

PATRÓN DE ACTIVIDAD Y DIETA DEL MONO AULLADOR ROJO EN UN BOSQUE ANDINO

Jesús Martínez-Gómez, Carolina Gómez-Posada, Paula Giraldo y Gustavo Kattan

RESUMEN

En las poblaciones de montaña, los patrones de actividad y dieta de los monos aulladores rojos (*Alouatta seniculus*) pueden verse afectados por factores correlacionados con la elevación como las bajas temperaturas y la disminución en la productividad primaria y la diversidad vegetal. En este estudio presentamos los patrones de actividad y dieta de tres grupos de monos aulladores en el Santuario de Fauna y Flora Otún Quimbaya a 1900-2100m de elevación en la cordillera Central de Colombia. Los tres grupos utilizaron distintos tipos de hábitat, que incluyeron combinaciones de bosque maduro, bosque secundario y plantaciones de urapán (*Fraxinus chinensis*). La rutina diaria consistió en una alternación de periodos de alimentación, descanso y desplazamiento hacia nuevos árboles de alimentación. En conjunto los tres grupos dedicaron 58% del tiempo al descanso, 21% a la alimentación, 15% al desplazamiento entre sitios de alimentación y 6% a las interacciones sociales, con algunas diferencias entre grupos posiblemente relacionadas con el tipo de hábitat. El tiempo dedicado al descanso disminuyó hacia el mediodía y volvió a incrementarse al final de la tarde. La dieta consistió principalmente de follaje (49%) y frutos (45%). Otros elementos como flores fueron consumidos en baja proporción. Se encontraron diferencias en la composición de la dieta entre los tres grupos, probablemente relacionadas con los recursos disponibles en los tipos de hábitat que abarcaba cada área de acción. En general los monos no iniciaron sus actividades hasta bien entrada la mañana (8:00 a 9:00) particularmente en las frías y lluviosas. Las interacciones sociales consistieron principalmente en sesiones de juego entre infantes y juveniles. Se observaron unas pocas sesiones de acicalamiento mutuo de corta duración. La plasticidad conductual de los monos aulladores les permite ajustar su actividad y dieta a condiciones muy variadas, pero en general sus patrones de actividad son conservadores, lo cual se relaciona con su dieta altamente folívora y estilo de vida sedentario.

Palabras clave: *Allouatta*, patrón de actividad, dieta, ecología, mono aullador.

ABSTRACT

In montane populations, activity budgets and diet of red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) may be affected by factors correlated with elevation, such as low temperatures and reduced primary productivity and plant species diversity. We report on the activity budgets and diet of three red howler troops at elevations of 1900-2100m at Santuario de Fauna y Flora Otún Quimbaya in the Central Cordillera of Colombia. The three troops used different habitat types that included combinations of old-growth and secondary forest, and Chinese ash (*Fraxinus chinensis*) plantations. The daily routine consisted in an alternation of feeding and resting periods, and traveling among feeding trees. The three groups spent 58% of their time resting, 21% feeding, 15% traveling to feeding trees, and 6% in social interactions, with some differences among groups possibly related to habitat type. Time spent resting decreased towards noon and increased again at the end of the day. The diet was composed mainly of foliage (49%) and fruits (45%). We found differences in diet composition among troops, probably related to the types of resources found in their home ranges in each habitat type. Monkeys initiated their activities late (8:00-9:00), particularly in cold and rainy mornings. Social interactions consisted mostly of play sessions involving infants and juveniles. We observed few allogrooming sessions of short duration. The behavioral plasticity of howler monkeys allows them to adjust their time budgets and diet to varied conditions, but in general their activity patterns are conservative, which is related to their highly folivorous diet and sedentary lifestyle.

Key words: time budget, howler monkey, diet, primate ecology, *Allouatta*.

INTRODUCCIÓN

El patrón de actividad o la manera como un animal distribuye su tiempo entre las diferentes actividades que lleva a cabo durante el ciclo diario ("time budget"), es a menudo una respuesta adaptativa a las condiciones ambientales (Altman 1974). Esta respuesta depende de características intrínsecas al animal como sus adaptaciones fisiológicas y de factores extrínsecos como la distribución y abundancia de los recursos, o la presencia de competidores o depredadores, entre otros (Cant & Temering 1984).

Los monos aulladores (*Alouatta* spp.) tienen una dieta frugívora-folívora, ingiriendo frutos y follaje en proporciones que varían geográfica y estacionalmente, pero frecuentemente la proporción de follaje en la dieta es del 50% o más. Debido a la alta ingestión de follaje, el cual es de lenta digestión y aporta poca energía, y a la ausencia de adaptaciones específicas para la

folivoría en los aulladores (Milton 1998), estos monos dedican largos periodos de tiempo al descanso durante el día (Gaulin & Gaulin 1982, Soini 1992, Milton 1998, Estrada *et al* 1999, Stevenson *et al* 2000). Su estrategia consiste en minimizar el tiempo invertido en movimiento, desplazándose a través de rutas dirigidas a sus árboles de alimentación.

La ecología del mono aullador rojo se ha estudiado en varios tipos de bosques de tierras bajas, pero es poco lo que se sabe sobre las poblaciones de montaña, en particular en lo referente a sus patrones de actividad. Un estudio pionero es el de Gaulin & Gaulin (1982), quienes siguieron un grupo de aulladores durante un año, a una elevación de 2300m en la Cordillera Central de Colombia. Este grupo dedicó 78% del tiempo al descanso, 6% a la locomoción y 13% a la alimentación. La dieta de este grupo estuvo constituida en un 50% por hojas. Hay varios factores correlacionados con la elevación que podrían influir en los patrones de actividad de los aulladores. Primero, la temperatura disminuye en promedio 0.6°C por cada 100m que se asciende en elevación, lo cual afecta los requerimientos energéticos de los animales. Segundo, la diversidad de plantas y la productividad primaria disminuyen con la elevación, lo cual puede afectar la disponibilidad de recursos, particularmente de frutos y de hojas jóvenes. En este artículo presentamos los resultados de un estudio de seis meses de seguimiento a tres grupos de aulladores en un bosque húmedo premontano de la Cordillera Central de Colombia. Los objetivos fueron determinar la densidad y estructura poblacional y documentar el uso de recursos y los patrones de actividad. El presente artículo se enfoca en los patrones de actividad. Los otros aspectos del estudio se presentan en Gómez-Posada *et al* (2007) y Giraldo *et al* (2007).

AREA DE ESTUDIO Y MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo en el Santuario de Fauna y Flora Otún Quimbaya (SFFOQ; 4° 45' N, 75° 46' W), a elevaciones de 1800-2100m en el municipio de Pereira, departamento de Risaralda. El área del SFFOQ es de 489ha, pero hay continuidad con los bosques del Parque Regional Ucumarí, el cual tiene 3980ha entre 1700 y 2600m. Ambos parques protegen la cuenca media del río Otún. El régimen de precipitación es bimodal, con picos de lluvia en abril y octubre y una media anual de 2700mm y una temperatura media anual de 15°C (Estación meteorológica de El Cedral; Cenicafé).

Durante las primeras décadas del siglo 20, la cuenca media del Otún fue parcialmente deforestada y se extrajeron las maderas finas. Esta zona se empezó a proteger y recuperar a partir de 1960, cuando se inició un programa de reforestación para estabilización de suelos. En el área actualmente ocupada por el SFFOQ se sembraron lotes de algunas especies exóticas como urapán (*Fraxinus chinensis*) y algunas coníferas y especies nativas como roble andino

(*Quercus humboldtii*). La mayor parte del área, sin embargo, se abandonó a regeneración natural, a partir de lluvia de semillas proveniente de los remanentes de bosque que quedaron en las pendientes más pronunciadas. Estos bosques secundarios, que varían entre 15 y 40 años, forman un mosaico de parches de distintos tamaños entremezclados con las plantaciones.

El estudio se llevó a cabo entre julio y diciembre de 2001 en un área de 113ha del SFFOQ. Durante las primeras semanas se identificaron once grupos de monos en esta área, identificados con letras de la A a la K (Gómez-Posada *et al* 2007). De estos seleccionamos tres grupos (C, D y E) para observaciones intensivas. Se hicieron observaciones con binoculares 8X40, siguiendo cada grupo desde las 06:00 hasta las 18:00, procurando seguir cada grupo de 3 a 4 días por mes. Sin embargo, la dificultad del terreno impidió el seguimiento de los grupos según se había planeado, por lo que para el grupo C (total de 18 días y 119.4 horas de observación) no se obtuvieron datos en diciembre, para D (19 días y 136.4 horas) no se obtuvieron datos en octubre, y el grupo E (15 días y 132 horas) sólo se observó en julio, agosto, octubre y diciembre.

El área de actividad de la tropa C (8ha) estaba inmersa en bosque maduro. La de la tropa D (14ha), conformada por un mosaico de bosque secundario y pequeñas áreas de plantaciones de urapán, roble y ciprés, estaba cerca al río Otún. La tropa E (8.7ha) empleó principalmente una plantación de urapán y una pequeña área de bosque secundario. Gómez-Posada *et al* (2007) presentan una descripción detallada de las áreas de actividad y distancias recorridas por estos grupos.

Cuantificamos las actividades de los monos mediante el método de observación de barrido lento (Altman 1974, modificado por Robinson 1986). Cada 15 minutos y por un periodo de 10 minutos, se registraron las actividades de los integrantes del grupo. Estas actividades fueron: 1./ desplazamiento, 2./ descanso, 3./ alimentación y 4./ interacciones sociales. Esta última categoría incluyó acicalamiento, vocalizaciones, agresiones, deposiciones (como actividad grupal), juego y apareamiento.

RESULTADOS

Obtuvimos un total de 388.3 horas de observación efectiva de los tres grupos estudiados. Los grupos tenían la composición típica de un macho y dos o tres hembras adultas, un número variable de subadultos y juveniles de ambos sexos y los infantes (tabla 1).

Para los tres grupos obtuvimos un total de 7781 registros de actividad, de los cuales 58.3% fueron dedicados al descanso, 21.1% a la alimentación, 14.8% al desplazamiento y 5.8% a las interacciones sociales. El tiempo dedicado a las distintas actividades mostró diferencias significativas entre grupos ($G = 19.3$, $df =$

6, $P < 0.01$; figura 1). El grupo E, cuya área de actividad estaba contenida casi en su totalidad en una plantación de urapán, dedicó un poco más de tiempo al descanso y menos al desplazamiento que el grupo C, cuya área de actividad consistía en una mezcla de bosque maduro y secundario. El ciclo diario de actividad siempre comenzó con una sesión grupal de deposiciones iniciada por el macho alfa. A continuación el macho alfa o una hembra adulta iniciaron el desplazamiento hacia un árbol de alimentación, donde después de un periodo de ingestión de alimento siguió una sesión de descanso. La rutina diaria consistió en un patrón secuencial de desplazamiento, alimentación y descanso. Las actividades sociales se dieron entremezcladas con los periodos de alimentación y descanso. Al finalizar el día la tropa se dirigió a un árbol dormitorio donde pasaron la noche.

Tabla 1. Composición por categorías de edad y sexo de los tres grupos de monos aulladores rojos estudiados en la cordillera Central de Colombia.

Grupo	Adulto		Subadulto		Juvenil		Infantil	Total
	♂	♀	♂	♀	♂	♀		
C	1	2	-	-	-	1	1	5
D	1	3	1	1	1	1	2	10
E	1	2	1	1	1	-	2	8

♂ Macho; ♀ Hembra

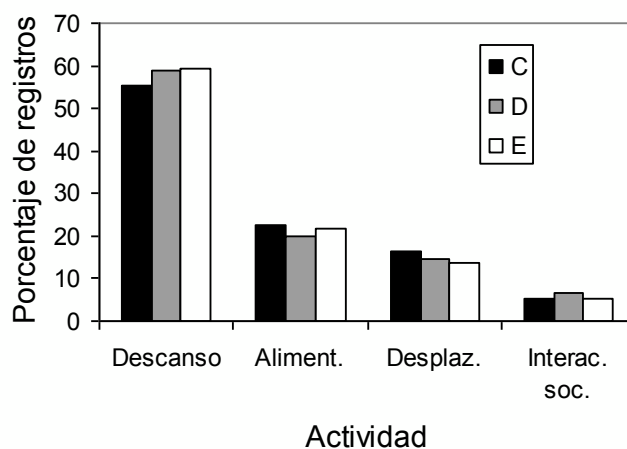


Figura 1. Proporción del tiempo, expresado como porcentaje del total de registros de eventos de actividad observados, que dedican tres grupos de monos aulladores rojos (C, D, y E) en un bosque montano a cuatro actividades: descanso, alimentación, desplazamiento, e interacciones sociales.

Los monos iniciaron lentamente sus actividades entre las 06:00 y 08:00 (figura 2). El primer periodo de alimentación ocurrió en el mismo árbol dormitorio o uno cercano a él. Hacia las 09:00 y hasta las 16:00, el descanso ocupó entre 40 y 55% del tiempo, con un pequeño aumento entre 11:00 y 12:00. A partir de las 16:00 los periodos de descanso se volvieron más extendidos, hasta llegar al árbol dormitorio entre 17:00 y 18:00. Las interacciones sociales mostraron un pico de actividad hacia la media mañana (12%) y disminuyeron durante la tarde (figura 2).

Los infantes y juveniles participaron en actividades de juego principalmente durante los periodos de descanso. Se observaron pocos casos de acicalamiento entre individuos y en todos los casos estas sesiones duraron menos de un minuto.

El consumo de hojas representó el 49.2% de un total de 1643 registros de alimentación para los tres grupos. La proporción de frutos maduros fue de 39.2% y de frutos inmaduros de 5.9%. La ingesta de flores sólo se registró en las tropas C y D y se concentró principalmente en *Macrolobium colombianum* (Leguminosae), la cual produce floraciones copiosas. Las flores representaron globalmente el 5.7% de la dieta de los aulladores. Las proporciones de los cuatro tipos de alimento variaron para cada uno de los grupos ($G = 328.7$, $df = 6$, $P < 0.01$; figura 3). El grupo E consumió más frutos que hojas durante el periodo de estudio, debido a un árbol de *Ficus killipii* que produjo una cosecha abundante. Además, no comió flores (no detectamos árboles de *M. columbianum* en la urapanera). Las tres tropas consumieron un total de 48 especies de plantas, de las cuales 38 correspondieron al consumo de follaje, 11 de frutos maduros, 3 de frutos inmaduros y una especie de flor. El consumo de follaje durante este estudio se concentró principalmente en *Ficus* spp., *Cecropia telealba*, *Paullinia* sp. (Sapindaceae) y *M. columbianum*. El uso de recursos por estos monos aulladores se describe en detalle en Giraldo *et al* (2007).

En la primera sesión de alimentación del día, los monos ingirieron principalmente frutos maduros (figura 4), frecuentemente en el mismo árbol que eligieron para dormir, por lo que no necesitaron desplazarse. En general el consumo de frutos predominó durante las horas de la mañana, mientras que en la tarde predominó el consumo de follaje y aumentó hacia el atardecer en un patrón opuesto al consumo de frutos.

DISCUSIÓN

Los ciclos diarios de actividad de los monos aulladores consisten en una rutina de alternación de periodos de desplazamiento, alimentación y descanso. El tiempo dedicado al descanso es bastante variable, pero normalmente es más del 50% en *A. seniculus* y otras especies de aulladores (tabla 2). Las

interacciones sociales generalmente ocupan una pequeña proporción del tiempo (< 10%) y se presentan principalmente durante los periodos de descanso. Este estilo de vida refleja la dieta altamente folívora de estos monos, en el que la inactividad es una manera de mantener un balance energético positivo (Milton 1998).

Tabla 2. Comparación de los porcentajes de tiempo dedicados a cuatro actividades por los monos aulladores rojos en distintas localidades.

Actividad	Localidad			
	Andes(a)	Andes(b)	Amazonia(c)	Amazonia(d)
Descanso	78.0	58.3	59.0	67.5
Alimentación	5.6	21.1	23.0	22.2
Desplazamiento	12.7	14.8	15.0	8.8
Interacciones sociales	3.7	5.8	3.0	1.5

a. Gaulin & Gaulin (1982), b. Este estudio, c. Stevenson *et al* (2000), d. Santamaría (2003).

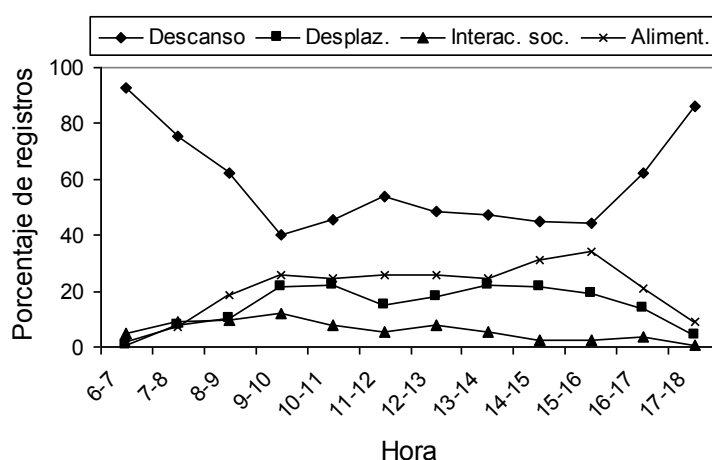


Figura 2. Patrón diario de actividad, expresado como el porcentaje de registros observados para cuatro actividades (descanso, desplazamiento, interacciones sociales y alimentación), de tres grupos de monos aulladores rojos en un bosque nublado de la cordillera Central.

En bosques montanos, las bajas temperaturas probablemente influyen en los periodos de actividad. En estudios efectuados en tierras bajas en Venezuela y Colombia, los monos aulladores rojos inician actividades entre 5:30 y 6:30, cuando se desplazan hacia los árboles de alimentación (Braza *et al* 1981, Cuervo *et al* 1986, Stevenson *et al* 2000). En nuestra área de estudio, donde las temperaturas al amanecer pueden bajar a 10°C, los monos iniciaron sus actividades mucho más tarde. En mañanas frías y lluviosas las actividades no comenzaban hasta bien entrada la mañana (8:00 a 9:00, a veces hasta las

11:00). Con frecuencia los monos comieron su primera comida del día en el mismo árbol dormitorio, lo cual les evita tener que iniciar el día con un desplazamiento. Además, generalmente comenzaron el día comiendo frutos (figura 4), los cuales proveen más energía por unidad de masa ingerida y más rápidamente asimilable.

Una diferencia importante entre bosques montanos neotropicales y bosques de tierras bajas, es que en los primeros no parecen presentarse periodos de escasez severa y generalizada de frutos, como ocurre en tierras bajas (Giraldo 1990, Ataroff 2001, Cavelier *et al* 2001, Giraldo *et al* 2007). En nuestra área de estudio, aunque hay variaciones en la cantidad de frutos y de biomasa disponible y en la identidad de las especies, el número de especies en fruto permanece relativamente constante a lo largo del año (Giraldo *et al* 2007, Muñoz *et al* 2007). Sin embargo, la disponibilidad de frutos es variable espacialmente (Muñoz *et al* 2007), por lo que sí pueden presentarse períodos de escasez localizados en las áreas de actividad de los grupos. En este sentido, los árboles de los géneros *Ficus* y *Cecropia* son importantes en la dieta de los aulladores, pues debido a su fructificación asincrónica pero constante a lo largo del año, se aumentan las probabilidades de encontrar un árbol en fruto dentro de las áreas de actividad de los monos. En conjunto las hojas y frutos de *Ficus* y *Cecropia* representaron entre 30% y 70% de la dieta de estos tres grupos durante este estudio.

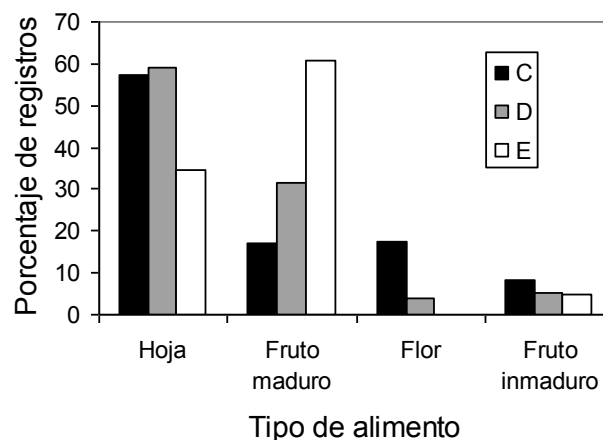


Figura 3. Porcentaje del total de registros de eventos de alimentación observados, que dedican tres grupos de monos aulladores rojos (C, D y E) en un bosque montano, al consumo de cuatro tipos de alimento; hojas, frutos maduros e inmaduros y flores.

PATRÓN DE ACTIVIDAD Y DIETA DE MONO AULLADOR EN BOSQUE ANDINO

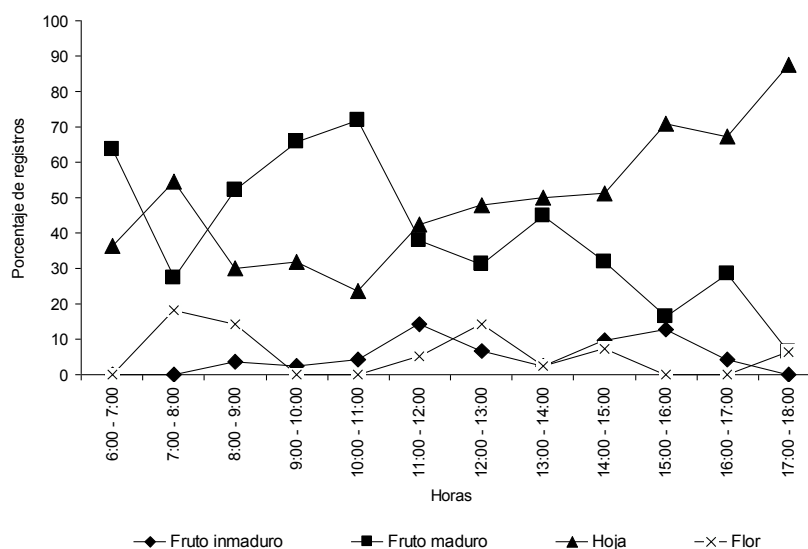


Figura 4. Patrón diario de consumo de cuatro tipos de alimento (frutos maduros e inmaduros, hojas y flores), expresado como porcentaje de los eventos de alimentación observados, para tres grupos de monos aulladores rojos en un bosque nublado de la Cordillera Central. La figura muestra el promedio de registros para cada hora del día para los tres grupos.

Otro aspecto importante de los bosques húmedos montanos es que la producción de hojas jóvenes es relativamente constante, ya que hay pocas especies caducifolias y los árboles tienden a remplazar su follaje gradualmente. Por lo tanto, este recurso también está disponible de forma relativamente constante. Sin embargo, los monos no limitan su ingestión de follaje a las hojas tiernas y la folivoría es lo que les confiere la capacidad de mantener áreas de actividad pequeñas y por consiguiente sobrevivir en fragmentos de bosque pequeños (Gómez-Posada 2006).

Los tres grupos de monos estudiados utilizaron distintas combinaciones de tipos de hábitat (mezcla de bosque maduro y secundario en el grupo C, bosque secundario y urapanera en el grupo D y principalmente urapanera con poco bosque secundario en el grupo E). Aunque no podemos hablar de efectos del tipo de hábitat por la ausencia de réplicas, se esperaría que el tipo de hábitat tenga alguna influencia sobre los patrones de actividad debido a la disponibilidad de recursos. Durante este estudio, el grupo E dependió principalmente de dos árboles de *Ficus* y uno de *Cecropia* que se encontraban en la urapanera. En cambio, el grupo C utilizó ocho árboles de *Ficus* y uno de *Cecropia* y el grupo D utilizó un *Ficus* y cuatro *Cecropia*. Por otra parte, los grupos D y E comieron frutos inmaduros de urapán (el cual es una samara), lo cual refleja su plasticidad para aprovechar los recursos que tienen disponibles.

Sin embargo, las diferencias en dieta (figura 3) no se reflejaron en diferencias muy marcadas en los tiempos dedicados por cada grupo a las distintas actividades (aunque hay diferencias estadísticamente significativas; figura 1).

La dieta y los patrones de actividad de los monos aulladores rojos son bastante conservadores, a pesar de que pueden vivir en una enorme variedad de tipos de hábitat y condiciones ambientales. Estos hábitats varían marcadamente en composición florística, estructura de la vegetación, diversidad de especies, patrones fenológicos y régimen climático. Los monos tienen suficiente plasticidad para ajustar su dieta y patrones de actividad a las condiciones locales, pero en términos generales estos patrones de actividad se ciñen a un estilo de vida sedentario dictado por su estrategia de mínimo gasto energético.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Carolina Murcia y a todos los investigadores de Fundación EcoAndina por su apoyo y a Vladimir Rojas por sus sugerencias. Gracias a la Unidad de Parques Nacionales y a los funcionarios del Santuario de Fauna y Flora Otún Quimbaya por el apoyo logístico. Este estudio fue financiado por The John D. and Catherine T. MacArthur Foundation y Wildlife Conservation Society.

LITERATURA CITADA

Altman J. 1974. Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour* 49: 227-267.

Ataroff M. 2001. Venezuela. En: Bosques Nublados del Neotrópico (eds. Kapelle M & Brown A), pp: 397-442. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. Instituto Nacional de Biodiversidad.

Braza F, Álvarez F & Azcárate T. 1981. Behavior of the red howler monkey (*Alouatta seniculus*) in the Llanos of Venezuela. *Primates* 22: 459-473.

Cant J & Temerin A. 1984. A conceptual approach to foraging adaptation in primates. En: Adaptations for Foraging in Nonhuman Primates (eds. Roodman P & Cant J), pp: 316-339. New York. Columbia University Press.

Cavelier J, Lizcano D & Pulido MT. 2001. Colombia. Bosques Nublados del Neotrópico (eds. Kapelle M & Brown A), pp: 443-496. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. Instituto Nacional de Biodiversidad.

Cuervo A, Barbosa C & De La Ossa J. 1986. Aspectos etológicos y ecológicos de primates con énfasis en *Alouatta seniculus* (Cebidae), de la región de Colosó, serranía de San Jacinto (Sucre), costa norte de Colombia. *Caldasia* 14: 709-741.

Estrada A, Solano S, Ortiz 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.

- Gaulin JC. & Gaulin C. 1982. Behavioral ecology of *Alouatta seniculus* in Andean cloud forest. *International Journal of Primatology* 3: 1-32.
- Giraldo J. 1990. Estudio fenológico de una comunidad vegetal en bosque nublado húmedo de la cordillera Occidental. *Cespedesia* 16-17:53-75.
- Giraldo P, Gómez-Posada C, Martínez J & Kattan G. 2007. Resource use and seed dispersal by red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in a Colombian Andean forest. *Neotropical Primates* 14: 55-65.
- Gómez-Posada C. 2006. Biología y estado de conservación. En: Plan de Conservación del Mono Aullador (*Alouatta seniculus*) en la Región del Sirap-EC y Valle del Cauca (eds. Valderrama C & Kattan G), pp: 13-40. Bogotá. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y Fundación EcoAndina/WCS Colombia.
- Gómez-Posada C, Martínez J, Giraldo P & Kattan G. 2007. Density, habitat use and ranging patterns of red howler monkeys in a Colombian Andean forest. *Neotropical Primates* 14: 2-10.
- Milton K. 1998. Physiological ecology of howlers (*Alouatta*): energetic and digestive considerations and comparison with the Colobinae. *International Journal of Primatology* 19: 513-548.
- Muñoz MC, Londoño GA, Rios MM & Kattan GH. 2007. Diet of the Cauca Guan: exploitation of a novel food source in times of scarcity. *Condor* 109: 842-852.
- Robinson JG. 1986. Seasonal variation in use of time and space by the wedge capuchin monkey, *Cebus olivaceus*: implications for foraging theory. *Smithsonian Contributions to Zoology* 431: 1-60.
- Soini P. 1992. Ecología del mono coto (*Alouatta seniculus*, Cebidae) en el río Pacaya, Reserva Nacional Pacaya-Saimiria, Perú. *Folia Amazonica* 4: 103-118.
- Santamaría M & Rylands AB. 2003. Ecología básica de un grupo de *Alouatta seniculus* en la Amazonia central-Brasil. En: *Primatología del Nuevo Mundo; Biología, Medicina, Manejo y Conservación* (eds. Pereira-Bengoa V, Nassar-Montoya F, Savage A), pp: 96-111. Bogotá. Centro de Primatología Araguatos.
- Stevenson P, Quiñones M & Ahumada J. 2000. Influence of fruit availability on ecological overlap among four Neotropical primates at Tinigua National Park, Colombia. *Biotropica* 32: 533-544.