

Efectos de la transformación  
del hábitat en la conducta y  
niveles de estrés de

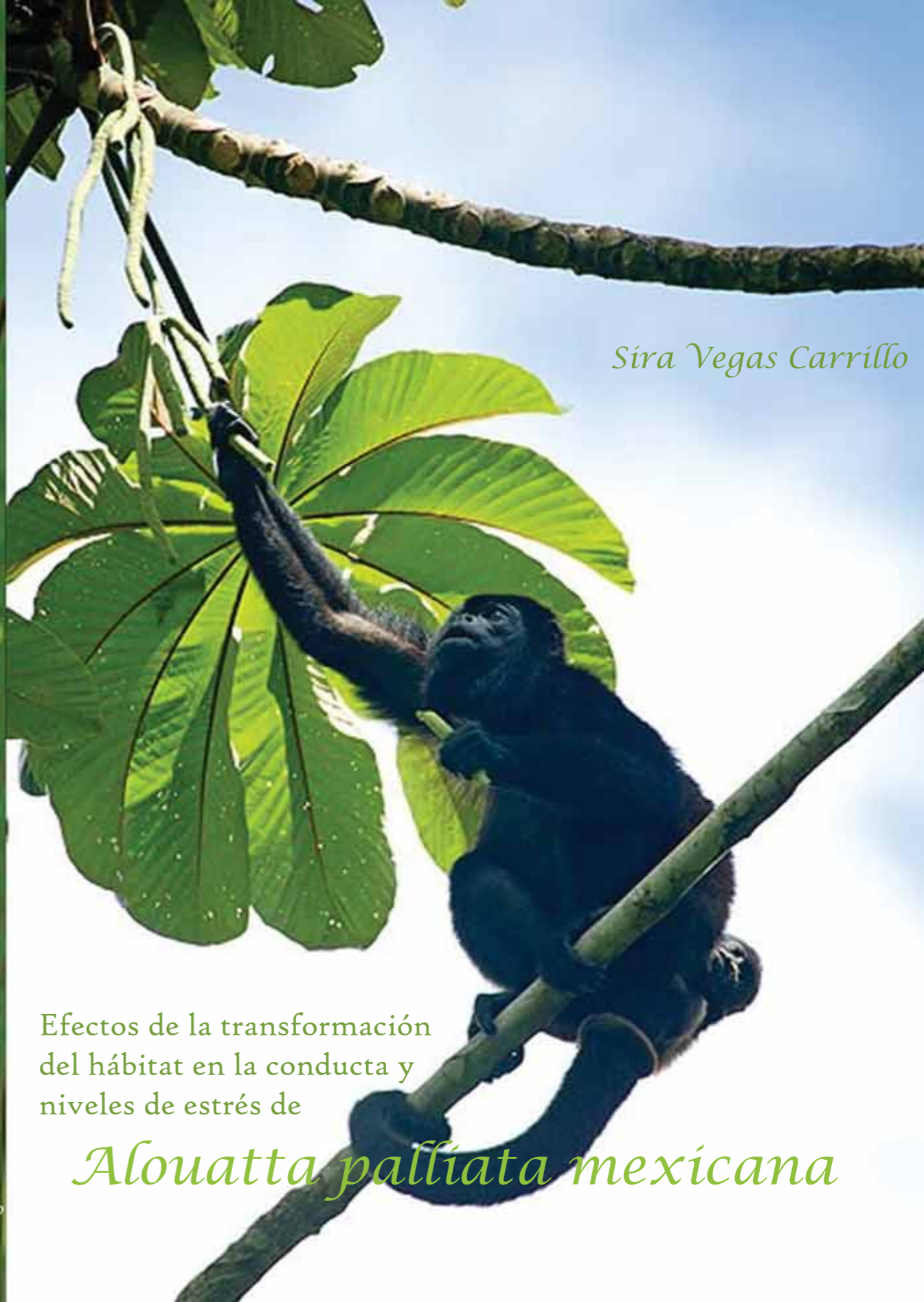
*Alouatta palliata mexicana*

*Sira Vegas Carrillo*

Tesis doctoral  
Universidad de Barcelona

Efectos de la transformación del hábitat en la conducta y niveles de estrés de *Alouatta palliata mexicana*

Sira  
Vegas  
Carrillo



*Sira Vegas Carrillo*

Efectos de la transformación  
del hábitat en la conducta y  
niveles de estrés de

*Alouatta palliata mexicana*

Efectos de la transformación del hábitat  
en la conducta y niveles de estrés de  
*Alouatta palliata mexicana*

Cita recomendada:

**Vegas-Carrillo, S.** 2008. *Efectos de la transformación del hábitat en la conducta y niveles de estrés de Alouatta palliata mexicana*. Tesis doctoral. Universidad de Barcelona. Barcelona.

Fotografía de portada: hembra de *Alouatta palliata* alimentándose sobre *Cecropia obtusifolia* (vista ampliada en contraportada); autor: Ron Niebrugge.

Efectos de la transformación del hábitat  
en la conducta y niveles de estrés de  
*Alouatta palliata mexicana*

Sira Vegas Carrillo

Tesis doctoral

Barcelona, 2008





UNIVERSITAT DE BARCELONA



Departamento Biología Animal  
UNIVERSIDAD DE BARCELONA

TESIS DOCTORAL

**Efectos de la transformación del hábitat en la conducta y  
niveles de estrés de *Alouatta palliata mexicana***

Memoria presentada por

**Sira Vegas Carrillo**

Para optar al título de Doctora por la Universidad de Barcelona.  
Programa de Doctorado Els primats i l'origen de l'home, bienio 2002-2004

V<sup>o</sup>B<sup>o</sup> de los directores

Dr. Joaquim J. Veà Baró

Dr. Jurgi Cristóbal Azkarate

V<sup>o</sup>B<sup>o</sup> del tutor

Dr. Daniel Turbón Borrega



*A mis padres,  
a mi hermano,  
a mis amigos*





«¿Cómo podéis comprar o vender el cielo, el calor de la tierra? Esta idea nos parece extraña.  
No somos dueños de la frescura del aire ni del centellear del agua. ¿Cómo podríais comprarlos? (...)

Que por la acción del hombre blanco jamás tengamos que preguntarnos  
dónde está el espeso bosque, dónde está el águila.

Desaparecieron.

Así termina la vida y comienza la supervivencia.»

**Mandan, Jefe Sioux, 1855**



## *Agradecimientos*

No podía imaginar lo difícil que me resultaría empezar a escribir estas líneas. Emocionada pienso en toda la gente que ha contribuido a que hoy pueda ver el final de este bonito viaje; no sé si estaréis todos los que sois, pero seguro que sois todos los que estáis. A todos/as vosotros/as muchas gracias, sabed que nunca podré olvidar estos 5 años de mi vida ni a toda la gente con la que los he compartido (...si de alguien me olvidé, por favor, que se de por aludido).

Gracias a mis directores. A Joaquim Veà Baró por darme la oportunidad de realizar este trabajo y vivir la que seguro será una de las experiencias más importantes de mi vida. A Jurgi Cristóbal Azkarate, por introducirme en el trabajo de campo y su labor en la consecución de los objetivos planteados.

Gracias a Daniel Turbón por aceptar la tutoría de este trabajo y por seguir ahí aún en momentos tan difíciles.

A Domingo Canales Espinosa y Ernesto Rodríguez Luna de la Universidad Veracruzana por su apoyo y las facilidades prestadas; y a Lourdes Boeck y Roberto Chavira del Instituto Nacional de Ciencias Médicas y Nutrición Salvador Zubirán (México, DF), por su labor en el análisis hormonal de las muestras fecales.

Gracias a Rosamond Coates por sus consejos, ayuda y cariño, y a Braulio Gómez Chalaga por su ayuda durante el censo de la vegetación de la zona.

A las familias de Montepío, por su hospitalidad y cooperación, por contribuir a que consiguiera sentirme en casa estando tan lejos de los míos. Gracias también a la familia Palacios (de Ruiz Cortines) y a Carlos Huber, por

permitirnos desarrollar nuestro trabajo dentro de sus ranchos; y como no, a José (guarda de Rancho Huber) y su familia por su ayuda, y por sus frijoles, sus toritillas y sus sonrisas en los días en que el trabajo se hizo duro e incluso desalentador.

La vida en Montepío y el trabajo de campo habrían sido infinitamente más duros sin toda la gente que pasó por allí. Alba, Pedro, Cristina Domingo, Arturo, César, Erasmo, Marco, Judith, Alberto Conde, Bibiana, Laia Mas, Cristian, Josep, David, Laia Prieto... gracias por todo lo que compartieron conmigo, trabajo, chelas, risas, comidas en Doña Reina. Gracias por hacer que mi estancia en México fuera tan provechosa en todos los sentidos. En este lado mexicano (y más tarde en Barcelona, por suerte para mí), Cristina Martínez fue la mejor ayudante de campo y mi compañera, amiga y apoyo en momentos muy difíciles; gracias Cristina por ayudarme a sortear los primeros momentos en México, por nuestras charlas cuando todos dormían, por tu empeño en hacerme saber que era capaz de seguir...Gracias. Y no me olvido de todos los/as amigos/as que, mediante sus correos electrónicos, me hicieron llegar su cariño a México, fue un gran apoyo.

Ya en Barcelona, gracias al Departamento de Psiquiatría y Psicobiología Clínica y a las personas que allí trabajan por acogerme y demostrarme que podía contar con ellas. A Inma Clemente y Montse Colell por vuestro cariño.

Gracias a Sonia, por compartir conmigo risas y lágrimas y aguantar las mías. Qué suerte haberte tenido como compañera, por ello, gracias.

A Naira, Gemma, y Silvia, por estar ahí desde mi llegada a Barcelona. Sé que si no compartimos más momentos no fue por vuestra parte; siempre supe que estabais ahí para lo que necesitara. Gracias por hacerme sentir en familia.

Gracias a Paqui, Luismi, Alberto, Sergio, Carlos, Montse, Paco, Pili, Mimi, María, Xavi, Nuria, Alex, por acogerme, por enseñarme tantas cosas, por hacer que mi último año en Barcelona fuera tan especial.

A Lara y Beatriz, por todo lo que hemos compartido, por dejarme un hueco en vuestras vidas. Gracias por todo lo que me habéis dado, no sabéis cuánto ha sido!!.

A Pepelu, por estar ahí desde mi comienzo en Barcelona, por su apoyo, por sus abrazos reconfortantes, por todo lo que hemos vivido juntos en esta ciudad, gracias.

En la cara “granaina”, están mis tres familias, las familias Vegas, Carrillo, y Puertas. Gracias por vuestro cariño y vuestros ánimos, por las risas, abrazos y lágrimas en los encuentros y despedidas, por saber que estabais ahí en todo momento.

A Toñi, Eli, Juani, Larbi, a mis niños Selena, Pedro Larbi, y Oscar Jr., a Mayte y Oscar, gracias por acompañarme en este viaje, no importa si cerca o lejos, yo siempre os llevé conmigo. Toñi gracias también por los meses que pasamos juntas en Barcelona, por respetar mi silencio, por cuidarme, por no dejar que me sintiera sola.

A Marcos, porque siempre estuvo ahí para lo que necesité, porque su cariño, sus ánimos y su ayuda (correcciones, sugerencias y abrazos) en el tramo final han sido fundamentales para que hoy pueda estar escribiendo estas líneas. Marcos, gracias gracias gracias!!! (... seremos viejitos y aún te las seguiré dando), y ya sabes, la primera de tiramisú, la siguiente de lo que tú quieras.

Gracias a Blanca, ahora sí, no se si en el lado mexicano, catalán o andaluz, porque estás ahí desde que volé por primera vez a México. Después de 24 horas juntas durante más de un año, conviviendo en casa y en campo (nos costó, eh??)... gracias por los buenos y no tan buenos momentos que pasamos juntas, por las risas durante el, a veces tedioso, trabajo de campo, por seguir ahí después de todo. Gracias y no dudes que tu ilusión, esfuerzo y trabajo son parte de esta tesis.

A Mónica.... Gracias chiqui. Por animarme a iniciar este viaje, por los 4 años que vivimos juntas en Barcelona (con mis idas y venidas de México), por levantarme cuando me caí, por abrazarme cuando me sentí sola, por escucharme sin condiciones, por hacerme reír, por todo tu cariño... GRACIAS.

Gracias a mi familia; a mi cuñada, mi amiga, mi hermana, Sandra, por sus ánimos y su buen humor y ser capaz de contagiármelo en momentos en los que no fue fácil reír. A mi hermano, Javi, por sorprenderme con las palabras justas en uno de los momentos más difíciles de mi vida, por su comprensión y cariño, gracias hermano. A mis padres, Encarna y Salva, empezando porque mi pasión por la naturaleza, por la vida, y mi empeño en intentar mejorar las cosas se lo debo a ellos; por animarme incondicionalmente a vivir mi sueño, y sobre todo por vivirlo conmigo; por ser mis pilares durante todo el camino. GRACIAS POR TANTO, sin vosotros no habría sido capaz de llegar al final.

A todos/as por todo,

MUCHAS GRACIAS







# Índice abreviado

Estructura (1)

## I. INTRODUCCIÓN GENERAL (3)

1. La fragmentación del hábitat natural (5)
2. El estrés (17)
3. La fragmentación del hábitat natural, el estrés y la conservación de los primates (31)
4. Objetivos (37)

## II. METODOLOGÍA GENERAL (41)

5. Área general de estudio (43)
6. Especie de estudio (49)
7. Diseño del estudio (59)
8. Fragmentos y grupos de estudio (67)
9. Análisis de los datos (77)

## III. RESULTADOS (81)

10. Nivel de glucocorticoides fecales como indicador de estrés (83)
11. Dimensión fractal de la distribución temporal del comportamiento como indicador de estrés (107)
12. Influencia de la fragmentación en la competencia intragrupo por el alimento (125)
13. Influencia de la fragmentación en el patrón y éxito reproductivos (143)

## IV. DISCUSIÓN GENERAL (163)

## V. CONCLUSIONES (171)

Referencias Bibliográficas (177)



# Índice

Estructura (1)

## I. INTRODUCCIÓN GENERAL (3)

1. La fragmentación del hábitat natural (5)
  - 1.1. Conceptos generales (7)
  - 1.2. La fragmentación del hábitat natural y los primates (11)
2. El estrés (17)
  - 2.1. Tipos de estresores (21)
  - 2.2. Respuesta fisiológica de estrés (22)
  - 2.3. Efectos negativos de los glucocorticoides (26)
3. La fragmentación del hábitat natural, el estrés y la conservación de los primates (31)
4. Objetivos (37)

## II. METODOLOGÍA GENERAL (41)

5. Área general de estudio (43)
  - 5.1. La fragmentación en Los Tuxtlas (46)
6. Especie de estudio (49)
  - 6.1. Taxonomía, distribución y estado de conservación (51)
  - 6.2. Biología (53)
  - 6.3. Los monos aulladores y la fragmentación en Los Tuxtlas (55)
7. Diseño del estudio (59)
  - 7.1. Elección de los grupos e individuos objeto de estudio (61)
  - 7.2. Recolección de datos (64)

8. Fragmentos y grupos de estudio (67)
  - 8.1. Caracterización de los fragmentos y grupos de estudio (69)
  - 8.2. Cálculo del ámbito hogareño y variables florísticas (72)
  - 8.3. Dieta de los grupos de estudio (75)
9. Análisis de los datos (77)

### III. RESULTADOS (81)

10. Nivel de glucocorticoides fecales como indicador de estrés (83)
  - 10.1. Introducción (86)
  - 10.2. Material y métodos (90)
    - 10.2.1. Recolección y preservación de las muestras (90)
    - 10.2.2. Extracción y cuantificación de fGCs (90)
    - 10.2.3. Influencia de las condiciones demográficas y ambientales en los niveles de fGCs (92)
  - 10.3. Resultados (94)
  - 10.4. Discusión (99)
    - 10.4.1. Diferencias en los niveles de fGCs entre machos y hembras (99)
    - 10.4.2. Niveles de fGCs, dieta y disponibilidad de alimento (100)
    - 10.4.3. Niveles de fGCs y estado reproductivo en hembras (102)
    - 10.4.4. Niveles de fGCs y número de machos en el ámbito hogareño (104)
    - 10.4.5. Conclusiones finales (105)
11. Dimensión fractal de la distribución temporal del comportamiento como indicador de estrés (107)
  - 11.1. Introducción (110)
  - 11.2. Material y métodos (114)
    - 11.2.1. Registro conductual (114)
    - 11.2.2. Cálculo de la dimensión fractal (116)
    - 11.2.3. Influencia de las condiciones demográficas y ambientales en la dimensión fractal (117)
  - 11.3. Resultados (118)
  - 11.4. Discusión (122)
12. Influencia de la fragmentación en la competencia intragrupo por el alimento (125)
  - 12.1. Introducción (128)

- 12.2. Material y métodos (130)
  - 12.2.1. Registro conductual (130)
  - 12.2.2. Influencia de las condiciones demográficas y ambientales en la competencia intragrupo por el alimento (131)
- 12.3. Resultados (132)
- 12.4. Discusión (137)
- 13. Influencia de la fragmentación en el patrón y éxito reproductivos (143)
  - 13.1. Introducción (146)
  - 13.2. Material y métodos (150)
    - 13.2.1. Demografía (150)
    - 13.2.2. Frecuencia de nacimientos y concepciones (150)
    - 13.2.3. Consumo de alimento (151)
    - 13.2.4. Temperatura y precipitación (151)
    - 13.2.5. Análisis de los datos (152)
  - 13.3. Resultados (153)
  - 13.4. Discusión (157)

#### IV. DISCUSIÓN GENERAL (163)

- iv.i. Calidad de hábitat y niveles de estrés (165)
- iv.ii. Variación anual en los niveles de estrés (166)
- iv.iii. Reproducción y niveles de estrés (168)
- iv.iv. Fragmentación, estrés y conservación del mono aullador de manto (169)

#### V. CONCLUSIONES (171)

#### Referencias Bibliográficas (177)



## *Estructura*

---

Esta tesis se divide en 5 grandes bloques: introducción general, metodología general, resultados, discusión general y conclusiones. En la *introducción general* se revisan algunos conceptos básicos sobre el proceso de fragmentación, el estrés y la respuesta de estrés, así como los posibles efectos de la fragmentación y su relación con el nivel de estrés de las poblaciones de primates afectadas. En el apartado de *metodología general* presentamos la zona, la especie, y el diseño del estudio. También en este apartado abordamos el proceso de fragmentación a escala de la zona de estudio y sus efectos sobre las poblaciones de monos aulladores que viven en este paisaje fragmentado. El apartado de *resultados* está conformado por cuatro capítulos, cada uno de los cuales trata de cubrir los principales objetivos planteados en origen (ver pág. 37). Dado que uno de los propósitos de desarrollar una tesis doctoral es conocer e interiorizar el método científico, así como la posterior integración del conocimiento generado en la literatura de este ámbito, estos capítulos siguen el esquema habitual de una publicación científica. Así, tras un conciso resumen, cada capítulo consta de una introducción donde se plantean los aspectos concretos más relevantes de cada tema considerado, un apartado de material y métodos en el que se describen las peculiaridades de la metodología empleada para la consecución de los objetivos particulares, un apartado donde se exponen los principales resultados, y, por último, una discusión pormenorizada de los mismos. En la *discusión general* se pretende dar conexión a los resultados obtenidos en los cuatro capítulos anteriores y así



poder obtener una visión integrada de cómo la fragmentación y el estrés derivado de este proceso podrían afectar al estado de salud y viabilidad a largo plazo de la población de mono aullador de manto en la zona de estudio. La tesis concluye con un apartado donde se sintetizan las principales conclusiones alcanzadas durante este estudio.



## *Parte I*

# INTRODUCCIÓN GENERAL

---

Probablemente no quede un lugar en la Tierra donde las acciones del hombre no hayan perturbado directa o indirectamente los ecosistemas originales. Hasta la más remota zanja oceánica, región polar o montañosa es víctima de cierta contaminación secundaria derivada de tales acciones. Estas perturbaciones pueden forzar a los organismos a modificar algunos de los rasgos característicos de su historia de vida para lograr sobrevivir. En este sentido, todavía sabemos muy poco sobre cómo los animales responden a los cambios medioambientales para ajustar su ciclo de vida y maximizar su eficacia biológica. La integración de esta información en los protocolos de gestión, además de enormes esfuerzos políticos (incluido un cambio cultural y económico), es fundamental para poder abordar los efectos de las alteraciones antropogénicas en la práctica de la conservación (Walker *et al.*, 2005).



## Capítulo 1

# *La fragmentación del hábitat natural*





# Capítulo 1

## *La fragmentación del hábitat natural*

---

### *1.1. Conceptos generales*

En todo el mundo, el crecimiento de las poblaciones humanas y las presiones económicas están llevando a una extendida conversión de los bosques –entre ellos los bosques tropicales– en un mosaico de hábitats alterados y remanentes aislados (Gascon y Lovejoy, 1998; Tabarelli *et al.*, 2004). La reducción y fragmentación de estos hábitats naturales, representa sin duda una de las amenazas más frecuentes y ubicuas para la conservación de la biodiversidad (Lovejoy *et al.*, 1986; Johns y Skorupa, 1987; Andrén, 1994; Noss y Csuti, 1997; Gascon y Lovejoy, 1998; Santos y Tellería, 1998).

En ecosistemas terrestres, la fragmentación comienza típicamente con la formación de claros o perforación de la matriz vegetal (el tipo de hábitat más común), bien por la colonización humana o bien por la extracción de recursos. Al principio la matriz permanece como vegetación natural y la composición de especies y patrones de abundancia pueden verse ligeramente afectados (figura 1A). Pero, a medida que los claros van siendo cada vez más grandes o más numerosos (figura 1B), pasan a convertirse en la matriz, de manera que la conectividad de la vegetación original se rompe y la matriz pasa de ser bosque a ser un hábitat antropizado (figura 1C) (Noss y Csuti, 1997). Este cambio en la

configuración del paisaje a menudo afecta negativamente a la supervivencia de las especies implicadas, llevando en último término a extinciones locales o regionales (Saunders *et al.*, 1991; Andrén, 1994; Santos y Tellería, 1998; Fahrig, 2003).

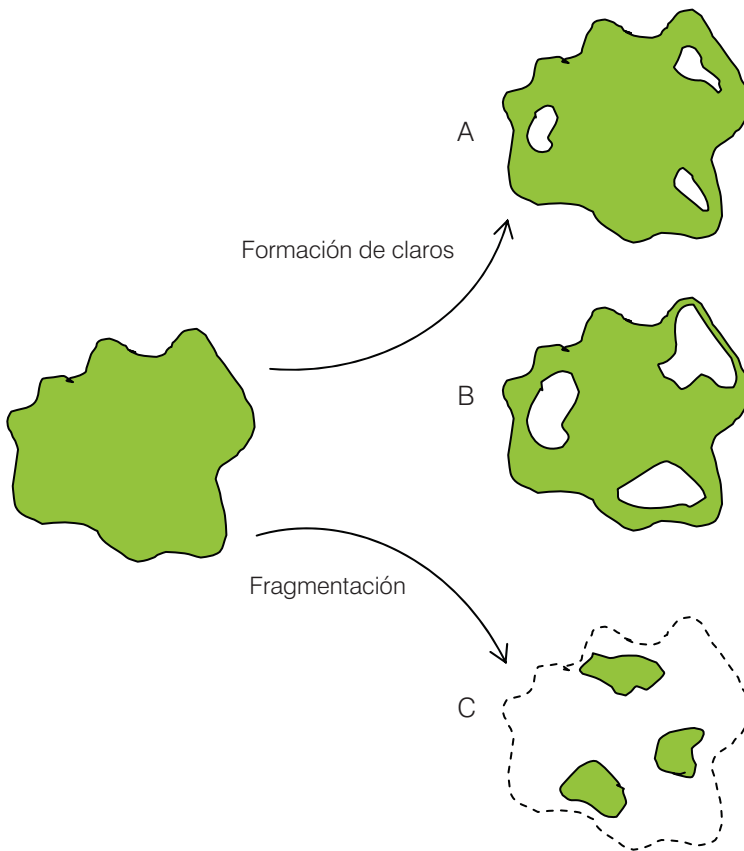


Figura 1. Secuencia del proceso de fragmentación en ecosistemas terrestres (Noss y Csuti, 1997).

Las causas finales responsables de la pérdida de especies asociada a la fragmentación se pueden resumir en cinco:

*Pérdida regional de la cantidad de hábitat.* Lleva a la reducción del tamaño de las poblaciones de los organismos afectados, disminuyendo por tanto la densidad regional de especies (Saunders *et al.*, 1991; Andrén, 1994; Fahrig, 2003). Las especies más grandes y con requerimientos más específicos o aquellas que dependen de recursos más escasos, sufren en mayor grado este proceso de pérdida de hábitat, alcanzando niveles demográficos muy bajos asociados a una alta probabilidad de extinción (Saunders *et al.*, 1991).

*Disminución del tamaño medio y aumento del número de fragmentos de hábitat resultantes,* lo cual lleva a la reducción del tamaño medio de las poblaciones (efecto especie/área) en cada fragmento (Saunders *et al.*, 1991; Andrén, 1994; Fahrig, 2003).

*Aumento de la distancia entre fragmentos,* con la consiguiente dificultad para el intercambio de individuos entre las poblaciones aisladas, así como para reponerse por recolonización de una extinción eventual (Saunders *et al.*, 1991; Andrén, 1994; Fahrig, 2003). En especial, se verán afectadas aquellas especies con baja capacidad dispersiva y/o restricciones comportamentales para cruzar grandes tramos de hábitat (Saunders *et al.*, 1991).

*Aumento de la relación perímetro/superficie,* y por consiguiente, de la incidencia sobre el fragmento de múltiples factores físicos y bióticos procedentes de la matriz del hábitat (Saunders *et al.*, 1991; Andrén, 1994; Gascon y Lovejoy, 1998; Fahrig, 2003). Se produce una zonificación en el fragmento, dando lugar a una franja perimetral en el borde (de “mala” calidad) y un hábitat interior (de “buena” calidad) (figura 2). Los procesos asociados al incremento en esta relación, conocidos como “efecto borde”, afectan gravemente a la calidad del hábitat y provocan habitualmente una pérdida de especies (Santos y Tellería, 2006), aunque no en todos los





depredación, o la competencia) como a sus potenciales funciones ecosistémicas (polinización, dispersión de semillas, etc). Ambos tipos de efectos tienen el potencial de generar cadenas de extinciones locales (Santos y Tellería, 2006).

## *1.2. La fragmentación del hábitat natural y los primates*

Los primates son especialmente vulnerables a los efectos de la fragmentación del hábitat. El 90% de sus poblaciones está asociado a la distribución de las selvas (IUCN, 2000), de manera que la destrucción y fragmentación de este ecosistema ha sido una de las causas principales del declive mundial de este grupo de mamíferos (Cowlishaw y Dunbar, 2000). Un alto porcentaje de la distribución de los primates está actualmente confinado en paisajes fragmentados o en vías de fragmentación, por lo que la supervivencia de buena parte de las poblaciones de primates depende de su habilidad para adaptarse a vivir en paisajes humanizados (Noss y Csuti, 1997; Onderdonk y Chapman, 2000; Chapman *et al.*, 2003a). Varios factores, tanto intrínsecos como relacionados con las características ambientales, pueden influir sobre la habilidad de los primates para vivir en fragmentos de selva:

### *Características de los fragmentos:*

*Tamaño.* Numerosos estudios con primates muestran que la presencia (Cristóbal-Azkarate *et al.*, 2005; Anzures-Dadda y Manson, 2007; Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2007; pero ver Onderdonk y Chapman 2000) y abundancia (Lovejoy *et al.*, 1986; Estrada y Coates-Estrada, 1996; Gilbert, 2003; Cristóbal-Azkarate *et al.*, 2005; Haurcourt y Doherty, 2005; Anzures-Dadda y Manson, 2007) de una determinada especie están positivamente relacionadas con el tamaño del parche de hábitat potencialmente ocupable. Un mayor tamaño del fragmento puede llevar asociados varios

efectos positivos paralelos. Por un lado, una mayor área contendrá posiblemente mayor diversidad de especies arbóreas (Saunders *et al.*, 1991; Noss y Csuti, 1997; Laurance *et al.*, 2002; Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006). Además, cuanto menor sea la relación perímetro/área del fragmento, en menor medida se verá afectada su calidad por el efecto borde (Saunders *et al.*, 1991; Santos y Tellería, 2006). Por tanto, en los fragmentos de mayor tamaño, la restricción en la disponibilidad de alimento para los animales será menor (Saunders *et al.*, 1991; Noss y Csuti, 1997). Por otro lado, cuanto mayor sea el fragmento menor será la posibilidad de exclusión inicial de especies con grandes ámbitos hogareños y más probable será que las poblaciones en él sean grandes, disminuyendo con ello el riesgo de extinción local (Saunders *et al.*, 1991; Fahrig, 2003; Andrén, 1994; Santos y Tellería, 2006).

*Forma.* A medida que los fragmentos se hacen más irregulares (algo normalmente asociado a la disminución en tamaño), la relación perímetro/área aumenta (Saunders *et al.*, 1991) promoviendo un incremento en la tasa neta de cambio que será mayor cuanto más irregular sea el contorno (Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006; Laurance *et al.*, 2002). Arroyo-Rodríguez y colaboradores (2007) encontraron que la probabilidad de ocupación de los fragmentos de selva de unos de los escenarios de su estudio, disminuía a medida que los parches se iban haciendo más irregulares, lo que asociaron al cambio en la composición y estructura de la vegetación. Sin embargo, Cristóbal-Azkarate y colaboradores (2005) no encontraron tal relación en ese mismo paisaje.

*Aislamiento.* La capacidad de las especies para colonizar un fragmento depende en parte de la distancia entre parches adyacentes así como del grado de conectividad entre ellos (Saunders *et al.*, 1991; Estrada y Coates-Estrada, 1996). Sin embargo, el efecto del aislamiento no siempre es obvio (Cristóbal-Azkarate *et al.*, 2005; Haurcourt y Doherty, 2005; Arroyo-

Rodríguez *et al.*, 2007) y depende, entre otros factores, de la escala considerada.

En resumen, el tamaño del fragmento parece ser la variable más importante a la hora de predecir la presencia y/o abundancia de las especies de primates en un hábitat fragmentado, ya que el resto suelen estar asociadas a ésta. No obstante, ninguna de esas variables es totalmente determinante debido a la amplia gama de respuestas que los primates pueden mostrar ante la fragmentación. Esta variabilidad depende fundamentalmente del ámbito hogareño y de la dieta características de cada especie, así como de su plasticidad dietética y conductual (Marsh, 2003).

#### *Factores intrínsecos*

*Ámbito hogareño.* De acuerdo con Burt (1943), el ámbito hogareño se define como el área que recorre un organismo o grupo de organismos para realizar sus actividades básicas de supervivencia y reproducción. Por ello, es de esperar que las especies con grandes requerimientos de espacio vean disminuidas sus posibilidades de supervivencia ante un escenario de fragmentación (Lovejoy *et al.*, 1986; Saunders *et al.*, 1991; Estrada y Coates-Estrada, 1996; Noss y Csuti, 1997; Gilbert, 2003). Sin embargo, Tutin (1999) encontró grupos de primates ocupando fragmentos de tamaño inferior a sus ámbitos hogareños en la reserva de Lopé (Gabón), y Onderdonk y Chapman (2000) no encontraron relación entre el ámbito hogareño y la capacidad de sobrevivir en los fragmentos de una comunidad de primates al oeste de Uganda.

*Dieta.* Los cambios en la distribución y abundancia de los distintos tipos de alimento son un condicionante de primer orden de la respuesta de los primates a la fragmentación y otras formas de alteración del hábitat. Mientras que la disponibilidad de hojas se ve por lo general relativamente poco afectada, la abundancia de frutos puede verse notablemente

disminuida (Johns y Skorupa, 1987), ya que los árboles que dan frutos se distribuyen de forma parcheada tanto en el tiempo como en el espacio (Oderdonk y Chapman, 2000). Por ello, el grado de folivoría/frugivoría en la dieta de los primates se ha relacionado estrechamente con su capacidad para vivir en los fragmentos (Lovejoy *et al.*, 1986; Johns y Skorupa, 1987; Estrada y Coates-Estrada, 1996; Gilbert, 2003). En estudios sobre la comunidad de primates de Kibale, se obtuvo que la densidad media de primates frugívoros del parque era un 59% menor que en áreas no alteradas, mientras que la densidad media de primates folívoros “sólo” era un 39% menor (Johns y Skorupa, 1987). Lovejoy y colaboradores (1986) encontraron que *Alouatta seniculus* puede sobrevivir en únicamente 10 ha aisladas de bosque del Amazonas debido a su folivoría; al mismo tiempo, encontraron que primates más frugívoros como *Ateles paniscus*, *Chlorocebus satanas* y *Cebus apella* no persistían en tales parches. Sin embargo, también en este punto existen algunas discrepancias. Por ejemplo, Tutin y colaboradores (1997) encontraron que la densidad de varias especies de primates frugívoros en fragmentos de selva era igual o mayor que en un hábitat continuo de la Reserva de Lopé, Gabón.

*Plasticidad dietética y conductual.* La habilidad de los primates para modificar su conducta en respuesta a la fragmentación y pérdida de hábitat puede ser crucial en la continuidad de las poblaciones sometidas a tales efectos (Strier, 1997). Tutin (1999) encontró que los individuos de un grupo de *Cercopithecus cephus* residentes en un fragmento de selva comieron menos frutas, semillas y flores, pero más hojas e insectos que conespecíficos que habitaban en selva continua; además, estos individuos mejoraron su eficiencia de forrajeo a través de una nueva estrategia de fisión grupal. Oderdonk y Chapman (2000) hallaron que la composición alimenticia de un grupo de *Colobus guereza* residente en un fragmento era muy distinta a la de los grupos en selva continua, así como que el tamaño grupal y ámbito hogareño eran menores en los fragmentos.

También la capacidad de usar la vegetación de los bordes puede significar la supervivencia en un paisaje fragmentado (Virgós, 2007). Oderdonk y Chapman (2000) describen cómo la capacidad de vivir en un fragmento de algunos colobinos podría estar relacionada con la capacidad de alimentarse de las especies de crecimiento secundario características de los bordes de los fragmentos. La habilidad para explotar la matriz es otra importante característica que puede llegar a condicionar la supervivencia de los primates en paisajes fragmentados. La matriz puede utilizarse para alimentarse en ella (Lovejoy *et al.*, 1986; Cowlshaw y Dumber, 2000; Oderdonk y Chapman, 2000) y/o para desplazarse entre fragmentos (Estrada y Coates-Estrada, 1996; Tutin *et al.*, 1997; Chapman *et al.*, 2003a), permitiendo de esta manera alcanzar otras zonas de alimentación, o bien disminuir el riesgo de extinción local mediante colonizaciones (Noss y Csuti, 1997; Gascon y Lovejoy, 1998; Santos y Tellería, 2006). Algunas de las especies de primates capaces de emplear activamente la matriz son: *Pan troglodites*, (Tutin *et al.*, 1997; Oderdonk y Chapman, 2000), *Mandrillus sphinx*, *Gorilla gorilla*, *Cercopithecus nictitans*, *Cercopithecus cephus* (Tutin *et al.*, 1997), *Procolobus penantii*, *Cercopithecus ascanius* (Oderdonk y Chapman, 2000; Chapman *et al.*, 2003a), *Cebus apella* y *Chiropotes satanas* (Gilbert, 2003).

En conclusión, la perturbación antropogénica del hábitat natural puede influir de manera importante, aunque no siempre, sobre los patrones de utilización de recursos alimenticios y sobre otras actividades propias de los primates; cambios en estos patrones biológicos representarían ajustes de tiempo o energía dirigidos al desarrollo de actividades vitales como el crecimiento, el mantenimiento o la reproducción (Juan *et al.*, 2000). Por tanto, la documentación de tales patrones y actividades nos puede decir mucho acerca de la elasticidad adaptativa de las especies de primates ante los cambios ambientales.



## *Capítulo 2*

### *El estrés*







## Capítulo 2

### El estrés

---

En los últimos años, cada vez son más los biólogos de la conservación dedicados al estudio del estrés en las poblaciones silvestres de animales, debido a que es un factor que puede repercutir negativamente sobre la supervivencia y continuidad a largo plazo de estas poblaciones (Harper y Austad, 2000).

Un *estresor* es cualquier factor físico o psicológico que amenaza o perturba la homeostasis, de modo que el *estrés* puede definirse como un estado de desequilibrio homeostático. El cuerpo restablece la homeostasis a través de adaptaciones neuronales, endocrinas y comportamentales, las cuales conformarían la *respuesta de estrés*. Situaciones tales como evadir a un depredador, perseguir a una presa, o los efectos de la sequía y la subordinación social, desafían la homeostasis y movilizan la respuesta de estrés para afrontar tales estímulos (Sapolsky, 2004).

La relación entre el estresor, el estrés y la respuesta de estrés que desencadena depende de varios factores moduladores (figura 3):

*Predicción y control del estresor.* El que un estímulo adverso pueda provocar estrés depende en gran medida del grado en que el estímulo pueda ser predicho y controlado (Sapolsky, 1995, 2004; Koolhaas *et al.*,

2006). Por tanto, la capacidad de predecir o controlar las relaciones sociales o la disponibilidad de alimento pueden influir de manera importante en el nivel de estrés de las poblaciones naturales (Koolhaas *et al.*, 2006).

*Duración, frecuencia e intensidad del estresor.* Tal y como veremos más adelante, la respuesta ante un estresor puntual es una respuesta adaptativa mientras que si ese mismo estresor se cronifica, la respuesta de estrés continuamente activada podrá originar varias patologías. El tiempo de exposición al estresor puede ser también un factor importante, ya que la sintomatología cambia a lo largo del tiempo después de una única experiencia traumática. Por otro lado, la intensidad de un estresor queda reflejada en la respuesta que genera (Sandi *et al.*, 2001; Sapolsky, 2004; Koolhaas *et al.*, 2006).

*Variación individual:* Las diferencias en la respuesta entre especies se han atribuido a diferencias en la organización social o a ciertos parámetros de la historia de vida. Dentro de una especie, puede haber también importantes diferencias en la respuesta de estrés entre poblaciones, en este caso relacionadas con la tolerancia a factores como el calor o la falta de agua (Hofer y East, 1998). De modo similar, entre los individuos de una misma población pueden existir diferencias en la respuesta de estrés que podrían estar relacionadas con factores incontrolables como el sexo (Gailard y Spinedi, 1998; Turner *et al.*, 2002; Strier *et al.*, 2003; van Lier *et al.*, 2003; Cristóbal-Azkarate *et al.*, 2007) o la estación del año (Beeson, 1989; Wasser *et al.*, 1997; Ingram *et al.*, 1999; Foley *et al.*, 2001; Pride, 2005; Soto-Gamboa *et al.*, 2005). Pero también algunos de los atributos individuales que pueden cambiar a lo largo de la vida de un individuo pueden afectar a la respuesta de estrés, como por ejemplo la edad (Sandi *et al.*, 2001), la condición física (Foley *et al.*, 2001), el estado reproductivo en hembras (Ziegler *et al.*, 1995; Cavigelli, 1999; Strier *et al.*, 2003; Weingrill *et al.*, 2004) y su influencia en machos (Strier *et al.*, 1999, 2003; Lynch *et*

*al.*, 2002), la estabilidad social (Sapolsky, 1992a , 1992b; Heistermann *et al.*, 2004), o las experiencias estresantes previas (Sapolsky, 1992b; Sandi *et al.*, 2001; Johnson *et al.*, 1996; Smith y French, 1997; Dettling *et al.*, 1998).

*Contexto:* El contexto en el que se da un estresor es también importante, de forma que el contexto social (Creel, 2001; Cavigelli *et al.*, 2003), las condiciones climatológicas (Weingrill *et al.*, 2004; Touma y Palme, 2005) y la disponibilidad de alimento (Cavigelli, 1999; Romero y Wikelsky, 2001), pueden alterar de manera importante la respuesta a un estímulo particular.

## 2.1. Tipos de estresores

Los organismos en su hábitat natural responden comportamental y hormonalmente tanto a los cambios predecibles como a los impredecibles con el fin de mantener su equilibrio homeostático. Dentro de los cambios predecibles se incluyen la regulación hormonal y ambiental de la secuencia temporal de las distintas etapas del ciclo de vida (migración, reproducción, estrategias invernales...). Los vertebrados usan “pistas” del ambiente (longitud del día, lluvia, temperatura...) para regular el sistema endocrino y anticiparse a futuros eventos –tales como la primavera o el invierno– con cambios de morfología, fisiología y comportamiento, de manera que el individuo sea capaz de responder eficientemente. En el segundo grupo estarían los componentes impredecibles del ambiente. Las alteraciones humanas se incluirían dentro de este grupo, ya que los organismos no pueden predecir cuándo tendrán lugar eventos como la caza, la urbanización, etc. (Walker *et al.*, 2005).

Aunque el actual conocimiento de estresores potenciales sea probablemente incompleto, los siguientes agentes se han relacionado con situaciones estresantes (Hofer y East, 1998) (figura 3):

*Estresores naturales.* Incluyen características físicas y químicas del ambiente (radiación, temperatura, ph, agua/sequía, salinidad, minerales, catástrofes naturales, etc.) y factores característicos de la especie (densidad de población, inestabilidad social, crianza de la prole) y de otras especies (disponibilidad de recursos, depredadores, patógenos, etc.).

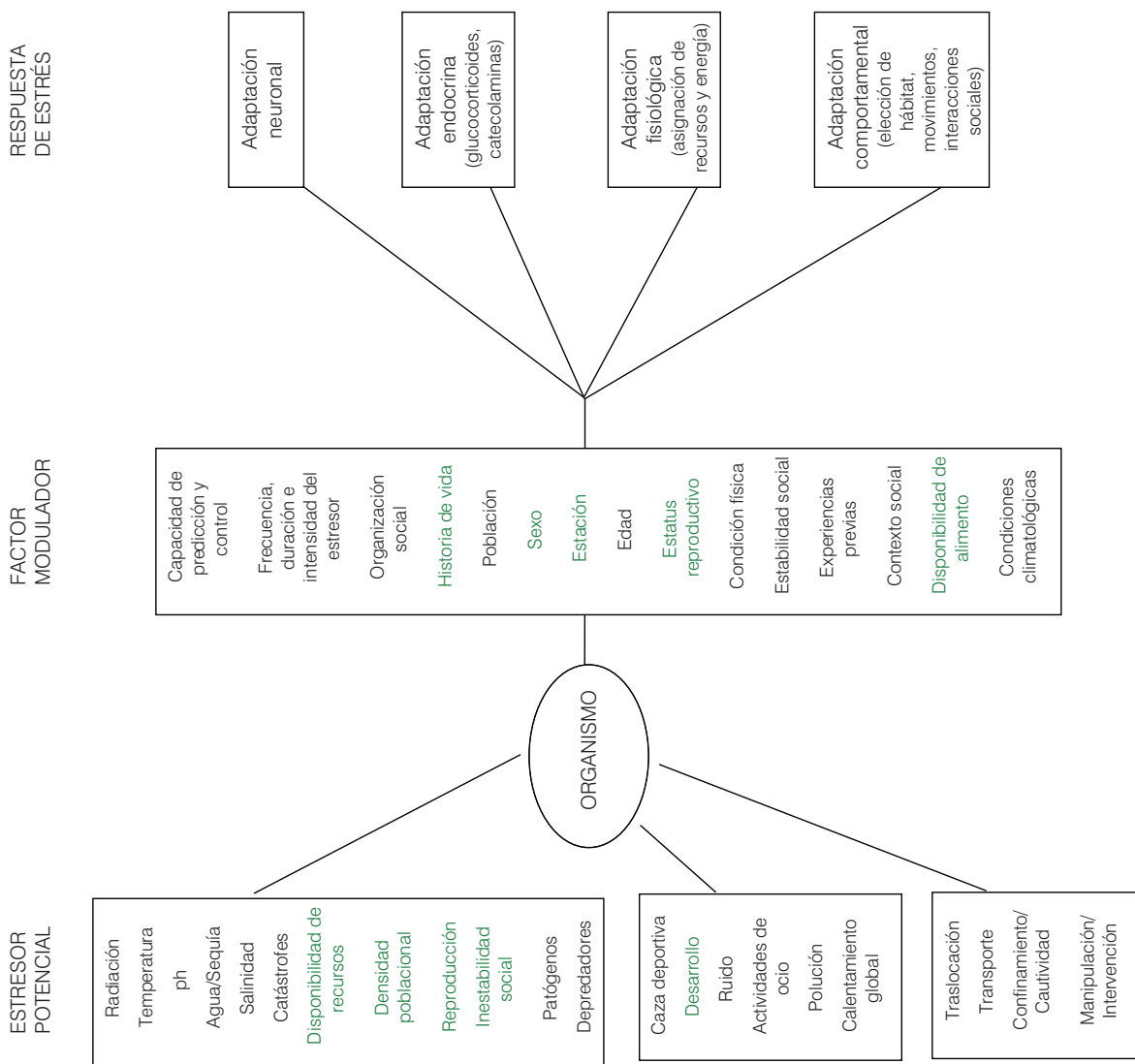
*Factores antropogénicos.* Calentamiento global, polución, ruido, perturbación por visitantes y actividades de ocio, transformación de los hábitats naturales, caza, etc.

*Estresores relacionados con la actividad de la conservación.* Aunque normalmente no afectan de manera importante a la viabilidad global de las poblaciones animales, también la manipulación, el confinamiento y la cautividad, el transporte y la traslocación han sido considerados como posibles estresores.

## ***2.2. Respuesta fisiológica de estrés***

Dentro del grupo de hormonas producidas durante la respuesta de estrés (glucagón, beta-endorfina, prolactina, etc), las catecolaminas y los glucocorticoides son las que modulan la mayor parte de la respuesta (Sapolsky, 2004).

En la respuesta global de estrés, pueden definirse dos etapas o respuestas. La primera respuesta al estrés depende del eje simpático-adrenal (eje SA) y se desata ante cualquier situación que comprometa la homeostasis del individuo. Esta etapa implica la liberación de catecolaminas (adrenalina y noradrenalina) y su función principal es la activación de los sistemas cardiovascular, respiratorio, muscular y esquelético, así como el aumento del



**Figura 3** Relación entre posibles estresores y la respuesta de estrés generada y mediación de diferentes agentes moduladores (Esquema adaptado de Hofer y East, 1998). (En verde se destacan los aspectos considerados en este trabajo).

del metabolismo celular. Con ello, el animal se sitúa en un estado de alerta ante el agente estresante y se desatan respuestas conductuales adaptativas encaminadas a resolver el problema (Genuth, 1993; Möstl y Palme, 2002; Sapolsky, 2004).

Pasados unos minutos, se iniciaría la segunda respuesta de estrés que implica un aumento en la liberación de glucocorticoides (GCs) desde la corteza adrenal al torrente sanguíneo (Mateos, 1994; Sapolsky, 1992b; Sapolsky *et al.*, 2000, Möstl y Palme, 2002). Los GCs más importantes y biológicamente relevantes son el cortisol y la corticosterona. El GC secretado de forma predominante varía entre especies (Palme *et al.*, 2005; Touma y Palme, 2005). En la mayoría de primates, carnívoros y ungulados, predomina el cortisol, mientras que en la mayoría de roedores, aves, anfibios y reptiles es la corticosterona (Wasser *et al.*, 2000; Romero, 2004; Palme *et al.*, 2005; Touma y Palme, 2005). En los animales en los que existen los dos tipos (por ejemplo, algunos ungulados), la relación entre ambos cambia a lo largo de las diferentes etapas de vida o en función de la estimulación de la ACTH (Palme *et al.*, 2005).

La liberación de GCs es el evento final de una cascada de reacciones hormonales que implica la activación del eje hipotálamo-pituitario-adrenal (eje HPA): ante una situación que amenaza la homeostasis del organismo, el núcleo paraventricular del hipotálamo secreta la hormona liberadora de corticotropina (CRH) y la vasopresina (VP) al sistema porta-hipotalámico. La CRH y la VP estimulan en la glándula pituitaria la secreción al torrente sanguíneo de la hormona adenocorticotropa (ACTH) y ésta, a su vez, estimula la liberación de GCs a la sangre desde la corteza adrenal (Sapolsky, 1992b, 2004; Romero, 2004; Palme *et al.*, 2005; Touma y Palme, 2005) (figura 4).

El principal efecto de los GCs durante la respuesta de estrés es la generación y movilización de energía (por gluconeogénesis hepática y la inhibición de insulina y estimulación de glucagón en el páncreas) para

conducirla a las partes del cuerpo que la necesitan y así responder adecuadamente al estímulo estresante. Los sistemas que requieren de un mayor aporte energético durante la respuesta al estrés son el sistema nervioso central, el cardiovascular, el respiratorio y el muscular, mientras que las funciones no esenciales para la supervivencia (anabolismo, crecimiento y reproducción) se ven disminuidas; al mismo tiempo, se inhiben la respuesta inflamatoria y el dolor (Sapolsky, 1992b, 2004; Sapolsky *et al.*, 2000; Sandi *et al.*, 2001).

Resumiendo, los efectos adaptativos de la respuesta de estrés son (Sandi *et al.*, 2001):

- Estimulación de la glucogenólisis en el hígado y en el músculo esquelético, obteniendo energía para el músculo y retrasando la fatiga muscular.
- Aumento de los niveles de glucosa en plasma mediante la gluconeogénesis hepática y la inhibición de la insulina y estimulación de glucagón en el páncreas.
- Estimulación de la lipólisis en los adipocitos, produciendo ácidos grasos libres que podrán ser usados como sustratos energéticos alternativos.
- Aumento de la presión arterial.
- Aumento del flujo de sangre a los músculos, a la vez que disminuye el riego sanguíneo a los órganos que no participan en el movimiento como el tubo digestivo y los riñones.
- Aumento de la conciencia y la atención.
- Midriasis.



- Inhibición de la digestión, el crecimiento, la respuesta inmune, la reproducción y la percepción del dolor.

Por último, el cese en la liberación de GCs está controlado a través de una retroalimentación negativa, de forma que las altas concentraciones de GCs interaccionan con receptores en el hipotálamo desactivando el paso inicial del eje HPA. Si el estresor persiste y los GCs permanecen elevados, la retroalimentación negativa cesa y podría derivar en diferentes efectos negativos (Sandi *et al.*, 2001; Romero, 2004; Sapolsky, 2004) (figura 4).

### ***2.3. Efectos negativos de los glucocorticoides***

Tal y como hemos comentado, la respuesta de estrés se desencadena ante cualquier factor que amenace la homeostasis del individuo de forma que promueve la liberación de energía y facilita las respuestas conductuales efectivas que permiten hacer frente al agente estresante (Sapolsky, 2004). Por tanto, como mecanismo fisiológico *per se*, el estrés no es negativo. A este respecto, los GCs son liberados en respuesta a situaciones que normalmente no son consideradas estresantes, como el cortejo o la cópula (Möstl y Palme, 2002; Touma y Palme, 2005); también juegan un papel en la casada hormonal generada durante el parto en algunas especies (Möstl y Palme, 2002).

Los problemas surgen cuando la respuesta de estrés no es capaz de superar la situación estresante manteniéndose crónicamente activada y dando lugar a una elevación prolongada en los niveles de GCs (estrés crónico) que puede tener efectos fisiológicos perniciosos (Romero, 2004; Sapolsky, 2004) (figura 4). Una constante movilización de energía puede provocar atrofia muscular, fatiga y diabetes por resistencia a la insulina. Por otro lado, aunque la hipertensión es vital para sostener, por ejemplo, una carrera frente a un

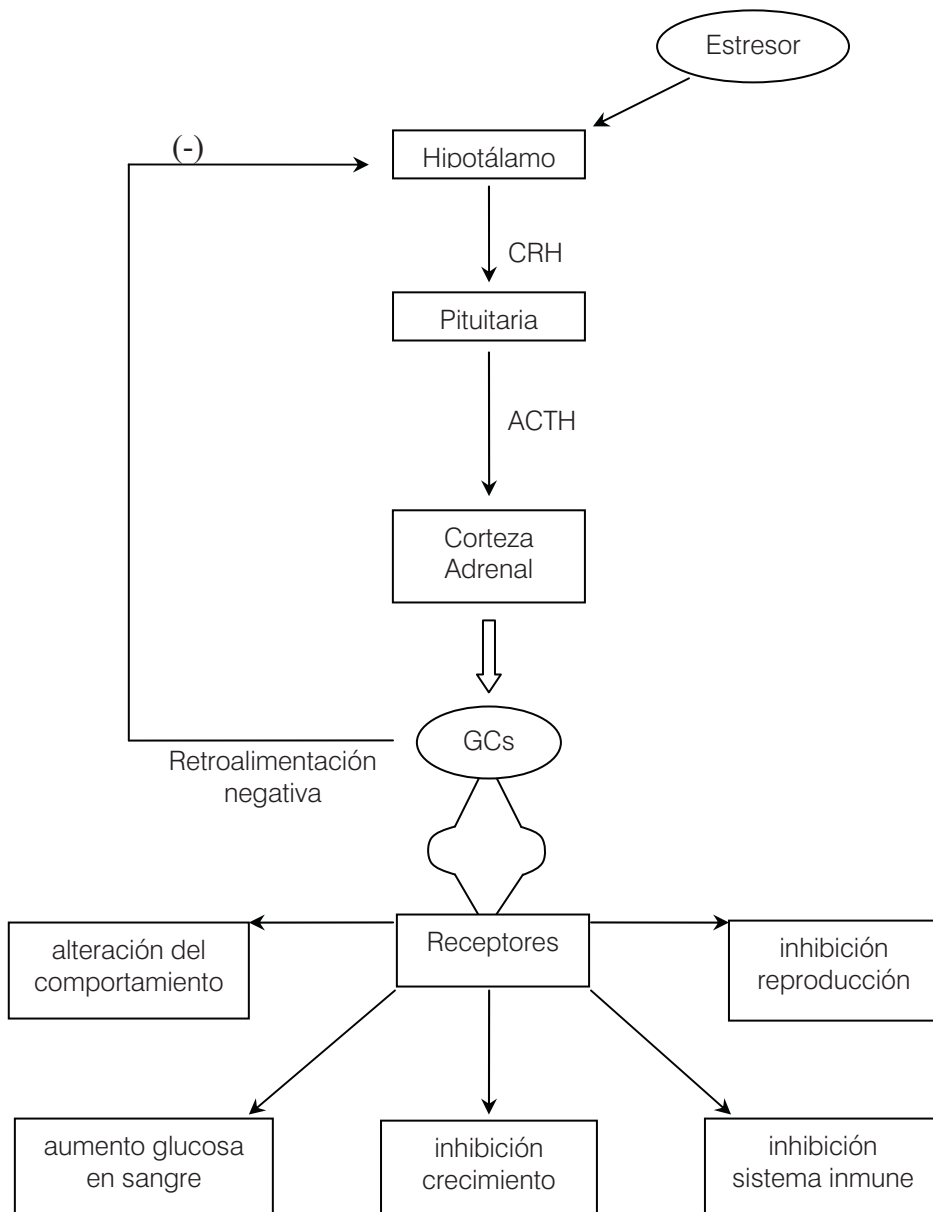


Figura 4. Esquema de la respuesta de estrés y efectos negativos de los GC (adaptado de Romero, 2004).

depredador, la hipertensión crónica daña los vasos sanguíneos e, incluso, puede llevar a arterosclerosis (Sapolsky, 2004). Aplazar la digestión, el crecimiento, la reparación de tejidos y la reproducción frente a un estrés agudo es adaptativo pero, si se cronifica, incrementa el riesgo de úlceras pépticas y de síndrome de colon irritable, y también puede dañar la reparación de tejidos y el crecimiento. Los problemas reproductivos incluyen ciclos ovulatorios anormales, disfunción eréctil (Sapolsky, 1992b, 2004; Ziegler *et al.*, 1995; Cameron, 1997; Harper y Austad, 2000; Sapolsky *et al.*, 2000; Bercovitch y Ziegler, 2002; Möstl y Palme, 2002; Heistermann *et al.*, 2004), abortos y partos de crías muertas (Dukelow y Dukelow, 1989; Cameron, 1997). De una forma más sutil, puede provocar infertilidad temporal, variaciones en la calidad del semen (Dukelow y Dukelow, 1989; Cameron, 1997) y aumentar los intervalos entre partos (Sapolsky, 2004). Además, la sobre-estimulación del sistema inmunitario en respuesta al estrés puede desencadenar una supresión inmune, disminuyendo las defensas frente a enfermedades infecciosas (Sapolsky, 1992b, 2004; Hofer y East, 1998; Harper y Austad, 2000; Sapolsky *et al.*, 2000; Möstl y Palme, 2002). Finalmente, aunque el estrés a corto plazo aumenta la conciencia, el estrés crónico provoca la disrupción y mal funcionamiento de la plasticidad sináptica e incrementa la incidencia de muerte neuronal (Sapolsky, 2004).

Por otro lado, los efectos nocivos del estrés no se limitan a los individuos adultos. Tanto los fetos como los recién nacidos pueden sufrir estrés, lo cual puede derivar en posibles consecuencias a largo plazo (Hofer y East, 1998; Romero, 2004). Diversos estudios con monos, ratas, ratones, gatos y cerdos de guinea, demostraron que el impacto de estímulos ambientales durante esos periodos pueden alterar muchos aspectos de las estructuras neurológicas, la maduración física y comportamental, el crecimiento, la locomoción, la respuesta inmune, el juego exploratorio, el comportamiento agresivo, y la actividad gonadal durante la madurez. Los estímulos examinados a este respecto incluyen bajas temperaturas, inyección de ACTH, exposición a ruidos

cortos e impredecibles, y un ambiente social inestable durante el preño o la lactancia (ver Hofer y East, 1998).



## Capítulo 3

# *La fragmentación del hábitat natural, el estrés y la conservación de los primates*





## Capítulo 3

# *La fragmentación del hábitat natural, el estrés y la conservación de los primates*

---

Como decíamos en el apartado 1.2., el rápido proceso de transformación y fragmentación de los bosques tropicales está forzando a una gran cantidad de poblaciones de primates en libertad a ocupar un paisaje cada vez más humanizado. Para conservar estas especies es fundamental, por tanto, conocer cuáles son las causas y los procesos por los que se ven amenazadas en este nuevo medio (Rodríguez-Luna *et al.*, 1996). Dados los efectos negativos que el estrés puede provocar sobre la salud y la reproducción de múltiples organismos, resulta del mayor interés en ecología y biología de la conservación determinar hasta qué punto la fragmentación puede provocar estrés en las poblaciones de primates.

En este sentido, se ha demostrado que el aumento de densidad que característicamente sufren las poblaciones aisladas como consecuencia de la fragmentación del hábitat original (Andrén, 1994) puede conducir a una disminución en la disponibilidad *per capita* de alimento, lo cual ha resultado en ocasiones en un importante estrés dietético (Esch *et al.*, 1975; Beeson, 1989; Pride, 2005a; Martínez-Mota *et al.*, 2007). En adición, esta baja disponibilidad de recursos alimenticios puede derivar en un aumento en la competencia por los mismos, circunstancia que favorecería un incremento de las relaciones



agonísticas entre los individuos y un consecuente aumento del estrés dentro del grupo (Sapolsky, 1992a). La competencia es una interacción ecológica muy relevante en estos sistemas donde la disponibilidad de alimento puede llegar a ser notablemente limitante, pues puede condicionar de manera importante aspectos como el éxito reproductor, la supervivencia adulta y juvenil y otros aspectos de la historia de vida (por ejemplo, Hassell, 1988). Además, cabe señalar que en los animales que basan su alimentación en fuentes de alimento de poco valor nutritivo (folívoros), las conductas agonísticas derivadas de la competencia por el alimento significarán un importante coste adicional, ya que la energía disponible para la reproducción y la alimentación estará condicionada además por la menor calidad de esos ítems de comida (Jones, 1980; Zucker y Clarke, 1998).

La limitación de recursos alimenticios puede verse acentuada por las consecuencias del efecto borde. El aumento de la temperatura y la disminución en la humedad, característicos del efecto borde en climas tropicales (Esch, 1975; Saunders *et al.*, 1991; Noss y Csuti, 1997; Ferreira y Laurance, 1997; Estrada *et al.*, 1999), pueden ser responsables del cambio de la estructura inicial de la selva debido al aumento en la mortalidad de árboles de especies primarias y su sustitución por especies pioneras (Ferreira y Laurance, 1997; Estrada *et al.*, 1999). Esta transformación de la vegetación, puede traducirse en una variación en la oferta alimenticia (Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006). Es previsible, por consiguiente, que el cambio en la vegetación debido al efecto borde, provoque estrés dietético en los animales – especialmente en los herbívoros- adaptados a la selva madura.

Por otro lado, el posible aumento en la densidad y sedentarismo de las poblaciones pueden favorecer el contacto entre los individuos, aumentando con ello la transmisión de enfermedades (Dobson y May, 1986) y, por tanto, el estrés (Sapolsky, 1995). En relación a esto, existen diversos factores que pueden condicionar la respuesta inmunológica de los individuos. Dado que el sistema inmune requiere de mucha energía para su correcto funcionamiento,

cualquier situación que comprometa la obtención de la energía necesaria (estrés en general) tiene el potencial de reducir las defensas de los organismos (Munk *et al.*, 1984, Wasser *et al.*, 2000).

La disminución en el tamaño de las poblaciones aisladas (por el efecto especie/área) (Saunders *et al.*, 1991) y en las tasas de migración (debido a las barreras impuestas por la fragmentación) (Noss y Csuti, 1997), puede fomentar además la reproducción entre individuos emparentados y, por tanto, desembocar en una reducción de la heterocigosidad de las poblaciones. Esta pérdida de heterocigosidad, puede provocar a su vez que los individuos de una población no sean capaces de responder adecuadamente ante cambios ambientales (Saunders *et al.*, 1991), lo cual induciría un consecuente aumento del estrés (Esch *et al.*, 1975).

Con todo, la fragmentación del hábitat natural y el subsiguiente estrés en los individuos supone un riesgo evidente para la viabilidad de las poblaciones de primates remanentes en paisajes humanizados. Por consiguiente, el estudio del comportamiento y las respuestas de estos primates ante el posible estrés producido por la fragmentación de su hábitat es una herramienta básica para entender la capacidad de adaptación a la acción del hombre y, por tanto, de supervivencia a largo plazo del cada vez mayor número de poblaciones de primates que pervive expuesto a la alteración antrópica de su medio. Finalmente, el resultado último de este conjunto de factores sobre aspectos demográficos clave como el éxito reproductor, es sin duda crucial a la hora de planificar estrategias de conservación de los primates habitantes en paisajes fragmentados.



# *Capítulo 4*

## *Objetivos*





## Capítulo 4

### Objetivos

---

El objetivo principal de esta tesis doctoral es valorar si las poblaciones de mono aullador de manto (*Alouatta palliata mexicana*) en un hábitat fragmentado de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas (estado de Veracruz, México) están sometidas a estrés inducido por los efectos de la fragmentación de hábitat. Para ello se emplearon dos métodos no invasivos, uno fisiológico, a partir de niveles de glucocorticoides fecales, y otro conductual, basado en el cálculo de la dimensión fractal de la distribución temporal del comportamiento. Adicionalmente, se pretende evaluar la validez del empleo de ambos parámetros –conductuales y fisiológicos– y su concordancia en la medición de estrés. Por último, los niveles de estrés encontrados se intentarán asociar a las distintas condiciones tanto ambientales como demográficas en las que viven los grupos de estudio. Estos objetos de estudio se desarrollan en los capítulos 10 y 11.

En el capítulo 12 se aborda la competencia por el alimento en las poblaciones de mono aullador arriba citadas, ya que éste es uno de los factores potenciales desencadenantes de estrés en hábitats fragmentados. Dado que la limitación de recursos puede llevar a competir directamente por ellos, estudiamos el nivel de competencia directa en contexto de alimentación estimada a partir de los episodios de agresión y desplazamientos observados en cada uno de los grupos de estudio. Así mismo, se relaciona la frecuencia y

el porcentaje de tiempo empleado en estos eventos con distintas variables florísticas y demográficas para determinar qué consecuencias de la fragmentación son las responsables de la competencia intragrupo por los recursos.

Por último, debido a las consecuencias del proceso de fragmentación y del posible estrés derivado de este proceso sobre la viabilidad de las poblaciones animales, creímos necesario conocer si la reproducción de los aulladores de esta zona se ve influenciada por los efectos de la fragmentación. Por ello, en el capítulo 13 nos centramos en el grado de fragmentación del hábitat como factor potencialmente influyente en el patrón reproductivo. Así mismo, pretendemos determinar si los eventos reproductivos (concepción y nacimientos) de los aulladores se relacionan con cambios estacionales en la disponibilidad del alimento. Por otro lado, dada la influencia de las condiciones de temperatura y precipitación sobre la fenología global del hábitat, también se analiza el posible efecto de tales variables sobre los patrones reproductivos. De este modo estaremos en disposición de arrojar algo de luz a la importante cuestión de en qué medida la estrategia reproductiva de estos grupos de aulladores está supeditada a los efectos de la fragmentación de su hábitat, información clave para la implementación de planes de conservación eficientes para esta especie de primate amenazada.



*Parte II*

## *METODOLOGÍA GENERAL*





*Capítulo 5*  
*Área general de estudio*





## Capítulo 5

### Área general de estudio

---

El estudio se llevó a cabo dentro de la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas (155122ha), al sur del estado de Veracruz, México (figura 5). La altitud dentro de la reserva varía desde el nivel del mar hasta los 1720msnm. Este acentuado gradiente altitudinal influye fuertemente en el clima y en la vegetación local (Soto y Gama, 1997). El clima predominante es cálido húmedo, con una precipitación media anual de 4900mm y con temperaturas que oscilan entre los 27°C y los 36°C para el rango superior y entre los 8°C a los 18°C, para el rango inferior. La precipitación es estacional, existiendo una estación seca entre marzo y mayo (precipitación media de 111,7mm al mes) y una estación húmeda desde junio hasta febrero (486,2mm de precipitación media al mes). De septiembre a febrero la región se ve afectada por vientos fríos y húmedos procedentes del norte, conocidos localmente como “Nortes”. Estos vientos pueden alcanzar más de 80km/h y provocan una gradual reducción de las temperaturas (Soto y Gama, 1997).

La Sierra de Los Tuxtlas en general constituye uno de los puntos de distribución más norteño de la vegetación tropical en el continente americano (Dirzo y Miranda, 1992). Esta vegetación va cambiando en función del gradiente altitudinal, encontrando vegetación genuinamente costera a las orillas del mar, selva alta perennifolia (0-700msnm), selva alta subperennifolia

de montaña (700-900msnm), bosque de liquidámbar (900-1000msnm) y selva baja perennifolia (> 1000msnm) (Gómez-Pompa, 1973). Sin embargo, como resultado de la actividad humana, una alta proporción de las selvas de esta región ha sido eliminada o degradada en las últimas 6 décadas, resultando en un elevado nivel de fragmentación del hábitat original (Dirzo y García, 1992; Guevara *et al.*, 2004a y b).



Figura 5. Localización de la zona de estudio (Parks Watch, 2003).

### 5.1. La fragmentación en Los Tuxtlas

Los primeros datos sobre asentamientos humanos en esta región datan de hace 1500 años, primero con los Olmecas y seguidos de los Popolucas y Mexicas. Los españoles llegaron en 1522. Sin embargo, esta larga historia de continua ocupación humana no estuvo asociada a una alta densidad de población hasta comienzos del siglo pasado cuando se construyeron las

carreteras que conectan esta área con Veracruz y otras ciudades importantes. Esta mayor comunicación promovió el desarrollo de actividades como el comercio de madera y azúcar, las plantaciones de tabaco o la ganadería, que tuvieron un fuerte impacto sobre la selva de esta área. Así, en la actualidad, el hábitat original de esta región, como el de otras muchas en Centro y Sudamérica, se ha transformado en gran medida en pastos y otros tipos de paisajes agrarios (Dirzo y García, 1992; Guevara *et al.*, 2004a y b). Dirzo y García (1992) calcularon que en un periodo de 20 años la vegetación de selva tropical de la zona norte de La Sierra de Los Tuxtlas se redujo en un 80% quedando el resto dividido en forma de fragmentos (figura 6). Por su parte Estrada y Coates-Estrada (1996) estimaron que el 75% de la extensión original de la selva de Los Tuxtlas había sido extraída, y de la selva remanente solo un 20% se mantenía en forma de selva continua, y el 80% restante se encontraba en forma de fragmentos. Además, la mayor proporción de esta selva en la actualidad aparece por encima de los 400msnm (Estrada y Coates-Estrada 1995), presumiblemente debido a su menor accesibilidad y rentabilidad para la agricultura y la ganadería.

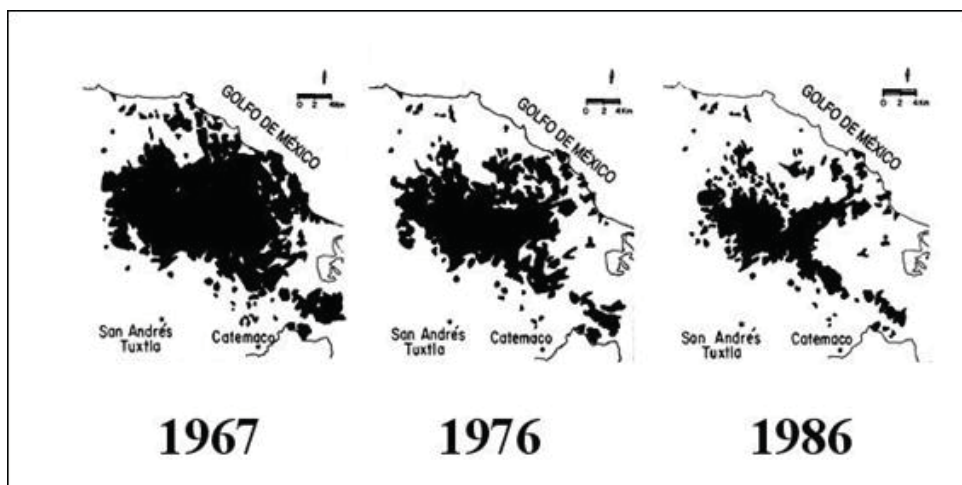


Figura 6. Secuencia del proceso de deforestación de la zona norte de la Sierra de Los Tuxtlas (Dirzo y García, 1992).

En la zona de estudio, la mayor parte de la extracción de selva se llevó a cabo para obtener áreas de pasto para el ganado, y muchos de los fragmentos de selva que aún persisten se han mantenido para evitar que se sequen los riachuelos y de esta forma proporcionar áreas de sombra y bebederos naturales para el ganado. Además, aunque la tala está actualmente más controlada, se sigue extrayendo vegetación del interior de algunos fragmentos para crear caminos para el paso de los animales. Esto, en conjunción con la incidencia de los efectos borde, hace que los fragmentos contengan una gran proporción de vegetación de crecimiento secundario.

En este tipo de paisaje, los grupos de aulladores han quedado aislados en fragmentos de selva que varían en tamaño, distancia de aislamiento y calidad de hábitat (Estrada y Coates-Estrada, 1996; Cristóbal-Azkarate *et al.*, 2005; Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006; Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2007), situación que permite llevar a cabo estudios dirigidos a diagnosticar las respuestas de los monos aulladores a la fragmentación de sus hábitats (ver Cristóbal-Azkarate y Arroyo-Rodríguez, 2007).

*Capítulo 6*  
*Especie de estudio*







## Capítulo 6

### *Especie de estudio*

---

#### **6.1. Taxonomía, distribución y estado de conservación**

Al igual que el resto de primates del Nuevo Mundo, los monos aulladores (gen. *Alouatta*) pertenecen al infraorden Platyrrhini. En general, los taxónomos están de acuerdo en encuadrarlos dentro de la familia Atelidae (ver Rylands *et al.*, 2000). Actualmente, dentro del género *Alouatta* se reconocen nueve especies: *A. seniculus*, *A. sara*, *A. nigerrina*, *A. belzebul*, *A. guariba* (antes *A. fusca*), *A. palliata*, *A. coibensis*, *A. caraya*, y *A. pigra* que dan lugar a veintiún subespecies (Rylands *et al.*, 2000).

*Alouatta* es el género primate neotropical con la distribución geográfica más amplia. Se extiende desde el sur de México al sureste de Argentina (Crockett y Eisenberg, 1987; Kinzey, 1997). La especie *A. palliata* (mono aullador de manto) está compuesta por tres subespecies, siendo *A. palliata mexicana* la subespecie objeto de la presente tesis. Originalmente, *A. palliata* se distribuía desde la provincia de Veracruz (México) hasta el norte de Perú, abarcando Centroamérica y una estrecha franja en la costa pacífica de Colombia y Ecuador. Por su parte, la subespecie *A. p. mexicana* se extendía desde las zonas selváticas del sureste de México (Veracruz, Oaxaca, Tabasco, Campeche y Chiapas) hasta el sur de Guatemala (figura 7). Pero debido a la

conversión extensiva de su hábitat natural a zonas de pasto y otros agrosistemas, esta subespecie ha llegado a extinguirse en muchas localidades y en muchas otras las poblaciones han quedado aisladas en algunas reservas inconexas y zonas no protegidas en gran parte fragmentadas, lo cual la sitúa en una posición de especial riesgo (Estrada y Coates-Estrada, 1996; Rodríguez-Luna *et al.*, 1996; Rodríguez-Luna, 1997). A estas extinciones locales ha contribuido la caza de esta subespecie para alimentación y para su uso como mascotas. Todo esto ha motivado la clasificación de este taxón como en peligro crítico de extinción (IUCN, 2007).

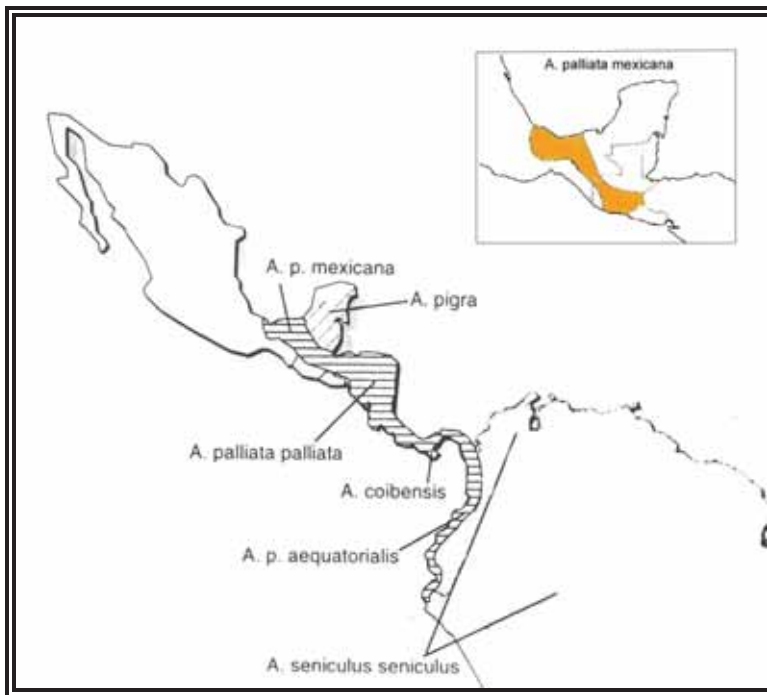


Figura 7. Mapa de distribución original de *A. palliata* (Crockett, 1998) y de *A. palliata mexicana* aumentada (Rodríguez-Luna *et al.*, 1996).

## 6.2. *Biología*

*A. palliata* ocupa diferentes tipos de hábitat, desde bosques deciduos hasta selva alta perennifolia, pasando por bosques riparios y galerías forestales, lo cual demuestra una gran plasticidad ecológica. Es una especie de hábitos arbóreos que utiliza principalmente los estratos medio y superior de los bosques. Rara vez baja al suelo, aunque a veces se le ha observado atravesando áreas abiertas para ir de un fragmento a otro (Neville *et al.*, 1988).

Los monos aulladores de manto son estrictamente diurnos y sus actividades tienden a realizarse en una secuencia estereotipada, alternando episodios de descanso, locomoción y alimentación (Carrera-Sánchez, 1994; Muñoz *et al.*, 2001). La mayoría de los estudios realizados sobre el patrón diario de actividad de esta especie coinciden en las proporciones de tiempo dedicadas a cada una de estas conductas principales: entre el 45% y el 80% para el descanso, del 10% al 30% para la alimentación y del 10% al 25% para la locomoción (Estrada, 1984; Juan *et al.*, 2000; Muñoz *et al.*, 2001; Clarke *et al.*, 2002; Rodríguez-Luna *et al.*, 2003; Bicca-Marques, 2003). Solo un 5% del patrón diario de actividad, es dedicado a otras conductas (Mendel, 1976) entre las que se encontraría la conducta social. Este patrón de actividad (con la locomoción prácticamente enfocada a la búsqueda de alimento y una actividad social mínima) parece estar dirigido al ahorro de energía según una estrategia adaptativa que vendría determinada por su alimentación (Neville *et al.*, 1988).

Los monos aulladores de manto comen hojas jóvenes y maduras, pecíolos, brotes, flores, frutas, semillas y pequeñas ramas. También consumen de forma accidental algunos artrópodos, especialmente coleópteros. Aunque está clasificado como fundamentalmente folívoro, el consumo de frutos puede alcanzar el 95% de la dieta en determinadas épocas del año y lugares (ver Neville *et al.*, 1988). Igualmente, muestran una importante plasticidad en

cuanto a las especies arbóreas de las que se alimentan (Estrada, 1984; Estrada *et al.*, 1999; Arroyo- Rodríguez y Mandujano, 2006; Cristóbal-Azkarate y Arroyo-Rodríguez, 2007). Según Estrada y colaboradores (1999), esta plasticidad alimenticia no respondería a preferencias tróficas, sino más bien a la disponibilidad de alimento característica de cada una de las zonas de estudio. Además, algunas de las especies usadas como alimento son ricas en componentes secundarios que reducen la eficiencia de asimilación durante la digestión. Esta situación puede forzar a los aulladores a consumir especies o tipos vegetales que no satisfagan completamente sus demandas nutricionales o energéticas.

El tamaño de los grupos de *A. palliata*, dependiendo de la capacidad de carga del hábitat y de la estabilidad del grupo, oscila entre tres y 44 individuos (Crockett y Eisenberg, 1987); en general, la calidad del hábitat y el tamaño de fragmento se relacionan con mayores tamaños de grupo (Bicca-Marques, 2003). La organización social de la especie se ha descrito como un sistema unimacho (atendiendo al número de machos con acceso a las hembras receptivas) y como sistema multimacho (en función del número de machos en el grupo). El número medio de hembras por macho oscila entre 1,16 y 4,11 (Crockett y Eisenberg, 1987). Tanto hembras como machos migran de sus grupos natales, los machos entre los 15 y 36 meses de edad, y las hembras entre los 24 y 40 meses de edad; por tanto, los grupos están formados por individuos no emparentados (Glander, 1980).

Los machos alcanzan la madurez sexual a los 42 meses de edad, mientras que las hembras inician su actividad sexual alrededor de los 36 meses y tienen su primer infante entre los 40 y los 46 meses de edad (Glander, 1980). La duración del ciclo estral de las hembras es de 16 días en promedio y solo durante 2 o 3 días se muestran receptivas a los machos. Normalmente tienen lugar varios apareamientos hasta que la hembra queda preñada. La gestación oscila entre 180 y 194 días, con un periodo medio de 186 días. El periodo de lactancia puede durar hasta 18 meses, lo cual supone un intervalo entre

nacimientos entre 17 y 22,5 meses cuando la cría sobrevive. Este intervalo se acorta considerablemente con la muerte del infante, de forma que la hembra empieza a ciclar de nuevo a las 3 o 4 semanas después de la muerte de la cría y el siguiente parto puede acontecer a los 9 o 10 meses después del nacimiento del primer infante (Glander, 1980; Cortés-Ortiz *et al.*, 1994; Carrera-Sánchez *et al.*, 2003).

### 6.3. *Los monos aulladores y la fragmentación en Los Tuxtlas*

En las últimas décadas, la destrucción del hábitat de los primates de México ha resultado en una significativa reducción de su distribución; hoy, los aulladores (y los monos araña, *Ateles geoffroy*) están extintos en muchas partes del sureste de México y las poblaciones que quedan habitan fragmentos de selva bajo precarias condiciones ecológicas y demográficas (Estrada y Coates-Estrada, 1996). Estrada y Coates-Estrada (1988) estimaron que de la población original de monos aulladores en la zona, sólo quedaba en el momento de su estudio un 16%. También pusieron de manifiesto una alta relación entre el tamaño de los fragmentos y la presencia de aulladores. Estos resultados se ven apoyados por varios estudios posteriores (Estrada *et al.*, 1999; Estrada y Coates-Estrada, 1996; Rodríguez-Toledo *et al.*, 2003; Cristóbal-Azkarate *et al.*, 2005; Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006; Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2007). Estos últimos autores argumentan que la relación entre la presencia de aulladores y el tamaño de fragmento se debe a que el tamaño de fragmento está positivamente relacionado con el del ámbito hogareño (Cristóbal-Azkarate y Arroyo-Rodríguez, 2007), así como con la cantidad y calidad de fuentes de alimento (Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006). Por otra parte, Estrada y Coates-Estrada (1988) también encontraron que el grado de aislamiento se asociaba de forma negativa con la presencia y abundancia de

aulladores. Sin embargo, esta relación no parece ser claramente extrapolable ya que Arroyo-Rodríguez y colaboradores (2007) sólo encuentran esta asociación en uno de 3 paisajes estudiados, paisaje en el que, además, Cristóbal-Azkarate y colaboradores (2005) no encontraron tal relación.

Por otro lado, la densidad media de aulladores en los fragmentos de selva de la zona norte de la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas, es más del doble que la media estimada por Chapman y Balcomb (1998) para el conjunto de la especie y 6 veces mayor que la calculada para selva continua en Los Tuxtlas (Estrada, 1984). Este aumento en la densidad de población de aulladores puede suponer una reducción en la disponibilidad de alimento *per capita* (Fowler, 1987; Rodríguez-Toledo, *et al.*, 2003; Cristóbal-Azkarate, *et al.*, 2005), lo cual puede verse acentuado por el cambio en la oferta de alimentos preferenciales que supone la transformación de la vegetación original derivada del proceso de fragmentación (Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006).

La fragmentación no sólo influye sobre aspectos demográficos, sino también comportamentales. Entre ellos, destaca la ya comentada capacidad de los aulladores en Los Tuxtlas para responder a la disminución en la cantidad y calidad de potenciales fuentes de alimento en los fragmentos (Estrada, 1984; Johns y Skorupa, 1987; Estrada y Coates-Estrada, 1996; Crockett, 1998; Estrada *et al.*, 1999; Juan *et al.*, 2000; Gilbert, 2003), bien aumentando la diversidad de especies incluidas en la dieta (Rodríguez-Luna *et al.*, 2003; Asensio *et al.*, 2007; Cristóbal-Azkarate y Arroyo-Rodríguez, 2007) o bien incorporando otras formas vegetales. En este sentido, Cristóbal-Azkarate y Arroyo-Rodríguez (2007) han indicado que los aulladores responden al aumento en la densidad de población incrementando el consumo de formas de crecimiento no arborícolas (vides, lianas, epífitas, hemiparásitas, arbustos, hierbas, palmas) y argumentan que estos ítems de comida podrían ser una elección secundaria derivada de la reducción del hábitat. Sin embargo, aún se desconoce si esta plasticidad alimenticia, derivada del cambio en la

disponibilidad de alimento resultante de la fragmentación, tiene efectos a largo plazo sobre la salud de las poblaciones de aulladores afectadas.

También derivadas del incremento en la densidad de población, otros estudios revelan adaptaciones comportamentales relacionadas con el patrón diario de actividad. Por ejemplo, Rodríguez-Luna y colaboradores (2003) y González-Picazo y colaboradores (2001) obtuvieron, respectivamente, un incremento en el tiempo de viaje y un aumento en la folivoría después de que se produjera un aumento en la densidad de población de 1,2 a 6,9 y de 1,6 a 3,2 individuos por hectárea. Sin embargo, Bicca-Marques (2003) y Cristóbal-Azkarate y Arroyo-Rodríguez (2007), en sendos trabajos de revisión, no obtienen una relación generalizada entre el tamaño del fragmento o la densidad de población y el patrón de actividad de los grupos de estudio. La discrepancia en los resultados obtenidos entre unos y otros estudios podría deberse a cuestiones de la escala considerada.

Igualmente, dentro de las adaptaciones comportamentales, la relación positiva entre el tamaño de fragmento y el ámbito hogareño (Cristóbal-Azkarate y Arroyo-Rodríguez, 2007) sugiere que los aulladores podrían estar respondiendo a la disminución de hábitat reduciendo el tamaño de sus ámbitos hogareños.

Por otro lado, el hecho de que *A. palliata* sea raro por encima de los 800msnm, sugiere la presencia de limitaciones en la distribución de esta especie en las regiones montañosas de Los Tuxtlas. Estas limitaciones podrían deberse a requerimientos ecológicos específicos, y/o restricciones comportamentales que impidan a los aulladores ocupar áreas de selva nativa a mayores alturas (Estrada y Coates-Estrada, 1996). Esta circunstancia tiene especial relevancia en Los Tuxtlas, donde una proporción importante de la población de aulladores está seriamente amenazada debido a que la mayoría de los bosques de tierras bajas ha desaparecido. La persistencia de los aulladores en este escenario podría deberse a su adaptabilidad alimenticia, lo



que permitiría su permanencia durante un tiempo determinado en fragmentos muy pequeños o inmersos en hábitats antropizados.

# *Capítulo 7*

## *Diseño del estudio*





## Capítulo 7

### Diseño del estudio

---

#### 7.1. Elección de los grupos e individuos objeto de estudio

De septiembre a diciembre de 2003 realizamos un estudio piloto tras el cual se hizo la elección de 3 grupos de monos aulladores habitando fragmentos de selva distintos. La elección de los grupos de estudio se hizo en base a las características demográficas y ambientales de los fragmentos que habitaban con objeto de buscar un gradiente en las condiciones de perturbación del hábitat entre fragmentos. Por ello se eligieron en función de su tamaño, de la densidad de monos y de la sumatoria de los índices de importancia de los 5 taxa (*Ficus sp.*, *Nectandra ambigens*, *Poulsenia armata*, *Brosimum alicastrum* y *Cecropia obtusifolia*) más consumidos por esta especie en Los Tuxtlas según Estrada (1984) ( $\Sigma 5$ ); estas variables habían sido medidas en años anteriores por Cristóbal-Azkarate y colaboradores (2005) (tabla I). El índice de importancia de una especie vegetal en un fragmento se obtiene al sumar su densidad, dominancia y frecuencia relativas (para más detalles metodológicos, ver Cristóbal-Azkarate *et al.*, 2005) e indica su contribución relativa dentro de una comunidad florística. Por tanto, dada la importancia de los 5 taxa citados arriba como recurso alimenticio, el índice  $\Sigma 5$  es una aproximación de la disponibilidad de alimentos preferenciales para la especie *Alouatta palliata* (Cristóbal-Azkarate *et al.*, 2005).

Durante este periodo también se hizo una categorización de edad-sexo de los grupos de estudio siguiendo la clasificación de Carpenter (1965) (tabla II). Además, se registraron otras características útiles para la distinción de los individuos como cicatrices, lesiones, mutilaciones, malformaciones y el patrón de coloración de las extremidades posteriores y de la cola, característico de la especie y variable de un ejemplar a otro (Rodríguez-Luna, 1997). Para cada individuo elaboramos una ficha de identificación con sus marcas distintivas (figura 8). De esta manera identificamos a todos los individuos del grupo, a partir de lo cual se eligieron los individuos focales, dos machos y dos hembras en cada fragmento.

**Tabla II.** Comparación entre las categorías de edades de inmaduros en *Alouatta palliata* de Carpenter (1965). A mayor número de signos "+", mayor nivel de juego.

Clase	Peso (gr)	Color	Relación con la madre	Juego	Edad
Infante-1	600	Grisáeo-marrón	Transportado ventralmente	+	Nacer a 5-6 mes
Infante-2	900	Marrónáeo-negro	Transportado dorsalmente, todavía estrecha asociación	++	5-6 a 10-12 mes
Infante-3	1500	Negro	Durante los desplazamientos del grupo puede ocasionalmente viajar solo	+++	10-12 a 18-20 mes
Juvenil-1	2500	Negro	Periodo de destete, relativamente independiente. Participa en los juegos del grupo	++++	20-30 mes
Juvenil- 2	4000	Negro con manto rojizo	Generalmente con otros jóvenes. Ocasionalmente con la madre y hermanos menores	++	30-40 mes
Juvenil- 3	6000	Negro con el distintivo manto rojo	Completamente independiente. Domina los juegos de grupo. Cierta evitación de machos	+	40-50 mes

Durante el estudio piloto también se definieron las conductas que se registrarían. Este periodo permitió, además, adiestrar a los observadores (S. Vegas-Carrillo y B. Hervier) en el registro conductual, de forma que a su finalización éstos alcanzaron una fiabilidad interobservador >95% (Cohen's Kappa,  $K = 0.789, p < 0.0001$ ).

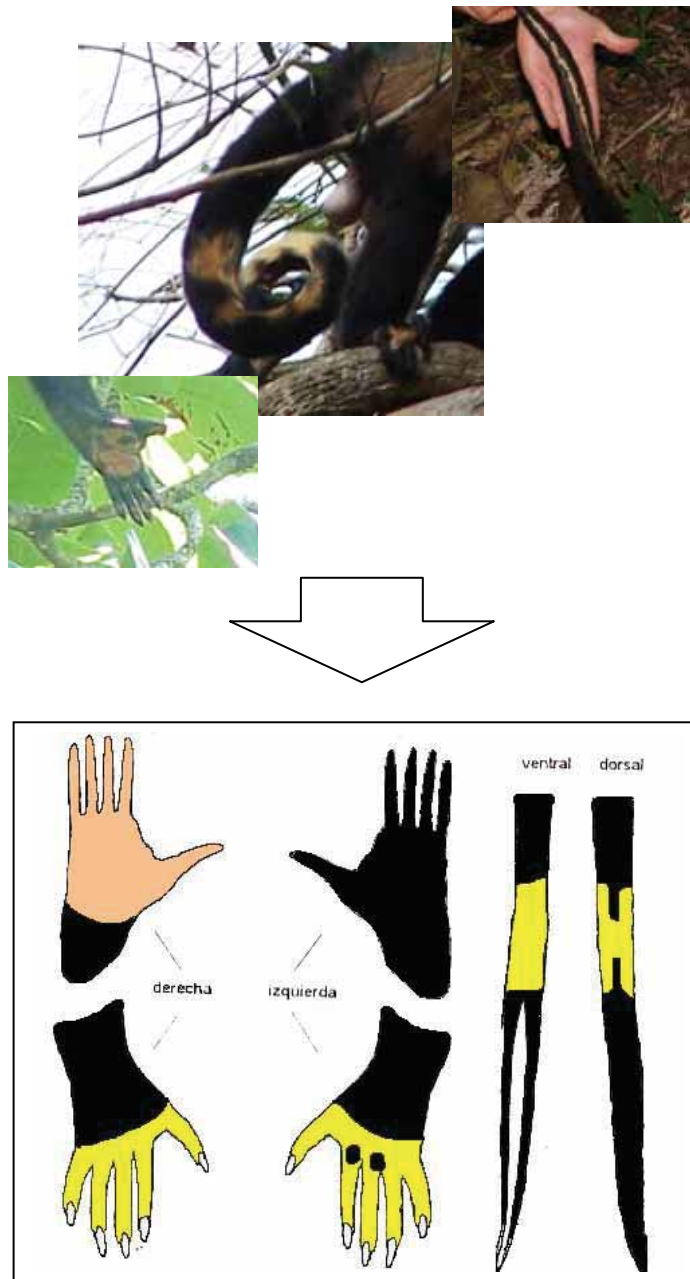


Figura 8. Ejemplo del patrón de coloración de las extremidades posteriores y cola.

## 7.2. *Recolección de datos*

Los datos utilizados para el desarrollo de la presente tesis fueron recogidos durante los meses de febrero de 2004 a enero de 2005. El año se dividió en periodos bimensuales (“bimestres”). El seguimiento del grupo de estudio de cada fragmento se llevó a cabo durante aproximadamente una semana de cada bimestre. Los grupos eran localizados a través de los aullidos característicos de los machos del grupo a primera hora de la mañana, de manera que el seguimiento de cada grupo comenzaba al amanecer y finalizaba a las 18:00 horas. Para la recolección de datos conductuales se eligió el método animal focal en registro continuo (Martin y Bateson, 1986), que consiste resumidamente en seguir intensivamente a un único individuo (focal) a lo largo del día de muestro para obtener así un registro de su conducta lo más fielmente posible. Para dicho registro se usó un hardware portátil (Palm Zire 21) con el software EZ Record (Tietjen, 2001), lo que nos permitió una precisión de 1 segundo. Las heces se recolectaron durante las sesiones de registro conductual.

Una vez finalizado el año de seguimiento, se calculó el ámbito hogareño de los grupos (ver metodología empleada en el apartado siguiente) y, dentro de él, distintas variables florísticas y demográficas con objeto de verificar la correspondencia entre escalas (fragmento vs ámbito hogareño) en la disponibilidad de alimento. Estas características se resumen en la tabla I y se explican en detalle más adelante.

**Tabla I:** Características de los fragmentos y grupos de estudio. Para una explicación de cómo se calcularon las variables florísticas, ver apartado siguiente

Fragmento / Grupo	Características de los fragmentos de estudio				Características de los grupos de estudio y sus ámbitos hogareños											
	Tamaño (ha)	Nº aulladores	Densidad aulladores <sup>1</sup>	Nº grupos	$\Sigma(f)^2$	Composición del grupo <sup>3</sup>	AH <sup>4</sup>	Nº ♂ solitarios en el AH	Densidad en el AH	Abundancia Ficus	Dominancia Ficus	Dom. relativa Ficus	Dom(20) <sup>5</sup>	Riqueza	Shannon- Wiener	DAPmedio <sup>6</sup>
Ruiz Cortines / RC	7,23	6	0,83	1	12,9	2 ♂, 2 ♀	6,4	1	0,9	64	85,8	17	42	98	5,5	15,1
Montepío / MTP	63,8	30	0,48	3	21,5	3 ♂, 5 ♀	19,3	1	0,7	400	158,5	4	78	33	4,8	19,15
Rancho Huber / RH	244,1	46	0,19	6	40,9	3 ♂, 3 ♀	40	0	0,3	3000	2988,8	48	867	35	5,7	26,9

(1) Nº individuos por hectárea; (2) Sumatoria de los índices de importancia de los 5 taxa más consumidos por *A. palliata*; (3) Individuos adultos; (4) Superficie del ámbito hogareño (ha); (5) Dominancia relativa de las 20 especies más consumidas por *A. palliata*; (6) Diámetro a la altura del pecho (cm)





# *Capítulo 8*

## *Fragmentos y grupos de estudio*





## Capítulo 8

### *Fragmentos y grupos de estudio*

---

#### *8.1. Caracterización de los fragmentos y grupos de estudio*

Los 3 fragmentos de selva elegidos se encontraban dentro de las coordenadas 2063044m, 2056556m norte, y 275405m, 250793m este, y entre los 0 y 400 msnm. El tipo de vegetación predominante fue la selva alta perennifolia, aunque con algunas áreas de vegetación secundaria. Los fragmentos se denominaron Ruiz Cortines, Montepío y Rancho Huber (tabla I y figura 9):

##### *Ruiz Cortines*

Ruiz Cortines es un fragmento de 7,23ha, situado a una altitud de 425msnm. El índice de importancia de los cinco taxa más consumidos por los aulladores en la zona fue de 12,9 (Cristóbal-Azkarate *et al.*, 2005). El fragmento estaba ocupado (al inicio del estudio) por un macho solitario y único grupo formado por dos hembras, dos machos adultos y un inmaduro, dando una densidad de población de 0,83ind/ha. Los animales del grupo (denominado RC) utilizaron prácticamente todo el fragmento, siendo su ámbito hogareño (ver apartado 8.2.) de 6.4ha y la densidad de población dentro del mismo de

0,9 ind/ha. Al final del estudio, el número de inmaduros fue de 3. El fragmento está rodeado por una matriz de pastos, con algunos ranchos habitados en sus proximidades. El fragmento más cercano se encuentra a unos 750m, y a un kilómetro se encuentra el bosque continuo. La transferencia de monos es muy poco probable debido a las actividades humanas y a la topografía del terreno.

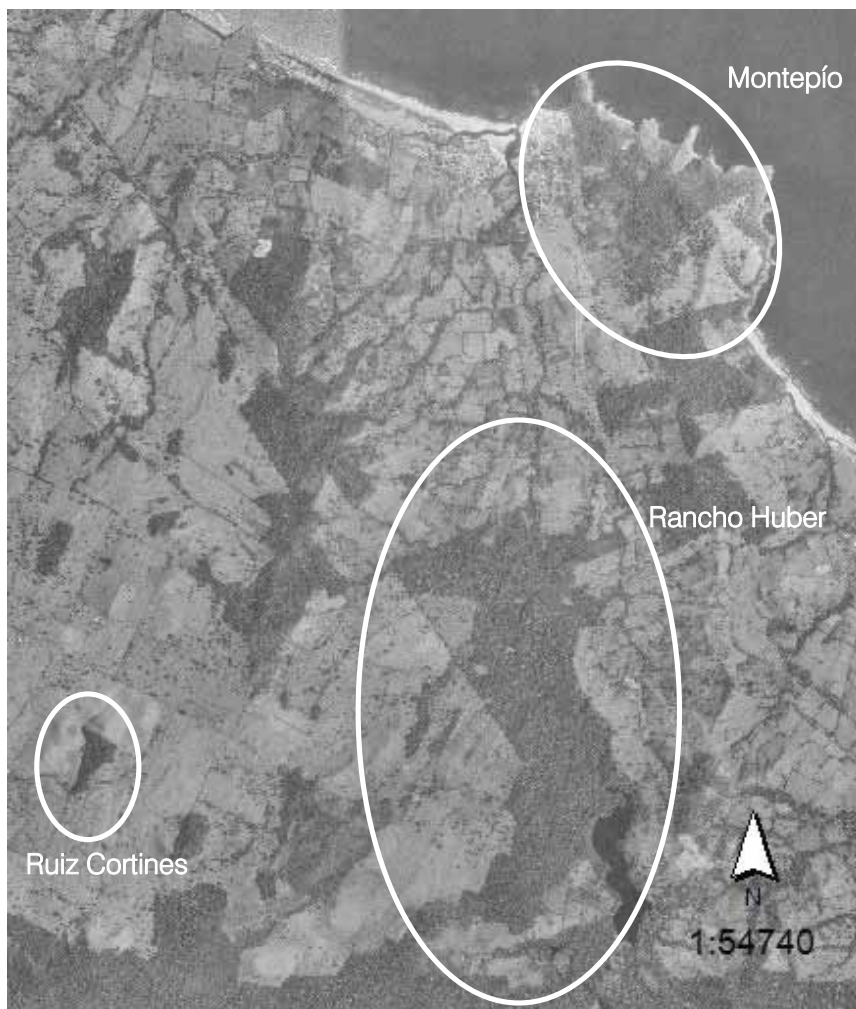


Figura 9. Imagen de los 3 fragmentos de estudio (INEGI 2000).

## *Montepío*

Montepío tiene una superficie de 63,8ha. Se encuentra en la costa, sobre un cerro de unos 30m de altura. El índice de importancia de los cinco taxa más consumidos por aulladores fue de 21,5 (Cristóbal-Azkarate *et al.*, 2005). Está ocupado por 30 aulladores, distribuidos en tres grupos (densidad de población total: 0,47ind/ha). El grupo de estudio (MTP) utilizó la vertiente oeste del cerro, siendo su ámbito hogareño (ver apartado 8.2.) de 19,3ha y la densidad de población dentro del mismo de 0,7ind/ha. El grupo estaba inicialmente compuesto por tres machos, cinco hembras y cuatro inmaduros. Un macho periférico expulsado del mismo grupo usaba la misma zona. El número de inmaduros al final del estudio fue de 7. Por otro lado, P. Días (com. pers.) estimó un solapamiento de un 50% con los otros dos grupos del fragmento. El fragmento limita por el oeste con una población y por el norte y el este con el mar. Al sur hay una franja con vegetación baja y menos densa de unos 350m, más otros 200m de pastos con apenas vegetación. La transferencia natural de animales desde o hacia otros fragmentos es posible por esta zona.

## *Rancho Huber*

El Rancho Huber es un fragmento de 244ha. Se encuentra a unos 70msnm. La vegetación estuvo compuesta por selva alta con parches de cultivos de sombra (cacao) potencialmente utilizables por los aulladores. El índice de importancia de los cinco taxa más consumidos por aulladores fue de 40,9 (Cristóbal-Azkarate *et al.*, 2005). La población de aulladores fue de 46 animales (distribuidos en seis grupos) lo que significó una densidad total de 0,18 ind/ha. Nuestro grupo de estudio (RH) estuvo formado por tres machos, tres hembras y cuatro inmaduros. El ámbito hogareño (ver apartado 8.2.) fue de 40ha y la densidad de población en él de 0,3ind/ha. Se estimó un solapamiento de únicamente un 1% con otros dos grupos (P. Días, com. pers.). Uno de los extremos al norte se encuentra a unos 10m de otro

fragmento, mientras que al sur el bosque continuo se encuentra a unos 50m. La transferencia de los monos es posible por ambos lados; sin embargo, en la zona estudiada por nosotros (extremo norte), no observamos tales movimientos.

## *8.2. Cálculo del ámbito hogareño y variables florísticas*

Para determinar los ámbitos hogareños usamos el método del Mínimo Polígono Convexo. Para ello medimos las coordenadas de las zonas que los animales usaron para descansar o comer y situamos los puntos sobre una ortofoto georreferenciada del área (carta topográfica E15A63, escala 1:75000; Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, INEGI, 2002, Xalapa, Ver, México) mediante el Sistema de Información Geográfica ARCVIEW, versión 3.2. A partir de los puntos más externos que usaron los monos trazamos el polígono y calculamos su superficie.

Una vez determinados los ámbitos hogareños procedimos a la caracterización de su flora mediante un censo de vegetación siguiendo el protocolo de Gentry (1982). Muestreamos en cada uno de ellos un total de 2000m<sup>2</sup> distribuidos en 20 transectos de 50x20m repartidos de forma homogénea y se registró la especie, la familia y el DAP (diámetro a la altura del pecho) de todos los individuos con un DAP mayor o igual a 2,5cm. El DAP puede emplearse como una medida indirecta del volumen total del árbol (Estrada y Coates-Estrada, 1996).

A partir de estos parámetros calculamos los siguientes índices florísticos para cada ámbito hogareño:

Riqueza: número total de especies vegetales de DAP  $\geq$  2.5cm.

Índice de Shannon-Wiener:

$$H' = -\sum p_i \log p_i$$

Donde  $p$  es la probabilidad de muestreo, por lo que la fórmula puede transformarse en:

$$H = -\sum (N_i / N) \log(N_i / N)$$

Donde  $N$  es el número total de árboles de todas las especies y  $N_i$  es el número de árboles de la especie  $i$ .

Este índice indica la probabilidad de encontrar dos árboles de especies diferentes (Pielou, 1969). Un valor alto significará que ninguna especie es particularmente predominante, mientras que un valor bajo indicará que alguna de ellas predomina sobre el resto.

DAP medio:

$$\frac{\sum DAP}{N}$$

Donde  $\sum DAP$  es la sumatoria de los DAP de todos los árboles y  $N$  es el número total de árboles.

Dominancia relativa de las 20 especies más consumidas por *A. palliata* (Dom20)

El índice de importancia utilizado para los cinco taxa preferidos a escala de fragmento tiene en cuenta tanto densidad, como distribución y tamaño de los árboles. A partir de trabajos anteriores, Arroyo-Rodríguez y Mandujano (2006) seleccionaron las 20 especies más consumidas por *A. palliata* en Los



Tuxtlas. Por tanto, una variable probablemente más completa e informativa, a escala de ámbito hogareño, es el tamaño y número (dominancia) de los árboles de las 20 especies más consumidas (Dom20).

Siendo la dominancia de una especie particular en una superficie dada la sumatoria de los DAP de todos los árboles de dicha especie en dicha superficie, calculamos la Dom20 en el ámbito hogareño de cada grupo como la sumatoria de la dominancia de cada una de las 20 especies anteriores dividida por la superficie de muestreo y multiplicada por el tamaño de su ámbito hogareño, todo ello dividido por el número de aulladores que utilizaron la totalidad del ámbito hogareño (número de aulladores en el grupo y de solitarios periféricos al grupo).

Abundancia, dominancia, y dominancia relativa del género *Ficus*.

Según varios autores, los frutos del género *Ficus* son un ítem clave en la dieta de los aulladores (Milton, 1980; 1982; Estrada, 1984; Estrada y Coates-Estrada, 1988; Serio-Silva *et al.*, 2002; Pavelka y Houston-Knopff, 2004; Rivera y Calmé, 2006). Por ejemplo, Serio-Silva y colaboradores (2002) hallaron una correlación positiva entre el número de *Ficus* en el fragmento y la proporción de frutos en la dieta. Dado que la densidad de *Ficus* en los fragmentos de selva puede ser menor que en hábitat continuo (Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006), creímos conveniente estudiar estas variables dentro del ámbito hogareño de los grupos:

- Abundancia del gen. *Ficus* (A):

$$A = n^{\circ} \text{ de árboles} * \frac{AH}{SM}$$

Siendo AH la superficie del ámbito hogareño (ha), y SM la superficie de muestreo (0.2ha). El número de árboles se refiere a los del género *Ficus*.

- Dominancia del gen. *Ficus* (D):

$$D = \sum DAP * \frac{AH}{SM}$$

$\sum DAP$  se refiere a la suma de los DAPs de todos los ejemplares del género *Ficus*.

- Dominancia relativa del gen. *Ficus* (d):

$$d = \frac{D}{n^{\circ} \text{ aulladores}}$$

La dominancia relativa la definimos como la dominancia del género *Ficus* dividida por el número de aulladores en el ámbito hogareño.

### 8.3. *Dieta de los grupos de estudio*

El registro conductual de los individuos focales nos permitió calcular el porcentaje de tiempo empleado en el consumo de cada ítem respecto del tiempo total registrado (Juan *et al.*, 2000; Asensio, 2003; Rodríguez-Luna *et al.*, 2003) para cada bimestre. Dado que, independientemente de su sexo, todos los individuos del grupo en esta especie invierten los mismos presupuestos de tiempo para sus actividades diarias, (Crockett y Eisenberg, 1987; Neville *et al.*, 1988; Estrada *et al.*, 1999; Muñoz *et al.*, 2001), la información procedente de machos y hembras fue reunida en cada fragmento con objeto de aumentar el tamaño de muestra y obtener así una mejor estimación de la dieta.

Cada uno de los ítems consumidos fue clasificado, además de por su tipología, según su calidad nutricional. Los frutos son elementos ricos en carbohidratos no estructurales, las hojas en proteínas digeribles y las flores en

ambos dependiendo de la especie (Nagy y Milton, 1979; Milton, 1980). Sin embargo, las hojas maduras generalmente contienen fibra y taninos, los cuales afectan negativamente a la digestión de sus proteínas. Además, los taninos también inhiben la digestión del almidón y la celulosa (Glander, 1981; Milton, 1993). Como consecuencia, frutos, brotes, hojas jóvenes y flores fueron considerados como alimentos de calidad, mientras que las hojas maduras se clasificaron como de baja calidad (Sailer *et al.*, 1985; Milton, 1993).

Posteriormente, la información de consumo de alimento obtenida durante los registros conductuales se integró en un único índice que proporciona una estima de la calidad global del alimento ingerido. Este indicador de calidad se calculó como la razón entre el porcentaje de tiempo dedicado al consumo de ítems de calidad e ítems de baja calidad:

$$\text{calidad de la dieta} = \frac{\text{frutos} + \text{flores} + \text{brotes}}{\text{hojas maduras}}$$

Por tanto, cuanto más alto sea el valor del índice mayor será la calidad de la dieta; mientras que un valor menor que 1 implica una dieta donde predominan alimentos de baja calidad, un valor superior a 1 indica una dieta de calidad. En adelante, para referirnos a este índice usaremos la abreviación de (A+B)/C, simbolizando A los ítems que se refieren a las partes reproductivas de las plantas (frutos y flores), B los brotes y C las hojas maduras. Dentro de la categoría de brotes, se incluyen también las hojas tiernas, puesto que a veces resultó difícil discriminar entre ambos ítems durante las observaciones.

# *Capítulo 9*

## *Análisis de los datos*





## *Capítulo 9*

# *Análisis de los datos*

---

Los análisis estadísticos se efectuaron mediante los programas STATISTICA para Windows, versión 6 (StatSoft Inc. 2000) y SPSS para Windows, versión 12.0. La normalidad de los datos se comprobó mediante el test de Kolmogorov-Smirnov (nivel de significación  $p < 0,01$ ) cuando  $n > 50$  individuos y mediante el test de Shapiro-Wilks (nivel de significación  $p < 0,01$ ) cuando  $n < 50$  individuos (Fauquet, 1997). Se usó la prueba de Levene para determinar la homogeneidad de la varianza ( $p < 0,01$ ). Todos los análisis fueron de dos colas y se adoptó como nivel de significación  $p \leq 0,05$ .





*Parte III*  
**RESULTADOS**





## Capítulo 10

### *Nivel de glucocorticoides fecales como indicador de estrés*





## Capítulo 10

# *Nivel de glucocorticoides fecales como indicador de estrés*

---

### *Resumen*

Con el fin de determinar si las condiciones derivadas de la fragmentación generan estrés en el mono aullador de manto (*Alouatta palliata mexicana*), medimos los niveles de metabolitos fecales de glucocorticoides (fGCs) en 3 grupos de aulladores localizados en fragmentos de selva con diferente grado de perturbación del hábitat en la región de Los Tuxtlas (México). Así mismo, se exploró la influencia de varias variables demográficas y ambientales sobre los niveles de estrés de machos y hembras. Al contrario que los machos, las hembras presentaron variaciones anuales en los niveles de fGCs, probablemente relacionadas con la dieta y/o condición reproductiva. Por otro lado, los mayores niveles de fGCs (tanto en machos como en hembras) fueron encontrados en el grupo habitante del fragmento de peor calidad, si bien las diferencias no alcanzaron la significación estadística. Estos resultados sugieren que los efectos derivados de la fragmentación podrían llevar a una elevación crónica en los niveles de GCs que podría tener efectos a largo plazo sobre la viabilidad de los grupos de aulladores recluidos en fragmentos de selva.

## 10.1. Introducción

De forma creciente, los niveles de glucocorticoides están siendo usados en estudios de ecología y biología de la conservación como indicadores de estrés fisiológico en vertebrados en libertad. Se asume que la amplitud de la respuesta de estrés correlaciona con la salud del animal y, por extensión, con la salud de la población (Wasser *et al.*, 1997; Romero, 2004; Pride, 2005a; Chapman *et al.*, 2007). Por tanto, los niveles de estrés pueden ser usados como biomarcadores para reflejar los efectos combinados de la salud, las limitaciones fisiológicas, la asignación de energía, la calidad de hábitat y determinadas alteraciones antropogénicas a diferentes escalas ecológicas (Romero, 2004).

Tradicionalmente, las concentraciones de glucocorticoides en plasma han sido usadas para valorar cuantitativamente la respuesta al estrés en animales (ver Smith y French, 1997, y Cavigelli, 1999). Las principales ventajas de este método derivan de su elevada precisión, ya que mide las concentraciones hormonales proporcionales a las que reciben los tejidos, y de su capacidad para permitir hacer medidas seriadas sobre un mismo individuo (Harper y Austad, 2000). Sin embargo, este método presenta también inconvenientes. Dado que los glucocorticoides exhiben cambios tanto regulares como erráticos a lo largo del tiempo, una medida puntual puede no ser representativa del nivel global de exposición del animal a una situación estresante prolongada (Harper y Austad, 2000; Sapolsky, *et al.*, 2000; Möst y Palme, 2002; Romero, 2004). Además, en el caso de animales en libertad, la captura y manejo de los mismos para obtener las muestras de sangre genera un estrés adicional que falsearía la información real de partida (Smith y French, 1997; Hofer y East, 1998; Harper y Austad, 2000). Este manejo puede también ocasionar diversos efectos negativos sobre el individuo objeto del estudio tanto durante como después de la captura, lo cual podría poner en peligro su integridad (Hofer y East, 1998; Palme *et al.*, 2005).

Por todo ello, cada vez son más los investigadores que realizan los análisis hormonales a partir de orina (Ziegler *et al.*, 1995; Smith y French, 1997; Muller y Wragham, 2003; para más ejemplos ver Whitten *et al.*, 1998) y, especialmente, de heces procedentes de animales en libertad (Strier *et al.*, 1999; 2003; Wasser *et al.*, 1997, 2000; Cavigelli, 1999; Lynch *et al.*, 2002; Cavigelli *et al.*, 2003; Sands y Creel, 2004; Gould *et al.*, 2005). Ambos métodos ofrecen las siguientes ventajas. Por un lado, los glucocorticoides excretados reflejan la capacidad de respuesta adrenal ante un amplio rango de potenciales estresores (Wasser *et al.*, 2000). Por otro, se pueden obtener fácilmente en cautividad o en libertad sin alterar el comportamiento o estado endocrino de los individuos (Creel *et al.*, 1996; Wasser *et al.*, 2000; Palme *et al.*, 2005; Touma y Palme, 2005), aspecto esencial cuando los eventos a estudiar tienen lugar durante un largo periodo o cuando se pretenden establecer perfiles hormonales (Fujita *et al.*, 2001; Möstl y Palme, 2002; Touma y Palme, 2005). Los glucocorticoides excretados proporcionan una mejor imagen del estrés total que los glucocorticoides en sangre, pues se ven menos afectados por fluctuaciones episódicas o por la pulsatilidad de la secreción hormonal (Touma y Palme, 2005) y reflejan la secreción acumulativa de varias horas (Whitten *et al.*, 1998; Harper y Austad, 2000; Fujita *et al.*, 2001; Palme *et al.*, 2005; Touma y Palme, 2005). Además, dado que sólo la fracción libre de los glucocorticoides de la sangre está disponible para el metabolismo y la excreción, la concentración de metabolitos de glucocorticoides refleja más exactamente la porción biológicamente activa (Palme *et al.*, 2005). Sin embargo, estas técnicas también presentan una serie de inconvenientes, ya que pueden no detectar pequeñas diferencias en los niveles de glucocorticoides en el suero, y no diferenciar entre perfiles relativamente estables y una serie de episodios en los niveles de glucocorticoides producidos por un estrés agudo, siendo los efectos de ambos muy distintos (Harper y Austad, 2000).

En particular, la recolección de muestras fecales es más factible para la valoración de esteroides de animales en libertad que las muestras de orina, ya que son más fácilmente identificables y manipulables (Whitten *et al.*, 1998). Por

ello, los estudios sobre niveles de estrés de animales en libertad, se llevan a cabo más frecuentemente a partir de heces.

Normalmente, la cuantificación de esteroides fecales se realiza mediante las técnicas de Radio inmunoensayo (RIA) o Encima inmunoensayo (EIA), métodos que se valen de anticuerpos específicos (Touma y Palme, 2005). En este punto cabe señalar que, debido a que los glucocorticoides son rápida y extensivamente metabolizados, las heces contienen poca hormona nativa (Wasser *et al.*, 2000; Palme, 2005) por lo que aunque sea común hablar de cortisol/corticosterona fecal, lo correcto es hablar de *metabolitos* de cortisol/corticosterona (Palme, 2005).

Tal y como se comentó en el apartado de introducción general, la reducción del área disponible en los fragmentos, el grado de aislamiento respecto de otros fragmentos y del continuo, y la transformación del hábitat derivados del proceso de fragmentación, podrían influir de manera directa o indirecta sobre los niveles de estrés. La reducción del área del fragmento podría actuar directamente debido a la relación especie/área o indirectamente a través de la densidad de población. El aislamiento puede generar igualmente estrés dietético a través del aumento en la densidad de población, y/o estrés social puesto que limita la dispersión de los individuos adultos y, por tanto, el número de individuos periféricos; a su vez, el aumento en la densidad de población puede significar un aumento en el nivel de estrés debido al aumento en la probabilidad de transmisión de enfermedades. Por su parte, la transformación del hábitat puede acarrear una disminución en la disponibilidad de alimento *per capita*, lo cual puede generar estrés dietético y/o estrés social entre los individuos que ocupan los fragmentos (ver referencias en Introducción general y en figura 10).

Dado que, una vez producida la fragmentación, sus efectos sobre las poblaciones de animales son relativamente estables y continuados, vivir en un hábitat fragmentado tenderá a inducir un estrés de tipo crónico. Esto hace que la medición de los niveles de metabolitos fecales de glucocorticoides se presente como una herramienta adecuada para la cuantificación del estrés potencialmente originado por la fragmentación.

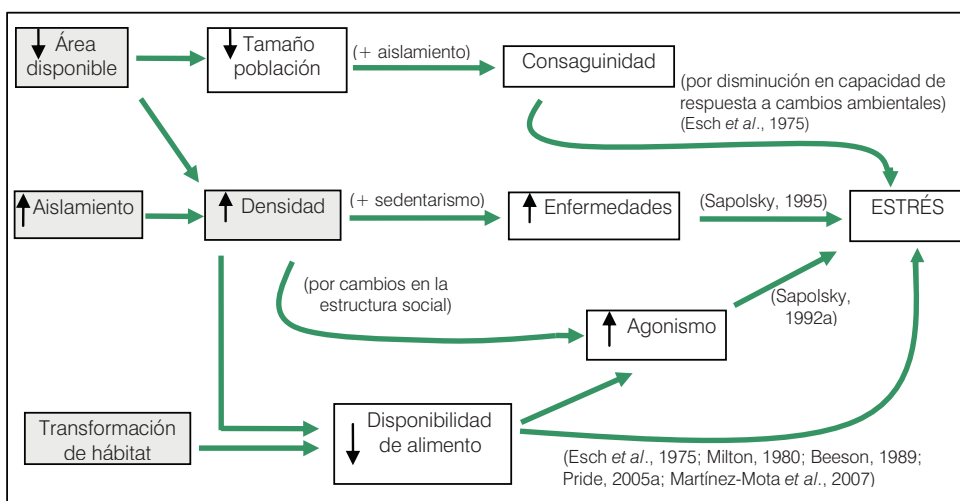


Figura 10. Posibles consecuencias de la fragmentación y sus efectos sobre las poblaciones de animales en libertad.

El objetivo general de este trabajo fue evaluar los niveles de estrés en mono aullador de manto en un hábitat fragmentado y relacionarlos con el grado de fragmentación. Con este propósito utilizamos el análisis de metabolitos fecales de glucocorticoides (fGCs) para obtener información endocrina longitudinal de los niveles de estrés en tres grupos de aulladores, cada uno enclavado en un fragmento de selva con características socioecológicas distintas. Como predicción evidente, si las consecuencias de la fragmentación del hábitat provocan estrés en la población, es de esperar que sea el grupo habitante del fragmento de peor calidad, el que presente mayores niveles de fGCs.



## ***10.2. Material y métodos***

### ***10.2.1. Recolección y preservación de las muestras***

La recolección de muestras fecales tuvo lugar durante las sesiones de registro conductual de los individuos focales (ver Metodología general) y estuvo supeditada a la frecuencia de defecación de los monos. Se desecharon aquellas heces que estuvieron contaminadas con orina o que no pudieron ser asignadas a un individuo focal. Con objeto de homogeneizar la muestra para el análisis estadístico, se usaron dos heces de la mañana y dos de la tarde para cada individuo focal por cada bimestre (siendo las 13:00 horas el límite entre mañana y tarde).

Las muestras se introducían en viales de poliuretano de 5ml etiquetados con un número de referencia, la identidad del individuo y la fecha y hora de recolección. Inmediatamente después, los viales se almacenaban en hielo hasta el final del día (siempre menos de 10 horas más tarde), momento en el que se introducían en un tanque contenedor de nitrógeno líquido a  $-160^{\circ}\text{C}$  (Whitten *et al.*, 1998). Las muestras permanecieron en este tanque hasta su análisis.

### ***10.2.2. Extracción y cuantificación de fGCs***

Las muestras eran transportadas al Departamento de Biología de la Reproducción del Instituto Nacional de Ciencias Médicas Salvador Zubirán (Ciudad de México) para el análisis hormonal.

Los metabolitos de fGCs se extrajeron siguiendo el método descrito por Wasser y colaboradores (2000) para la extracción de esteroides. Brevemente, se agitan 0,6gr de muestra fecal húmeda durante 20 horas en 4,0ml de metanol. Esta técnica de extracción recupera el  $84,3 \pm 2\%$  de los esteroides

de la muestra original. Los extractos se centrifugan (3000rpm durante 20min) y se recupera el sobrenadante con los esteroides (Dekker, 1977). Después de la completa evaporación del solvente, los viales son reconstituidos con una solución amortiguadora de fosfato libre de esteroides (DPC, Los Angeles, CA., USA) y se usan para el análisis de fGCs.

Los anticuerpos de corticosterona han resultado ser los mejores anticuerpos para medir metabolitos de GCs de un amplio espectro de especies (Wasser *et al.*, 2000), entre ellas, el mono aullador de manto (Cristóbal-Azkarate *et al.*, 2007). Para el análisis de fGCs, se usó el Kit Corticosterone Coat-A-Count RIA de DPC, un radioinmunoensayo en fase sólida basado en un anticuerpo específico para la corticosterona fijado en la pared de un tubo de polipropileno. Para el análisis, se añade 1ml de <sup>125</sup>I corticosterona (corticosterona marcada con el isótopo <sup>125</sup>I) a cada tubo con muestra fecal y se mezcla en el vórtex. Luego se incuban durante 2hr a temperatura ambiente (15-28°C). En este tiempo la corticosterona marcada con <sup>125</sup>I compete con los metabolitos de fGCs de la muestra por los sitios de unión de los anticuerpos. A mayor cantidad de hormona a cuantificar, menor será la cantidad de sustancia radiactiva que se une al anticuerpo y viceversa. Dado que los anticuerpos están inmovilizados en la pared del tubo, simplemente decantando el sobrenadante es suficiente para finalizar la competición y aislar la fracción de corticosterona radio-marcada unida al anticuerpo. Posteriormente se cuenta en un contador gama (durante un minuto) y la cantidad de metabolitos de GCs de la muestra se determina a partir de una curva de calibración, siendo el rango de calibrado de 20 a 2000ng/ml.

La cross-reactividad de la <sup>125</sup>I corticosterona es: 100% con corticosterona, 1.58% con 11-deoxycorticosterona, 0.48% con progesterona, 0.18% con cortisol, 0.15% con aldosterona, y menos del 0.05% con testosterona, 17 $\alpha$ -Hidroxi progesterona, DHEA y con 18-Hidroxideoxicorticosterona.

Las concentraciones de metabolitos de fGCs, se expresaron en ng por g de peso seco de heces.

### *10.2.3. Influencia de las condiciones demográficas y ambientales en los niveles de fGCs*

Con objeto de determinar la influencia de los efectos de la fragmentación en los niveles de fGCs, estos fueron relacionados con las siguientes variables ecológicas asociadas a los 3 grupos de estudio (consultar valores en tabla I, página 65):

- Características de los fragmentos: tamaño de fragmento, densidad de población,  $\Sigma 5$ .
- Ámbito hogareño (AH).
- Variables florísticas en el AH: abundancia, dominancia y dominancia relativa del género *Ficus*, Dom20, riqueza, índice de Shannon-Wiener, DAP medio.
- Variables demográficas de los grupos de estudio: número de machos, número de hembras, número de machos solitarios periféricos, densidad de población en el ámbito hogareño.

Por otro lado, se analizó la influencia de diversas variables con variación temporal en los niveles de fGCs a lo largo del año. Estas variables fueron las siguientes (consultar valores en tabla III):

- N° de inmaduros.
- Porcentaje de cada ítem (brotes, hojas maduras, frutos, flores) en la dieta.

- Calidad del alimento consumido:  $(A+B)/C$ .

Todos los análisis se hicieron mediante el programa SPSS para Windows, versión 12.0. La normalidad de los datos se comprobó mediante el test de Kolmogorov-Smirnov ( $p < 0,01$ ). Puesto que una prueba U de Mann-Whitney no mostró diferencias significativas en los niveles de fGCs de las muestras recogidas en los dos momentos del día ( $p = 0,126$ ), promediamos los niveles de fGCs por individuo focal y por día de muestreo ( $n$  total = 72). La distribución de estos datos promediados fue asimétrica unimodal por lo que fueron transformados mediante Ln para normalizar su distribución (Fauquet, 1998) ( $p = 0,171$ ). Con esta transformación conseguimos también la homogeneidad de la varianza (Levene,  $p = 0,07$ ) por lo que los subsecuentes análisis se hicieron mediante pruebas paramétricas.

Usamos una prueba T para muestras independientes para determinar la existencia de diferencias significativas entre machos y hembras. Posteriormente, para cada sexo, se hizo un Modelo Lineal Generalizado Univariante (MLG), introduciendo como factores “bimestre” y “fragmento”.

Para determinar qué variables con variación anual explicaban mejor las diferencias en los niveles de fGCs entre bimestres, se hizo un Análisis de Regresión Múltiple con eliminación por “backward stepwise” (si  $p > 0,1$ ) (ARM entre bimestres). Luego, con objeto de determinar si los niveles de fGCs en las hembras estaban relacionados con el estado reproductivo de las mismas, se llevó a cabo un análisis de la varianza (ANOVA). Para ello, el año se dividió en 3 periodos: pre-conceptivo, conceptivo y post-parto.

Por último, a sabiendas que no se cumplen las condiciones de aplicación (puesto que el tamaño de muestra fue los 3 grupos/fragmentos de estudio), hicimos un Análisis de Regresión Múltiple por el método “introducir” para determinar qué variables relacionadas con las características de los

fragmentos y ámbitos hogareños, podrían ser responsables de las diferencias en los niveles de fGCs entre grupos (ARM entre grupos).

### 10.3. Resultados

En la tabla III se muestran los valores para las variables demográficas y de consumo de alimento analizadas. La prueba T para muestras independientes mostró diferencias significativas entre los valores de LnfGC de machos ( $n = 36$ ; media = 5,5; DE = 0,41) y hembras ( $n = 36$ ; media = 6,2; DE = 0,65) ( $t = 5,31$ ;  $p = 0,000$ ). El MLG univariante para las hembras mostró diferencias significativas en los niveles de LnfGC entre bimestres ( $F = 2,948$ ;  $p = 0,03$ ; figura 11) pero no entre grupos ( $F = 0,119$ ;  $p = 0,9$ ). En el caso de los machos, no encontramos diferencias significativas ni entre bimestres ( $F = 1,009$ ;  $p = 0,43$ ), ni entre grupos ( $F = 2,097$ ;  $p = 0,139$ ).

Tabla III. Valores de las variables consideradas para el estudio de las diferencias en los niveles de fGCs a lo largo del año de estudio

Fragmento/Grupo	Bimestres						PromedioTotal
	feb-mar	abr-may	jun-jul	ago-sep	oct-nov	dic-ene	
R.Cortines/RC							
Nº inmaduros	1	1	1	2	2	3	
% brotes	0,39	2,38	4,82	2,06	2,22	2,22	2,35
% hojas mad	5,04	6,11	6,28	4,89	11,18	15,26	8,13
% frutos	25,23	10,96	3,09	3,19	10,12	0,59	8,86
% flores	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	0,01
% A+B/C	5,09	2,18	1,26	1,07	1,10	0,19	1,82
Montepio/MTP							
Nº inmaduros	4	4	4	4	5	7	
% brotes	4,61	1,39	1,26	1,04	1,84	1,51	1,94
% hojas mad	6,43	7,72	5,57	4,73	6,75	6,28	6,25
% frutos	0,62	2,58	2,93	3,05	7,09	3,21	3,25
% flores	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
% A+B/C	0,81	0,51	0,75	0,87	1,32	0,75	0,84
R. Huber/RH							
Nº inmaduros	4	4	4	4	4	5	
% brotes	5,78	0,55	0,70	0,17	1,35	0,46	1,50
% hojas mad	7,54	1,68	3,90	1,90	2,89	3,68	3,60
% frutos	0,90	9,39	3,39	3,57	7,50	13,21	6,32
% flores	0,78	0,00	0,00	0,00	2,39	0,00	0,53
% A+B/C	0,99	5,93	1,05	1,97	3,89	3,72	2,92

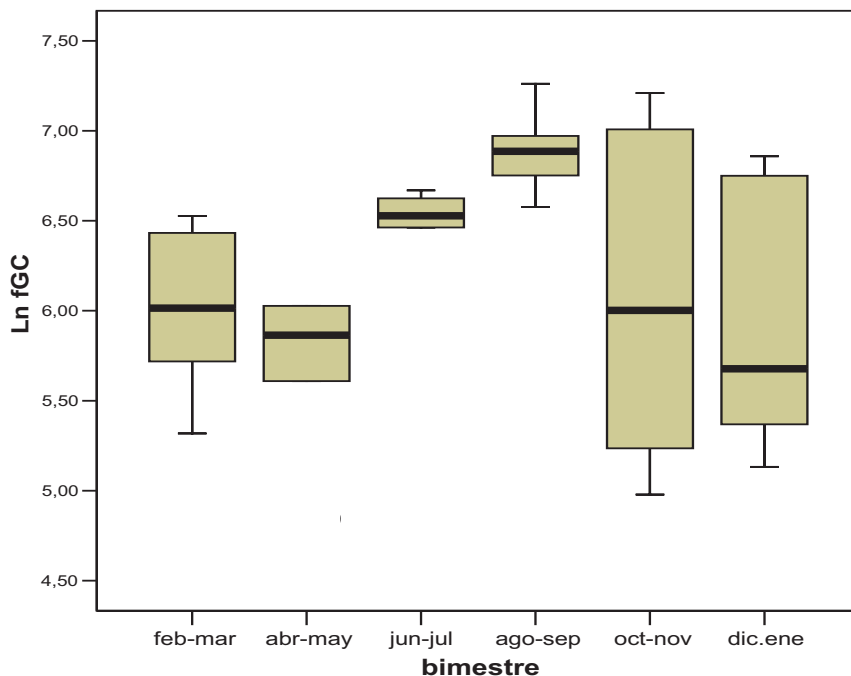


Figura 11. Diagramas de cajas de los valores de Ln fGC (ng/g) para las hembras de los tres grupos a lo largo del año de estudio (— media; | desviación estándar; □ error estándar de la media).

Puesto que para los machos no encontramos diferencias significativas en los niveles de fGC a lo largo del año, las diferencias en los niveles de Ln fGC entre bimestres sólo fueron analizadas para las hembras mediante el ARM entre bimestres. Para ello, promediamos los valores de fGCs por hembra por bimestre ( $n = 18$ ). Este análisis mostró que el modelo que mejor explicó las diferencias entre bimestres en los niveles de fGCs incluía las variables número de inmaduros, porcentaje de brotes y hojas maduras en la dieta, y el índice A+B/C, siendo responsables del 79% de variabilidad ( $F_{4, 18} = 10,2; p = 0,001$ ) (tabla IV). Por tanto, cuantos más brotes y hojas maduras y mayor A+B/C en la dieta, menor sería el nivel de fGCs y, por tanto, el estrés.

**Tabla IV.** Resultados del ARM entre bimestres para los valores de LnfGC de las hembras

Predictores	r	t	p
Nº Inmaduros	-0,867	-5,78	0,000
% Brotes	-0,604	-2,51	0,029
% Hojas maduras	-0,891	-6,51	0,000
A+B/C	-0,897	-6,72	0,000

**R<sup>2</sup> corregida = 0,79; F = 10,16; p = 0,001**

En cuanto al número de inmaduros, la relación entre esta variable y el nivel de fGCs a lo largo del año fue negativa, de forma que durante los bimestres en los que el número de inmaduros era mayor, menor fue el nivel de fGCs para las hembras. Por esto examinamos si el estatus reproductivo de las hembras estaba influyendo en sus niveles de GCs. Dividimos el año de estudio según el estado reproductivo de las hembras focales en 3 periodos: preconceptivo, conceptivo y postparto. Al representar gráficamente los niveles de LnfGC para las hembras en los 3 periodos, se observa que todas exhibieron prácticamente el mismo patrón hormonal (figura 12).

El ANOVA para los niveles de LnfGC en los 3 estados reproductivos considerados, mostró diferencias significativas ( $F_{2, 36} = 5,365$ ;  $p = 0,01$ ). Tras el Post-hoc HDS de Tukey encontramos que los niveles de LnfGC de las hembras durante el periodo conceptivo (media = 6,9, DE = 0,26) se diferenciaba significativamente de los del bimestre pre-conceptivo (media = 6,1; DE = 0,52;  $p = 0,019$ ) y del periodo post-parto (media = 5,97; DE = 0,76;  $p = 0,01$ ) (figura 13).

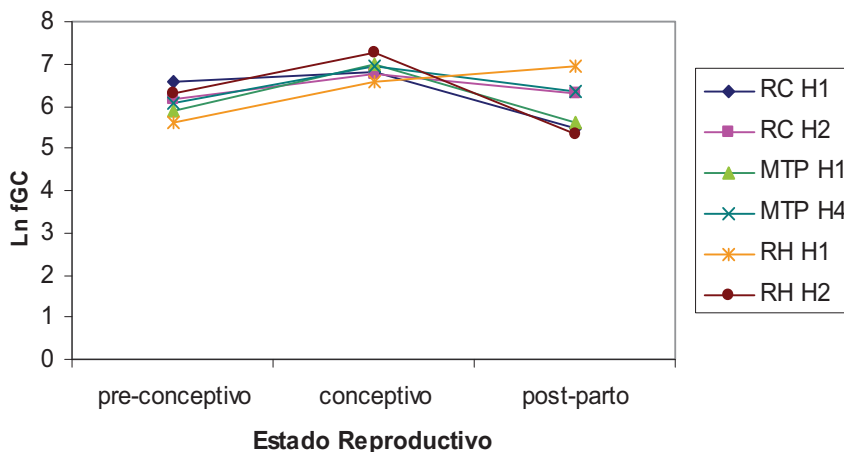


Figura 12. Niveles de Ln fGC para las hembras focales de los 3 grupos (RC H1 y RC H2: hembras 1 y 2 del grupo RC; MTP H1 y MTP H4: hembras 1 y 4 del grupo MTP; RH H1 y RH H2: hembras 1 y 2 del grupo RH).

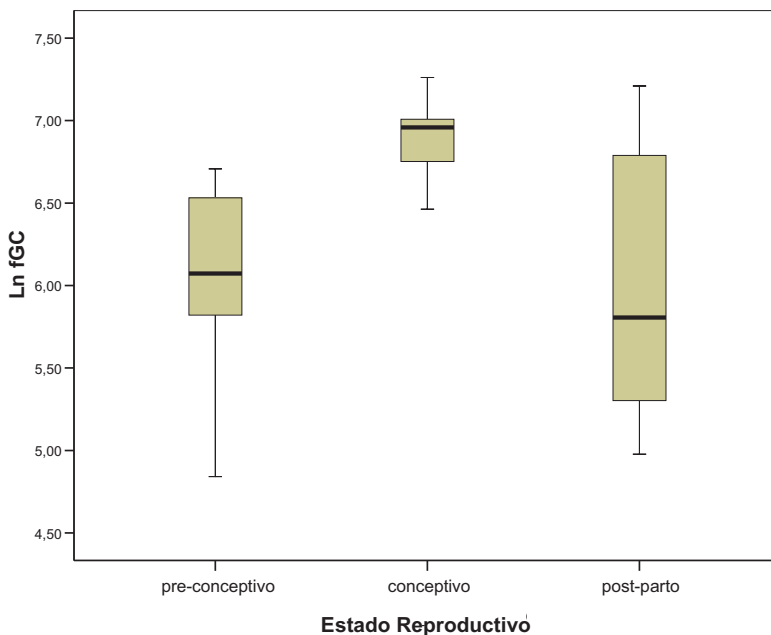


Figura 13. Diagrama de cajas de los valores de Ln fGC para las hembras focales en los 3 estados reproductivos considerados (— media; | desviación estándar; □ error estándar de la media).



Por otro lado, al representar gráficamente las medias marginales de los valores de  $\text{Ln fGC}$ , se observa que tanto para machos como para hembras, los niveles fueron más altos en el grupo RC que en los grupos MTP y RH (figura 14). Por ello nos preguntamos si estas diferencias, aun no cumpliendo las exigencias de la significación estadística, podrían estar relacionadas con ciertas características de los fragmentos ocupados por los grupos de estudio. Así, el ARM entre grupos mostró que, a nivel descriptivo, las variables que guardaban una mayor relación (si  $R \geq 0,7$ ) con los niveles de fGCs en machos y hembras fueron las que se muestran en la tabla V. De este modo, salvo para la riqueza (que mostró una relación positiva con los niveles de estrés), cuanto menores fueron los valores de las variables florísticas, mayor fue el nivel de fGCs.

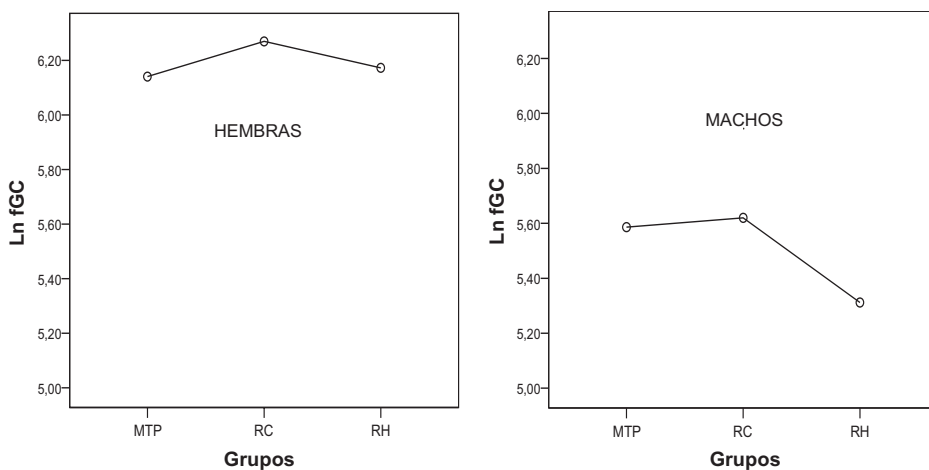


Figura 14. Medias marginales de los valores de  $\text{Ln fGC}$  para hembras y machos de los tres grupos de estudio.

La relación entre la densidad de población en el fragmento, la densidad de población en AH y el número de machos periféricos con el nivel de fGCs fue positiva, de forma que a mayor densidad de población y mayor número de machos periféricos, mayor nivel de fGCs. Al contrario, el número de machos en

el grupo y la superficie del AH y el tamaño del fragmento mostraron una relación negativa con el nivel de fGCs.

**Tabla V.** Valores de los coeficientes de correlación (*R*) para las características de los fragmentos consideradas

	Hembras	Machos
Tamaño fragmento	-0,999	-0,975
Densidad P fragmento	0,952	0,99
$\Sigma 5$	-0,999	-0,989
Ámbito hogareño (AH)	-0,994	-0,999
Abundancia Ficus	-0,984	-0,939
Dominancia Ficus	-0,966	-0,907
Dom. Rel. <i>Ficus</i>	-0,839	-0,734
Dom (20)	-0,97	-0,914
Riqueza	0,703	0,815
DAPmedio	-0,998	-0,994
Densidad P en AH	0,999	0,998
Nº machos grupo	-7,22	-0,83
Nº machos periféricos	0,96	0,9

## 10.4. *Discusión*

### 10.4.1. *Diferencias en los niveles de fGCs entre machos y hembras*

Nuestros resultados revelan en primer lugar que, en la zona de estudio, machos y hembras difieren significativamente en los niveles de estrés, de modo que las hembras muestran mayor contenido de GCs en heces. Estas diferencias en los niveles hormonales entre machos y hembras podrían

explicarse fundamentalmente por la influencia de los esteroides ováricos sobre los niveles de GCs (Viau y Meaney, 1991; Gaillard y Spinedi, 1998; Komesaroff *et al.*, 1998; Ferin, 1999; Xiao *et al.*, 1999), de manera que machos y hembras podrían presentar perfiles hormonales diferentes bajo las mismas condiciones ambientales.

Por otro lado, si los recursos críticos son diferentes en ambos sexos, cabría esperar que quedara reflejado en los niveles de GCs. En este sentido, la variabilidad en los niveles de GCs de las hembras a lo largo del año podría guardar relación con el hecho de que su éxito reproductivo dependa esencialmente de la disponibilidad de alimento –un recurso variable en el tiempo– (van Hoof y van Schaik, 1992), tal y como sugieren los resultados aquí obtenidos. En el caso de los machos, el recurso limitante más importante es el acceso a las hembras (van Hoof y van Schaik, 1992), que en la zona de estudio se mantuvo constante. Por tanto, el hecho de que los machos no muestren diferencias significativas en los niveles de fGC entre bimestres podría deberse, al menos en parte, a que estén menos condicionados por la disponibilidad de energía necesaria para asegurar su éxito reproductivo. No obstante, también podría estar indicando una mayor capacidad de control de la situación estresante o de adaptabilidad a los cambios ambientales (Cavigelli, 1999).

#### ***10.4.2. Niveles de fGCs, dieta y disponibilidad de alimento***

Los animales que no son capaces de cubrir sus necesidades energéticas debido a un deficiente –cuantitativa y/o cualitativamente– consumo de alimento, pueden presentar altos niveles de GCs los cuales son necesarios para movilizar la energía a través de otras vías (Sapolsky *et al.*, 2000). Entra en lo esperado, por tanto, que la relación encontrada en este estudio entre los indicadores de consumo de alimento y el nivel de fGCs sea negativa. A este respecto, varios estudios han mostrado que los niveles de GCs incrementan en periodos de escasez de alimento (Beeson, 1989; Cavigelli, 1999; Foley *et al.*,

2001; Pride, 2005a; Chapman *et al.*, 2007). El hecho de que el consumo de frutos por sí solo no explicara las diferencias hormonales a lo largo del año puede deberse a que los frutos procedieran de especies diferentes tanto entre fragmentos como en las distintas temporadas. En este sentido, Pride (2005a) encontró un mayor nivel de estrés en las hembras con menor disponibilidad de frutos cuando el forrajeo se dio sobre frutos de la misma especie. Por tanto, cabría realizar otros estudios que permitieran afinar más a este respecto, teniendo en cuenta la especie de la que se alimentan los animales.

Por otro lado, unas de las principales consecuencias de la fragmentación del hábitat es el cambio en la distribución y abundancia de los distintos tipos de alimento, lo cual puede llevar a una reducción en la disponibilidad de alimento para los aulladores de áreas fragmentadas (Lovejoy *et al.*, 1986; Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006). Por tanto, si los fragmentos de estudio difieren en cuanto a disponibilidad de alimento y espacio sería de esperar que quedara reflejado de manera diferencial en los niveles de fGCs de los 3 grupos, ya sea por su relación directa con el estrés dietético (Esch *et al.*, 1975; Beeson, 1989) o bien por el aumento en la competencia por los recursos y, por tanto, el estrés social (Sapolsky, 1992b). Sin embargo, debido posiblemente al pequeño tamaño de muestra, nuestros resultados no mostraron diferencias significativas entre grupos. Aún así, obtuvimos algunas tendencias a nivel descriptivo, de manera que el grupo RC fue el que mostró mayores niveles de estrés tanto en machos como en hembras. Teniendo en cuenta que tanto el fragmento como el ámbito hogareño de este grupo fueron los de menor tamaño y mayor densidad de población, estos resultados podrían estar reflejando el efecto de la competencia intragrupo sobre el estrés (Pride, 2005a). Según van Schaik (1989) esta última depende del tamaño de grupo y de la calidad o dispersión de las fuentes de alimento. En Ruiz Cortines, tanto la  $\Sigma 5$  en el fragmento como las variables florísticas medidas en el ámbito hogareño (AH), indicaron una menor disponibilidad de alimento que en los otros dos fragmentos, lo cual podría ser responsable de una relativamente mayor competencia intragrupo.

En cuanto a la riqueza, su relación positiva con los niveles de estrés podría deberse a que un mayor número de especies no conlleve a un aumento efectivo en la cantidad y calidad de las fuentes de alimento, ya que la eliminación a causa de la fragmentación de las especies preferidas para los monos aulladores podría haber sido un proceso selectivo. En relación con esto, en varias ocasiones observamos a los miembros del grupo RC alimentarse sobre formas no arborícolas (lianas, epífitas...), lo cual podría ser una elección secundaria derivada de la mayor degradación del hábitat de este grupo (Cristóbal-Azkarate y Arroyo-Rodríguez (2007).

Por otro lado, la competencia intergrupos por el alimento sólo sería apreciable en Montepío, donde el solapamiento espacial con otros grupos es del 50%. Además, puesto que en este fragmento podríamos considerar una situación intermedia en cuanto a disponibilidad de alimento, y calidad de hábitat en general, el balance entre ambos tipos de competencia (inter e intragrupo) podría ser el responsable de los niveles intermedios de fGCs encontrados en este grupo respecto a los otros dos (Pride, 2005a).

Por último, aunque la tendencia general mostrada por nuestros resultados sugiere que la disponibilidad de alimento en los fragmentos se corresponde con la calidad de la dieta y que la variación anual de ésta podría influir en los niveles de estrés a lo largo del año, hay bimestres en los que se rompe esta norma general. Esto podría estar indicando que el índice A+B/C no refleje la calidad de la dieta de una forma tan precisa como establecimos *a priori*. Para confirmarlo, serían necesarios más estudios que consideraran las especies consumidas y a un mayor número de grupos.

### ***10.4.3. Niveles de fGCs y estado reproductivo en hembras***

El análisis de regresión múltiple determinó que el número de inmaduros guarda una fuerte relación con los niveles de fGCs de las hembras a lo largo del año. En particular, cuanto mayor fue el número de inmaduros, menor fue el

nivel de estrés. Además, el nivel de fGCs fue mayor durante la concepción y hasta el bimestre del parto; es decir, en el periodo post-parto los niveles de fGCs se acercaron a los del periodo pre-conceptivo. En este patrón pueden estar influyendo dos factores: 1) que durante el periodo de concepción la calidad de alimento sea menor y 2) que los GCs circulantes estén reflejando el estado reproductivo de las hembras. En relación a esto último, la segunda mitad de la gestación se ha relacionado con un fuerte incremento en los niveles de GCs, mientras que el post-parto se asocia con la vuelta a los niveles basales (Cavigelli, 1999). Esto se debe a que durante la segunda mitad de la gestación hay un incremento en la esteroideogénesis desde la glándula adrenal en desarrollo del feto; estos esteroides (y posiblemente otros estímulos) serían responsables de la síntesis y liberación de CRH (hormona liberadora de corticotropina) desde la placenta, provocando con ello hipercortisolemia maternal (Smith *et al.*, 1999; Umezaki *et al.*, 2001). Esto podría explicar por qué durante el 4º bimestre, los niveles de estrés son mayores, mientras que a partir del 5º bimestre (en el que tienen lugar la mayoría de los nacimientos; obs. pers.) los niveles de estrés son más bajos. Es decir, una vez que nace el infante (periodo post-parto), deja de tener este efecto sobre la madre y los niveles de GCs vuelven a disminuir. En concordancia con esto, varios trabajos han relacionado la variabilidad estacional en los niveles de GCs a las condiciones reproductivas de las hembras (Ziegler *et al.*, 1995, Cavigelli, 1999; Strier *et al.*, 2003; Weingrill *et al.*, 2004). Por ejemplo, Ziegler y colaboradores (1995) encontraron que los niveles de GCs en hembras de *Saguinus oedipus* se mantuvieron bajos desde la ovulación hasta la segunda mitad del preño y permanecieron elevados hasta el parto. Estos autores explican esta elevación en el nivel de GCs por la influencia del estado reproductivo de las hembras, aunque en este estudio parecía contribuir también un cambio en su condición social.

En nuestro estudio, solo una hembra (H1) del grupo de Rancho Huber mostró niveles más altos en el periodo post-parto que en el de concepción. Aunque no podemos concluir nada a este respecto, durante este periodo

observamos cómo otra hembra del grupo (H2) y uno de los machos (M2) cargaban a la cría de H1; el M2 llegó a cargar a la cría durante unos 20 minutos mientras que la madre se alimentaba a pocos metros de distancia (obs. pers.). Esto podría deberse a que H1 estuviera enferma, lo cual podría explicar que sus niveles de GCs permanecieran altos (Sapolsky, 1995) después del parto.

#### *10.4.4. Niveles de fGCs y número de machos en el ámbito hogareño*

En cuanto al número de machos periféricos, la relación con los niveles de fGCs tanto en machos como en hembras fue positiva, de forma que cuantos más machos periféricos, mayores fueron los niveles de estrés de los individuos del grupo. Esta relación podría explicarse por el riesgo de infanticidio (ver Neville *et al.*, 1988) o de reorganización de las relaciones de dominancia y, por tanto, inestabilidad social (Clarke, 1983; Clarke y Glander, 1984) que podrían originarse con la inmigración de un nuevo macho adulto al grupo. Nuestros resultados coinciden con los de Cristóbal-Azkarate y colaboradores (2007) para la misma zona de estudio, quienes hallaron una relación positiva entre los niveles de fGCs de las hembras y la densidad de machos periféricos. Dado que el infanticidio no se ha documentado en esta zona, la explicación más plausible al incremento en los niveles de fGCs es el aumento de la inestabilidad social (Sapolsky, 1992a).

Por otro lado, tanto para machos como para hembras, la relación entre el nivel de fGCs y el número de machos en el grupo fue negativa. Esto podría estar relacionado con el hecho de que un menor número de machos residentes implique una mayor inversión en la defensa tanto de las hembras como del resto de recursos frente a otros grupos y machos periféricos. Aunque tradicionalmente se ha aceptado que son las hembras las que compiten entre grupos por los recursos alimenticios y los machos por el acceso a las

hembras, también se ha comprobado que los machos pueden competir por dichos recursos, bien para defender indirectamente su acceso a las hembras o bien a los recursos alimenticios en sí mismos (Harris 2006; Snaith y Chapman, 2007). En el caso de RC, aunque no hay otro grupo en el fragmento, podría haber influido la presencia de un macho periférico y los aullidos de los grupos de fragmentos vecinos. En su trabajo de 2007, Cristóbal-Azkarate y colaboradores encontraron igualmente una relación negativa, aunque tampoco significativa, entre los niveles de fGCs de machos y hembras y el número de machos en el grupo.

Aunque es necesario considerar estos resultados con cautela, es posible que deriven de la disminución en las posibilidades de migración de los grupos aislados, así como de la disminución del área potencialmente ocupable por los aulladores resultantes de la fragmentación del hábitat de la zona. Ambos factores podrían estar forzando a los grupos de estudio a solapar en mayor medida sus ámbitos hogareños con otros grupos y machos periféricos, generando una elevación de los niveles de estrés.

#### ***10.4.5. Conclusiones finales***

Nuestros resultados sugieren que los efectos derivados de la fragmentación (reducción del área disponible y aumento de la densidad de población, disminución de la disponibilidad de alimento, reducción de las posibilidades de migración, etc.) podrían llevar a una elevación crónica en los niveles de GCs que podría tener efectos a largo plazo sobre la viabilidad de los grupos de aulladores recluidos en fragmentos de selva. Aunque se necesitan más estudios que incluyan un mayor número de grupos y que concreten en mayor medida algunas de las variables analizadas, este trabajo apoya los resultados obtenidos en trabajos previos que proponen la medida de metabolitos fecales de GCs como una herramienta útil para monitorear las poblaciones de especies que viven bajo condiciones de hábitat subóptimas.





## Capítulo 11

# *Dimensión fractal de la distribución temporal del comportamiento como indicador de estrés*





## Capítulo 11

# *Dimensión fractal de la distribución temporal del comportamiento como indicador de estrés*

---

### *Resumen*

Con objeto de evaluar la idoneidad del cálculo de la dimensión fractal del comportamiento (DFC) como método no invasivo para determinar estrés en el mono aullador de manto (*Alouatta palliata mexicana*), estudiamos la conducta (descanso, alimentación y locomoción) de 3 grupos de monos aulladores localizados en 3 fragmentos de selva con distinto grado de perturbación en la región de Los Tuxtlas (México). Los resultados sugieren que la DF de la conducta de descanso en los grupos de estudio refleja fielmente los niveles de estrés encontrados a partir de la medición hormonal, considerada como un indicador fiable de los niveles de estrés de un individuo o población. Dado que el cálculo de la DF del descanso no precisa de trabajo de laboratorio, su análisis puede resultar una herramienta ampliamente aplicable y útil para evaluar de una manera no invasiva el nivel de estrés en monos aulladores.

### 11.1. Introducción

El estrés, ya sea en forma de consanguinidad genética, preñez, enfermedades, presencia de sustancias tóxicas o desarmonía social, incrementa la tasa metabólica y en consecuencia el consumo de energía. Este aumento en el consumo de energía conlleva una reducción en la complejidad tanto de las estructuras como del comportamiento (Alados *et al.*, 1996; Escós *et al.*, 1995). Por ejemplo, se ha visto que la complejidad de las arterias renales y pulmonares y del comportamiento exploratorio de gatos domésticos (*Felis catus*) y gatos leopardo (*Prionailurus bengalensis*) disminuye en situaciones de estrés (Alados *et al.*, 1996).

La complejidad es a menudo ventajosa. Por ejemplo, una alta eficiencia en el transporte de nutrientes y oxígeno está acompañada por un incremento en la complejidad de la superficie de absorción del intestino y de la distribución de los vasos sanguíneos, conductos biliares y bronquios; igualmente, la complejidad de las conexiones neuronales determina las características y la eficiencia sináptica con que las señales se transmiten y procesan. Por tanto, la selección natural ha debido de actuar para aumentar la complejidad de las estructuras y comportamientos hasta un nivel máximo (de acuerdo con las restricciones energéticas y estructurales), de forma que permita a los organismos explorar su ambiente de la forma más eficiente posible y aumentar su tolerancia ante cambios internos o ambientales (Alados *et al.*, 1996).

Por tanto, debido a que el estrés puede provocar una alteración en la anatomía y/o morfología o bien un cambio en una secuencia de comportamientos, la pérdida de complejidad tanto de estructuras como de comportamientos, podría ser usada como indicador de estrés (ver Alados *et al.*, 1996). Sin embargo, el uso de la pérdida de complejidad de las estructuras como indicador de estrés tiene el inconveniente de que los niveles de estrés alcanzados tras un cambio en el ambiente, por ejemplo, no conllevan

consecuencias anatómicas o morfológicas inmediatas (siempre y cuando no se den en las primeras fases del desarrollo). Por el contrario, estos cambios pueden verse reflejados en la distribución temporal de las secuencias de comportamiento (Alados *et al.*, 1996) y, por tanto, la pérdida de complejidad conductual podría ser asociada, de forma más inmediata, a la presencia de agentes estresantes.

Para medir la pérdida de complejidad producida por el estrés, tradicionalmente se ha usado el estudio de la simetría, ya sea bilateral, radial o espiral (ver Alados *et al.*, 1996), aunque en los últimos años está teniendo gran interés el estudio de la simetría de escala o dimensión fractal (Hahn *et al.*, 1992; Escós *et al.*, 1995; Alados *et al.*, 1996). El estudio de la simetría de escala es el tema central de la geometría fractal (Mandelbrot, 1982), la cual se desarrolla en respuesta a la dificultad de la geometría euclidiana para describir la mayor parte de las texturas y estructuras que se encuentran en la naturaleza (Suhigara y May, 1990). Un fractal consta de fragmentos geométricos de orientación y tamaño variables pero de aspecto similar. Más aún, los detalles de un objeto o proceso fractal a cierta escala son semejantes a los de escala mayor o menor. Esta propiedad se conoce como autosemejanza, y aparece por ejemplo, en la estructura del intestino delgado o en el ritmo cardíaco (Goldberger *et al.*, 1990).

Otra propiedad de los fractales es que su longitud aumenta a medida que disminuye la escala de medida (o lo que es lo mismo, aumenta la precisión del instrumento de medida), por lo que la noción de longitud carece de significado. Es por eso que se habla de “dimensión” para cuantificar de qué modo llena el espacio un fractal. Así, en la geometría euclidiana, las rectas tienen dimensión 1, los círculos son de dimensión 2 y las esferas son de dimensión 3. En cambio los fractales tienen una dimensión no entera (fraccionaria); mientras que una línea euclidiana llena un espacio unidimensional exacta y precisamente, una línea fractal se desparrama en un espacio bidimensional. En consecuencia una línea fractal tiene dimensión

comprendida entre 1 y 2. Análogamente, una superficie fractal tiene dimensión comprendida entre 2 y 3. Por tanto, cuanto mayor es la dimensión fractal de un objeto fractal, mayor es la probabilidad de que una región dada del espacio contenga una porción de dicho objeto fractal (Goldberger *et al.*, 1990). Resumiendo, la dimensión fractal de una estructura fractal mide el grado con que esa estructura llena el espacio, por lo que también constituye una medida de su complejidad (Alados *et al.*, 1996).

Uno de los métodos usados para determinar la complejidad de los objetos naturales es el método del compás (Mandelbrot, 1982; Sugihara y May, 1990; Kenkel y Walker, 1996; Milne, 1997). Este método se basa en la descomposición de la longitud de un objeto fractal usando un compás con las puntas abiertas en una abertura  $\delta$  fijada y trasladarla a lo largo de una curva, empezando cada paso donde termina el anterior (figura 15).

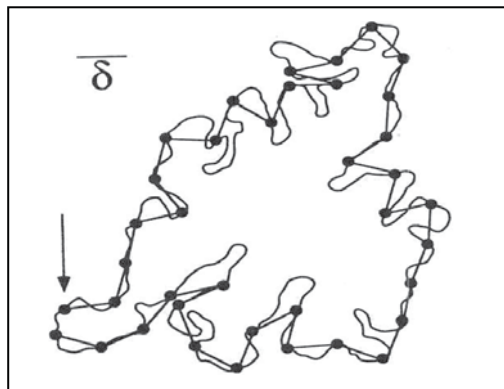


Figura 15. Método del compás. La posición inicial está indicada por la flecha (Kenkel y Walker, 1996).

La longitud euclidiana estimada de la curva sería el número de pasos ( $N$ ) multiplicado por la escala de medida ( $\delta$ ). Por tanto, dado que a medida que

usamos escalas más finas (menor  $\delta$ ) los segmentos se acortan, la longitud de la curva aumentaría a medida que disminuye la escala. Por ello, la longitud de numerosos objetos naturales depende de la escala de medida considerada, de acuerdo a la función potencial:

$$L = K\delta^{1-D},$$

donde L es la longitud medida sobre una escala determinada  $\delta$ , K una constante y D la dimensión fractal (Sugihara y May, 1990).

A partir de aquí sería fácil imaginar cómo el comportamiento puede descomponerse en una serie de categorías de conducta con una duración y una frecuencia determinadas, que pueden considerarse como una serie o patrón temporal. Entre estas series temporales, aquellas que no tienen una escala de tiempo característica son conocidas como “fractales temporales”. Estos patrones pueden verse alterados por el padecimiento de estrés, por lo que analizando la distribución de las categorías conductuales a lo largo del tiempo, es decir, analizando su complejidad, podemos identificar estrés (West, 1990; Schroeder, 1991), de manera que la reducción en la complejidad de las secuencias de comportamiento estará asociada con una disminución en su dimensión fractal (en adelante DF) (Hahn *et al.*, 1992; Escós *et al.*, 1995; Alados y Huffman, 2000; Alados *et al.*, 1996). En consecuencia, la dimensión fractal del comportamiento (en adelante DFC) de un animal bajo estrés sería teóricamente menor. En este sentido, Escós y colaboradores (1995) y Alados y colaboradores (1996), encontraron una fuerte asociación entre la disminución de la dimensión fractal de las conductas estudiadas y agentes estresantes como la preñez y la parasitación en *Capra pyrenaica*; de forma similar, Hann y colaboradores (1992) encontraron que la dimensión fractal de la termorregulación disminuía con el aumento del estrés térmico en ganado.

Por tanto, la DFC se presenta como una interesante herramienta para valorar el estrés de las poblaciones animales sin necesidad de capturarlos o



manejarlos (Alados *et al.*, 1996), lo cual es de gran importancia en estudios a largo plazo y, más aún, con poblaciones de animales en libertad y de delicado estado de conservación. Además, a diferencia de la recolección de heces para su posterior análisis en el laboratorio, este método no invasivo requiere “únicamente” de tiempo y esfuerzo personal por lo que está al alcance de todos los investigadores.

Dado que el estrés crónico derivado de las condiciones socio-ecológicas impuestas por la fragmentación (figura 10, página 89) podría reflejarse en la disminución de la complejidad del comportamiento de los grupos de aulladores afectados, el objetivo de este capítulo fue evaluar si el cálculo de la DFC es un método no invasivo eficaz para determinar estrés en *A. palliata mexicana*. Así mismo, estudiamos las variables potencialmente responsables de este posible estrés. Para ello calculamos la DF de las categorías conductuales de descanso, alimentación y locomoción e intentamos relacionar su variación con distintas variables ecológicas y demográficas.

## ***11.2. Material y métodos***

### ***11.2.1. Registro conductual***

Tal y como se explicó en metodología general, el año se dividió en temporadas bimensuales y el seguimiento del grupo de estudio de cada fragmento se llevó a cabo durante aproximadamente una semana de cada bimestre (rango = 4-7 días; media  $\pm$  DE =  $4,7 \pm 1,003$ ). Los datos conductuales se obtuvieron por el método animal focal en registro continuo. Para dicho registro se usó un hardware portátil (Palm Zire 21) con el software EZ Record (Tietjen, 2001), lo que nos permitió una precisión de 1 segundo. El registro conductual abarcaba desde el amanecer hasta las 18:00 h, obteniendo con ello una media de unas

10 horas diarias por individuo y bimestre ( $DE = 0,69$ ); esto dio un total de 717,5 horas de comportamiento registradas. En las ocasiones en las que se perdía el individuo focal durante el registro, el tiempo de observación era completado al día siguiente. De esta manera se consiguió registrar prácticamente toda la actividad diaria de los individuos focales.

Las categorías conductuales registradas fueron definidas de la siguiente manera:

**Locomoción.** Desplazamiento del animal de al menos una distancia equivalente a la longitud de su brazo.

**Alimentación.** Se consideró que el animal estaba en un periodo de alimentación durante la manipulación del alimento o ramas que lo soportan, o bien durante la ingestión o la masticación del mismo. Se registraron los ítems (flores, frutos, brotes y hojas maduras) ingeridos, de manera que el periodo de alimentación se consideró como un estado y la ingestión de cada ítem como un evento.

**Descanso.** El animal permanece en estado de reposo. Dentro de un periodo de alimentación o de locomoción, se consideró descanso cuando el animal permanecía más de 5 segundos inactivo; en el caso de la locomoción, también cuando el animal adoptaba una posición de reposo independientemente de su duración. Durante el periodo de descanso se registraron cambios de postura definidos como movimientos voluntarios de algún miembro del cuerpo o de la cabeza (cuando tal moviendo implicara un giro de la cabeza de 90 grados) así como cambios en el punto de apoyo del animal. Igualmente, consideramos el rascado como un evento que interrumpía el descanso del animal; por esta razón los rascados se tuvieron en cuenta como cambios de postura a la hora del tratamiento de los datos. Dentro del estado de descanso, se definieron como eventos los cambios de postura.

Estas tres categorías conductuales son las que representan el porcentaje más alto dentro del patrón diario de actividad (ver apartado 6.2., página 53). Por ello son estas tres categorías las que se tuvieron en cuenta para el cálculo de la dimensión fractal. Otras conductas registradas, como las sociales, el autoaseo o los aullidos, no se consideraron debido a su escasa contribución a la actividad global de los monos.

### *11.2.2. Cálculo de la dimensión fractal*

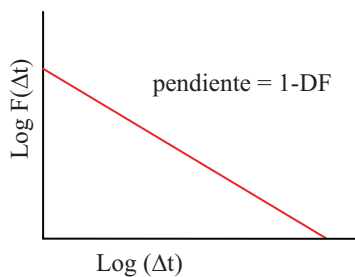
Como decíamos en la introducción, las series temporales que no presentan una escala de tiempo característica son conocidas como “fractales temporales”. Éstas manifiestan una distribución de frecuencias inversa a la duración del comportamiento, de forma que el exponente está fuertemente relacionado con la dimensión fractal del proceso. La DF de las categorías conductuales fue obtenida calculando la frecuencia acumulada de cada categoría conductual  $F(\Delta t)$  a partir de su duración  $\Delta t$ , según la función:

$$F(\Delta t) = j(\Delta t)^{1-DF},$$

donde  $j$  es una constante (Hastings y Suhigara, 1993; Cole, 1995).

Dado que el valor medio de las duraciones de cada conducta era distinto, se eligieron valores de intervalo proporcionales a estas duraciones medias. Para calcular dichos intervalos analizamos la relación entre el promedio de las duraciones de los eventos de cada conducta y su desviación estándar. Así, para el cálculo de la dimensión fractal de la alimentación obtuvimos la frecuencia acumulada de los ítems consumidos considerando intervalos de 1 segundo; para la locomoción se tuvieron en cuenta intervalos de 3 segundos; y para el descanso se usaron intervalos de 15 segundos. Posteriormente, por regresión logarítmica de la función, calculamos la DF para cada categoría conductual para cada individuo y cada bimestre (Miltne, 1997):

$$\text{Log } F(\Delta t) = \log j + (1 - DF) \log (\Delta t)$$



### 11.2.3. Influencia de las condiciones demográficas y ambientales en la dimensión fractal

Se evaluó la existencia de diferencias en los valores de DFC entre los 3 grupos de estudio considerando las siguientes variables (las mismas que las consideradas en el capítulo 10; ver valores en tabla I, página 65):

- Características de los fragmentos: tamaño de fragmento, densidad de población,  $\Sigma 5$ .
- Ámbito hogareño (AH).
- Variables florísticas en el AH: abundancia, dominancia y dominancia relativa del género *Ficus*, Dom20, riqueza, índice de Shannon-Wiener, DAP medio.
- Variables demográficas de los grupos de estudio: número de machos, número de hembras, número de machos solitarios periféricos, densidad de población en el ámbito hogareño.

Todos los análisis estadísticos se hicieron mediante el programa SPSS para Windows, versión 12.0. Puesto que los datos presentaron una distribución

normal (test de Kolmogorov-Smirnov,  $p = 0,2$  para las 3 conductas) y homogeneidad de la varianza (prueba de Levene: descanso,  $p = 0,62$ ; alimentación,  $p = 0,76$ ; locomoción,  $p = 0,46$ ), se usaron pruebas paramétricas.

Se empleó un Modelo Lineal Generalizado de Medidas Repetidas (MLG-MR) para analizar la existencia de diferencias significativas en la dimensión fractal de cada categoría conductual entre grupos y entre sexos, así como entre bimestres. Posteriormente, se hizo un Análisis de Regresión Múltiple por el método "introducir" para cada DF con objeto de seleccionar las variables que condicionaron las diferencias entre grupos. Este análisis permitió, además, seleccionar la conducta cuya DF refleja los niveles de estrés obtenidos con la medición hormonal, ya que los resultados variaron según la conducta seleccionada (ver apartado siguiente). Dado que no se cumplen las condiciones de aplicación para este análisis ( $n = 3$ ), los resultados son considerados a nivel descriptivo.

### ***11.3. Resultados***

El MLG-MR mostró que no existían diferencias significativas en los valores de DF de las 3 conductas entre machos y hembras (DF descanso,  $F = 0,184$ ,  $p = 0,683$ ; DF alimentación,  $F = 2,023$ ,  $p = 0,205$ ; DF locomoción,  $F = 3,623$ ,  $p = 0,106$ ). También reveló la existencia de diferencias significativas entre los 6 bimestres para la DF de la conducta de descanso ( $F = 28,08$ ,  $p = 0,002$ ) y de alimentación ( $F = 37,92$ ,  $p = 0,001$ ) pero no para la conducta de locomoción ( $F = 0,046$ ,  $p = 0,837$ ) (figura 16).

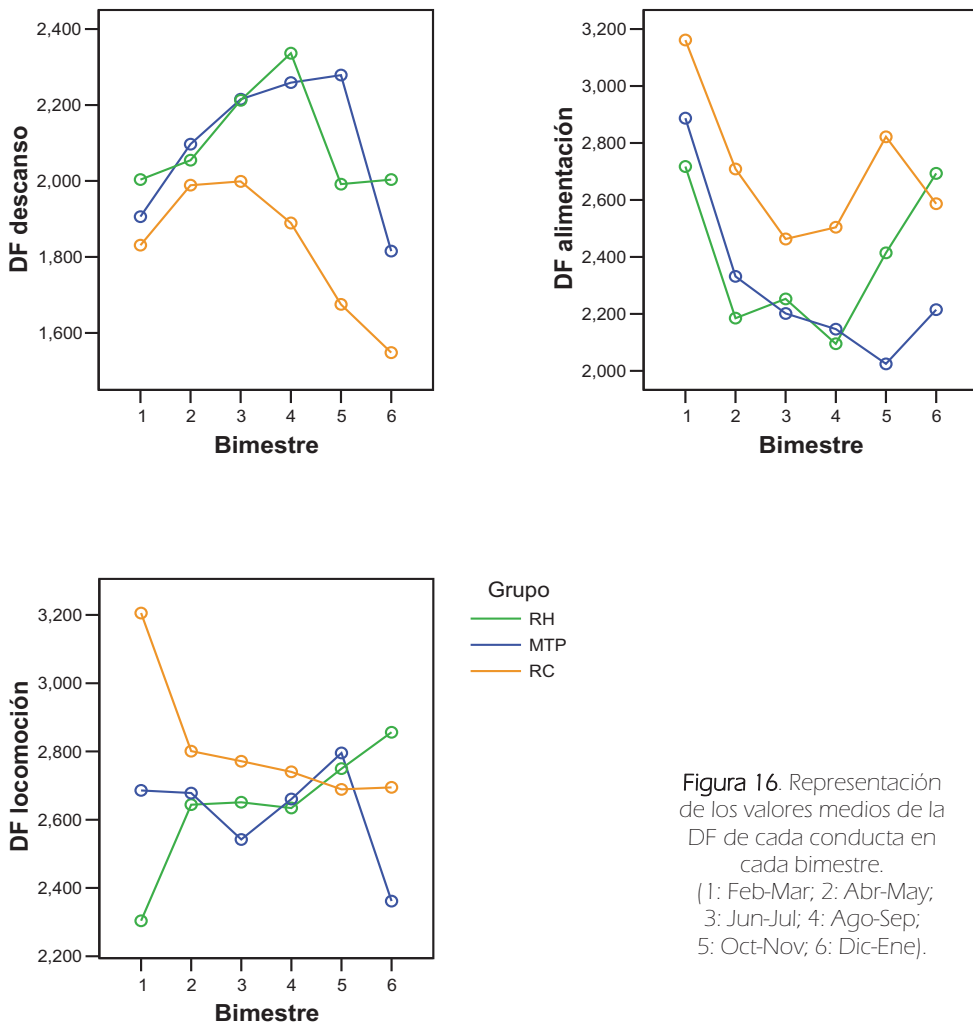


Figura 16. Representación de los valores medios de la DF de cada conducta en cada bimestre. (1: Feb-Mar; 2: Abr-May; 3: Jun-Jul; 4: Ago-Sep; 5: Oct-Nov; 6: Dic-Ene).

Por otro lado, también mostró diferencias significativas entre los grupos de estudio (DF descanso,  $F = 25,428$ ,  $p = 0,001$ ; DF alimentación,  $F = 16,877$ ,  $p = 0,003$ ; DF locomoción,  $F = 7,584$ ,  $p = 0,023$ ). El test de comparaciones múltiples DHS de Tukey reveló que el grupo RC presentaba diferencias respecto del grupo MTP (DF descanso,  $p = 0,002$ ; DF alimentación,  $p =$

0,004; DF locomoción,  $p = 0,029$ ) y del grupo RH (DF descanso,  $p = 0,002$ ; DF alimentación,  $p = 0,012$ ; DF locomoción,  $p = 0,043$ ) (figura 17).

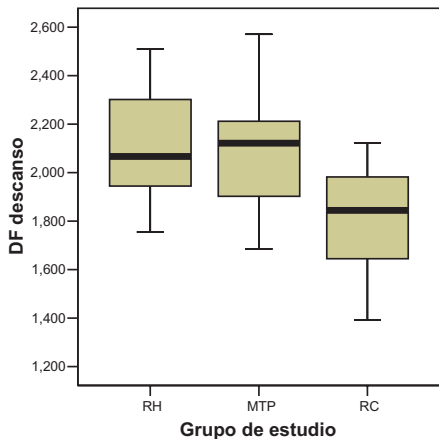
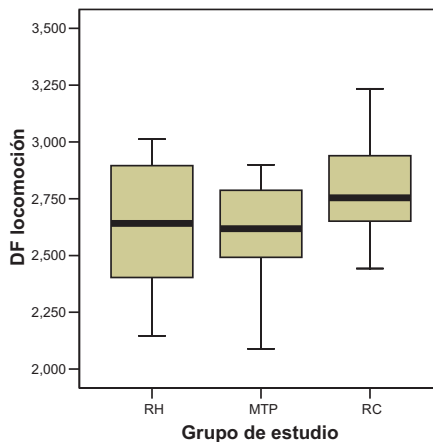
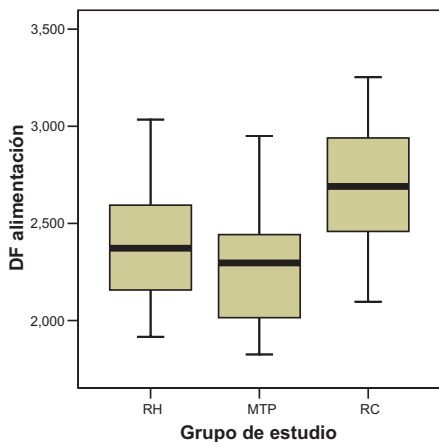


Figura 17. Diagrama de cajas para la DF de cada conducta en los grupos de estudio (— media; | desviación estándar; □ error estándar de la media).



Puesto que la DF del descanso se comportaba de manera inversa a la DF de la alimentación y locomoción, hicimos el ARM entre grupos considerando las mismas variables empleadas en el análisis para fGCs con objeto de poder

elegir la conducta cuya dimensión fractal refleja los niveles de estrés de igual forma que el análisis hormonal. Dado que no existen diferencias significativas entre sexos, promediamos los valores de DFC de machos y hembras conjuntamente para cada fragmento. Por otro lado, debido al pequeño tamaño de muestra ( $n = 3$ ), consideramos estos resultados únicamente a nivel descriptivo. En la tabla VI se muestran las variables que guardan mayor relación ( $R \geq 0,7$ ) con los valores de DF de cada conducta.

**Tabla VI.** Valores de los coeficientes de correlación ( $R$ ) para las variables consideradas [para las casillas en blanco (—):  $R < 0,7$ ]

	DF descanso	DF alimentación	DF locomoción
Tamaño fragmento	0,7	---	---
Densidad P fragmento	-0,906	0,783	0,857
$\Sigma 5$	0,748	---	---
Ámbito hogareño	0,802	---	-0,735
Riqueza	-0,999	0,982	0,998
DAPmedio	0,773	---	---
Densidad P en AH	-0,776	---	---
Nº machos grupo	0,999	-0,976	-0,996

En resumen, la DF de la conducta de descanso reflejó de la misma manera que la medición hormonal (tabla V, página 99) los niveles de estrés de los grupos de estudio, de forma que a mayor tamaño de fragmento, ámbito hogareño y mayor  $\Sigma(5)$  y DAP medio, mayor fue la DF de la conducta de descanso y por tanto, menor el nivel de estrés; igualmente, la relación con el número de machos en el grupo, fue positiva. Por el contrario, cuanto mayor fueron la densidad de población (tanto en el fragmento como en el ámbito hogareño) y la riqueza de especies en el AH, menor fue la DF del descanso, y por tanto mayor el nivel de estrés. Los resultados de este análisis mostraron, además, que las diferencias entre grupos en la DF de las conductas de



alimentación y locomoción quedaron explicadas por un menor número de variables y que reflejaron los niveles de estrés en sentido opuesto a la DF del descanso y, por tanto, de la medición hormonal.

#### 11.4. *Discusión*

El objetivo principal de este capítulo fue determinar si la medición de la dimensión fractal de la distribución temporal del comportamiento es una herramienta eficaz para medir estrés en *A. palliata mexicana*. Tal y como se comentó en la introducción, la pérdida de complejidad conductual puede asociarse a la presencia de agentes estresantes, de forma que la DFC de un animal bajo estrés será menor (Hahn *et al.*, 1992; Escós *et al.*, 1995; Alados y Huffman, 2000; Alados *et al.*, 1996). Por tanto, la relación que existe entre la DFC y el nivel de fGCs es de tipo inversa. El post-hoc de Tukey mostró que el grupo RC presentó diferencias significativas en los valores de DFC respecto a MTP y RH. Sin embargo, se observaron discrepancias en los patrones de DF en función del tipo de conducta examinada, de modo que la DF del descanso se comportó de manera opuesta a las DF de la alimentación y la locomoción. A este respecto, la coincidencia de los resultados de los ARM para la DF del descanso y los niveles de fGCs (tabla V, página 99) sugiere que es la DF de la conducta de descanso la que estaría reflejando los niveles de estrés encontrados en los grupos de aulladores estudiados.

En consecuencia, y tal y como se apuntaba en el capítulo anterior, el grupo de aulladores (machos y hembras) que sufrió un mayor nivel de estrés durante el periodo de estudio fue el que soportaba *a priori* unas peores condiciones demográficas y ambientales (RC). La menor DF en la conducta del descanso en los monos de este grupo podría ser reflejo de unas peores condiciones de salud, las cuales, a su vez, podrían ser causa y/o consecuencia de las peores condiciones demográficas y ambientales que muestra Ruiz Cortines debido a

la fragmentación. Las situaciones de estrés están relacionadas con procesos de inmunosupresión y una mayor susceptibilidad a enfermedades (Munk *et al.*, 1984; Wasser *et al.*, 2000). En este sentido, Alados y Huffman (2000), encontraron que hembras enfermas de chimpancés presentaron menor DF de la conducta social que hembras sanas. Dichos autores argumentaron que estas diferencias podrían estar relacionadas con los componentes fisiológicos subyacentes y que, por tanto, los cambios en la DF de las secuencias de comportamiento podrían ser un indicador de la influencia del estado de salud sobre la conducta. Por consiguiente, nuestros resultados apuntan a que la salud de la población de aulladores aquí estudiada –o, al menos, el grupo del fragmento de peor calidad– podría verse comprometida por los efectos de la fragmentación. Asimismo, la pérdida de complejidad fractal de las respuestas comportamentales (Alados *et al.*, 1996; y de los sistemas fisiológicos, Goldberger *et al.*, 1990) disminuye la capacidad para mantener la homeostasis del organismo, por lo que la menor DF de la conducta de descanso del grupo RC podría indicar una menor capacidad para hacer frente a las exigencias del ambiente y una menor capacidad de adaptación ante los cambios ambientales.

Pero, ¿por qué no obtuvimos diferencias en la DF de la conducta de descanso entre los grupos MTP y RH aun cuando muestran características marcadamente diferentes (tabla I, página 65)? Cristóbal-Azkarate y colaboradores (2005) sugieren que en algún punto entre las densidades poblacionales de 0,71 a 1,37ind/ha existe un umbral en la disponibilidad de alimentos que se traduce en un aumento en la mortalidad de infantes en los fragmentos de Los Tuxtlas. El grupo RC es el único grupo que vive en un fragmento con una densidad de población entre esos valores (0,83ind/ha en el fragmento y 0,9ind/ha en el AH). Esta mayor densidad de población podría actuar consecuentemente endureciendo los efectos de la fragmentación de hábitat sobre los monos de este grupo, lo cual encajaría con el patrón de diferencias y similitudes en la DF del descanso encontrado entre grupos.

Por otro lado, el hecho de que la DF de la alimentación y la locomoción se comporten de manera opuesta a la del descanso (figura 17) podría deberse a que estas conductas sean menos sensibles a las condiciones internas y/o externas aquí analizadas, de manera que su DF no se viera afectada por cambios en tales variables (Alados y Huffman, 2000), o bien a que estén influenciadas mayormente por otros factores diferentes al estrés. Por ejemplo, la alimentación podría ser principalmente función del tipo de alimento (por ej., frutos, hojas, flores), su tamaño o su distribución en los árboles (por ej., agregados, dispersos), mientras que la locomoción podría verse primordialmente afectada por factores como el grosor, la forma o la posición de las ramas. Otra posible explicación podría tener relación con cuestiones metodológicas. Así, dada la mayor dificultad que presenta el registro de estas dos conductas, tanto por desarrollarse a mayor velocidad como por ocurrir a intervalos de tiempo más cortos, su medición podría estar sujeta a sesgos que dificultaran una clara interpretación de los análisis; además, dichas conductas implican cambios constantes en la posición del animal, a menudo impidiendo una clara visión del individuo focal.

Concluyendo, nuestros resultados sugieren que el cálculo de la DF de la conducta de descanso podría ser una herramienta útil para evaluar de una manera no invasiva y sin necesidad de trabajo de laboratorio el nivel de estrés en los monos aulladores. Además, la gran facilidad con la que esta conducta puede ser registrada favorece aún más su aplicación en otras poblaciones. Sin embargo, se necesitan más estudios que incluyan a un mayor número de grupos para poder establecer una conexión numérica entre el nivel de estrés medido a través de parámetros fisiológicos y el estrés medido mediante parámetros conductuales.

## Capítulo 12

### *Influencia de la fragmentación en la competencia intragrupo por el alimento*





## Capítulo 12

# *Influencia de la fragmentación en la competencia intragrupo por el alimento*

---

### *Resumen*

La fragmentación del hábitat natural puede generar competencia intragrupo a través de la disminución en la disponibilidad del alimento de calidad y/o a su mayor concentración espaciotemporal. En este capítulo estudiamos los niveles de competencia directa en contexto de alimentación en 3 grupos de monos aulladores de manto (*Alouatta palliata mexicana*) localizados en sendos fragmentos de selva en la región de Los Tuxtlas (México). Así mismo, analizamos su relación con distintas variables florísticas y demográficas definitorias de los diferentes fragmentos y que pueden influir en el grado de limitación del alimento para los aulladores recluidos en tales parches. Se encontró un gradiente creciente de agonismo aparentemente relacionado de manera inversa con la calidad del fragmento. Dado que la competencia por los recursos puede provocar estrés social dentro del grupo, y dadas las consecuencias negativas del estrés sobre la viabilidad de las poblaciones, se hace necesario dirigir los esfuerzos de conservación al mantenimiento de fragmentos de selva de tamaño suficiente para minimizar los efectos de la fragmentación sobre las poblaciones aisladas de aulladores.

### 12.1. Introducción

Unas de las principales consecuencias de la fragmentación del hábitat es el cambio en la distribución y abundancia de los distintos tipos de alimento (Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006). Así, la disponibilidad de frutos podría variar debido a que los árboles que dan frutos se distribuyan de forma parcheada tanto en el tiempo como en el espacio (Oderdonk y Chapman, 2000). Pero además de la cantidad de alimento, su calidad también puede verse afectada por la fragmentación. Por ejemplo, la disponibilidad real de hojas para el consumo animal puede estar determinada por la presencia de compuestos tóxicos secundarios (Jones, 1980; Estrada y Coates-Estrada, 1988; Milton, 1980, 1993). En el caso de *A. palliata*, la presencia de estas sustancias condiciona el número tolerable de hojas de una especie dada que puede ser consumido, lo cual deriva en una diversificación de las especies finalmente explotadas. Además, dado que la concentración de los compuestos secundarios y los nutrientes en las hojas no sólo varía entre especies, sino también intra-específicamente (Estrada y Coates-Estrada, 1988; Chapman *et al.*, 2003b), los animales pueden prescindir de algunos árboles concretos para su alimentación (Estrada y Coates-Estrada, 1988). Por tanto, un recurso alimenticio *a priori* abundante, incluso en los hábitats fragmentados, puede llegar a convertirse en un recurso limitado. De modo que, la aparente superabundancia de alimento para los animales principalmente folívoros – como los monos aulladores-, puede representar en realidad un efecto ilusorio (Jones, 1980; Chapman *et al.*, 2003b; Harris, 2006; Snaith y Chapman, 2007).

En teoría, siempre que un recurso sea limitado, éste puede originar competencia, ya sea interespecífica, intraespecífica o, a una escala menor, intragrupo (van Hoof y van Schaik, 1992). Sin embargo, las conductas agonísticas derivadas de la competencia, como cualquier otro comportamiento social, conllevan un gasto de la energía y el tiempo disponibles para actividades como la búsqueda de alimento y la reproducción. Estos costes

serán aún más importantes para las especies con dietas que incluyan grandes cantidades de alimento de poco valor nutritivo, ya que el tiempo y la energía disponibles para la reproducción y la alimentación estarían ya limitados por la menor calidad de esos ítems de comida. Por ello, la mayoría de los primates folívoros o folívoros-frugívoros suelen mostrar bajas tasas de competencia intragrupo (Jones, 1980; Zucker y Clarke, 1998).

Los monos aulladores tienen un patrón de actividad particularmente dirigido al ahorro de energía (Neville *et al.*, 1988), siendo las interacciones sociales infrecuentes y los comportamientos agonísticos más raros aún (Klein, 1974). Por ello, cuando existe competencia es de esperar que sea lo menos costosa posible (competencia indirecta), aunque la competencia directa puede ocurrir bajo ciertas circunstancias (Jones, 1980). La competencia indirecta se caracteriza porque unos individuos se alimentan de un recurso hasta agotarlo antes de que otros tengan posibilidad de hacerlo (Janson y van Schaik, 1988; van Schaik, 1989). Este tipo de competencia predomina cuando los parches de alimento son pequeños o bien el alimento es de baja calidad o están altamente dispersos; en estos casos, los animales pueden incluso verse forzados a forrajear en áreas ya explotadas (Koenig, 2002). Por su parte, la competencia directa por el alimento puede prevalecer si los recursos de alta calidad están agrupados en parches y un individuo o subgrupo de individuos puede monopolizarlos. Consecuentemente, se espera que las agresiones y desplazamientos en contexto de alimentación sean frecuentes (Janson y van Schaik, 1988; van Schaik, 1989; Koenig, 2002). En algunas especies esta competencia es muy sutil, de manera que los individuos subordinados tienden a evitar a los dominantes, pero en cualquier caso el resultado es un menor acceso al alimento (van Schaik, 1988).

La fragmentación y pérdida de hábitat en La Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas ha llevado a las poblaciones de aulladores a ocupar áreas con características socioecológicas diferentes a las originales. Esta situación permite estudiar cómo esas nuevas condiciones pueden estar influyendo



sobre su comportamiento social. Además, el estrés derivado de la competencia por el alimento repercute negativamente sobre las poblaciones animales afectadas. Por todo, analizamos los niveles de competencia directa a partir de los episodios de agresión y desplazamientos de los sitios de alimentación en cada grupo de estudio. Como predicción obvia, esperamos que en las zonas con menor disponibilidad de alimento, los aulladores muestren mayores niveles de agonismo en contexto de alimentación.

## *12.2. Material y métodos*

### *12.2.1. Registro conductual*

Los datos conductuales se obtuvieron siguiendo la metodología descrita en el capítulo 11 (página 114). Estimamos el nivel de competencia directa por el alimento a partir de los episodios agonísticos acaecidos en contexto de alimentación. Consideramos que un individuo focal se encontraba en un periodo de alimentación durante la manipulación del alimento o ramas que lo soportan, o durante la ingestión o la masticación del mismo. Durante estos periodos registramos los episodios agonísticos que tenían lugar y el tiempo que transcurría desde el inicio de tales eventos hasta que finalizaban. De esta manera obtuvimos el número de episodios agonísticos por hora de registro (“frecuencia de agonismo”) y el porcentaje de tiempo dedicado a tales conductas respecto del tiempo total de observación (“porcentaje de agonismo”) para cada grupo. Estas fueron las dos variables dependientes analizadas.

Como episodios agonísticos consideramos tanto las agresiones (empujar, morder...) como los desplazamientos del lugar de comida (carrera rápida hacia otro individuo que cede su lugar) (Carrera-Sánchez, 1994).

### 12.2.2. *Influencia de las condiciones demográficas y ambientales en la competencia intragrupo por el alimento*

Para este capítulo tuvimos en cuenta las principales variables florísticas y demográficas que *a priori* pueden influir en la disponibilidad de alimento para los aulladores recluidos en fragmentos de selva. Dada la especial importancia del género *Ficus* en la alimentación de los monos aulladores (Milton, 1980, 1982; Estrada, 1984; Estrada y Coates-Estrada, 1988; Serio-Silva *et al.*, 2002; Pavelka y Houston-Knopff, 2004; Rivera y Calmé, 2006), consideramos las variables que hacen referencia al número de árboles de estas especies (abundancia: "AbunFicus"), así como a su dominancia ("DomFicus") y su disponibilidad (dominancia relativa: "DomRelFicus"). Igualmente consideramos la dominancia relativa de las 20 especies ("Dom20") más consumidas por *A. palliata* en Los Tuxtlas (Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006), así como dos indicadores de diversidad vegetal: la riqueza y el índice de Shannon-Wiener. También tuvimos en cuenta el área del ámbito hogareño ("AH") y la densidad poblacional dentro del mismo ("Dens. AH").

Tanto los factores ambientales (Estrada *et al.*, 1999; Bicca-Marques, 2003) como los demográficos (Fowler, 1987; Rodríguez-Toledo *et al.*, 2003; Cristóbal-Azkarate *et al.*, 2005) seleccionados pueden verse afectados por la fragmentación y dar lugar a una disminución en la disponibilidad de alimento (Lovejoy *et al.*, 1986), por lo que, al menos potencialmente, podrían derivar en un incremento de la competencia por este recurso. En la tabla VII se recuerdan los valores de las variables consideradas para cada fragmento.

El análisis estadístico se realizó con el programa STATISTICA para Windows, versión 6 (StatSoft Inc., 2000). Puesto que los datos no presentaron una distribución normal (Shapiro-Wilks,  $p < 0,01$ ), se usaron pruebas no paramétricas. Usamos el análisis de la varianza Anova Kruskal-Wallis para analizar la existencia de diferencias significativas en el porcentaje de tiempo

dedicado a agonismo y la frecuencia de episodios agonísticos en contexto de alimentación entre los 3 grupos de estudio. Posteriormente, hicimos un estudio de correlaciones parciales para intentar relacionar el nivel de agonismo encontrado en cada grupo con las distintas variables ambientales y demográficas consideradas.

Tabla VII. Variables consideradas en el estudio

Fragmento	Abun Ficus	Dom Ficus	DomRel Ficus	Dom20	Riqueza	Shannon-Wiener	AH	Dens. AH
Ruiz Cortines	64	85,8	17	42	98	5,5	6,4	0,9
Montepio	400	158,5	4	78	33	4,8	19,3	0,7
Rancho Huber	3000	2988,8	48	867	35	5,7	40	0,3

### 12.3. Resultados

El análisis no paramétrico de la varianza no mostró diferencias significativas en los niveles de agonismo entre grupos ni para la frecuencia (Anova Kruskal-Wallis,  $H_{2,18} = 1,24$ ,  $p = 0,54$ ) ni para el porcentaje de tiempo (Anova Kruskal-Wallis,  $H_{2,18} = 2,62$ ,  $p = 0,27$ ). No obstante, aunque las diferencias no alcanzaron el nivel mínimo de significación, tanto en la frecuencia de episodios como en el tiempo dedicado a tales conductas en contexto de alimentación, el grupo RC presentó mayor nivel de agonismo que los grupos MTP y RH (figura 18; tabla VIII).

Tabla VIII. Frecuencia (nº episodios/hora de registro) y % de agonismo (medido en tiempo total de registro) en contexto de alimentación para los 3 grupos de estudio

	RC	MTP	RH
Frec. Agonismo	0,036	0,026	0,016
% Agonismo	0,008	0,003	0,003

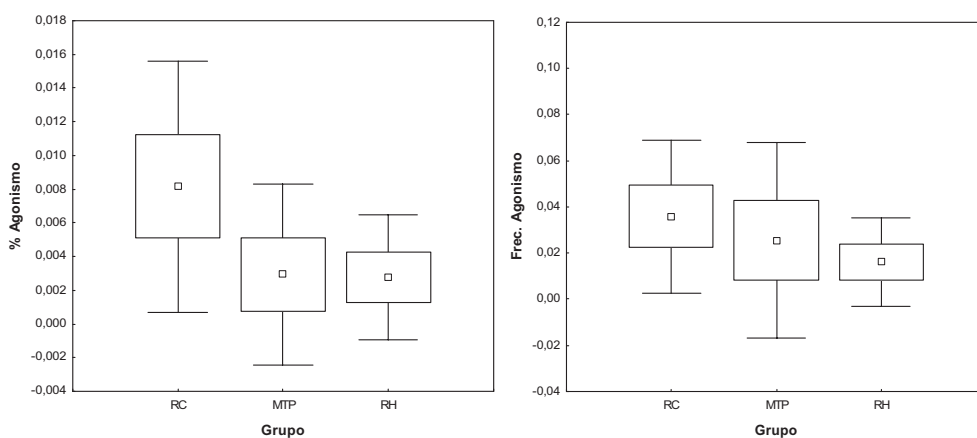
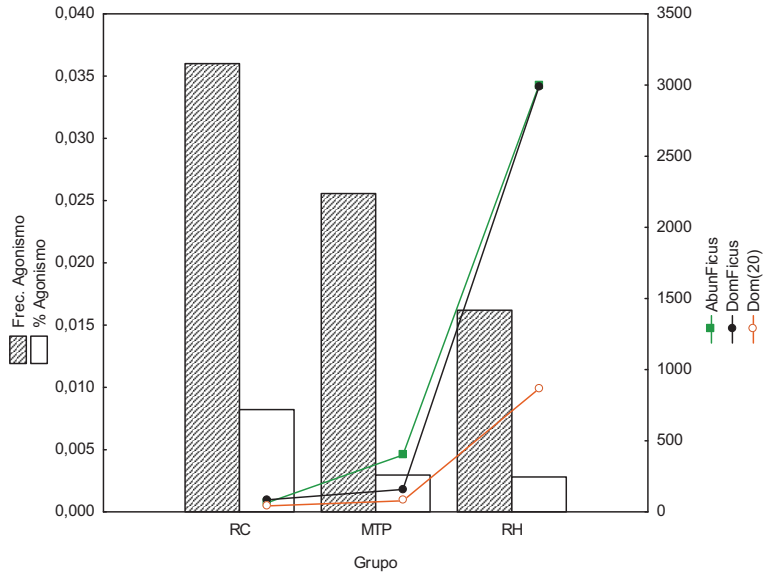


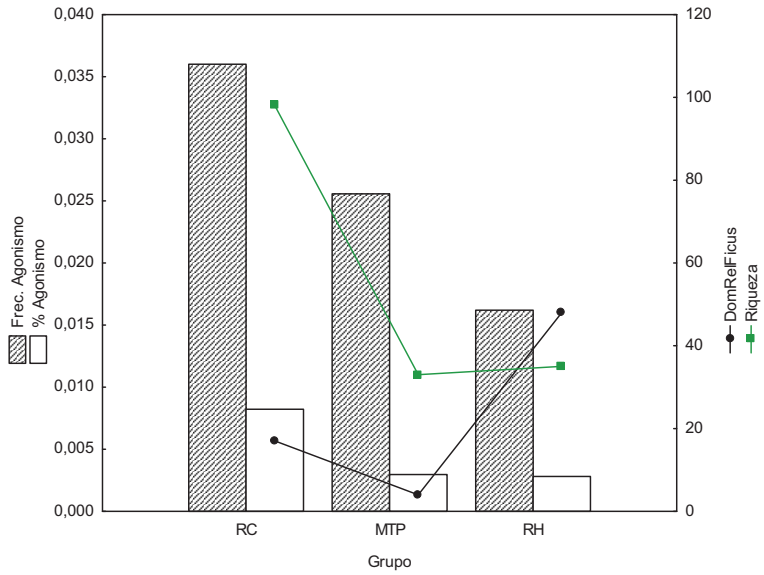
Figura 18. Diagramas de caja para la frecuencia (nº episodios/hora de registro) y % de agonismo (medido en tiempo total de registro) en contexto de alimentación para los 3 grupos de estudio (□ media; I desviación estándar; □ error estándar de la media).

Aunque el tamaño muestral fue pequeño, se pueden apreciar ciertas asociaciones entre las variables a partir de análisis descriptivos (figura 19; tabla IX).

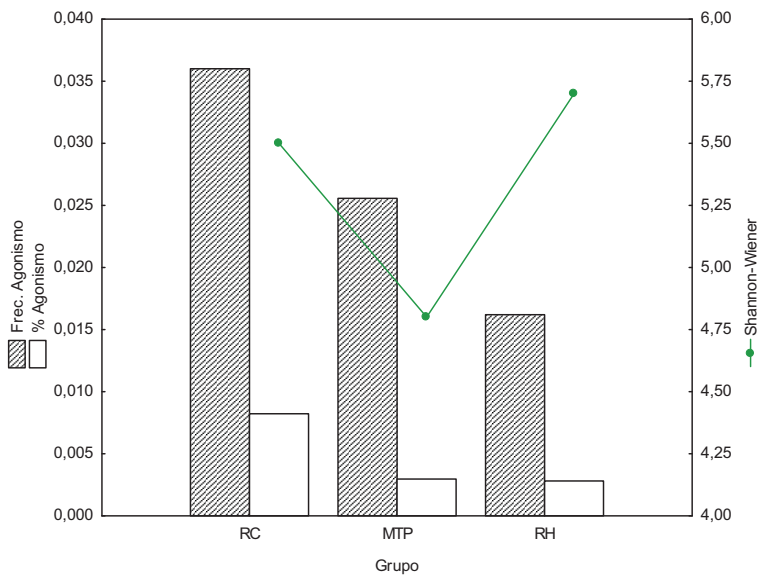
(a)



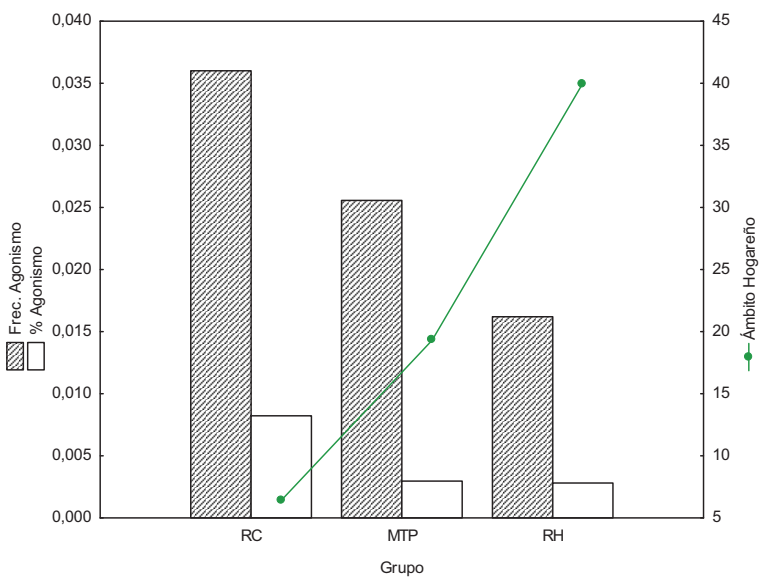
(b)



(c)



(d)



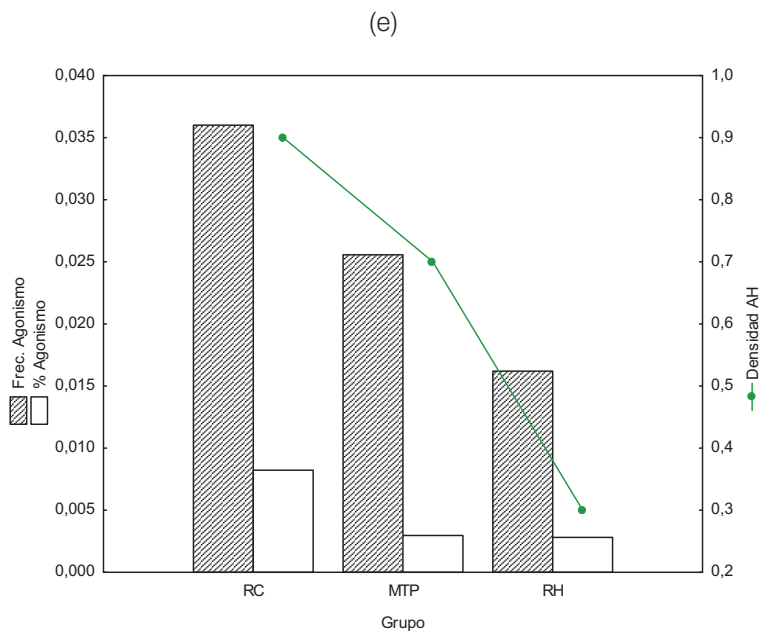


Figura 19. Relaciones entre las variables florísticas y demográficas y los niveles de agonismo (Frec. Agonismo y % Agonismo) para los 3 grupos de estudio.

Tabla IX Valores de los coeficientes de correlación parcial ( $r$ ) para las variables florísticas y demográficas consideradas frente a los niveles de agonismo en los 3 grupos de estudio

	Frec. Agonismo	% Agonismo
Abundancia <i>Ficus</i>	-0,90	-0,61
Dominancia <i>Ficus</i>	-0,86	-0,54
Dom. Rel. <i>Ficus</i>	-0,66	-0,25
Dom (20)	-0,87	-0,55
Riqueza	0,87	0,99
Shannon-Wiener	-0,18	0,28
Ámbito Hogareño	-0,99	-0,81
Densidad en AH	0,98	0,77

En general, el número de episodios agonísticos por hora de observación y el porcentaje de tiempo dedicado a conductas agonísticas fue menor conforme aumentó el ámbito hogareño y la densidad e importancia de los árboles de *Ficus* y del resto de especies más consumidas. Por el contrario, hubo más episodios agonísticos cuánto mayores fueron la densidad de monos en el ámbito hogareño y la riqueza vegetal.

#### 12.4. *Discusión*

Tradicionalmente se ha considerado a las especies folívoras de primates como no competidoras debido a la noción de que explotan recursos ubicuos e invariables (Snaith y Chapman, 2007). Sin embargo, realmente muchas de sus fuentes de alimento pueden variar en cuanto a calidad, disponibilidad y distribución espacial, situación que podría motivar cierta competencia por el alimento (Harris, 2006; Snaith y Chapman, 2007). Así, aunque en la especie *A. palliata* las agresiones son raras (Klein, 1974), en ocasiones se han descrito comportamientos agonísticos durante la alimentación o hacia los animales subordinados, interacciones que han sido interpretadas como signo de competencia directa por el alimento (Janson y van Schaik, 1988; Koenig, 2002; Koenig *et al.*, 1998; Saj y Sicotte, 2007). Dado que la fragmentación puede conducir a una disminución *per capita* de la disponibilidad y predecibilidad de alimento de calidad para los aulladores (ver introducción, apartado 12.1.), dicho fenómeno podría en teoría facilitar eventos agonísticos relacionados con la competencia.

En nuestra área de estudio observamos relativamente frecuentes eventos agonísticos en contexto de alimentación entre los individuos objeto de seguimiento, siendo el nivel de agonismo netamente superior en el grupo habitante del fragmento de menor tamaño (RC). Dado que las diferencias no fueron significativas, no podemos concluir que haya más competencia en RC



que en los otros grupos únicamente a partir de estos datos, si bien es probable que la ausencia de significación esté condicionada por el bajo tamaño de muestra (ver tendencias en figuras 18 y 19). Sin embargo, podemos sugerir la existencia de cierta relación entre las variables consideradas en el análisis y los niveles de agonismo en los grupos de estudio. En la tabla VII y figura 19 se aprecia un gradiente ascendente en la calidad de hábitat desde el fragmento de Ruiz Cortines hasta Rancho Huber, así como un gradiente en sentido opuesto en el nivel de agonismo de los grupos, de manera que fue el fragmento de menor tamaño, mayor densidad de población y menor disponibilidad de alimento el que mostró un mayor nivel de agonismo en contexto de alimentación. Estos resultados concuerdan con estudios previos; Jones (1980) encontró una mayor frecuencia de agresión por el alimento en un hábitat de menor calidad (deciduo) que en un hábitat de mayor calidad (ripario).

Varios autores han señalado la presencia de fuentes de alimento monopolizables como causa importante de competencia directa por el alimento (Koenig, 2002; Koenig *et al.*, 1998; Saj y Sicotte, 2007). Según Koenig y colaboradores (1998), las fuentes alimenticias son más disponibles y menos monopolizables cuando las especies de alimento principales son muy abundantes en el ámbito hogareño o de tamaño suficientemente grande como para permitir que todos los miembros del grupo obtengan sus requerimientos dietéticos antes de agotar el sitio de alimentación. En el fragmento Ruiz Cortines, los árboles de las 20 especies más consumidas por *A. palliata* en Los Tuxtlas fueron menos abundantes y de menor tamaño que en Montepío y Rancho Huber. Esto se traduce en que, además de haber una menor calidad y cantidad de alimento (Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006), éste sería más monopolizable para los monos de RC.

En particular para el género *Ficus*, clave en la dieta de los aulladores (Milton, 1980, 1982; Estrada, 1984; Estrada y Coates-Estrada, 1988; Serio-Silva *et al.*, 2002; Pavelka y Houston-Knopff, 2004; Rivera y Calmé, 2006), se ha

descrito cómo en hábitats bien conservados los monos pueden obtener alimento de calidad a lo largo de todo el año debido a la asincronía en la fructificación de las diferentes especies del género (Milton, 1980; Oates, 1987). Sin embargo, en los fragmentos aislados de selva la densidad de *Ficus* es más baja que en medios continuos (Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006), por lo que la productividad neta de frutos en ellos podría presentar un patrón de aparición más heterogéneo y discontinuo que en una selva bien conservada. Si a esto sumamos que en el fragmento Ruiz Cortines tanto el número de árboles de *Ficus* (abundancia) como el tamaño de los mismos (dominancia) es menor que en los otros dos fragmentos, esta fuente de alimento se convertiría en un recurso más susceptible de ser monopolizado y sobreexplotado, lo cual podría traducirse en más agresiones y desplazamientos en contexto de alimentación entre los monos.

En concordancia con nuestros resultados, Cristóbal-Azkarate y colaboradores (2004) encontraron una relación significativa entre el número total de cicatrices y el número de machos con cicatrices (siendo ambas variables reflejo de la existencia de encuentros agonísticos; ver artículo citado) con el diámetro de los troncos de los árboles (DAP). Dado que el DAP puede emplearse como una medida indirecta del tamaño de árbol (Estrada y Coates-Estrada, 1996), Cristóbal-Azkarate y colaboradores (2004) argumentaron que el hecho de que hubiera más cicatrices y más machos con cicatrices donde y cuando el DAP fue mayor, era indicativo de que los encuentros agonísticos intergrupos tenían lugar donde y cuando se concentran los recursos, atributo característico de la competencia directa (ver referencias anteriormente citadas).

La existencia de una mayor riqueza de especies en el AH del grupo RC parece ser en realidad reflejo de especies no usadas como fuentes de alimento preferentes por los aulladores (ver tabla VII). Los aulladores pueden introducir en su dieta nuevas especies vegetales que en condiciones de mayor disponibilidad de alimento no habrían consumido (Estrada, 1984; Johns y

Skorupa, 1987; Estrada y Coates-Estrada, 1996; Crockett, 1998; Estrada *et al.*, 1999; Juan *et al.*, 2000; Gilbert, 2003; Rodríguez-Luna *et al.*, 2003, Asensio *et al.*, 2007; Cristóbal-Azkarate y Arroyo-Rodríguez, 2007). En el fragmento Ruiz Cortines se observó en distintas ocasiones a varios individuos regresando a árboles previamente explotados, fenómeno que no se reprodujo en ninguno de los otros dos fragmentos estudiados. Aparte, los individuos del grupo RC dedicaron más tiempo a la alimentación (obs. pers.). Ambas circunstancias pueden ser un signo de sobreexplotación de los recursos (ver Teorema del valor marginal, Charnov, 1976), lo cual contribuiría a generar tensiones entre los individuos de este grupo que podrían desembocar en encuentros agonísticos.

Resumiendo, en nuestro estudio encontramos un gradiente ascendente en los niveles de agonismo en contexto de alimentación desde el fragmento de mayor tamaño (RH) hasta el fragmento menor (RC). Este gradiente estuvo aparentemente relacionado con un patrón inverso en la disponibilidad per cápita y la predecibilidad del alimento de calidad, tal y como han encontrado otros autores previamente para esta y otras especies de primates (Jones, 1980; Koenig *et al.*, 1998; Koenig, 2002; Saj y Sicotte, 2007). Aunque los aulladores han sido considerados tradicionalmente como “pacíficos”, nuestros resultados apuntan a que una reducción en la calidad del hábitat en cuanto a alimento y espacio se refiere puede traducirse en distintos niveles de competencia intragrupo en contexto de alimentación. Dado que los encuentros agonísticos pueden provocar estrés social dentro del grupo (Sapolsky, 1992b), y dadas las consecuencias negativas del estrés sobre la viabilidad de las poblaciones animales, las situaciones que favorezcan la competencia (como la fragmentación) pueden significar una importante amenaza para la conservación de las especies sometidas a tales presiones. Por consiguiente, parece necesario dirigir los principales esfuerzos de conservación al mantenimiento de fragmentos de selva de tamaño suficiente para suavizar los efectos de la fragmentación sobre los monos aulladores de manto. En este sentido, un mayor número de estudios sería indispensable para concretar el

umbral de calidad de hábitat a partir del cual dichos efectos podrían ser asumibles a largo plazo por una población de aulladores.



## Capítulo 13

### *Influencia de la fragmentación en el patrón y éxito reproductivos*





## Capítulo 13

# *Influencia de la fragmentación en el patrón y éxito reproductivos*

---

### *Resumen*

Con objeto de conocer si la fragmentación del hábitat tiene algún efecto sobre la reproducción de la población de *Alouatta palliata mexicana* en Los Tuxtlas (México) monitoreamos 3 grupos de aulladores habitando 3 fragmentos de selva con diferente grado de alteración. Adicionalmente, la frecuencia de nacimientos fue relacionada con diversas variables ligadas al hábitat y su fenología anual (alimentación, temperatura y precipitación). Aunque los grupos de estudio no presentaron diferencias en la frecuencia de nacimientos por hembra, sí pareció acontecer una menor supervivencia juvenil conforme disminuyó el tamaño del fragmento. Por otro lado, aunque no podemos confirmar la existencia de estacionalidad estricta, los nacimientos se concentraron en su mayoría entre agosto y marzo, existiendo una concordancia temporal entre los patrones reproductivo y de precipitación. Por tanto, la fragmentación parece estar afectando al éxito reproductivo del mono aullador de manto en la zona de estudio; por su parte, ya sea de manera directa (mediante el proceso de termorregulación) o indirecta (a través de la calidad y cantidad del alimento disponible para las hembras), la lluvia parece condicionar el patrón reproductivo.



### 13.1. Introducción

La supervivencia de los inmaduros y, como consecuencia, el éxito reproductivo de las hembras, puede depender de varios factores ecológicos como la disponibilidad de alimento, la temperatura y la lluvia (Bronson, 1980; Brockett *et al.*, 2000; Di Bitetti y Janson, 2000). Estos factores pueden presentar variabilidad regional y estacional. Si la estacionalidad en las variables ecológicas afectan al éxito reproductivo, la selección natural favorecerá a los individuos que puedan concentrar sus eventos reproductivos en la época del año que ofrezca mayor oportunidad de supervivencia a sus infantes (van Schaik y van Noordwijk, 1985; Crockett y Rudran, 1987; Butynski, 1988; Bronson, 1989). Di Bitetti y Janson (2000) sugieren 3 estrategias posibles para maximizar el éxito reproductivo: 1) minimizar los costes energéticos de la madre adaptando el pico de lactancia al pico de disponibilidad de alimento; 2) reducir la mortalidad de los infantes adaptando el pico de destete al pico de disponibilidad de alimento; y 3) adaptar la estación de apareamiento al momento de mayor disponibilidad de alimento.

Por otro lado, debido a que esas variables ecológicas (disponibilidad de alimento, temperatura y lluvia) difieren de unos lugares a otros, poblaciones de primates geográficamente separadas entre sí pueden responder diferencialmente para determinar el momento de los eventos reproductivos (Crockett y Rudran, 1987). De hecho, los aulladores presentan más variación en los patrones de nacimientos entre especies y poblaciones de la misma especie en diferentes hábitats que otros atelinos. Esta variación de los aulladores ha sido atribuida a su dieta folívora (Di Bitetti y Janson, 2000) ya que su reproducción está menos determinada por la fluctuación estacional de los recursos alimenticios que otros atelinos más frugívoros (Crockett y Rudran, 1987; Di Bitetti y Janson, 2000).

La mayoría de los datos sobre patrones reproductivos de *A. palliata* proceden de Costa Rica y Panamá (tabla X). La mayor parte de estos estudios no encuentran una estacionalidad clara en los nacimientos de los aulladores de manto (Glander, 1980; Milton, 1982; Carpenter, 1984; Jones, 1980 –en hábitat ripario; Clarke, 1983; Clarke, y Glander, 1984), entendiendo el término “estacionalidad” como cualquier tendencia hacia el agrupamiento estacional de las actividades reproductivas (Di Bitetti y Janson, 2000). Sin embargo, en Costa Rica, Jones (1980, en hábitat deciduo) y Fedigan y colaboradores (1998), detectaron un pico de nacimientos (‘periodo del año en el que se concentran la mayoría –pero no todos- de los nacimientos’; Di Bitetti y Janson, 2000) durante la estación seca.

Sólo hay tres estudios acerca de los patrones reproductivos de los aulladores de manto en México y los tres se llevaron a cabo en la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas. En este enclave, Cortes-Ortíz y colaboradores (1994) y Carrera-Sánchez y colaboradores (2003) en la Isla de Agaltepec (en el Lago de Catemaco, Veracruz) encontraron que, aunque los nacimientos ocurrían a lo largo del año, la frecuencia de nacimientos era mayor de septiembre a abril (estación húmeda y principios de la seca) y desde septiembre hasta febrero (estación húmeda), respectivamente. Sin embargo, Estrada (1982) no encontró evidencias de estacionalidad en los patrones de nacimientos de 17 grupos de aulladores de manto en un hábitat continuo.

Tal y como se ha indicado en capítulos anteriores, la fragmentación de la selva resulta en una reducción de la cantidad y calidad de fuentes de alimento para los aulladores que varía en función del tamaño y grado de alteración del hábitat del fragmento. Esto puede resultar no sólo en diferencias en la disponibilidad total de alimento entre fragmentos, sino también en diferencias temporales, de forma que cuanto mayor sea el fragmento tendrá potencialmente mayor cantidad de fuentes de alimento a lo largo del año (Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006). Además, la posible relación entre los

Tabla X: Patrón de nacimientos del mono aullador para distintas especies, poblaciones y lugares

Especie	Lugar	Latitud	Hábitat	Autor	Nº nacimientos	Periodo de estudio	Concentración de nacimientos
<i>Alouatta caraya</i>	Corrientes, Argentina	27° 30' S	semideciduo	Zunino (1996)	77	1984-1992	Mayo-Agosto <sup>1</sup>
<i>A. caraya</i>	Isla Brasilera	27° 20' S	inundable	Kowalewsky & Zunino (2004)	140	1997-1999	no
<i>A. fusca</i>	EBC, Brasil	19° 50' S	semideciduo	Strier <i>et al.</i> (2001)	34	1996-2000	no
<i>A. palliata</i>	La Pacifica, Costa Rica	10° 20' N	ripario	Glander (1980); Jones (1980)	27	1972-1978	no
				Clarke (1983)*; Clarke & Glander (1984)*	10	1976-1977	no
				Jones (1980)	6	1976-1977	Noviembre-Abril <sup>1</sup>
<i>A. palliata</i>	Santa Rosa, Costa Rica	10° 30' S	deciduo	Fedigan <i>et al.</i> (1998)	54	1984-1992	Diciembre-Mayo <sup>1</sup>
<i>A. palliata</i>	Los Tuxtlas, México	18° 34' N	perenne	Estrada (1982)*	--	1979-1981	no
<i>A. palliata</i>	Los Tuxtlas, México	18° 24' N	vegetación secundaria	Cortés-Ortiz <i>et al.</i> (1994)	30	1988-1993	Septiembre-Abril <sup>2</sup>
<i>A. palliata</i>	BCI, Panamá	9° 10' N	semideciduo	Carrera-Sánchez <i>et al.</i> (2003) Milton (1982)* Carpenter (1984)*	125	1982-2002	Septiembre-Febrero <sup>2</sup>
				Brocket <i>et al.</i> (2000)	--	1932-1980	alguna evidencia
<i>A. pigra</i>	CBS, Belize	17° 33' N	ripario		--	--	no
<i>A. seniculus</i>	Hato Masaguara, Venezuela	8° 34' N	semideciduo	Crockett & Rudran (1987)	121	1992-1999	Diciembre-Mayo <sup>1</sup>
<i>A. seniculus</i>	Hato El Frio, Venezuela	7° 30' N	semideciduo	Braza <i>et al.</i> (1981)*	374	1976-1983	Noviembre-Abril <sup>1</sup>
					--	1975-1976	Diciembre-Febrero <sup>2</sup>

<sup>1</sup> Pico de nacimientos (meses con la proporción más alta de nacimientos)

<sup>2</sup> Cierta concentración de nacimientos durante esos meses

\* datos no disponibles:

Milton (1982): En algunos años, los nacimientos aparecen más agrupados (Dic-Jun) que en otros; inferido a partir de 256 infantes calculado a su vez a partir del nº de grupos y del nº medio de infantes, basándose en casos en la isla de Barro Colorado desde 1932 a 1980 por diferentes autores.

Clarke (1983), y Clarke y Glander (1984) en Kowalesky y Zunino (2004).

Braza *et al.* (1981): pico de nacimientos inferido a partir del nº de hembras preñadas y del peso de los órganos genitales de las hembras.

efectos de la fragmentación y los niveles de estrés de las poblaciones animales en hábitats fragmentados, así como los problemas reproductivos que pueden derivar del padecimiento de estrés crónico, hace a la fragmentación un escenario interesante para el estudio de la relación entre variables ecológicas y reproducción. Sin embargo, a pesar de la relativa abundancia de estudios acerca de las adaptaciones conductuales y tróficas de los aulladores a la fragmentación (ver Cristóbal-Azkarate y Arroyo-Rodríguez, 2007), se ha prestado poca atención a este tema. Por esta razón, y dadas las consecuencias del proceso de fragmentación sobre la viabilidad de las poblaciones animales (Saunders *et al.*, 1991; Caughley, 1994), resulta de gran interés estudiar los patrones reproductivos de los aulladores en nuestra zona de estudio y relacionarlos con el nivel de fragmentación del hábitat y el estrés originado por la misma.

Por otro lado, la disponibilidad de alimento puede estar condicionada por diversas variables climatológicas. De forma particular, la temperatura y la precipitación pueden afectar a factores como el crecimiento de las plantas y condicionar por tanto la cantidad de alimento disponible para los animales herbívoros (Bronson, 1989). La selva alta perennifolia en Los Tuxtlas se caracteriza porque la producción de hojas jóvenes, la floración y la fructificación acontecen a lo largo de todo el año, aunque su abundancia es mayor en determinadas épocas: las hojas jóvenes durante la época seca e inicio de lluvias (junio), la floración se concentra en la época seca, y la fructificación tiene un pico durante el inicio de las lluvias y otro durante la época de "Nortes" (desde septiembre a febrero) (Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997). Por tanto, dada la influencia de las condiciones de temperatura y precipitación sobre la fenología global del hábitat, también se analiza el posible efecto de tales variables sobre los patrones reproductivos.

## ***13.2. Material y métodos***

### ***13.2.1. Demografía***

Al inicio del estudio se registró la composición demográfica de los grupos de estudio (ver Metodología general). A partir de estos datos, calculamos el número de inmaduros (infantes más juveniles) por hembra y el número de juveniles por hembra (ver tabla II, página 62, para consultar la categorización de los inmaduros).

### ***13.2.2. Frecuencia de nacimientos y concepciones***

Para obtener la frecuencia de nacimientos en cada mes registramos el número de nacimientos de todas las hembras de los 3 grupos (5 hembras en MTP, 3 hembras en RH, y 2 hembras en RC). Debido a que seguimos a los grupos una vez por bimestre (ver Metodología general), en algunos casos no pudimos determinar el mes exacto de nacimiento. En estos casos, estimamos la probabilidad de que el nacimiento tuviera lugar en cada uno de los dos meses de dicho intervalo (Crockett y Rudran, 1987). Cuando se pudo datar el nacimiento de un infante en un mes concreto, asignamos el valor de 1 a dicho mes; cuando no fue posible, dimos un valor de 0.5 a cada mes. Posteriormente calculamos la frecuencia de nacimientos para cada hembra y cada bimestre. Debido al método de muestreo, es posible que perdiéramos algún nacimiento dado que el infante podría haber nacido y muerto entre dos visitas consecutivas.

Finalmente, calculamos la frecuencia de concepciones al mes basándonos en los 186 días promedio de embarazo descritos para esta especie (Glander, 1980) y a partir de aquí, obtuvimos la frecuencia para cada bimestre.

### **13.2.3. Consumo de alimento**

Como explicaba en el apartado de metodología general, obtuvimos la dieta de las hembras de estudio calculando el porcentaje de tiempo empleado en el consumo de cada ítem teniendo en cuenta el tiempo total registrado (Juan *et al.*, 2000; Asensio, 2003; Rodríguez-Luna *et al.*, 2003). Puesto que todos los individuos del grupo mantienen los mismos presupuestos de tiempo para las actividades diarias (Crockett y Eisenberg, 1987; Neville *et al.*, 1988; Estrada *et al.*, 1999; Muñoz *et al.*, 2001; obs. pers.), consideramos que obtendríamos una mejor estimación del alimento consumido a partir de la dieta de todos los individuos focales (2 machos y 2 hembras en cada fragmento).

Dado que el índice de calidad usado en el capítulo 11 (A+B/C) resume en una proporción las cantidades de los distintos tipos de alimento, lo consideramos aquí para estimar la dieta de los grupos de estudio.

### **13.2.4. Temperatura y precipitación**

La precipitación total durante nuestro año de estudio fue de 4592,6mm con una media mensual de  $382,7 \pm 161,8$ ; la temperatura media al mes fue de 25,7°C (rango = 21,22 - 28,14°C) (Estación Biológica Tropical de Los Tuxtlas, Universidad Nacional Autónoma de México, UNAM).

Por otro lado, a partir de los datos de temperatura y precipitación desde febrero de 1997 a enero de 2005 (2002 y 2003, no incluidos) también cedidos por la Estación Biológica de Los Tuxtlas, calculamos los promedios de ambas variables por bimestre. Observando la figura (figura 20), parece existir cierta regularidad en los patrones de estas variables, de forma que octubre-noviembre es el bimestre con mayor precipitación media y la temperatura media decrece desde agosto hasta enero.

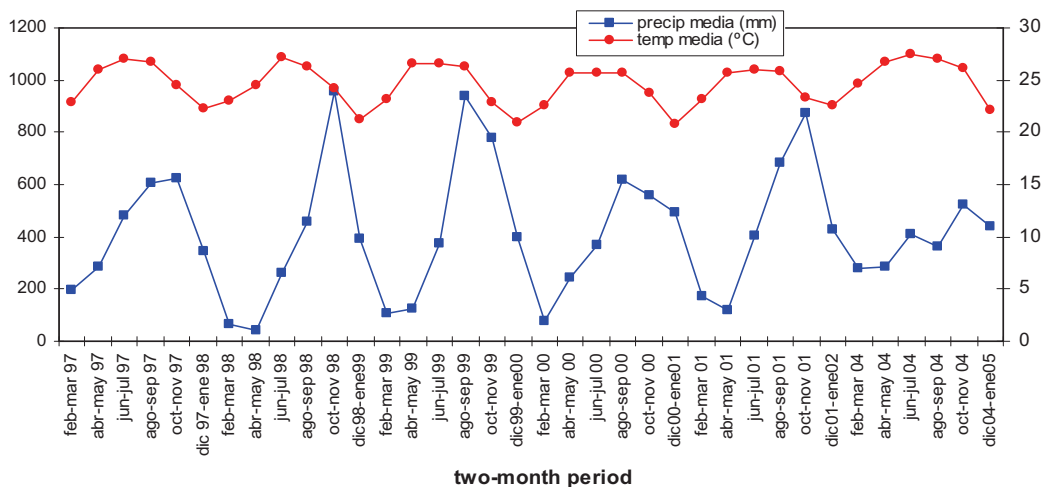


Figura 20. Precipitación y temperatura medias para cada bimestre desde febrero de 1997 a enero de 2005 (2002 y 2003, no incluidos). Estación de Biología de Los Tuxtlas (UNAM).

### 13.2.5. Análisis de los datos

El análisis estadístico se realizó con el programa STATISTICA para Windows, versión 6 (StatSoft Inc. 2000). Al no estar los datos normalmente distribuidos (Shapiro-Wilks,  $p < 0,01$ ) se usaron pruebas no paramétricas. Usamos un análisis de la varianza (Anova Kruskal-Wallis) para analizar si los nacimientos estaban igualmente distribuidos en los 3 grupos de estudio y una Chi-cuadrada para determinar si había diferencias significativas en la frecuencia de nacimientos a lo largo del año.

Por otro lado, para comprobar la existencia de diferencias significativas en el consumo de alimento, y en la precipitación y temperatura medias entre los 6 bimestres, usamos un Anova Kruskal-Wallis.

### 13.3. Resultados

La composición de los grupos al inicio del estudio en cuanto al número de hembras e inmaduros y a la proporción de inmaduros por hembra (Inm/hem) y juveniles por hembra (Juv/hem), se muestran en la tabla XI.

Tabla XI. Número de hembras e inmaduros al inicio del estudio

Grupo	Nº Hembras	Nº Inmaduros (Inm)*	Nº Juveniles (Juv)*	Inm/hem	Juv/hem
RH	3	3	2	1	0,7
MTP	5	4	2	0,8	0,4
RC	2	1	1	0,5	0,5

\*Número de inmaduros (infantes más juveniles) y juveniles al inicio del estudio.

Por otro lado, el número total de nacimientos registrado fue 9; en RH, las tres hembras parieron, en MTP 4 de 5, y en RC, las dos hembras parieron. El análisis de la varianza confirmó que no había diferencias significativas en la distribución de los nacimientos entre los grupos estudiados (Anova Kruscal Wallis,  $H_{2, 54} = 0,289$ ,  $p = 0,865$ ) (figura 21). Por ello, consideramos las hembras de los 3 grupos juntas para explorar la distribución de los nacimientos a lo largo del año.



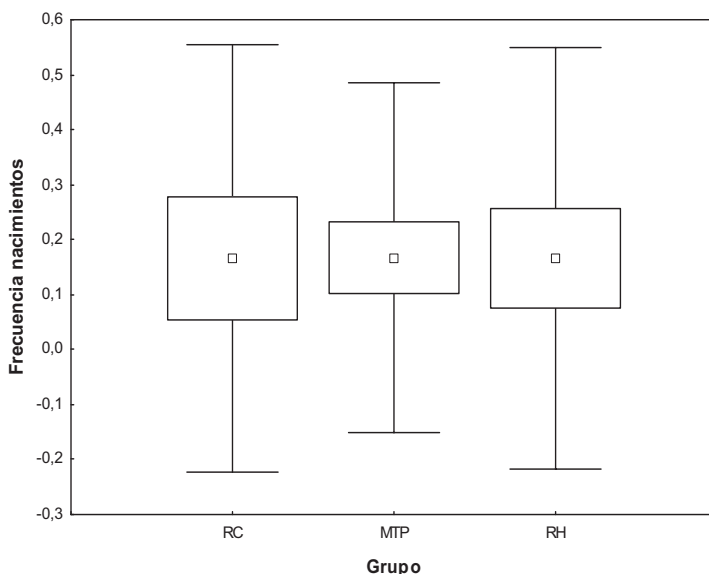


Figura 21. Diagrama de cajas mostrando la no existencia de diferencias en la frecuencia de nacimientos entre los grupos de estudio. Frecuencia de nacimientos calculada siguiendo a Crockett y Rudran (1987) (□ media; ┆ desviación estándar; ┆ error estándar de la media).

La prueba de Chi-cuadrado mostró diferencias significativas en la frecuencia de nacimientos entre los distintos bimestres ( $X^2 = 18,38$ ,  $gl = 5$ ,  $p = 0,0025$ ) (figura 22), por lo que analizamos el posible efecto de algunas variables asociadas a la época del año.

No encontramos diferencias significativas entre los distintos bimestres para ninguna de las variables estudiadas (Anova Kruskal-Wallis, precipitación media,  $H = 5$ ,  $gl = 5$ ,  $p = 0,42$ ; temperatura media,  $H = 5$ ,  $gl = 5$ ,  $p = 0,42$ ; consumo de alimento,  $H = 9,28$ ,  $gl = 5$ ,  $p = 0,10$ ).

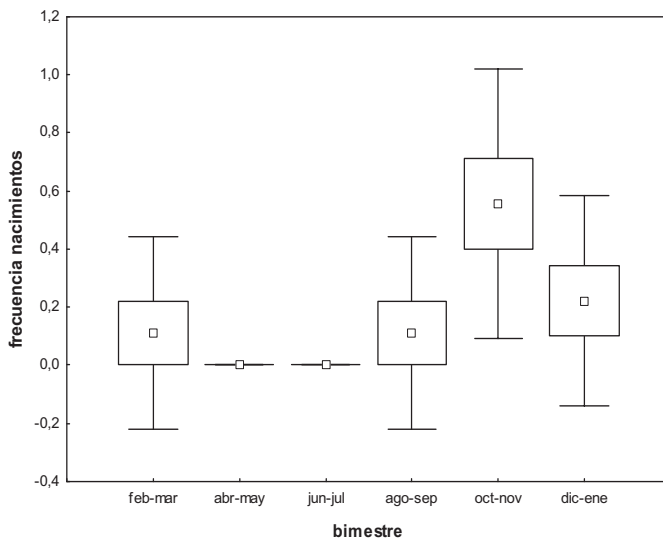
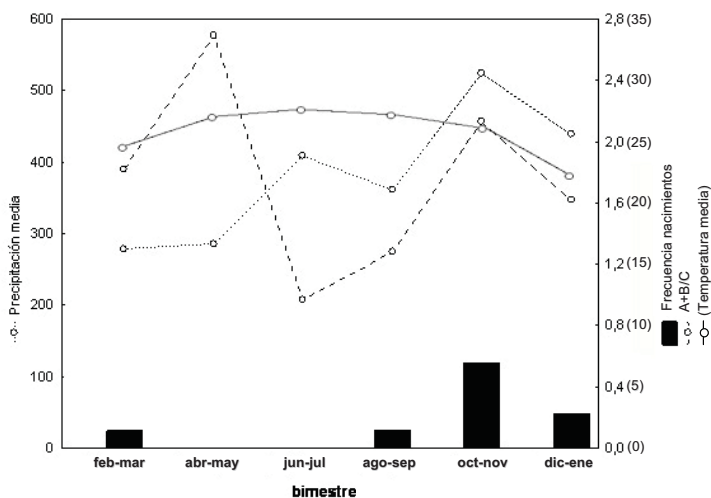


Figura 22. Diagrama de cajas mostrando diferencias en la frecuencia de nacimientos entre los bimestres del año de estudio (□ media; | desviación estándar; □ error estándar de la media).

Una estadística más descriptiva muestra que los periodos con mayor frecuencia de nacimientos fueron los periodos de mayor precipitación media (figura 23).

Figura 23. Consumo de alimento, temperatura media (°C) y precipitación media (mm) durante periodos con nacimientos y sin nacimientos. Frecuencia de nacimientos por hembra calculada a partir de nacimientos observados.



Por su parte, no se observó ninguna relación aparente entre la frecuencia de concepción y las variables consideradas (figura 24).

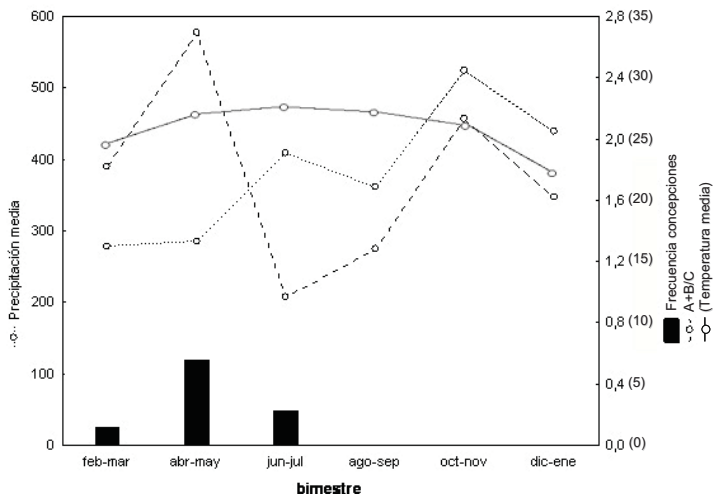


Figura 24. Consumo de alimento, temperatura media (°C) y precipitación media (mm) durante periodos con concepciones y sin concepciones. Frecuencia de concepción por hembra inferida a partir de nacimientos observados.

Posteriormente, la regresión entre esas variables y la frecuencia de nacimientos por bimestre mostró algunas tendencias (tabla XII).

Tabla XII. Regresión entre las variables estudiadas y la frecuencia de nacimientos y concepciones

	Frecuencia de nacimientos			Frecuencia de concepciones		
	r	r <sup>2</sup>	P	r	r <sup>2</sup>	P
Consumo de alimento	0,21	0.045	0.6	0.51	0.28	0.3
Temperatura media	-0.24	0.06	0.6	0.38	0.14	0.5
Precipitación media	<b>0.78</b>	<b>0.60</b>	<b>0.06</b>	-0.57	0.33	0.2

### 13.4. *Discusión*

En cuanto a los patrones espaciales en la reproducción, no se encontraron diferencias significativas en la frecuencia de nacimientos por hembra entre grupos. Por consiguiente, no parece haber indicios de que la población de aulladores de nuestra zona de estudio esté viendo reducida su capacidad reproductiva debido a los efectos de la fragmentación. Nuestros datos encajan, por tanto, con los resultados de estudios previos (Cristóbal-Azkarate, 2003; en Los Tuxtlas). En cambio, este autor encontró que en los fragmentos con diámetro de los troncos de los árboles (DAP) medio pequeño la razón juveniles/hembra era significativamente menor que en los fragmentos con un DAP medio grande. Como muestra la tabla XI, al inicio de nuestro estudio el número de juveniles por hembra en cada grupo fue de 0,7 para RH, 0,4 para MTP y 0,5 para RC. Por tanto, en el fragmento con un DAP medio mayor (en general, también con mayor calidad de hábitat), el número de juveniles por hembra fue también mayor. Los resultados de ambos estudios parecen apuntar a que, efectivamente, la fragmentación no estaría influyendo sobre la capacidad reproductiva de los aulladores de la zona de estudio pero sí podría estar afectando negativamente a la supervivencia de los inmaduros. En concordancia con estos resultados, Milton (1982) interpretó una proporción alta de infantes y baja de juveniles, registrada en la Isla de Barro Colorado, como indicativo de una alta mortalidad de inmaduros y no como un problema reproductivo. Aunque los mecanismos subyacentes a este fenómeno son desconocidos, hasta el momento estudios con aves, en los que se ha demostrado una relación entre altos niveles de corticosterona derivados de la actividad humana y la disminución en la supervivencia de juveniles pero no con el éxito de eclosión de la puesta (Müllner *et al.*, 2004), podrían sugerir algún efecto negativo sobre la condición física y fisiológica de los inmaduros del estrés sufrido por sus madres (ver capítulos 10 y 11) o por ellos mismos.

En cuanto al patrón temporal, aunque no podemos confirmar la existencia de estacionalidad estricta en los nacimientos de los grupos de aulladores estudiados ('una especie es estrictamente estacional cuando presenta una estación de nacimientos, es decir, cuando todos los nacimientos tienen lugar durante un periodo específico del año'; Di Bitetti y Janson, 2000), los datos obtenidos en este estudio muestran un pico de nacimientos durante los meses de agosto a marzo. Este patrón es consistente con los resultados obtenidos por Domingo-Balcells (en prep.) en un trabajo reciente llevado a cabo en la misma área pero teniendo en cuenta un periodo de 4 años. Esta autora obtuvo que los nacimientos tuvieron lugar principalmente en dos picos a lo largo del año, uno desde septiembre a diciembre y otro menos conspicuo de febrero a marzo. Combinando sus resultados con los nuestros, los nacimientos que tuvieron lugar durante este último periodo podrían ser un reflejo del cambio de reposición en los eventos reproductivos que tiene lugar tras la muerte del infante recién nacido, ya que en estos casos el periodo entre nacimientos consecutivos se acorta (Glander, 1980; Cortés-Ortiz *et al.*, 1994; Carrera-Sánchez *et al.*, 2003).

Además, el periodo con mayor frecuencia de nacimientos (agosto-marzo) coincide en gran medida con los datos presentados por Cortes-Ortiz (1994) y Carrera-Sánchez (2003), y colaboradores, para la población de aulladores de la Isla de Agaltepec. Estas autoras encontraron una mayor proporción de nacimientos desde septiembre a abril y desde septiembre a febrero, respectivamente. El hecho de que nuestros 3 grupos de estudio y la población de Agaltepec, la cual vive en condiciones socio-biológicas distintas, presenten un patrón reproductivo similar sugiere que esas poblaciones podrían estar sujetas a factores ecológicos extrínsecos asociados a Los Tuxtlas. Como muestra la figura 20, parece existir cierta periodicidad en la precipitación y por tanto es probable que el patrón estacional descrito en este estudio pueda ser generalizado y repetido en años sucesivos. De hecho, hay diferencias intra-específicas (tabla X) que sugieren que los patrones climáticos o de disponibilidad de alimento son un importante condicionante del

comportamiento reproductivo de los aulladores (Kowalesky y Zunino, 2004). Así, en hábitats menos estacionales como los riparios (Glander, 1980; Jones, 1980; Clarke, 1983, Clarke y Glander, 1984) y los perennes (Estrada, 1982) no se han encontrado evidencias de estacionalidad en los nacimientos, mientras que en hábitats deciduos (considerados como hábitats más pobres para esta especie; Brockett *et al.*, 2000), sí ha sido descrita (Fedigan *et al.*, 1998; Jones, 1980; presente estudio).

En nuestra área de estudio encontramos una relación cercana a la significación estadística entre la frecuencia de nacimientos y la precipitación media, de forma que el mayor número de nacimientos tuvo lugar durante los bimestres de mayor precipitación. Dicha relación podría deberse por tanto a la existencia de alguna clase de influencia de la precipitación sobre la supervivencia del infante. En este sentido, cabe la posibilidad de que durante la estación seca la temperatura fuese tan alta que las madres fueran incapaces de proporcionar una termorregulación adecuada a sus infantes (Bronson, 1989); por el contrario, en el caso de que la sensación térmica de los infantes fuese demasiado fría durante la estación húmeda (debido al efecto sinérgico de la precipitación y los “Nortes”), las madres sí les podrían proporcionar las condiciones térmicas adecuadas a través de su propio calor corporal. Más aún, los reajustes metabólicos y comportamentales que tienen lugar ante una disminución en la temperatura corporal son más económicos en términos de energía que aquellos que tienen lugar ante temperaturas excesivas (Bronson, 1989).

Por otro lado, la disponibilidad de alimento se ha relacionado a menudo con las condiciones ambientales, de forma que la precipitación –y también la temperatura– sería un condicionante de primer orden del crecimiento de las plantas y, por tanto, de la cantidad de comida disponible para los animales que, como los monos aulladores, se alimentan directamente de ellas. Como ya se dijo en el apartado de introducción, la fenología descrita para la zona de estudio incluye un pico en la fructificación en junio y otro desde septiembre a

febrero (Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997), que coincide con el principio de la estación lluviosa y de “Nortes”. Al igual que en los estudios de Cortes-Ortíz y colaboradores (1994) y Carrera-Sánchez y colaboradores (2003), la mayor frecuencia de nacimientos tuvo lugar dentro de la estación de lluvias, con un ligero retraso respecto al comienzo de las mismas, lo cual podría tener que ver con una mayor disponibilidad de alimento durante el pico de nacimientos. Esta hipótesis es reforzada por los resultados obtenidos por Serio-Silva y colaboradores (1999), quienes encontraron una mayor proporción de grasas y proteínas en la dieta de las hembras preñadas y lactantes de una población insular. Es posible que para los monos que, al igual que nuestros grupos de estudio, están confinados en pequeñas áreas (Gascon y Lovejoy, 1998; Bicca-Marques, 2003; Tabarelli *et al.*, 2004; Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006), con altas densidades de población (Cristóbal-Azkarate, *et al.*, 2005) y, por tanto, con menor acceso a alimentos de calidad, resulte particularmente beneficioso ajustar la fenología de la reproducción a la estación de mayor productividad. De esta manera las hembras obtendrían la energía suficiente para cubrir el aumento de las demandas energéticas que tienen lugar durante la última fase de la gestación y para la adecuada producción de leche durante la lactancia (Bronson, 1989; Serio-Silva *et al.*, 1999).

En conclusión, los resultados apuntan a que la capacidad reproductiva de los monos de estudio no está siendo reducida por el estrés u otras consecuencias de la fragmentación del hábitat. Sin embargo, parece que la supervivencia de los infantes y, por tanto, el éxito reproductivo de esta población de aulladores, sí podría estar acusando los efectos de la fragmentación. Por otro lado, el pico principal de nacimientos parece ajustarse al patrón estacional de lluvias. Así, durante los meses de agosto-marzo las condiciones climatológicas podrían suponer menos ajustes metabólicos para los aulladores, de forma que, concentrando los nacimientos durante esos meses, incrementarían las probabilidades de supervivencia de los infantes. Adicionalmente, la dieta de las hembras también podría jugar algún papel en la determinación del periodo de nacimientos. En este sentido, el hecho de no

encontrar una clara relación entre el patrón reproductivo y la disponibilidad de alimento puede ser debido a que la escala espacio-temporal de este estudio no sea la más adecuada. Es por tanto necesario controlar un mayor número de fragmentos y/o un mayor número de años para poder determinar la consistencia de los patrones reproductivos observados. En cualquier caso, que la biología reproductiva de *A. palliata* pueda depender de las características ambientales de las diferentes áreas de su distribución parece sugerir una amplia capacidad de adaptación por parte de los aulladores, lo cual podría contribuir en cierta medida a atenuar los efectos de la fragmentación. Determinar hasta qué punto esta plasticidad puede compensar a largo plazo las consecuencias de la alteración del hábitat constituye sin duda un objeto de investigación del máximo interés conservacionista.







*Parte IV*  
**DISCUSIÓN GENERAL**



## Parte IV

### Discusión general

---

El interés en identificar los factores ecológicos que afectan a la abundancia y bienestar de los animales ha tomado una creciente importancia debido a la necesidad de desarrollar planes de conservación efectivos para las especies amenazadas. Con respecto a los primates de bosques tropicales, estos temas son particularmente críticos debido a la rápida transformación antropogénica de su hábitat (Chapman *et al.*, 2007). El objetivo general de este trabajo fue evaluar si las poblaciones de mono aullador de manto (*Alouatta palliata mexicana*) se ven negativamente afectadas por los efectos de la fragmentación de su hábitat, en particular por aquellos relacionados con el estrés. Con este propósito, medimos diversos parámetros fisiológicos y conductuales de 3 grupos de aulladores habitantes de sendos fragmentos de selva con características socio-ecológicas distintas. Como predicción general, si las condiciones derivadas de la fragmentación del hábitat provocan estrés u otros efectos nocivos en las poblaciones estudiadas, cabría esperar que fuera el grupo con peor calidad de hábitat el que presentara un mayor nivel de afección.

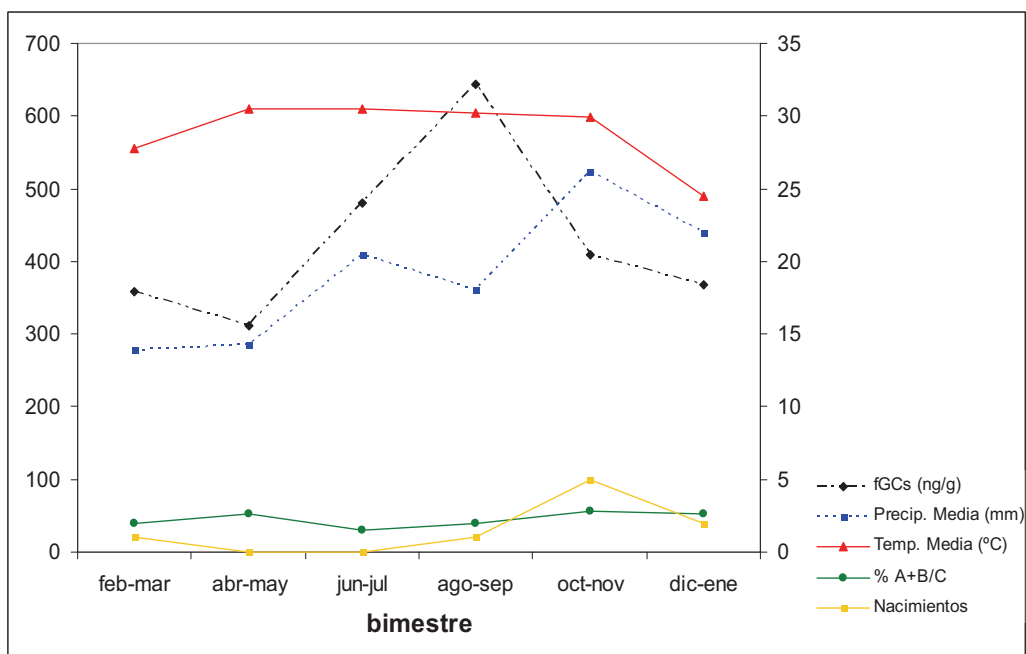
#### *iv.i. Calidad de hábitat y niveles de estrés*

Uno de los principales efectos de la fragmentación del hábitat es el cambio en la composición y estructura florística y la diversidad de especies vegetales

(Ferreira y Laurance, 1997), lo cual afecta a la disponibilidad de alimento para animales herbívoros como el mono aullador de manto (Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006). En distintos estudios se ha mostrado cómo el estado nutricional afecta a su vez a la reproducción, mortalidad y estrés en una amplia variedad de especies animales (Sapolsky, 1992b). En nuestra zona de estudio, tanto los niveles de fGCs como la dimensión fractal de la conducta del descanso sugirieron una relación inversa entre las variables indicadoras de calidad de hábitat (disponibilidad de alimento de calidad) y los niveles de estrés de los 3 grupos de estudio. Así, el nivel de estrés en los monos podría resultar del efecto combinado de una menor disponibilidad de alimento de calidad (estrés nutricional) y un mayor grado de competencia por el mismo (estrés social). En concordancia con esta hipótesis, el grupo situado en el fragmento de menor tamaño, menor calidad y mayor densidad poblacional (RC) mostró los mayores niveles de estrés al mismo tiempo que los menores valores de disponibilidad de alimento de calidad y los mayores de agonismo en contexto de alimentación.

#### *iv.ii. Variación anual en los niveles de estrés*

La variación anual en los niveles de estrés puede estar relacionada, entre otras variables, con las condiciones de temperatura y precipitación, alimentación y estado reproductivo. La figura 25 resume la variación anual en los niveles de fGCs encontrada durante el año de estudio en relación a dichas variables. El nivel total de fGCs promedio de los 3 grupos mostró un pico en agosto-septiembre. El patrón temporal de estrés parece ser independiente de la temperatura; por el contrario, parece haber una relación directa con la dieta y el estado reproductivo de las hembras (a su vez, dependiente del patrón de lluvias; figura 25), de manera que el incremento en los niveles de GCs que tiene lugar en la segunda mitad de la gestación (Cavigelli, 1999) debido a la hipercortisolemia materna (Smith *et al.*, 1999; Umezaki *et al.*, 2001) sería el principal responsable del pico en los niveles de fGCs detectado en la zona de estudio.



**Figura 25.** Nivel total promediado de fGCs de los 3 grupos de estudio (fGCs), precipitación media (precip. media), temperatura media (Temp. media), calidad promedio del alimento consumido de los 3 grupos (%A+B/C) y nacimientos a lo largo del año de estudio.

Aunque con los datos actuales no estamos en disposición de establecer una direccionalidad concreta a las tendencias encontradas entre fCGs, consumo de alimento, estado reproductivo en hembras y condiciones de temperatura y precipitación, el hecho de que sólo las hembras muestren diferencias estacionales en los niveles de fGCs apunta a que sea el estado reproductivo de las hembras lo que esté condicionando las diferencias en los niveles de estrés a lo largo del año. No obstante, tampoco se puede descartar definitivamente que los machos sean menos sensibles a las condiciones estresantes ambientales por estar menos condicionados por la disponibilidad de energía necesaria para asegurar su éxito reproductivo.

Por su parte, el hecho de que la mayoría de los partos tengan lugar en los periodos de mayor precipitación (y época de “Nortes”), podría indicar la

existencia de alguna clase de influencia de esta variable sobre la supervivencia del infante. Esto podría estar relacionado a) con el posible efecto de la precipitación sobre la fenología característica de la zona y por tanto sobre la disponibilidad de alimento; o b) con que las madres sean capaces de proporcionar las condiciones térmicas adecuadas a sus infantes únicamente cuando la sensación térmica de los mismos fuera demasiado fría debido a la lluvia y los “Nortes” (Bronson, 1989).

#### *iv.iii. Reproducción y niveles de estrés*

Debido a que la respuesta de estrés depende de múltiples factores (personalidad, estatus social, contexto ecológico...) la relación entre los fGCs y la salud y viabilidad de una población debe ser críticamente evaluada antes de que su validez como buen indicador pueda ser determinada (Chapman *et al.*, 2007). Hay pocos estudios de campo que indiquen tal relación. Por ejemplo, Pride (2005b) encontró que la tasa de mortalidad en lemures de cola anillada fue mayor en aquellos que presentaron niveles de GCs más altos (ver Romero y Wikelski, 2001, para resultados similares con iguanas marinas; Müllner *et al.*, 2004, con aves, *Ophistocomus hoazin*; Rogovin *et al.*, 2003, con gerbillos, *Rhombis ophimus*). Puesto que en nuestra área de estudio no se encontraron diferencias en la frecuencia de nacimientos por hembra entre grupos, no podemos confirmar que nuestra población de aulladores esté viendo reducida su capacidad reproductiva. Sin embargo, al igual que lo encontrado por Cristóbal-Azkarate (2003, también en Los Tuxtlas), nuestros resultados muestran cierta relación entre la calidad de hábitat y el número de juveniles por hembra, de manera que en el fragmento de mayor calidad de hábitat, la proporción juv/hem fue mayor. Por tanto, parece existir cierta influencia negativa de la fragmentación en la demografía y, por tanto, en la viabilidad a medio-largo plazo de la población de aulladores de la zona de estudio. Aunque las causas de esta asociación no están del todo claras, la acción nociva del estrés en las madres o en los propios inmaduros sobre la condición física y fisiológica de éstos podría jugar un papel decisivo.

#### *iv.iv. Fragmentación, estrés y conservación del mono aullador de manto*

Todo parece indicar que existe un umbral de alteración –o fragmentación– del hábitat (por debajo de 64 ha de selva continua y/o a partir de una densidad en el ámbito hogareño de 0,7 ind/ha; Cristóbal-Azkarate *et al.*, 2005; presente estudio) por debajo del cual la conducta de los monos aulladores se ve notablemente alterada, ya que el grupo habitante del fragmento de peor calidad sufrió considerablemente más estrés y mostró mayores niveles de agonismo que los otros dos. No obstante, aunque la fragmentación esté causando diversos inconvenientes a los aulladores, sus efectos no parecen ser hasta el momento suficientes como para verse reflejados en el potencial reproductivo de la población. Sin embargo, la mayor tasa de mortalidad de los juveniles conforme disminuyó el tamaño y la calidad de los fragmentos ocupados podría afectar a medio-largo plazo a la viabilidad de los grupos estudiados, más aún teniendo en cuenta el carácter típicamente crónico de las condiciones generadoras de estrés y competencia en medios fragmentados.

Por consiguiente, las estrategias de conservación a largo plazo de la subespecie estudiada de mono aullador de manto (*Allouata palliata mexicana*) deberían enfocarse al mantenimiento de grandes parches de selva no alterada más que a la preservación de núcleos marginales de población. Además, estas medidas deberían aplicarse de modo inmediato dada la especial propensión de las poblaciones de esta subespecie a la perturbación antropogénica de su hábitat, circunstancia que ha motivado la reciente inclusión de este taxón en la mayor categoría de amenaza posible a nivel mundial (“En peligro crítico de extinción”; IUCN, 2007).







*Parte V*

## CONCLUSIONES



## *Parte V*

# *Conclusiones*

---

- 1.** Los machos y las hembras de mono aullador de manto de la zona estudiada (un hábitat fragmentado de la Reserva de Los Tuxtlas, México), mostraron diferencias en los niveles de estrés medidos a partir de parámetros fisiológicos. Estas diferencias podrían explicarse por la influencia de los esteroides ováricos sobre los niveles de GCs de las hembras y una mayor sensibilidad de éstas a las fluctuaciones en la cantidad y calidad del alimento, de manera que ambos sexos podrían presentar perfiles hormonales diferentes bajo las mismas condiciones ambientales.
  
- 2.** La medida de metabolitos fecales de glucocorticoides se presenta como una herramienta útil para monitorear de forma no invasiva el estrés en poblaciones de mono aullador que viven bajo condiciones de hábitat subóptimas.
  
- 3.** La dimensión fractal de la conducta de descanso parece reflejar fielmente los niveles de estrés encontrados a partir del análisis hormonal. Dado que el cálculo de la DF del descanso es más fácilmente registrable que el nivel de GCs fecales, su análisis puede resultar una herramienta ampliamente aplicable y útil para evaluar de

una manera no invasiva y sin necesidad de trabajo de laboratorio el nivel de estrés en poblaciones de monos aulladores.

4. Los mayores niveles de estrés –tanto en machos como en hembras– encontrados en el grupo habitante del fragmento de peor calidad sugieren que una excesiva fragmentación del hábitat puede conducir a una elevación crónica en los niveles de GCs y desembocar en efectos a largo plazo sobre la viabilidad de los grupos de aulladores recluidos en fragmentos de selva.
5. Se registró un gradiente ascendente en los niveles de agonismo en contexto de alimentación conforme disminuyó la extensión y la calidad del fragmento de selva ocupado. El efecto combinado de una menor disponibilidad de alimento y un mayor grado de competencia por el mismo podría ser la causa del patrón descrito.
6. Se observó un pico en la frecuencia de nacimientos entre agosto y marzo en sincronía con el patrón de precipitaciones, si bien no podemos confirmar la existencia de estacionalidad estricta en la reproducción del mono aullador de manto en el área de Los Tuxlas.
7. La fragmentación del hábitat parece estar afectando al éxito reproductor del mono aullador de manto en la zona de estudio; por su parte, ya sea de manera directa (mediante el proceso de termorregulación de los infantes) o indirecta (a través de la calidad y cantidad del alimento disponible para las hembras), la lluvia parece ser un condicionante fundamental del patrón reproductivo.
8. Aunque los aulladores pueden subsistir en un hábitat degradado como los fragmentos de nuestro estudio, los resultados obtenidos en esta tesis sugieren que, superado un umbral de perturbación y

fragmentación del hábitat, se puede alcanzar una situación crónica estresante y, por tanto, comprometer de forma efectiva la salud y las probabilidades de supervivencia a largo plazo de las poblaciones de mono aullador en libertad.

9. Las estrategias de conservación a largo plazo de la subespecie estudiada de mono aullador de manto (*Alouata palliata mexicana*) deberían enfocarse al mantenimiento de grandes parches de selva no alterada más que a la preservación de núcleos marginales de población. Además, estas medidas deberían aplicarse de modo inmediato dada la especial propensión de las poblaciones de esta subespecie a la alteración antropogénica de su hábitat.



## *Referencias bibliográficas*





## Referencias bibliográficas

---

- Abbott, D. H., Keverne, E. B., Bercovitch, F. B., Shively, C. A., Mendoza, S. P., Saltzman, W., Snowdon, C. T., Ziegler, T. E., Banjevic, M., Garland, T. & Sapolsky, R. M. (2003). Are subordinates always stressed? A comparative analysis of rank differences in cortisol levels among primates. *Hormones and Behavior*. 43: 67-82.
- Alados, C. L. & Huffman, M. A. (2000). Fractal long-range correlations in behavioural sequences of wild chimpanzees: A non invasive analytical tool for the evaluation of health. *Ethology*. 106: 105-116.
- Alados, C. L., Escós, J. M. & Emlen, J. M. (1996). Fractal structure of sequential behaviour patterns: An indicator of stress. *Animal Behaviour*. 51: 437-443.
- Andrén, H. (1994). Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*. 71: 355-366.
- Anzures-Dadda, A. & Manson, R. H. (2007). Patch- and landscape-scale effects on howler monkey distribution and abundance in rainforest fragments. *Animal Conservation*. 10: 69-76.
- Arroyo-Rodríguez, V. & Mandujano, S. (2006). Forest fragmentation modifies habitat quality for *Alouatta palliata*. *International Journal of Primatology*. 27(4): 1079-1096.
- Arroyo-Rodríguez, V., Mandujano, S. & Benítez-Malvido, J. (2007). Landscape attributes affecting patch occupancy by howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology*. 69: 1-12.

- Asensio, N. (2003). Análisis del juego social en el mono aullador *Alouatta palliata* bajo diferentes condiciones socioambientales. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid, Madrid, España. 170 pp.
- Asensio, N., Cristóbal-Azkarate, J., Dias, P. A., Veá, J. J. & Rodríguez-Luna, E. (2007). Foraging habits of *Alouatta palliata mexicana* in three forest fragments. *Folia Primatológica*. 78: 141-153.
- Bardi, M., Bode, A. E., Ramirez, S. M. & Brent, L. Y. (2005). Maternal care and development of stress response in baboons. *American Journal of Primatology*. 66: 263-278.
- Beeson, M. (1989). Seasonal dietary stress in a forest monkey (*Cercopithecus mitis*). *Oecologia*. 78(4): 565-570.
- Bercovitch, F. B., Ziegler, T. E. (2002). Current topics in primate socioendocrinology. *Annual Revision of Anthropology*. 31: 45-67.
- Bicca-Marques, C. J. (2003). How do howler monkeys cope with habitat fragmentation? En: Marsh, L. K. (ed.), *Primates in fragments: Ecology and conservation*, Kluwer Academic/Plenum Publisher, New York, pp. 283-303.
- Braza, F., Álvarez, F. & Azcárate, T. (1981). Datos sobre la reproducción de *Alouatta seniculus* en los Llanos de Venezuela. *Doñana, Acta Vertebrata*. 8: 321-323.
- Brockett, R. C., Horwich, R. H. & Jones, C. B. (2000). Reproductive seasonality in the Belizean black howling monkey (*Alouatta pigra*). *Neotropical Primates*. 8(4): 136-138.
- Bronson, F. H. (1989). *Mammalian Reproductive Biology*. University of Chicago Press, Chicago, 336 pp.
- Burt, W. H. (1943) Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy*. 24: 346-352.
- Butynski, T. M. (1988). Guenon birth seasons and correlates with rainfall and food. En: Gautier-Hion, A., Bourliere, F., Gautier, J. P. y Kingdon, J. (eds.), *A primate radiation: Evolutionary biology of the african guenons*, Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 284-322.
- Cameron, J. L. (1997). Stress and behaviourally induced reproductive dysfunction in Primates. *Seminary Reproductive Endocrinology*. 15: 37-45.

- Carpenter, C. R. (1965). The howlers of Barro Colorado Island. En: De Vore, I. (ed.), *Primate Behaviour*, Holt, Rinehart & Winston, New York, pp. 250-291.
- Carrera-Sánchez, E. (1994). Descripción del comportamiento de un grupo de mono aullador. *La Ciencia y el hombre*. 18: 127-146.
- Carrera-Sánchez, E., Medel-Palacios, G. & Rodríguez-Luna, E. (2003). Estudio poblacional de monos aulladores (*Alouatta palliata mexicana*) en la Isla de Agaltepec, Veracruz, México. *Neotropical Primates*. 11(3): 176-180.
- Caughley, G. (1994). Directions in conservation biology. *Journal of Animal Ecology*. 63: 215-238.
- Cavigelli, S. A. (1999). Behavioural patterns associated with faecal cortisol levels in free-ranging female ring-tailed lemurs, *Lemur catta*. *Animal Behaviour*. 57: 935-944.
- Cavigelli, S. A., Dubovick, T., Levash, W., Jolly, A. & Pitts, A. (2003). Female dominance status and fecal corticoids in a cooperative breeder with low reproductive skew: ring-tailed lemurs (*Lemur catta*). *Hormones and Behaviour*. 43: 166-179.
- Chapman, C. A. & Balcomb, S. R. 1998. Population characteristics of howlers: ecological conditions or group history. *International Journal of Primatology*. 19(3): 385-403.
- Chapman, C. A., Lawes, M. J., Naughton-Treves, L. & Gillespie, T. (2003a). Primate survival in community-owned forest fragments: Are Metapopulation models useful amidst intensive use? En: Marsh, L. K. (ed.), *Primates in fragments: Ecology and conservation*, Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, pp. 63-78.
- Chapman, C. A., Chapman, L. J., Rode, K. D., Hauck, E. M. & McDowell, L. R. (2003b). Variation in the nutritional value of primate foods: Among trees, time periods, and areas. *International Journal of Primatology*. 24:317-333.
- Chapman, C. A., Saj, T. L. & Snaith, T. V. (2007). Temporal dynamics of nutrition, parasitism and stress in colobus monkeys: Implications for population regulation and conservation. *American Journal of Physical Anthropology*. 134: 240-250.
- Charnov, E. L. (1976). Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*. 9: 129-136.

- Clarke, M. R. (1983) Infant killing and infant disappearance following male takeovers in a group of free-ranging howling monkeys (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. *American Journal of Primatology*. 5(3): 241-247.
- Clarke, M. R. & Glander, K. E. (1984). Female reproductive success in a group of free-ranging howling monkeys (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. En: Small, M. F. (ed.), *Female primates: Studies by women primatologists*, Alan R. Liss, New York, pp. 159-173.
- Clarke, M. R., Crockett, C. M. & Zucker, E. L. (2002). Mantled howler population of Hacienda La Pacifica, Costa Rica, between 1991 and 1998: Effects of deforestation. *American Journal of Primatology*. 56: 155-163.
- Cortes-Ortiz, L., Rodríguez-Luna, E., Martín-Morales, M. & Carrera-Sánchez, E. (1994). Parámetros demográficos y reproductivos de un grupo de monos aulladores (*Alouatta palliata*) en semilibertad. *La Ciencia y el Hombre*. 1(18): 151-166.
- Cowlshaw, G. & Dumber, R. I. M. (2000). Habitat disturbance. En: Cowlshaw, G. y Dumber, R. I. M (eds.), *Primate conservation biology*, University of Chicago Press, Chicago, pp. 191-241.
- Creel, S. (2001). Social dominance and stress hormones. *Trends in Ecology and Evolution*. 16 (9): 491-497.
- Creel, S., Creel, N. M. & Monfort, S. L. (1996). Social stress and dominance. *Nature*. 379: 212.
- Cristóbal, J. A. (2003). Determinación de la capacidad de carga de un hábitat y evaluación de la capacidad de adaptación conductual y social de los monos aulladores (*Alouatta palliata mexicana*). Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona, Barcelona, España. 169 páginas.
- Cristóbal-Azkarate, J. & Arroyo-Rodríguez, V. (2007). Diet and activity pattern of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in Los Tuxtlas, Mexico: Effects of habitat fragmentation and implications for conservation. *American Journal of Primatology*. 69: 1-17.
- Cristóbal-Azkarate, J., Veà, J. J., Asensio, N. & Rodríguez-Luna, E. (2005). Socioecological characteristics associated to the presence and demography of Mantled Howler (*Alouatta palliata mexicana*) populations in a fragmented rain forest landscape at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology*. 67: 209-222.
- Cristóbal-Azkarate, J., Chavira, R., Boeck, L., Rodríguez-Luna, E. & Veá, J. J. (2007). Glucocorticoid levels in free ranging resident mantled howlers: A study of coping strategies. *American Journal of Primatology*. 69: 1-11.

- Crockett, C. M. (1998). Conservation biology of the genus *Alouatta*. *International Journal of Primatology*. 19: 549-578.
- Crockett, C. M. & Eisenberg, J. F. (1987). Howlers: Variations in group size and demography. En: Smuts, B., Cheney D. L., Seyfarth, R. M., Wrangham, R. W. y Strushaker, T. (eds), *Primate Societies*, Chicago University Press, Chicago, pp. 54-68.
- Crockett, C. M. & Rudran, R. (1987). Red howler monkey birth data I: Seasonal variation. *American Journal of Primatology*. 13: 347-368.
- Dekker, M. (1977). Radioimmunoassay of steroids. En: Abraham, G. E. (ed.), *Handbook of radioimmunoassay of steroids*. New York: Marcel Dekker. pp. 591-656.
- Dettling, A., Pryce, C. R., Martin, R. D. & Döbeli, M. (1998). Physiological responses to parental separation and a strange situation are related to parental care received in juvenile Goeldi's monkeys (*Callimico goeldii*). *Developmental Psychobiology*. 33: 21-31.
- Di Bitteti, M. S. & Janson, C. H. (2000). When will the stork arrive? Patterns of birth seasonality in Neotropical primates. *American Journal of Primatology*. 50: 109-130.
- Dirzo, R. & García, M. C. (1992). Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a neotropical area in southeast Mexico. *Conservation Biology*. 6(1): 84-90.
- Dirzo, R. & Miranda, A. (1992). El límite boreal de la selva tropical perennifolia en el continente americano. *Interciencia*. 16: 240-247.
- Dobson, A. P. & May, R. M. (1986). Disease and conservation. En: Soulé, M. E. (ed.), *Conservation biology: The science of scarcity and diversity*, Sinauer Associates, Inc, Sunderland, Massachusetts, pp. 345-364
- Dukelow, W. R. & Dukelow, K. B. (1989). Reproductive and endocrinological measures of stress and nonstress in nonhuman primates. *American Journal of Primatology*. Supplement 1: 17: 24.
- Esch, G. W., Whitfield G, J. & Bourque, J. E. (1975). An analysis of the relationship between stress and parasitism. *American Midland Naturalist*. 93(2): 339-353.
- Escós, J. M., Alados, C. L. & Emlen, J. M. (1995). Fractal structures and fractal functions as disease indicators. *Oikos*. 74: 310-314.

- Estrada, A. (1982). Survey and census of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in the rain forest of "Los Tuxtlas", Veracruz, Mexico. *American Journal of Primatology*. 2: 363-372.
- Estrada, A. (1984). Resource use by howler monkeys (*Alouatta palliata*) in the rain forest of Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *International Journal of Primatology*. 5(2): 105-131.
- Estrada, A. & Coates-Estrada, R. (1988). Tropical rain forest conversion and perspectives in the conservation of wild primates (*Alouatta and Ateles*) in Mexico. *American Journal of Primatology*. 14:315-327.
- Estrada, A. & Coates-Estrada, R. (1995). La contracción y fragmentación de las selvas y las poblaciones de primates silvestres: el caso de Los Tuxtlas, Veracruz. En: Rodríguez-Luna, E., Cortés-Ortiz, L. y Martínez-Contreras, J. (eds.), *Estudios primatológicos en México*, Universidad Veracruzana, Veracruz, México, pp. 25-60.
- Estrada, A. & Coates-Estrada, R. (1996). Tropical rain forest fragmentation and wild populations of primates at Los Tuxtlas, Mexico. *International Journal of Primatology*. 17(5): 759-783.
- Estrada, A., Juan-Solano, S., Ortiz, M. T. & Coates-Estrada, R. (1999). Feeding and general activity patterns of a howler monkey (*Alouatta palliata*) troop living in a forest fragment at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology*. 48: 167-183.
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 34: 487-515.
- Fauquet, J. (1998). Análisis exploratorio de los datos. En: Renom, J. (ed.), *Tratamiento informatizado de los datos*, MANSON, S.A., Barcelona, pp. 9-40.
- Fedigan, L. M., Rose, L. M. & Morera-Avila, R. (1998). Growth of mantled howler groups in a regenerating Costa Rican dry forest. *International Journal of Primatology*. 19(3): 405-432.
- Ferin, M. (1999). Stress and reproductive cycle. *The journal of clinical endocrinology and metabolism*. 84(6): 1768-1774.
- Ferreira, L. V. & Laurance, W. F. (1997). Effect of forest fragmentation on mortality and damage of selected trees in central Amazonia. *Conservation Biology*. 11: 1-5.

- Foley, C. A. H., Papageorge, S. & Wasser, S. K. (2001). Noninvasive stress and reproductive measures of social and ecological pressures in free-ranging African Elephants. *Conservation Biology*. 15(4): 1134-1142.
- Fowler, C. W. (1987). A review of density dependence in populations of large mammals. En: Genogays, H. H. (ed.), *Current Mammalogy*, Plenum Press, New York, pp. 401-441.
- Fujita, S., Mitsunaga, F., Sugiura, H. & Shimizu, K. (2001). Measurement of urinary and fecal steroid metabolites during the ovarian cycle in captive and wild Japanese macaques, *Macaca fuscata*. *American Journal of Primatology*. 53: 167-176.
- Gailard, R. C. & Spinedi, E. (1998). Sex- and stress-steroids interactions and the immune system: evidence for a neuroendocrine-immunological sexual dimorphism. *Domestic Animal Endocrinology*. 15(5): 345-352.
- Gascon, C. & Lovejoy, T. E. (1998). Ecological impacts of forest fragmentation in central Amazonia. *Journal of Zoology (Lond)*. 101: 273-280.
- Gentry, A. H. (1982). Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology*. 15: 1-85.
- Genuth, S. M. (1993). The endocrine system. En: Berne, R. M. y Levy, M. N. (eds.), *Physiology*, vol 3, Mosby Year Book, St. Luis, pp. 813-1024.
- Gilbert, K. A. (2003). Primates and fragmentation of the Amazon forest. En: Marsh, L. K. (ed.), *Primates in fragments: Ecology and conservation*, Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, pp. 145-157.
- Glander, K. E. (1980). Reproduction and population growth in free-ranging mantled howling monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*. 53: 25-36.
- Glander, K. E. (1981). Feeding patterns in mantled howling monkeys. En: Kamil, A. C., y Sangent, T. D. (eds.), *Foraging behavior: Ecological, ethological, and psychological approaches*, Garland Press, New York, pp. 231-257.
- Goldberger, A. L., Rigney, D. R. & West, B. J. (1990). Caos y fractales en la fisiología humana. *Investigación y Ciencia*. 163:31-38.
- Gómez-Pompa, A. (1973). Ecology of the vegetation of Veracruz. En: Graham, A. (ed.), *Vegetation and vegetational history of northern Latin America*, Elsevier Cientific Publishing Company, Amsterdam, pp. 89-148.



- González-Picazo, H., Estrada, A. & Ortiz-Martínez, T. (2001). Consistencias y variaciones en el uso de recursos alimentarios utilizados por una tropa de monos aulladores (*Alouatta palliata*) y deterioro del hábitat en Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Universidad y Ciencia*. 17: 27-36.
- Gould, L., Ziegler, T. E. & Wittwer, D. J. (2005). Effects of reproductive and social variables on fecal glucocorticoid levels in a sample of adult male ring-tailed lemurs (*Lemur catta*) at the Beza Mahafaly Reserve, Madagascar. *American Journal of Primatology*. 67(1): 5-23
- Guevara, S. D, Laborde, J. D. & Sánchez-Ríos, G. (2004a). La deforestación. En: Guevara S., Laborde, J. D. y Sánchez-Ríos, G. (eds.), *Los Tuxtlas. El paisaje de la Sierra*, Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea, Xalapa, Veracruz, pp. 85-108.
- Guevara, S. D, Laborde, J. D. & Sánchez-Ríos, G. (2004b). La fragmentación. En: Guevara S., Laborde, J. D. y Sánchez-Ríos, G. (eds.), *Los Tuxtlas. El paisaje de la Sierra*, Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea, Xalapa, Veracruz, pp. 111-134.
- Hahn, G. L., Chen, Y. R., Nienaber, J. A., Eigenberg, R. A. & Parkhurst, A. M. (1992). Characterizing animal stress through fractal analysis of thermoregulatory responses. *Journal of Thermal Biology*. 17: 115-120.
- Harcourt, A. H. & Doherty, D. A. (2005). Species-area relationships of primates in tropical forest fragments: a global analysis. *Journal of applied ecology*. 42: 630-637.
- Harper, J. M. & Austad, S. N. (2000). Fecal glucocorticoids: a noninvasive method of measuring adrenal activity in wild and captive rodents. *Physiological and Biochemical Zoology*. 73(1): 12-22.
- Harris, T. R. (2006). Between-group competition for food in a highly folivorous population of black and white colobus monkeys (*Colobus guereza*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 61: 317-329.
- Hassell, M. P. (1988). *Dinámica de la competencia y la depredación*. Oikos-Tau, Barcelona.
- Hastings, H. M. & Sugihara, G. (1993). *Fractals: A User's Guide for the Natural Sciences*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Heistermann, M., Ademmer, C. & Kaumanns, W. (2004). Ovarian cycle and effect of social changes on adrenal and ovarian function in *Pygathrix nemaeus*. *International Journal of Primatology*. 25(3): 689-708

- Hofer, H & East, M. L. (1998). Biological conservation and stress. *Advanced in the study of behaviour*. 27: 405-525.
- Ibarra-Manríquez, G., Martínez-Ramos, R. D. & Núñez-Farfán, J. (1997). La vegetación. En: González, E., Dirzo, R. y Vogot, R. C. (eds.), *Historia natural de Los Tuxtlas*, Universidad Nacional Autónoma de Mexico, Mexico, pp. 61-86.
- Ingram, J. R., Crockford, J. N. & Matthews, L. R. (1999). Ultradian, circadian and seasonal rhythms in cortisol secretion and adrenal responsiveness to ACTH and yarding in unrestrained red deer (*Cervus elaphus*) stags. *Journal of Endocrinology*. 162: 289-300.
- IUCN. (2007). IUCN Red List of Threatened Species, Web Edition (<http://www.iucnredlist.org>)
- Janson, C. H. & van Shaik, C. P. (1988). Recognizing the many faces of primates food competition: methods. *Behaviour*. 105: 165-186.
- Johns, A. D. & Skorupa, J. P. (1987). Responses of rain-forest primates to habitat disturbances: A review. *International Journal of Primatology*. 8 (2): 157-191.
- Johnson, E.O., Kamilaris, T. C., Carter, C. S., Calogero, A. E., Gold, P. W. & Chrousos, G. P. (1996). The biobehavioral consequences of psychogenic stress in a small, social primate (*Callithrix jacchus jacchus*). *Biological Psychiatry*. 40: 317-337.
- Jones, C. B. (1980). Seasonal parturition mortality and dispersal in the mantled howler monkey, *Alouatta palliata* Gray. *Brenesia*. 17: 1-10.
- Juan, S., Estrada, A., & Coates-Estrada, R. (2000). Contrastes y similitudes en el uso de recursos y patrón general de actividades en tropas de monos aulladores (*Alouatta palliata*) en fragmentos de selva en Los Tuxtlas, México. *Neotropical Primates*. 8(4): 131-135.
- Kenkel, N.C. & Walker, D. J. (1996). Fractals in the biological sciences. *Coenoses*. 11(2): 77-11.
- Kinzey, W. G. (1997). *Alouatta*. En: Kinzey, W. G (ed.), *New world primates: ecology, evolution and behaviour*, Walter de Gruyter, New York, pp.174-185.
- Klein, J. J. (1974). Agonistic behaviour in neotropical primates. En: Holloway, R. L (ed.), *Primate aggression, territoriality and xenophobia. A comparative perspective*, Academic Press, New York and London, pp. 77-122.

- Koenig, A., Beise, J., Chalise, M. K. & Ganzhorn, J. U. (1998). When females should contest for food - testing hypotheses about resource density, distribution, size, and quality with Hanuman langurs (*Presbytis entellus*). *Behavioural Ecology and Sociobiology*. 42: 225-237.
- Koenig, A. (2002). Competition for resources and its behavioral consequences among female primates. *International Journal of Primatology*. 23(4): 759-783.
- Komesaroff, P. A., Esler, M., Clarke, I. J., Fullerton, M. J. & Funder, J. W. (1998). Effect of estrogen and estrous cycle on glucocorticoid and catecholamine responses to stress in sheep. *American Journal of Physiology-Endocrinology and Metabolism*. 275: 671-678.
- Koolhaas, J. M., Boer, F. S. & Buwalda, B. (2006). Stress and adaptation. Toward ecologically relevant animals models. *Association for Psychological Science*. 15(3): 109-112.
- Kowalewsky, M. & Zunino, G. E. (2004). Birth seasonality in *Alouatta caraya* in northern Argentina. *International Journal of Primatology*. 25(2): 383-399.
- Laurance, W. F., Lovejoy, T. E., Vasconcelos, H. L., Bruna, E. M., Didham, R. K., Stouffer, P. C., Gascon, C., Bierregaard, R. O., Laurance, S. & Sampaio, E. (2002). Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology*. 16(3): 605-618.
- Lovejoy, T. E., Bierregaard, R. O. Jr., Rylands, A. B., Malcolm, J. R., Quintela, C. E., Harper, L. H., Brown, K. S., Powell, A. H., Powell, G. V. N., Schubart, H. O. R. & Hays, M. B. (1986). Edge and Other Effects of Isolation on Amazon Forest Fragments. En: Soulé, M. E. (ed.), *Conservation biology: The science of scarcity and diversity*, Sinauer Associates, Inc, Sunderland, Massachusetts, pp. 257-285.
- Lynch, J. W., Ziegler, T. E. & Strier, K. B. (2002). Individual and seasonal variation in fecal testosterone and cortisol levels of wild male tufted capuchin monkeys, *Cebus apella nigrilus*. *Hormones and Behaviour*. 41:275-287.
- Mandelbrot, B. B. (1982). *The Fractal Geometry of Nature*. Freeman, New York.
- Marsh, L. K. (2003). The nature of fragmentation. En: Marsh, L. K. (ed.), *Primates in fragments: Ecology and conservation*, Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, pp. 1-10.
- Martin, P. & Bateson, P. (1986). *La medición del comportamiento*, Alianza editorial, Madrid.

- Mateos, C. (1994). El bienestar animal. Una evaluación científica del sufrimiento animal. En: Carranza, J. (ed.), *Etología: Introducción a la ciencia del comportamiento*, Universidad de Extremadura, Cáceres, pp. 493-527.
- Mendel, F. (1976). Postural and locomotor behaviour of *Alouatta palliata* on various substrates. *Folia Primatológica*. 26: 36-53.
- Milne, B. T. (1997). Applications of fractal geometry in wildlife ecology. En: Bissonette, J. A. (ed.), *Wildlife and landscape ecology*, Springer Verlag, Berlin, pp. 32-69.
- Milton, K. (1980). *The foraging strategy of howler monkeys: A study of primate economics*, Columbia University Press, New York, 165 pp.
- Milton, K. (1982). Dietary quality and population regulation in a howler monkey population. En: Leigh, E. G., Rand, A. S. y Windsor, D. M., (eds.), *Ecology of a tropical forest*, Smithsonian Institution Press, Washington, D. C., pp. 273-289.
- Milton, K. (1993). Dieta y evolución de los primates. *Investigación y Ciencia*. Octubre: 56-63.
- Möstl, E. & Palme, R. (2002). Hormones as indicator of stress. *Domestic Animal Endocrinology*. 23: 67-74.
- Muller, M. N. & Wrangham, R. W. (2003). Dominance, cortisol and stress in wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 55(4): 332-340.
- Müllner, A., Linsenmair, K. E. & Wikelski, E. (2004). Exposure to ecotourism reduces survival and affects stress response in hoatzin chicks (*Opisthocomus hoazin*). *Biological Conservation*. 118: 549-558.
- Munck, A., Guyre, P. M. & Holbrook, N. J. (1984). Physiological functions of glucocorticoids in stress and their relation to pharmacological actions. *Endocrine Reviews*. 5: 25-44.
- Muñoz, D., García del Valle, Y., Franco, B., Estrada, A. & Magaña-Alejandro, M. (2001). Presupuestos de tiempo en una tropa de monos aulladores (*Alouatta palliata*) en el parque de Yumká, Tabasco, México. *Universidad y Ciencia*. 17(34): 113-123.
- Nagy, K. A. & Milton, K. (1979). Energy metabolism and food consumption by wild howler monkeys (*Alouatta palliata*). *Ecology*. 60(3): 475-480.

- Nelson, R. J. (2000). Stress. En: Nelson, R. J (ed.), *An Introduction to Behavioral Endocrinology*, Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachussets, U.S.A, pp. 557-591.
- Neville, M. K., Glander, K. E., Braza, F. & Rylands, A. B. (1988). The howling monkeys, genus *Alouatta*. En: Mittermeier, R. A., Rylands, A. B., Coimbra-Filho, A. y Fonseca, G. A. B. (eds.), *Ecology and behavior of neotropical primates II*, World Wildlife Faunal, Washington, D. C., pp. 349-453.
- Noss, R. F. & Csuti, B. (1997). Habitat fragmentation. En: Meffe, G. K. y Carroll, C. R. (eds.), *Principles of conservation biology*, Ed. Simone, Suderland, Massachussets, pp.269-304.
- Oderdonk, D. A. & Chapman, C. A. (2000). Coping with forest fragmentation: the primates of Kibale Park, Uganda. *International Journal of Primatology*. 21(4): 587- 611.
- Palme, R., Rettenbacher, S., Touma, C., El-Bahar, S. M. & Möstl, E. (2005). Stress hormones in mammals and birds. Comparative aspects regarding metabolism, excretion, and noninvasive measurement in fecal samples. *Annual New York Academy of Science*. 1040: 162-171.
- Parks Watch (2004). Web Edition (<http://www.parkswatch.org>).
- Pavelka, M. S. M & Houston-Knopff, K. (2004). Diet and activity in black howler monkeys (*Alouatta pigra*) in southern Belize: Does degree of frugivory influence activity level? *Primates*. 45: 105–11
- Peres, C. A. (1997). Effects of habitat quality and hunting pressure on arboreal folivore densities in neotropical forest: A case study of Howler Monkeys (*Alouatta spp.*). *Folia Primatológica*. 68: 199-222.
- Pielou, E. C. (1969). *An introduction to mathematical ecology*. Wiley-Interscience, New York.
- Pride, R. E. (2005a). Foraging success, agonism, and predator alarms: Behavioural predictors of cortisol in *Lemur catta*. *International Journal of Primatology*. 22(6): 295-319.
- Pride, R. E. (2005b). High faecal glucocorticoid levels predict mortality in ring-tailed lemurs (*Lemur catta*). *Biology Letters*. 1:60-68.
- Rivera, A. & Calmé, S. (2006). Forest fragmentation and its effects on the feeding ecology of black howlers (*Alouatta pigra*) from the Calakmul area in Mexico. En: Estrada, A., Garber, P. A., Pavelka, M. y Luecke, L. (eds.), *New perspectives in the study of Mesoamerican primates: Distribution,*

- ecology, behaviour, and conservation*, Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York. pp. 189-213.
- Rodríguez-Luna, E. (1997). Historia natural de especies: *Alouatta palliata* (mono aullador, mono zambo o saraguato). En: González, S. E., Dirzo, R. y Vogt, R. C. (eds.), *Historia natural de Los Tuxtlas*, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F., pp. 611-616.
- Rodríguez-Luna, E., Cortés-Ortiz, L., Millar, Ph. & Ellis, S. (1996). Population and habitat viability assessment for the mantled howler monkey (*Alouatta palliata mexicana*). Apple Valley, MN.:IUCN/SSC Conservation Breeding Specialist Group.
- Rodríguez-Luna, E., Domínguez-Domínguez, L. E., Morales-Mávil, J. E. & Martínez-Morales, M. (2003). Foraging strategy changes in an *Alouatta palliata mexicana* troop released on an island. En: Marsh, L. K. (ed.), *Primates in fragments: Ecology and conservation*, Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, pp. 229-250.
- Rodríguez-Toledo, E. M., Mandujano, S. & Gracia-Orduña, S. (2003). Relationships between forest fragments and howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) in southern Veracruz, Mexico. En: Marsh, L. K. (ed.), *Primates in fragments: Ecology and conservation*, Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, pp. 79-97.
- Rogovin, K., Randall, J. A., Kolosova, I. & Moshkinc, M. (2003). Social correlates of stress in adult males of the great gerbil, *Rhombomys opimus*, in years of high and low population densities. *Hormones and Behavior*. 43:132-139.
- Romero, L. M. (2004). Physiological stress in ecology: Lessons from biomedical research. *Trends in Ecology and Evolution*. 19(5): 249-255.
- Romero, L. M. & Wikelsky, M. (2001). Corticosterone levels predict survival probabilities of Galapagos marine iguanas during El Niño events. *Ecology*. 98 (13): 7366-7370.
- Rylands, A. B., Schneider, H., Langguth, A., Mittermeier, R. A., Groves, C. P. & Rodríguez-Luna, E. (2000). An assesment of the diversity of New World primates. *Neotropical Primates*. 8(2): 61-93.
- Sailer, L. D., Gaulin, S. J. C., Boster, J. S. & Kurland, J. A. (1985). Measuring the relationship between diet quality and bodt size in primates. *Primates*. 26: 14-27.

- Saj, T. L. & Sicotte, P. (2007). Predicting the competitive regime of female *Colobus vellerosus* from the distribution of food resources. *International Journal of Primatology*. 28: 315-336.
- Sandi, C., Venero, C. & Cordero M. I. (2001). Factores de protección y de vulnerabilidad frente al estrés. En: Sandi, C., Venero, C. y Cordero M. I. (eds.), *Estrés, memoria y trastornos asociados*, Ariel Neurociencia, Barcelona, pp. 335-406
- Sands, J. & Creel, S. (2004). Social dominance, aggression and faecal glucocorticoid levels in a wild population of wolves, *Canis lupus*. *Animal Behaviour*. 67: 387-396.
- Santos, T. & Tellería, J. L. (1998). Efectos de la fragmentación forestal sobre la fauna de vertebrados: revisión y antecedentes de su estudio en España. En: Santos, T. y Tellería, J. L. (eds.), *Efectos de la fragmentación de los bosques sobre los vertebrados de las mesetas ibéricas*, MIMA, Madrid. pp. 24-33.
- Santos, T. & Tellería, J. L. (2006). Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. *Ecosistemas*. 2: 3-12.
- Sapolsky, R. M. (1992a). Cortisol concentrations and the social significance of rank instability among wild baboons. *Psychoneuroendocrinology*. 17(6): 701-709.
- Sapolsky, R. M. (1992b). Endocrinology of the stress-response. En: Becker, J., Crews, D. y Breedlove, M. (eds.), *Behavioral Endocrinology*, MIT Press, Cambridge, MA, pp. 287-324.
- Sapolsky, R. M. (1995). *¿Por qué las cebras no tienen úlcera?: La guía del estrés*. Alianza Editorial, SA, Madrid.
- Sapolsky, R. M. (2004). Social status and health in humans and other animals. *Annual Review of Anthropology*. 33: 393-418.
- Sapolsky, R.M., Romero, L. M. & Munck, A. (2000). How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions. *Endocrine Reviews*. 21(1): 55-89.
- Saunders, D. A., Hobbs, R. J. & Margules, C. R. (1991). Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conservation Biology*. 5(1): 18-32.
- Schroeder, M. (1991). *Fractals, chaos and power laws. Minutes from an infinite paradise*. Freeman, New York.

- Serio-Silva, J. C., Hernández-Salzar, L. T. & Rico-Gray, V. (1999). Nutritional composition of the diet of *Alouatta palliata mexicana* females in different reproductive states. *Zoobiology*. 18: 507-513.
- Serio-Silva, J. C., Rico-Gray, V., Hernández-Salazar, L. T. & Espinosa-Gómez, R. (2002). The role of *Ficus* (*Moraceae*) in the diet and nutrition of a troop of Mexican howler monkeys, *Alouatta palliata mexicana*, released on an island in southern Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*. 18: 1-16.
- Smith, T. E. & French, J. A. (1997). Psychosocial stress and urinary cortisol excretion in marmoset monkeys (*Callithrix kuhli*). *Physiology and Behaviour*. 62(2): 225-232.
- Snaith, T. V. & Chapman, C. A. (2007). Primate group size and interpreting socioecological models: Do folivores really play by different rules?. *Evolutionary Anthropology*. 16: 94-106.
- Smith, R., Wickings, E. J., Bowman, M. E., Belleoud, A., Dubreuil, G., Davies, J. J. & Madsen G. (1999). Corticotropin-releasing hormone in chimpanzee and gorilla pregnancies. *Journal of Clinical Endocrinology and Metabolism*. 84: 2820-2825.
- Soto, M. & Gama, L. (1997). Climas. En: González, E., Dirzo, R. y Vogot, R. C. (eds.), *Historia natural de los Tuxtlas*, Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp. 7-23.
- Soto-Gamboa, M., Villalón, M. & Bozinovic, F. (2005). Social cues and hormone levels in male *Octodon degus* (Rodentia): A field test of the Challenge Hypothesis. *Hormones and Behavior*. 47: 312-318.
- Strier, K. B. (1997). Behavioural ecology and conservation biology of the primates and other animals. *Advances in the study of behaviour*. 26: 101-158.
- Strier, K. B., Ziegler, T. E. & Wittwer, D. J. (1999). Seasonal and social correlates of fecal testosterone and cortisol levels in wild male Muriquis (*Brachyteles arachnoides* ). *Hormones and Behavior*. 35:125-134.
- Strier, K. B., Mendes, S. L. & Santos, R. R. (2001). Timing of births in sympatric brown howler monkeys (*Alouatta fusca clamitans*) and northern muriquis (*Brachyteles arachnoides hypoxanthus*). *American Journal of Primatology*. 55: 87-100.
- Strier, K. B., Lynch, J. W. & Ziegler, T. (2003). Hormonal changes during the mating and conception seasons of wild northern muriquis (*Brachyteles arachnoides hypoxanthus*). *American Journal of Primatology*. 61: 85-99.



- Struhsaker, T. T. (1976). A further decline in numbers of Amboseli vervet monkeys. *Biotropica*. 8: 211-214.
- Suhigara, G. & May, R. M. (1990). Applications of fractals in ecology. *Trends in Ecology and Evolution*. 5(3): 79-86
- Tabarelli, M., Silva, J. M. C. & Gascon, C. (2004). Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forest. *Biodiversity Conservation*. 13: 1419-1425.
- Tietjen, B. (2001). Ez- Record software, Bellarmine University.
- Touma, C. & Palme, R. (2005). Measuring fecal glucocorticoid metabolites in mammals and birds: the importance of validation. *Annual New York Academy of Sciences*. 1046: 54-74.
- Trivers, R. L. (1972). Parental investment and sexual selection. En: Campbell, B. (ed.), *Sexual selection and the descent of man*, Aldine, Chicago, pp. 136-179.
- Turner, A. I., Canny, B. J., Hobbs, R. J., Bond, J. D., Clarke, I. J. & Tilbrook, A. J. (2002). Influence of sex and gonadal status of sheep on cortisol secretion in response to ACTH and on cortisol and LH secretion in response to stress: importance of different stressors. *Journal of Endocrinology*. 173: 113-122.
- Tutin, C. E. (1999). Fragmented living: behavioural ecology of primates in a forest fragment in the Lopé Reserve, Gabon. *Primates*. 40(1): 249-266.
- Tutin, C. E., White, L. J. T. & Mackanga-Missandzou, A. (1997). The use by rain forest mammals of natural forest fragments in an equatorial African savannah. *Conservation Biology*. 11(5): 1190-1203.
- Umezaki, H., Hess, D. L., Valenzuela, G. J. & Ducsay, C.A. (2001). Fetectomy alters maternal pituitary-adrenal function in pregnant rhesus macaques. *Biology of Reproduction*. 65: 1616-1621.
- van Hooff, J. A. R. A. M. & van Schaik, C. (1992). Cooperation in competition: The ecology of primate bonds. En: Harcourt, A. y de Waal, F. B. M. (eds.), *Coalitions and alliances in humans and other animals*, Oxford University Press, Oxford, pp. 357-389.
- van Lier, E., Pérez-Clariget, R. & Forsberg, M. (2003). Sex differences in cortisol secretion after administration of an ACTH analogue in sheep during breeding and non-breeding season. *Animal Reproduction Science*. 79: 81-92.

- van Schaik, C. (1989). The ecology of social relationships amongst female primates. En: Standen, V. y Foley, R. A. (eds.), *Comparative socioecology: The behavioral ecology of humans and other mammals*, Blackwell Scientific, Boston, pp. 195-218.
- van Schaik, C. & van Noordwijk, M. A. (1985). Interannual variability in fruit abundance and the reproductive seasonality in Sumatran long-tailed machaques (*Macaca fascicularis*). *Journal of Zoology (Lond)*. 206: 533-549.
- Viau, V. & Meaney, M. J. (1991). Variations in the hypothalamic-pituitary-adrenal response to stress during the estrous cycle in the rat. *Endocrinology*. 129: 2503-2511.
- Virgin C. E. & Sapolsky, R. M. (1997). Styles of male social behaviour and their endocrine correlates among low-ranking Baboons. *American Journal of Primatology*. 42: 25-39.
- Virgós, E. (2007). Factores determinantes de la distribución y abundancia de especies. En : Barea-Azcón, J. M., Moleón, M., Travesí, R., Ballesteros-Duperón, E., Luzón, J. M. y Tierno de Figueroa, M. (eds.), *Biodiversidad y conservación de fauna y flora en ambientes mediterráneos*, Sociedad Granatense de Historia Natural, Granada, pp. 61-85.
- Walker, B. G., Dee Boersma, P. & Wingfield, J. C. (2005). Field endocrinology and conservation biology. *Integrative and Comparative Biology*. 45: 12-18.
- Wasser, S. K., Bevis, K., King, G. & Hanson, E. (1997). Noninvasive physiological measures of disturbance in the northern spotted owl. *Conservation Biology*. 11: 1019-1022.
- Wasser, S. K., Hunt, K., Brown, J. L., Cooper, K., Crockett, C. M., Bechert, U., Millspaugh, J. J., Larson, S. & Monfort, S. L. (2000). A generalized fecal glucocorticoid assay for use in a diverse array of nondomestic mammalian and avian species. *General and comparative endocrinology*. 120: 260-275.
- Wasser, S. K., Foley, C. A. H. & Papageorge, S. (2001). Noninvasive stress and reproductive measures of social and ecological pressures in free-ranging African Elephants. *Conservation Biology*. 15(4): 1134-1142.
- Weingrill, T., Gray, D. A., Barrett, L. & Henzi, S. P. (2004). Fecal cortisol levels in free-ranging female chacma baboons: Relationship to dominance, reproductive state and environmental factors. *Hormones and Behavior*. 45: 259-269

- West, B. J. (1990). *Fractal Physiology and Chaos in Medicine*, Singapore, World Scientific.
- Whitten, P. L. & Russell, E. (1996). Information content of sexual swellings and fecal steroids in sooty mangabeys (*Cercocebus torquatus atys*). *American Journal of Primatology*. 40: 67-82.
- Whitten, P. L., Brockman, D. K. & Stavisky, R. C. (1998). Recent advances in noninvasive techniques to monitor hormone-behaviour interactions. *Yearbook of Physical Anthropology*. 41: 1-23
- Xiao, E., Xia-Zhang, L. & Ferin, M. (1999). Stress and menstrual cycle: short- and long-term response to a five day endotoxin challenge during the luteal phase in the rhesus monkey. *Journal of Clinical Endocrinology and Metabolism*. 82(2): 623-626
- Ziegler, T. E., Scheffler, G. & Snowdon, C. T. (1995). The relationship of cortisol levels to social environment and reproductive functioning in female cotton-top tamarins, *Saguinus oedipus*. *Hormones and Behaviour*. 29:407-424.
- Zucker, E. L. & Clarke, M. R. (1998). Agonistic and affiliative relationships of adult female howler monkeys (*Alouatta palliata*) in Costa Rica over a 4-year period. *International Journal of Primatology*. 19(3): 433-449
- Zunino, G. E. (1996). Reproducción del mono aullador negro (*Alouatta Caraya*) (Primates, *Cebidae*), en el noreste de la Argentina. Museo Argentino de Ciencias Naturales. Extra. 133 (Nueva Serie): 1-10.