta vegetación de selva alta perennifolia en diferentes estadios de sucesión con 484 especies botánicas reportadas (Gómez-Domínguez et al., 2015). El clima es cálido-húmedo en la región, con una temperatura media anual de  $26^{\circ}C$  ( $22 - 29^{\circ}C$ ). La precipitación media es de 2,200 mm de lluvia al año y se presenta en su mayoría entre mayo y diciembre (240 – 106 mm), mientras que de enero a abril se considera como temporada de “secas” (62 – 118 mm; Estrada et al., 2002a). Durante los últimos 50 años, la selva continua del paisaje que rodea al PNP ha sido intensamente convertida en pastizal introducido para ganado, plantaciones y área urbana (Estrada et al., 2002b) con una disminución del 23.3% de la cobertura arbórea desde el año 2000 (Klass et al., 2020b).



**Figura 3.** Mapa del sitio de estudio. Muestra el paisaje antropogénico donde se ubican los fragmentos de selva (CH, ES, SF) donde habitan los grupos de *A. pigra* bajo estudio. En el recuadro muestran la ubicación de Palenque en México representada con un punto blanco y la ubicación de los fragmentos de selva referente al Parque Nacional Palenque (PNP) y el pueblo de Palenque, Chiapas.

Entre octubre – diciembre de 2017 y febrero – marzo de 2018 dediqué un total de 25 días para llevar a cabo un reconocimiento del paisaje alrededor del PNP y determinar los fragmentos que tuviesen presencia de monos aulladores negros. Durante la fase piloto (marzo de 2019) sondeamos siete fragmentos de selva en los que previamente observamos grupos de monos. Nos aseguramos de que aún se mantuvieran en dichas áreas, corroboramos la composición de edad y sexo de los individuos y verificamos la viabilidad del sitio para realizar el estudio. Posterior al sondeo, elegí a los tres fragmentos de selva que forman parte del estudio (**CH**, **ES** y **SF**; Figura 4) basándome en la similitud del área de los parches, en que los monos no estuviesen acostumbrados al contacto humano directo y en que logísticamente era más viable seguirlos a través de dichos hábitats.

El fragmento **CH** (17° 30' N; 92° 00' O) es un parche de vegetación de 9.3 ha y 1,523 m de borde. Durante varias décadas se mantuvo como pastizal para ganado, hasta que hace aproximadamente 30 años sus propietarios detuvieron su intervención activa para realizar paseos turísticos a caballo dentro del área. En la actualidad, el fragmento se encuentra en regeneración natural, pero aislado de otros parches al estar rodeado de pastizal con ganado. Los propietarios cubrieron con arena un río pequeño que atraviesa el fragmento para que el ganado pudiera cruzar el parche sin problemas. El río aún acumula un poco de agua durante la época de lluvias.

El fragmento **ES** (17° 30' N; 92° 01' O) es un parche de 9.2 ha y 2,700 m de borde. Está dividido en varias propiedades, dentro de las cuales se encuentra una Escuela Secundaria, dos restaurantes y tres casas-habitación. Estas propiedades están conectadas entre sí por corredores de vegetación y cercas vivas.

Por último, el fragmento **SF** (17° 30' N; 91° 59' O), de 13 ha y 1,780 m de borde. Es una propiedad dentro de la cual se encuentra un hotel (~20% del área total) y una plantación de hule (*Hevea brasiliensis*) de más de 20 años de antigüedad que ocupa la mayor parte del fragmento (~80% del área total). Dicha plantación está distribuida en un patrón homogéneo, por lo que árboles de otras especies han podido crecer entre los árboles de hule.



**Figura 4.** Configuración física exterior e interior de los fragmentos donde habitan los grupos de monos aulladores negros bajo estudio. **(A)** Fragmento **CH** rodeado de pastizales para ganado. **(B)** Fragmento **ES** está dividido en diversas propiedades, dentro de las cuales se encuentra la Escuela Secundaria que se observa en la imagen del extremo derecho. **(C)** Fragmento **SF** ocupado por un hotel y una plantación de hule. Fotografías: A. Cárdenas.

## GRUPOS DE ESTUDIO

Durante el estudio observé a un grupo de monos aulladores negros en cada uno de los tres fragmentos de selva seleccionados ( $n = 3$ ). La composición de edad y sexo de los tres grupos varió durante el periodo de estudio (Tabla 2). Respecto al número de individuos, los grupos **ES** y **SF** aumentaron por el nacimiento de un infante; sin embargo, **CH** disminuyó tras la muerte de un macho subadulto. Identifiqué a cada uno de los individuos con base en diferencias de sexo, tamaño, rasgos faciales, apariencia de sus genitales y marcas en la piel distintivas. Además, otorgué un nombre a cada mono para facilitar la toma de datos por individuo (Figura 5).

**Tabla 2.** Composición de edad y sexo de los grupos de monos aulladores negros a lo largo del estudio. La primera letra se refiere al sexo (macho o hembra) y las últimas letras se refieren a la edad de los individuos (adulto, subadulto, juvenil o infante).

	MA	HA	MSA	MJ	HJ	MINF	HINF	TOTAL
CH	1	2	2 – 1	1			2	8 – 7
ES	1	2		1	1	0 – 1	1	6 – 7
SF	1	2		1		1 – 2*		5 – 6

\*El MInf más joven nació durante las observaciones del grupo bajo estudio



**Figura 5.** Individuos adultos de cada grupo bajo estudio (por filas). La foto al extremo izquierdo de cada fila muestra a los machos, mientras que las fotos central y derecha muestran a las hembras. **(A)** Individuos de **CH** con marcas distintivas como el abultamiento en el lado derecho del labio del macho y las facciones de cada hembra. **(B)** Individuos de **ES**, cada uno con patrones diferentes de coloración blanca en las mejillas o sin ellos. **(C)** Individuos de **SF**, la lengua expuesta del macho es útil para identificarlo, mientras las hembras tienen facciones diferentes e infantes asociados a ellas la mayor parte del tiempo. Fotografías: A. Cárdenas.

## **MÉTODOS**

Los métodos del estudio siguieron los protocolos establecidos por los Dres. Estrada y Van Belle para el estudio de primates en el PNP (de Guinea et al., 2019; Van Belle et al., 2013; Van Belle y Estrada, 2019). A lo largo del estudio conté con el apoyo de cinco asistentes de campo en diferentes periodos, de manera que durante cada día de campo me acompañó una persona a los sitios para la toma de datos. Dos de los asistentes tenían amplia experiencia en el estudio de monos aulladores desde 2015; yo entrené a las tres asistentes restantes en los procedimientos de búsqueda y registros de conducta.

### **Observación de los grupos de monos aulladores negros**

Observamos a cada uno de los tres grupos bajo estudio de manera continua durante dos periodos de observación. El primer periodo (marzo a mayo de 2019) constó de tres ciclos por grupo, y el segundo (junio a noviembre de 2019), de cuatro ciclos por grupo. Cada ciclo de observación consistió en seis días de seguimiento que comenzaron poco antes del amanecer (600 h) y terminaron al atardecer (1700 h), de manera que logramos registrar la mayor parte de sus actividades diarias. Además, alrededor del atardecer, los monos comenzaban a establecerse en un árbol para pasar la noche, y de esa manera la probabilidad de ubicarlos rápidamente al día siguiente fue más alta. Durante el segundo periodo de observaciones tomé mediciones de temperatura con un termómetro ambiental (Acurite 00325) a las 600, 1200 y 1700 h para determinar la temperatura media de cada día de observación.

### **Navegación en el hábitat**

Debido a que los monos aulladores generalmente se encuentran cohesionados y realizan sus actividades de manera sincronizada, es fácil determinar el comienzo y final de un viaje, es decir, aquellos movimientos en los que se puede determinar sin ambigüedad el orden de progresión individual (Van Belle et al., 2013). Durante cada viaje de los grupos bajo estudio anoté la hora de inicio cuando el primer individuo salió del árbol en el que se encontraban. Conforme el grupo iba avanzando registré su ubicación aproximadamente cada 20m con el dispositivo de GPS, siempre y cuando la precisión marcada por el satélite

(GPS+GLONASS) fuese menor a 5 m. En caso de que los individuos se encontraran dispersos entre los árboles durante el viaje, determiné la ubicación en donde se encontrara la mayor parte del grupo. Establecí la hora de término del periodo de viaje cuando el último individuo del grupo llegó al árbol de destino y anoté la actividad que los monos realizaron en dicho árbol para determinar el objetivo del viaje. Consideré cada periodo de viaje como nuevo después de 10 minutos de terminado el anterior (Van Belle et al., 2013).

### **Distribución de los presupuestos de tiempo**

Después de localizar al grupo focal al comienzo del día, tomamos muestras de barrido instantáneo cada 15 minutos para registrar la actividad que cada individuo visible estuviera realizando (alimentación, descanso, viaje, movimiento, interacción social, vocalización u otro). Para realizar las observaciones, utilicé un par de binoculares 8x42 (Eagle Optics, Denali). Capturamos todos los registros en una base de datos que generé en la aplicación HandBase de un dispositivo móvil con sistema operativo Android 6.0, y registramos las coordenadas geográficas de la ubicación del grupo con una unidad de GPS (Garmin GPSMap 64st). En caso de que alguna situación relevante se diera de manera espontánea y no la registraríamos en un escaneo de comportamiento, generamos registros *ad libitum*.

### **Árboles fuente de alimento**

Cada vez que uno o más individuos del grupo se alimentaron de un árbol (hojas, frutos, flores, peciolo o tallos) durante cinco minutos o más, consideramos este árbol como fuente de alimento (Asensio et al., 2011). Registramos la posición de cada uno de estos árboles dentro del área de estudio con la unidad de GPS y colocamos una marca pequeña que indicara que tal árbol ya estaba registrado en caso de volver a ser usado por los monos. Medimos su DAP (diámetro a la altura del pecho o 1.30 m) con una cinta métrica y su altura con un telémetro digital (Halo Z1000). Para facilitar la identificación de cada árbol, elaboré un catálogo de árboles con fotos de las diferentes estructuras presentes en el momento en que lo marcamos (hojas, frutos, flores, corteza).

## **Censo de la vegetación en los fragmentos de selva**

Debido a que los grupos de monos ocuparon áreas mayores o diferentes a los límites de los fragmentos, para el estudio de vegetación consideré el área del ámbito hogareño que cada grupo utilizó durante el estudio (Ver sección de análisis de datos). Realizamos el muestreo de la vegetación usando una modificación del Protocolo de Gentry (1982). Trazamos diez transectos de 50 m de largo por 2 m de ancho para cubrir un total de 0.1 ha por sitio. Determiné la ubicación de dichos transectos dentro de cada área con el generador de puntos aleatorios dentro de polígonos del programa QGIS 3.8.2. Posteriormente obtuve un ángulo aleatorio (0 – 360) para determinar la dirección en la cual trazaríamos la línea de 50 m. Caminamos a lo largo de los transectos para registrar las métricas (DAP y altura) de todos aquellos árboles cuyo DAP fuera mayor a 10 cm (Dias et al., 2014; Zárate et al., 2014). Tanto los árboles fuente de alimento de los monos, como aquellos registrados en el censo de la vegetación, fueron identificados a nivel de familia, género o especie de ser posible, con la ayuda del M. en C. Álvaro Campos del Instituto de Biología – UNAM, botánico especialista en selvas tropicales.

Con el objetivo de obtener un aproximado del grado de perturbación de cada fragmento de selva, utilicé las lecturas de lúmenes por m<sup>2</sup> de un fotómetro digital (Dr. Meter LX1330B) tomadas a 1 m del suelo entre las 12:00 y 14:00 horas (Estrada et al., 2004a). Tomé las lecturas cada 10 m a lo largo de los transectos de vegetación (50 lecturas por sitio). Los valores resultantes altos reflejan una menor conectividad entre los árboles, y por lo tanto, una mayor perturbación del sitio.

## ANÁLISIS DE DATOS

Realicé el procesamiento y análisis estadístico de los datos en R 3.6.2 (R Core Team, 2019) y EstimateS 9.1 (Colwell y Elsensohn, 2014). Establecí el valor significativo de  $p < 0.05$ .

### Ámbito hogareño

Estimé el ámbito hogareño de cada grupo (tiempo total del estudio) y su área de utilización (cada periodo de observación) a partir de los puntos de GPS provenientes de las muestras de barrido instantáneo. Procesé los datos con el paquete *adehabitatHR* de R 3.6.2 (Calenge, 2006) con la función Kernel Density Estimation (KDE) al 95%, de manera que el programa sólo tomó en cuenta los puntos en los que los grupos permanecieron el 95% de su tiempo y eliminó el 5% de los puntos más extremos (Van Belle et al., 2018). También calculé el “área núcleo” de cada grupo con el KDE al 50% para determinar el área en que los monos se mantuvieron durante el 50% del tiempo en cada periodo de observación.

### Navegación en el hábitat

#### *Distancias viajadas*

Calculé las distancias entre los puntos de GPS registrados en los viajes grupales con una variante de la fórmula del Teorema de Pitágoras ( $d = \sqrt{(x_f - x_o)^2 + (y_f - y_o)^2}$ ), donde  $x_f - y_f$  representan los puntos finales, y  $x_o - y_o$ , los puntos iniciales (Van Belle, comunicación personal). Posteriormente sumé las distancias entre puntos para calcular la distancia recorrida por viaje y la distancia recorrida por día. De igual forma, calculé las distancias recorridas dependiendo de si su destino fue alimentarse, descansar o vocalizar. Para el análisis estadístico consideré aquellos viajes en que los monos recorrieron  $\geq 20$  m, ya que esta distancia representa un viaje más allá del árbol inmediato. Con el fin de determinar si existían diferencias significativas, realicé pruebas de Análisis de Varianza (ANOVA) de una vía entre grupos y destinos, seguidas de pruebas de Tukey HSD como *post hoc*. También realicé pruebas de *t* de Student entre periodos de observación para cada grupo.

### *Linealidad de los viajes*

Para determinar la tendencia a la desviación con relación al punto de destino (Índice de Circularidad, IC; Garber y Hannon, 1993) de cada grupo focal durante sus viajes, calculé la distancia en línea recta entre el punto inicial y el punto final de cada viaje, y dividí la distancia real viajada por los monos (a través de cada punto) entre la distancia en línea recta. Valores de 1 representan un viaje en línea recta, mientras que valores mayores indican una desviación (Garber y Porter, 2014). También calculé el IC de cada ruta dependiendo del destino de cada viaje. Debido a que los valores de IC no siguieron la distribución normal, realicé pruebas de Kruskal-Wallis entre grupos, seguidas de pruebas de suma de rangos de Wilcoxon por pares con método de ajuste de “Benjamini y Hochberg” como *post hoc*. Para determinar la existencia de diferencias significativas entre periodos de observación, realicé pruebas de suma de rangos de Wilcoxon para cada grupo.

Posteriormente dividí los viajes de los tres grupos con base en los intervalos Intercuartiles en los que se distribuían sus distancias (R1: 20 - < 60, R2: 60 - < 100, R3: 100 - < 200, R4:  $\geq$  200 m). Realicé una prueba de correlación de Spearman (rS) con los intervalos de distancia y los índices de circularidad presentados en cada viaje para evaluar si su tendencia a desviarse aumentaba conforme a la longitud del viaje (Porter y Garber, 2013).

### *Reutilización rutas*

Elaboré un mapa de todas las rutas recorridas por los grupos durante ambos periodos de observación y generé un área buffer de 12.5 m a cada lado de las rutas. Medí cada línea que representara una ruta diferenciándolas entre reutilizadas y de un solo uso (aquellas que no estaban superpuestas por otra). Dividí la longitud total de los segmentos reutilizados y de un solo uso entre la distancia de las rutas totales para obtener el porcentaje de segmentos de viajes reutilizados (de Guinea, 2015). También generé un mapa de calor sobre los puntos que conectaron las rutas de viajes de cada grupo para determinar el número de veces que cada área había sido reutilizada.

## **Distribución del presupuesto de tiempo**

Calculé la proporción de tiempo en que los individuos de los grupos bajo estudio realizaron las diferentes actividades (alimentación, descanso, viaje, movimiento, interacción social, vocalización) con base en el número de registros totales por individuo y por actividad, esto para cada día de observación. Posteriormente realicé una matriz con las proporciones de tiempo calculadas para comparar el patrón de actividad general entre los tres grupos a lo largo del estudio total y los dos periodos de observación. Para la descripción del patrón de actividad general no tomé en cuenta los registros obtenidos de los infantes de cada grupo, ya que sus actividades generalmente están asociadas o son iguales a las de sus madres (Li y Rogers, 2004). Realicé un análisis de correlación de Spearman tomando como variables las proporciones de tiempo de descanso, alimentación y viaje, y la temperatura media del día, para determinar si esto representaba una fuente de variación en la actividad registrada. A partir de las proporciones calculadas para el patrón de actividad general, calculé el esfuerzo de forrajeo de los grupos durante cada día de observación al sumar el tiempo en que los individuos se alimentaron y viajaron, y dividirlo entre el tiempo que descansaron (Dunn et al., 2010, 2012, 2013).

## **Patrones de alimentación**

Con el total de muestras de barrido instantáneo en que los individuos de los grupos se alimentaron, calculé la proporción de tiempo en que comieron de las diferentes estructuras vegetales como hojas jóvenes y maduras, frutos jóvenes y maduros, flores, y peciolo/tallos. También calculé el porcentaje de tiempo total en que los grupos se alimentaron de estructuras provenientes de árboles, lianas o plantas epífitas. Con esta información creé una matriz con las proporciones de tiempo calculadas para comparar el patrón de alimentación entre los tres grupos a lo largo del estudio total y los dos periodos de observación. Realicé un análisis de correlación de Spearman entre las proporciones de tiempo en que los grupos se alimentaron de las diferentes estructuras vegetales y la proporción de tiempo en que realizaron sus actividades más importantes (alimentación, descanso y viaje).

Debido a que los datos de comportamiento no siguieron una distribución normal, realicé un análisis de permutación (entre grupos y entre periodos de observación para cada

grupo) ajustando a un máximo de 9,999 réplicas usando el paquete *lmPerm* de R 3.6.2 (Wheeler y Torchiano, 2016; Van Belle et al., 2018). Este tipo de análisis tiene la potencia necesaria para detectar efectos más pequeños presentes en los datos provenientes de muestreos de actividad general. Además, el número de replicas permitió una mayor estabilización del valor de  $p$  (Adams y Anthony, 1996). Posteriormente realicé pruebas *post hoc* de permutación con las comparaciones que resultaran significativas.

### **Árboles fuente de alimento**

Para examinar las características físicas de los árboles fuente de alimento calculé el promedio de DAP y altura de árboles registrados para cada grupo/sitio. Obtuve el área basal total de los árboles con la suma de los valores resultantes de la fórmula  $0.7854 \times DAP^2$ . Posteriormente realicé una prueba de Kruskal-Wallis con los datos registrados entre grupos, seguidas de pruebas de Wilcoxon como *post hoc* para identificar diferencias en la estructura de los árboles fuente de alimento.

### *Riqueza de especies*

Generé la curva de acumulación de especies observada tomando en cuenta la fecha en que los grupos se alimentaron de cada especie por primera vez dentro del estudio. Calculé el porcentaje de tiempo en que los individuos se alimentaron de cada especie durante el tiempo total del estudio y en cada periodo de observación, con esta información generé una curva de importancia de especies para cada grupo focal con el fin de determinar si existía una dominancia.

### *Composición de especies*

Para evaluar las diferencias en el uso de cada especie de árbol consumida por los grupos, generé una matriz de tres líneas (grupos) y 61 columnas (especies de alimentación), en donde cada celda contenía la proporción de tiempo en que cada grupo se alimentó de las diferentes especies. Con ella realicé un análisis de agrupamiento multivariado de Bray – Curtis a partir del Índice de disimilitud basado en abundancia (Bray y Curtis, 1957; Magurran, 1988) con el paquete *vegan* de R 3.6.2 (Oksanen et al., 2019; Zárata et al., 2014).

Calculé el número de árboles individuales y especies utilizados como fuente de alimento por los grupos durante cada día de observación con base en los muestreos de barrido instantáneo. Comparé los resultados con una prueba de Kruskal-Wallis con los datos registrados entre grupos, seguidas de pruebas de Wilcoxon como *post hoc*.

### *Distribución espacial*

Obtuve el Índice de Vecinos más Próximos (NNI) del paquete *spatialEco* de R 3.6.2 (Evans, 2020) con los puntos de GPS de cada árbol fuente de alimento de los grupos para determinar si su distribución espacial se presentaba en un patrón disperso o agregado. Este índice representa la relación entre la distancia observada de separación entre individuos y la distancia esperada entre ellos con base en una distribución hipotética aleatoria. Si el índice es menor a 1, el patrón se encuentra agregado; si es mayor a 1, la tendencia es a la dispersión.

### **Vegetación de los fragmentos de selva**

Con el fin de examinar las características físicas de los árboles registrados en el censo de la vegetación, seguí los métodos descritos en la sección de árboles fuente de alimento. En este caso comparé los resultados de los 10 transectos entre sitios. Usé las mediciones del DAP para estimar el área basal por sitio, esperando áreas basales menores a mayor perturbación (Nascimento et al., 2004).

### *Riqueza de especies*

Generé la curva de riqueza estimada de especies de Chao1 con el programa EstimateS 9.1 (Colwell y Elsensohn, 2014) por su precisión al estimar riqueza de especies con el tipo de muestreo que utilicé (Hortal et al., 2006; Şekerciöglu et al., 2019). Para determinar si existían diferencias significativas entre la riqueza de especies de los tres sitios, generé el valor de la expectativa estadística  $S_{est}$  para cada transecto, el cual se calcula con la repetición de muestras agrupadas para crear valores comparables estadísticamente entre tratamientos, en este caso, sitios. Posteriormente calculé los intervalos de confianza del 84% sobre el  $S_{est}$  siguiendo el protocolo de MacGregor-Fors y Payton (2013) y revisé si presentaban superposición entre sitios.

### *Composición de especies*

A partir de la abundancia absoluta y diversidad de especies en cada sitio, realicé un análisis de agrupamiento multivariado de Bray – Curtis (Bray y Curtis, 1957; Magurran, 1988) con el paquete *vegan* de R 3.6.2 (Oksanen et al., 2019; Zárte et al., 2014) con el fin de evaluar las diferencias en la composición de especies entre sitios basado en la abundancia de cada especie. También obtuve las curvas de rango – abundancia (también llamados gráficos de Whittaker) para determinar la estructura de especies en cada sitio (Magurran, 2003). Estas curvas representan la distribución de la abundancia en una comunidad, donde pendientes pronunciadas representan la dominancia de un número reducido de especies, y pendientes no pronunciadas representan igualdad en la abundancia de especies.

### **Conectividad del dosel**

Consideré a los valores resultantes de las mediciones de luz (lúmenes por m<sup>2</sup>) como un aproximado de la conectividad del dosel de cada fragmento de selva, donde valores más altos reflejan una mayor perturbación del sitio. Ya que los valores no siguieron una distribución normal, realicé una transformación logarítmica y realicé una prueba de ANOVA de una vía entre sitios, seguidas de pruebas de Tukey HSD como *post hoc*.

## ESFUERZO DE MUESTREO

El estudio constó de 138 días de campo divididos en dos periodos. En total, dedicamos 123 días a la observación de los grupos de monos aulladores negros (Tabla 3) y 15 días al censo de la vegetación de cada sitio.

**Tabla 3.** Síntesis del esfuerzo de muestreo para cada grupo de monos aulladores negros bajo estudio.

	CH	ES	SF	TOTAL
DÍAS DE OBSERVACIÓN	41	41	41	123
DÍAS DEL PERIODO 1	07/04/19 – 26/04/19	14/03/19 – 03/04/19	30/04/19 – 20/05/19	51
DÍAS DEL PERIODO 2	12/07/19 – 10/08/19	10/06/19 – 09/07/19	30/09/19 – 29/10/19	72
HORAS DE OBSERVACIÓN	435.7	444.6	444.6	1325
DÍAS CON MÁS DE 8 HORAS	38	40	40	118
ESCANEOS DE BARRIDO	1,688	1,766	1,762	5,216
VIAJES GRUPALES	225	275	183	683
SESIONES DE BRAMIDO	21	81	69	171
REGISTROS <i>AD LIBITUM</i>	10	46	30	86
ÁRBOLES DE ALIMENTACIÓN	161	107	80	348

\*días con más de 8 horas de observación.

## RESULTADOS

### Censo de vegetación arbórea en los fragmentos de selva

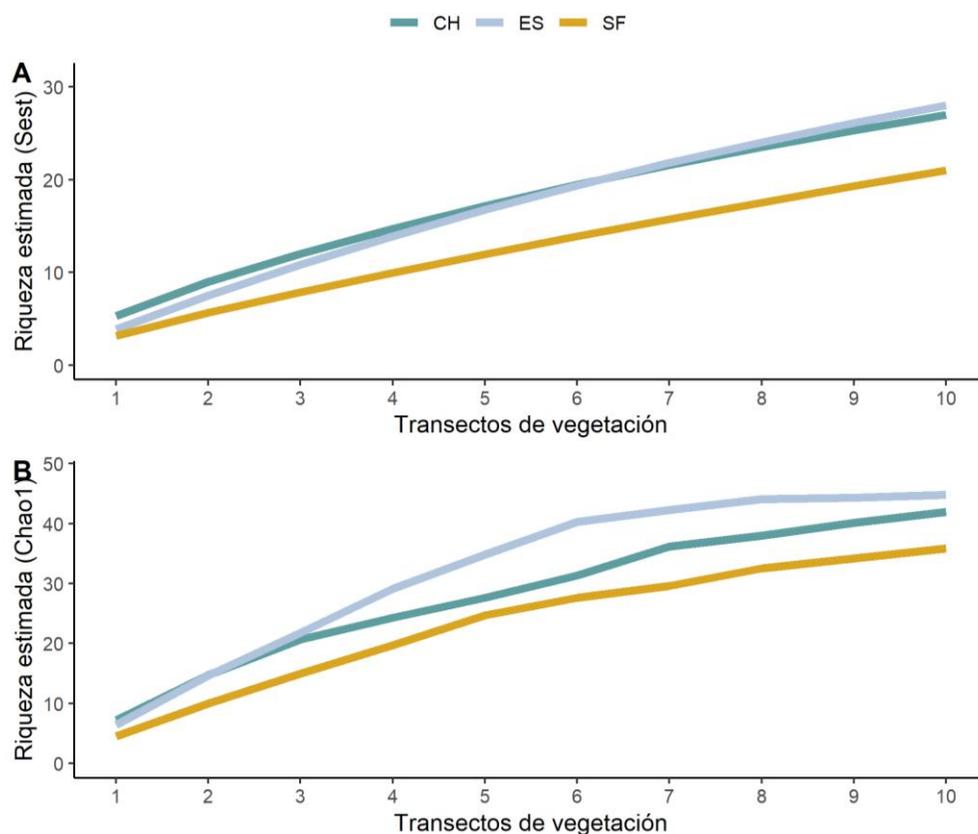
Registramos un total de 189 árboles a lo largo de las 0.1 ha muestreadas en cada fragmento de selva (**CH**: 83, **ES**: 56, **SF**: 50; Tabla 4). El número de árboles registrado por transecto resultó significativamente mayor en el sitio **CH** (KW:  $H_2 = 10.5$ ,  $p = 0.005$ ; Wilcoxon por pares con **CH**:  $p < 0.05$ ). Mientras que la altura de los árboles de **CH** fue significativamente menor que en **ES** y **SF** (KW:  $H_2 = 13.4$ ,  $p = 0.001$ ; Wilcoxon por pares con **CH**:  $p < 0.05$ ), el DAP difirió entre los tres sitios, siendo mayor en **ES**, al igual que su área basal total (KW:  $H_2 = 13.4$ ,  $p < 0.0001$ ; Wilcoxon por pares:  $p < 0.01$ )

**Tabla 4.** Síntesis de la estructura de la vegetación arbórea muestreada a lo largo de los transectos de cada fragmento de selva bajo estudio ( $n = 10$  transectos, 0.1 ha por fragmento). <sup>a</sup> Prueba de Kruskal-Wallis / Wilcoxon *post hoc*. <sup>b</sup> Prueba de ANOVA / Tukey HSD *post hoc*

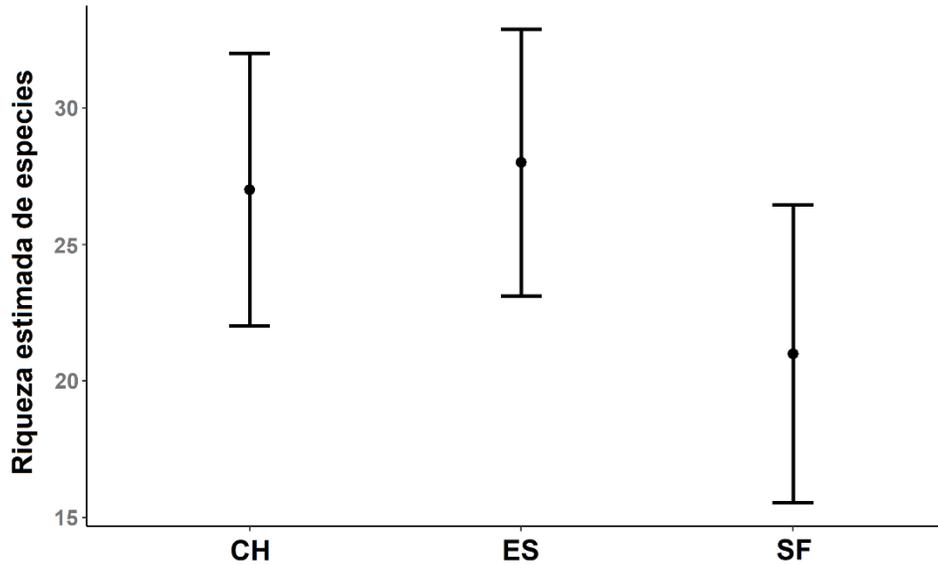
	<b>CH</b>	<b>ES</b>	<b>SF</b>	<b>ESTADÍSTICO</b>
ÁRBOLES POR TRANSECTO (n)	8.3 ± 1.9	5.6 ± 3.3	5 ± 2.1	$H_2 = 10.5$ $p = 0.005^a$
ALTURA PROMEDIO (m)	10.7 ± 4.9	13.8 ± 5	13.6 ± 6	$H_2 = 13.4$ $p = 0.001^a$
DAP PROMEDIO (cm)	20.9 ± 11.6	55.6 ± 42.3	37.1 ± 26.5	$H_2 = 51.8$ $p < 0.0001^a$
ÁREA BASAL TOTAL (m <sup>2</sup> )	37,085	213,296	81,060	-
LÚMENES POR m <sup>2*</sup> PROMEDIO	1,329 ± 2,179	8,466 ± 21,842	4,959 ± 13,489	$F_{2,147} = 13.6$ $p < 0.0001^b$
MEDIANA DE LÚMENES POR m <sup>2*</sup>	749	1,920	1,538	-

## Riqueza de especies arbóreas en los fragmentos de selva

Identificamos taxonómicamente 183 árboles (**CH**: 27 especies, 22 géneros y 17 familias; **ES**: 28 especies, 22 géneros y 13 familias; **SF**: 21 especies, 18 géneros y 13 familias). Las curvas de acumulación de especies mostraron pendientes pronunciadas sugiriendo incompletitud del muestreo. A partir de la curva de acumulación de Chao1 (Figura 6), en el sitio **CH** registramos el 64.3% de especies estimadas, 62.4% en **ES** y 58.6% en **SF**. Con base en el traslape entre los intervalos de confianza del 84% de cada sitio (Figura 7), fue posible determinar que no hay diferencia significativa entre el número de especies arbóreas estimadas presentes en los tres fragmentos.



**Figura 6.** Riqueza de especies arbóreas en los 10 transectos de vegetación por sitio. **(A)** Acumulación de especies observada calculada con EstimateS 9.1. **(B)** Riqueza estimada de especies con Chao1. Note la diferencia entre el número de especies observado y esperado entre ambas gráficas.



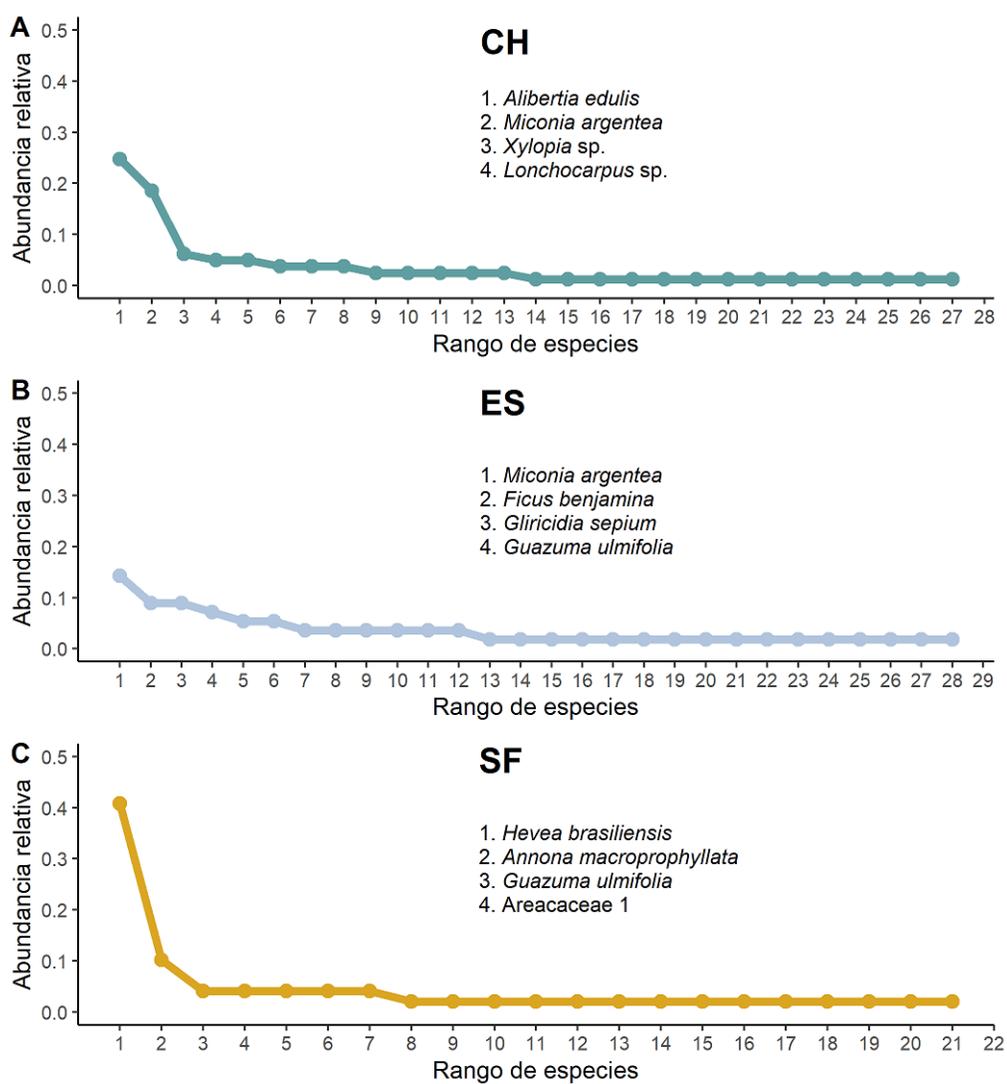
**Figura 7.** Riqueza estimada de especies arbóreas por sitio. El punto representa la media y los bigotes representan los intervalos de confianza del 84% calculados a partir del valor de  $S_{est}$  en EstimateS 9.1. El traslape entre los bigotes significa que no hay diferencias significativas en la riqueza de especies entre sitios.

### *Composición de especies arbóreas en los fragmentos de selva*

El índice de disimilitud de Bray – Curtis entre sitios demostró que **CH** y **SF** son más disimilares entre sí que ambos comparados con **ES**, al presentar los siguientes valores de disimilitud entre pares: **CH – ES** = 80%, **CH – SF** = 91%, **ES – SF** = 81%. De igual forma, el análisis de clúster de Bray – Curtis separó a **SF** y unió a los dos sitios restantes (Figura 8). Las curvas de rango – abundancia de cada sitio (Figura 9) mostraron una dominancia marcada por dos especies nativas (*Alibertia edulis* y *Miconia argentea*) en **CH**. En **ES** hay una mayor igualdad de especies, ya que cuatro especies son relativamente dominantes, tres de ellas son nativas (*M. argentea*, *Gliricidia sepium* y *Guazuma ulmifolia*), y una es introducida (*F. benjamina*). En **SF**, una especie introducida (*Hevea brasiliensis*) es dominante sobre todas las demás especies presentes.



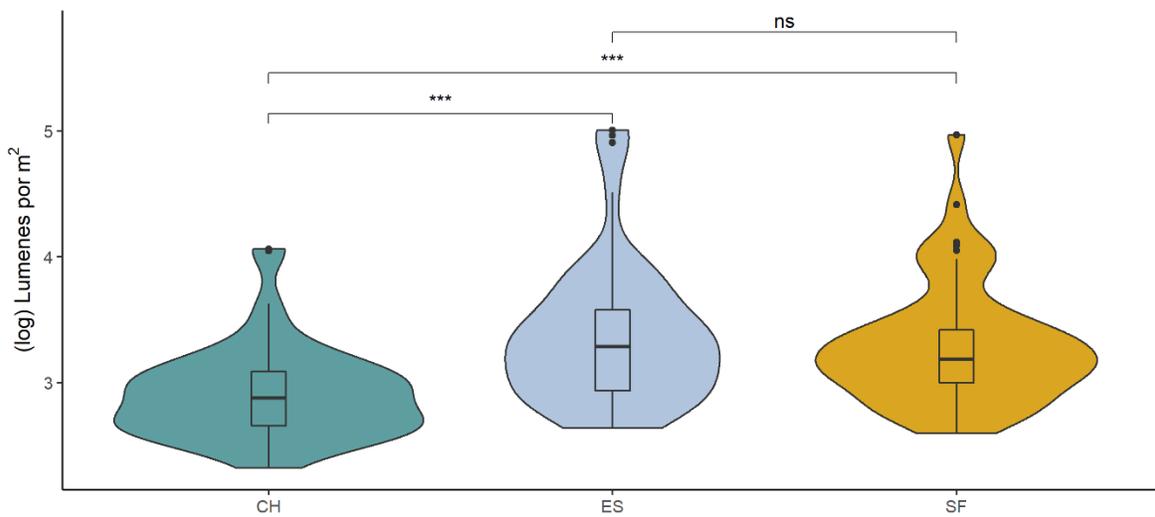
**Figura 8.** Análisis de clúster de Bray – Curtis muestra los promedios de disimilitud de especies presentes entre sitios ( $n = 61$ ). Separando a **SF** por ser 86% disimilar con **CH** y **ES**.



**Figura 9.** Curvas de rango – abundancia de especies arbóreas identificadas en los transectos de vegetación por sitio. Las cuatro especies más abundantes de cada sitio están listadas en las gráficas.

### Conectividad del dosel en los fragmentos de selva

Obtuvimos un total de 150 lecturas de la cantidad de luz que atraviesa el dosel de los árboles y llega al suelo de los fragmentos de selva ( $n = 50$  lecturas por sitio; Tabla 4). El sitio **CH** presentó mediciones significativamente menores a las colectadas en **ES** y **SF**, mientras que entre estos dos últimos sitios no hubo diferencias significativas (ANOVA:  $F_{2,147} = 13.6$ ,  $p < 0.0001$ ; Tukey por pares con CH:  $p < 0.001$ ; Figura 10). Dado que esta medición representa un aproximado de la apertura entre el dosel de los árboles, los valores sugieren que la conectividad del dosel en **CH** es mayor que en **ES** y **SF**.



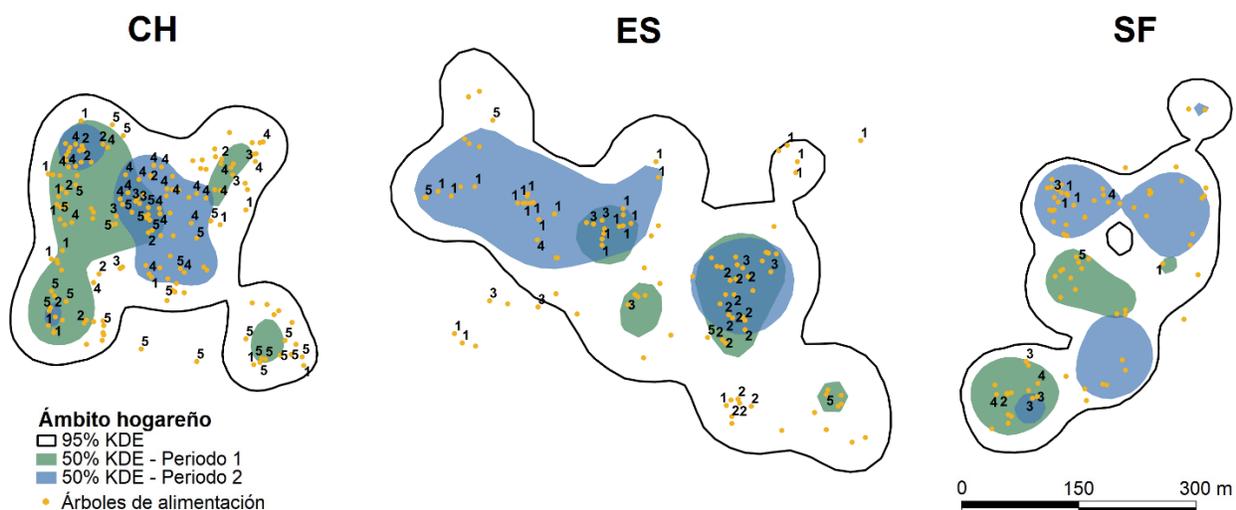
**Figura 10.** Aproximado de la apertura del dosel con base en las mediciones de luz que atraviesan el dosel de los árboles de cada sitio ( $n = 50$  por sitio). El nivel de significancia de la  $p$  ajustada entre pares es resultado de las pruebas *post hoc* de Tukey HSD (0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05, 'ns' = no significativo).

## Ámbito hogareño de los grupos de monos aulladores negros

El ámbito hogareño de los grupos de monos aulladores negros durante el tiempo total del estudio ( $n = 41$  días por grupo) resultó en un aproximado de 9.4 ha para **CH**, 15.8 ha para **ES**, y 7.9 ha para **SF**. Sin embargo, estas medidas variaron dependiendo de la utilización del área por parte de cada grupo durante ambos periodos de observación (Tabla 5; Figura 11).

**Tabla 5.** Ámbito hogareño (95% KDE) y áreas núcleo (50% KDE) estimados para los tres grupos de monos aulladores negros durante el estudio total y en cada periodo de observación (ha).

	TOTAL (41 DÍAS)		PERIODO 1 (17 DÍAS)		PERIODO 2 (24 DÍAS)	
	(95% KDE)	(50% KDE)	(95% KDE)	(50% KDE)	(95% KDE)	(50% KDE)
CH	9.4	2.8	8.1	2	10	3.1
ES	15.8	3.7	21.3	4.8	11.6	2.1
SF	7.9	2.6	7.8	2.6	7.6	1.6



**Figura 11.** Ámbito hogareño (95% KDE) y áreas núcleo (50% KDE) estimados para los grupos de monos aulladores negros bajo estudio. Los números representan la ubicación de los árboles de las cinco especies más importantes dentro de su alimentación, 1 siendo la más importante.

## Navegación en el hábitat

### *Distancias viajadas*

Obtuve 619 viajes en que los grupos de monos recorrieron  $\geq 20$  metros dentro de su ámbito hogareño (**CH**: 195, **ES**: 255, **SF**: 169; Tabla 6). Durante cada día de observación, el grupo **ES** realizó significativamente más viajes ( $6.3 \pm 2.3$ ) que **CH** ( $5.0 \pm 1.7$ ) y **SF** ( $4.2 \pm 1.3$ ; KW:  $H_2 = 19.9$ ,  $p < 0.0001$ , Wilcoxon por pares con **ES**:  $p < 0.05$ ). Las distancias diarias viajadas por los grupos en total y durante cada periodo de observación difirieron significativamente (ANOVA:  $F_{2,115} = 47.8$ ,  $p < 0.0001$ ), ya que **ES** recorrió distancias más largas por día que **CH** y **SF** (Tukey por pares con **ES**:  $p < 0.0001$ ). **ES** presentó diferencias significativas entre las distancias diarias recorridas en cada periodo de observación ( $t_{21.6} = 2.7$ ,  $p = 0.01$ ), mientras que **CH** y **SF** no presentaron diferencias significativas entre periodos. Los grupos **ES** y **SF** bajaron a la matriz de tierra transformada para conectar entre parches de vegetación en 15 ocasiones cada uno, viajando un promedio de  $22.3 \pm 15.1$  y  $21.3 \pm 14.2$  m, respectivamente. El viaje más largo a través de la matriz transformada fue de 72 m (Figura 12). **CH** no presentó viajes a través de la matriz transformada durante el tiempo de observación.

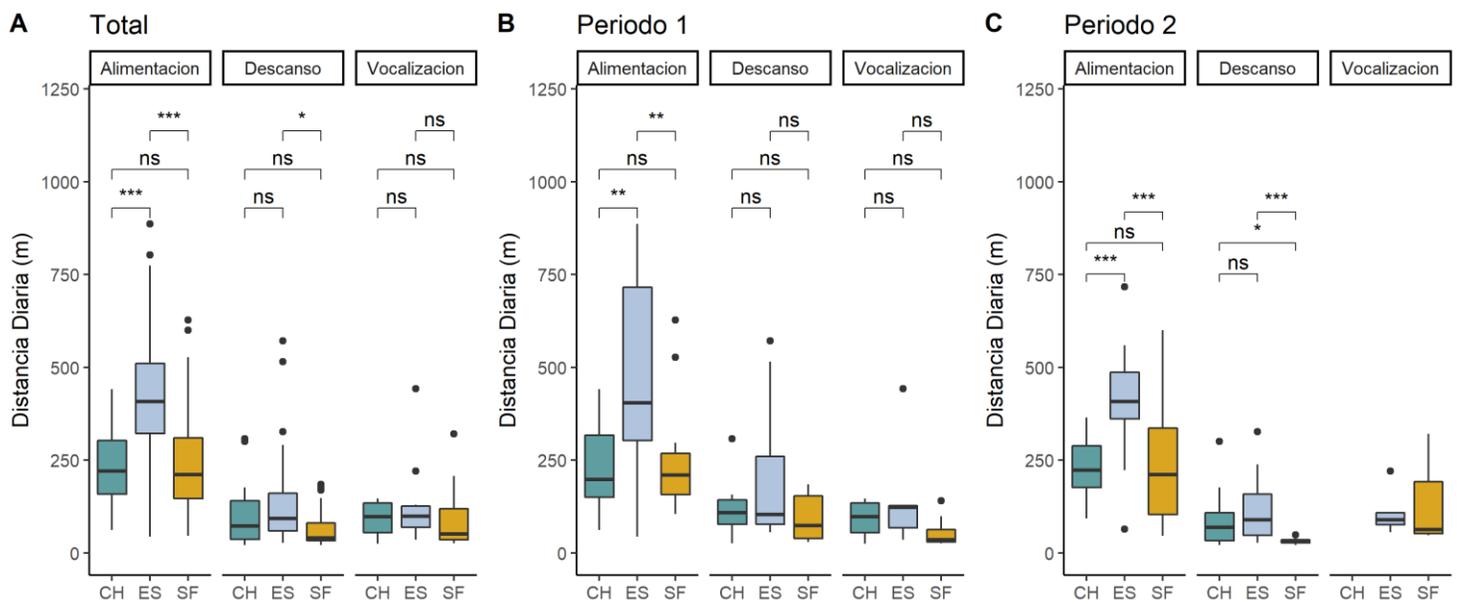


**Figura 12.** Imágenes de los monos aulladores negros viajando a través de la matriz de tierra transformada. **(A)** Cruzando la carretera federal Palenque – Ruinas (~50 m hasta encontrar un árbol). **(B)** Cruce regular entre cercas vivas (~20 m). **(C)** Cruzando un pastizal para ganado (~72 m). Fotografías: A. Cárdenas.

**Tabla 6.** Síntesis de los viajes realizados por los grupos de monos aulladores negros bajo estudio. Promedio  $\pm$  desviación estándar de la distancia de viajes (DV), distancia diaria (DD) e índice de circularidad (tendencia a desviarse de la línea recta; IC) que recorrieron durante el estudio total y en cada periodo de observación. El valor de  $p$  es el resultado de las pruebas de ANOVA (DV y DD) y Kruskal – Wallis (IC) entre grupos.

<b>TOTAL</b>				
	<b>CH (n = 189)</b>	<b>ES (n = 252)</b>	<b>SF (n = 167)</b>	<b>ESTADÍSTICO</b>
DV (m)	62.1 $\pm$ 38.7	96.2 $\pm$ 78	77.1 $\pm$ 67.6	$F_{2,616} = 15.5$ $p < 0.0001$
DD (m)	309.6 $\pm$ 131.8	600.6 $\pm$ 168.2	316.4 $\pm$ 150.3	$F_{2,115} = 47.8$ $p < 0.0001$
IC	1.24 $\pm$ 0.27	1.37 $\pm$ 0.4	1.32 $\pm$ 0.39	$H_2 = 15.8$ $p = 0.0004$
<b>PERIODO 1</b>				
	<b>CH (n = 79)</b>	<b>ES (n = 107)</b>	<b>SF (n = 74)</b>	<b>ESTADÍSTICO</b>
DV (m)	66.5 $\pm$ 41.6	103.2 $\pm$ 101.2	73 $\pm$ 57.3	$F_{2,257} = 6.4$ $p = 0.002$
DD (m)	328.4 $\pm$ 171	689.9 $\pm$ 198.6	337.8 $\pm$ 153.9	$F_{2,45} = 22.1$ $p < 0.0001$
IC	1.22 $\pm$ 0.27	1.38 $\pm$ 0.43	1.27 $\pm$ 0.35	$H_2 = 6.9$ $p = 0.03$
<b>PERIODO 2</b>				
	<b>CH (n = 110)</b>	<b>ES (n = 145)</b>	<b>SF (n = 93)</b>	<b>ESTADÍSTICO</b>
DV (m)	59.2 $\pm$ 37.3	89.6 $\pm$ 49.1	78 $\pm$ 73.2	$F_{2,345} = 10.1$ $p < 0.0001$
DD (m)	296 $\pm$ 96.3	541 $\pm$ 114	302.2 $\pm$ 149.5	$F_{2,67} = 30.7$ $p < 0.0001$
IC	1.25 $\pm$ 0.28	1.36 $\pm$ 0.38	1.35 $\pm$ 0.42	$H_2 = 7.0$ $p = 0.03$

Del número de viajes totales, 444 tuvieron como destino la alimentación (**CH**: 74.4%, **ES**: 67.8%, **SF**: 74.6%), 119 el descanso (**CH**: 21.5%, **ES**: 20.8%, **SF**: 14.2%), y 33 la vocalización (**CH**: 2.1%, **ES**: 5.5%, **SF**: 8.9%). Los viajes restantes tuvieron como destino interacciones sociales o no fue posible definirlo. En general, el grupo **ES** viajó distancias significativamente más largas que **CH** y **SF** para dirigirse a los árboles de alimentación (ANOVA:  $F_{2,114} = 22.6$ ,  $p < 0.0001$ , Tukey por pares con ES:  $p < 0.0001$ ), también viajó más que **SF** al dirigirse a un sitio de descanso (ANOVA:  $F_{2,72} = 3.9$ ,  $p = 0.02$ , Tukey por pares SF-ES:  $p = 0.02$ ). Los tres grupos viajaron distancias similares al viajar con destino a vocalizar (ANOVA:  $F_{2,28} = 0.6$ ,  $p = 0.6$ ; Figura 13).



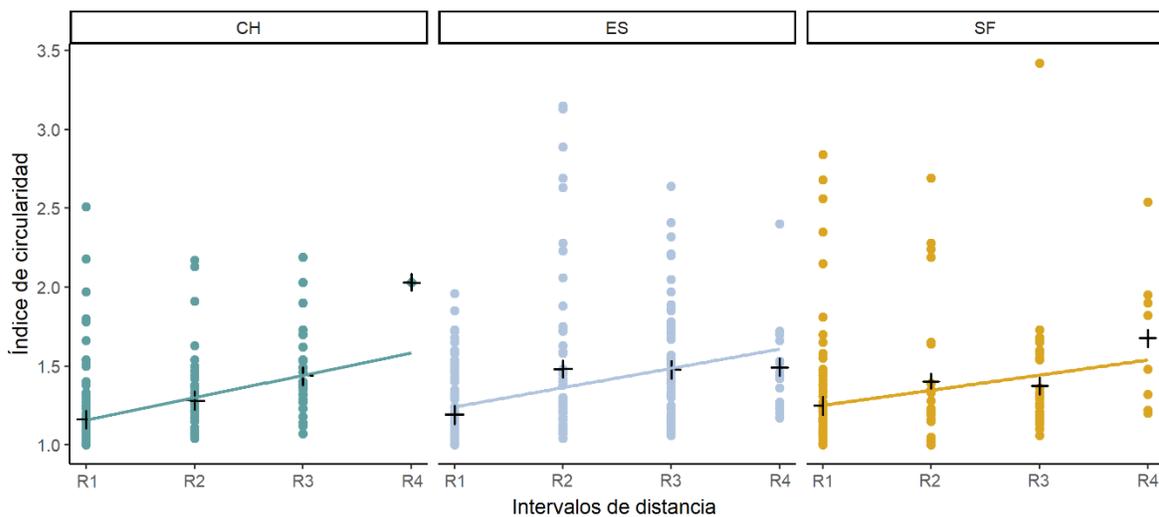
**Figura 13.** Distancias diarias viajadas por los grupos de monos aulladores negros dependiendo del destino de viaje, durante el estudio total (**A**) y cada periodo de observación (**B** y **C**). Los puntos representan los valores atípicos. El nivel de significancia de la  $p$  ajustada entre pares es el resultado de las pruebas *post hoc* de Wilcoxon. (0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05, 'ns' = no significativo).

### Linealidad de los viajes

El índice de circularidad (tendencia a desviarse de la línea recta; IC) de los viajes grupales varió en promedio del 24 al 37% (Tabla 6). Los valores presentaron diferencias significativas entre grupos, ya que el IC del grupo **CH** fue significativamente menor a la de

**ES** y **SF** (KW:  $H_2 = 15.8$ ,  $p = 0.0004$ ; Wilcoxon por pares con **CH**:  $p < 0.05$ ). El análisis por periodo de observación demostró diferencias significativas en ambos periodos entre los valores de IC de **ES** y **CH** (KW:  $H_2 = 7.7$ ,  $p < 0.05$ , Wilcoxon por pares **CH** - **ES**:  $p < 0.05$ ). Los valores de IC de cada grupo entre periodos de observación no presentaron diferencias significativas (suma de rangos de Wilcoxon:  $p > 0.05$ ). Los valores de IC que cada grupo presentó al viajar entre los diferentes destinos no presentaron diferencias significativas (**CH**: Alimentación =  $1.24 \pm 0.29$ , Descanso =  $1.22 \pm 0.22$ , Vocalización =  $1.33 \pm 0.47$ ; **ES**: Alimentación =  $1.37 \pm 0.38$ , Descanso =  $1.39 \pm 0.5$ , Vocalización =  $1.37 \pm 0.34$ ; **SF**: Alimentación =  $1.31 \pm 0.38$ , Descanso =  $1.34 \pm 0.45$ , Vocalización =  $1.37 \pm 0.37$ ; KW:  $gl = 2$ ,  $p > 0.1$ ). Sin embargo, las diferencias significativas entre **ES** y **CH** se mantuvieron cuando ambos grupos viajaron con destino a alimentarse (KW:  $H_2 = 13.5$ ,  $p = 0.001$ ; Wilcoxon por pares **CH** - **ES**:  $p < 0.05$ ).

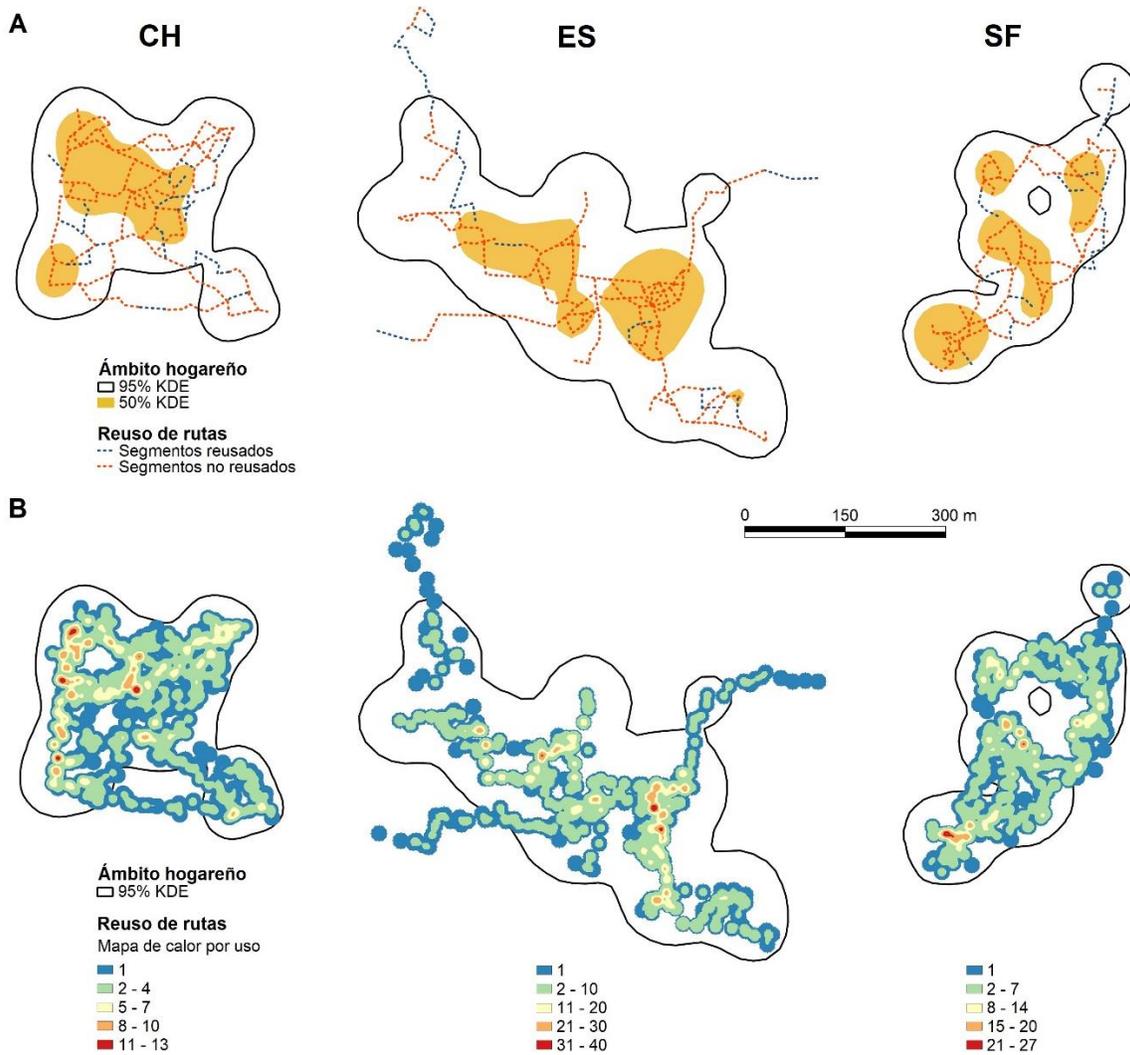
Los análisis de correlación entre los intervalos de distancias recorridas por viaje (R1:  $20 - < 60$ , R2:  $60 - < 100$ , R3:  $100 - < 200$ , R4:  $\geq 200$  m) y el IC demostraron una correlación positiva moderada en **CH** y **ES** (**CH**:  $rS = 0.47$ ,  $n = 195$ ,  $p < 0.0001$ ; **ES**:  $rS = 0.44$ ,  $n = 253$ ,  $p < 0.0001$ ), y una correlación baja en **SF** ( $rS = 0.31$ ,  $n = 169$ ,  $p < 0.0001$ ), indicando que a distancias más largas viajadas, el índice de circularidad tiende a ser más alto (Figura 14).



**Figura 14.** Correlación entre los intervalos de distancias recorridas por los grupos de monos aulladores negros y la tendencia a desviarse de la línea recta. La cruz representa el valor promedio de IC en cada intervalo de distancia. Valores de 1 representan un viaje en línea recta.

## Reutilización de rutas

La red de rutas sobre la que cada grupo viajó durante el estudio resultó en 3,373 m para **CH**; 4,247 m para **ES**; y 2,670 m para **SF**. Los tres grupos reutilizaron más del 80% de la distancia total de la red de rutas (**CH**: 80.3%, **ES**: 81.8%, **SF**: 80.6%). **ES** reutilizó sus rutas más importantes un mayor número de veces (40) que **SF** (27) y **CH** (13; Figura 15).



**Figura 15.** Mapas de los viajes recorridos por los grupos de monos aulladores negros bajo estudio. **(A)** Muestra las áreas núcleo (50% KDE) que los grupos utilizaron durante cada periodo de observación. Presenta las redes de viaje simplificadas, donde las líneas rojas representan las rutas reutilizadas, y las líneas azules representan las rutas de un solo uso. **(B)** Mapas de calor sobre los puntos que conectaron las rutas de viajes de cada grupo, cada color representa un intervalo del número de veces que cada punto fue reutilizado. Note que los números en la guía difieren entre grupos.

## Distribución del presupuesto de tiempo

Obtuvimos un total de 5,216 muestras de barrido instantáneo durante los días con más de 8 horas de observación (**CH**: 1,688; **ES**: 1,766; **SF**: 1,762). En general, **CH** descansó significativamente más tiempo que **ES** y **SF** (Análisis de permutación:  $gl = 2, 563, p = 0.01$ ; comparación por pares con **CH**:  $p < 0.05$ ), mientras que **ES** se alimentó por menos tiempo que **CH** y **SF** ( $gl = 2, 563, p < 0.0001$ ; por pares con **ES**:  $p < 0.001$ ). **ES** destinó significativamente más tiempo a viajar y a moverse dentro del árbol que **CH** y **SF** ( $gl = 2, 563, p < 0.0001$ ; por pares con **ES**:  $p < 0.05$ ). El tiempo de interacción social intragrupo varió significativamente entre los tres grupos; **ES** obtuvo los valores más altos, seguido de **SF** y **CH** ( $gl = 2, 563, p < 0.0001$ ; por pares:  $p < 0.05$ ), mientras que el tiempo dedicado a vocalizar, ya sea con o sin presencia de otro grupo fue mayor en **SF**, seguido de **ES** y **CH** ( $gl = 2, 351, p = 0.001$ ; por pares:  $p < 0.05$ ). La distribución del presupuesto de tiempo de cada grupo presentó diferencias significativas entre periodos de observación, las cuales también reflejaron diferencias significativas entre grupos (Tabla 7).

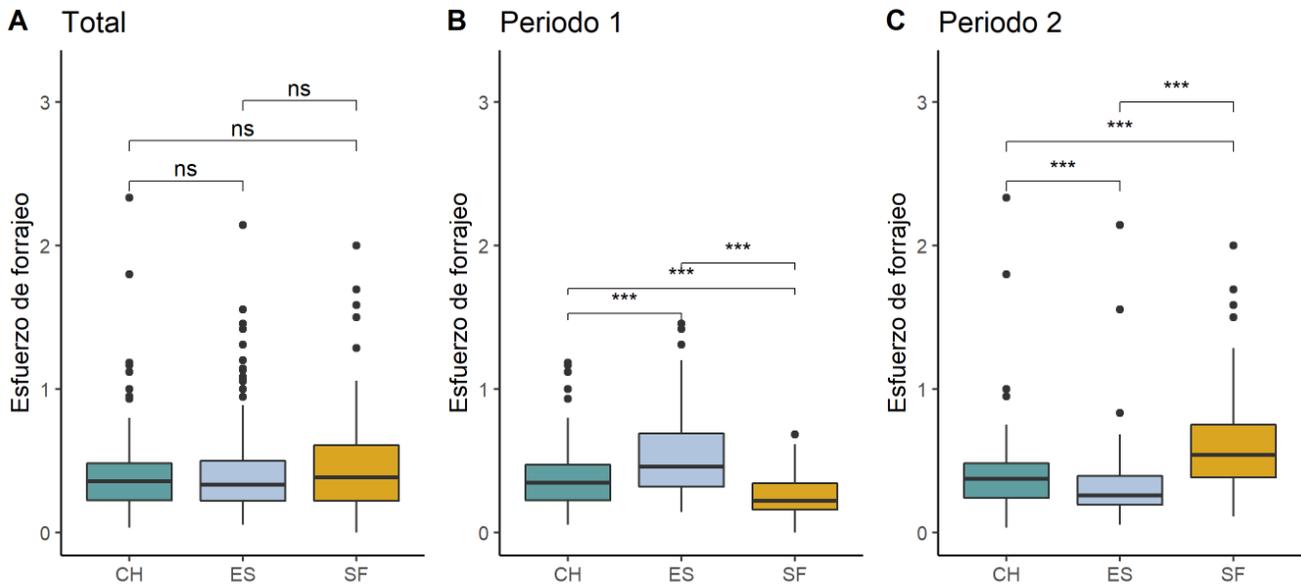
La temperatura media del día durante el segundo periodo de observaciones varió entre los 26.1 y 27.7°C (**CH**:  $n = 18, 25.7 - 29.3^\circ\text{C}$ ; **ES**:  $n = 17, 25.3 - 30^\circ\text{C}$ ; **SF**:  $n = 21, 23.3 - 29^\circ\text{C}$ ). Las proporciones de descanso de **ES** y **SF** presentaron una correlación positiva con la temperatura media ( $r_s = 0.46, n = 17, p < 0.0001$  y  $r_s = 0.26, n = 21, p = 0.02$ , respectivamente), mientras que el tiempo de alimentación de ambos presentó una correlación negativa ( $r_s = -0.48, n = 17, p < 0.0001$ ;  $r_s = -0.297, n = 21, p = 0.006$ , respectivamente). El tiempo de viaje de **ES** también presentó una correlación negativa ( $r_s = -0.37, n = 17, p = 0.0006$ ), mientras que **SF** no presentó correlación con el tiempo de viaje ( $r_s = -0.097, n = 21, p = 0.38$ ). Las proporciones de tiempo en que **CH** descansó, se alimentó o viajó no presentaron correlación con la temperatura media.

**Tabla 7.** Síntesis de la distribución del presupuesto de tiempo de los grupos de monos aulladores negros bajo estudio. Porcentaje  $\pm$  desviación estándar del tiempo de cada día destinado a las diferentes actividades durante el estudio total y por periodo de observación. El valor de  $p$  es el resultado de los análisis de permutación entre grupos para cada comportamiento (valores significativos en negritas). Los asteriscos representan el nivel de significancia de  $p$  entre periodos de observación para cada grupo (0 ‘\*\*\*\*’ 0.001 ‘\*\*\*’ 0.01 ‘\*’ 0.05). Para el cálculo de los valores de vocalización solamente consideré a los adultos de los tres grupos (Total:  $gl = 2, 351$ ; 1er periodo:  $gl = 2, 144$ ; 2º periodo:  $gl = 2, 204$ ).

<b>TOTAL</b>					
	<b>CH (38 días)</b>	<b>ES (40 días)</b>	<b>SF (40 días)</b>	<b><math>p</math> (gl: 2, 563)</b>	
MUESTRAS DE BARRIDO	1,688	1,766	1,762		
DESCANSO (%)	67 $\pm$ 10.6	63.8 $\pm$ 12.5 *	64.1 $\pm$ 13.9	***	<b>0.01</b>
ALIMENTACIÓN (%)	16.8 $\pm$ 7.9	13.7 $\pm$ 7.7 ***	18.5 $\pm$ 9.8	***	<b>&lt; 0.0001</b>
VIAJE (%)	7.5 $\pm$ 5.1	9.7 $\pm$ 5.3 ***	6.7 $\pm$ 4.4	*	<b>&lt; 0.0001</b>
MOVIMIENTO (%)	4.3 $\pm$ 4.1	6.4 $\pm$ 5.5 ***	5.1 $\pm$ 4.7		<b>&lt; 0.0001</b>
INTERACCIÓN SOCIAL (%)	2.5 $\pm$ 3 ***	4.9 $\pm$ 5.2 ***	3.3 $\pm$ 4.1		<b>&lt; 0.0001</b>
VOCALIZACIÓN (%)	0.7 $\pm$ 1.9	1.3 $\pm$ 2	2 $\pm$ 2.6		<b>0.001</b>
OTRO (%)	1.5 $\pm$ 2.1 **	0.7 $\pm$ 1.4 ***	0.8 $\pm$ 1.3		<b>&lt; 0.0001</b>
<b>PERIODO 1</b>					
	<b>CH (n = 16)</b>	<b>ES (n = 16)</b>	<b>SF (n = 17)</b>	<b><math>p</math> (gl: 2, 241)</b>	
MUESTRAS DE BARRIDO	695	669	747		
DESCANSO (%)	68.2 $\pm$ 11.2	61.5 $\pm$ 12.9	72.9 $\pm$ 10.5		<b>&lt; 0.0001</b>
ALIMENTACIÓN (%)	16.7 $\pm$ 8.1	18.6 $\pm$ 7.9	11.3 $\pm$ 6.2		<b>&lt; 0.0001</b>
VIAJE (%)	7.4 $\pm$ 5	11.6 $\pm$ 6.3	6 $\pm$ 4.1		<b>&lt; 0.0001</b>
MOVIMIENTO (%)	4.3 $\pm$ 4	4 $\pm$ 3.9	4.9 $\pm$ 5.2		0.5
INTERACCIÓN SOCIAL (%)	1.8 $\pm$ 2.7	3 $\pm$ 3.7	2.9 $\pm$ 3.7		<b>0.02</b>
VOCALIZACIÓN (%)	1 $\pm$ 2.5	1.4 $\pm$ 2.1	2 $\pm$ 2.4		0.08
OTRO (%)	1.1 $\pm$ 1.6	0.3 $\pm$ 0.9	0.7 $\pm$ 1.1		<b>0.002</b>

<b>PERIODO 2</b>				
	<b>CH (n = 22)</b>	<b>ES (n = 24)</b>	<b>SF (n = 23)</b>	<b>p (gl: 2, 319)</b>
MUESTRAS DE BARRIDO	993	1,097	1,015	
DESCANSO (%)	65.9 ± 10.1	65.3 ± 12.1	57.6 ± 12.6	< <b>0.0001</b>
ALIMENTACIÓN (%)	16.8 ± 7.8	10.5 ± 5.7	23.9 ± 8.5	< <b>0.0001</b>
VIAJE (%)	7.7 ± 5.3	8.4 ± 4.1	7.3 ± 4.5	0.4
MOVIMIENTO (%)	4.2 ± 4.1	7.9 ± 5.8	5.2 ± 4.4	< <b>0.0001</b>
INTERACCIÓN SOCIAL (%)	3.1 ± 3.1	6.2 ± 5.7	3.6 ± 4.4	< <b>0.0001</b>
VOCALIZACIÓN (%)	0.4 ± 1.4	1.2 ± 1.9	2 ± 2.8	< <b>0.0001</b>
OTRO (%)	1.9 ± 2.4	1 ± 1.5	0.9 ± 1.4	< <b>0.0001</b>

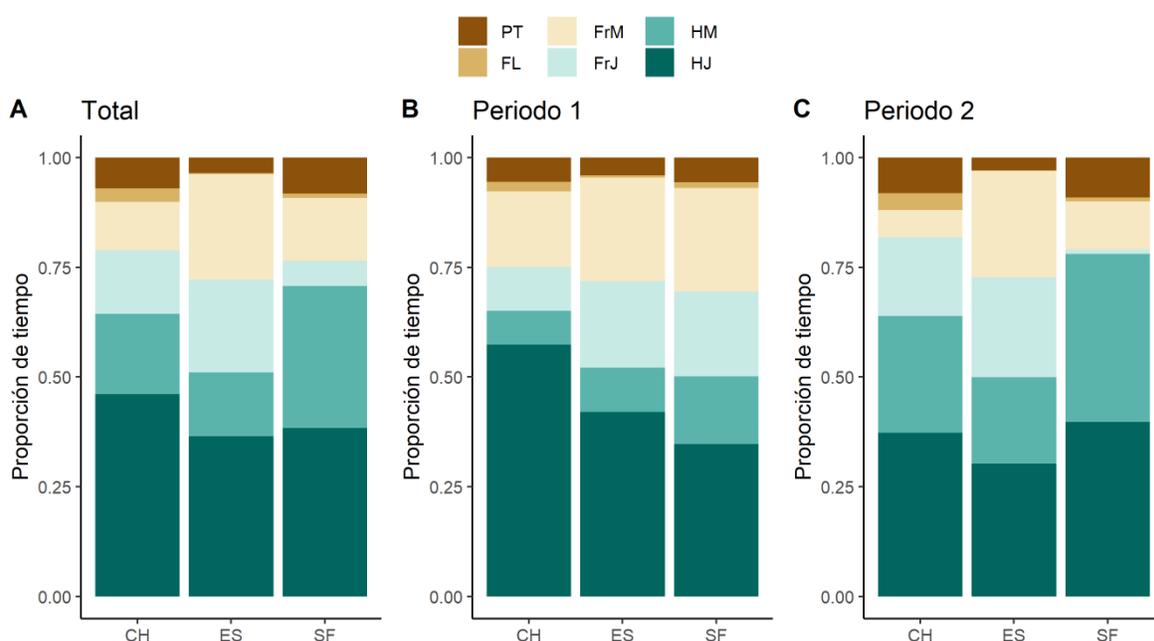
El esfuerzo de forrajeo de los grupos durante el estudio total (**CH**:  $0.40 \pm 0.26$ ; **ES**:  $0.42 \pm 0.30$ ; **SF**:  $0.46 \pm 0.36$ ) no presentó diferencias significativas (Análisis de permutación:  $gl = 2, 563, p = 0.09$ ; Figura 16). Sin embargo, durante el primer periodo de observación, **ES** presentó los valores más altos, y **SF** los valores más bajos, con diferencias significativas entre los tres grupos ( $gl = 2, 241, p < 0.0001$ ; comparación por pares:  $p < 0.001$ ). Mientras que, durante el segundo periodo, los valores resultaron opuestos, ya que **SF** presentó los valores más altos, y **ES** los valores más bajos, también con diferencias significativas entre los tres grupos ( $gl = 2, 319, p < 0.0001$ ; comparación por pares:  $p < 0.05$ ). La diferencia también resultó significativa entre periodos de observación para **ES** y **SF** ( $p < 0.0001$ ), en tanto que **CH** no presentó diferencias significativas ( $gl = 1, 204, p = 0.4$ ).



**Figura 16.** Esfuerzo de forrajeo ((Alimentación + Viaje) / Descanso) que presentó cada grupo de monos aulladores negros durante el estudio total (A) y cada periodo de observación (B) y (C). Los puntos representan los valores atípicos. El nivel de significancia de la  $p$  ajustada entre pares es el resultado de las pruebas *post hoc* de permutación (0 ‘\*\*\*\*’ 0.001 ‘\*\*\*’ 0.01 ‘\*’ 0.05, ‘ns’ = no significativo). Note el contraste entre **ES** y **SF** durante ambos periodos de observación.

## Patrones de alimentación

En 1,816 de las 5,216 muestras de barrido instantáneo colectadas, uno o más individuos se alimentaron de las diversas estructuras vegetales de los árboles, plantas epífitas o lianas (Figura 17; Tabla 8). En general, los tres grupos se alimentaron principalmente de hojas jóvenes, sin embargo, **CH** lo hizo en proporciones significativamente mayores que **ES** y **SF** (Análisis de permutación:  $gl = 2, 563, p = < 0.0001$ , por pares con **CH**:  $p < 0.01$ ). Los frutos maduros y jóvenes fueron el siguiente alimento más común en la alimentación de **ES**, significativamente diferente a **CH** y **SF** ( $gl = 2, 563, p = < 0.0001$ , por pares de ambos frutos con **ES**:  $p < 0.01$ ), mientras que **SF** se alimentó de más hojas maduras ( $gl = 2, 563, p = < 0.0001$ , por pares con **SF**:  $p < 0.0001$ ). En **CH** y **SF** también sobresale su ingesta de peciolos y tallos sobre **ES** ( $gl = 2, 563, p = < 0.0001$ , por pares con **ES**:  $p < 0.01$ ).



**Figura 17.** Proporción del tiempo de alimentación durante el estudio total (A) y cada periodo de observación (B) y (C) en que cada grupo consumió las diferentes estructuras vegetales de los árboles. **HJ**: Hojas Jóvenes, **HM**: Hojas Maduras, **FrJ**: Frutos Jóvenes, **FrM**: Frutos Maduros, **FL**: Flores, **PT**: Peciolos/Tallos.

**Tabla 8.** Porcentaje del tiempo de alimentación en que los grupos de monos aulladores negros consumieron las diferentes estructuras vegetales de los árboles, así como los valores resultantes de los análisis de permutación entre grupos para cada estructura vegetal (valores significativos en negritas). Los asteriscos representan el valor significativo de  $p$  entre periodos de observación para cada grupo (0 ‘\*\*\*\*’ 0.001 ‘\*\*\*’ 0.01 ‘\*’ 0.05).

<b>TOTAL</b>				
	<b>CH (n = 38)</b>	<b>ES (n = 40)</b>	<b>SF (n = 40)</b>	<b>p (gl = 2, 563)</b>
HOJAS JÓVENES	45.1 ***	36 ***	39.3	< <b>0.0001</b>
HOJAS MADURAS	19.3 ***	14.9 ***	32.4 ***	< <b>0.0001</b>
FRUTOS JÓVENES	15.1 **	21	5.2 ***	< <b>0.0001</b>
FRUTOS MADUROS	9.5 **	23.9	13.7 **	< <b>0.0001</b>
FLORES	2.7	0.3 *	1	<b>0.003</b>
PECIOLOS/TALLOS	6.7 *	3.4	8 ***	< <b>0.0001</b>
NO IDENTIFICADO	1.6	0.6	0.5	< <b>0.0001</b>
<b>PERIODO 1</b>				
	<b>CH (n = 16)</b>	<b>ES (n = 16)</b>	<b>SF (n = 17)</b>	<b>p (gl = 2, 241)</b>
HOJAS JÓVENES	56.9	41.8	34.4	<b>0.03</b>
HOJAS MADURAS	7.7	10.1	15.3	< <b>0.0001</b>
FRUTOS JÓVENES	10	19.6	19.1	<b>0.003</b>
FRUTOS MADUROS	17.1	23.5	23.4	<b>0.01</b>
FLORES	2.1	0.5	1.3	0.4
PECIOLOS/TALLOS	5.5	4.1	5.6	1
NO IDENTIFICADO	0.7	0.5	0.9	< <b>0.0001</b>
<b>PERIODO 2</b>				
	<b>CH (n = 22)</b>	<b>ES (n = 24)</b>	<b>SF (n = 23)</b>	<b>p (gl = 2, 319)</b>
HOJAS JÓVENES	36.4	30.1	39.6	< <b>0.0001</b>
HOJAS MADURAS	25.9	19.4	38.1	< <b>0.0001</b>
FRUTOS JÓVENES	17.5	22.6	1	< <b>0.0001</b>
FRUTOS MADUROS	6.1	24.2	10.9	< <b>0.0001</b>
FLORES	3.7	0	0.9	< <b>0.0001</b>
PECIOLOS/TALLOS	8	2.9	9.1	< <b>0.0001</b>
NO IDENTIFICADO	2.5	0.8	0.4	< <b>0.0001</b>

Del total de registros de alimentación en el estudio, los tres grupos se alimentaron principalmente de estructuras vegetales provenientes de árboles (**CH**: 73.8%, **ES**: 92.8%, **SF**: 92.7%); no obstante, fue notable el consumo de lianas en **CH**, ya que el 23.8% de los registros provino de alimento en dicha forma de vida. En **ES** y **SF** las lianas sólo constituyeron del 2 al 4% de su alimentación. Los tres grupos también se alimentaron en menor cantidad de plantas epífitas (**CH**: 2.4%, **ES**: 5.3%, **SF**: 3.4%), las cuales pertenecen principalmente a los géneros *Syngonium* y *Philodendron*.

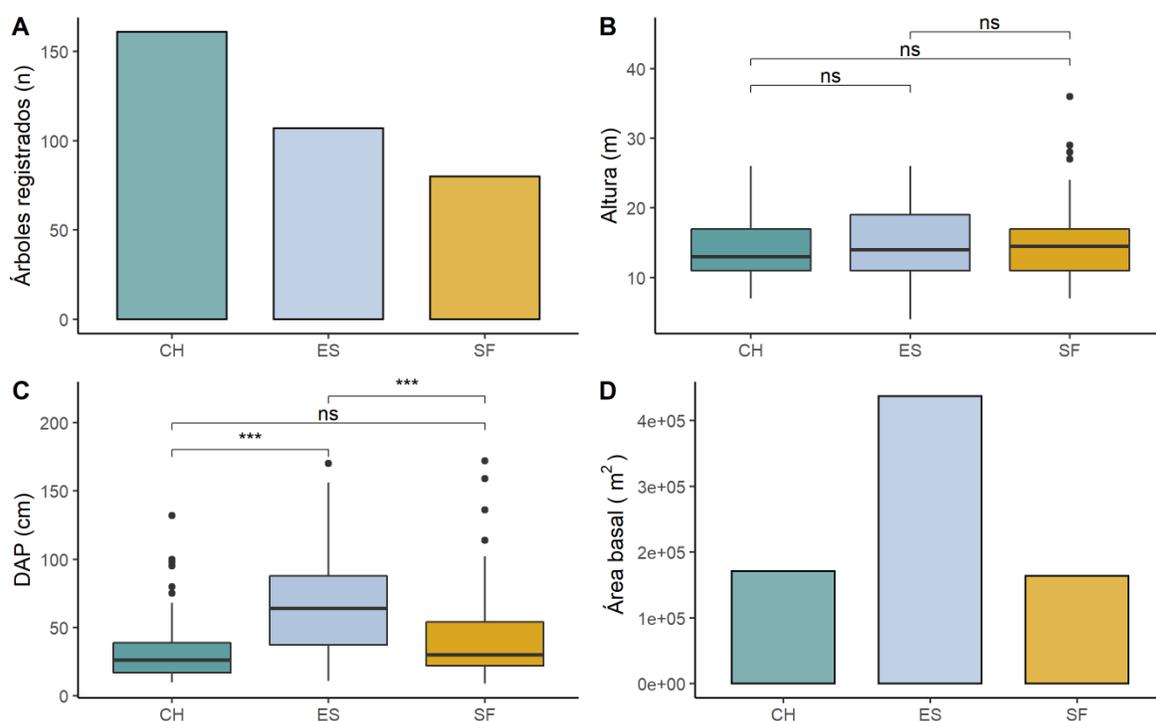
Los análisis de correlación entre la proporción de tiempo en que los grupos se alimentaron de las diferentes estructuras vegetales y la proporción de tiempo en que realizaron sus actividades más importantes (Tabla 9), demostraron que **CH** presentó una correlación positiva entre consumo de hojas jóvenes y tiempo de descanso. En tanto que el consumo de hojas maduras de **CH** y **SF** presentó una correlación positiva con el tiempo de alimentación, y negativa con el tiempo de descanso. **SF** presentó una correlación negativa entre el consumo de frutos jóvenes y el tiempo de descanso, y una correlación positiva entre el consumo de frutos maduros y el tiempo de viaje, opuesta a **ES**, ya que este grupo presentó una correlación negativa entre las mismas variables.

**Tabla 9.** Resultados del análisis de correlación de Spearman entre la proporción de tiempo en que los grupos se alimentaron de las diferentes estructuras vegetales y la proporción de tiempo en que realizaron sus actividades más importantes. Los valores de  $p$  en negritas son aquellos que resultaron en correlaciones significativas.

			<b>HOJAS JÓVENES</b>	<b>HOJAS MADURAS</b>	<b>FRUTOS JÓVENES</b>	<b>FRUTOS MADUROS</b>	<b>PECIOLOS / TALLOS</b>
CH	ALIMENTACIÓN	rS	-0.24	0.35	0.15	0.12	0.04
		$p$	0.15	<b>0.03</b>	0.37	0.47	0.81
	DESCANSO	rS	0.36	-0.33	-0.21	-0.14	-0.24
		$P$	<b>0.03</b>	<b>0.04</b>	0.20	0.39	0.14
	VIAJE	rS	-0.10	0.10	0.27	-0.07	0.09
		$p$	0.57	0.55	0.1	0.70	0.60
ES	ALIMENTACIÓN	rS	0.44	-0.41	-0.14	0.26	0.07
		$p$	<b>0.005</b>	<b>0.009</b>	0.38	0.11	0.69
	DESCANSO	rS	-0.23	0.09	-0.29	0.13	0.04
		$p$	0.15	0.58	0.07	0.44	0.83
	VIAJE	rS	0.23	0.05	0.19	-0.32	-0.003
		$p$	0.16	0.78	0.25	<b>0.04</b>	0.99
SF	ALIMENTACIÓN	rS	-0.03	0.53	-0.62	-0.23	0.18
		$p$	0.86	<b>0.0004</b>	<b>&lt; 0.0001</b>	0.16	0.26
	DESCANSO	rS	0.11	-0.57	0.59	0.12	-0.10
		$p$	0.50	<b>0.0001</b>	<b>&lt; 0.0001</b>	0.48	0.54
	VIAJE	rS	-0.13	0.30	-0.16	0.33	0.03
		$p$	0.41	0.06	0.32	<b>0.04</b>	0.86

## Árboles fuente de alimento de los grupos

Registramos un total de 348 árboles de alimentación para los tres grupos (**CH**: 161, **ES**: 107, **SF**: 80; Figura 18). La altura promedio de los árboles elegidos por los tres grupos no presentó diferencias significativas entre sí (KW:  $H_2 = 2.8$ ,  $p = 0.25$ ). Sin embargo, el DAP de los árboles de alimentación de **ES** fue significativamente mayor a los de **SF** y **CH** (KW:  $H_2 = 71.9$ ,  $p < 0.0001$ ; Wilcoxon por pares con ES:  $p < 0.0001$ ), mientras que entre **SF** y **CH**, el DAP no presentó diferencias significativas (Wilcoxon por pares CH – SF:  $p = 0.06$ ).

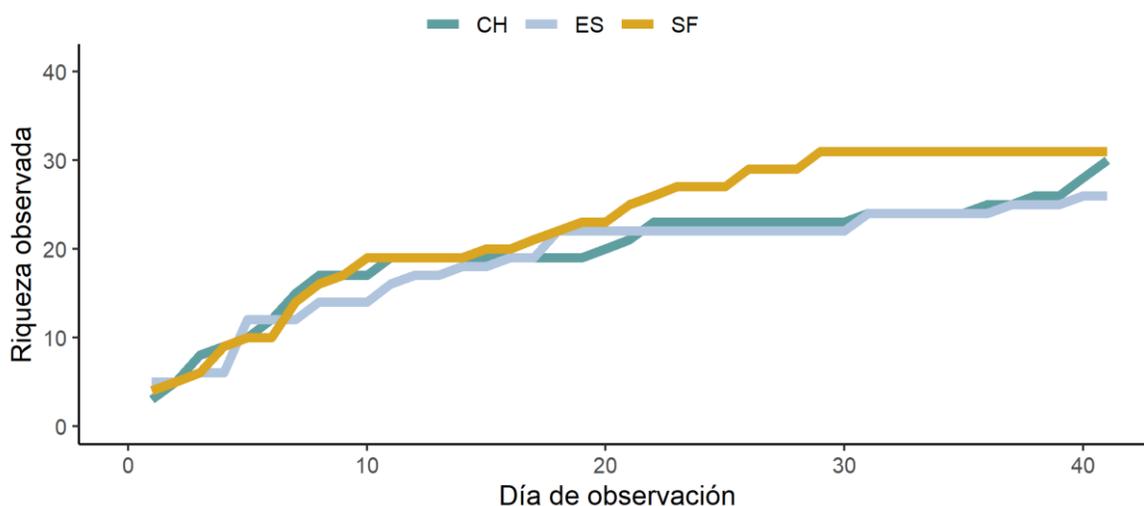


**Figura 18.** Estructura de los árboles de alimentación de los grupos bajo estudio ( $n = 348$ ). (A) Número de árboles registrados por grupo. (B) Altura. (C) DAP. (D) Área basal total. Los puntos representan los valores atípicos. El nivel de significancia de la  $p$  ajustada entre pares es resultado de las pruebas *post hoc* de Wilcoxon (0 '\*\*\*\*' 0.001 '\*\*\*' 0.01 '\*' 0.05, 'ns' = no significativo).

El número de árboles utilizados al día como fuente de alimento por los grupos no difirió significativamente en el estudio total (**CH**:  $6 \pm 2.6$ , **ES**:  $5.8 \pm 2.3$ , **SF**:  $4.7 \pm 1.9$  árboles; KW:  $H_2 = 6.4$ ,  $p = 0.04$ ; Wilcoxon por pares:  $p > 0.06$ ). No obstante, durante el primer periodo, **SF** se alimentó de significativamente menos árboles individuales ( $4 \pm 1.6$ ) que **ES** ( $6.6 \pm 2.5$ ; KW:  $H_2 = 7.9$ ,  $p = 0.02$ ; Wilcoxon por pares SF – ES:  $p = 0.01$ ).

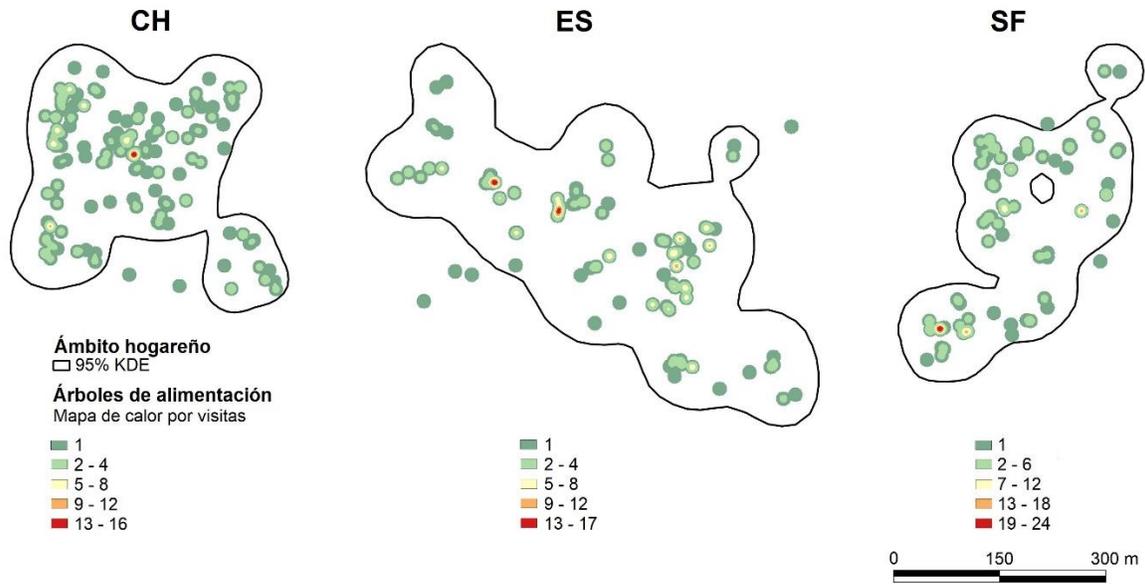
## Riqueza de especies de alimentación

Identificamos 347 árboles de alimentación de los grupos, ya sea a nivel de familia, género o especie de ser posible (**CH**: 30 especies, 19 géneros y 11 familias; **ES**: 26 especies, 17 géneros y 11 familias; **SF**: 31 especies, 24 géneros y 14 familias; Apéndices 1 y 2). Durante el primer periodo de observación, registramos el 59% de las especies de alimentación de **CH**, 85% de **ES** y 70% de **SF**, por lo que las curvas de acumulación de especies mostraron pendientes poco pronunciadas al final del estudio (Figura 19). Durante el censo de la vegetación registramos únicamente el 41% de las especies de alimentación de **CH**, 46% de **ES**, y 37% de **SF**.



**Figura 19.** Curva observada de acumulación de especies de árboles de alimentación para cada grupo de monos aulladores negros a lo largo del estudio ( $n = 41$  días por grupo).

El número de especies de árboles utilizadas al día como fuente de alimento por los grupos no difirió significativamente en el estudio total (**CH**:  $4.4 \pm 1.7$ , **ES**:  $3.8 \pm 1.6$ , **SF**:  $3.9 \pm 1.7$  árboles; KW:  $H_2 = 4.7$ ,  $p = 0.09$ ). No obstante, durante el segundo periodo, **ES** se alimentó de significativamente menos especies ( $3 \pm 1.2$ ) que **CH** ( $4.6 \pm 1.5$ ) y **SF** ( $4.2 \pm 1.7$ ; KW:  $H_2 = 13.2$ ,  $p = 0.001$ ; Wilcoxon por pares con ES:  $p < 0.05$ ). Así mismo, es relevante que mientras que el número máximo de visitas a árboles individuales de alimentación de **CH** y **ES** fue de 16 – 17 veces; **SF** se alimentó de un individuo de la especie *Leucaena leucocephala* durante 24 días dentro del estudio (Figura 20).



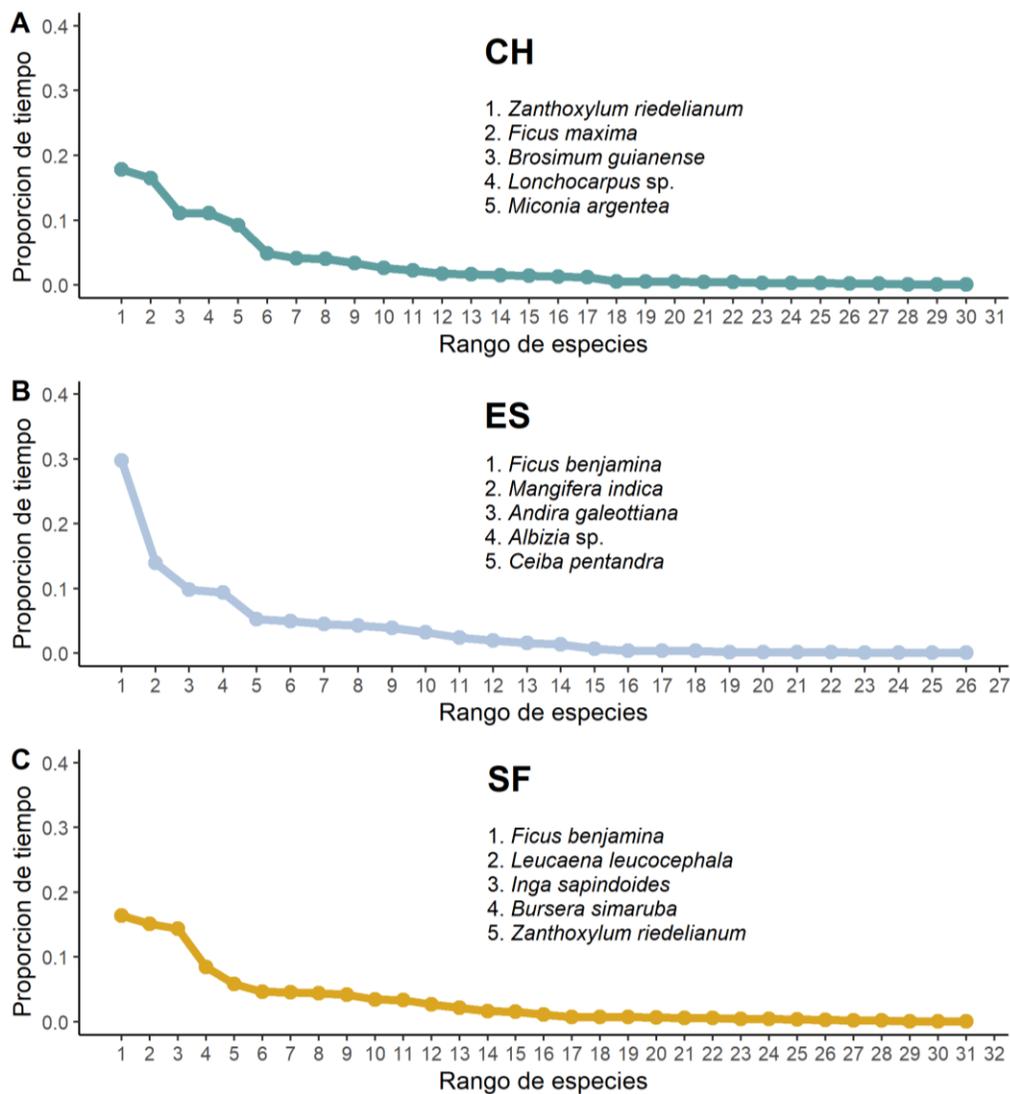
**Figura 20.** Mapa de calor de la ubicación y reutilización de los árboles de alimentación de los grupos de monos aulladores negros bajo estudio. Cada color representa un intervalo del número de veces que los grupos visitaron dicho árbol para alimentarse. Note que los números en la guía difieren entre grupos.

### *Composición de especies de árboles de alimentación*

El índice de disimilitud de Bray – Curtis con base en la proporción de tiempo en que los grupos se alimentaron de cada especie ( $n = 61$ ), demostró que **ES** y **SF** son menos disimilares entre sí que ambos comparados con **CH**, presentando los siguientes valores de disimilitud entre pares: **CH – ES** = 82%, **CH – SF** = 82%, **ES – SF** = 69%. De igual forma, el análisis de clúster de Bray – Curtis separó a **CH** y unió a los dos sitios restantes (Figura 21). Las curvas de uso de especies (Figura 22), mostraron una dominancia de dos especies introducidas (*Ficus benjamina* y *Mangifera indica*) dentro de la alimentación de **ES**. **SF** comparte la misma especie introducida (*F. benjamina*) como la más importante dentro de su alimentación; sin embargo, su dominancia no es tan pronunciada comparada con el resto de las especies de las que se alimentan. En el caso de **CH**, las cinco especies más importantes dentro de su alimentación son nativas de la región y la igualdad entre especies es más marcada (Tabla 10).



**Figura 21.** Análisis de clúster Bray – Curtis de especies de árboles de alimentación entre grupos de monos aulladores negros ( $n = 61$ ).



**Figura 22.** Curvas de uso de especies de árboles por parte de cada grupo de monos aulladores negros durante el estudio total con base en la proporción de tiempo en que se alimentaron de cada especie.

**Tabla 10.** Especies de árboles principales en la alimentación de los grupos durante el estudio total y cada periodo de observación. Las abreviaturas representan la familia botánica: **Ana:** Anacardiaceae, **Bur:** Burseraceae, **Fab:** Fabaceae, **Mal:** Malvaceae, **Mor:** Moraceae, **Myr:** Myrtaceae, **Rut:** Rutaceae, **Mel:** Melastomataceae, **Voc:** Vochysiaceae. El porcentaje representa el tiempo de alimentación dedicado a cada especie. (\*) representa una especie introducida (Villaseñor, 2016).

TOTAL		
CH	ES	SF
<b>30 especies</b>	<b>26 especies</b>	<b>31 especies</b>
Rut <i>Zanthoxylum riedelianum</i> (17.8)	Mor <i>Ficus benjamina</i> (29.7) *	Mor <i>Ficus benjamina</i> (16.4) *
Mor <i>Ficus maxima</i> (16.5)	Ana <i>Mangifera indica</i> (14) *	Fab <i>Leucaena leucocephala</i> (15.1)
Mor <i>Brosimum guianense</i> (11.1)	Fab <i>Andira galeottiana</i> (9.8)	Fab <i>Inga sapindoides</i> (14.4)
Fab <i>Lonchocarpus</i> sp. (11.1)	Fab <i>Albizia</i> sp. (9.4)	Bur <i>Bursera simaruba</i> (8.4)
Mel <i>Miconia argentea</i> (9.2)	Mal <i>Ceiba pentandra</i> (5.3)	Rut <i>Zanthoxylum riedelianum</i> (5.8)
PERIODO 1		
<b>19 especies</b>	<b>22 especies</b>	<b>21 especies</b>
Fab <i>Lonchocarpus</i> sp. (24.3)	Mor <i>Ficus benjamina</i> (29.8) *	Mor <i>Ficus benjamina</i> (30.2) *
Mor <i>Brosimum guianense</i> (16.9)	Fab <i>Andira galeottiana</i> (17.8)	Fab <i>Inga sapindoides</i> (17.6)
Mel <i>Miconia argentea</i> (10.9)	Fab <i>Albizia</i> sp. (17.6)	Ana <i>Mangifera indica</i> (10.7) *
Mor <i>Ficus maxima</i> (10.6)	Ana <i>Mangifera indica</i> (9.1) *	Mor <i>Poulsenia armata</i> (6.1)
Mel <i>Bellucia grossularioides</i> (8.4)	Mor <i>Ficus maxima</i> (4.5)	Fab <i>Andira inermis</i> (5.7)
PERIODO 2		
<b>24 especies</b>	<b>19 especies</b>	<b>25 especies</b>
Rut <i>Zanthoxylum riedelianum</i> (26.4)	Mor <i>Ficus benjamina</i> (29.6) *	Fab <i>Leucaena leucocephala</i> (19.9)
Mor <i>Ficus maxima</i> (20.4)	Ana <i>Mangifera indica</i> (19.6) *	Fab <i>Inga sapindoides</i> (13.3)
Mel <i>Miconia argentea</i> (8.1)	Mal <i>Ceiba pentandra</i> (11.2)	Mor <i>Ficus benjamina</i> (12) *
Mor <i>Brosimum guianense</i> (8.1)	Myr <i>Psidium guajava</i> (9.6)	Bur <i>Bursera simaruba</i> (10.9)
Voc <i>Vochysia guatemalensis</i> (7.2)	Rut <i>Zanthoxylum riedelianum</i> (8)	Rut <i>Zanthoxylum riedelianum</i> (7.7)

### *Distribución espacial de los árboles de alimentación*

El Índice de Vecinos más próximos demostró que los árboles de los tres grupos presentan un patrón de distribución agregado, significativamente diferente al patrón de distribución al azar, siendo más evidente en **ES**, seguido de **SF** y **CH** (Tabla 11).

**Tabla 11.** Valores del Índice de Vecinos más Próximos de los árboles de alimentación de los grupos de monos aulladores negros bajo estudio. Valores menores a 1 significan que los árboles presentan un patrón de agregación; en cambio, si el valor es mayor a 1, la tendencia es la dispersión.

	<b>TOTAL</b>		
	<b>CH</b>	<b>ES</b>	<b>SF</b>
<i>N</i>	160	107	80
DISTANCIA PROMEDIO ESPERADA	11.56	21.31	14.6
DISTANCIA PROMEDIO OBSERVADA	9.98	13.93	10.55
ÍNDICE DEL VECINO MÁS PRÓXIMO (NNI)	0.86	0.66	0.72
VALOR DE Z	-3.3	-6.9	-4.8
<i>P</i>	0.0009	< 0.0001	< 0.0001
	<b>PERIODO 1</b>		
<i>N</i>	82	68	43
DISTANCIA PROMEDIO ESPERADA	15.33	22.33	18.36
DISTANCIA PROMEDIO OBSERVADA	13.75	15.99	13.73
ÍNDICE DEL VECINO MÁS PRÓXIMO (NNI)	0.9	0.71	0.75
VALOR DE Z	-1.8	-4.5	-3.2
<i>P</i>	0.074	< 0.0001	0.002
	<b>PERIODO 2</b>		
<i>N</i>	105	60	50
DISTANCIA PROMEDIO ESPERADA	14.15	22.28	16.85
DISTANCIA PROMEDIO OBSERVADA	11.01	14.46	13.46
ÍNDICE DEL VECINO MÁS PRÓXIMO (NNI)	0.78	0.65	0.8
VALOR DE Z	-4.4	-5.2	-2.7
<i>P</i>	< 0.0001	< 0.0001	0.006

## DISCUSIÓN

### Estructura y composición arbórea de los fragmentos de selva

Si bien los tres fragmentos de selva han sufrido una alteración antropogénica significativa, el censo de vegetación reveló un gradiente en la estructura y composición de la vegetación arbórea. **CH** presentó la menor perturbación humana dado que se encuentra bajo un proceso de regeneración natural pasiva desde hace aproximadamente 30 años, lo cual explica los valores relativamente bajos de altura, DAP y área basal de los árboles. Así mismo, es importante notar que al ser un fragmento de selva aislado, la tasa de recuperación puede ser lenta debido a la separación con otros parches y a las condiciones ambientales subóptimas que se pueden traducir en una baja supervivencia y colonización de especies vegetales (Poorter et al., 2016). En cuanto a **ES** y **SF**, ambos fragmentos presentan niveles constantes de actividad humana, lo que resulta en cambios drásticos en la conectividad del dosel en **ES**, y en la composición de la vegetación en **SF**. Diversos estudios indican que para que una selva en regeneración logre recuperar algunos aspectos propios de una selva primaria, deben transcurrir entre 50 hasta 300 años después de la perturbación (Liebsch et al., 2008; Lin et al., 2015; Roopsind et al., 2017).

Detectamos valores de luz que penetra el dosel de los árboles relativamente bajos en **CH** sugiriendo una mayor conectividad, relacionado con una mayor densidad de árboles (Estrada et al., 2004a). En **ES**, la preservación de árboles grandes y maduros para sombra, cercas vivas y alimento elevó la altura promedio de los árboles, el DAP y el área basal. Sin embargo, la conectividad del dosel en este sitio resultó baja, posiblemente debido a que los árboles maduros están en gran parte aislados de los parches de vegetación o diseminados artificialmente alrededor de las construcciones. En **SF**, la plantación de hule (*H. brasiliensis*) homogénea y madura constituye la mayor parte del área del fragmento, lo que resulta en valores altos de DAP y área basal (Hytönen et al., 2019). No obstante, la conectividad del dosel en **SF** fue similar a **ES** y menor que **CH** debido a la baja densidad de árboles dentro y fuera de la plantación de hule.

Basándonos en la composición de especies arbóreas presentes en los tres sitios, **CH** y **ES** resultaron más similares entre sí, y a su vez, **CH** y **SF** presentaron un valor de disimilitud más alto. **CH** presentó la mayor cantidad de familias de plantas, y todas las especies registradas en el censo son nativas de la región (Villaseñor, 2016). No obstante, presenta una dominancia marcada por dos especies características de selvas secundarias; *Alibertia edulis*, una de las primeras especies que generalmente se establece después de la perturbación, y *Miconia argentea*, la cual es una especie pionera en sitios que se encuentran en regeneración (MBG, 2015). A pesar de haber registrado el mayor número de especies, **ES** exhibió una gran representación de especies no nativas y especies nativas especializadas en áreas abiertas, lo que refleja una alta perturbación humana dentro del fragmento (Liebsch et al., 2008). Además, la mayoría de las especies de árboles no nativos que resultaron dominantes en el fragmento suelen encontrarse en sitios perturbados (*M. argentea* y *Guazuma ulmifolia*; MBG, 2017), plantadas a lo largo de cercas vivas (*Gliricidia sepium*; Estrada et al., 2012), o por su capacidad de dar sombra y ser llamativas (*Ficus benjamina*; MBG, 2015). En **SF**, la riqueza de especies fue la más baja, probablemente debido a la gran área del fragmento dedicada a la producción de hule y a la introducción de árboles frutales y ornamentales. A pesar de ello, la riqueza de especies entre los fragmentos no fue significativamente diferente. Esta característica suele estar relacionada positivamente con la edad de los fragmentos (Liebsch et al., 2008), y la deforestación y urbanización en los fragmentos y sus alrededores comenzaron aproximadamente al mismo tiempo (~1970; Estrada et al., 2002b).

## Ámbitos hogareños de los grupos de monos aulladores negros

Los ámbitos hogareños de los grupos de monos aulladores negros bajo estudio (**CH**: 9.4 ha, **ES**: 15.8 ha y **SF**: 7.9 ha) resultaron similares a los reportados para grupos viviendo en el bosque continuo del PNP (7.1 – 15.3 ha; de Guinea et al., 2019). Los tres grupos utilizaron la mayor parte del área disponible dentro de los fragmentos de selva debido a la ausencia de grupos de monos vecinos dentro de los parches. **CH** utilizó áreas de tamaño similar durante el primer y segundo periodo, debido a que el borde del fragmento y su aislamiento limitan sus movimientos y actividades dentro del mismo y, por lo tanto, el área de utilización está restringida al tamaño del parche. En cambio, el grupo **ES** utilizó un área considerablemente mayor a la del parche de vegetación original durante el primer periodo. Esto coincide con su cruce sobre la carretera Federal Palenque-Ruinas para explorar un parche de vegetación que parecía no estar habitado por otros grupos. Ocupar ámbitos hogareños más grandes suele relacionarse con una limitante en los recursos alimenticios, lo que obliga a los individuos a explorar un área de mayor tamaño. Esto ha sido reportado previamente en grupos de primates frugívoros habitando fragmentos de selva con baja calidad de recursos (*Lemur catta*: Gabriel, 2013; *Eulemur collaris*: Campera et al., 2014). Por su parte, **SF** presentó el ámbito hogareño más pequeño a pesar de habitar el fragmento de selva más grande, lo cual se explica por la presencia de la plantación de hule. Los árboles de los cuales pueden alimentarse no se encuentran a lo largo de todo el fragmento, ya que el resto del área se dedica exclusivamente a la producción de hule.

Las áreas núcleo correspondientes a los sitios donde los tres grupos permanecieron el 50% de su tiempo coinciden con las áreas donde están localizadas las especies de árboles de alimentación más importantes para cada grupo. Adicionalmente, las áreas núcleo de los tres grupos durante ambos períodos de observación resultaron discontinuas y separadas en numerosas áreas, especialmente en **SF**. Esto puede estar relacionado con la baja disponibilidad o patrones temporales dinámicos de sus recursos alimenticios, obligando a los grupos a buscar alimento en áreas muy espaciadas, lo que lleva a un aumento en el tamaño o número de sus áreas núcleo (Campera et al., 2014).

## Navegación en el hábitat

El grupo **ES** viajó más veces y distancias más largas que **CH** y **SF** a lo largo del estudio, y cerca del doble del promedio reportado para la especie viviendo en la selva continua del PNP ( $365.8 \pm 199.2$  m; de Guinea et al., 2019). Estas diferencias fueron más evidentes cuando el destino de los viajes del grupo fue la alimentación. Los mapas de la ubicación de los recursos alimenticios y el Índice de Vecinos más próximos demuestran que la mayor densidad de árboles fuente de alimento de **ES** está distribuida de manera agrupada en dos zonas principales dentro del fragmento de selva. Estas zonas se sitúan en propiedades diferentes, por lo que los individuos deben viajar a lo largo de corredores de vegetación situados en los bordes de éstas. Por ello, las rutas de viaje del grupo están restringidas a áreas con mayor conectividad entre los árboles, incrementando las distancias de viaje para mantenerse en el dosel y asegurar su supervivencia a pesar del evidente aumento de gasto energético (Halsey, 2016; Pozo-Montuy y Serio-Silva, 2007). El aumento en las distancias diarias de viaje ha sido previamente reportado en monos aulladores de manto (*A. palliatta*) en Costa Rica tras la pérdida de hábitat (Clarke et al., 2002), y en *L. catta* habitando fragmentos de selva en Madagascar con recursos distribuidos de manera irregular, incluso dentro de la matriz transformada (Gabriel, 2013). En repetidas ocasiones, **ES** y **SF** bajaron a la matriz de tierra transformada para seguir viajando debido a la discontinuidad entre el dosel de los árboles. Generalmente se detenían por largos periodos de tiempo antes de bajar de los árboles, posiblemente para revisar que el área estuviese libre de perros o personas.

Al momento de viajar con el objetivo de obtener alimento, los animales deben optimizar la energía (Rosati, 2017; Schoener, 1971). El aumento en el uso de energía por parte de **ES** para viajar más veces y con distancias más largas, a través de zonas con baja conectividad y alto riesgo, puede explicarse de dos maneras. La primera es que el grupo debe elegir entre el costo del tiempo invertido en el forrajeo y la recompensa que obtendrá a partir de ello. Por lo anterior, podemos suponer que los monos tienen la capacidad de elegir viajar más porque el alimento disponible (p.e. frutos maduros) requiere menor energía para su procesamiento, permitiéndoles gastar mayor energía en el viaje (Korstjens et al., 2010; Pavelka y Knopff, 2004). O bien, para obtener un alimento que les proveerá una mayor ganancia energética *per se*. Esta situación también permite suponer que los individuos son

capaces de optimizar el forrajeo haciendo una representación mental con la ubicación y fenología de sus árboles de interés (Milton, 1981). Dicha representación mental les permitiría realizar viajes de manera más eficiente manteniendo una ganancia neta energética (Schoener, 1971), como previamente se ha reportado con otros primates (*Cercocebus atys atys* y *Lophocebus albigena johnstoni*: Janmaat et al., 2006). De manera opuesta y dadas las condiciones del sitio, las largas distancias y mayor número de viajes al día podrían ser resultado de una baja disponibilidad o diversidad de recursos dentro de un mismo parche. Esto obligaría a **ES** a viajar más para obtener alimento para todos los individuos del grupo, o bien, para mantener una dieta diversa (Dias et al., 2014; Fortes et al., 2015; Gillespie y Chapman, 2001).

Las distancias de viaje recorridas al día por **CH** y **SF** fueron similares a lo largo del estudio y a las reportadas para la especie viviendo en la selva continua del PNP, principalmente las de **CH** ( $65.3 \pm 57.5$  m; de Guinea et al., 2019). Esta similitud puede estar relacionada con una mayor densidad de árboles dentro del fragmento **CH**, o al alto consumo de lianas por parte del grupo, ya que este recurso suele estar disperso en un patrón regular a lo largo de los fragmentos, disminuyendo la necesidad de viajar largas distancias (Dunn et al., 2012). No obstante, es notable que **CH** dedicó menos viajes destinados a la vocalización en comparación con **ES** y **SF**, lo cual puede estar asociado con los reportes de Van Belle y Estrada (2019), donde indican que los grupos habitando el PNP son más susceptibles a viajar con el objetivo de acercarse a las vocalizaciones de grupos vecinos si éstos se encuentran a una distancia menor a 150 m. Dado que el grupo **CH** está aislado, no tiene grupos vecinos que vocalicen en la cercanía.

A pesar de no ser significativamente diferente, las distancias por viaje de **SF** fueron más largas que las de **CH**. La similitud de las distancias diarias viajadas se explica con el menor número de viajes realizados al día por **SF**, principalmente durante el segundo periodo de observación. Dada la baja densidad de árboles de alimentación de **SF**, los viajes solían tener por destino un número reducido de parches en donde se agrupan los recursos más importantes (*Ficus benjamina*, *Leucaena leucocephala* e *Inga sapindoides*). Otra explicación puede ser que la baja disponibilidad de árboles de alimentación sólo servía para satisfacer sus requerimientos energéticos básicos, obligando al grupo a conservar energía (Korstjens

et al., 2010). Esto también podría estar asociado con el bajo número de viajes destinados a descansar por parte de **SF**, ya que posiblemente los monos se mantenían cerca de los árboles de alimentación al descansar, con el fin de tener recursos al alcance sin la necesidad de un gasto energético mayor.

### *Linealidad de los viajes*

Los tres grupos bajo estudio presentaron valores de Índice de Circularidad (tendencia a desviarse de la línea recta) similares a los reportados en la selva continua del PNP (de Guinea, 2015) y a otros primates neotropicales (*Leontocebus weddelli*: Porter y Garber, 2013; *Ateles belzebuth*: Suarez et al., 2014). Si bien no viajan siguiendo la ruta más directa entre sitios, estos valores sugieren la intencionalidad de aproximarse a sus objetivos en mente de manera eficiente, a pesar de la baja continuidad en el dosel u otros obstáculos relacionados con las actividades humanas (Garber y Hannon, 1993; Trapanese et al., 2019). **CH** presentó los valores más bajos al viajar con destino a alimentarse y descansar, ya que, en promedio, se desviaron 24% de las rutas más directas. Esto destaca la importancia de una mayor densidad de árboles que permiten que la conectividad del dosel sea más alta, y por consiguiente, los monos puedan viajar eficientemente dentro del parche (de Guinea et al., 2019; Hopkins, 2016; McLean et al., 2016).

**ES** presentó los valores más altos de desviación, relacionados con la estructura del fragmento que presenta una baja conectividad del dosel (de Guinea et al., 2019; Hopkins, 2016) y las actividades humanas que se llevan a cabo dentro del área. En una ocasión, el macho adulto del grupo bajó de los árboles para cruzar un espacio abierto de aproximadamente 60 m, mientras que el resto del grupo siguió viajando sobre la línea de árboles de una cerca viva. Esto sugiere que el macho decidió viajar de la forma más eficiente hacia un árbol de alimentación visible, pero es posible que los peligros y el cuidado de los infantes hubieran sido prioridad para el resto del grupo.

En el caso de **SF**, sus valores de circularidad fueron mayores a los de **CH**, pero menores a los de **ES**. Durante el primer periodo de observación, los árboles más importantes

dentro de la alimentación de **SF** estaban ubicados dentro de un pequeño parche de vegetación abierta. Esto posiblemente les permitía viajar entre los árboles de manera eficiente al tener acceso visual hacia la mayoría de los árboles desde diferentes direcciones (Janmaat et al., 2006). De igual forma, su conectividad del dosel es mayor a la de **ES**, y mientras que no se alimentan de *H. brasiliensis*, estos árboles les permiten moverse fácilmente dentro del área para dirigirse hacia sus árboles de alimentación.

Adicionalmente, el análisis de correlación entre los intervalos de distancias recorridas por viaje y el Índice de Circularidad, demostró una correlación positiva significativa para los tres grupos. Esta correlación también fue reportada para los grupos que habitan el PNP (de Guinea, 2015), lo cual indica que, a mayor distancia recorrida, la tendencia a desviarse de las rutas más directas aumenta, sugiriendo que los viajes se vuelven menos eficientes al dirigirse hacia objetivos más lejanos. Este patrón está asociado con la navegación a base de rutas, la cual permite a los animales moverse a través de segmentos previamente visitados que dirigen hacia objetivos únicos. Para viajar distancias más largas deben concatenar dichos segmentos de rutas, haciendo que las rutas sean menos directas y por lo tanto, menos eficientes (Trullier et al., 1997).

### *Reutilización de rutas*

La longitud de las redes de viaje de los tres grupos bajo estudio resultaron similares a las reportadas para los grupos de monos que habitan el PNP ( $3.2 \pm 1.2$  km; de Guinea et al., 2019). No obstante, la proporción de segmentos de rutas reutilizadas fue mayor en los tres grupos habitando fragmentos de selva, ya que reutilizaron más del 80% de la longitud de la red de rutas, comparado con 64.5 – 75.1% en el PNP (de Guinea, 2015). El mapa de las redes de rutas mostró que los tres grupos fueron capaces de visitar los árboles de las especies más importantes dentro de su dieta con rutas que provenían de diferentes direcciones, lo cual es más notorio con **CH** y previamente reportado para grupos de *A. palliata* (Garber y Jelinek, 2005) y *A. pigra* (de Guinea, 2015), consistente con la estrategia de navegación basada en un mapa topológico (Di Fiore et al., 2007; Fortes et al., 2015).

El mapa de calor sobre las rutas demostró que **ES** reutilizó segmentos de ruta un mayor número de veces que **SF** y el doble que **CH**, lo cual se explica con la estructura del fragmento, que restringe los movimientos y rutas del grupo a aquellas marcadas artificialmente por la actividad humana a lo largo de cercas vivas y alrededor de las construcciones. Contrario a ello, **CH** parece tener un mayor número de segmentos de ruta, las cuales repite un menor número de veces. El Índice de Vecinos más próximos mostró un patrón de agregación de los árboles de alimentación de **CH** menor al de **ES** y **SF**, por lo que tienen la oportunidad de dirigirse hacia más parches de alimentación usando un mayor número de rutas a través de un dosel con mayor conectividad.

### **Distribución del presupuesto de tiempo**

Los tres grupos presentaron una distribución del presupuesto de tiempo típica del género, al descansar más del 60% de su tiempo, alimentarse por ~20% y viajar/moverse por ~10% (Pavelka y Knopff, 2004; Silver et al., 1998). Sin embargo, las diferencias significativas entre grupos y entre periodos de observación sugieren que cada grupo de monos bajo estudio presenta diferentes estrategias en la distribución de su presupuesto de tiempo para hacer frente al tipo de hábitat en diferentes periodos.

La distribución del presupuesto de tiempo del grupo **CH** fue estable a lo largo del estudio total al no presentar diferencias significativas entre las proporciones de tiempo dedicadas a las diferentes actividades en los dos periodos de observación (a excepción de un incremento en las interacciones sociales durante el segundo periodo). Puesto que no registré la fenología de todos los árboles dentro del fragmento que correspondieran a las especies de alimentación, no puedo confirmar que se deba a una disponibilidad de recursos homogénea a lo largo del tiempo. Sin embargo, el patrón de alimentación del grupo durante el estudio total, y la evaluación de los árboles individuales fuente de alimento (densidad, altura, diversidad, especies nativas) nos permiten suponer que, en este sitio, es mayor la posibilidad de disponer de manera consistente de una variedad de especies que les proveen mayoritariamente de hojas y algunos frutos.

Los valores calculados del esfuerzo de forrajeo, resultado del tiempo que dedican a alimentarse y viajar, dividido entre su tiempo de descanso (Dunn et al., 2010), están estrechamente relacionados con los cambios en la distribución de su presupuesto de tiempo. El esfuerzo de forrajeo de **CH**, constante durante los dos periodos de observación, sugiere que, en conjunto con su flexibilidad alimenticia, habitar el fragmento de selva que se encuentra bajo un proceso de regeneración natural, posiblemente les permitió tener un consumo regular de las especies más importantes en su alimentación. Gracias a ello, pudieron mantener (durante el tiempo del estudio) un estilo de vida similar al reportado para la especie viviendo en selvas continuas (Dunn et al., 2010; Pavelka y Knopff, 2004). No obstante, es relevante que los valores registrados del tiempo dedicado a la vocalización de **CH** fueron significativamente menores en comparación con **ES** y **SF**, relacionado con el aislamiento del fragmento y las bajas probabilidades de tener un encuentro con otro grupo. Por un lado, esto reduce la competencia por recursos (Van Belle y Estrada, 2019), pero de manera opuesta aumenta la posibilidad de que la endogamia ocurra (Arroyo-Rodríguez y Dias, 2010).

Los cambios drásticos en la distribución del presupuesto de tiempo de **ES** y **SF** durante los dos periodos de observación, también reflejadas en su esfuerzo de forrajeo, sugieren que ambos grupos tienen la capacidad de intercambiar su estrategia de distribución de sus presupuestos de tiempo dependiendo de si requieren maximizar o minimizar su gasto energético en determinado momento (Mekonnen et al., 2017). Klass (2020) reportó que grupos de monos aulladores negros viviendo en fragmentos de selva del paisaje fragmentado de Palenque, implementan estrategias de maximización o minimización del gasto de energía dependiendo de la calidad del parche que habitan. Sin embargo, es posible que el corto tiempo de observación por grupo en dicho estudio (1 – 3 días) no haya permitido detectar más variaciones dentro de un mismo grupo.

Las diferencias en la distribución del presupuesto de tiempo de los grupos durante el tiempo total del presente estudio fueron significativas para la mayoría de las actividades, pero fueron aún más notorias durante cada periodo de observación, al igual que su esfuerzo de forrajeo. Durante el primer periodo de observación, **ES** presentó una estrategia de maximización de la energía al viajar y alimentarse por significativamente más tiempo que los otros dos grupos, y descansar por menos tiempo. Por el contrario, durante el mismo

periodo, **SF** presentó una estrategia de minimización del gasto de energía con los valores más bajos de alimentación y viaje, y los más altos de descanso. Meses después, durante el segundo periodo, **ES** presentó los valores más bajos de tiempo dedicado a la alimentación, y valores más altos de descanso (minimización del gasto de energía), mientras que **SF** cambió por completo su estrategia energética, al descansar por el menor tiempo registrado en el estudio y alimentarse por el mayor tiempo (maximización de la energía). Dedicar más tiempo a alimentarse suele estar relacionado con una menor abundancia de recursos alimenticios o a la disponibilidad de recursos de menor calidad, reportado previamente en *Trachypithecus leucocephalus* en el suroeste de China (Huang et al., 2017; Li y Rogers, 2004) y *Macaca fuscata* en Japón (Hanya, 2004). Asociado a estos cambios, el tiempo de viaje ha sido reportado como predictor de los niveles de glucocorticoides, por lo que, de presentarse de manera frecuente, esta disrupción homeostática genera efectos negativos en los procesos fisiológicos y de supervivencia de los individuos (Dunn et al., 2013).

Los registros de temperatura durante el segundo periodo de observaciones pueden formar parte de la explicación del cambio en el patrón de actividad general de **ES** y **SF**. En el primer grupo, las tres actividades principales estuvieron correlacionadas en cierta medida con las altas temperaturas registradas dentro del fragmento, posiblemente asociado con su alta exposición a los efectos de borde, al tener la mayor longitud de perímetro. **SF** también presentó una correlación baja con el tiempo de descanso y alimentación. Esto sugiere que, debido a las altas temperaturas, los grupos pueden estar descansando forzosamente por periodos más largos de tiempo. De esa manera, pueden ahorrar energía necesaria para la termorregulación, afectando la manera en la que los grupos distribuyen sus presupuestos de tiempo al no tener suficiente energía disponible para realizar otras actividades de manera óptima (Aristizabal et al., 2018; Dunbar, 1996; Korstjens et al., 2010). A pesar de que la exposición a temperaturas más altas dentro de los fragmentos de selva puede contribuir a que algunas especies de primates adopten una estrategia de conservación de la energía (*Chlorocebus djambamensis*: Mekonnen et al., 2017), este factor no suele representar una explicación completa de los cambios en el patrón de actividad general (Aristizabal et al., 2018). La explicación más parsimoniosa ante las variaciones drásticas en el gasto energético en monos aulladores generalmente sugiere una relación con los cambios en la disponibilidad

y calidad de los recursos en los sitios perturbados (Clarke et al., 2002; Pozo-Montuy y Serio-Silva, 2007; Rangel-Negrín et al., 2018).

Adicionalmente, trabajos realizados en la selva continua del PNP (Amato y Garber, 2014) y Belice (Pavelka y Knopff, 2004), reportan que los monos aulladores negros no presentan cambios evidentes en su distribución del presupuesto de tiempo ante variaciones de ingesta energética relacionadas con cambios en la disponibilidad de alimento durante las temporadas de secas y lluvias. Esto se debe a que su alta ingesta de energía en el periodo de mayor disponibilidad de frutos les permite almacenar y usar dicha energía en los periodos de baja disponibilidad, manteniendo un patrón de actividad general constante. En el caso de los grupos del presente estudio, el esfuerzo de forrajeo durante el estudio total no presentó diferencias entre los grupos, lo que podría representar una compensación en el gasto energético. Sin embargo, la evidencia de variaciones drásticas en la distribución de su presupuesto de tiempo y esfuerzo de forrajeo durante cada periodo de observación, nos permite suponer que la ingesta energética de los grupos de monos habitando sitios más perturbados sólo les permitiría satisfacer sus necesidades energéticas básicas para la supervivencia durante periodos de mayor escasez de alimento. A largo plazo, esto puede representar un decremento en la adecuación biológica de los individuos (Korstjens et al., 2010) y poner en riesgo la persistencia de los grupos en dichos sitios.

### **Patrones de alimentación**

Los grupos bajo estudio presentaron estrategias en su uso de recursos que sugieren que uno de sus objetivos más importantes fue mantener una dieta diversa a lo largo del estudio, a pesar de las diferencias en la estructura y composición arbórea de cada sitio, consistente con lo reportado por Dias et al. (2014). Mientras que los tres grupos se alimentaron principalmente de hojas jóvenes y mantuvieron un patrón de alimentación similar al de la especie viviendo en selvas continuas (Amato y Garber, 2014; Pavelka y Knopff, 2004; Righini et al., 2017) y sitios perturbados (Rangel-Negrín et al., 2018; Zárate et al., 2014), las diferencias significativas entre grupos sugieren que cada grupo implementa

diversas estrategias de alimentación para satisfacer sus requerimientos nutrimentales en estos sitios.

Durante el tiempo total del estudio, el grupo **CH** se alimentó de un mayor número de árboles que **ES** y **SF**, lo cual compensó por los bajos valores de DAP de sus árboles de alimentación que resultaron en un área basal total relativamente baja, asociada con una menor producción de recursos alimenticios por árbol (Arroyo-Rodríguez et al., 2007). A pesar de que la altura media de los árboles registrados en el censo de vegetación del fragmento **CH** fue más baja que en **ES** y **SF**, la altura media de los árboles de alimentación no presentó diferencias significativas entre los tres grupos, sugiriendo una preferencia por árboles que midieran ~15 m de altura. De las 30 especies identificadas dentro de la dieta de **CH**, el grupo se alimentó en mayor proporción de cinco, de las cuales tres les proveen frutos y dos les proveen hojas. A pesar de ello, el grupo presentó un bajo consumo de frutos (< 25%) compensado con una alta folivoría (~65%), característica previamente reportada en grupos de *A. palliata* (Asensio et al., 2007; Juan et al., 2000) y *Ateles hybridus* (de Luna et al., 2017) habitando sitios perturbados.

Durante el primer periodo de observación, **CH** presentó un marcado consumo de hojas jóvenes provenientes de *Lonchocarpus* sp., con un aumento en su ingesta de hojas maduras durante el segundo periodo, principalmente de *Zanthoxylum riedelianum*. La disminución en el consumo de frutos suele representar la variación en la disponibilidad de este recurso, ya que los monos aulladores son conocidos por alimentarse de frutos siempre que estén disponibles (Dunn et al., 2010). En cambio, cuando su disponibilidad es baja, los monos tienden a ajustar su dieta consumiendo más hojas y de más especies (Dunn et al., 2010), lo cual puede explicar una mayor riqueza de especies de alimentación. El incremento en el consumo de hojas maduras de **CH** presentó una correlación positiva con el tiempo dedicado a alimentarse, posiblemente asociado con el bajo valor calórico que cada hoja representa comparado con los frutos (Righini et al., 2017). También presentó una correlación negativa con su tiempo de descanso, probablemente como método de compensación ante el aumento en el tiempo de alimentación. De modo contrario, una mayor ingesta de hojas jóvenes se correlacionó con un mayor tiempo de descanso. No obstante, estas variaciones no generaron diferencias significativas en el patrón de distribución del presupuesto de tiempo

del grupo a lo largo del estudio, sugiriendo una gran flexibilidad alimenticia (Amato y Garber, 2014; Pavelka y Knopff, 2004).

El alto consumo de peciolos/tallos de **CH** puede estar relacionado con una baja disponibilidad de recursos preferidos (Zárate et al., 2014), al igual que su alto consumo de recursos provenientes de lianas, previamente reportado en grupos de *A. paliatta* habitando parches de selva en los Tuxtlas, Veracruz, similares en tamaño a los del presente estudio (Dunn et al., 2012). Reportes de *Propithecus diadema* habitando fragmentos de selva al Este de Madagascar, indican que estos primates también dependen del consumo de recursos que no provienen de los árboles, y de especies que no presentan variaciones fenológicas drásticas, convirtiéndolos en alimentos básicos dentro de su alimentación al estar disponibles durante todo el año (Irwin, 2008). Las lianas y plantas hemiepífitas son consideradas generalmente como un alimento alternativo dentro de la dieta de los primates, por lo que los reportes indican que su consumo se correlaciona negativamente con el consumo de recursos preferidos (p.e. frutas; Dunn et al., 2012).

El grupo **ES** se alimentó de árboles con DAP significativamente más alto comparado con los árboles de alimentación de **CH** y **SF**, lo cual se relaciona con la presencia de árboles maduros que se mantienen dentro de las propiedades. Así mismo, la presencia de varias especies plantadas por los propietarios de los terrenos permitió que el grupo mantuviera una dieta folívora-frugívora representativa de la especie (Amato y Garber, 2014; Pavelka y Knopff, 2004; Righini et al., 2017). Se sabe que los monos aulladores tienden a depender de árboles del género *Ficus* tanto en selvas primarias como en selvas secundarias, esto debido su alta producción de fruta y sus ciclos fenológicos asincrónicos (Asensio et al., 2007). Esta característica se vio reflejada en la dieta de **ES**, ya que la alta densidad de *F. benjamina* dentro del fragmento les permitió alimentarse de sus frutos de manera dominante durante ambos periodos de observación.

Por otro lado, una parcela de *M. indica* localizada al centro del ámbito hogareño de **ES** resultó en un recurso muy importante para el grupo durante el segundo periodo de observación. Su alto consumo de frutos maduros se correlacionó negativamente con el tiempo que dedicaron a viajar, lo cual puede estar relacionado con un comportamiento de "acampar",

en el cual, los grupos tienden a establecerse en un lugar donde los recursos son abundantes y se alimentan de ellos durante el mayor tiempo posible viajando distancias cortas (Fortes et al., 2015). Esto sugiere que mientras los árboles de mango producían frutos maduros, los monos decidieron mantenerse cerca del área y conservar energía, ya sea por una baja disponibilidad de otros recursos dentro del fragmento, o por su alta preferencia hacia este fruto con un alto contenido calórico (Righini et al., 2017). Adicionalmente, este contexto de frugivoría explica por qué un incremento en el consumo de hojas jóvenes se correlacionó con el aumento en el tiempo de alimentación. Asociado a esto, el número de especies de las cuales se alimentaron durante cada avistamiento fue significativamente menor durante la segunda temporada, lo cual se ha relacionado con una menor folivoría y una mayor ingesta de recursos provenientes de las especies más importantes (Dias et al., 2014).

Finalmente, el grupo **SF** se alimentó de la menor cantidad de árboles comparado con **CH** y **ES**, a pesar de presentar valores de DAP promedio similares a los árboles de alimentación de **CH**, resultando en un área basal total relativamente baja. Esto puede estar relacionado con la baja disponibilidad de árboles no pertenecientes a la plantación de *H. brasiliensis* dentro del fragmento. De las 31 especies que formaron parte de la alimentación de **SF**, 23% no son nativas, principalmente por la introducción de especies de ornato dentro del hotel. Un ejemplo de ello es *Bambusa vulgaris*, la cual no había sido previamente reportada como especie de alimentación de *A. pigra*, pero que se puede encontrar listada como alimento exótico de otras especies del género *Alouatta* habitando sitios perturbados (Bicca-Marques y Calegari-Marques, 1994). El uso de especies exóticas puede ser una alternativa por la que los monos optan para mantener una dieta variada ante la poca disponibilidad de especies de alimentación (Bicca-Marques y Calegari-Marques, 1994). Adicionalmente, es importante notar que el índice de disimilitud de Bray – Curtis indicó que **ES** y **SF** son más similares entre sí que ambos comparados con **CH** respecto a la composición de especies de las que se alimentan, posiblemente por su alta preferencia por las especies no nativas que se encuentran en ambos sitios.

Durante el primer periodo de observaciones, el árbol de alimentación más dominante dentro de la alimentación de **SF** fue *F. benjamina*, a pesar de su baja densidad dentro del fragmento, ya que no fue detectado en el censo de vegetación. Sin embargo, esto les permitió

tener una dieta folívora-frugívora en dicho periodo, lo cual se correlacionó negativamente con el tiempo dedicado a la alimentación, y positivamente con el tiempo dedicado al descanso. De manera opuesta, durante el segundo periodo de observaciones, su dieta se caracterizó por un alto nivel de folivoría, principalmente por su alto consumo de hojas jóvenes de *Leucaena leucocephala*, y hojas jóvenes y maduras de *Inga sapindoides*. Además, durante este periodo destacó su alto consumo de hojas maduras de *Bursera simaruba*, ya que los grupos de monos habitando la selva continua del PNP no se alimentan de esta especie (Van Belle, comunicación personal); sin embargo, sí es una especie reportada dentro de la alimentación de grupos de la misma especie que habitan en Campeche (Dias et al., 2014). Otro punto importante es que **SF** sólo contaba con un individuo de *L. leucocephala* dentro del fragmento, y a pesar de ello, resultó ser la especie más importante del segundo periodo de observación, lo que sugiere una baja disponibilidad de recursos en el área.

El incremento en la ingesta de hojas maduras de **SF** se correlacionó positivamente con el tiempo que dedicaron a la alimentación, y negativamente con su tiempo de descanso. Estas variaciones se reflejaron de manera significativa en su patrón de distribución del presupuesto de tiempo, contrario a lo reportado en grupos de monos aulladores negros que habitan selvas continuas (Pavelka y Knopff, 2004). De igual forma, su consumo de frutos maduros se correlacionó positivamente con su tiempo de viaje, lo que sugiere que los monos dedicaron más tiempo a la búsqueda de recursos, si esto representaba el encontrar un alimento preferido. Estos resultados proponen que, a pesar de su flexibilidad alimenticia, la baja calidad del hábitat repercute negativamente en la distribución del presupuesto de tiempo de los monos aulladores negros, y por ende, en su gasto energético.

## **Relevancia para la conservación de la especie**

A pesar de que durante los últimos 50 años, la selva que rodea al PNP ha sido intensamente convertida en pastizal introducido para ganado, plantaciones y área urbana (Estrada et al., 2002b), la población de primates que habita este paisaje antropogénico se ha mantenido estable desde que se realizaron los primeros sondeos en el área (Estrada et al., 2002b; Klass et al., 2020b). Los resultados de este estudio presentan evidencia consistente con reportes previos que indican que los monos aulladores negros exhiben una alta flexibilidad alimenticia y conductual que les permite ocupar sitios altamente perturbados por las actividades humanas (Fortes et al., 2015; Pavelka y Knopff, 2004; Zárate et al., 2014). No obstante, esto no indica que los fragmentos de selva altamente perturbados pueden funcionar como hábitats permanentes para estos primates.

En este estudio, cada uno de los grupos tenía la característica en común de ser el único grupo que habitaba cada fragmento de selva, por lo que no tenían competencia directa por los recursos; sin embargo, esta característica puede traer consecuencias a largo plazo como una reducción de la emigración, y por consiguiente, un aislamiento demográfico y genético (Driscoll et al., 2013). La flexibilidad alimenticia presentada por los grupos bajo estudio demuestra que la presencia de especies exóticas dentro de los fragmentos de selva les permite mantener una dieta variada y con alto nivel de frugivoría, pero sin las cuales, su permanencia a largo plazo en los sitios podría ser incierta ante la poca disponibilidad de árboles nativos de alimentación. Así mismo, los cambios drásticos en la distribución de sus presupuestos de tiempo y patrones de alimentación, posiblemente relacionados con una baja disponibilidad de alimento, pueden conducir a un aumento del estrés y limitar la viabilidad a largo plazo de las poblaciones (Dunn et al., 2013). Adicionalmente, con la necesidad de viajar a través de la matriz de tierra transformada o cables de luz, los individuos están expuestos ante depredadores introducidos como perros y gatos, sufrir accidentes mortales o ser presa fácil de la caza ilegal (Fortes et al., 2015; Figura 23).

Con el fin de mantener una población viable a largo plazo de monos aulladores negros en el área (Apéndice 3), es preciso que, en la medida de sus posibilidades, los dueños de las propiedades en las que habitan grupos de monos y propiedades colindantes permitan que los

parches se regeneren para que crezcan y se conecten entre sí a través de la restauración de la vegetación nativa. Esta restauración se puede llevar a cabo de manera pasiva o activa (Arce-Peña et al., 2019), para la primera opción se debe permitir la regeneración natural del área eliminando factores antropogénicos que generen perturbación en la vegetación del sitio (Trujillo-Miranda et al., 2018). Dado que los árboles pequeños y plántulas suelen ser muy débiles ante la constante perturbación (Poorter et al., 2016), sería ideal restringir el movimiento de las vacas únicamente a los pastizales y evitar que se introduzcan al fragmento **CH**, ya que su presencia puede estar interfiriendo con el proceso de regeneración de la vegetación. Por otro lado, los propietarios pueden optar por una restauración activa, la cual suele ser más eficiente (Trujillo-Miranda et al., 2018). Para esta última, pueden crear corredores de vegetación que conecten los parches de alimentación de los grupos de monos, y a su vez, con otros fragmentos donde habiten más grupos, los cuales han sido previamente sondeados por Estrada et al. (2002) y por Klass et al. (2020b).



**Figura 23.** Ejemplos de peligros a los que están expuestos los monos aulladores negros viviendo en fragmentos de selva aislados. **(A)** Hembra juvenil que llegó a SF proveniente de un fragmento aledaño a través de un cable de luz, lo que generó una herida expuesta en su mano. El grupo SF intentó alejarla de su ámbito hogareño y días después encontramos su cuerpo dentro del área. **(B)** Macho subadulto de CH. Antes de comenzar el segundo periodo de observaciones, el propietario del terreno nos informó de la muerte de un mono por causas desconocidas. Fotografías: A. Cárdenas.

Este estudio presenta evidencia de la viabilidad de los corredores propuestos, ya que los grupos son capaces de viajar a través de su hábitat de manera eficiente utilizando corredores de vegetación y elementos de la matriz transformada para conectar varios parches

de vegetación que les proveen alimento. Gracias a la flexibilidad alimenticia que esta especie presenta, los corredores de vegetación pueden conformarse de múltiples especies nativas que suelen utilizarse como cercas vivas. De esta manera, los árboles serán atractivos para los monos al proveerles alimento, por lo que, a través de la exploración gradual de la matriz ahora conectada, los monos podrán integrar esta nueva información dentro de sus rutas de navegación. A través del uso repetido de estos corredores, se podrá establecer una red de parches de vegetación que permitan el flujo de individuos de manera segura, facilitando el flujo genético (Doherty y Driscoll, 2018). A partir de los patrones de navegación de los grupos, sabemos cuáles son los puntos en los que los individuos suelen bajar de los árboles para conectar los parches de vegetación. Con esta información fue posible determinar los puntos exactos en donde se requiere establecer o reforzar corredores de vegetación, o de ser posible, crear pasos de fauna (carretera Palenque – Ruinas) para que sea mayor la probabilidad de que el esfuerzo resulte exitoso (Apéndice 4).

Adicionalmente, la preferencia de los grupos por alimentarse de árboles cuyo dosel fuese de altura similar a pesar de las diferencias en la estructura de cada fragmento, permite sugerir que se evite talar árboles que cumplan dicha característica ( $\geq 15$  m de altura). Estos árboles proveen mayor cantidad de alimento, protección para los monos y para árboles en regeneración. Además, tienen la capacidad de capturar mayor cantidad de carbono y almacenar agua para la protección del suelo ante la erosión (Laurance et al., 2011).

Por último, las Áreas Naturales Protegidas en México tienen como objetivo mantener grandes áreas que preserven la riqueza de flora y fauna representativa del país o especies en categorías de riesgo (Gómez-Domínguez et al., 2015). En Chiapas existen 43 ANP, sin embargo, su área constituye menos del 20% de la superficie del estado (Gómez-Domínguez et al., 2015). Arroyo-Rodríguez et al. (2007) indican que las selvas secundarias en regeneración eventualmente se convierten en repositorios de biodiversidad capaces de proveer importantes servicios ecosistémicos, sugiriendo la posibilidad de que las selvas secundarias se incorporen a la protección legal dependiendo de su estado de regeneración y manteniendo su proceso de restauración bajo seguimiento.

## CONCLUSIONES

1. La estructura de la vegetación arbórea influyó en los viajes grupales de los monos aulladores negros bajo estudio, ya que los resultados indicaron una asociación entre la eficiencia de los viajes grupales y el grado de conectividad del dosel.
2. Los monos aulladores negros que habitan los sitios con mayor perturbación antropogénica exhibieron la capacidad de ajustar la distribución de su presupuesto de tiempo en diferentes periodos, modulando así su gasto energético ante posibles variaciones drásticas de recursos disponibles.
3. La variación en el consumo de alimentos disponibles repercutió en la distribución del presupuesto de tiempo de los monos aulladores negros que habitan sitios con más perturbación antropogénica y menor calidad del hábitat.
4. Los monos aulladores negros bajo estudio fueron capaces de mantener una dieta variada al incluir más especies de árboles no nativos o al incrementar su nivel de folivoría. Así mismo, aumentaron su consumo de alimentos secundarios como lianas y plantas hemiepífitas.
5. La capacidad de los monos aulladores negros de navegar en sitios altamente perturbados manteniendo una estrategia relativamente eficiente sugiere la viabilidad de corredores de vegetación arbórea, principalmente si contienen especies nativas y soportan el paso de los individuos.
6. A pesar de la flexibilidad en el comportamiento de forrajeo de los monos aulladores negros bajo estudio, las variaciones en conectividad del dosel y en composición arbórea influyeron significativamente en su uso del hábitat, en su distribución de la energía y en las especies de árboles fuente de alimento. Esto sugiere que los fragmentos de selva no son un hábitat viable para la permanencia de los monos aulladores negros a largo plazo.

## LIMITACIONES DEL ESTUDIO

Los resultados de este estudio deben considerarse como preliminares ya que no es posible determinar generalidades acerca de la población de *Alouatta pigra* bajo estudio debido al bajo número de grupos estudiados y el corto periodo de observación (41 días totales por grupo). Un estudio que incluya más grupos de monos habitando diferentes fragmentos de selva y selvas continuas fortalecerá la muestra de datos y será posible comparar a los grupos que habitan en los fragmentos sin protección legal con grupos que habitan áreas protegidas. Así mismo, es recomendable cubrir un ciclo anual para incluir la variación en la disponibilidad de recursos a lo largo del año y así observar las respuestas de los grupos de monos ante las variaciones espaciotemporales de sus recursos. Además, los fragmentos de selva generalmente se encuentran bajo perturbación humana que genera cambios repentinos en la vegetación, como la transformación total o parcial del hábitat para convertirlos en plantaciones arbóreas y no arbóreas, pastizales para ganado o construcciones. Por ello, es importante realizar estudios a largo plazo que permitan observar las respuestas de los grupos de monos ante los cambios en su hábitat.

Una limitación más en el estudio fueron los métodos utilizados para censar la vegetación, ya que los análisis de especies estimadas sugirieron una incompletitud del muestreo de la vegetación de cada sitio. Algunas acciones que podrían implementarse para fortalecer el estudio pueden ser: el uso de tecnologías como drones, cuyas imágenes permiten obtener información útil acerca de la disponibilidad de recursos alimenticios (hojas, frutos y flores), información para clasificar la cobertura del suelo o para obtener medidas más precisas de la conectividad del dosel de los árboles en áreas de gran tamaño (Getzin et al., 2014; Wich y Koh, 2018). Adicionalmente, el uso de métodos no invasivos como la colecta de muestras fecales para la extracción de hormonas ligadas al estrés, determinación de cargas parasitarias o análisis químico-nutricionales, ayudan a generar conocimiento para entender cómo los monos aulladores negros responden fisiológicamente ante los cambios generados por las actividades humanas que se llevan a cabo en su hábitat (Martínez-Mota et al., 2007; Righini et al., 2017; Trejo-Macías et al., 2007). De igual manera, el ADN que puede ser extraído de las heces puede informar sobre la variación genética de las poblaciones en los fragmentos y sobre el flujo genético en esas condiciones (Van Belle et al., 2012).

## REFERENCIAS

- Adams, D. C., y Anthony, C. D. (1996). Using randomization techniques to analyse behavioural data. *Animal Behaviour*, 51(4), 733–738. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0077>
- Almeida-Rocha, J. M. de, Peres, C. A., y Oliveira, L. C. (2017). Primate responses to anthropogenic habitat disturbance: A pantropical meta-analysis. *Biological Conservation*, 215, 30–38. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.08.018>
- Amato, K. R., y Garber, P. A. (2014). Nutrition and foraging strategies of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in Palenque National Park, Mexico. *American Journal of Primatology*, 76(8), 774–787. <https://doi.org/10.1002/ajp.22268>
- Arce-Peña, N. P., Arroyo-Rodríguez, V., Dias, P. A. D., Franch-Pardo, I., y Andresen, E. (2019). Linking changes in landscape structure to population changes of an endangered primate. *Landscape Ecology*, 34(11), 2687–2701. <https://doi.org/10.1007/s10980-019-00914-8>
- Aristizabal, J. F., Lévêque, L., Chapman, C. A., y Serio Silva, J. C. (2018). Impacts of Temperature on Behaviour of the Mexican Endangered Black Howler Monkey *Alouatta pigra* Lawrence, 1933 (Primates: Atelidae) in a Fragmented Landscape. *Terrestrial Ecology and Behaviour*, 70(3), 377–382. <http://www.acta-zoologica-bulgarica.eu/downloads/acta-zoologica-bulgarica/2018/70-3-377-382.pdf>
- Arroyo-Rodríguez, V., y Dias, P. A. D. (2010). Effects of habitat fragmentation and disturbance on howler monkeys: a review. *American Journal of Primatology*, 72(1), 1–16. <https://doi.org/10.1002/ajp.20753>
- Arroyo-Rodríguez, V., Mandujano, S., Benítez-Malvido, J., y Cuende-Fanton, C. (2007). The Influence of Large Tree Density on Howler Monkey (*Alouatta palliata mexicana*) Presence in Very Small Rain Forest Fragments. *Biotropica*, 39(6), 760–766. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00330.x>
- Arroyo-Rodríguez, V., Melo, F. P. L. L., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Chazdon, R. L., Meave, J. A., Norden, N., Santos, B. A., Leal, I. R., y Tabarelli, M. (2017). Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews*, 92(1), 326–340. <https://doi.org/10.1111/brv.12231>
- Asensio, N., Brockelman, W. Y., Malaivijitnond, S., y Reichard, U. H. (2011). Gibbon travel paths are goal oriented. *Animal Cognition*, 14(3), 395–405. <https://doi.org/10.1007/s10071-010-0374-1>
- Asensio, N., Cristobal-Azkarate, J., Dias, P. A. D., Vea, J. J., y Rodríguez-Luna, E. (2007). Foraging habits of *Alouatta palliata mexicana* in three forest fragments. *Folia Primatologica*, 78(3), 141–153. <https://doi.org/10.1159/000099136>

- Asensio, N., Murillo-Chacon, E., Schaffner, C. M., y Aureli, F. (2017). The effect of roads on spider monkeys' home range and mobility in a heterogeneous regenerating forest. *Biotropica*, 49(4), 546–554. <https://doi.org/10.1111/btp.12441>
- Ban, S. D., Boesch, C., y Janmaat, K. R. L. (2014). Tai chimpanzees anticipate revisiting high-valued fruit trees from further distances. *Animal Cognition*, 17(6), 1353–1364. <https://doi.org/10.1007/s10071-014-0771-y>
- Barboza Muhle, C. (2008). Estratégias adaptativas de um grupo de bugios-pretos, *Alouatta caraya* (Humbolt, 1812), em um bosque dominado por eucaliptos. Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul.
- Betts, M. G., Wolf, C., Ripple, W. J., Phalan, B., Millers, K. A., Duarte, A., Butchart, S. H. M., y Levi, T. (2017). Global forest loss disproportionately erodes biodiversity in intact landscapes. *Nature*, 547(7664), 441–444. <https://doi.org/10.1038/nature23285>
- Bicca-Marques, Júlio Cèsar, y Calegario-Marques, C. (1994). Exotic Plant Species Can Serve as Staple Food Sources for Wild Howler Populations. *Folia Primatologica*, 63(4), 209–211. <https://doi.org/10.1159/000156821>
- Bray, J. R., y Curtis, J. T. (1957). An Ordination of the Upland Forest Communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27(4), 325–349. <https://doi.org/10.2307/1942268>
- Briant, G., Gond, V., y Laurance, S. G. W. (2010). Habitat fragmentation and the desiccation of forest canopies: A case study from eastern Amazonia. *Biological Conservation*. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.07.024>
- Brinck, K., Fischer, R., Groeneveld, J., Lehmann, S., Dantas De Paula, M., Pütz, S., Sexton, J. O., Song, D., y Huth, A. (2017). High resolution analysis of tropical forest fragmentation and its impact on the global carbon cycle. *Nature Communications*, 8(1), 14855. <https://doi.org/10.1038/ncomms14855>
- Brown, M., y Waser, P. M. (2018). Group movements in response to competitors' calls indicate conflicts of interest between male and female grey-cheeked mangabeys. *American Journal of Primatology*. <https://doi.org/10.1002/ajp.22918>
- Calenge, C. (2006). The package adehabitat for the R software: tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling*, 197, 1035.
- Campera, M., Serra, V., Balestri, M., Barresi, M., Ravaolahy, M., Randriatafika, F., y Donati, G. (2014). Effects of Habitat Quality and Seasonality on Ranging Patterns of Collared Brown Lemur (*Eulemur collaris*) in Littoral Forest Fragments. *International Journal of Primatology*, 35(5), 957–975. <https://doi.org/10.1007/s10764-014-9780-6>
- Cárdenas, A. (2017). Navegación del hábitat y la dispersión espacial de árboles usados como fuente de alimento por un grupo de monos aulladores negros (*Alouatta pigra*) en el Parque Nacional Palenque, Chiapas: un estudio preliminar. [Tesis de Licenciatura no publicada]. Universidad Simón Bolívar.

- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., y Dirzo, R. (2017). Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114(30), E6089–E6096. <https://doi.org/10.1073/pnas.1704949114>
- Chapman, C. A., Bonnell, T. R., Gogarten, J. F., Lambert, J. E., Omeja, P. A., Twinomugisha, D., Wasserman, M. D., y Rothman, J. M. (2013). Are Primates Ecosystem Engineers? *International Journal of Primatology*, 34(1), 1–14. <https://doi.org/10.1007/s10764-012-9645-9>
- Charnov, E. L. (1976). Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(76\)90040-X](https://doi.org/10.1016/0040-5809(76)90040-X)
- Chaves, Ó. M., y Bicca-Marques, J. C. (2017). Crop Feeding by Brown Howlers (*Alouatta guariba clamitans*) in Forest Fragments: The Conservation Value of Cultivated Species. *International Journal of Primatology*, 38(2), 263–281. <https://doi.org/10.1007/s10764-016-9927-8>
- Clarke, M. R., Collins, D. A., y Zucker, E. L. (2002). Responses to Deforestation in a Group of Mantled Howlers (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. *International Journal of Primatology*, 23(2), 365–381. <https://doi.org/10.1023/A:1013839713223>
- Colwell, R. K., y Elsensohn, J. E. (2014). EstimateS turns 20: Statistical estimation of species richness and shared species from samples, with non-parametric extrapolation. *Ecography*, 37(6), 609–613. <https://doi.org/10.1111/ecog.00814>
- Corrêa, F. M., Chaves, Ó. M., Printes, R. C., y Romanowski, H. P. (2018). Surviving in the urban-rural interface: Feeding and ranging behavior of brown howlers (*Alouatta guariba clamitans*) in an urban fragment in southern Brazil. *American Journal of Primatology*, 80(6), e22865. <https://doi.org/10.1002/ajp.22865>
- Cristóbal-Azkarate, J., y Arroyo-Rodríguez, V. (2007). Diet and activity pattern of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in Los Tuxtlas, Mexico: Effects of habitat fragmentation and implications for conservation. *American Journal of Primatology*, 69(9), 1013–1029. <https://doi.org/10.1002/ajp.20420>
- Cristóbal-Azkarate, J., Hervier, B., Vegas-Carrillo, S., Osorio-Sarabia, D., Rodríguez-Luna, E., y Veà, J. J. (2010). Parasitic infections of three Mexican howler monkey groups (*Alouatta palliata mexicana*) living in forest fragments in Mexico. *Primates*, 51(3), 231–239. <https://doi.org/10.1007/s10329-010-0193-7>
- Crockett, C. M., y Eisenberg, J. F. (1987). Howlers: Variations in Group Size and Demography. En B. Smuts, D. Cheney, R. Seyfarth, R. Wrangham, y T. Strushsaker (Eds.), *Primate Societies*. The University of Chicago Press.
- Curtis, P. G., Slay, C. M., Harris, N. L., Tyukavina, A., y Hansen, M. C. (2018). Classifying drivers of global forest loss. *Science*, 361(6407), 1108–1111. <https://doi.org/10.1126/science.aau3445>

- de Guinea, M. (2015). Cognitive maps in black howler monkeys (*Alouatta pigra*). [Tesis de Maestría no publicada]. Roehampton University.
- de Guinea, M., Estrada, A., Nekaris, K. A., y Van Belle, S. (2019). Arboreal route navigation in a Neotropical mammal: energetic implications associated with tree monitoring and landscape attributes. *Movement Ecology*, 7(1), 39. <https://doi.org/10.1186/s40462-019-0187-z>
- de Luna, A. G., Link, A., Montes, A., Alfonso, F., Mendieta, L., y Di Fiore, A. (2017). Increased folivory in brown spider monkeys *Ateles hybridus* living in a fragmented forest in Colombia. *Endangered Species Research*, 32(1), 123–134. <https://doi.org/10.3354/esr00787>
- Di Fiore, A., Suarez, S. A., Di, A., y Scott, F. (2007). Route-based travel and shared routes in sympatric spider and woolly monkeys: cognitive and evolutionary implications. *Animal Cognition*, 10(3), 317–329. <https://doi.org/10.1007/s10071-006-0067-y>
- Dias, P. A. D., Coyohua-Fuentes, A., Canales-Espinosa, D., y Rangel-Negrín, A. (2015). Group Structure and Dynamics in Black Howlers (*Alouatta pigra*): A 7-year Perspective. *International Journal of Primatology*, 36(2), 311–331. <https://doi.org/10.1007/s10764-015-9827-3>
- Dias, P. A. D., Rangel-Negrín, A., Coyohua-Fuentes, A., y Canales-Espinosa, D. (2014). Variation in dietary breadth among groups of black howler monkeys is not associated with the vegetation attributes of forest fragments. *American Journal of Primatology*, 76(12), 1151–1162. <https://doi.org/10.1002/ajp.22300>
- Doherty, T. S., y Driscoll, D. A. (2018). Coupling movement and landscape ecology for animal conservation in production landscapes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1870), 20172272. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2272>
- Driscoll, D. A., Banks, S. C., Barton, P. S., Lindenmayer, D. B., y Smith, A. L. (2013). Conceptual domain of the matrix in fragmented landscapes. *Trends in Ecology y Evolution*, 28(10), 605–613. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.06.010>
- Dunbar, R. I. M. (1996). Determinants of group size in primates: a general model. *Proceedings of the British Academy*.
- Dunn, J. C., Asensio, N., Arroyo-Rodríguez, V., Schnitzer, S., y Cristóbal-Azkarate, J. (2012). The Ranging Costs of a Fallback Food: Liana Consumption Supplements Diet but Increases Foraging Effort in Howler Monkeys. *Biotropica*, 44(5), 705–714. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2012.00856.x>
- Dunn, J. C., Cristóbal-Azkarate, J., Schulte-Herbrüggen, B., Chavira, R., y Veà, J. J. (2013). Travel Time Predicts Fecal Glucocorticoid Levels in Free-Ranging Howlers (*Alouatta palliata*). *International Journal of Primatology*, 34(2), 246–259. <https://doi.org/10.1007/s10764-013-9657-0>
- Dunn, J. C., Cristóbal-Azkarate, J., y Veà, J. J. (2009). Differences in diet and activity pattern

- between two groups of *Alouatta palliata* associated with the availability of big trees and fruit of top food taxa. *American Journal of Primatology*, 71(8), 654–662. <https://doi.org/10.1002/ajp.20700>
- Dunn, J. C., Cristóbal-Azkarate, J., y Veà, J. J. (2010). Seasonal Variations in the Diet and Feeding Effort of Two Groups of Howlers in Different Sized Forest Fragments. *International Journal of Primatology*, 31(5), 887–903. <https://doi.org/10.1007/s10764-010-9436-0>
- Estrada, A., Castellanos, L., García, Y., Franco, B., Muñoz, D., Ibarra, A., Rivera, A., Fuentes, E., y Jimenez, C. (2002a). Survey of the black howler monkey, *Alouatta pigra*, population at the Mayan site of Palenque, Chiapas, Mexico. *Primates*, 43(1), 51–58. <https://doi.org/10.1007/BF02629576>
- Estrada, A., Garber, P. A., y Chaudhary, A. (2019). Expanding global commodities trade and consumption place the world's primates at risk of extinction. *PeerJ*, 7, e7068. <https://doi.org/10.7717/peerj.7068>
- Estrada, A., Garber, P. A., Rylands, A. B., Roos, C., Fernandez-Duque, E., Di Fiore, A., Nekaris, K. A., Nijman, V., Heymann, E. W., Lambert, J. E., Rovero, F., Barelli, C., Setchell, J. M., Gillespie, T. R., Mittermeier, R. A., Arregoitia, L. V., de Guinea, M., Gouveia, S., Dobrovolski, R., ... Li, B. (2017). Impending extinction crisis of the world's primates: Why primates matter. *Science Advances*, 3(1), e1600946. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1600946>
- Estrada, A., Jiménez, C., Rivera, A., y Fuentes, E. (2004a). General bat activity measured with an ultrasound detector in a fragmented tropical landscape in Los Tuxtlas, Mexico. *Animal Biodiversity and Conservation*, 27(2), 5–13.
- Estrada, A., Luecke, L., Van Belle, S., Barrueta, E., y Meda, M. R. (2004b). Survey of black howler (*Alouatta pigra*) and spider (*Ateles geoffroyi*) monkeys in the Mayan sites of Calakmul and Yaxchilán, Mexico and Tikal, Guatemala. *Primates*, 45(1), 33–39. <https://doi.org/10.1007/s10329-003-0062-8>
- Estrada, A., Mendoza, A., Castellanos, L., Pacheco, R., Van Belle, S., García, Y., y Muñoz, D. (2002b). Population of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in a fragmented landscape in Palenque, Chiapas, Mexico. *American Journal of Primatology*, 58(2), 45–55. <https://doi.org/10.1002/ajp.10051>
- Estrada, A., Raboy, B. E., y Oliveira, L. C. (2012). Agroecosystems and Primate Conservation in The Tropics: A Review. *American Journal of Primatology*, 74(8), 696–711. <https://doi.org/10.1002/ajp.22033>
- Estrada, A., Van Belle, S., Luecke, L., y Rosales, M. (2006). Primate Populations in the Protected Forests of Maya Archaeological Sites in Southern Mexico and Guatemala. *New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates*, 471–488. [https://doi.org/10.1007/0-387-25872-8\\_23](https://doi.org/10.1007/0-387-25872-8_23)

- Evans, J. S. (2020). spatialEco. R package version 1.3-1. Available at <https://cran.r-project.org/web/packages/spatialEco/index.html>.
- Eycott, A. E., Stewart, G. B., Buyung-Ali, L. M., Bowler, D. E., Watts, K., y Pullin, A. S. (2012). A meta-analysis on the impact of different matrix structures on species movement rates. *Landscape Ecology*, 27(9), 1263–1278. <https://doi.org/10.1007/s10980-012-9781-9>
- Fahrig, L. (2003). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 487–515. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>
- Fahrig, L. (2017). Ecological Responses to Habitat Fragmentation Per Se. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48(1), 1–23. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022612>
- Fahrig, L., Arroyo-Rodríguez, V., Bennett, J. R., Boucher-Lalonde, V., Cazetta, E., Currie, D. J., Eigenbrod, F., Ford, A. T., Harrison, S. P., Jaeger, J. A. G., Koper, N., Martin, A. E., Martin, J.-L., Metzger, J. P., Morrison, P., Rhodes, J. R., Saunders, D. A., Simberloff, D., Smith, A. C., ... Watling, J. I. (2019). Is habitat fragmentation bad for biodiversity? *Biological Conservation*, 230(September 2018), 179–186. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.12.026>
- Fletcher, R. J., Didham, R. K., Banks-Leite, C., Barlow, J., Ewers, R. M., Rosindell, J., Holt, R. D., Gonzalez, A., Pardini, R., Damschen, E. I., Melo, F. P. L., Ries, L., Prevedello, J. A., Tscharrntke, T., Laurance, W. F., Lovejoy, T., y Haddad, N. M. (2018). Is habitat fragmentation good for biodiversity? *Biological Conservation*, 226(October), 9–15. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.07.022>
- Foo, P., Warren, W. H., Duchon, A., y Tarr, M. J. (2005). Do Humans Integrate Routes Into a Cognitive Map? Map- Versus Landmark-Based Navigation of Novel Shortcuts. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 31(2), 195–215. <https://doi.org/10.1037/0278-7393.31.2.195>
- Fortes, V. B., Bicca-Marques, J. C., Urbani, B., Fernández, V. A., y da Silva Pereira, T. (2015). Ranging Behavior and Spatial Cognition of Howler Monkeys. En M. M. Kowalewski, P. A. Garber, L. Cortés-Ortiz, B. Urbani, y D. Youlatos (Eds.), *Howler Monkeys: Behavior, Ecology, and Conservation*. Springer New York. <https://doi.org/10.1007/978-1-4939-1960-4>
- Gabriel, D. N. (2013). Habitat Use and Activity Patterns as an Indication of Fragment Quality in a Strepsirrhine Primate. *International Journal of Primatology*, 34(2), 388–406. <https://doi.org/10.1007/s10764-013-9668-x>
- Garber, P. A., y Dolins, F. L. (2014). Primate spatial strategies and cognition: Introduction to this special issue. *American Journal of Primatology*, 76(5), 393–398. <https://doi.org/10.1002/ajp.22257>

- Garber, P. A., y Hannon, B. (1993). Modeling monkeys: A comparison of computer-generated and naturally occurring foraging patterns in two species of neotropical primates. *International Journal of Primatology*, 14(6), 827–852. <https://doi.org/10.1007/BF02220255>
- Garber, P. A., y Jelinek, P. (2005). Travel Patterns and Spatial Mapping in Nicaraguan Mantled Howler Monkeys (*Alouatta palliata*). En *New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates: Distribution, Ecology, Behavior, and Conservation* 287–309.
- Garber, P. A., y Porter, L. M. (2014). Navigating in small-scale space: The role of landmarks and resource monitoring in understanding saddleback tamarin travel. *American Journal of Primatology*, 76(5), 447–459. <https://doi.org/10.1002/ajp.22196>
- Gentry, A. H. (1982). Patterns of Neotropical Plant Species Diversity. *Evolutionary Biology*, 1–84. Springer US. [https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6968-8\\_1](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6968-8_1)
- Getzin, S., Nuske, R. y Wiegand, K. (2014). Using Unmanned Aerial Vehicles (UAV) to Quantify Spatial Gap Patterns in Forests. *Remote Sensing*, 6, 6988–7004. [10.3390/rs6086988](https://doi.org/10.3390/rs6086988).
- Gillespie, T., y Chapman, C. (2001). Determinants of group size in the red colobus monkey (*Procolobus badius*): an evaluation of the generality of the ecological-constraints model. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 50(4), 329–338. <https://doi.org/10.1007/s002650100371>
- Gómez-Domínguez, H., Pérez-Farrera, M. Á., Espinoza-Jiménez, J. A., y Marquez-Reynoso, M. I. (2015). Listado florístico del Parque Nacional Palenque, Chiapas, México. *Botanical Sciences*, 93(3), 559. <https://doi.org/10.17129/botsci.151>
- Gómez-Posada, C., y Londoño, J. M. (2012). *Alouatta seniculus*: Density, Home Range and Group Structure in a Bamboo Forest Fragment in the Colombian Andes. *Folia Primatologica*, 83(1), 56–65. <https://doi.org/10.1159/000339803>
- Gregory, T., Mullett, A., y Norconk, M. A. (2014). Strategies for navigating large areas: A GIS spatial ecology analysis of the bearded saki monkey, *Chiropotes sagulatus*, in Suriname. *American Journal of Primatology*, 76(6), 586–595. <https://doi.org/10.1002/ajp.22251>
- Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Clobert, J., Davies, K. F., Gonzalez, A., Holt, R. D., Lovejoy, T. E., Sexton, J. O., Austin, M. P., Collins, C. D., Cook, W. M., Damschen, E. I., Ewers, R. M., Foster, B. L., Jenkins, C. N., King, A. J., Laurance, W. F., Levey, D. J., Margules, C. R., ... Townshend, J. R. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, 1(2), e1500052–e1500052. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500052>
- Hall, L. S., Krausman, P. R., Morrison, M. L., Hall, L. S., Krausman, P. R., y Morrison, M. L. (1997). The Habitat Concept and a Plea for Standard Terminology. *Wildlife Society Bulletin*, 25(1), 173–182.

- Halsey, L. G. (2016). Terrestrial movement energetics: current knowledge and its application to the optimising animal. *The Journal of Experimental Biology*, 219(10), 1424–1431. <https://doi.org/10.1242/jeb.133256>
- Hanya, G. (2004). Seasonal variations in the activity budget of Japanese macaques in the coniferous forest of Yakushima: Effects of food and temperature. *American Journal of Primatology*. <https://doi.org/10.1002/ajp.20049>
- Hopkins, M. E. (2011). Mantled Howler (*Alouatta palliata*) Arboreal Pathway Networks: Relative Impacts of Resource Availability and Forest Structure. *International Journal of Primatology*, 32(1), 238–258. <https://doi.org/10.1007/s10764-010-9464-9>
- Hopkins, M. E. (2016). Mantled howler monkey spatial foraging decisions reflect spatial and temporal knowledge of resource distributions. *Animal Cognition*, 19(2), 387–403. <https://doi.org/10.1007/s10071-015-0941-6>
- Hortal, J., Borges, P. A. V, y Gaspar, C. (2006). Evaluating the performance of species richness estimators: sensitivity to sample grain size. *The Journal of animal ecology*, 75(1), 274–287. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01048.x>
- Horwich, R. H., y Johnson, E. D. (1986). Geographical distribution of the black howler (*Alouatta pigra*) in Central America. *Primates*, 27(1), 53–62. <https://doi.org/10.1007/BF02382522>
- Huang, Z., Yuan, P., Huang, H., Tang, X., Xu, W., Huang, C., y Zhou, Q. (2017). Effect of habitat fragmentation on ranging behavior of white-headed langurs in limestone forests in Southwest China. *Primates*, 58(3), 423–434. <https://doi.org/10.1007/s10329-017-0600-4>
- Hytönen, J., Nurmi, J., Kaakkurivaara, N., y Kaakkurivaara, T. (2019). Rubber Tree (*Hevea brasiliensis*) Biomass, Nutrient Content, and Heating Values in Southern Thailand. *Forests*, 10(8), 638. <https://doi.org/10.3390/f10080638>
- Irwin, M. T. (2008). Feeding ecology of *Propithecus diadema* in forest fragments and continuous forest. *International Journal of Primatology*, 29(1), 95–115. <https://doi.org/10.1007/s10764-007-9222-9>
- Isaac, N. J. B., y Cowlshaw, G. (2004). How species respond to multiple extinction threats. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1544), 1135–1141. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2724>
- Janmaat, K. R. L., Ban, S. D., y Boesch, C. (2013). Chimpanzees use long-term spatial memory to monitor large fruit trees and remember feeding experiences across seasons. *Animal Behaviour*, 86(6), 1183–1205. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.09.021>
- Janmaat, K. R. L., Byrne, R. W., y Zuberbühler, K. (2006). Evidence for a spatial memory of fruiting states of rainforest trees in wild mangabeys. *Animal Behaviour*, 72(4), 797–807. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.12.009>

- Juan, S., Estrada, A., y 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(4), 131–168.
- Keinath, D. A., Doak, D. F., Hodges, K. E., Prugh, L. R., Fagan, W., Sekercioglu, C. H., Buchart, S. H. M., y Kauffman, M. (2017). A global analysis of traits predicting species sensitivity to habitat fragmentation. *Global Ecology and Biogeography*, 26(1), 115–127. <https://doi.org/10.1111/geb.12509>
- Kelaita, M., Dias, P. A. D., Aguilar-Cucurachi, M. D. S., Canales-Espinosa, D., y Cortés-Ortiz, L. (2011). Impact of intrasexual selection on sexual dimorphism and testes size in the Mexican howler monkeys *Alouatta palliata* and *A. pigra*. *American Journal of Physical Anthropology*, 146(2), 179–187. <https://doi.org/10.1002/ajpa.21559>
- Klass, K. (2020). Black howler monkey (*Alouatta pigra*) demography and behaviour in unprotected forest fragments around Palenque National Park, Chiapas, Mexico. [Tesis de Doctorado no publicada]. University of Toronto.
- Klass, K., Van Belle, S., Campos-Villanueva, A., Mercado Malabet, F., y Estrada, A. (2020a). Effects of variation in forest fragment habitat on black howler monkey demography in the unprotected landscape around Palenque National Park, Mexico. *PeerJ*, 8, e9694. <https://doi.org/10.7717/peerj.9694>
- Klass, K., Van Belle, S., y Estrada, A. (2020b). Demographic population structure of black howler monkeys in fragmented and continuous forest in Chiapas, Mexico: Implications for conservation. *American Journal of Primatology*, April 2019, 1–15. <https://doi.org/10.1002/ajp.23163>
- Klegarth, A. R., Hollocher, H., Jones-Engel, L., Shaw, E., Lee, B. P. Y. H., Feeney, T., Holmes, D., Laguea, D., y Fuentes, A. (2017). Urban primate ranging patterns: GPS-collar deployments for *Macaca fascicularis* and *M. sylvanus*. *American Journal of Primatology*, 79(5), e22633. <https://doi.org/10.1002/ajp.22633>
- Korstjens, A. H., Lehmann, J., y Dunbar, R. I. M. (2010). Resting time as an ecological constraint on primate biogeography. *Animal Behaviour*, 79(2), 361–374. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.11.012>
- Laurance, W. F., Camargo, J. L. C., Luizão, R. C. C., Laurance, S. G., Pimm, S. L., Bruna, E. M., Stouffer, P. C., Bruce Williamson, G., Benítez-Malvido, J., Vasconcelos, H. L., Van Houtan, K. S., Zartman, C. E., Boyle, S. A., Didham, R. K., Andrade, A., y Lovejoy, T. E. (2011). The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. *Biological Conservation*, 144(1), 56–67. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.09.021>
- Li, Z., y Rogers, E. (2004). Habitat Quality and Activity Budgets of White-Headed Langurs in Fusui, China. *International Journal of Primatology*, 25(1), 41–54. <https://doi.org/10.1023/B:IJOP.0000014644.36333.94>

- Liebsch, D., Marques, M. C. M., y Goldenberg, R. (2008). How long does the Atlantic Rain Forest take to recover after a disturbance? Changes in species composition and ecological features during secondary succession. *Biological Conservation*, *141*(6), 1717–1725. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.04.013>
- Lin, D., Lai, J., Yang, B., Song, P., Li, N., Ren, H., y Ma, K. (2015). Forest biomass recovery after different anthropogenic disturbances: relative importance of changes in stand structure and wood density. *European Journal of Forest Research*, *134*(5), 769–780. <https://doi.org/10.1007/s10342-015-0888-9>
- MacGregor-Fors, I., y Payton, M. E. (2013). Contrasting Diversity Values: Statistical Inferences Based on Overlapping Confidence Intervals. *PLoS ONE*, *8*(2), e56794. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0056794>
- Magurran, A. E. (1988). *Ecological Diversity and Its Measurement*. Springer, *159* (2). Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-94-015-7358-0>
- Magurran, A. E. (2003). *Measuring Biological Diversity*. Wiley-Blackwell. *1* (2). Wiley-Blackwell. <http://link.springer.com/10.1007/BF02426650>
- Mandujano, S., Escobedo-Morales, L. A., y Palacios-Silva, R. (2004). Movements of *Alouatta palliata* Among Forest Fragments in Los Tuxtlas, Mexico. *Neotropical Primates*, *12*(3), 126–131. <https://doi.org/10.1896/1413-4705.12.3.126>
- Marsh, L. K. (2003). The Nature of Fragmentation. En *Primates in Fragments* (pp. 1–10). Springer US. [https://doi.org/10.1007/978-1-4757-3770-7\\_1](https://doi.org/10.1007/978-1-4757-3770-7_1)
- Marsh, L. K., Cuarón, A. D., Cortés-Ortiz, L., Shedden, A., Rodríguez-Luna, E., y de Grammont, P. C. (2008). *Alouatta pigra*. The IUCN Red List of Threatened Species, 8235(2008: e.T914A13094441), 15. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T914A13094441.en>
- Martínez-Mota, R., Valdespino, C., Sánchez-Ramos, M. A., & Serio-Silva, J. C. (2007). Effects of forest fragmentation on the physiological stress response of black howler monkeys. *Animal Conservation*, *10*(3), 374–379. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2007.00122.x>
- McLean, K. A., Trainor, A. M., Asner, G. P., Crofoot, M. C., Hopkins, M. E., Campbell, C. J., Martin, R. E., Knapp, D. E., y Jansen, P. A. (2016). Movement patterns of three arboreal primates in a Neotropical moist forest explained by LiDAR-estimated canopy structure. *Landscape Ecology*, *31*(8), 1849–1862. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0367-9>
- Mekonnen, A., Fashing, P. J., Bekele, A., Hernandez-Aguilar, R. A., Rueness, E. K., Nguyen, N., y Stenseth, N. C. (2017). Impacts of habitat loss and fragmentation on the activity budget, ranging ecology and habitat use of Bale monkeys (*Chlorocebus djamdjamentis*) in the southern Ethiopian Highlands. *American Journal of Primatology*, *79*(7). <https://doi.org/10.1002/ajp.22644>

- Menzel, C. R., Savage-Rumbaugh, E. S., y Menzel Jr., E. W. (2002). Bonobo (*Pan paniscus*) Spatial Memory and communication in a 20-hectare forest. *International Journal of Primatology*, 23(3), 601–619. <https://doi.org/0164-0291/02/0600-0601/0>
- Milton, K. (1981). Distribution Patterns of Tropical Plant Foods as an Evolutionary Stimulus to Primate Mental Development. *American Anthropologist*, 83(3), 534–548. <https://doi.org/10.1525/aa.1981.83.3.02a00020>
- Missouri Botanical Garden. (2015). *Alibertia edulis*. In: Tropicos.org. Accessed 2 may 2020 <http://www.tropicos.org/Name/27900261>
- Missouri Botanical Garden. (2015). *Ficus benjamina*. In: Tropicos.org. Accessed 2 May 2020 <http://www.tropicos.org/Name/21300598>
- Missouri Botanical Garden. (2015). *Miconia argentea*. In: Tropicos.org. Accessed 2 May 2020 <http://www.tropicos.org/Name/20302666>
- Missouri Botanical Garden. (2017). *Guazuma ulmifolia*. In: Tropicos.org. Accessed 2 May 2020 <http://www.tropicos.org/Name/30400486>
- Morellato, L. P. C., Alberton, B., Alvarado, S. T., Borges, B., Buisson, E., Camargo, M. G. G., Cancian, L. F., Carstensen, D. W., Escobar, D. F. E., Leite, P. T. P., Mendoza, I., Rocha, N. M. W. B., Soares, N. C., Silva, T. S. F., Staggemeier, V. G., Streher, A. S., Vargas, B. C., y Peres, C. A. (2016). Linking plant phenology to conservation biology. *Biological Conservation*, 195, 60–72. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.12.033>
- Mortelliti, A., Amori, G., y Boitani, L. (2010). The role of habitat quality in fragmented landscapes: a conceptual overview and prospectus for future research. *Oecologia*, 163(2), 535–547. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1623-3>
- Muñoz, D., Estrada, A., y Naranjo, E. (2005). Monos aulladores (*Alouatta palliata*) en una plantación de cacao (*Theobroma cacao*) en Tabasco, México: Aspectos de la ecología alimentaria. *Universidad y Ciencia*, 2, 35–44.
- Namous, S., y Znari, M. (2018). Home Range and Habitat Use of Crop-Raiding Barbary Macaques in the Upper Ourika Valley, Western High Atlas Mountains, Morocco. *International Journal of Avian y Wildlife Biology*, 3(2), 1–5. <https://doi.org/10.15406/ijawb.2018.03.00049>
- Nascimento, A. R. T., Scariot, A., Silva, J. A. da, y Sevilha, A. C. (2004). Estimativas de área basal e uso do relascópio de Bitterlich em amostragem de Floresta Estacional Decidual. *Ciência Florestal*, 14(2), 169. <https://doi.org/10.5902/198050981816>
- Nathan, R., Getz, W. M., Revilla, E., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D., y Smouse, P. E. (2008). A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(49), 19052–19059. <https://doi.org/10.1073/pnas.0800375105>
- Newbold, T., Hudson, L. N., Hill, S. L. L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R. A., Börger, L.,

- Bennett, D. J., Choimes, A., Collen, B., Day, J., De Palma, A., Díaz, S., Echeverria-Londoño, S., Edgar, M. J., Feldman, A., Garon, M., Harrison, M. L. K., Alhusseini, T., ... Purvis, A. (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, *520*(7545), 45–50. <https://doi.org/10.1038/nature14324>
- Noser, R., y Byrne, R. W. (2009). How do wild baboons (*Papio ursinus*) plan their routes? Travel among multiple high-quality food sources with inter-group competition. *Animal Cognition*, *13*(1), 145–155. <https://doi.org/10.1007/s10071-009-0254-8>
- Oksanen, J., Guillaume F., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlenn D., Minchin P.R., O'Hara R., Simpson G., Solymos P., Stevens M.H., Szoecs E., Wagner H. (2019). Vegan: Ecological Diversity. R Package version 2.5-6. Available at <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html>.
- Ostfeld, R. S. (1994). The Fence Effect Reconsidered. *Oikos*. <https://doi.org/10.2307/3545771>
- Pavelka, M. S. M., y Knopff, K. H. (2004). Diet and activity in black howler monkeys (*Alouatta pigra*) in southern Belize: Does degree of frugivory influence activity level? *Primates*, *45*(2), 105–111. <https://doi.org/10.1007/s10329-003-0072-6>
- Pfeifer, M., Lefebvre, V., Peres, C. A., Banks-Leite, C., Wearn, O. R., Marsh, C. J., Butchart, S. H. M., Arroyo-Rodríguez, V., Barlow, J., Cerezo, A., Cisneros, L., D’Cruze, N., Faria, D., Hadley, A., Harris, S. M., Klingbeil, B. T., Kormann, U., Lens, L., Medina-Rangel, G. F., ... Ewers, R. M. (2017). Creation of forest edges has a global impact on forest vertebrates. *Nature*, *551*(7679), 187–191. <https://doi.org/10.1038/nature24457>
- Plante, S., Colchero, F., y Calmé, S. (2014). Foraging strategy of a neotropical primate: how intrinsic and extrinsic factors influence destination and residence time. *Journal of Animal Ecology*, *83*(1), 116–125. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12119>
- Poorter, L., Bongers, F., Aide, T. M., Almeyda Zambrano, A. M., Balvanera, P., Becknell, J. M., Boukili, V., Brancalion, P. H. S., Broadbent, E. N., Chazdon, R. L., Craven, D., de Almeida-Cortez, J. S., Cabral, G. A. L., de Jong, B. H. J., Denslow, J. S., Dent, D. H., DeWalt, S. J., Dupuy, J. M., Durán, S. M., ... Rozendaal, D. M. A. (2016). Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature*, *530*(7589), 211–214. <https://doi.org/10.1038/nature16512>
- Porter, L. M., y Garber, P. A. (2013). Foraging and Spatial Memory in Wild Weddell’s Saddleback Tamarins (*Saguinus fuscicollis weddelli*) When Moving Between Distant and Out-of-Sight Goals. *International Journal of Primatology*, *34*(1), 30–48. <https://doi.org/10.1007/s10764-012-9644-x>
- Pozo-Montuy, G., y Serio-Silva, J. C. (2007). Movement and resource use by a group of *Alouatta pigra* in a forest fragment in Balancán, México. *Primates*, *48*(2), 102–107. <https://doi.org/10.1007/s10329-006-0026-x>
- Presotto, A., Fayrer-Hosken, R., Curry, C., y Madden, M. (2019). Spatial mapping shows

- that some African elephants use cognitive maps to navigate the core but not the periphery of their home ranges. *Animal Cognition*, 22(2), 251–263. <https://doi.org/10.1007/s10071-019-01242-9>
- Presotto, A., Verderane, M. P., Biondi, L., Mendonça-Furtado, O., Spagnoletti, N., Madden, M., y Izar, P. (2018). Intersection as key locations for bearded capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus*) traveling within a route network. *Animal Cognition*, 21(3), 393–405. <https://doi.org/10.1007/s10071-018-1176-0>
- R Core Team. (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rangel-Negrín, A., Coyohua-Fuentes, A., Canales-Espinosa, D., y D. Dias, P. A. (2016). The loss of behavioral diversity as a consequence of anthropogenic habitat disturbance: the social interactions of black howler monkeys. *Primates*, 57(1), 9–15. <https://doi.org/10.1007/s10329-015-0503-1>
- Rangel-Negrín, A., Coyohua-Fuentes, A., Canales-Espinosa, D., y Dias, P. A. D. (2018). The Influence of Leaf Consumption on Time Allocation in Black Howler Monkeys (*Alouatta pigra*). *Folia Primatologica*, 89(2), 111–122. <https://doi.org/10.1159/000486414>
- Righini, N., Garber, P. A., y Rothman, J. M. (2017). The effects of plant nutritional chemistry on food selection of Mexican black howler monkeys (*Alouatta pigra*): The role of lipids. *American Journal of Primatology*, 79(4), e22524. <https://doi.org/10.1002/ajp.22524>
- Roopsind, A., Wortel, V., Hanoeman, W., y Putz, F. E. (2017). Quantifying uncertainty about forest recovery 32-years after selective logging in Suriname. *Forest Ecology and Management*, 391, 246–255. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.02.026>
- Rosati, A. G. (2017). Foraging Cognition: Reviving the Ecological Intelligence Hypothesis. *Trends in Cognitive Sciences*, 21(9), 691–702. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2017.05.011>
- Schoener, T. W. (1971). Theory of Feeding Strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2(1), 369–404. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.02.110171.002101>
- Şekercioğlu, Ç. H., Mendenhall, C. D., Oviedo-Brenes, F., Horns, J. J., Ehrlich, P. R., y Daily, G. C. (2019). Long-term declines in bird populations in tropical agricultural countryside. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(20), 9903–9912. <https://doi.org/10.1073/pnas.1802732116>
- SEMARNAT. (2010). Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental—Especies nativas de México de flora y fauna silvestres—Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio—Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación 30 diciembre, 2010.
- Silver, S. C., Ostro, L. E. T., Yeager, C. P., y Horwich, R. (1998). Feeding ecology of the

- black howler monkey (*Alouatta pigra*) in northern Belize. *American Journal of Primatology*, 45(3), 263–279. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2345\(1998\)45:3<263::AID-AJP3>3.0.CO;2-U](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(1998)45:3<263::AID-AJP3>3.0.CO;2-U)
- Song, X. P., Hansen, M. C., Stehman, S. V., Potapov, P. V., Tyukavina, A., Vermote, E. F., y Townshend, J. R. (2018). Global land change from 1982 to 2016. *Nature*, 560(7720), 639–643). <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0411-9>
- Suarez, S. A., Karro, J., Kiper, J., Farler, D., McElroy, B., Rogers, B. C., Stockwell, B., y Young, T. (2014). A comparison of computer-generated and naturally occurring foraging patterns in route-network-constrained spider monkeys. *American Journal of Primatology*, 76(5), 460–471. <https://doi.org/10.1002/ajp.22222>
- Taubert, F., Fischer, R., Groeneveld, J., Lehmann, S., Müller, M. S., Rödig, E., Wiegand, T., y Huth, A. (2018). Global patterns of tropical forest fragmentation. *Nature*, 554(7693), 519–522. <https://doi.org/10.1038/nature25508>
- Trapanese, C., Meunier, H., y Masi, S. (2019). What, where and when: spatial foraging decisions in primates. *Biological Reviews*, 94(2), 483–502. <https://doi.org/10.1111/brv.12462>
- Trejo-Macías, G., Estrada, A., & Mosqueda Cabrera, M. Á. (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(4), 931–945. <https://doi.org/10.1007/s10764-007-9137-5>
- Trujillo-Miranda, A. L., Toledo-Aceves, T., López-Barrera, F., y Gerez-Fernández, P. (2018). Active versus passive restoration: Recovery of cloud forest structure, diversity and soil condition in abandoned pastures. *Ecological Engineering*, 117(January), 50–61. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2018.03.011>
- Trullier, O., Wiener, S. I., Berthoz, A., y Meyer, J.-A. (1997). Biologically based artificial navigation systems: review and prospects. *Progress in Neurobiology*, 51(5), 483–544. [https://doi.org/10.1016/S0301-0082\(96\)00060-3](https://doi.org/10.1016/S0301-0082(96)00060-3)
- Tucker, M. A., Böhning-Gaese, K., Fagan, W. F., Fryxell, J. M., Van Moorter, B., Alberts, S. C., Ali, A. H., Allen, A. M., Attias, N., Avgar, T., Bartlam-Brooks, H., Bayarbaatar, B., Belant, J. L., Bertassoni, A., Beyer, D., Bidner, L., van Beest, F. M., Blake, S., Blaum, N., ... Mueller, T. (2018). Moving in the Anthropocene: Global reductions in terrestrial mammalian movements. *Science*, 359(6374), 466–469. <https://doi.org/10.1126/science.aam9712>
- Turner, I. M. (1996). Species Loss in Fragments of Tropical Rain Forest: A Review of the Evidence. *The Journal of Applied Ecology*, 33(2), 200. <https://doi.org/10.2307/2404743>
- Valero, A., y Byrne, R. W. (2007). Spider monkey ranging patterns in Mexican subtropical forest: do travel routes reflect planning? *Animal Cognition*, 10(3), 305–315. <https://doi.org/10.1007/s10071-006-0066-z>

- Van Belle, S., y Estrada, A. (2006). Demographic Features of *Alouatta pigra* Populations in Extensive and Fragmented Forests. En *New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates* (pp. 121–142). Springer US. [https://doi.org/10.1007/0-387-25872-8\\_6](https://doi.org/10.1007/0-387-25872-8_6)
- Van Belle, S., y Estrada, A. (2019). The Influence of Loud Calls on Intergroup Spacing Mechanism in Black Howler Monkeys (*Alouatta pigra*). *International Journal of Primatology*. <https://doi.org/10.1007/s10764-019-00121-x>
- Van Belle, S., Estrada, A., y Garber, P. A. (2013). Collective group movement and leadership in wild black howler monkeys (*Alouatta pigra*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67(1), 31–41. <https://doi.org/10.1007/s00265-012-1421-5>
- Van Belle, S., Estrada, A., Strier, K. B., & Di Fiore, A. (2012). Genetic structure and kinship patterns in a population of black howler monkeys, *Alouatta pigra*, at Palenque National Park, Mexico. *American journal of primatology*, 74(10), 948–957. <https://doi.org/10.1002/ajp.22047>
- Van Belle, S., Porter, A., Fernandez-Duque, E., y Di Fiore, A. (2018). Ranging behavior and potential for territoriality in equatorial sakis (*Pithecia aequatorialis*) in Amazonian Ecuador. *American Journal of Physical Anthropology*, June, 1–12. <https://doi.org/10.1002/ajpa.23645>
- Villaseñor, J. L. (2016). Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87(3), 559–902. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.017>
- Wheeler, R.E., Torchiano, M. (2016). lmerPerm: Permutation tests for linear models. R package version 2.1.0. Retrieved from <http://CRAN.R-project.org/package=lmerPerm>
- Wich, S. y Koh, L. (2018). Conservation drones: Mapping and monitoring biodiversity. *Oxford University Press*. 10.1093/oso/9780198787617.001.0001.
- Wiener, J., Shettleworth, S., Bingman, V. P., Cheng, K., Healy, S., Jacobs, L. F., Jeffery, K. J., Mallot, H. A., Menzel, R., y Newcombe, N. S. (2011). Animal Navigation: A Synthesis. En R. Menzel y J. Fischer (Eds.), *Animal Thinking: Contemporary Issues in Comparative Cognition* (pp. 51–76). The MIT Press. <https://doi.org/10.7551/mitpress/9187.003.0008>
- Zárate, D. A., Andresen, E., Estrada, A., y Serio-silva, J. C. (2014). Black howler monkey (*Alouatta pigra*) activity, foraging and seed dispersal patterns in shaded cocoa plantations versus rainforest in southern Mexico. *American Journal of Primatology*, 76(9), 890–899. <https://doi.org/10.1002/ajp.22276>
- Zunino, G. E., Kowalewski, M. M., Oklander, L. I., y González, V. (2007). Habitat fragmentation and population size of the black and gold howler monkey (*Alouatta caraya*) in a semideciduous forest in Northern Argentina. *American Journal of Primatology*, 69(9), 966–975. <https://doi.org/10.1002/ajp.20389>

## APÉNDICES

**Apéndice 1.** Lista de especies de árboles de alimentación de los grupos de monos aulladores negros bajo estudio. Presenta las estructuras vegetales de las que los monos se alimentan y el porcentaje de tiempo en el que se alimentaron de cada especie. Las estructuras de colores representan al grupo que las consumió (**CH**, **ES**, **SF**) mientras que, las que están en negro se comparten entre los grupos. Los porcentajes en negritas demuestran que son una de las cinco especies más importantes de cada grupo.

FAMILIA	ESPECIE	ORIGEN	ALIMENTO	CH	ES	SF
ANACARDIACEAE	<i>Mangifera indica</i>	Exótica	FRJ / FRM		<b>13.97</b>	2.69
	<i>Spondias radlkoferi</i>	Nativa	HJ / T	0.43		0.56
ANNONACEAE	<i>Annona macrophyllata</i>	Nativa	FRM			0.46
ARECACEAE	Arecaceae 1	Exótica	HM			4.17
BORAGINACEAE	<i>Cordia alliodora</i>	Nativa	HJ / HM	1.74		4.63
BURSERACEAE	<i>Bursera simaruba</i>	Nativa	HJ / HM / FL	0.43	0.11	<b>8.43</b>
CALOPHYLLACEAE	<i>Calophyllum brasiliense</i>	Nativa	T	0.22		
FABACEAE	<i>Acacia</i> sp. 1	-	HJ	0.54		
	<i>Acacia</i> sp. 2	-	HJ	0.33		
	<i>Acacia</i> sp. 3	-	HJ / HM			0.74
	<i>Acacia</i> sp. 4	-	HJ		1.59	
	<i>Acosmium</i> sp.	Exótica	HJ / HM			3.33
	<i>Albizia</i> sp.	-	FRM / HJ / FL		<b>9.42</b>	
	<i>Andira galeottiana</i>	Nativa	HJ / HM / T	1.19	<b>9.84</b>	
	<i>Andira inermis</i>	Nativa	HJ	4.02	4.34	2.13
	<i>Delonix regia</i>	Exótica	HJ			0.09
	Fabaceae 1	-	HJ / HM	1.41		
	Fabaceae 2	-	T / HM / HJ	0.54	2.01	
	Fabaceae 3	-	FRM / HM	1.52		
	<i>Gliricidia sepium</i>	Nativa	HJ / HM		1.38	0.37
	<i>Inga mexicana</i>	Nativa	FL	0.33		
	<i>Inga sapindoides</i>	Nativa	HM / HJ			<b>14.35</b>
	<i>Inga</i> sp. 1	-	T / HM / FL	0.54		
	<i>Inga</i> sp. 2	-	FRJ / HJ	0.22		
	<i>Leucaena leucocephala</i>	Nativa	HJ / HM / FL			<b>15.09</b>
	<i>Lonchocarpus</i> sp.	-	HJ / HM / FL		<b>11.07</b>	
Mimosoideae 1	-	HM / HJ	2.28			

	Mimosoideae 2	-	HM			4.44
	Mimosoideae 3	-	HM / HJ		0.11	0.09
	Mimosoideae 4	-	HM / HJ		0.42	
	<i>Schizolobium parahyba</i>	Nativa	T			3.43
MALPIGHIACEAE	<i>Byrsonima crassifolia</i>	Nativa	FRM		0.11	
MALVACEAE	<i>Ceiba pentandra</i>	Nativa	HJ		<b>5.29</b>	
	<i>Guazuma ulmifolia</i>	Nativa	FL / HJ			0.74
MALVACEAE	<i>Trichospermum galeottii</i>	Nativa	FRM	0.11		0.28
MELASTOMATACEAE	<i>Bellucia grossularioides</i>	Nativa	FRM	3.37		
	<i>Miconia argentea</i>	Nativa	FRJ / FRM	<b>9.23</b>	0.21	1.11
MORACEAE	<i>Brosimum guianense</i>	Nativa	FRM / FRJ	<b>11.07</b>		
	<i>Brosimum sp.</i>	-	HJ	1.30	0.11	
	<i>Clarisia biflora</i>	Nativa	HJ	0.11		0.09
	<i>Ficus apollinaris</i>	Nativa	FRM / FRJ		3.28	
	<i>Ficus benjamina</i>	Exótica	FRM / FRJ / HJ	<b>29.74</b>		<b>16.39</b>
	<i>Ficus citrifolia</i>	Nativa	FRJ / HJ		0.74	
	<i>Ficus crassinervia</i>	Nativa	FRJ / HJ			0.19
	<i>Ficus insipida</i>	Nativa	HJ	2.61		
	<i>Ficus maxima</i>	Nativa	FRJ / HJ / HM / P	<b>16.50</b>	2.43	
	<i>Ficus obtusifolia</i>	Nativa	HJ			0.65
	<i>Ficus pertusa</i>	Nativa	FRM / FRJ / HJ	0.33	0.21	0.56
	<i>Ficus sp. 1</i>	-	P / T / HJ / HM			1.57
	<i>Ficus sp. 2</i>	-	P		0.42	
	<i>Poulsenia armata</i>	Nativa	HJ / P	1.63		1.67
	<i>Pseudolmedia sp.</i>	-	HJ	0.11		
MYRTACEAE	<i>Eugenia acapulcensis</i>	Nativa	HJ / T		0.42	
	<i>Psidium guajava</i>	Nativa	FRM / FRJ		4.55	
	<i>Syzygium jambos</i>	Exótica	FRM		0.21	
POACEAE	<i>Bambusa vulgaris</i>	Exótica	HJ			0.46
RUTACEAE	<i>Zanthoxylum riedelianum</i>	Nativa	HM / HJ	<b>17.81</b>	4.97	<b>5.83</b>
SAPINDACEAE	<i>Melicoccus bijugatum</i>	Exótica	FRM / HJ / HM		0.21	0.19
SAPOTACEAE	<i>Manilkara zapota</i>	Nativa	FRM			0.74
URTICACEAE	<i>Cecropia peltata</i>	Nativa	HM / HJ / FRM / FRJ / P	4.13	3.92	4.54
VOCHYSIACEAE	<i>Vochysia guatemalensis</i>	Nativa	T / P	4.89		

Estructuras de alimentación: **HJ**: Hojas jóvenes, **HM**: Hojas Maduras, **FRJ**: Frutas jóvenes, **FRM**: Frutas maduras, **FL**: Flores, **P**: Peciolos, **T**: Tallos

**Apéndice 2.** Catálogo de especies de árboles de alimentación de los grupos de monos aulladores negros bajo estudio. Las imágenes muestran las estructuras representativas de cada especie, indispensables para su identificación. Todas las fotografías fueron tomadas en campo por A. Cárdenas, a menos que indique lo contrario.

FAMILIA	ESPECIE	ESTRUCTURAS VEGETALES REPRESENTATIVAS	
ANACARDIACEAE	<i>Mangifera indica</i>		
ANACARDIACEAE	<i>Spondias radlkoferi</i>	 <p data-bbox="971 1287 1065 1312">ACH127</p>	
ANNONACEAE	<i>Annona macrophyllata</i>	 <p data-bbox="979 1724 1065 1749">ASF33</p>	 <p data-bbox="1433 1633 1471 1749">ASF33</p>

---

ARECACEAE

**Areceaceae 1**



---

BORAGINACEAE

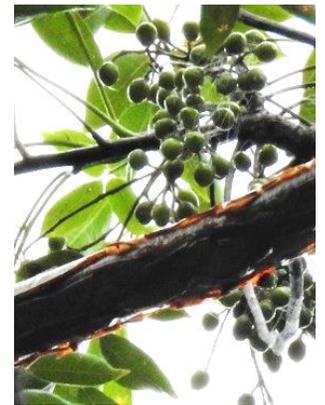
***Cordia alliodora***



---

BURSERACEAE

***Bursera simaruba***



---

CALOPHYLLACEAE

***Calophyllum brasiliense***



---

FABACEAE

*Acosmium* sp.



---

FABACEAE

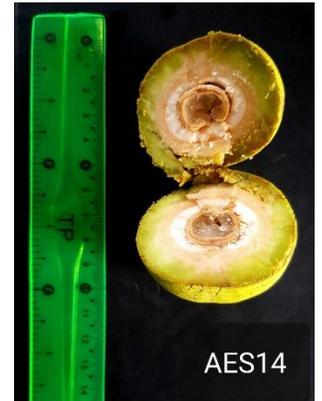
*Albizia* sp.



---

FABACEAE

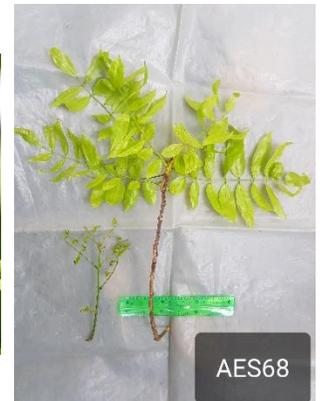
*Andira galeottiana*



---

FABACEAE

*Andira inermis*



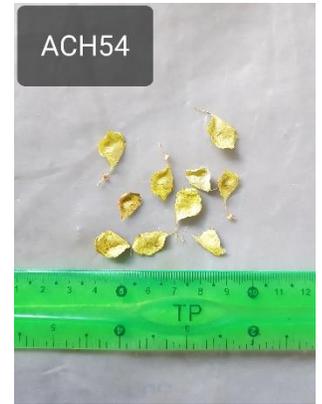
FABACEAE

*Delonix regia*



FABACEAE

**Fabaceae 3**



FABACEAE

**Fabaceae 2**



FABACEAE

*Gliricidia sepium*



---

FABACEAE

*Inga mexicana*



---

FABACEAE

*Inga sapindoides*



---

FABACEAE

*Leucaena leucocephala*



---

FABACEAE

*Lonchocarpus* sp.



---

FABACEAE

**Mimosoideae 2**



FABACEAE

***Schizolobium parahyba***



MALPIGHIACEAE

***Byrsonima crassifolia***



MALVACEAE

***Ceiba pentandra***



MALVACEAE

*Guazuma ulmifolia*



MALVACEAE

*Trichospermum galeottii*



MELASTOMATACEAE

*Bellucia grossularioides*



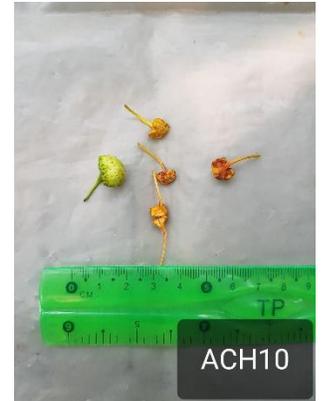
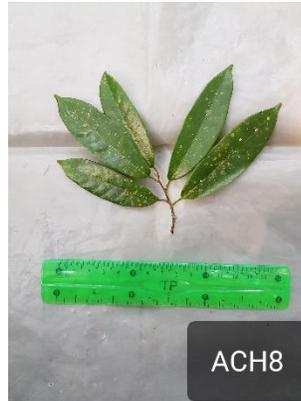
MELASTOMATACEAE

*Miconia argentea*



MORACEAE

*Brosimum guianense*



MORACEAE

*Brosimum sp.*



MORACEAE

*Clarisia biflora*



MORACEAE

*Ficus apollinaris*



---

MORACEAE

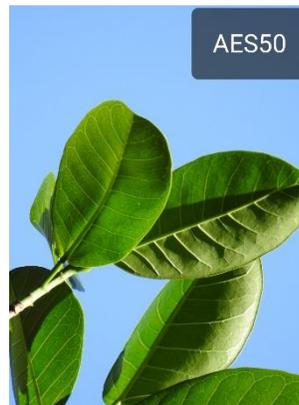
*Ficus benjamina*



---

MORACEAE

*Ficus citrifolia*



---

MORACEAE

*Ficus crassinervia*



---

MORACEAE

*Ficus insipida*



---

MORACEAE

*Ficus maxima*



---

MORACEAE

*Ficus obtusifolia*



---

MORACEAE

*Ficus pertusa*



---

MORACEAE

*Poulsenia armata*



---

MYRTACEAE

*Eugenia acapulcensis*



Foto: Tropicos.org.  
Missouri Botanical Garden.

---

MYRTACEAE

*Psidium guajava*



---

MYRTACEAE

*Syzygium jambos*



---

POACEAE

*Bambusa vulgaris*



---

RUTACEAE

*Zanthoxylum riedelianum*



---

SAPINDACEAE

*Melicoccus bijugatum*



---

SAPOTACEAE

*Manilkara zapota*



---

URTICACEAE

*Cecropia peltata*



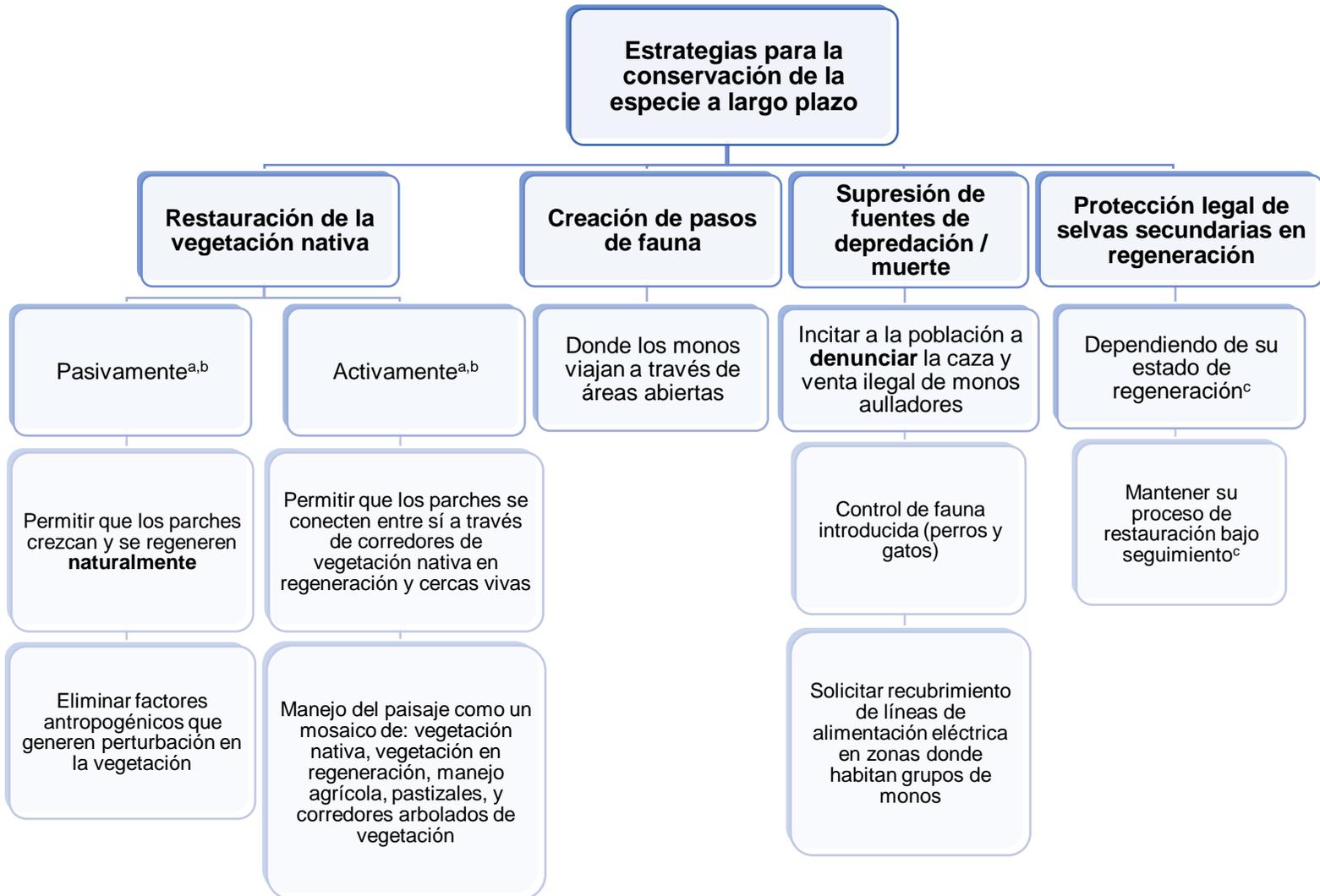
---

VOCHYSIACEAE

*Vochysia guatemalensis*



**Apéndice 3.** Mapa conceptual de las estrategias propuestas para la conservación de *Alouatta pigra* a largo plazo.



a. Arce-Peña et al., 2019

b. Trujillo-Miranda et al., 2018

c. Arroyo-Rodríguez et al., 2017

**Apéndice 4.** Ubicación de las estrategias de conservación propuestas para facilitar el movimiento de individuos o grupos de monos aulladores negros a través de la matriz transformada. Los corredores de vegetación propuestos son cercas vivas ya establecidas, pero que requieren de mantenimiento y restauración activa para plantar más árboles en ellos, de manera que soporten el paso de los grupos de monos. Los pasos de fauna propuestos atraviesan la carretera Federal o caminos de terracería en los puntos exactos donde los monos han cruzado o mantienen encuentros con grupos vecinos.

