

203

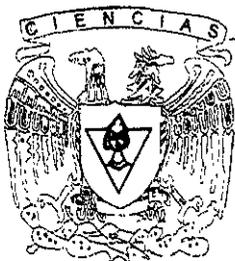


UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

APORTE NUTRICIONAL DE FRUTOS DE
FICUS PERFORATA (PULPA, SEMILLAS Y
MATERIA ANIMAL) CONSUMIDOS POR
MONOS AULLADORES (*ALOUATTA
PALLIATA MEXICANA*)

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
B I O L O G A
P R E S E N T A:
TANIA ROSWITHA URQUIZA HAAS



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

DIRECTOR DE TESIS:
M. EN C. JUAN CARLOS SERIO SILVA



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR

292436



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

MAT. MARGARITA ELVIRA CHÁVEZ CANO
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis: Aporte nutricional de frutos
de *Ficus perforata* (pulpa, semillas y materia animal) consumidos por monos aulladores
(*Alouatta palliata mexicana*)

realizado por Tania Roswitha Urquiza Haas

con número de cuenta 9650431-0 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario


M. en C. Juan Carlos Serio Silva

Propietario


Biol. Rita Virginia Arenas Rosas

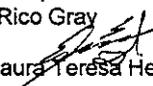
Propietario

M.V.Z, M. en C. Humberto Troncoso Altamirano

Suplente


Dr. Victor Rico Gray

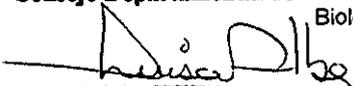
Suplente


M. en C. Laura Teresa Hernández Saldaña
FACULTAD DE CIENCIAS
U.N.A.M.

Consejo Departamental de

Biología




DRA. LUISA ALBA LOIS DEPARTAMENTO
DE BIOLOGIA

DEDICADA A:

MIS PADRES

Por su cariño y confianza en mí

AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer.....

- ◆ A mis padres por todo el apoyo que me han brindado para la realización del presente trabajo.
- ◆ A Juan Carlos Seno Silva por su grandioso apoyo, si el no hubiera sido posible la realización del presente trabajo. Igualmente le agradezco su extraordinaria paciencia.
- ◆ A mis sinodales por su gran ayuda y por valiosas sugerencias al manuscrito de la tesis (Humberto Troncoso Altamirano, Rita Arenas Rosas, Víctor Rico Gray, Laura Teresa Hernández Salazar).
- ◆ Al director del departamento de nutrición animal de la Facultad de Medicina Veterinaria: Antonio Díaz Cruz y a Humberto Troncoso Altamirano por apoyar en la realización de los análisis químicos de los frutos.
- ◆ A Martín Flores por realizar los análisis químicos.
- ◆ A Joaquín Vello Gutiérrez por ayudarme con el análisis estadístico (GLIM).
- ◆ A Susan Crissey, por resolver algunas de mis dudas.
- ◆ Al Dr. Rodolfo Dirzo por su valiosa ayuda.
- ◆ A IDEA WILD. Parte del equipo utilizado en campo, fue donado a Juan Carlos Serio Silva por esta institución.
- ◆ A Ignacio Huelves, Ignacio Alfaro, Ruben Ramos, Javi Álamo Víctor Arroyo y Raquel Nogales por la extraordinaria ayuda brindada en Playa Escondida.
- ◆ A mis grandes amigas Nashelly Meneses y Vinisa Saynes, por su apoyo. A mi otra gran amiga Verónica Kretschmer por apurarme. A Víctor Trapote solo por ser mi amigo.
- ◆ A Arturo González por su apoyo en Catemaco.

INDICE

I.- INTRODUCCION	Página
A. SELECCIÓN DEL ALIMENTO POR LOS PRIMATES	1
B. EL GÉNERO <i>Alouatta</i> LOS MONOS AULLADORES	2
C. CARACTERÍSTICAS DE <i>Alouatta palliata mexicana</i>	5
D. SELECCIÓN DEL ALIMENTO POR EL GENERO <i>Alouatta</i>	5
E. BIOLOGIA DEL GENERO <i>Ficus</i>	8
F. CARACTERÍSTICAS DE <i>Ficus perforata</i>	9
II.- ANTECEDENTES	
A. IMPORTANCIA DE LOS ESTUDIOS NUTRICIONALES EN LIBERTAD	10
B. IMPORTANCIA DEL GENERO <i>Ficus</i>	10
C. IMPORTANCIA NUTRICIONAL DEL GENERO <i>Ficus</i>	11
III.- PREGUNTAS DE TRABAJO	13
IV.- OBJETIVOS	13
V.- MATERIAL	
A. GRUPO DE ESTUDIO	14
B. SITIO DE ESTUDIO	14
VI.- METODO	
A. COLECTA Y PROCESAMIENTO DE FRUTOS	
1. OBTENCIÓN DE PESO HÚMEDO Y SECO DE FRUTOS COMPLETOS	16
2. SEPARACIÓN DE MATERIAL PARA LOS ANÁLISIS QUÍMICOS	16
B. CARACTERÍSTICAS DEL FRUTO	16
C. ANÁLISIS QUÍMICOS	
1 ANALISIS QUÍMICO PROXIMAL	
a. CENIZAS	17
b. EXTRACTO ETÉREO O GRASA CRUDA	17
c. PROTEÍNA CRUDA	18
d. FIBRA CRUDA	18
e. CARBOHIDRATOS NO ESTRUCTURALES	18
2. VAN SOEST	
a. FIBRA NEUTRO DETERGENTE	19
b. FIBRA ÁCIDO DETERGENTE	19

c. LIGNINA Y CELULOSA	19
3. CALCIO Y FÓSFORO	20
D. CORRECCIÓN DE LOS VALORES NUTRICIONALES Y DE ENERGÍA METABOLIZABLE	20
E. OBSERVACIONES CONDUCTUALES	21
F. CONSUMO DE FRUTOS	22
G. ANÁLISIS ESTADÍSTICO	23
V. RESULTADOS	
A. CARACTERÍSTICAS DEL FRUTO DE <i>Ficus perforata</i>	23
B. ANÁLISIS QUÍMICOS	
1. FRACCIONES: "PULPA", "SEMILLAS" Y "MATERIAL ANIMAL"	25
2. FRACCION DISPONIBLE	26
C. OBSERVACIONES CONDUCTUALES	28
D. APORTE DE NUTRIENTES EN GRAMOS Y TASAS DE ALIMENTACION	29
VI. DISCUSION	
A. ANÁLISIS QUÍMICOS (PULPA vs. SEMILLAS)	31
B. FRACCIÓN DISPONIBLE Y SOBRESTIMACIONES	32
C. APORTE DE MATERIA ANIMAL	32
D. OBSERVACIONES CONDUCTUALES	
1. DIFERENCIAS EN EL CONSUMO DE FRUTOS POR PERIODOS	33
2. DIFERENCIAS EN EL CONSUMO DE FRUTOS POR CLASES (SEXO-EDAD)	33
E. APORTE DE NUTRIENTES EN GRAMOS Y TASAS DE ALIMENTACION	36
F. IMPORTANCIA DE LOS FRUTOS DE <i>Ficus peroforata</i> DENTRO DE LA DIETA DE <i>A. palliata mexicana</i>	
1. NUTRIENTES PRIMARIOS	36
2. Ca y P	38
G. IMPORTANCIA DEL PRESENTE ESTUDIO E INVESTIGACIONES A SEGUIR	38
VII.- CONCLUSIONES	40
VIII.- REFERENCIAS	41
IX.- APENDICE	48

RESUMEN

Los frutos de *Ficus* son un importante recurso para la comunidad frugívora de los bosques tropicales, sin embargo existe incertidumbre acerca de su importancia nutricional. En la mayoría de los estudios, los análisis químicos se ha hecho de frutos completos, a pesar de que las semillas no pueden ser aprovechadas en la digestión. Se especula también acerca del aporte nutricional de la materia animal alojada en el fruto, por tanto el presente estudio pretende contestar las siguientes preguntas: ¿Cuál es el aporte nutricional del material animal alojado en los frutos de *Ficus perforata* y que es ingerido incidentalmente por *Alouatta palliata mexicana*?, ¿Qué aporte de nutrientes proporcionan las fracciones de los frutos de *Ficus perforata* a los monos aulladores (*Alouatta palliata mexicana*)?, ¿Cuál es la importancia nutricional del fruto de *Ficus perforata* dentro en la dieta del mono aullador?.

Durante el período de fructificación de un árbol de *Ficus perforata* se estimó el consumo de frutos por parte de los monos aulladores (*Alouatta palliata mexicana*) y se realizaron análisis químicos para determinar el contenido de proteína cruda, extracto etéreo, cenizas, fibra (celulosa, hemicelulosa, lignina) del fruto completo y de las fracciones pulpa y semillas, asimismo se realizaron análisis para determinar la proteína cruda y extracto etéreo de la fracción materia animal.

Las semillas representaron un gran porcentaje del fruto completo (45%) por lo que los análisis químicos del fruto completo sobrestiman las concentraciones disponibles de todos los nutrientes, excepto de fibra (FDN) y el impacto es mayor para los lípidos. La materia animal aporta el 0.43% de proteína cruda y el 0.29 % de extracto etéreo, esto representa el 11.13 % y el 9.04% respectivamente de la fracción disponible (pulpa y materia animal). Se observaron diferencias estadísticamente significativas en el consumo entre las distintas clase sexo- edad ($p=0.04$), presentándose el mayor consumo de frutos por parte de las hembras adultas. Asimismo existen diferencias en el consumo por periodos ($p= 0.001$), el mayor consumo se reporta en la tarde. La importancia del fruto de *Ficus perforata* para los monos aulladores (*A. palliata mexicana*) se debe principalmente al contenido elevado de calcio y agua.

I. - INTRODUCCION

A. SELECCIÓN DEL ALIMENTO POR LOS PRIMATES

La búsqueda y consumo de alimentos es una de las principales actividades de los primates, por lo que el comportamiento alimenticio es un aspecto dominante de su biología, al igual que de su historia natural (Thorington, 1970; Nagy & Milton, 1979a; Oates, 1987; Milton, 1993). Al Orden Primate se le puede considerar omnívoro ya que consume una gran variedad de alimentos que incluyen hojas, hierbas, semillas, frutas, flores, resina, savia, corteza, insectos y vertebrados (Clarke, 1987; Garber, 1987; Oftedal & Allen, 1996b). Asimismo, se les han denominado consumidores eclécticos, debido a que utilizan una combinación de alimentos para cubrir sus requerimientos nutricionales, los cuales son aportados principalmente por productos de origen vegetal (Milton, 1980,1984). Con base en lo anterior, ha surgido en la selección de alimento una serie de estrategias que han evolucionado para satisfacer estas demandas (Thorington, 1970; Waterman, 1984; Rosenberger, 1992).

La dieta de los primates varía mucho entre especies, poblaciones, grupos sociales e individuos, esto es debido a una serie de factores, entre los que se pueden mencionar los requerimientos nutricionales, adaptaciones digestivas, dentales, sensoriales, locomotoras y de comportamiento. También, dependen de la disponibilidad temporal y espacial de los recursos (Milton, 1980,1984; Cant & Temerin, 1984; Garber, 1987; Oates, 1987; Chapman & Chapman, 1990; Strier, 1991; Serio-Silva *et al.*, 1999).

Se ha sugerido que los primates, seleccionan principalmente el alimento de acuerdo a contenido de nutrientes primarios: carbohidratos solubles, lípidos y proteínas, para satisfacer en primera instancia los requerimientos de energía (Hladik, 1978; Milton, 1979). Sin embargo, los compuestos secundarios pueden influir de una manera importante en la selección del alimento, ya que estos afectan la disponibilidad y utilización de los nutrientes actuando tanto a nivel bioquímico como fisiológico y/o afectando la palatabilidad del alimento (Freeland & Janzen,

1974; Glander, 1978,1982; Waterman, 1984; Slansky, 1992). Por otra parte, los consumidores primarios deben enfrentar una considerable variabilidad en el contenido de nutrientes y compuestos secundarios en los alimentos de origen vegetal, así como el alto contenido de carbohidratos estructurales en muchas de las partes vegetales (Parra, 1978; Milton, 1980,1982,1984; Cant & Temerín, 1984; Lambert, 1998). Una evidencia de lo anterior es reportado por Milton (1979), quien encontró que algunas hojas que consumen los primates contienen entre el 30 y 60 % de materiales estructurales en peso seco (celulosa, hemicelulosa y lignina).

En primates, como algunos otros vertebrados, la digestión de los carbohidratos estructurales (hemicelulosa y celulosa) es llevada a cabo por microorganismos en el tracto digestivo. La lignina, otro componente estructural de la pared celular, reduce la digestibilidad total de la fibra. Durante el proceso de fermentación se liberan ácidos grasos volátiles y algunas vitaminas los cuales son una importante fuente de energía, sobre todo en animales cuya dieta es rica en fibra. Los primates que se enfrentan a esta condición requieren de especializaciones en el tracto digestivo para que este proceso sea más efectivo. La familia Colobinae posee un estomago segmentado y el proceso se lleva a cabo en el "pre-estomago" ya que presenta un pH entre 5.5 y 7.0, ambiente ideal para mantener a las poblaciones de microorganismos, principalmente bacterias. En otros géneros de primates (e.g. *Indri*, *Alouatta*, *Brachyteles*) la fermentación es llevada a cabo en el ciego y/o el colon, por lo que estas porciones del intestino grueso se encuentran ensanchadas (Parra, 1978; Milton, 1980,1984; Garber, 1987; Lambert, 1998).

B. EL GÉNERO *Alouatta*: LOS MONOS AULLADORES

El grupo de los monos aulladores ha sido clasificado dentro de la Familia: Cebidae; Subfamilia : Alouattinae (Elliot 1904); Género: *Alouatta* (Lacépède 1799). La taxonomía del género *Alouatta* actualmente incluye nueve especies: *A. palliata*, *A. coibensis*; *A. pigra*, *A. seniculus*, *A. arctoidea*,

A. sara, *A. belzebul*, *A. fusca*, *A. caraya* (Rylands *et al.*, 1996/1997). Además algunas de sus subespecies podrían alcanzar todavía la categoría de especie (Crockett, 1998). Aparte de la variación del color del pelaje y de las vocalizaciones, las distintas especies de monos aulladores son superficialmente muy similares (Crockett, 1998; Fleagle, 1999).

De los primates Neotropicales, el género *Alouatta* presenta la distribución más amplia, desde el sur de México hasta el norte de Argentina y ocupa la mayor variedad de hábitats. Se les encuentra desde el nivel del mar hasta los 3,200 msnm, en bosques tropicales perennifolios, bosques tropicales cauducifolios, vegetación riparia y bosques de galería. Se le puede encontrar simpátricamente con hasta 11 especies de primates en diferentes localidades y en algunos sitios es la única especie del Orden de los Primates, lo que refleja en parte su habilidad para adaptarse a una serie de condiciones ecológicas, donde se ha sugerido que gran responsabilidad de ello, es la flexibilidad de su dieta (Milton, 1980; Terborgh, 1983; Crockett & Eisenberg, 1987; Rylands, 1987; Chapman & Balcomb, 1998; Silver, *et al.*, 1998; Fleagle, 1999).

Los miembros del género *Alouatta* presentan el hueso hioides voluminoso (particularmente en machos) que actúa como amplificador de sonidos, para producir las fuertes vocalizaciones que caracterizan al género. Se cree que estas son utilizadas como mecanismo de espaciamiento entre tropas y como medio de comunicación dentro del grupo social (Milton, 1980; Glander, 1983). El peso de los adultos oscila entre los 4 y 10 Kg, presentando dimorfismo sexual, en el que los machos son de mayor tamaño (Crockett & Eisenberg, 1987). Una característica notable que comparte con otros miembros de la familia Cebidae es la cola prensil, que le es de gran ayuda durante la locomoción y la alimentación (Milton, 1980; Altmann, 1989).

Son de hábitos arbóreos, aunque llegan a bajar al suelo en algunas circunstancias, prefieren los estratos medio y superior del dosel arbóreo (Milton, 1980; Serio-Silva, 1995; Fedigan *et al.*, 1998; Fleagle, 1999; Serio-Silva & Rico-Gray, 2000). Su locomoción es cuadrúpeda y durante la alimentación es común verlos colgados (Milton, 1980; Fleagle, 1999).

Los monos aulladores son diurnos y siguen un patrón diario habitual. Las actividades de locomoción y alimentación se dan a las primeras horas del día y nuevamente al inicio de la tarde, mientras que el descanso se registra al medio día (Altmann, 1959; Milton, 1978; Serio-Silva, 1995, 1997). Diversos estudios afirman que distribuyen su tiempo jerárquicamente, dedicando la mayor parte al descanso, alimentación y locomoción respectivamente (Milton, 1978; Serio-Silva, 1996; Silver, *et al.*, 1998; Estrada *et al.*, 1999).

En la región de los Tuxtlas, Veracruz, Estrada & Coates Estrada (1986) reportan un desplazamiento diario de entre 10 a 914 m y en promedio 123m; el desplazamiento diario promedio varía menos de 600 m entre las diferentes especies y sitios de estudio. Las variaciones que se presentan día con día, durante las estaciones o entre hábitats, se deben principalmente a la distribución de los recursos alimenticios y a la facilidad para desplazarse, impuesta por la estructura del hábitat (Crockett & Eisenberg, 1987). Los monos aulladores siguen rutas definidas de forrajeo para monitorear sus recursos alimenticios y por lo tanto economizan el gasto de energía viajando distancias cortas (Milton, 1978, 1980, 1993; Serio-Silva, 1995; Estrada & Coates-Estrada, 1986).

El tamaño promedio de una tropa de monos aulladores muestra variación interespecifica así como intraespecifica (Crockett & Eisenberg, 1987). Chapman & Balcomb (1998), reportan que el tamaño promedio del grupo varía entre los 2 y 23 individuos, y generalmente se encuentra alrededor de los 10 individuos.

El ámbito hogareño de los monos aulladores presenta mayor variación entre las poblaciones que entre las especies. Existe una relación negativa entre la densidad poblacional de *Alouatta* y el ámbito hogareño, aunque también podría presentarse un incremento en el traslape del ámbito hogareño de las distintas tropas (Crockett & Eisenberg, 1987).

C. CARACTERISTICAS DE *Alouatta palliata mexicana*

Alouatta palliata mexicana se caracteriza por presentar pelaje de coloración café y en los costados el pelaje presenta coloración café claro o dorado por lo que se les ha denominado mono aullador de manto. Algunos miembros de *A.p. mexicana* presentan manchas rosáceas en la piel de patas y manos, así como una pigmentación cremosa en el pelaje de las extremidades (Glander, 1983, Rodríguez-Luna, 1997). Las tropas de monos aulladores están compuestas por adultos de ambos sexos, juveniles e infantes. *Alouatta palliata* presenta en promedio el mayor número de individuos por tropa (entre 12 y 30) y en esta especie es común que se presente el sistema de organización multimacho; presentando distintos rangos de dominancia de acuerdo a la edad (Glander, 1983; Crockett & Eisenberg, 1987; Chapman & Balcomb, 1998; Fleagle, 1999). Los machos alcanzan la madurez sexual a los 42 meses de edad, mientras que las hembras a los 36 meses y su primer infante lo tienen entre los 40 y 46 meses de edad, la gestación dura en promedio seis meses, la lactancia puede durar hasta los 18 meses y los nacimientos de las crías no presentan patrones estacionales (Glander, 1983).

D. SELECCION DEL ALIMENTO POR EL GENERO *Alouatta*

Dentro del grupo de los primates, el género *Alouatta* es considerado con hábitos folívoro-frugívoro (Milton, 1979,1980,1981; Rylands, 1987) y según algunos autores (Crockett & Eisenberg, 1987) las diferencias interespecificas en la dieta de los aulladores son aparentemente menores que las que se presentan en la dieta de una especie en diferentes hábitats y épocas. Los monos aulladores prefieren una cantidad considerable de frutos cuando se encuentran disponibles (+ 40%), respondiendo a su disponibilidad temporal y espacial viajando distancias variables diariamente (Milton, 1979; Estrada *et al.*, 1986,1999; Serio- Silva, 1995; Silver, *et al.*, 1998). Sin embargo, se ha documentado que los monos aulladores incluyen siempre hojas en su dieta para cubrir los requerimientos proteicos y durante el periodo de escasez de frutos forman la mayor parte de su dieta (Milton, 1980,1981; Silver *et al.*, 1998).

Algunos de los frutos que consumen, como el higo silvestre (*Ficus* spp.), tienen un alto contenido en fibra y requieren procesos digestivos similares al de las hojas (Milton *et al.*, 1982). El tracto digestivo de *Alouatta* sólo se diferencia del que poseen especies altamente frugívoras como *Ateles*, por el tamaño del colon. El tránsito lento (aprox. 20 hrs.) del alimento por el tracto digestivo de los monos aulladores es esencial para un proceso de fermentación y absorción de ácidos grasos volátiles eficiente. Sin embargo, no permite obtener más alimento por unidad de tiempo, por lo que tienen que ser selectivos para satisfacer sus requerimientos nutricionales (Milton, 1979, 1984, 1981).

En varios estudios se ha demostrado que prefieren las hojas jóvenes a las maduras (Milton, 1979, 1980; Glander, 1983; Silver *et al.*, 1998). Por ejemplo, Estrada & Coates-Estrada (1986) reporta que *Alouatta palliata mexicana* en la región de los Tuxtlas, Veracruz dedica anualmente un 36 % del tiempo de alimentación a la ingesta de hojas jóvenes, mientras que sólo dedica un 10 % a la ingesta de hojas maduras, complementariamente ocupa el 44 % de su tiempo de alimentación al consumo de frutos maduros y el 1% al consumo de flores. Probablemente se deba a que, en algunas especies, las hojas jóvenes contienen un mayor contenido proteico, así como una menor cantidad de fibra que las hojas maduras lo cual les permite procesar una mayor cantidad de alimento (Milton, 1979, 1981; Waterman, 1984). El contenido de proteína y fibra de las hojas maduras que consumen se asemejan en calidad a las hojas jóvenes (Milton, 1980; Glander, 1982, 1983).

Del mismo modo, consumir hojas de diferentes especies puede ser importante para balancear aminoácidos y/o obtener otro tipo de nutrientes, como minerales o vitaminas. Hladik *et al.* (1971), descubrieron que las distintas especies de *Ficus* presentan diferencias en el contenido de aminoácidos, tanto en hojas como en frutos y la dieta se complementa a su vez con otras especies vegetales. Nagy & Milton (1979b) concluyen que el mono aullador consume ciertas

especies vegetales para satisfacer sus requerimientos no sólo de proteína sino también de ciertos minerales como el cobre, fósforo y sodio.

La selección del alimento por los monos aulladores no sólo se puede atribuir a su calidad en cuanto a nutrientes. Glander (1982,1983), comparó los resultados químicos (para alcaloides y compuestos fenólicos) con el patrón de alimentación de *A. palliata* y comprobó que los aulladores evitaron plantas con ciertos compuestos secundarios; de igual forma, Milton (1980) sugiere que estos primates evitan las hojas de algunas familias (e.g. Anacardiaceae), que presentan ciertos compuestos tóxicos. Glander (1982,1983), demostró que las hojas jóvenes de las especies consumidas, tienen una menor proporción de compuestos secundarios y mayor cantidad de agua que las hojas maduras pertenecientes a las mismas especies vegetales, por lo que estas últimas no son consumidas por los monos aulladores. Por el contrario, Milton (1979) encontró que el contenido de toxinas en algunas especies es mayor en las hojas jóvenes, pero los monos aulladores en vez de evitarlas se alimentan de varias especies (entre cinco y seis) a la vez, para evitar consumir una cantidad significativa de alguna toxina en particular.

Un estudio del metabolismo basal en *A. palliata* realizado por Milton, *et al.*, (1979), confirma que las adaptaciones conductuales son sumamente importantes para hacer frente a dietas bajas en azúcares ya que la energía que proviene de la fermentación es limitada (del 25 al 35% de la energía diaria) en tanto que el metabolismo basal es similar al de otros mamíferos del mismo peso.

Entre las adaptaciones conductuales que adoptan los monos aulladores, se puede mencionar el patrón regular de inactividad diaria, uso de alimentos ricos en energía cuando estos se encuentran disponibles, seleccionar hojas con el mayor contenido de proteína en relación a la fibra, la eficiente localización de los recursos así como el adoptar posturas adecuadas para conservar o disipar el calor (Estrada & Coates-Estrada, 1986, Crockett & Eisenberg 1987; Serio-Silva, 1995, Milton, *et al.*, 1979; Milton, 1979,1980, 1998; Waterman, 1984).

En una recopilación de estudios, Estrada (1993) reporta que el género *Alouatta* se alimenta por lo menos de 291 especies vegetales pertenecientes a 66 familias. El uso de plantas esta especialmente enfocado en el consumo de especies pertenecientes a las familias Moraceae y Leguminosae. En particular, el género *Ficus* ocupa un porcentaje relativamente alto del tiempo que dedican los monos aulladores al consumo de sus hojas, flores y frutos (Altmann, 1959; Gaulin, *et al.*, 1980; Milton, 1980; Milton *et al.*, 1982; Estrada *et al.*, 1986, 1999; Chapman, 1987; Rylands, 1987; Serio-Silva, 1995; Silver, *et al.* 1998; Bravo & Zunino, 1998).

E. BIOLOGIA DEL GENERO *Ficus*

El género *Ficus* tiene aproximadamente unas 900 especies (Janzen, 1979), ocupan un rango muy amplio que va desde los 45° latitud N a los 35° latitud S ocupando casi cualquier tipo de hábitat, siendo mucho más abundantes en las regiones tropicales (Bronstein, 1989). Presentan muchas formas de vida leñosas (árboles perennifolios y deciduos, arbustos y epifitas) (Janzen, 1979).

Las flores sólo pueden ser polinizadas por avispas hembra de la familia Agaonidae (Hymenoptera: Chalcidoidea: Agaonidae); las avispas por su parte sólo se pueden desarrollar dentro de los siconos (inflorescencia globular) de *Ficus*, la relación es obligatoria y especie-específica (Wiebes, 1979; Janzen, 1979; Bronstein & McKey, 1989). Los siconos de las especies monoicas contienen cientos de flores femeninas con estilos de tamaño variable y presentan flores masculinas en una menor proporción (Verkerke, 1989; Frank, 1989). Las avispas entran en el sicono por medio del ostiolo (poro cubierto por bracteas), depositan el polen en las flores uniovuladas y sólo pueden ovopositar vía los estilos en los ovarios. Las flores con estilos cortos tienden a ser ovopositadas por las avispas, mientras que en las flores de estilos largos se producen generalmente las semillas viables. En promedio una planta pierde aproximadamente el 50% de sus semillas. Durante el desarrollo de la larva, esta consume el endospermo de la semilla (Janzen, 1979; Bronstein & McKey, 1989; Herre, 1989; Verkerke, 1989). Los machos

eclosionan primero e inseminan a las hembras que se encuentran todavía en el ovario. Los machos mueren dentro del sicono mientras que las hembras antes de salir recogen el polen de las flores masculinas y salen por aperturas en la pared del higo creadas por los machos o rara vez por el ostiolo expandido (Janzen, 1979). Existe sincronización en la producción de siconos dentro de un mismo árbol por lo que los siconos varían poco en el tamaño y en la proporción de avispas y semillas que se producen, aunque esto si varia considerablemente entre las cosechas (Janzen, 1979; Herre, 1989; Frank, 1989). Se cree que las avispas son atraídas a los siconos en fase receptiva por compuestos aromáticos (Bronstein, 1989).

Existe también un gran numero de especies de avispas parásitas de *Ficus*, las cuales influyen directamente consumiendo las semillas viables o matando a las avispas polinizadoras. Estas avispas no entran al sicono, sino depositan sus huevos en el interior de este, por medio de un ovopositor largó que penetra la pared del sicono (Herre, 1989). Cada especie de *Ficus* mantiene además a una comunidad de otros artrópodos y nemátodos, que podrían ser parásitos o comensales de *Ficus* (Frank, 1989).

F. CARACTERISTICAS DE *Ficus perforata*

La especie *Ficus perforata* L. es un árbol monoico, estrangulador, de 20-30m, con hojas simples, alternas, obovadas, con ápice obtuso o corto acuminado, venación secundaria poco evidente con exudado blanco, presenta dos siconos rojos por hoja. Las flores y frutos se pueden encontrar de enero a diciembre. El árbol se usa como sombra para ganado, "cerca viva" y el fruto es comestible, comúnmente se le denomina Matapalo (Ibarra-Manríquez & Sinaca-Colin, 1996).

II. - ANTECEDENTES

A. IMPORTANCIA DE LOS ESTUDIOS NUTRICIONALES EN LIBERTAD

Como se menciona anteriormente, la búsqueda y consumo de alimentos es una de las principales actividades de los primates, el comportamiento alimenticio es una parte fundamental del nicho ecológico del animal (Thorington, 1970). Es evidente que los primates seleccionan su alimento exhaustivamente y un factor de importancia crítica en la selección de un alimento de los primates, es el contenido nutricional y la manera en que sus nutrimentos y/u otros componentes químicos se complementan con otros alimentos disponibles en el hábitat. Se conoce poco acerca del papel que tienen los nutrientes presentes en las especies vegetales consumidas (Milton, 1980; Serio-Silva *et al.*, 1999). Por otro lado la mayoría de los estudios de alimentación proporcionan información acerca del tipo de alimentos consumidos y ha sido difícil medir cuantitativamente la proporción de los diferentes alimentos en la dieta de los primates de vida silvestre adicionalmente, el contenido de nutrientes, en la mayoría de los casos, no es determinado (Oftedal & Allen, 1996b; Crissey & Pribyl, 1997). Este tipo de estudios son importantes si se quieren llegar a entender ciertos aspectos de la interacción planta-animal, comprender mejor la ecología conductual de una especie, además son importantes para proveer a los primates en cautiverio una nutrición adecuada.

B. IMPORTANCIA DEL GENERO *Ficus*

Los higos silvestres (*Ficus spp.*) son considerados "recursos clave" en los bosques tropicales, estos son consumidos por un gran número de especies de aves y mamíferos. Los frutos pueden mantener a la comunidad frugívora durante los periodos de escasez, (Janzen, 1979; Terborgh, 1986; Bronstein & Hoffmann, 1987; Wrangham *et al.*, 1993; Conklin & Wrangham, 1994; Goodman *et al.*, 1997) aunque esto no se observa en todos los bosques tropicales (Gautier-Hion & Michaloud, 1989).

Se ha mostrado que el género *Ficus* juega un papel básico en la dieta de los monos aulladores (Hladik, *et al.*, 1971; Hladik, 1978; Milton *et al.*, 1982; Chapman, 1987; Serio-Silva, 1996; Bravo & Zunino, 1998). El tamaño del grupo y la densidad poblacional se ha relacionado positivamente con la densidad de árboles pertenecientes al género *Ficus* (Gaulin *et al.*, 1980). Se ha sugerido que una mayor tendencia a la frugívora en *Alouatta* es el resultado de una mayor densidad de árboles de *Ficus* en el ámbito hogareño (Serio-Silva, 1996). Estrada *et al.* (1999) sostienen que en las zonas fragmentadas, los árboles de *Ficus* han tenido un papel muy importante en el mantenimiento a corto plazo de las tropas en un hábitat perturbado.

El género *Ficus* presenta patrones fenológicos asincrónicos a nivel intraespecífico, por lo que en poblaciones grandes es probable encontrar árboles con frutos en cualquier mes del año. Los árboles llegan a producir entre 500 y 1,000,000 de frutos, que abastecen a una gran diversidad de fauna (Gaulin *et al.*, 1980; Milton *et al.*, 1982; Bronstein, *et al.*, 1990; Janzen, 1979; Bronstein & Hoffmann, 1987).

C. IMPORTANCIA NUTRICIONAL DEL GENERO *Ficus*

En cuanto a nutrientes, las generalizaciones que se han hecho son contradictorias, algunos autores reportan que los higos silvestres son de alta calidad nutricional (Janzen, 1979; Altmann, 1989; Wrangham *et al.*, 1993; Chivers, 1998), mientras que otros reportan que estos son pobres en nutrientes, sobre todo en cuanto al contenido de carbohidratos no-estructurales (Milton *et al.*, 1982; Bronstein & Hoffmann, 1987).

El aporte nutricional, por parte de frutos de *Ficus*, hacia el metabolismo de los Primates, es probable que se encuentre sobrestimado, ya que los análisis químicos se han hecho de frutos completos (excepto en Wrangham *et al.*, 1993; Conklin & Wrangham, 1994). Sin embargo, la mayor parte de las semillas pasan intactas por el tracto digestivo de los primates sin ser aprovechadas, estas son una importante fuente de lípidos y proteínas (Janzen, 1979; Milton,

1984; Waterman, 1984; Estrada & Coates-Estrada, 1986; Wrangham *et al.*, 1993; Bravo & Zunino, 1998; Serio-Silva, sin publicar).

A pesar de no utilizar la proteína y lípidos de las semillas, un aporte indirecto se debe producir del material animal alojado en el fruto o por las semillas parásitadas por avispas (Milton, 1980; Serio-Silva, 1995; Bravo & Zunino, 1998), estas si pueden ser aprovechadas en la digestión del mono aullador por lo que es necesario cuantificar su contribución en la dieta, pues no es posible basar importancia del fruto únicamente en los carbohidratos no-estructurales que proporciona (Bravo & Zunino, 1998).

III.- PREGUNTAS DE TRABAJO

- ¿Cuál es el aporte nutricional del material animal alojado en los frutos de *Ficus perforata* y que es ingerido incidentalmente por *Alouatta palliata mexicana*?
- ¿Qué aporte de nutrientes proporcionan las fracciones de frutos de *Ficus perforata* a los monos aulladores (*Alouatta palliata mexicana*)?
- ¿Cuál es la importancia nutricional del fruto de *Ficus perforata* en la dieta del mono aullador?

IV.- OBJETIVOS

Objetivo general

- Determinar el aporte nutricional de las fracciones de frutos (pulpa, semillas y materia animal) de *Ficus perforata* consumidos por una tropa de monos aulladores (*Alouatta palliata mexicana*) en la región de los Tuxtlas, Veracruz, México.

Objetivos particulares

- Evaluar si existen diferencias en el contenido de nutrientes de las fracciones de frutos aprovechados (pulpa, materia animal) en comparación con el de los frutos completos y la fracción semillas que no es aprovechada.
- Determinar el nivel energético proveniente de las fracciones de frutos de *Ficus perforata* aprovechadas por el mono aullador (*Alouatta palliata mexicana*).
- Evaluar la importancia de la proteína animal incorporado incidentalmente en la dieta de *Alouatta palliata mexicana*.

III.- PREGUNTAS DE TRABAJO

- ¿Cuál es el aporte nutricional del material animal alojado en los frutos de *Ficus perforata* y que es ingerido incidentalmente por *Alouatta palliata mexicana*?
- ¿Qué aporte de nutrientes proporcionan las fracciones de frutos de *Ficus perforata* a los monos aulladores (*Alouatta palliata mexicana*)?
- ¿Cuál es la importancia nutricional del fruto de *Ficus perforata* en la dieta del mono aullador?.

IV.- OBJETIVOS

Objetivo general

- Determinar el aporte nutricional de las fracciones de frutos (pulpa, semillas y materia animal) de *Ficus perforata* consumidos por una tropa de monos aulladores (*Alouatta palliata mexicana*) en la región de los Tuxtlas, Veracruz, México.

Objetivos particulares

- Evaluar si existen diferencias en el contenido de nutrientes de las fracciones de frutos aprovechados (pulpa, materia animal) en comparación con el de los frutos completos y la fracción semillas que no es aprovechada.
- Determinar el nivel energético proveniente de las fracciones de frutos de *Ficus perforata* aprovechadas por el mono aullador (*Alouatta palliata mexicana*).
- Evaluar la importancia de la proteína animal incorporado incidentalmente en la dieta de *Alouatta palliata mexicana*.

V. - MATERIAL

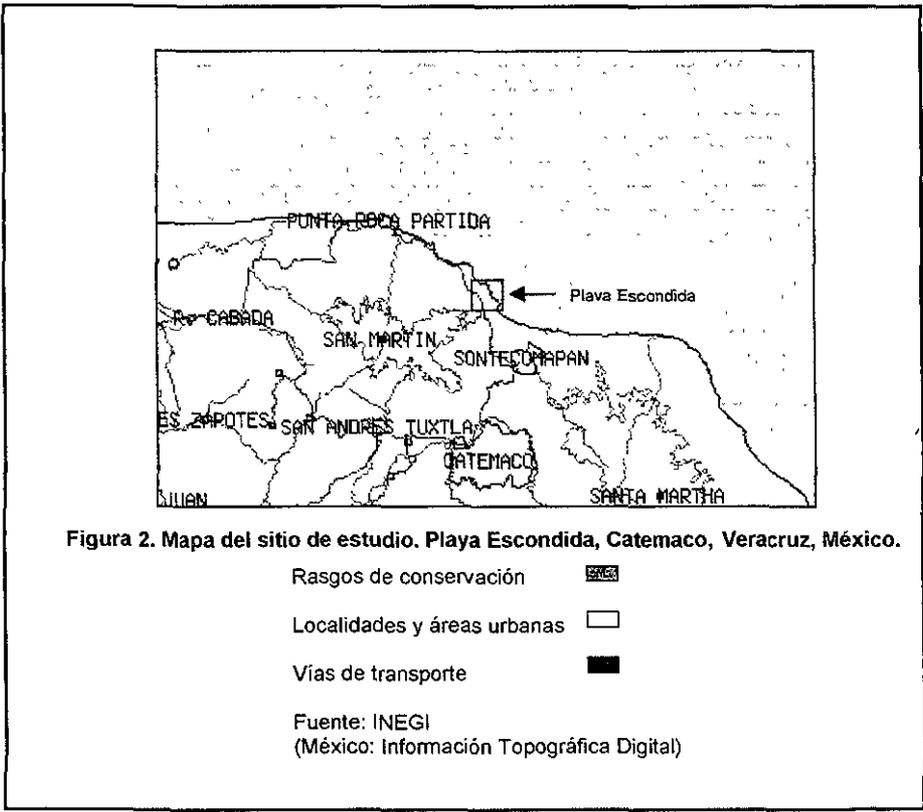
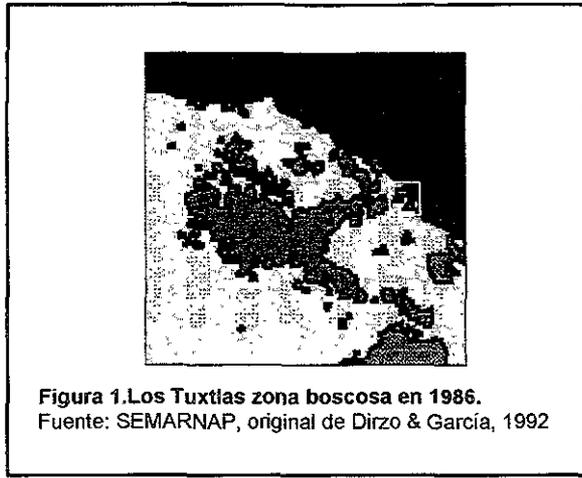
A. GRUPO DE ESTUDIO

La tropa (N=9) de monos aulladores, que llegó a alimentarse al árbol de *Ficus perforata*, estaba conformada por dos machos adultos, cuatro hembras adultas, dos juveniles y un infante.

B. SITIO DE ESTUDIO

El presente estudio se desarrolló en un fragmento de selva alta perennifolia de aproximadamente 40 ha, en la localidad de Playa Escondida en el municipio de Catemaco, Veracruz, México. Playa Escondida está localizada en los 95° 03' 06" longitud oeste y 18° 35' 30" latitud norte, con una altitud de 40 msnm (INEGI). Este fragmento forma parte de la zona núcleo de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. Todas las observaciones conductuales fueron llevadas a cabo desde la plataforma de un edificio del hotel de Playa Escondida en el manchón de selva, debido a que exactamente enfrente de este, existe un árbol de *Ficus peforata* que se encontraba en período de fructificación y fue seleccionado por los monos aulladores para su consumo.

Playa Escondida presenta el clima cálido A de tipo y subtipo Am, de acuerdo con el sistema de clasificación climática de Koeppen modificada por García (1981). Este clima está caracterizado por presentar una temperatura media anual mayor a los 22°C y la media del mes más frío superior a los 18°C, el clima es cálido húmedo con lluvias concentradas en el verano y con influencia de monzón. La temperatura media anual presenta valores entre los 24° y 26°C, la temperatura máxima externa alcanza valores entre los 34 ° y 36°. La precipitación anual presenta valores entre los 3000 y 4000mm (Soto & Gama, 1997).



VI. - METODO

A. COLECTA Y PROCESAMIENTO DE FRUTOS

Se recolecto el mayor numero de frutos posibles en el estado de madurez en el que fueron consumidos por los monos y estos corresponden al mismo árbol en donde se alimentaron.

1. Obtención de peso húmedo y seco de frutos completos

Del volumen total de frutos colectados durante el periodo de fructificación (2Kg), se peso una muestra al azar (N = 1500) en campo para determinar el peso húmedo promedio de los frutos. Posteriormente una vez que la muestra de frutos completos (N= 1500) se secó (24Hrs. a 50°C), se calculo la Materia Seca.

2. Separación de material para los análisis químicos

Los frutos se pusieron a secar al sol y posteriormente se depositaron en bolsas de papel estraza para transportarlos a México, D.F. Por facilidad, las fracciones "materia animal", semillas y pulpa se separaron en seco. Primero se extrajo la "materia animal" (larvas y avispas) con la ayuda de un microscopio estereoscópico hasta alcanzar una cantidad de 3 gr. Posteriormente se separaron las semillas de la pared del fruto y esta fracción fue tamizada (0.4mm) con el fin de eliminar la mayor parte de la pulpa que rodea a las semillas y a las avispas que pudieran haber pasado desapercibidas. Se procesaron los frutos hasta obtener un peso de 100 gr. para las fracciones pulpa y semillas.

B. CARACTERISTICAS DEL FRUTO

Se midieron con un vernier electrónico el largo y el ancho de una muestra al azar de 100 frutos. Se calculó el porcentaje de pulpa, semillas y "materia animal" separando meticulosamente las fracciones, con el método previamente descrito, de tres tratamientos de 40 frutos cada uno. Posteriormente fueron pesadas en una balanza digital de gran precisión.

C. ANALISIS QUIMICOS:

Los análisis de frutos completos, pulpa y semillas fueron realizados por el laboratorio de análisis para alimentos de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia (FMVZ) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) en México, D.F.

Los análisis de proteína y lípidos de la materia animal fueron realizados por el Laboratorio de Alta Tecnología (LATEX), de la Universidad Veracruzana en Xalapa, Veracruz.

- Todos los análisis fueron realizados por duplicado, excepto para determinación los lípidos en la fracción de "materia animal".
- Los métodos utilizados para el análisis proximal son los sugeridos por la A.O.A.C. (1990)

PREPARACION DE LA MUESTRA:

Las muestras fueron procesadas en un molino con criba de 1 mm. Debido a que las semillas pasaron intactas por este tamiz, la muestra de frutos completos y semillas fue molida con criba de menor apertura (0.5 mm) únicamente para la determinación del extracto etéreo, ya que la testa de las semillas no permite la entrada del éter para la extracción de grasa. En total se obtuvo un peso de 100 gr. (secadas en el campo) para cada una de las fracciones (semillas, pulpa y frutos). Estas fueron secadas en horno de aire forzado a 50°C por 24 hrs.

1. ANALISIS QUIMICO PROXIMAL

a. CENIZAS (CEN):

Se pesó una muestra de dos gramos y se calcina en una mufla precalentada a 550-600°C por 24 horas. El residuo representa la materia mineral.

b. EXTRACTO ETEREO O GRASA CRUDA (EE):

Se colocaron cuatro gramos de muestra en un dedal de papel filtro en un aparato Soxhlet para extraer la grasa cruda con éter dietílico anhidro o éter de petróleo, durante cuatro horas. Se evaporó el éter residual a baja temperatura, posteriormente se seca el residuo a 100°C por 30 minutos. La pérdida de peso representa la grasa cruda.

c. PROTEINA CRUDA (PC):

Se determinó mediante el método Kjeldhal, este método determina el nitrógeno total en forma de amonio (Robbins, 1993). Una muestra de un gramo fue colocada en el matraz Kjeldhal y la materia orgánica fue digerida con H_2SO_4 concentrado con una mezcla de selenio y sulfato de cobre como catalizadores. Mediante este procedimiento el nitrógeno se convierte en sulfato de amonio, la solución fue enfriada y se adicionó NaOH, el amoniaco (NH_3) producido se destilo y se colecto en una solución de ácido bórico al 4% con un indicador, se titulo con una solución de 0.1 N de HCl hasta el cambio de color del indicador. El nitrógeno total se multiplico por 6.25 para estimar el contenido de proteína. Milton & Dintzis (1981) sugieren que un factor de conversión de 4.4, este da una estimación mas aproximada al contenido de proteína en frutos y hojas de *Ficus* y de otras especies tropicales. Sin embargo para poder comparar con otros estudios se decidió utilizar el factor de conversión tradicional.

d. FIBRA CRUDA (FC):

Se pesaron dos gramos de muestra seca y desgrasada, se hirvió 30 minutos con una solución de ácido sulfúrico al 1.25%, se lavó y posteriormente la muestra se hirvió con una solución de hidróxido de sodio al 1.25% por 30 minutos. El residuo fue secado y pesado, luego calcinado a $600^\circ C$ por 30 minutos. La materia orgánica insoluble se reporto como la fibra cruda.

e. CARBOHIDRATOS NO ESTRUCTURALES (CNE):

Se determinó por diferencia, restando de cien los porcentajes de humedad, cenizas, extracto etéreo, proteína cruda y fibra neutro detergente (Calvert, 1985). Se utilizó para este cálculo el valor la fibra neutro detergente en vez de la fibra cruda convencionalmente utilizado, debido a que el análisis de fibra cruda subestima el contenido de fibra, ya que durante el proceso se pierde cierta cantidad de celulosa, hemicelulosa y lignina (Van Soest, 1980).

2. VAN SOEST:

a. FIBRA NEUTRO DETERGENTE (FND):

La Fibra Neutro Detergente fue determinada mediante el método propuesto por Van Soest & Robertson (1985). El método consiste en solubilizar el contenido citoplasmático mediante una solución de lauril sulfato de sodio y EDTA a un pH de 7.0. El tratamiento igualmente remueve pectinas, un componente de la pared celular. El residuo está formado principalmente por celulosa, hemicelulosa y lignina, así como componentes menores de la pared celular como proteína, nitrógeno, minerales y cutina (Van Soest, 1980).

El residuo fue calcinado a 525°C por 3 horas y la pérdida de peso corresponde a las paredes celulares libres de cenizas.

b. FIBRA ACIDO DETERGENTE (FAD):

La Fibra Acido Detergente fue determinada mediante el método propuesto por Van Soest & Wine (1968). Una solución de bromuro cetyl trimetil amonio y ácido sulfúrico (1N) disuelve principalmente hemicelulosa y proteínas en el citoplasma y unidas a la pared celular. Se recupera celulosa, lignina, cutina y cenizas insolubles en ácido (silicio) (Van Soest, 1980). La diferencia entre de la fibra neutro detergente fibra ácido detergente da una estimación del valor de hemicelulosa.

c. LIGNINA (LIG) Y CELULOSA (CEL):

El residuo de la fibra ácido detergente fue utilizado para la determinación de lignina y celulosa mediante el tratamiento con permanganato de potasio (Goering & Van Soest 1970). El permanganato de potasio oxida y remueve la lignina, esta se calcula con base en la pérdida en peso original de la fibra obtenida por el método de fibra detergente ácido (Robbins, 1993). *La muestra procedente de la determinación de lignina se calcinó a 525 °C por tres horas, la pérdida de peso equivale al contenido de celulosa.*

3. CALCIO (Ca) Y FOSFORO (P) (MÉTODO DE LA A.O.A.C. 1990):

A las cenizas se le agregan 40 ml de ácido clorhídrico (1+3) y unas gotas de ácido nítrico (HNO_3), y se calentó a ebullición. Se aforó a 100 ml, antes de la determinación de calcio y fósforo.

Para la determinación del calcio se utilizó el método volumétrico, que consiste en los siguientes pasos:

Se transfirieron 50 ml de la solución y se agregó rojo de metilo y NH_4OH hasta obtener un color café-naranja. Se añadió indicador hasta que la solución viró al rosa. Se diluyó nuevamente y se añadió 10 ml de solución de oxalato de amonio. Se dejó reposar toda una noche y posteriormente se filtró el precipitado con NH_4OH (1+50). Al precipitado se le agregó agua y ácido clorhídrico (1+ 3) y se tituló con KMO_4 hasta alcanzar un color rosado. Se corrigió por determinación en blanco para calcular el porcentaje de calcio.

A la solución de cenizas y ácido clorhídrico, se le añadió solución de molibdo-vanadato para la determinación de fósforo, se aforó con agua a 100 ml, se homogeneizó y se dejó reposar, posteriormente se determina la densidad óptica a 400 nm en un espectrofotometro. Para obtener el porcentaje de fósforo en la muestra, se comparó el valor de densidad óptica con una curva patrón.

D. CORRECCION DE LOS VALORES NUTRICIONALES Y DE ENERGÍA METABOLIZABLE

Para corregir el efecto de dilución de las semillas, se multiplicaron los valores nutricionales de las fracciones "pulpa" y "materia animal" por el porcentaje que representan estos del fruto completo (Conklin & Wrangham, 1994). Se comparan de igual forma estos valores con los del fruto completo obteniendo así, el porcentaje que representa la fracción disponible del fruto completo y el porcentaje de la concentración de nutrientes que se esta sobrestimando debido al tratamiento de las semillas como disponibles en la digestión, en los análisis del fruto completo, esta ultima formula se tomo de Wrangham *et al.*, (1993) y se modifico para incluir la fracción

“materia animal”. Por otro lado, se calculo la energía metabolizable de la forma tradicional a partir de los resultados obtenidos para Proteína Cruda, Extracto Etéreo y la estimación de los Carbohidratos No Estructurales: $[9 \text{ Kcal/gr} \times (\text{EE}) + 4 \text{ Kcal} \times (\text{CP} + \text{CNE})]$. Asimismo se obtuvo una estimación de la energía que están obteniendo los monos aulladores del proceso de fermentación, para ello fueron utilizados los coeficientes de digestibilidad de fibras obtenidos para *A. palliata* por Milton *et al.*, 1980. La formula para este calculo se obtuvo de Conklin & Wrangham (1994).

E. OBSERVACIONES CONDUCTUALES

Del 14 al 21 de Julio del 2000 se registró el consumo de frutos en un árbol de *Ficus perforata* seleccionado por individuos de *Alouatta palliata mexicana* en cada clase sexo - edad (MA= macho adulto, HA= hembra adulto e INM= inmaduro) los cuales eran claramente identificables por su tamaño y características fisonómicas. Este muestreo conductual se realizó mediante una regla de muestreo Animal-Focal (Altmann, 1974) con regla de registro temporal uno-cero (Martin & Bateson, 1986), alternando 10 minutos para cada clase sexo-edad que se encontraba alimentándose en el árbol de *Ficus perforata*. Se alternó también de manera individual cuando se podía reconocer al individuo, la información fue anotada en una ficha de registro (Figura 3). Se consideraron únicamente los focales en los que se presentaron registros de alimentación de frutos, las conductas que se consideraron como indicadores de la alimentación fueron: búsqueda en el mismo árbol, recolecta, ingestión o masticación de frutos de *Ficus perforata*. Para cada focal, durante el intervalo de muestreo de un minuto, se registró la tasa de alimentación. Esta se define esta como el número de frutos consumidos en un minuto (Wrangham *et al.* 1993). El registro de la tasa de alimentación estuvo sujeto a la visibilidad en el momento de las observaciones. Se calculó el número total de frutos consumidos durante cada focal a partir de la tasa de alimentación y el tiempo de alimentación. Para fines del análisis, el periodo completo de observación (07-19 hrs.) fue dividido en 3 periodos de cuatro horas cada uno (Periodo1=0700-

1000; Periodo 2= 1100-1400 hrs.; Periodo 3 = 1400-1800 hrs.). Debido a que los monos presentaron periodos de descanso prolongados, generalmente a media mañana, se aprovecho este tiempo para la colecta de frutos. Las observaciones conductuales fueron realizadas con el objetivo de contar con material de apoyo para el presente trabajo.

Hora de inicio de muestreo _____ Hora final _____

Fecha _____ Sitio de estudio _____ Observador _____

Focal	Horario	Actividad	No. Frutos
HA	7:00	A	21
	01	A	17
	02	A	-
	03	A	-
	04	A	18
	05	D	-
	06	D	-
	07	D	-
	08	A	23
	09	A	-
INM	7:10	A	22
	11	A	12
	12	A	5

Figura 3. Ficha de registro. Ejemplo del registro de datos de las observaciones del consumo de frutos de *Ficus perforata* por parte de los monos aulladores (*A. palliata mexicana*). Simbología: A= Alimentación; D=Descanso; Ha= Hembra adulta; INM= Inmaduro.

F. CONSUMO DE FRUTOS

Se estimo el consumo de frutos de *Ficus perforata*, dividiendo el total de frutos consumidos entre el numero de días en los que fueron consumidos. Se calculó para cada una de las clase sexo-edad y consumo para todo el grupo. El numero de frutos fue multiplicado por el peso promedio de los frutos en seco, para obtener así el consumo de materia seca y a partir de este ultimo valor se estimo el aporte diario en gramos de proteína, lípidos, carbohidratos, calcio, fósforo y energía metabolizable. Se obtuvieron estos valores tanto para la fracción disponible (pulpa y materia

animal) como para el fruto completo. Cabe tomar en cuenta, que debido a que no se tienen observaciones conductuales más precisas (eg. porcentaje del tiempo dedicado a las distintas actividades, así como el porcentaje dedicado a la alimentación de hojas y frutos) sólo se reporta la cantidad de frutos que se les observó consumir en el momento en el que fueron llevadas a cabo las observaciones conductuales.

G. ANALISIS ESTADISTICO

Se llevo a cabo un análisis de varianza, mediante un modelo lineal generalizado (GLIM 4) (Crawley, 1993) y se examinó si existen diferencias en el consumo entre las distintas clases sexo-edad, periodo de consumo así como entre su interacción. La distribución de los datos fue de tipo Poisson y debido a que los datos para cada clase sexo-edad mostraron una gran disparidad, estos fueron estandarizados con la ayuda de dicho programa (GLIM estandariza disminuyendo la varianza entre los factores interactuantes)(Francis *et al.*, 1993). Finalmente se examinó si existen diferencias entre los valores de los nutrientes de las fracciones pulpa y semillas mediante la prueba estadística t de Student, esta última fue realizada mediante el paquete estadístico SPSS 8.0 para Windows.

VII. - RESULTADOS

A. CARACTERISTICAS DEL FRUTO DE *Ficus perforata*

Los frutos miden en promedio $6.09 \text{ mm} \pm 0.53$ de largo y $6.57 \text{ mm} \pm 0.58$ de ancho ($n=100$). El fruto fresco pesa en promedio $0.13 \text{ g} \pm 0.013$ y el peso promedio de los frutos secos es de $0.04 \text{ g} \pm 0.0016$ ($n=1500$). En promedio la pulpa representa el $54.00 \pm 5.65 \%$ ($n=120$), del total del peso del fruto, mientras que la fracción de las semillas representa el $44.66 \pm 5.17\%$ ($n=120$) y la "materia animal" el $1.34 \pm 0.82\%$ ($n=120$).

animal) como para el fruto completo. Cabe tomar en cuenta, que debido a que no se tienen observaciones conductuales más precisas (eg. porcentaje del tiempo dedicado a las distintas actividades, así como el porcentaje dedicado a la alimentación de hojas y frutos) sólo se reporta la cantidad de frutos que se les observó consumir en el momento en el que fueron llevadas a cabo las observaciones conductuales.

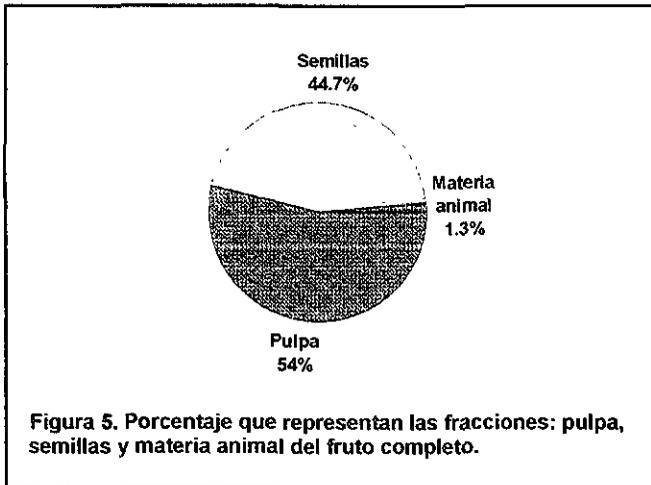
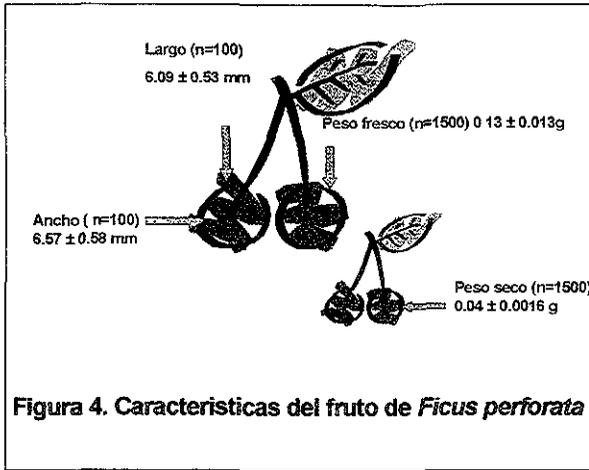
G. ANALISIS ESTADISTICO

Se llevo a cabo un análisis de varianza, mediante un modelo lineal generalizado (GLIM 4) (Crawley, 1993) y se examinó si existen diferencias en el consumo entre las distintas clases sexo-edad, periodo de consumo así como entre su interacción. La distribución de los datos fue de tipo Poisson y debido a que los datos para cada clase sexo-edad mostraron una gran disparidad, estos fueron estandarizados con la ayuda de dicho programa (GLIM estandariza disminuyendo la varianza entre los factores interactuantes)(Francis *et al.*, 1993). Finalmente se examinó si existen diferencias entre los valores de los nutrientes de las fracciones pulpa y semillas mediante la prueba estadística t de Student, esta última fue realizada mediante el paquete estadístico SPSS 8.0 para Windows.

VII.- RESULTADOS

A. CARACTERISTICAS DEL FRUTO DE *Ficus perforata*

Los frutos miden en promedio $6.09 \text{ mm} \pm 0.53$ de largo y $6.57 \text{ mm} \pm 0.58$ de ancho ($n= 100$). El fruto fresco pesa en promedio $0.13 \text{ g} \pm 0.013$ y el peso promedio de los frutos secos es de $0.04 \text{ g} \pm 0.0016$ ($n=1500$). En promedio la pulpa representa el $54.00 \pm 5.65 \%$ ($n=120$), del total del peso del fruto, mientras que la fracción de las semillas representa el $44.66 \pm 5.17\%$ ($n=120$) y la "materia animal" el $1.34 \pm 0.82\%$ ($n=120$).



B. ANALISIS QUIMICOS

1. FRACCIONES: "PULPA", "SEMILLAS" Y "MATERIAL ANIMAL"

Se colectaron para los análisis nutricionales un total de 2 Kg de frutos (peso fresco). Los análisis químicos de las fracciones muestran que la fracción "materia animal" contiene el mayor porcentaje de proteína cruda y extracto etéreo, el 32.84 % y el 22.2 % respectivamente. La fracción "pulpa" por su parte presenta el 6.31% de proteína cruda y 5.38% de extracto etéreo y para la fracción "semillas" el valor de proteína cruda y extracto etéreo es de 5.45% y el 12.63 % respectivamente. El porcentaje de cenizas es parecido en las dos fracciones, el 8.14% para la fracción "pulpa" y el 8.11% para la fracción "semillas". El contenido de carbohidratos no estructurales es mayor en la fracción "pulpa" (39.29%), la fracción semillas presenta únicamente el 12.39% (Cuadro1).

La fracción "semillas" presenta un mayor porcentaje de fibra neutro detergente (61.42%) que la fracción "pulpa" (40.88%). Igualmente el valor de celulosa y hemicelulosa es mayor en la fracción "semillas" (37.42% y 6.5% respectivamente), que en la fracción "pulpa" (15.92% y 5.66% respectivamente), sin embargo el porcentaje de lignina es mayor en la fracción "pulpa" (18.46%) en comparación con la fracción "semillas" (17.16%) (Cuadro 1).

La fracción "pulpa" contiene el 1.88% calcio y el 0.17% de fósforo, mostrando por lo tanto una relación de Calcio:Fósforo de 11:1. La fracción "semillas" Por otro lado contiene el 1.96% de calcio y el 0.13% de fósforo lo que representa una relación Calcio:Fósforo de 15:1 (Cuadro 1).

Existen diferencias entre las fracciones "pulpa" y "semillas" para los valores de proteína ($t = 22.55$, $df=1$, $p=0.028$), extracto etéreo ($t=-57.0$, $df=1$, $p = 0.011$), fibra cruda ($t=-452$, $df=1$, $p=0.001$), fibra neutro detergente ($t= -54.05$, $df=1$, $p=0.012$) y celulosa ($t=-153.57$, $df=1$, $p=0.004$) y no se encontraron diferencias entre estas dos fracciones para la lignina y las cenizas ($p>0.05$).

Cuadro 1. Análisis químico proximal y de Van Soest (pulpa, semillas y materia animal y fruto completo) de frutos de *Ficus perforata*

FRACCIONES:	Fr C	PULPA	SEMILLAS	MATERIA ANIMAL
%	100	54.0 ± 5.65	44.66 ± 5.17	1.34 ± 0.82
Nutrientos				
H ₂ O %	68.81	---	---	---
MS%	31.19	---	---	---
PC %	5.95 ± 0.01	6.31 ± 0.01	5.45 ± 0.07	32.84 ± 2
EE %	10.48 ± 0.35	5.38 ± 0.35	12.63 ± 0.17	22.2
CEN %	7.62 ± 0.15	8.14 ± 0.2	8.11 ± 0.18	---
FND%	48.98 ± 1.33	40.88 ± 0.91	61.42 ± 1.44	---
FAD%	41.80 ± 2.09	35.22 ± 0.71	54.92 ± 0.06	---
CEL%	24.94 ± 0.71	15.92 ± 0.23	37.42 ± 0.03	---
Hcl%	7.18	5.66	6.50	---
LIG%	16.72 ± 1.44	18.46 ± 0.68	17.16 ± 0.21	---
CNE %	26.97	39.29	12.39	---
Ca%	1.48	1.88	1.96	---
P %	0.16	0.17	0.13	---
EM (Kcal/gr)	2.26	2.31	1.85	3.31

Todos los valores, excepto el de humedad están expresados en porcentajes promedio en base seca.

% = Porcentaje que representa cada una de las fracciones del valor total (fruto completo) Fr C = Fruto Completo

H₂O= Humedad; PC= Proteína Cruda; EE= Extracto Etéreo; CEN= Cenizas; FND= Fibra Neutro Detergente; FAD= Fibra Acido Detergente; CEL= Celulosa; Hcl= Hemicelulosa; Lig= Lignina; CNE = Carbohidratos No Estructurales = 100 - (CP+EE+FND); EM= Energía Metabolizable = (9 kcal / gr x EE) + 4kcal /gr x (CP+ CNE)

2. FRACCION DISPONIBLE

Los valores nutricionales corregidos (debido al efecto de dilución de las semillas), se presentan en el cuadro 2. Tomando en cuenta que las semillas no son digeridas, el porcentaje de proteína del fruto completo disminuye a un 3.85 %; el de lípidos a un 3.21% y el de carbohidratos no estructurales a un 21.22%. El valor de energía metabolizable disminuye a 1.29 Kcal/gr. Tomando en cuenta los coeficientes de digestibilidad de celulosa y hemicelulosa para mono aullador, este valor incrementa a 1.57 Kcal/gr. Por lo anterior, todos los valores nutricionales se encuentran sobrestimados (ver cuadro 3); desde el 27.12% para los carbohidratos no estructurales, hasta el 226.48 % para el extracto etéreo. Debido a que las semillas son ingeridas, mas no digeridas se

consideró a la fracción semillas como fibra (Wrangham, *et al.*, 1993), por lo que este es el único valor que se encuentra subestimando en el análisis del fruto completo.

La materia animal aporta el 0.44% de proteína cruda, esto representa el 11.43 % de la fracción disponible y el 7.4 % del fruto completo, mientras el extracto etéreo de la materia animal contribuye con el 0.3 % esto representa el 9.35 % de la fracción disponible y el 2.86 % del fruto completo.

Cuadro 2. Corrección de los valores nutricionales de las fracciones disponibles debido al efecto de dilución de las semillas ingeridas que no son digeridas y calculo de la energía obtenida mediante el proceso de fermentación por parte de los monos aulladores (*A. palliata mexicana*)

NUTRIMENTOS	Putpa	Materia Animal	Fracción Disponible
PC %	3.41	0.44	3.85
EE %	2.91	0.30	3.21
CNE %	21.22	---	21.22
CEL %	8.60	---	8.60
HCEL %	3.06	---	3.06
a) EM (Kcal/gr)	1.25	0.04	1.29
b) EM (Kcal/gr)	1.54	---	1.54
c) EM (Kcal/gr)	1.57	---	1.57

PC= Proteína Cruda; EE= Extracto Etéreo; FND= Fibra Neutra Detergente; CNE = Carbohidratos No Estructurales; Cel= Celulosa; HCEL= Hemicelulosa; EM = Energía Metabolizable.

Los valores de PC, EE, CNE, CEL y HCEL han sido multiplicados por el porcentaje promedio de la pulpa y materia animal

a) No toma en cuenta la digestibilidad de la fibra (celulosa y hemicelulosa)

b) Toma en cuenta la digestibilidad de la fibra (celulosa y hemicelulosa). Coeficiente de digestibilidad de una dieta a base de hojas. Para la celulosa el coeficiente es de 67% y, para la hemicelulosa del 63%. (Milton, *et al.* 1980) Se multiplica por 3.3 en vez de 4 Kcal/gr, debido a que de cada 36 ATP, 6 se utilizan en el proceso de fermentación.

c) Toma en cuenta la digestibilidad de la fibra (celulosa y hemicelulosa), estos valores se tomaron del fruto completo y el coeficiente de digestibilidad corresponde al de la dieta a base de frutos. Para la celulosa el coeficiente de digestibilidad es de 29% y para la hemicelulosa del 18% (Milton *et al.*, 1980). Se multiplica por 3.3 en vez de 4 Kcal/gr, debido a que de cada 36 ATP, 6 se utilizan en el proceso de fermentación.

Cuadro 3. Porcentaje que representa la fracción disponible del fruto completo y cambio aparente en la concentración de nutrimentos.

NUTRIMENTOS	FrC	FD	% del FrC (A)	% (FrC-FD)/FD (B)
P.C.%	5.95	3.85	64.71	54.55
E.E.%	10.48	3.21	30.63	226.48
CEN%	7.62	4.40	57.74	73.36
FND %	48.98	22.08	45.07	121.83
CNE %	26.97	21.22	78.68	27.12
Ca%	1.48	1.02	68.92	45.10
P%	0.16	0.09	56.25	77.78
EM (Kcal/gr)	2.26	1.29	57.08	75.26
FND (P+S) %	48.98	66.74	136.26	-26.61

(A) Porcentaje que representan los principales nutrimentos de las fracciones de los valores del fruto completo

(B) Cambio aparente en la concentración de nutrimentos resultado de tratar a las semillas como disponibles en la digestión

FrC= Fruto Completo; FD= Fracción Digestible; S= Semillas

% (FrC-FD)/FD =Formula de Wrangham *et al.*, 1993 modificada para incluir la fracción "materia animal"

FND P+S = Fibra Neutro Detergente de pulpa, incluyendo a la fracción "semillas" como fibra (100%), ya que

estas son ingeridas, mas no digeridas.

C. OBSERVACIONES CONDUCTUALES

En total se registraron para todo el grupo 52 focales. Existen diferencias en el consumo de frutos entre las distintas clase sexo- edad ($\chi^2 = 6.206$, $df=2$, $p = 0.0449$) y entre los diferentes periodos ($\chi^2 = 9.267$, $df=2$, $p= 0.0097$), sin embargo no se obtuvo ninguna diferencia en la interacción periodo ves. clase ($\chi^2 = 4.983$, $df=4$, $p=0.289$).

Las hembras adultas consumieron el mayor numero de frutos (2012 ± 79 , $n=21$) mientras que los machos presentan el menor consumo de frutos (591 ± 33 , $n=14$). En el periodo 3 (15-18hrs.) se registra el mayor consumo por parte de los monos (1734 ± 96 , $n= 15$) y el menor consumo se registra en el periodo 2 (11-14 hrs.) (677 ± 33 , $n=10$).

Cuadro 4. Consumo de frutos de *Ficus perforata* por parte de los monos aulladores (*A. palliata mexicana*) de las diferentes clases (sexo-edad) en tres diferentes periodos del día.

PERIODO	GRUPO (N=52)	MA (N=13)		HA (N=21)		INM (N=18)	
		TOTAL	Promedio Focal	TOTAL	Promedio focal	TOTAL	Promedio focal
1 (07-10 HRS.)	1543 ± 43	166 ± 14	24 ± 14	753 ± 34	68 ± 34	624 ± 55	69 ± 55
2 (11-14 HRS.)	677 ± 33	204 ± 5	102 ± 5	132 ± 40	66 ± 40	340 ± 31	57 ± 31
3 (15-18 HRS.)	1734 ± 96	221 ± 26	55 ± 26	1127 ± 111	141 ± 111	387 ± 104	129 ± 104
TOTAL	3954 ± 66	591 ± 33	---	2012 ± 79	---	1351 ± 60	---

MA= Macho Adulto, HA= Hembra Adulta; INM= Inmaduro; N= Numero de registros para cada categoría. Promedio Focal: Promedio de frutos consumidos durante un periodo de 10 min.

D. APOORTE DE NUTRIENTES EN GRAMOS Y TASAS DE ALIMENTACION

El aporte diario de materia seca, lípidos y proteínas que aporta el consumo de frutos de *F. perforata* estimado a partir de los datos para cada clase (sexo- edad) y para de todo el grupo, así como lo que representa este consumo de los requerimientos nutricionales diarios de *A. palliata mexicana*, se muestra en las cuadros 8 y 9.

Las hembras consumieron los frutos a una tasa de alimentación de 0.49 ± 0.3 gr/min, mientras que los machos consumieron los frutos a una tasa de 0.37 ± 0.17 gr/min y los juveniles a una tasa de 0.39 ± 0.23 gr/min. Los valores de probabilidad asociados con la prueba t de Student nos indican que no existen diferencias significativas entre las diferentes clases (sexo-edad) para las tasas de alimentación ($p > 0.05$). Si se presentaron diferencias ($p = 0.001$) entre las clases Macho Adulto vs. Hembra Adulta y Macho Adulto vs. Inmaduros ($p = 0.005$), para el tiempo de alimentación (minutos de alimentación) de frutos de *Ficus perforata* (Cuadro 10).

Cuadro 5. Estimación del consumo y aporte diario de nutrientes de los frutos de *Ficus perforata* y el porcentaje que esto representa de los requerimientos nutricionales de los monos aulladores (*A. palliata mexicana*) de las diferentes clases(sexo-edad) *

	PROMEDIO (gr/día)	R.MA %	R.HA %
MS	22.76 ± 8.59	5.95	7.95
PC	0.87	0.23	0.31
EE	0.72	---	---
CNE	4.83	---	---
Ca	0.23	21.55	28.79
P	0.02		
EM (KCAL + FERM)	35.74	5.88	7.86

* Estimación del consumo diario de frutos a partir de los datos conductuales de todo el grupo
Calculo a partir de los datos del cuadro 3

MA= Macho Adulto; HA= Hembra Adulta; INM= Inmaduro; % R. = Porcentaje que representa el consumo, de los requerimientos nutricionales de cada clase (sexo-edad); EM= Energía Metabolizable; Kcal= Kilocalorías; (Kcal + Ferm) = Kilocalorías incluyendo lo que obtienen los monos (*A. palliata*) a partir del proceso de fermentación. Peso Promedio de los machos (7.15 Kg) y de las hembras adultas (5.35 Kg)
Fuentes para los Requerimientos Nutricionales: Milton, 1979, 1998; Nagy & Milton, 1979a; 1979b; Milton & McBee, 1983 Requerimientos de Calcio: Portman, 1970 Pesos Promedio MA: 7.15 y HA: 5.35 (Ford, 1994).

Tabla 6. Estimación del consumo y aporte de nutrientes de los Frutos de *Ficus perforata* y el porcentaje que esto representa de los requerimientos nutricionales de los monos aulladores (*A. palliata*) de las diferentes clases (sexo-edad) *

	MATERIA SECA CONSUMIDA					
	MA	d.e. (n=4)	HA	d.e. (n=7)	INM	d.e. (n=6)
PROMEDIO POR DÍA (GR /DÍA)	5.95	3.72	11.58	10.83	9.07	8.66
PERIODO DE FRUCTIFICACIÓN (GR)	23.82	---	81.08	---	54.43	---

	PC			EE			CNE			CA			P			KCAL + (FERM.)		
APORTE DE LA FRACCIÓN DISPONIBLE																		
	MA	HA	INM	MA	HA	INM	MA	HA	INM	MA	HA	INM	MA	HA	INM	MA	HA	INM
PROMEDIO POR DÍA (GR/DÍA)	0.23	0.44	0.35	0.19	0.37	0.29	1.26	2.46	1.92	0.06	0.12	0.09	0.02	0.01	0.01	9.35	18.19	14.24
PERIODO DE FRUCTIFICACIÓN (GR)	0.91	3.11	2.09	0.76	2.58	1.73	5.05	17.20	11.55	0.24	0.82	0.55	0.02	0.07	0.05	37.39	127.3	85.46
APORTE DEL FRUTO COMPLETO																		
PROMEDIO POR DÍA (GR/DÍA)	0.35	0.69	0.54	0.62	1.21	0.95	1.61	3.12	2.45	0.35	0.17	0.13	0.04	0.02	0.01	15.12	29.42	23.04
PERIODO DE FRUCTIFICACIÓN (GR)	1.42	4.82	3.24	2.50	8.50	5.70	6.42	21.87	14.68	0.09	1.20	0.81	0.01	0.13	0.09	60.50	205.95	138.25

	MA	HA	% R MA	% R.HA
PESO P.	7.15	5.35		
MS	382.53	288.23	1.56	4.05
PC	23.60	17.66	0.97	2.52
Ca	1.07	0.80	5.64	14.65
EM (Kcal)	607.75	454.75	1.54	4.00

* Estimación del consumo de frutos a partir de los datos conductuales de cada una de las clases (sexo-edad) Cálculo a partir de los datos de la tabla 3

MA= Macho Adulto; HA= Hembra Adulta; INM= Inmaduro D.E. = Desviación estándar; % R. = Porcentaje que representa el consumo, de los requerimientos nutricionales de cada clase (sexo-edad); Kcal= Kilocalorías; Kcal + (Ferm.) = Kilocalorías incluyendo lo que obtienen los monos a partir del proceso de fermentación. MS=Materia Seca; PC= Proteína Cruda; Ca =Calcio; P= Fósforo, EE= Extracto Etéreo; CNE=Carbohidratos no estructurales; Peso P.= Peso Promedio de los monos aulladores (*A. palliata*); Requerimientos Nutricionales Fuentes: Milton, 1979, 1996; Nagy & Milton, 1979b; Milton & McBee, 1983 Requerimientos de Calcio: Portman, 1970; Pesos Promedio MA y HA: Ford, 1994.

Cuadro 7. Datos de Alimentación: Tasas de consumo y total de minutos registrados

	MA	HA	INM	p (MA VS HA)	p (MA VS INM)	p (HA VS INM)
Min de Alim	59 ± 2	158 ± 2	136 ± 3	0.001	0.005	n.s.
TA fr/ min	9.2 ± 4.2	12.1 ± 7.4	9.6 ± 5.6	n.s.	n.s.	n.s.
TA gr/ min	0.37 ± 0.17	0.49 ± 0.3	0.39 ± 0.23	n.s.	n.s.	n.s.

Min de Alim = Minutos de Alimentación registrados para el consumo de frutos de *Ficus perforata*

TA fr/ min = Tasa de Alimentación en frutos por minutos

TA gr/min = Tasa de Alimentación en gramos de Materia Seca por minuto

p = probabilidad asociada a la prueba t de Student; n.s. = no significativo

VIII. - DISCUSION

A. ANALISIS QUIMICOS (PULPA VS SEMILLAS)

La pulpa de *Ficus perforata*, analizada en el presente estudio, al igual que en el estudio de Wrangham *et al.* (1993), presenta una mayor concentración de carbohidratos y energía que las semillas. Por otro lado, la fracción semillas presenta una mayor concentración de lípidos y componentes de la pared celular (celulosa y hemicelulosa) comparándola con la pulpa. A diferencia de los resultados obtenidos por este autor, la pulpa presenta mayor concentración de proteína, mientras que los valores para cenizas no mostraron diferencias significativas entre las dos fracciones. Es probable que Wrangham *et al.*, (1993) no encontrara diferencias significativas en la concentración de proteína, debido a que en la fracción semillas se encontraba incluida la materia animal. El aporte de materia animal puede llegar a ser importante, sobretodo si las diferencias entre las fracciones no son grandes. Aunque también es importante notar que en el estudio de Wrangham *et al.*, 1993 se analizaron nueve especies de *Ficus* y por tanto se presenta una mayor variabilidad. Es importante mencionar que los altos valores de lignina se encontraron para la pulpa, se deben probablemente a que en esta fracción ocasionalmente se incluyó el pedicelo del fruto.

Cuadro 7. Datos de Alimentación: Tasas de consumo y total de minutos registrados

	MA	HA	INM	P (MA VS HA)	P (MA VS INM)	P (HA VS INM)
Min de Alim	59 ± 2	158 ± 2	136 ± 3	0.001	0.005	n.s.
TA fr/ min	9.2 ± 4.2	12.1 ± 7.4	9.6 ± 5.6	n.s.	n.s.	n.s.
TA gr/ min	0.37 ± 0.17	0.49 ± 0.3	0.39 ± 0.23	n.s.	n.s.	n.s.

Min de Alim = Minutos de Alimentación registrados para el consumo de frutos de *Ficus perforata*

TA fr/ min = Tasa de Alimentación en frutos por minutos

TA gr/min= Tasa de Alimentación en gramos de Materia Seca por minuto

p= probabilidad asociada a la prueba t de Student; n.s.= no significativo

VIII. - DISCUSION

A. ANALISIS QUIMICOS (PULPA VS SEMILLAS)

La pulpa de *Ficus perforata*, analizada en el presente estudio, al igual que en el estudio de Wrangham *et al.* (1993), presenta una mayor concentración de carbohidratos y energía que las semillas. Por otro lado, la fracción semillas presenta una mayor concentración de lípidos y componentes de la pared celular (celulosa y hemicelulosa) comparándola con la pulpa. A diferencia de los resultados obtenidos por este autor, la pulpa presenta mayor concentración de proteína, mientras que los valores para cenizas no mostraron diferencias significativas entre las dos fracciones. Es probable que Wrangham *et al.*, (1993) no encontrara diferencias significativas en la concentración de proteína, debido a que en la fracción semillas se encontraba incluida la materia animal. El aporte de materia animal puede llegar a ser importante, sobretodo si las diferencias entre las fracciones no son grandes. Aunque también es importante notar que en el estudio de Wrangham *et al.*, 1993 se analizaron nueve especies de *Ficus* y por tanto se presenta una mayor variabilidad. Es importante mencionar que los altos valores de lignina se encontraron para la pulpa, se deben probablemente a que en esta fracción ocasionalmente se incluyó el pedicelo del fruto.

B. FRACCION DISPONIBLE Y SOBRESTIMACIONES

Al igual que en el estudio de Wrangham *et al.*, 1993, se demuestra que los análisis de frutos completos exageran las concentraciones disponibles de todos los nutrientes, excepto de fibra (FND) (si toda la fracción semillas es considerada como fibra). Asimismo, el impacto es mayor para los lípidos y menor para los carbohidratos. Esto se debe a que las semillas son particularmente ricas en lípidos a comparación con la pulpa y la fracción materia animal igualmente rica en lípidos, sólo aporta con un pequeño porcentaje (0.3%) debido su baja inclusión en el fruto (1.3 %).

C. APOORTE DE MATERIA ANIMAL

Conklin & Wrangham (1994), consideran que el aporte de materia animal por parte de avispas debe de ser casi nulo, ya que típicamente estas salen antes de que el fruto madure. Sin embargo el aporte animal reportado aquí si es importante, se nota que incrementa en 0.44% el valor de la proteína cruda. Esto quizá se debe a que en los frutos de *Ficus*, también se puede encontrar una comunidad de artrópodos, nemátodos y avispas parásitas (Frank, 1989), las cuales pueden estar presentes al momento de ser consumidos por los monos aulladores. Esto fue claro en el presente estudio, pues se encontraron un gran numero de avispas con un ovopositor largo, característico de las avispas parásitas y un gran numero de otras larvas, probablemente de dípteros.

La ingesta incidental de materia animal puede ser importante ya que podría estar proporcionando oligoelementos escasos en el tejido vegetal (Zamora & Gómez, 1993; Bravo & Zunino, 1998), aminoácidos importantes y algunas vitaminas que pueden ser obtenidas sólo a partir de esta fuente (Bravo & Zunino, 1998). Sin embargo, hasta no hacer análisis de este tipo de nutrientes, en el presente estudio no se pueden sacar conclusiones definitivas acerca de la importancia de la materia animal, mas allá del aporte de proteína cruda y extracto etéreo que proporciona.

D. OBSERVACIONES CONDUCTUALES

1. DIFERENCIAS EN EL CONSUMO DE FRUTOS POR PERIODOS

Las actividades de alimentación se registran principalmente a las primeras horas del día y al inicio de la tarde (Serio-Silva, 1995, 1997), por lo que explica el mayor consumo de frutos en los periodos uno y tres, de las 7:00 a las 11:00 y de las 15:00 a las 18:00 hrs respectivamente.

2. DIFERENCIAS EN EL CONSUMO DE FRUTOS POR CLASES (SEXO-EDAD)

Los análisis estadísticos indican que las hembras y los juveniles consumen un mayor número de frutos de *Ficus perforata* que los machos. Se han reportado diferencias significativas en la composición de la dieta entre los sexos de distintas especies de primates o entre los adultos y juveniles (Bicca-Marques & Calegro-Marques, 1994; Fernandes, 1996). Las diferencias intraespecíficas de la alimentación pueden resultar por diferencias en los requerimientos nutricionales que son consecuencia a su vez por diferencias en el peso, condiciones fisiológicas, tiempo y energía dedicado a las distintas actividades y estado reproductivo (Muruthi, *et al.*, 1991; Serio-Silva *et al.*, 1999). Los machos siendo de mayor tamaño que las hembras requieren menos energía por unidad de peso (Milton, 1998; Hemingway, 1999) y por unidad de volumen del tracto digestivo (Demment, 1983; Milton, 1998); así mismo, las hembras invierten mucho más energía en la reproducción que los machos (gestación, lactancia y cuidado de las crías) (Portman, 1970; Hemingway, 1999; Cowlishaw & Dunbar, 2000). Las demandas de nutrientes en monos aulladores puede incrementarse en un 25% en la parte tardía del embarazo, mientras que durante la lactancia incrementan en un 50% (Milton, 1980). Para hacer frente al incremento en las demandas nutricionales, las hembras adoptan estrategias tanto fisiológicas como de comportamiento entre las que se pueden mencionar un incremento en el consumo de alimento (incremento en el tiempo de alimentación y/o tasa de alimentación) (Fedigan, 1982; Hemingway, 1999), mover reservas acumuladas o reducir los niveles de actividad (Hemingway, 1999). Serio-Silva *et al.* (1999) encontraron que las hembras gestantes y lactantes presentan una mayor

concentración de proteínas y lípidos en su dieta, en comparación con las hembras en estado no reproductivo.

Asimismo, debe de existir una diferencia entre los requerimientos nutricionales de los adultos y juveniles; estos últimos, deben invertir mas energía y otro tipo de nutrientes para el proceso de crecimiento. Una razón importante para que las hembras y los juveniles consuman una mayor cantidad de frutos que los machos podría ser el aporte energético. La pulpa de los frutos aporta mas calorías y carbohidratos solubles que las hojas. Sin embargo, los costos de reproducción y de crecimiento también demandan una mayor proporción de proteína (Bicca-Marques & Calegro-Marques, 1994); los monos aulladores la obtienen principalmente de las hojas (Milton, 1980). En nuestro estudio, los frutos de *F. perforata* no pueden satisfacer sus demandas de mantenimiento ya que proporcionan sólo el 3.83% en peso seco. La proteína animal consumida incidentalmente aporta sólo un pequeño porcentaje (0.44%) de la proteína por lo que no se justifica el mayor consumo por parte de las hembras y juveniles. Un estudio con babuinos (*Papio cynocephalus*) sugiere, sin embargo, que las hembras en estado reproductivo escogen alimentos ricos en energía posiblemente al costo de alimentos de alto contenido proteico (Muruthi, *et al.*, 1991).

El menor requerimiento de energía por unidad de peso les permite a los machos alimentarse de alimentos menos energéticos como las hojas (Demment, 1983). De igual forma, se ha notado que el nivel de actividad es menor que el de las hembras o juveniles y es posible que tengan una mayor capacidad para degradar compuestos secundarios por lo que podrían incluir en su dieta una mayor proporción de hojas (Bicca-Marques & Calegro-Marques, 1994). Sin embargo, no observó el consumo de hojas de *Ficus perforata* por ninguna de las clases sexo-edad, si los machos consumieron una mayor proporción de hojas, estas tuvieron que pertenecer a otras especies vegetales. Además, es posible que durante los periodos de alimentación los machos inviertan parte de su tiempo en la vigilancia y defensa de los recursos.

Durante el desarrollo de esta investigación otra tropa de monos aulladores se acercó al árbol de *F. perforata* para alimentarse, por lo que los machos se dedicaron a "defender" su zona de alimentación, principalmente mediante aullidos, mientras que las hembras y los juveniles seguían consumiendo frutos. Milton (1980) noto que en los encuentros entre las tropas, los machos aullaban, perseguían o peleaban con los machos de la otra tropa, mientras que las hembras seguían descansando o alimentándose. Además, el minimizar el tiempo de alimentación maximiza el tiempo de oportunidades para la reproducción (Schoener, 1971; Hemingway, 1999).

Debido a que los frutos de *Ficus perforata* no son especialmente ricos en proteína o carbohidratos no-estructurales, el mayor consumo por parte de las hembras y los juveniles se puede explicar mejor por el alto contenido de calcio en los frutos. El calcio es un muy importante para estas dos clases, durante el proceso de crecimiento se incrementan las necesidades de calcio y fósforo, ya que ayudan en el proceso metabólico, en la construcción de ácidos nucleicos y en la formación huesos (O'Brien *et al.*, 1998). El calcio es particularmente importante para las hembras en la última etapa del embarazo y durante la lactancia (Ah-King & Tullberg, 2000). La tropa de estudio contaba con una hembra con cría, es probable que debido a esto, se encontraran las diferencias en el consumo entre los machos y las hembras. El estudio de O'Brien *et al.* (1998) comprueba que los higos silvestres, si se les compara con otros frutos tropicales, son de mayor calidad nutricional, en cuanto al calcio. Aunque hacen falta estudios acerca del aporte de calcio en hojas y otros frutos en el sitio de estudio, este nutrimento es usualmente muy bajo en la mayoría de los alimentos (Oftedal & Allen, 1996a). Sin embargo el estudio de Nagy & Milton (1979b) en la isla de Barro Colorado, Panamá muestran, que además de los frutos de *Ficus* otros alimentos como las hojas jóvenes de algunas especies de *Ficus* y frutos inmaduros de *Cecropia* también consumidos por los monos aulladores son ricos en calcio.

E. APORTE DE NUTRIENTES EN GRAMOS Y TASAS DE ALIMENTACION

La estimación del total de frutos consumidos y gramos de materia seca por cada una de las clases (sexo-edad) es muy bajo, si se le compara con sus requerimientos diarios de materia seca, los datos podrían estar subestimados debido a que el número de observaciones que se pudieron registrar fueron limitadas ya que en muchas ocasiones se perdió visibilidad con el focal. Dentro de la información más importante obtenida a partir de estos datos se puede observar que los frutos de *Ficus* contribuyen con una buena proporción de sus requerimientos diarios de calcio. Cabe mencionar que durante los periodos de observación, los monos aulladores consumieron intensamente hojas y frutos de *Cecropia obtusifolia*, con lo que probablemente estarían complementando el aporte principalmente de proteína en su dieta.

Las tasas de consumo reportadas aquí son significativamente menores a las reportadas por Milton (1984), probablemente estén subestimadas por la falta de visibilidad en algunas ocasiones y a los pocos datos que se pudieron tomar debido al corto tiempo del periodo de fructificación. Sin embargo, hay que tomar en cuenta que las condiciones en campo y cautiverio son muy distintas. Los animales en libertad consumen los alimentos a una menor velocidad simplemente por que les toma mas tiempo buscar y seleccionar los frutos adecuados. Asimismo, no se reportan diferencias en las tasas de consumo a diferencia de lo encontrado por Milton (1984). Las diferencias en el consumo se deben principalmente a que las hembras y los juveniles dedicaron mas tiempo al consumo de frutos que los machos adultos.

F. IMPORTANCIA DE LOS FRUTOS DE *FICUS PERFORATA* DENTRO DE LA DIETA DE *A. palliata mexicana*

1. NUTRIENTES PRIMARIOS

El consumo de frutos de *Ficus perforata* les confiere a los monos aulladores tanto ventajas como desventajas. La fracción semillas representó un alto porcentaje (44.7%) del fruto, estas no son aprovechadas en la digestión y ocupan espacio en el tracto digestivo, impidiendo a los monos

aulladores obtener mas alimento por unidad de tiempo. Presentaron un bajo porcentaje de proteína en comparación con otros alimentos que conforman su dieta como hojas jóvenes, flores y hojas maduras y algunos frutos como el de *Cecropia obtusifolia* (Apéndice), así como un alto contenido de fibra, en comparación con otros frutos y otras partes vegetales. Milton (1979) sugiere que un importante criterio para la selección de hojas es la relación que presenta la proteína con la fibra, y el criterio de selección de frutos este probablemente determinado por la concentración de carbohidratos no estructurales (Leighton, 1993). El estudio de Serio- Silva (1996) indica que los frutos proporcionan una mayor cantidad de carbohidratos y energía que las hojas del género *Ficus*, sin embargo mientras que la pulpa si es rica en carbohidratos, energía y proporciona algo de proteína el efecto de las semillas "diluye" estos nutrientes, por lo que vemos que, en realidad, proporciona una menor cantidad de nutrientes por gramo de fruto.

Debido a que los frutos maduros del género *Ficus* son relativamente pobres en compuestos secundarios (Milton, 1980), una razón importante para el consumo de frutos maduros de *Ficus*, es el de diluir el efecto de los compuestos secundarios, que se presentan en las hojas jóvenes y otras partes vegetales que forman parte de su dieta. La ingesta de compuestos secundarios demanda energía extra, que debe ser invertida en el proceso de detoxificación (Waterman, 1984; Lambert, 1998). Además, los frutos contienen una mayor proporción de humedad que las hojas, y debido a que el agua es obtenida principalmente de sus alimentos, puede influir en la selección del alimento (Serio-Silva, 1996). Otra ventaja del consumo de frutos por parte de los monos aulladores es que son consumidos a una mayor velocidad (Milton, 1984), permitiéndoles dedicar mas tiempo a otras actividades. La inclusión de estos frutos es ciertamente importante, ya que durante el periodo de fructificación de este árbol las tropas de monos aulladores llegaron a alimentarse de frutos y realizaron todas sus actividades en los alrededores de este árbol.

2. CALCIO Y FOSFORO

O'Brien *et al.*, (1998) sugieren que la importancia del fruto de *Ficus* es principalmente debido al contenido en calcio, y que su relación con el fósforo puede ser un importante criterio para su selección. Sin embargo, mientras que el porcentaje de calcio en los frutos es suficiente para satisfacer las demandas de los primates, el contenido de fósforo es bajo y la relación calcio:fósforo es excesiva (en promedio 6:1 [Ca:P]), lo que podría conducir a una pobre absorción del fósforo, componente crítico de un sinnúmero de reacciones metabólicas. La relación ideal va de 1:1 a 2:1 (Ca:P). Un exceso de calcio puede conducir a una reducción en la absorción de otros minerales como el magnesio y el zinc (Oftedal & Allen, 1996a). Por lo tanto, la evaluación de la importancia de *Ficus* dentro de la dieta, debe de ir acompañada de los análisis nutricionales de otros alimentos que componen su dieta. Es muy posible que los monos aulladores, estén consumiendo paralelamente algunos alimentos ricos en fósforo, para compensar la relación calcio y fósforo. Un estudio de la composición mineral y asimilación de la dieta de los monos aulladores realizado por Nagy & Milton, 1979b, estiman que estos adquieren con una dieta compuesta de frutos y hojas de dos especies de *Ficus* y hojas de *Cecropia*, 653mg/kg/día y 104 mg/kg/día de calcio y fósforo respectivamente, por lo tanto es una relación de 6:1 (Ca:P). Estos investigadores sugieren que la deficiencia de fósforo es cubierta, en libertad, mediante el consumo de hojas jóvenes de *Platypodium elegans* y flores de *Pseudobombax*; estas tienen una relación de Ca:P de 0.6:1 y 1:1 respectivamente.

G. IMPORTANCIA DEL PRESENTE ESTUDIO E INVESTIGACIONES A SEGUIR

El presente estudio, indica la importancia de considerar el efecto que tienen las fracciones del alimento, que son ingeridas y no digeridas, en la evaluación nutricional de un alimento. De igual forma podemos darnos cuenta de que en ocasiones la importancia de los recursos alimenticios, no se puede evaluar completamente a partir de los nutrientes primarios (proteína, lípidos y carbohidratos) que estos proporcionan, por lo que sería indispensable evaluar también, la

importancia del género *Ficus* a partir de análisis de vitaminas y minerales, que estos y otros alimentos aportan al mono aullador. Nagy & Milton (1979b) realizaron análisis de minerales en ciertos alimentos consumidos por el mono aullador y Milton & Jenness (1987) realizaron análisis de ácido ascórbico, demostrando que hojas y frutos de *Ficus* así como otras especies vegetales, presentan concentraciones elevadas de ácido ascórbico. La deficiencia de vitamina C disminuye la habilidad para degradar compuestos tóxicos, en particular terpenoides y compuestos fenólicos (Milton & Jenness, 1987). No se han realizado estudios de otras vitaminas dentro de la dieta del mono aullador, siendo que estas son importantes en un sin fin de reacciones metabólicas ya que son catalizadores enzimáticos.

Los investigadores que han abordado el tema del aporte nutricional de los frutos de género *Ficus* a la dieta de los primates silvestres (eg. Milton, 1980; Serio-Silva, 1995; Wrangham *et al.*, 1993; Conklin & Wrangham, 1994; Bravo & Zunino, 1998; Chivers, 1998) frecuentemente cuestionan el posible aporte nutricional de la materia animal alojada en los frutos. Aunque, en el presente estudio, el aporte de proteína y lípidos de la materia animal no puede justificar la selección del fruto de *Ficus perforata* por parte de los monos aulladores. Se coincide con varios de los autores en que el consumo incidental de materia animal está incrementando el aporte de nutrientes (proteína cruda y el extracto etéreo), mientras que se satisfacen las necesidades de elementos nutricionales importantes como el agua y el calcio.

IX.- CONCLUSIONES

- El análisis de frutos completos sobrestima el aporte nutricional, el impacto es mayor para el extracto etéreo, energía y fósforo, por lo que el aporte nutricional de los frutos de *Ficus* no puede ser determinado por análisis de frutos completos, sobretodo cuando la proporción de la fracción semillas es considerable. Se sugiere incluir la materia animal en los análisis de pulpa, aunque si se determina desde un principio, que el porcentaje de materia animal es bajo podría excluirse de los análisis.
- Los frutos de *Ficus perforata* principalmente aportan a los monos aulladores, elementos nutricionales como agua y calcio. Durante el periodo de fructificación se determino que el mayor consumo se presentó por parte de las hembras adultas y los juveniles.
- Aunque en estudios previos no se toma en cuenta, los resultados demuestran que la fracción de materia animal consumida incidentalmente por los monos aulladores incrementa el aporte de proteína cruda y extracto etéreo, mientras se satisfacen principalmente los requerimientos de agua y calcio.

X. - REFERENCIAS

- Ah-King, M. & Tullberg, B.S. 2000. Phylogenetic analysis of twinning in Callitrichinae. *American Journal of Primatology* 51:135-146.
- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behavior* 49:227-265.
- Altmann, S.A. 1959. Field observations on a howling monkey society. *Journal of Mammalogy* 40:317-330.
- Altmann, S.A. 1989. The monkey and the fig. *American Scientist* 77:256-265.
- Association of Official Analytical Chemists. 1990. Official methods of analysis. Kenneth Helrich (ed.) AOAC, Washington, D.C.
- Bicca-Marques, J.C. & Calegario-Marques, C. 1994. Activity budget and diet of *Alouatta caraya*: an age-sex analysis. *Folia Primatologica* 63:4 216-20.
- Bravo, S.P. & Zunino, G. 1998. Effects of black howler monkey (*Alouatta caraya*) seed ingestion on insect larvae. *American Journal of Primatology* 45:411-415.
- Bronstein, J.L. 1989. A mutualism at the edge of its range. *Experientia* 45:622-637.
- Bronstein, J.L. & Mckey, D. 1989. The comparative biology of figs. *Experientia* 45:601-604.
- Bronstein, J.L., Hoffmann, K. 1987. Spatial and temporal variation in frugivory at a neotropical *Ficus pertusa*. *Oikos* 49:261-268.
- Bronstein, J.L., Gouyon, P.H., Kjellberg, F. & Michaloud, G. 1990. The ecological consequences of flowering asynchrony in monoecious figs: a simulation study. *Ecology* 71: 2145-2156.
- Calvert, J.J. 1985. Food selection by western gorillas (*G.g.gorilla*) in relation to food chemistry. *Oecologia (Berlin)* 65:236-246.
- Cant, J.G.H. & Temerin, A.L. 1984. A conceptual approach to foraging adaptations in primates. In Rodman, P.S., Cant, J.G.H. (Eds.). *Adaptations for foraging in nonhuman primates*, pp. 304-342. Columbia University Press, New York.
- Chapman, C.A. 1987. Flexibility in diets of three species of costan Rican primates. *Folia Primatologica* 49:90-105.
- Chapman, C.A. & Chapman, L.J. 1990. Dietary variability in primates populations. *Primates* 31:121-128.
- Chapman, C.A. & Balcomb, S. R. 1998. Population characteristics of howlers: ecological conditions or group history. *International Journal of Primatology* 19: 385-403.

Chivers, D.J. 1998. Measuring food intake in wild animals: primates. *Proceedings of the Nutrition Society* 57:321-332.

Clarke, A. S. 1987. Animal foods in the diets of prosimian and New World primates. *In* Erwin, J. (Ed.). *Comparative primate biology, Volume 2b: Behavior, cognition and motivation*, pp. 133-165. Alan R. Liss, Inc.

Cowlishaw, G. & Dunbar, R. 2000. *Primate conservation biology*. The University of Chicago Press, Chicago.

Conklin, N.L. & Wrangham, R.W. 1994. The value to hindgut fermenting frugivore: a nutritional analysis. *Biochemical Systematics and Ecology* 22:137-151.

Crawley, M. 1993. *GLIM for Ecologists*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Crockett, C.M. 1998. Conservation biology of the genus *Alouatta*. *International Journal of Primatology* 19: 451-472.

Crockett, C.M. & Eisenberg, J.F. 1987. Howlers: variations in group size and demography. *In* Smuts, B.B., Cheney, D.L., Seyfarth, R.M., Wrangham, R.W. & Struhsaker, T.T. (Eds.). *Primate societies*, pp. 54-68. University Of Chicago Press, Chicago.

Crissey, S.D. & Pribyl, L.S. 1997. Utilizing wild foraging ecology information to provide captive primates with an appropriate diet. *Proceedings of the Nutrition Society* 56(3): 1083-1094.

Demment, M.W. 1983. Feeding ecology and the evolution of body size of baboons. *African Journal of Ecology* 21:219-233.

Dirzo, R. & García, C.M. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas and neotropical areas in south east Mexico. *Conservation Biology* 6:84-90.

Estrada, A. 1993. Aspects of ecological impact of howling monkeys (*Alouatta*) on their habitat: a review. *En* Estrada, A., Rodríguez-Luna, E., López-Wilchis, R. & Coates-Estrada, R. (Eds.) *Estudios primatológicos en México, Volumen I*, pp.87-117. Biblioteca de la Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz.

Estrada, A. & Coates-Estrada, R. 1986. Frugivory by howling monkeys (*Alouatta palliata*) at los Tuxtlas, Mexico: dispersal and fate of seeds. *In* Estrada, A. & Fleming, T.H. (Eds.). *Frugivores and seed dispersal*, pp.93-104. Dr. Junk Publishers, Dordrecht, Netherlands.

Estrada, A., Solano, S.J., Ortiz Martínez, T. & Coates-Estrada, R. 1999. Feeding and general activity patterns of a howler monkey (*Alouatta palliata*) troop living in a forest fragment at los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* 48:167-83.

Fedigan, L. 1992. *Primate paradigms: sex roles and social bonds*. The University of Chicago Press, Chicago.

Fedigan, L., Rose, L.M. & Morera-Avila, R. 1998. Growth of mantled howler groups in a regenerating costa rican dry forest. *International Journal of Primatology* 19: 405-432.

- Fernandes, D. 1996. Aspects of the ecology and Psychology of feeding and foraging. *In* Kleinman, D. Allen, M., Thompson, K., Lumpkin S. & Harris, H. (Eds.) *Wild mammals in captivity, principles and techniques*, pp. 372-376. The University of Chicago Press, Chicago.
- Fleagle, J. G. (1999) *Primate adaptation and evolution*. Academic Press, San Diego.
- Ford, S. 1994. Evolution of sexual dimorphism in body weight in Platyrrhines. *American Journal of Primatology* 34:221-244.
- Francis, B. Green, M. & Payno, C. 1993. *The GLIM System: Release 4 manual*. Clavedon Press, Oxford.
- Frank, S.A. 1989. Ecological and evolutionary dynamics of fig communities. *Experientia* 45:674-680
- Freeland, W.J. & Janzen, D.H. 1974. Strategies of herbivory by mammals, the role of secondary compounds. *American Naturalist* 108:269-289.
- Garber, P.A. 1987. Foraging strategies among living primates. *Annual Review of Anthropology* 16:339-64.
- Garcia, E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificacion climatica de Koeppen. Instituto de Geografía, UNAM, México, D.F.
- Gaulin, S.J.C., Knight, D.H. & Gaulin, C.K. 1980. Local variance in *Alouatta* group size and food availability on Barro Colorado Island. *Biotropica* 12: 137-143.
- Gautier-Hion, A. & Michaloud, G. 1989. Are figs always keystone resources for tropical frugivorous vertebrates ? A Test in Gabon. *Ecology* 70: 1826-1833.
- Glander, K.E. 1978. Howling monkey feeding behavior and plant secondary compounds: a study of strategies. *In* Montgomery, G.G. (Ed.). *The ecology of arboreal folivores*, pp. 561-574. Smithsonian Institution, Washington D.C.
- Glander, K.E. 1982. The impact of plant secondary compounds on primate feeding behavior. *Yearbook of Physical Anthropology* 25:1-18.
- Glander, K.E. 1983. *Alouatta palliata* *In* Janzen, D. H., (Ed.). *Costa Rican Natural History*, pp. 736-738. University of Chicago Press, Chicago.
- Goodman, S.M. , Ganzhom, J.U. & Wilmé, L. 1997. Observations at a *Ficus* tree in malagasy humid forest. *Biotropica* 28: 480-488.
- Goring, H.K. & Van Soest, P.J. 1970. Forage and fiber analysis. *Agricultural Handbook* 379, 20pp. Agricultural Research Service, United States Department of Agriculture, Washington, D.C.

- Hemingway, C.A. 1999. Time budgets and foraging in a malagasy primate: do sex differences reflect reproductive condition and female dominance? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 45: 311-322.
- Herre, E.A. 1989. Coevolution of reproductive characteristics in 12 Species of New World figs and their pollinator wasps. *Experientia* 45:637-647.
- Hladik, C.M. , Hladik, A., Bousset, J., Valdebouze, P. ,Viroben, G. & Delort-Laval, J. 1971.Le régime alimentaire des Primates de l'île de Barro-Colorado. Résultats des analyses quantitatives (Panama). *Folia Primatologica* 16:1 85-122.
- Hladik, C.M. 1978. Adaptive strategies of primates in relation to leaf-eating. *In* Montgomery,G.G (Ed.) *The ecology of arboreal folivores*, pp.373-395. Smithsonian Institution, Washington D.C.
- Horwich, R.H. 1998. Effective solutions for howler conservation. *International Journal of Primatology* 19: 579-597.
- Ibarra-Manríquez, G & Sinaca Colin, S. 1996. Estacion biología tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México: lista florística comentada (Mimosaceae a Vervenceae) *Revista de Biología Tropical* 44:41-60.
- INEGI, México información topográfica digital: [http:// www.inegi.gob.mx](http://www.inegi.gob.mx)
- Janzen, D.H 1979. How to be a fig. *Annual Review of Ecology ad Systematics* 10: 13-51.
- Lambert, J. 1998. Primate digestion: interactions among anatomy, physiology and feeding ecology. *Evolutionary Anthropology* 7:8-36.
- Leighton, M. 1993. Modeling diet selectivity by bornean orangutans: evidence for integration of multiple criteria in fruit selection. *International Journal of Primatology* 14:257-313.
- Martin,P. & Bateson,P. (1986) *Measuring behavior, an introductory guide*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Milton, K. 1978. Behavioral adaptation to leaf-eating by the mantled howler monkey (*Alouatta palliata*) *In* Montgomery,G.G.(Ed.). *The ecology of arboreal folivores*, pp.535-549. Smithsonian Institution, Washington D.C.
- Milton, K. 1979. Factors influencing leaf choice by howler monkeys: a test of some hypotheses of food selection by generalist herbivores. *The American Naturalist* 114: 362-378.
- Milton, K. 1980. *The foraging strategy of howler monkeys*. Columbia University Press, New York.
- Milton, K. 1981. Food choice and digestive strategies of two sympatric primate species. *The American Naturalist* 117: 496-505.
- Milton, K. 1982. Dietary quality and demographic regulation in a howler monkey population. *In* Leigh,E.G.Jr. Rand,A.S. & D.M. Windsor (Eds.) *The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long -term changes*, pp. 273-289. Smithsonian Institution Press, Washington,D.C.

Milton, K. 1984. The role of food-processing factors in primate food choice *In* Rodman, P.S. & Cant, J.G.H. (Eds.). *Adaptations for foraging in nonhuman primates*, pp. 249-279. Colombia University Press, New York.

Milton, K. 1993. Diet and primate evolution. *Scientific American* 269: 86-93

Milton, K. 1998. Physiological ecology of howlers (*Alouatta*): energetic and digestive considerations and comparison with the Colobinae. *International Journal of Primatology* 19: 513-548.

Milton, K., Casey T.M. & Casey, K.K. 1979. The basal metabolism of mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*). *Journal of Mammalogy* 60: 373-376.

Milton, K., Van Soest, P.J., & Robertson, J.B. 1980. Digestive Efficiencies of Wild Howler Monkeys *Physiological Zoology*. 53:402-409.

Milton, K. & Dintzis, F.R. 1981. Nitrogen to protein conversion factors for tropical plant samples. *Biotropica* 13: 177-181.

Milton, K., Windsor, D.M., Morrison, D.W. & Estribi, M.A. 1982. Fruiting phenologies of two neotropical *Ficus* species. *Ecology* 63: 752-762

Milton, K. & McBee, R. 1983. Rates of fermentative digestion in the howler monkey, *Alouatta palliata* (Primates: Ceboidea) *Comparative Biochemistry and physiology* 74: 29-31.

Milton, K. & Jenness, R. 1987. Ascorbic acid content of neotropical plant parts available to wild monkeys and bats. *Experientia* 43:339-342.

Muruthi, P., Altmann, J. & Altmann, S. 1991. Resource base, parity, and reproductive condition affect females feeding time and nutrient intake within and between groups of a baboon population. *Oecologia* 87:467-472.

Nagy, K.A. & Milton, K. 1979a. Energy metabolism and food consumption by wild howler monkeys (*Alouatta palliata*). *Ecology* 60: 475-480.

Nagy, K.A. & Milton, K. 1979b. Aspects of dietary quality, nutrient assimilation and water balance in wild howler monkeys (*Alouatta palliata*). *Oecologia* 39:249-258

Oates, J.F. 1987. Food distribution and foraging behavior *In* Smuts, B.B., Cheney, D.L., Seyfarth, R.M., Wrangham, R.W. & Struhsaker, T.T. (Eds.) *Primate Societies*, pp. 197-209 University of Chicago Press, Chicago.

O'Brien, T., Kinnaird, M.F., Dierenfeld, E.S., Conklin-Brittain, N.L., Silver, S.C. 1998. What's so special about figs? *Nature* 392:668.

Oftedal, O.T. & Allen, M.E. 1996a. Essential nutrients in mammalian diets. *In* Kleinman, D. Allen, M., Thompson, K., Lumpkin S. & Harris, H. (Eds.) *Wild Mammals In Captivity, Principles and Techniques*, pp. 117-128. The University of Chicago Press, Chicago and London.

- Oftedal, O.T. & Allen, M.E. 1996b. The feeding and nutrition of omnivores with emphasis on primates. In Kleinman, Allen, M., Thompson, K., Lumpkin S. & Harris, H. (Eds.) *Wild Mammals in Captivity, Principles and Techniques*, 148-157. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Parra, R. 1978. Comparison of foregut and hindgut fermentation In Montgomery, G.G. (Ed.). *The ecology of arboreal folivores*, pp.205-229. Smithsonian Institution, Washington D.C.
- Portman, O.W. 1970. Nutritional requirements of nonhuman primates. In R.S. Harris (Ed.) *Feeding and nutrition of nonhuman primates*. Academic Press, New York.
- Rylands, A.B., Rodríguez-Luna, E. & Cortés-Ortiz, L. 1996/1997. Neotropical primate conservation – The Species and the IUCN/SSC Primate Specialist Group Network. *Primate Conservation* 17: 46-69.
- Rylands, A.B. 1987. Primate communities in amazonian Forest: their habitats and food resources. *Experientia* 43: 265-279.
- Robbins, C.T. 1993. *Wildlife feeding and nutrition*. 2d Ed. Academic Press, New York.
- Rodríguez-Luna, E. 1997. *Alouatta palliata* (mono aullador, mono zambo, saraguato). En González-Soriano, E., Dirzo, R. & Vogt, R.C. (Eds.). 1997. *Historia Natural de Los Tuxtlas*, 7-18pp. CONABIO, Instituto de Biología, Instituto de Ecología UNAM, Mexico D.F.
- Rosenberger, A.L. 1992. Evolution of feeding niches in New World monkeys. *American Journal of Physical Anthropology* 88:525-562.
- Schoener, T.W. 1971. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2:369-404.
- SEMARNAP: <http://www.semarnap.gob.mx/naturaleza/regiones/lostuxtlas/lostuxtlas.htm>
- Serio-Silva, J.C. 1995. Patrón diario de actividades y hábitos alimenticios del mono aullador (*Alouatta palliata*) en condiciones de semilibertad. En Rodríguez-Luna, E.; Cortés-Ortiz, L. Y Martínez Contreras, J. (Eds.) *Estudios primatológicos en México*, Vol II, pp. 149-173. Biblioteca de la Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz.
- Serio-Silva, J.C. 1996. Calidad del alimento consumido por *Alouatta palliata* en condiciones de semilibertad. Tesis de Maestría. Universidad Veracruzana, 59pp.
- Serio-Silva, J.C. 1997. Activity patterns and feeding habits of translocated howler monkeys. *Laboratory Primate Newsletter* 36: 12-14
- Serio-Silva, J.C., Hernández-Salazar, L.T. & Rico-Gray, V. 1999. Nutritional composition of the diet of *Alouatta palliata mexicana* females in different reproductive states. *Zoo Biology* 18:507-513.
- Serio-Silva, J.C. & Rico-Gray, V. 2000. Use of a stream by mexican howler monkeys. *The Southwestern Naturalist*. 45:332-333.

- Silver, S.C., Ostro, L.E., Yeager, C.P. & Horwich, R. 1998. Feeding ecology of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in Northern Belize. *American Journal of Primatology* 45:263-79.
- Slansky, F. 1992. Allelochemical-nutrient interactions in herbivore nutritional ecology. In Rosenthal, G.A. & Berenbaum, M.R. *Herbivores: their interactions with secondary plant metabolites, Volume II; Evolutionary and ecological processes*. Academic Press, Inc., New York.
- Soto, M. & Gama, L. 1997. Climas. En González-Soriano, E., Dirzo, R. & Vogt, R.C. (Eds.). 1997. *Historia Natural de Los Tuxtlas*, 7-18pp. CONABIO, Instituto de Biología, Instituto de Ecología UNAM, Mexico D.F.
- Strier, K.B. 1991. Diet in one group of woolly spider monkey, or Muriquis (*Brachyteles arachnoides*) *American Journal of Primatology* 23: 113-126.
- Terborgh, J. 1983. *Five New World Primates: a study in comparative ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- Terborgh, J. 1986. Keystone plant resources in the tropical forest. In Soule, M.E. (Ed.) *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*, pp. 330-344. Sinauer, Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts.
- Thorington, R.W. Jr. 1970. Feeding behavior of nonhuman primates in the wild. In R.S. Harris (Ed.) *Feeding and nutrition of nonhuman primates*. Academic Press, New York.
- Van Soest, P.J. 1980. *Nutritional ecology of the ruminant*. Freeman Press, San Francisco.
- Van Soest, P.J. & Robertson, J.B. 1985. *Analysis of forages and fibrous feeds*. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- Van Soest, P.J. & Wine, R.H. 1968. *J. Assoc. Off. Anal. Chem* 51:780
- Verkerke, W. 1989. Structure and function of the fig. *Experientia* 45:612-622.
- Waterman, P.G. 1984. Food acquisition and processing as a function of plant chemistry. In Chivers, D.J., Wood, B.A. & Bilsborough, A. (Eds.) *Food Acquisition and processing in primates*, pp 177-211 Plenum Press New York.
- Wiebes, J.T. 1979. Co-evolution of figs and their insect pollinators. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10:1-12.
- Wrangham, R.W., Conklin, N.L., Etot, G., Obua, J., Hunt, K.D., Hauser, M.D. & Clark, A.P. 1993. The value of figs to chimpanzees. *International Journal of Primatology* 14:243-256.
- Zamora, R. & Gómez, J.M. 1993. Vertebrate herbivores as predators of insect herbivores; an asymmetrical interaction mediated by size differences. *Oikos* 66: 223-228

XX. - APENDICE

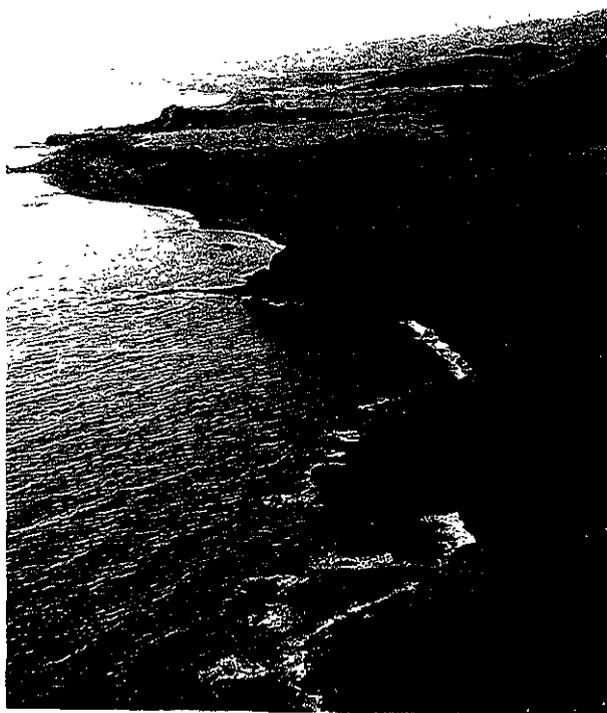
Composición química de algunos frutos y hojas del género *Ficus* y otras especies vegetales consumidas por el mono aullador (*Alouatta palliata*)

Especie	P. V.	H ₂ O %	MS %	C %	PC %	EE %	CSA %	ELN %	CCHOs %	CTN %	FC %	FND %	Cel %	Hcel %	Lig %	Ca %	P %	CO	Fuente
<i>Ficus insipida</i>	FM	62	38		4.5	2.8	37.8									0.97	0.22	+	Hladik et al., 1971
<i>Ficus insipida</i>	FM	75	25		6.1	2.2	22.4									0.97	0.22	+	Hladik et al., 1971
<i>Ficus insipida</i>	FM	77	23		4.5	3.5	12.5				12.2					0.97	0.22	+	Hladik et al., 1971
<i>Ficus insipida</i>	FM	70.5	29.5	3.2	10.8	5.2	9.2		39.2			32.4						+	Serio-Silva et al.
<i>Ficus insipida</i>	FM				7.0							34.06	16.13	7.38	9.13	1.27	0.15	+	Milton et al., 1980
<i>Ficus tonduzzii</i>	FM	78	22		5.9	4.8	12.5				19.2		11.57	7.66	12.2	1.52	0.26	+	Hladik et al., 1971
<i>Ficus gnaphalocarpa</i>	FM	78.5	21.5		7.1	5.4		77.7			23.2					1.14	0.29		Hladik et al., 1971
<i>Ficus yoponensis</i>	FM				7.6							37.1	14.3	6.7	9.1	1.3	0.12	+	Milton et al., 1980
<i>Ficus cotinifolia</i>	FM	66.6	33.4	10.5	10.1	2.4	7.3		29.7			40						+	Serio-Silva et al.
<i>Ficus maxima</i>	FM	69.3	30.7	4.1	8.2	4.2	8.9		54.3			20.3						+	Serio-Silva et al.
<i>Ficus obtusifolia</i>	FM	67.8	32.2	3	4.3	3	7.5		46.4			35.6						+	Serio-Silva et al.
<i>Ficus pertusa</i>	FM	88.8	13.2	1.5	1.8	3.1	4.4		59.6			29.6						+	Serio-Silva et al.
<i>Cecropia obtusifolia</i>	FI				20.9							51.59	11.7	1.51	19.49			+	Milton et al., 1980
<i>Spondias mombin</i>	F	83	17		2.8	0.7	57.4				3.8							+	Hladik et al., 1971
<i>Spondias mombin</i>	FM				4.3					40								+	Milton, 1981
<i>Ficus yoponensis</i>	HJ				9.36							36.77						+	Milton, 1979
<i>Ficus yoponensis</i>	HM				12.36							33.26						+	Milton, 1979
<i>Ficus insipida</i>	HJ				10.59							23.33						+	Milton, 1979
<i>Ficus insipida</i>	HM				7.46							36.28						-	Milton, 1979
<i>Bursera simaruba</i>	FM	65.2	34.8	5.1	7.7	5.7	6.8		40.7			34						+	Serio-Silva et al.
<i>Ficus cotinifolia</i>	HJ	56.2	43.8	4.8	8.3	6.8	3.3		51.3			25.5						+	Serio-Silva et al.
<i>Ficus insipida</i>	HJ	73.8	26.2	2	15.3	5.3	2.4		35.3			39.7						+	Serio-Silva et al.
<i>Ficus maxima</i>	HJ	32.2	67.8	4.4	9.9	4.8	13.2		50.5			17.2						+	Serio-Silva et al.
<i>Ficus obtusifolia</i>	HJ	62.6	37.4	3	13	6.6	6.6		43.4			27.2						+	Serio-Silva et al.
<i>Ficus pertusa</i>	HJ	65.7	34.3	3	8.2	5.2	8.4		37.5			37.7						+	Serio-Silva et al.
<i>Ficus cotinifolia</i>	HM	58.7	41.3	1.2	8.4	6.1	0.7		65.4			16.2						+	Serio-Silva et al.
<i>Ficus insipida</i>	HM	62.6	37.4	5	12.9	5.8	13.2		26.6			36.5						-	Serio-Silva et al.
<i>Ficus maxima</i>	HM	58.5	41.5	5.1	10.6	5.8	6.6		58.8			13.1						-	Serio-Silva et al.
<i>Ficus obtusifolia</i>	HM	42.1	57.9	4.2	10.6	6.8	3.1		41.3			34						+	Serio-Silva et al.
<i>Ficus pertusa</i>	HM	46.4	53.6	5.5	6.8	3.7	4.9		51.6			25.5						-	Serio-Silva et al.
<i>Bursera simaruba</i>	HJ	65	35	6.4	9	4	11.5		46.4			23.7						+	Serio-Silva et al.
<i>Protium copal</i>	HJ	55.4	44.6	10.6	12.1	7.8	9		21.6			38.9						+	Serio-Silva et al.

P.V. = Parte Vegetal; H₂O = Humedad; PC = Proteína Cruda; EE = Extracto Etéreo; C = Cenizas; CSA = Carbohidratos Solubles en Agua; FC = Fibra Cruda; FND = Fibra Neutra Detergente; CNE = Carbohidratos No Estructurales = 100 - (CP+EE+FDN); ELN = Extracto libre de nitrógeno; CTN = Carbohidratos totales no estructurales; Ca = Calcio; P = Fósforo; Cel = Celulosa, Hcel = Hemicelulosa; Lig = Lignina; FM = Fruto maduro; F = Fruto; FI = Flor; HJ = Hoja madura; HJ = hoja joven; Co = Consumido (+=si; -=no); % = Porcentaje en base seca, excepto para humedad.



FRUTO DE *Ficus perforata*
FOTOGRAFIA DE TANIA URQUIZA



PLAYA ESCONDIDA, VERACRUZ, MEXICO
FOTOGRAFIA DE MICHAEL CALDERWOOD