DIETA DE UN GRUPO DE MARTEJAS (*Aotus griseimembra*) Y SU RELACIÓN CON LA DISPONIBILIDAD DE FRUTOS EN UN FRAGMENTO DE BOSQUE EN SAN JUAN DE CARARE, SANTANDER (COLOMBIA)

Maria Fernanda Lozano Frías

Director:

PhD. Andrés Link Ospina

Universidad de Los Andes

Fundación Proyecto Primate

UNIVERSIDAD EL BOSQUE

FACULTAD DE CIENCIAS

PROGRAMA DE BIOLOGÍA

BOGOTÁ D.C.

2021

Agradecimientos

A Andrés Link por permitirme hacer parte de la Fundación Proyecto Primates. A las niñas Laura, Angie, Darly y Valentina que hicieron que la estadía es San Juan fuera sumamente grata. A Gabriela Peña y Camilo Barreto por ser los mejores compañeros de campo y por su apoyo incondicional. A la comunidad de Bocas de Carare que nos acogió e hizo sentir como en casa, a Arnulfo Montoya por su ayuda en campo. Al Programa de Biología de la Universidad El Bosque por lo aportado en estos años de formación y a mi familia por ser indispensables siempre.

Nota de salvedad

"La Universidad El Bosque, no se hace responsable de los conceptos emitidos por el investigador en su trabajo, solo velará por el rigor científico, metodológico y ético de este en aras de la búsqueda de la verdad y la justicia"

Tabla de contenido

Resumen

Abstract

Introducción 1

Marco de referencia 3

Aotus griseimembra (Elliot, 1912) 3

Distribución 3

Ecología y hábitat 4

Conservación 5

Antecedentes 6

Pregunta de investigación 8

Justificación 9

Objetivos 10

Objetivo general 10

Objetivos específicos 10

Métodos 11

Área de estudio 11

Toma de datos 12

Dieta 13

Disponibilidad de frutos 14

Resultados 15

Dieta 15

Variación quincenal 16

Composición de la dieta 17

Disponibilidad de frutos 21

Relación entre la disponibilidad de frutos y la dieta 23

Discusión 23

Conclusiones 29

Referencias bibliográficas 29

Lista de figuras

Figura 1. *Distribución geográfica de A. griseimembra* 4

Figura 2. *Área de estudio. Hacienda San Juan de Carare, Santander, Colombia* 12

Figura 3. *Proporciones quincenales de los ítems incluidos en la dieta de las martejas y estimaciones de la productividad de frutos* 16

Figura 4. *(A) Curva de acumulación de especies y (B) curva de cobertura de muestras* 17

Figura 5. *(A) Principales especies de plantas que componen la dieta de A. griseimembra. (B) Número de visitas a cada especie de planta* 20

Figura 6. *Estimaciones de la productividad de frutos según la densidad de árboles frutales y su área basal en un fragmento de bosque en San Juan de Carare* 22

Lista de tablas

Tabla 1. *Especies consumidas (en porcentaje de tiempo) por A. griseimembra y el ítem que aprovechan de cada especie* 18

Tabla 2. *Correlaciones entre disponibilidad de frutos (según área basal y número de individuos) y los ítems de la dieta de un grupo familiar de martejas en San Juan de Carare, Santander, Colombia* 23

Resumen

El mono nocturno caribeño o marteja (*Aotus griseimembra*) se encuentra catalogado en peligro vulnerable (VU) de extinción por la UICN debido a la transformación y degradación de su hábitat, sin embargo, se conoce muy poco sobre su ecología y comportamiento alimenticio. En este estudio se describe la dieta de un grupo de martejas y la influencia de la disponibilidad de frutos de un fragmento de bosque húmedo tropical en Santander, desde agosto de 2019 a marzo de 2020. A partir de muestreos de animal focal, se encontró que los frutos fueron el principal recurso consumido (49,7%), seguido por artrópodos (21,1%), hojas y flores (aproximadamente 13% cada una). El consumo de vertebrados (0,9%) estuvo representado por la ingesta de ranas, siendo la primera vez que se registra para la especie. Se identificó el consumo de 26 especies de plantas de 15 familias. Las especies más representativas en la dieta fueron *Cecropia membranaceae*, *Ficus dendrocida*, *Faramea capillipes* y *Duguetia antioquensis* (consumo de flores en mayor proporción). No se encontró influencia de la disponibilidad de frutos en los tiempos de consumo, sin embargo, se observó que cuando las martejas se alimentaron en menor proporción de frutos, aumentó el consumo de artrópodos y flores. La flexibilidad en la dieta de las martejas les permite subsistir en hábitats fragmentados.

Palabras clave: Mono nocturno, dieta, consumo de ranas, mono caribeño, frugivoría

Abstract

The Caribbean night monkey or marteja (*Aotus griseimembra*) is listed as endangered vulnerable (VU) of extinction by the IUCN due to the transformation and degradation of its habitat, however, very little is known about its ecology and feeding behavior. This study describes the diet of a group of martees and the influence of the availability of fruits from a fragment of tropical humid forest in Santander, from August 2019 to March 2020. From focal animal samplings, it was found that fruits were the main resource consumed (49.7%), followed by arthropods (21.1%), leaves and flowers (approximately 13% each). The consumption of vertebrates (0.9%) was represented by the intake of frogs, being the first time it has been recorded for the species. The consumption of 26 plant species from 15 families was identified. The most representative species in the diet were *Cecropia membranaceae*, *Ficus dendrocida*, *Faramea capillipes* and *Duguetia antioquensis* (consumption of flowers in a higher proportion). No influence was found of the availability of fruits in the times of consumption, however, it was observed that when the martens were fed a lower proportion of fruits, the consumption of arthropods and flowers increased. The flexibility in the diet of the martens allows them to subsist in fragmented habitats.

Keywords: Night monkey, diet, frog consumption, caribbean monkey, frugivory

Introducción

Una de las principales amenazas para las poblaciones de primates en vida silvestre es la pérdida y fragmentación del hábitat (Haddad et al., 2015), factor que ocasiona la disminución del área apta para las especies, genera aislamiento, pérdida de conectividad, y además, reduce la diversidad y abundancia de los recursos alimenticios (Dagnachew, 2016). Sobrevivir en áreas fragmentadas depende de la flexibilidad de las estrategias ecológicas de cada especie ante los cambios de los recursos disponibles (Stevenson et al., 2015).

Colombia se considera el país con mayor riqueza de especies de *Aotus* spp. (APC, 2015), sin embargo, cuatro de las ocho especies presentes, se encuentran en peligro de extinción en la categoría de especies vulnerables (VU) de la UICN, debido a la rápida reducción de su hábitat natural por deforestación y establecimiento de cultivos (Link et al., 2021). Entre estas especies se encuentra el mono nocturno caribeño (*Aotus griseimembra*), que se distribuye también en Venezuela y habita bosques densos, fragmentados y abiertos (Henao-Díaz et al., 2020, Link et al., 2021).

Los monos nocturnos (género *Aotus*), son los únicos primates nocturnos de América (Donati y Borgognini-Tarli, 2006; Defler, 2010). Cumplen un importante papel como dispersores de semillas ya que su dieta se basa en frutos, y es complementada en menor proporción por hojas, flores y artrópodos (Kinzey, 1992; Defler, 2010; Castaño et al., 2010, Guzmán et al., 2016). El tiempo que invierten consumiendo ciertas especies y la preferencia, puede estar mediada por la producción de frutos del bosque (Fernandez-Duque y van der Heide, 2013), por ejemplo, en las poblaciones más australes de *Aotus* se ha observado que *Aotus azarae* consume más hojas que frutos en época seca (Fernandez-Duque y van der Heide, 2013) y *Aotus lemurinus* consume más hojas que otros *Aotus* de tierras bajas (Montilla et al, 2021).

Hasta el momento existen pocos estudios sobre la dieta de *A. griseimembra* y debido a la creciente presión y la acelerada tasa de fragmentación que presentan los ecosistemas donde habita, es importante que se realicen investigaciones sobre las necesidades de la especie y sus estrategias ecológicas en hábitats fragmentados (Defler, 2010; Link et al., 2021). Este conocimiento podría usarse para proponer planes de conservación con conocimiento científico riguroso. Partiendo de este hecho, el presente trabajo de investigación tuvo como objetivo describir la dieta de un grupo de *Aotus griseimembra* y la influencia de la disponibilidad de frutos de un fragmento de bosque húmedo tropical en San Juan de Carare, Santander, Colombia.

Marco de referencia

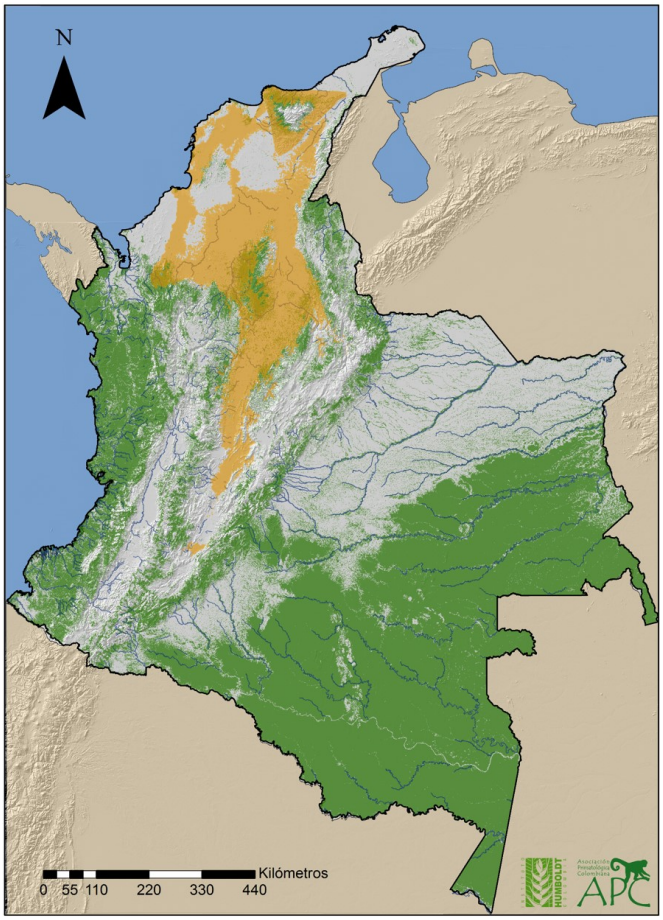
Aotus griseimembra (Elliot, 1912)

El mono nocturno caribeño o marteja, como se le conoce en Colombia, hace parte de los monos nocturnos del nuevo mundo. Este primate de tamaño pequeño se caracteriza por su pelaje relativamente corto, de coloración castaño en el dorso, amarillo en el vientre, y extremidades con dedos largos y delgados de color castaño claro con puntas discretamente oscuras (Hernández-Camacho y Cooper, 1976). La cabeza es pequeña con relación al cuerpo y se resaltan los ojos de gran tamaño con manchas blancas similares a cejas y bandas oscuras sobre la frente y coronilla, las orejas son poco visibles entre la densidad de pelaje. La cola es moderadamente larga, no es prensil y en los adultos se presenta una zona glandular representada por una mancha oscura en la región genital, sobre la base ventral de la cola (Dixon, 1982; Defler, 2010). No tienen dimorfismo sexual y el peso en los adultos varía entre 0,8 y 1,2 kg (Link et al., 2021).

Distribución

La distribución geográfica de *A. griseimembra* abarca los bosques de tierras bajas del medio y alto río Magdalena, los valles de los ríos Sinú, San Jorge y bajo Cauca al noroeste de Colombia. Se extiende hacia el norte, por las tierras bajas de la sierra de Santa Marta incluida una parte de la península de la Guajira y hacia el este, a través de la Sierra de Perijá hasta el lago de Maracaibo en Venezuela (Figura 1) (Hernández-Camacho y Cooper, 1976; Defler, 2010; Link et al., 2021). Es escasa la información de la distribución altitudinal de *A. griseimembra*. Puede abarcar desde el nivel del mar hasta los 1000msnm (Defler, 2007), pero se desconoce los límites de distribución con relación a los monos nocturnos andinos, *A. lemurinus* (Link et al, 2021).

Figura 1. *Distribución geográfica de A. griseimembra en Colombia*



Nota: fuente: Link, A., Roncancio-Duque, N., Abondano, D., Acero-Murcia, A.C., Acevedo-Garcés, Y.A., Agudelo, A., … Velásquez-Tibatá, J. (2017). Mapa de *Aotus griseimembra*. En Biomodelos. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Recuperado de: Asociación Primatológica Colombiana.

Ecología y hábitat

A. griseimembra habita en bosques densos, fragmentados y abiertos (Henao-Díaz et al., 2020). Pasan el día descansando en huecos de árboles, ocupan territorios superpuestos de 2 a 4 ha y son territoriales. Se alimentan principalmente de frutos y complementan su alimentación con artrópodos, hojas y flores (Montilla et al., 2021). Son primates monógamos y viven en grupos pequeños de dos a cuatro individuos, compuestos generalmente por una pareja de adultos (macho y

hembra) y su descendencia (un subadulto y un infante) (Dixson, 1982; Defler, 2010). El periodo de gestación tiene una duración de 133 días y tienen una cría por año (Hunter, 1979). Al nacer, el infante se transfiere al padre desde el primer o segundo día (Dixson, 1982) y es este quien se encarga, en gran medida, del transporte y cuidado, y solo se transfiere a la madre cuando va a ser amamantado (Dixson y Fleming, 1981; Defler, 2010). La pubertad, que inicia cerca a los 282 días y se completa aproximadamente 397 días después, se evidencia con el engrosamiento y oscurecimiento de un parche de pelo ubicado en la parte ventral de la cola. Lo anterior, representa el desarrollo de la zona glandular utilizada para marcaje, que puede ser un eficaz estímulo para interactuar socialmente. La madurez sexual completa no se alcanza hasta antes de los 18-24 meses (Dixon, 1982; Defler, 2010).

Conservación

La especie se encuentra catalogada en estado Vulnerable de extinción de acuerdo con la Resolución 192 del 10 de febrero de 2014 del Ministerio de Ambiente y Desarrollo, por la cual se establece el listado de especies silvestres amenazadas de la diversidad biológica colombiana, y por la IUCN. Su categoría de amenaza se da debido a la extensa pérdida de hábitat en su área de distribución, por causa de la deforestación, para el establecimiento de actividades humanas (como ganadería, agroindustrias y minería). Adicional a esto, la caza de subsistencia y el comercio de mascotas representan otra amenaza para las poblaciones silvestres (Link et al., 2021).

Se estima que el 17,2 % del rango de distribución de la especie se encuentra en áreas protegidas como el PNN Sierra nevada de Santa Marta, PNN Tayrona, SFF Ciénaga Gran de Santa Marta y otro tipo de áreas protegidas (Henao-Díaz et al., 2020; Link, et al., 2021).

Antecedentes

La mayoría de las investigaciones sobre *A. griseimembra* se centran en temas moleculares y celulares. Únicamente existen algunas notas de la historia natural (Defler, 2010). Respecto a la dieta, esta solo ha sido descrita por Montilla et al. (2021). En esta investigación, por medio de seguimientos nocturnos durante 17 meses, se registraron datos sobre la dieta mediante el muestreo por animal focal. Se identificó que se alimentaban de 16 especies de plantas agrupadas en 13 familias, y fueron las familias Moraceae Rubiaceae y Urticaceae y las especies *Ficus dendrosida*, *Cecropia membranacea* y *Faramea capillipes* en las que mayor tiempo invirtieron alimentándose. Los alimentos más consumidos fueron frutos, que representaron dos terceras partes del tiempo de consumo, luego artrópodos con aproximadamente 15% del tiempo de consumo, seguido de hojas y flores que presentaron un porcentaje similar de 8,1%.

Se ha reportado que el género *Aotus* es frugívoro, sin embargo, debido a su amplia distribución latitudinal y altitudinal, el consumo de diferentes alimentos puede verse afectado por la escasez de frutos (Fernandez-Duque, 2007). Fernandez-Duque y van der Heide (2013) calcularon, en un bosque de galería, la producción de alimentos por medio de la recolección de datos fenológicos y su relación con la alimentación, durante dos años. Encontraron que los cuatro grupos de monos estudiados de la especie *A. azarae* mostraron flexibilidad dietética, siendo los frutos el alimento más consumido durante la época seca del primer año y las hojas durante la época seca del segundo, pues en este último año hubo menos frutas disponibles.

Para dos grupos de *A. lemurinu*s en un fragmento de bosque andino con presencia de sombríos de café, Guzmán et al. (2016) identificaron el consumo de 19 especies de plantas, representadas en 14 familias, siendo las especies *Cecropi*a sp., *Citrus* sp. y *Myrcia* sp fuente importante de alimento, pero además, registraron el consumo de frutos de *P. integrifolia* y flores de *Erythrina poepiggiana*,

especies usadas en las plantaciones de sombríos de café. Los frutos fueron el alimento que más consumieron, seguido por flores, hojas, y en menor proporción insectos.

Pregunta de investigación

¿Cómo está compuesta la dieta de un grupo de *Aotus griseimembra*? ¿Sus porcentajes de consumo pueden verse influenciados por la productividad de frutos en un fragmento de bosque húmedo tropical en San Juan de Carare, Santander, Colombia?

Justificación

Igual que otras especies de primates presentes en Colombia, los monos nocturnos sufren las presiones de la pérdida y fragmentación de su hábitat natural por causa de actividades antrópicas, desencadenando el declive de su población y localizando a algunas especies, como *A. griseimembra* en peligro vulnerable de extinción. Esto sumado a que los estudios sobre su ecología, comportamiento, influencia de factores abióticos como la temperatura y ciclos lunares son escasos, hace que la conservación de las especies sea sumamente difícil.

Debido a que Colombia cuenta con la mayor riqueza de monos nocturnos, existe la necesidad de estudiar y aportar conocimientos científicos, además a medida que continúe la perdida de bosques, es indispensable monitorear estas especies de cerca, con el fin de desarrollar planes de conservación adecuados.

Objetivos

Objetivo general

Describir la dieta de un grupo de *Aotus griseimembra* y la influencia de la disponibilidad de frutos sobre su dieta en un fragmento de bosque húmedo tropical en San Juan de Carare, Santander, Colombia.

Objetivos específicos

- Describir la composición de los ítems alimenticios incorporados en la dieta de un grupo de *A. griseimembra.*
- Cuantificar los tiempos de consumo invertidos en las especies que componen la dieta de *A. griseimembra.*
- Cuantificar la disponibilidad de frutos en un fragmento de bosque húmedo tropical en San Juan de Carare, Santander.
- Identificar la relación entre la disponibilidad de frutos y los tiempos de alimentación de los distintos componentes de la dieta de un grupo de *A. griseimembra.*

Métodos

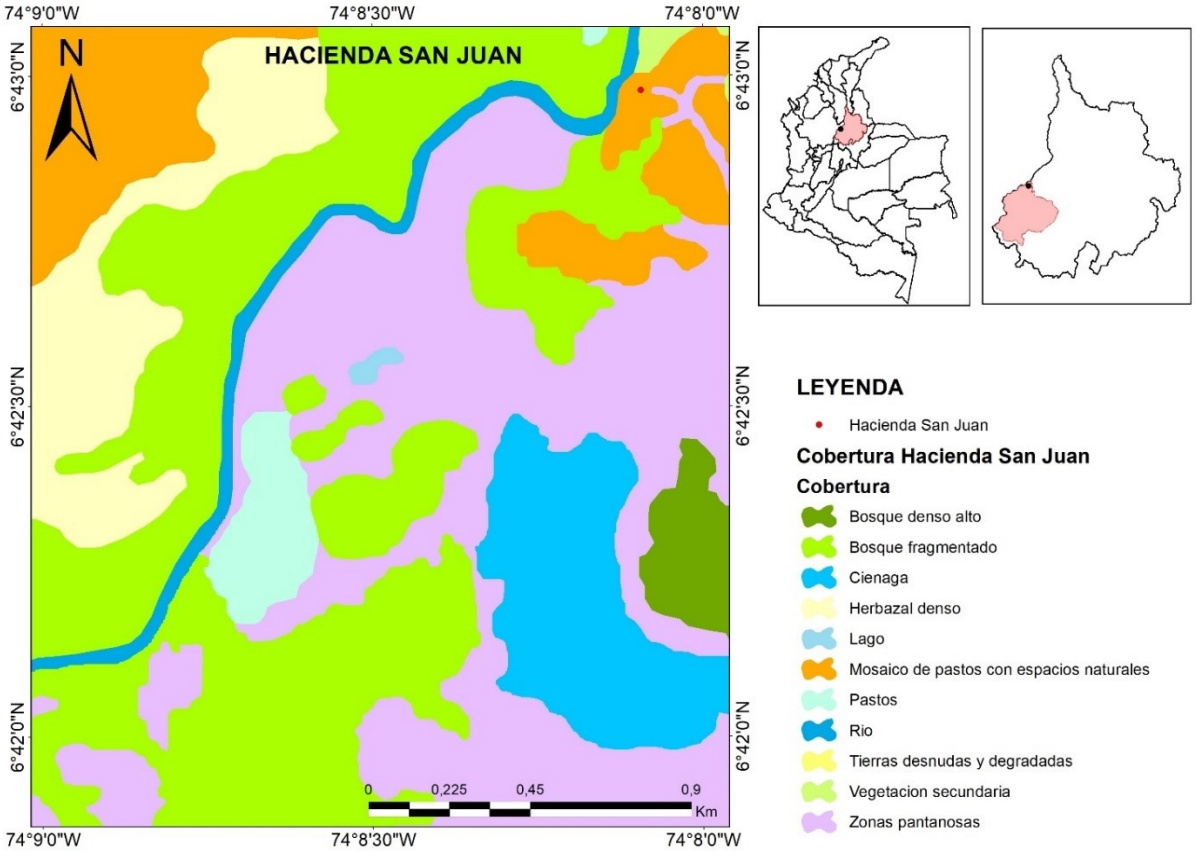
Área de estudio

El estudio se desarrolló en un fragmento de bosque de aproximadamente 30 hectáreas, ubicado en la Hacienda San Juan de Carare en el municipio de Cimitarra, Santander, Colombia (6º 42’ 58.20" N y 74º 08’ 02.71" O) a una altura promedio de 92 msnm (Figura 1). Esta localidad, se sitúa en el valle del río Magdalena, entre las cordilleras Central y Oriental y corresponde a, una finca ganadera conformada por una matriz de pastizales destinados a la ganadería, sabanas inundables y fragmentos de bosque con diferentes tamaños.

Las condiciones bioclimáticas de la zona de estudio se caracterizan por presentar una temperatura que varía entre 24 y 34°C, humedad relativa del 80% y una precipitación anual que varía entre 2500 y 3500 mm, con un régimen de lluvias bimodal, con dos periodos de altas lluvias, el primero entre marzo y mayo y el segundo entre septiembre y noviembre; y dos periodos de bajas lluvias entre diciembre y febrero, y junio y agosto.
Los bosques del área de estudio se ubican en la categoría de zona de vida de Bosque Húmedo Tropical (Bh-T) según la clasificación de Holdridge (1967).

El fragmento de estudio es estacionalmente inundable ya que durante la temporada de altas lluvias se acumulan grandes cantidades de agua provenientes de los afluentes del Río Magdalena (que se encuentra aproximadamente a 4 km), el caño San Juan (con el cual limita al este) y el Río Carare, lo que desencadena periodos de inundación que varían desde unos pocos días a varias semanas.

Figura 2. *Área de estudio. Hacienda San Juan de Carare, Santander, Colombia*



Toma de datos

El periodo de estudio comprendió entre agosto de 2019 y marzo de 2020, en donde se empleó la metodología de monitoreos nocturnos por medio de seguimientos directos a un grupo de *A. griseimembra* conformado por dos adultos (un macho y una hembra), y una hembra subadulta, previamente habituados. Con ayuda de binoculares (Nikon Monarch 10x42) y linternas forradas con papel celofán para minimizar los efectos de la luz hacia las martejas, se realizaron seguimientos durante cinco noches a la semana entre las 6:00 p.m. y las 6:00 a.m.

El seguimiento se basó en el método de animal focal (Altmann, 1974), que consistió en elegir un individuo adulto o subadulto del grupo familiar y se centraron las observaciones en él durante 20 minutos. Los muestreos de animal focal se rotaron entre los adultos parentales y el subadulto para

obtener un muestreo similar de cada miembro del grupo. Para cada focal se tomaron registros instantáneos cada dos minutos de la actividad que estaba realizando el individuo.

Dieta

Para describir la dieta y el comportamiento de alimentación, se clasificaron todos los registros instantáneos en los cuales se estaban alimentando los individuos focales en los ítems: frutos, artrópodos, hojas, flores, vertebrados y otros para alimentos diferentes a los previamente establecidos. Posteriormente, se determinaron los porcentajes de consumo general y quincenal de cada ítem.

$$\textit{Porcentaje de consumo ítem} = (n_i / N) * 100$$

Donde n_i corresponde número de veces que se repite cada uno de los ítems y N a la sumatoria de todas las actividades de alimentación.

Además de los eventos de alimentación registrados a través del protocolo de animal focal, también se registraron datos *ad libitum* de alimentación. En ambos casos se tomó registro de la hora de inicio del evento, la hora final y el alimento consumido. Cuando el individuo se alimentó de un ítem vegetal, se anotó la parte de la planta que consumió, se tomaron datos de la circunferencia a la altura del pecho (CAP) y de la ubicación del árbol por medio de un GPS (Garmin GPSMAP 64sx), posteriormente se marcó con cinta flagging y una placa metálica con un respectivo código (#AG). Finalmente, se colectaron muestras botánicas para su respectiva determinación con ayuda de la clave taxonómica de Gentry (1993) y del Magdalena Medio (Idárraga, 2016). A partir de estos eventos se determinó la composición de la dieta y el porcentaje de consumo total de cada especie o morfo especie, de la siguiente manera:

$$Porcentaje\ de\ consumo\ especie = (n_i / N) * 100$$

Donde n_i corresponde al tiempo de consumo de cada especie y N a la sumatoria de todo el tiempo invertido en alimentación.

Se calculó dentro de cada especie de planta en que proporción están usando los frutos, hojas y flores con el fin de identificar que parte de la especie es la que más aprovechan. También se cuantificó la cantidad de veces que las martejas visitaron cada especie y se calculó el índice de Simpson para determinar la diversidad de plantas que hacen parte de la dieta.

$$\lambda = \sum pi^2$$

Donde: λ= índice de Simpson, y pi= representa la abundancia proporcional de la especie i, en este estudio fue tomado como el número total de eventos de alimentación de cada especie de planta.

Adicionalmente se realizó una curva de acumulación de especies y de cobertura de muestreo por el método de rarefacción extrapolado a 1100 puntos utilizando el paquete iNEXT de R Studio.

Los porcentajes de consumo quincenal se transformaron por medio de la función arcoseno (arcsen) para hacer el ajuste con la prueba de normalidad Shapiro-Wilk.

Disponibilidad de frutos

Para estimar la disponibilidad de frutos se utilizó una simplificación de la metodología de transectos fenológicos descrita por Stevenson (2004). Quincenalmente se recorrieron cuatro transectos con una longitud total de 1420 m, en los cuales se identificaron los árboles en fructificación a partir de la presencia de frutos o flores en el suelo de transecto. Para cada árbol identificado en fructificación se verificó que sus copas se encontraran por encima de la trocha, se registró su especie o morfoespecie y su ubicación, además, se midió el CAP y la distancia perpendicular al transecto.

La disponibilidad de frutos se estimó de dos maneras: (1) el número de árboles en fructificación por hectárea (No de individuos ha^{-1}), que corresponde al total de individuos registrados en fructificación por quincena sobre el área de muestreo de la fenología (AMF), que se calculó como dos veces las distancia perpendicular promedio de los árboles al transecto y la longitud total de los transectos, así: [$AMF = 2DPT * LT$] donde DPT es la distancia promedio de los árboles en fructificación al transecto y LT es la longitud total de los transectos; y (2) la sumatoria del área basal de los árboles en fructificación por hectárea (m^2 ha^{-1}). El área basal fue estimada asumiendo que los periodos de fructificación de un árbol tienen una distribución triangular de acuerdo a una distribución normal, es decir, tienden a presentar un pico de productividad hacia la mitad de su periodo productivo, por lo tanto, cuando un individuo se registró en fructificación durante varias quincenas seguidas la productividad se repartió entre estos periodos, asignándole (a cada periodo) un coeficiente derivado del triángulo de pascal que se multiplicó por su valor de área basal. Este resultado representó la disponibilidad que aporta ese árbol durante una quincena particular.

La relación entre la disponibilidad de frutos quincenal y el tiempo de consumo de los ítems, fue determinada por medio de una correlación de Pearson ya que los datos cumplieron con los supuestos de normalidad. Todos los análisis se realizaron en la plataforma R Studio versión 4.0.5

Resultados

Dieta

Para el grupo de martejas estudiado la actividad de alimentación se registró en 240 focales y abarcó un total de 2438 minutos, entre agosto de 2019 y marzo de 2020. Los frutos fueron el ítem en el cual invirtieron más tiempo con 49,7% de consumo, seguido por artrópodos con 21,1%, flores con 13,8%, hojas con 12,2% (91% correspondiente a hojas nuevas y 8% a hojas maduras), el ítem

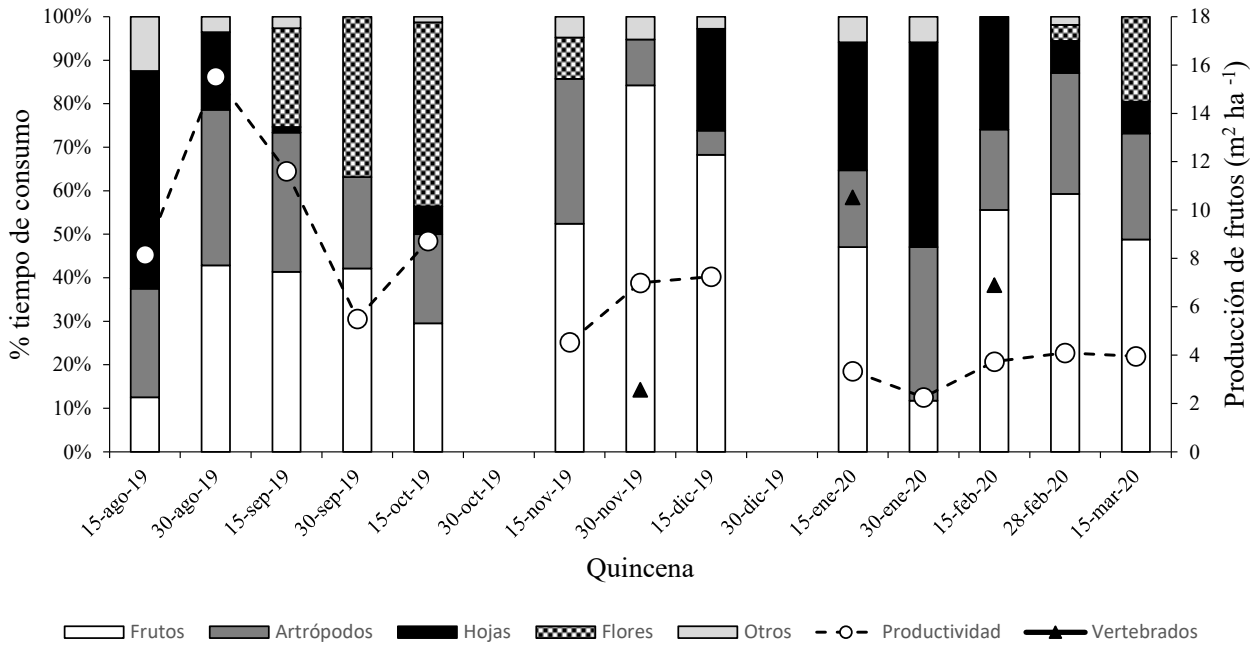
"otros" que incluía ramas, tallos y alimentos no identificados, con 2,4% y por último vertebrados con 0,9%.

Variación quincenal

En el patrón alimenticio quincenal el consumo de frutos fue el ítem principal. Sin embargo, para las quincenas del 15 de agosto y 30 de enero las hojas fueron consumidas en mayor proporción que los frutos, y para la quincena del 15 de octubre las flores abarcaron el mayor porcentaje de consumo (Figura 3).

Durante el tiempo de estudio se observó que cuando el consumo de frutos disminuía, aumentaba el de artrópodos (rpearson=-0,56; $p<0,05$; N=13) y flores (rpearson=-0,93; $p<0,01$; N=13). (Figura 3).

Figura 3. *Proporciones quincenales de los ítems incluidos en la dieta de las martejas y estimaciones de la productividad de frutos*

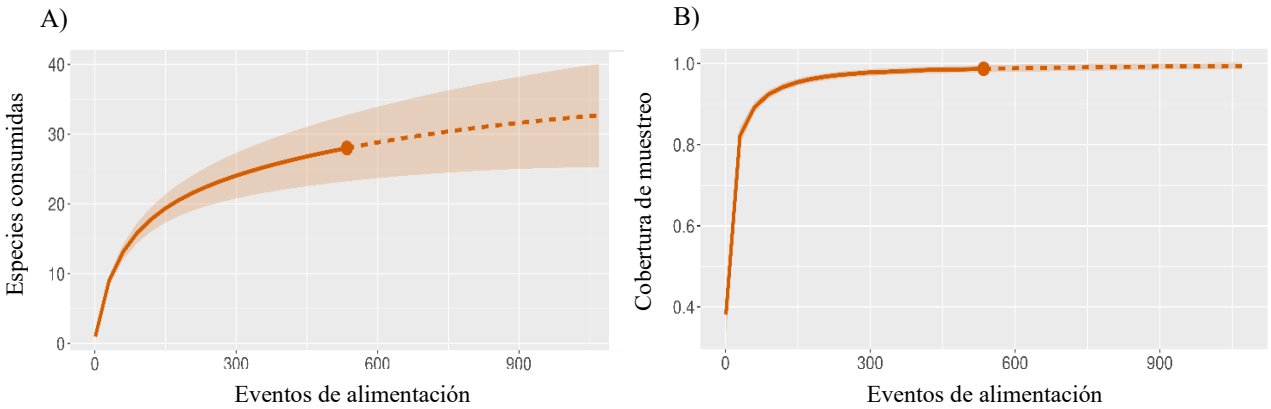


Composición de la dieta

La dieta de las martejas estuvo compuesta principalmente por plantas, de estas aprovecharon sus hojas, flores y frutos y en algunas ocasiones las ramas y tallos (Tabla 1). Así mismo, su dieta fue complementada con el consumo de artrópodos y en tres oportunidades se logró observar que se alimentaban de anfibios (rana), los cuales se consumieron en su totalidad y no fue posible una determinación.

Se registró el consumo de 26 especies de plantas que corresponden a 15 familias. La curva de acumulación de especies extrapolada sugiere, que, es posible aumentar sutilmente el número de especies a partir de la determinación de las plantas que no están identificadas o de mayor tiempo de muestreo, ya que presenta un comportamiento casi asintótico. La cobertura de muestreo se estimó en 98% lo que lo que indica una buena representatividad del muestreo (Figura 4).

Figura 4. *(A) Curva de acumulación de especies y (B) curva de cobertura de muestras (orden q=0). La línea contínua indica interpolación y la línea punteada indica extrapolación a 1100 eventos. La sombra muestra el intervalo de confianza del 95%.*



Las familias más importantes en la dieta de las martejas fueron Urticaceae (24,3%), Moraceae (18,4%) y Rubiaceae (10,3%), que suman más del 50% del tiempo de consumo, les sigue Annonaceae en la que emplearon el 4,6% y para el resto de las familias invirtieron individualmente menos del 2% del tiempo alimentándose (Figura 5). Para el 16,4% del tiempo invertido en

alimentación no se logró identificar la especie de planta consumida, debido a que la mayoría de estos eventos ocurrieron en el dosel, donde los monos se alimentaron de hojas u otras partes de la planta y se presentó gran dificultad para determinar el árbol o liana parental.

Respecto a la cantidad de especies, la familia más representativa fue Rubiaceae con cinco especies y Moraceae, Fabaceae y Annonaceae, con tres especies cada una. Casi la mitad del tiempo total de consumo de la dieta (46,1%) estuvo representado por cuatro especies, estas fueron *Cecropia membranacea* con 24,3%, *Ficus dendrocida* con 13%, *Faramea capillipes* con 4,4% y *Duguetia antioquensis* con 4,4% en esta última, la mayor parte del consumo fue de flores (Figura 5A; Tabla 1).

En cuanto al consumo únicamente de frutos, las familias más consumidas concuerdan con las familias más importantes de la dieta en general. En hojas, las familias Rubiaceae, Salicaceae y Fabaceae (i.e., género *Zygia*) fueron las más consumidas. Las flores de las familias Annonaceae, Piperaceae y Rubiaceae (e.g., *Genipa americana*) fueron las principales.

Debido a la complejidad de determinación de los artrópodos que consumían las martejas, únicamente se logró identificar la familia Cicadidae, en la que invirtieron el 3% del tiempo de alimentación. El resto de eventos estuvo representado por el consumo de libélulas (Odonata), orugas, mariposas y polillas (Lepidoptera) y demás artrópodos no identificados.

Tabla 1. *Especies consumidas (en porcentaje de tiempo) por A. griseimembra y el ítem que aprovechan de cada especie.* FR=Frutos, FL=Flores, HO=Hojas

Familia	**Especie**	**Porcentaje de tiempo**	**Ítem consumido (%)**		
			FR	**FL**	**HO**
Anacardiaceae	*Spondias mombin*	1,1	95,5	-	4,8
Annonaceae	*Duguetia antioquensis*	4,4	18,7	80,2	1,1

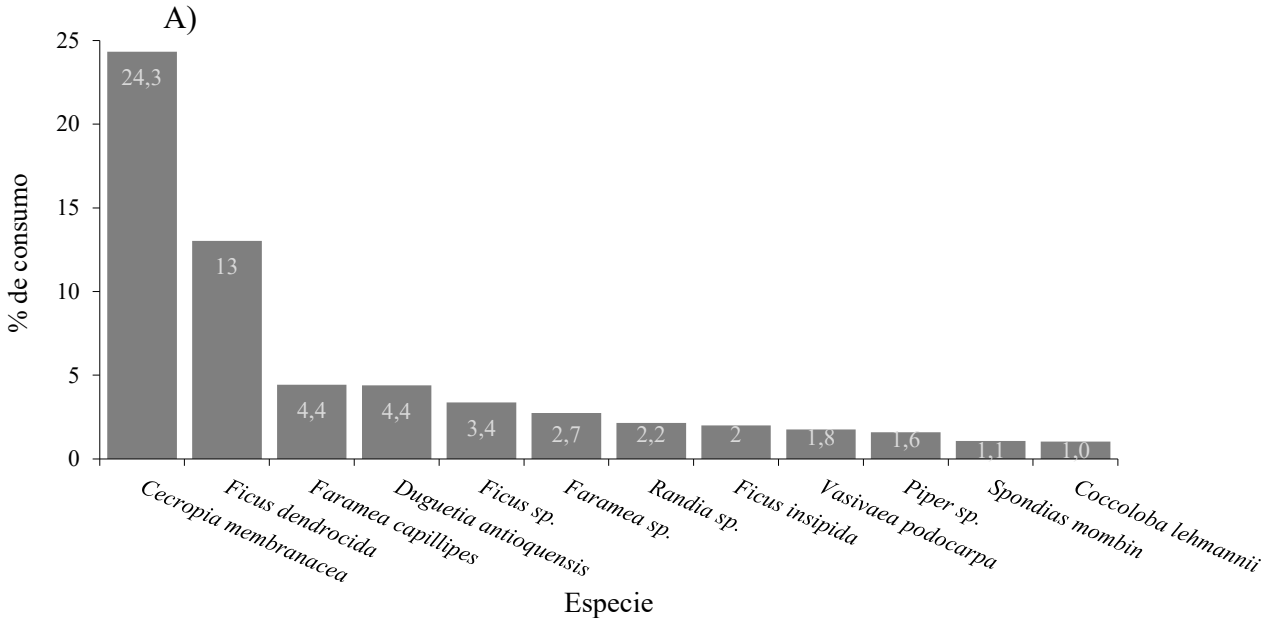
	Duguetia colombiana	0,1	-	100	-
	Xylopia amazonica	0,1	-	64,3	35,7
Bignoniaceae	*Crescentia cujete*	0,1	15,8	-	84,2
Cicadidae		3			
Fabaceae	*Machaerium capote*	0,5	10	46,7	43,2
	Zygia inaequalis	0,1	-	-	100
	Zygia sp	0,2	66,9	-	33,1
Lauraceae	*Nectandra sp*	0,02	-	-	100
Loganiaceae	*Strychnos sp.*	0,01	-	-	100
Malvaceae	*Luehea sp.*	0,05	-	-	100
	Vasivaea podocarpa	1,8	100	-	-
Meliaceae	*Guarea guidonia*	0,3	98,4	-	1,6
Moraceae	*Ficus dendrocida*	13	100	-	-
	Ficus insipida	2	100	-	-
	Ficus sp.	3,4	93,3	-	6,7
Myrtaceae	*Eugenia sp.*	0,2	100	-	-
Piperaceae	*Piper sp.*	1,6	17,3	65,6	17,1
Polygonaceae	*Coccoloba lehmannii*	1	100	-	-
Rubiaceae	*Faramea capillipes*	4,4	73,2	20,4	6,4
	Faramea sp.	2,7	98,5	-	1,5
	Genipa americana	0,8	-	90,5	9,5
	Psychotria sp.	0,3	28,9	-	71,1
	Randia sp.	2,2	-	100	-
Salicaceae	*Casearia sp.*	0,6	84	-	15,1

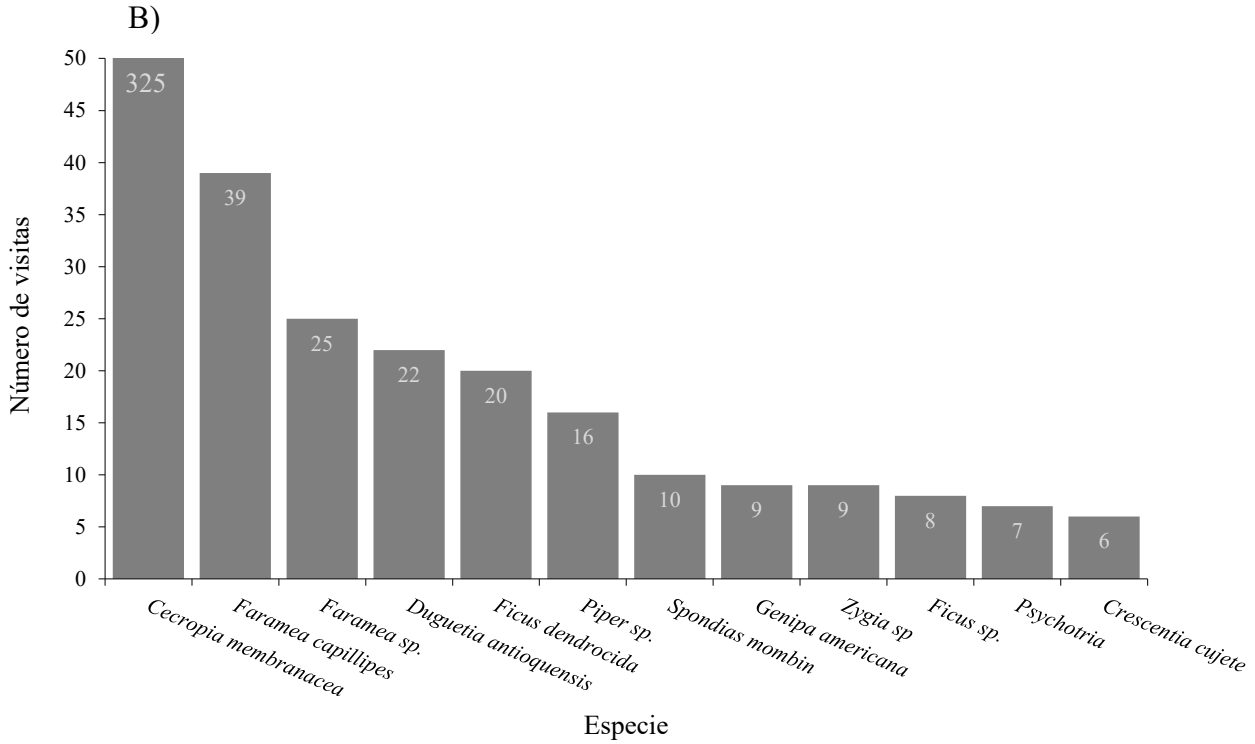
Urticaceae	*Cecropia membranacea*	24,3	99,9	-	0,1
Plantas no determinadas		16,4			
Artrópodos no determinados		10,7			
Vertebrados no determinados		0,2			
Otros		3,3			
Total		100			

C. membranaceae fue la especie más visitada por las martejas, con un total de 325, seguida por *F. capillipes* con 39, *Faramea sp*. con 25, *D. antioquensis* con 22, *F. dendrocida* con 20 y *Piper sp*. con 16, el resto de las especies recibieron menos de 10 visitas cada una (Figura 5B).

Figura 5. *(A) Principales especies de plantas que componen la dieta de A. griseimembra.*

(B) Número de visitas a cada especie de planta





A pesar de que *F. capillipes* y *Faramea sp.* fueron la tercera y sexta especie, respectivamente, en las cuales las martejas invirtieron más tiempo de consumo, fueron la segunda y tercera más visitadas, por encima de *F. dendrocida* (una de las especies más consumidas) (Figura 5). Un caso similar ocurre con *Piper sp*., pues el tiempo invertido fue apenas del 1,6% tuvo una frecuencia de visitas de 16 veces (cuatro veces menos que *F. dendrocida*).

El índice de Simpson indicó una dominancia de 0,38, siendo *C. membranaceae* la especie con mayor *pi* (*pi* =0,60), y una diversidad relativamente alta de 0,62 al estar más cercano al valor de 1.

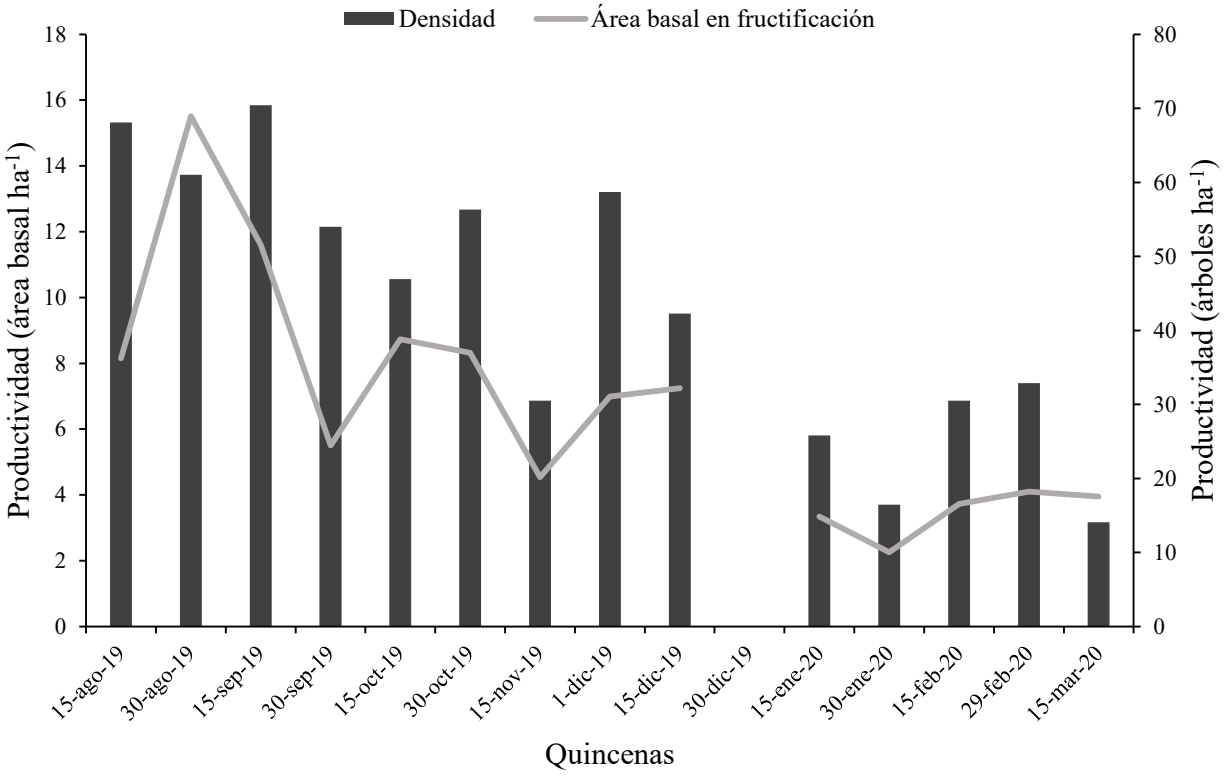
Disponibilidad de frutos

El muestreo fenológico se realizó quincenalmente a través de cuatro transectos que sumaron un total de 1420 metros, en donde se registraron 259 árboles en fructificación agrupados en 22 especies, con una distancia promedio perpendicular al transecto de 1,5m. Por medio de 14 muestreos quincenales se estimó un valor de densidad promedio de árboles frutales en fructificación o floración de 43,6 ± 18,6 individuos ha^{-1} y un área basal total promedio de árboles en fructificación de 6,7 ± 3,6m^2 ha^{-1}.

Estos dos indicadores utilizados para estimar la productividad de frutos se correlacionaron positivamente (r de Pearson = 0,795, $P<0,01$)

Las especies más representativas a nivel de frecuencia de aparición quincenal fueron *Faramea capillipes*, *Spondias mombin* y *Genipa americana*. La distribución temporal de productividad de frutos muestra un pico marcado para los meses de agosto, donde es mayor el área basal, y septiembre que presentó más individuos, pero menos productivos. Los meses de menor productividad se presentaron en enero y marzo (Figura 6).

Figura 6. *Estimaciones de la productividad de frutos según la densidad de árboles frutales y su área basal en un fragmento de bosque en San Juan de Carare*



Relación entre la disponibilidad de frutos y la dieta

No se encontró una relación significativa entre la variación quincenal de la disponibilidad de frutos (ni de los árboles en fructificación por hectárea, ni del área basal de los árboles en fructificación) y la variación de los componentes de la dieta (Tabla2). No se calculó el ítem vertebrados debido a que el número de registros no fue suficientemente representativo por causa del consumo esporádico.

Tabla 2. *Correlaciones entre disponibilidad de frutos (según área basal y número de individuos) y los ítems de la dieta de un grupo familiar de martejas en San Juan de Carare, Santander, Colombia*

Ítems alimenticios	Productividad (Área basal)		No Individuos produciendo	
	$R_{Pearson}$	p	$R_{Pearson}$	p
Frutos	-0,08	0,80	-0,09	0,77
Artrópodos	0,35	0,24	0,11	0,72
Hojas	-0,30	0,39	-0,12	0,73
Flores	0,30	0,56	0,24	0,65
Otros	-0,38	0,25	-0,26	0,44

Discusión

Al igual que el comportamiento alimenticio descrito en otros estudios de *Aotus* spp. (*A. vociferans*: Puertas et al., 1992; *A. lemurinus*: Castaño et al., 2010, Guzmán et al., 2016, Montilla et al., 2021; Bustamante-Manrique et al., 2021; *A. azarae*: Fernandez-Duque y van der Heide, 2013), se evidenció que la dieta en este estudio de *A. griseimembra* es principalmente frugívora. Como familia más relevante respecto al tiempo invertido en el consumo de frutos, se encuentra Urticaceae, que también ha sido registrada en la dieta de monos nocturnos de montaña y de tierras bajas (*A. lemurinu*s y *A. nigriceps*, respectivamente), siendo el género *Cecropia* el más utilizado (Helenbrook, 2019; Montilla et al., 2021). Las infrutescencias del género *Cecropia* han desarrollado un papel importante en la alimentación de diferentes vertebrados como aves, murciélagos, monos, entre otros, sin embargo, su contenido de nutrientes es relativamente bajo (Wendeln, 2000) debido a

que, contiene una fracción del 25% que es hidrosoluble, compuesta por azúcares (C6 y C12) y aminoácidos, derivados del perianto, pero contrario a otras plantas pioneras neotropicales, carece de una pulpa acuosa y azucarada, en cambio es rico en fibra y semillas, y pobre en energía bruta y lípidos (Herbst, 1986; Fleming y Williams, 1990). En los murciélagos frugívoros se ha propuesto que la ingesta de grandes cantidades de infrutescencias compensa el contenido relativamente bajo de nutrientes (Lobova et al., 2003; Charles-Dominique, 1986). En las martejas podría estar ocurriendo este mismo comportamiento debido a que se encontró que *C. membranacea* fue la especie a la que más visitaron, y de la que más consumieron. Esta especie es muy abundante en bordes de bosque, zonas riparias y zonas de regeneración, como es el caso de los fragmentos de estudio.

Moraceae, fue la segunda familia en la cual las martejas invirtieron más tiempo alimentándose, representada por el consumo del género *Ficus* que ha sido considerado extremadamente importante en la dieta de los monos nocturnos (Puertas et al., 1992; Fernandez-Duque, 2007; 2013; Castaño et al., 2010), de otros primates y frugívoros neotropicales (Milton, 1991; Shanahan, 2001; Serio-Silva et al., 2002; Urquiza-Haas, 2008; Parr et al., 2011), hasta el punto de ser sugerido como un elemento clave en los bosque tropicales (Nason et al., 1998; Terborgh, 1986). Las especies de *Ficus* presentan asincronía intraespecífica en la producción de frutos durante todo el año, generando una sobreabundancia de alimento (Milton, 1991; Parr et al., 2011). Aunque para este género se han reportado valores nutricionales altos en comparación con otros frutos (Wendeln, 2000), también se ha sugerido que tienen una baja calidad nutricional (Leighton, 1993; Serio-Silva et al, 2002). De cualquier modo, la ingesta de frutos de *Ficus* spp., que están compuestos, en general, por 77% de agua, pulpa y semillas, con aproximadamente un tercio de componentes digeribles, proporcionan principalmente carbohidratos, lípidos, proteínas (una fracción aportada por materia animal),

minerales (i.e. calcio y fósforo) y algunos aminoácidos (e.g. leucina, lisina, valina) cuando se combinan diferentes especies o con la ingesta de grandes cantidades de pulpa (Wendeln, 2000; Serio-Silva et al, 2002; Urquiza-Haas, 2008). Las martejas invirtieron el 2,07% del tiempo alimentándose de *F. insipida*, de acuerdo a Wendeln (2000), esta podría ser una fuente de alimento más valiosa (en comparación con otras 14 especies de *Ficus*) ya que contiene altos valores de proteína, la mayoría de los aminoácidos esenciales y varios minerales. Por otra parte, se ha propuesto que los monos aulladores probablemente seleccionan los árboles de *Ficus* en su dieta para satisfacer su necesidad de agua (Nagy y Milton, 1979; Urquiza-Haas, 2008).

La familia Rubiaceae presenta una distribución cosmopolita con mayor diversidad de especies en áreas tropicales o subtropicales (Timilehin et al., 2017). Esta familia es dispersada tanto por primates grandes como los Atelinae, que consumen plantas con cáscaras indehiscentes duras como los frutos de *Genipa* (Arroyo-Rodríguez et al., 2015; Chaves et al., 2015), como por frugívoros más pequeños que pueden ser aves, murciélagos y otros primates como monos nocturnos (Montilla et al., 2021) y lémures (Atsalis, 1998) que aprovechan los frutos más pequeños de *Faramea* y *Psychotria*, por ejemplo (Albert-Daviaud et al., 2018). En este estudio, Rubiaceae fue la familia más representativa respecto al número de especies consumidas por las martejas, de las cuales aprovechan sus frutos, hojas y flores. El género *Faramea*, que fue el principal de esta familia con relación al consumo de frutos, presenta una pulpa compuesta predominantemente por carbohidratos (Schupp, 1988).

Como se pudo evidenciar, las martejas visitaron *Faramea* más veces en comparación con otras especies en las que invirtieron más tiempo. Esto podría deberse a la abundancia de alimento que ofrecen las especies clave y de gran porte como los *Ficus*, donde las martejas pueden pasar gran parte del tiempo consumiendo, mientras que en especies más pequeñas de *Faramea* o *Piper*

probablemente no encuentran la misma abundancia por eso invierten menos tiempo, pero las visitas pueden ser iguales o superiores (Nason et al., 1998).

Es posible que las martejas inviertan la mayor cantidad de su tiempo en especies de frutos que no sean las más nutritivas, sin embargo, la disponibilidad permanente de *F. dendrocida* y *C. membranacea* les ofrece la oportunidad de usarlos de manera intensiva y probablemente satisfacer sus necesidades básicas de nutrientes (Serio-Silva et al, 2002)

Esto nos lleva a considerar que así los mayores porcentajes de consumo se hayan concentrado en tres o cuatro especies, los resultados del índice de Simpson que indican diversidad en el consumo vegetal y la cantidad de visitas, sugieren que la variedad es supremamente importante y abren cuestionamientos sobre si el consumo de las especies en las que invierten más tiempo es por preferencia o por disponibilidad. Helenbrook (2019), por ejemplo, plantea que el consumo de *Cecropia* "podría tener poco que ver con la preferencia sino más bien con la disponibilidad de esta especie en bosques secundarios"

Las martejas complementaron su dieta con el consumo de artrópodos, estos aportan un importante contenido de proteínas, grasas y minerales (Kouřimská y Adámková, 2016). A pesar de que estos aportes dependen del tipo de insecto, su etapa de desarrollo, el ecosistema y el clima en el que habitan (Bukkens, 1997; Ramos-Elorduy, 2008), por lo regular, son ricos en nutrientes. Es el caso de las orugas, por ejemplo, las pertenecientes a la familia Saturniidae (Lepidoptera) demostraron ser una fuente rica en lisina (Bukkens, 1997), además, otros insectos también se han reportado ricos en aminoácidos esenciales como treonina y triptófano (Sogbesan and Ugwumba, 2008; Oibiokpa, 2018). Se ha registrado que las larvas o pupas presentan un contenido más alto de grasa en comparación con los adultos y que las orugas pertenecen a los insectos con mayor contenido de grasa (Xiaoming et al., 2010; Tzompa-Sosa et al., 2016). Ramos-Elorduy et al. (1997),

determinaron 60% de proteína (en materia seca) en la composición química de una chicharra (*Proarna sp*.).

El ítem vertebrados estuvo representado por el consumo de ranas, siendo la primera vez que se reporta el consumo de anfibios para la especie. Es posible que haya sido un consumo ocasional, sin embargo, en otras especies del género como *A. nancymaae* se reportó el intento de capturar una rana arborícola, además del consumo de lagartijas y geckos (Wolovich, 2010). Este consumo puede aportar a la dieta una buena fuente de proteínas, aminoácidos esenciales y grasas (Domínguez, 2019).

Aunque no se encontró una correlación significativa entre el consumo de algún ítem de la dieta y la productividad, se halló una correlación negativa significativa entre el consumo de frutos e ítems complementarios, que permitió observar que en las quincenas en las cuales las martejas consumieron menos frutos aumentó el consumo de artrópodos y flores (Figura 3), esto podría ser una respuesta a la necesidad de satisfacer las demandas energéticas. En general, las flores aportan un menor contenido de energía, pero mayor de proteínas en comparación con los frutos. Algo similar ocurre con las hojas pues contienen menos carbohidratos que los frutos e incluso que las flores, pero más proteínas sobre todo en las hojas jóvenes (Milton 1981; 1993), estas últimas, además, contienen menos fibra y compuestos secundarios que las hojas maduras, por lo tanto presentan mayor digestibilidad (Julliot y Sabatier, 1993).

Contrario a lo hallado en este estudio, Fernandez-Duque y van der Heide (2013) encontraron relación entre la disponibilidad de recursos y el tiempo invertido en el consumo de los ítems de la

dieta de los monos nocturnos. Reportaron (en un bosque subtropical) un aumento en el consumo de hojas durante la temporada seca. Este comportamiento puede ser una respuesta de supervivencia de los individuos, influenciada por la estacionalidad de la distribución austral de la especie *A. azarae,* para compensar la escasez de frutos con el consumo de otros ítems disponibles, como se ha propuesto para otros primates (Stevenson, et al., 2000).

Puede ser por este mismo motivo que el consumo de hojas por parte de *A. griseimembra* fue menor al reportado en otras investigaciones con especies del género (Giménez y Fernandez-Duque, E. 2003). Ciertamente, el agua es uno de los factores determinantes en la formación de frutos (Varallyay, 2008; Kennedy, 1993) y en los bosques húmedos más cercanos a la línea ecuatorial como San Juan de Carare, el agua no parece ser un factor limitante pues se ha reportado presencia de frutos durante todo el año (Beltrán y Link, 2010), contrario a lo que ocurre en latitudes más altas como en los bosques subtropicales donde la producción de frutos depende del agua absorbida por la planta en la época de lluvia (Fernandez-Duque y van der Heide 2013).

Uno de los factores por los que probablemente no se encontró relación entre la disponibilidad de frutos y los tiempos de alimentación se puede deber a que en algunas ocasiones el uso del área basal para estimar la disponibilidad de frutos puede sobrestimar la producción de árboles (Stevenson, 2004). Además, la fenología únicamente representó el 62,3% de las plantas de la dieta.

La flexibilidad que muestra el grupo de estudio de martejas, en el consumo de diferentes ítems incorporados a su dieta, puede ser uno de los motivos por los cuales logran subsistir en hábitats fragmentados. Otros grupos de monos nocturnos han mostrado cambios es su comportamiento alimenticio, por ejemplo, para *A. lemurinus*, se reportó el consumo de frutos de *Persea americana* y *Citrus reticulata* en un fragmento de bosque periurbano (Bustamante-Manrique et al., 2021). Sin embargo, en primates, esta flexibilidad ecológica para enfrentar los desafíos y oportunidades

ecológicas puede presentarse a escala de individuos (Gonzalez y Stevenson, 2009, Guzmán et al., 2016), por lo tanto es importante continuar investigando los requerimientos ecológicos.

Conclusiones

La dieta del grupo de *A. griseimembra* presente en San Juan de Carare está compuesta por material vegetal, del cual consumen frutos, flores, hojas, ramas y tallos, y la complementan con el consumo de artrópodos y vertebrados. La mayor cantidad de tiempo la invirtieron consumiendo frutos principalmente de tres especies, luego artrópodos con el consumo de chicharras, seguidos de hojas, flores y la menor cantidad de tiempo en el consumo de ranas.

En este estudio no se encontró influencia de la disponibilidad de frutos sobre el tiempo de consumo de los ítems de la dieta, sin embargo, se observó que cuando las martejas se alimentaron de menor proporción de frutos, aumentaron el consumo de artrópodos y flores.

Referencias bibliográficas

Albert-Daviaud, A., Perillo, S., & Stuppy, W. (2018). Seed dispersal syndromes in the Madagascan flora: The unusual importance of primates. *Oryx*, 52(3), 418-426. doi:10.1017/S0030605317001600

Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, *49*(3), 227-266. https://doi.org/10.1163/156853974X00534

Asociación Primatológica Colombiana (APC). (2015). Colombia: un país de mono nocturnos. Bogotá, Colombia, http://www.asoprimatologicacolombiana.org.

Arroyo-Rodríguez V., Andresen E., Bravo S.P., Stevenson P.R. (2015) Seed Dispersal by Howler Monkeys: Current Knowledge, Conservation Implications, and Future Directions. In: Kowalewski M., Garber P., Cortés-Ortiz L., Urbani B., Youlatos D. (eds) Howler Monkeys. Developments in Primatology: Progress and Prospects. Springer, New York, NY. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-1960-4_5

Atsalis, S. (1998). Feeding ecology and aspects of life history in Microcebus rufus (family Cheirogaleidae, order Primates). CUNY Academic Works.

Beltrán, P. G., & Link, A. (2010). Variación en la disponibilidad de frutos Carnosos en un Bosque del Magdalena Medio Colombiano. Boletín científico Museo de Historia Natural, 14(2), 39-56.

Bukkens, S. G. F. (1997). The nutritional value of edible insects. *Ecology of Food and Nutrition*, 36(2-4), 287–319. doi:10.1080/03670244.1997.9991521

Bustamante-Manrique, S., Botero-Henao, N., Castaño, J. H., & Link, A. (2021). Activity budget, home range and diet of the Colombian night monkey (Aotus lemurinus) in peri-urban forest fragments. *Primates*, *62*(3), 529-536. https://doi.org/10.1007/s10329-021-00895-w

Castaño, J. H., Ramírez, D. C., y Botero, J. E. (2010). Ecología del mono nocturno andino (Aotus lemurinus) en fragmentos de bosque subandinos de Colombia. En V. Pereira-Bengoa, P.R. Stevenson., M.L. Bueno, y F. Nassar-Montoya. (Eds.), Primatología en Colombia: avances al principio del milenio (pp. 69-90). Bogotá, Colombia; Fundación Universitaria San Martín

Charles-Dominique, P. (1986). Inter-relations between frugivorous vertebrates and pioneer plants: Cecropia, birds and bats in French Guyana. Frugivores and Seed Dispersal, 119–135. doi:10.1007/978-94-009-4812-9_12

Chaves, O. M., Arroyo-Rodríguez, V., Martínez-Ramos, M., & Stoner, K. E. (2015). Primate extirpation from rainforest fragments does not appear to influence seedling recruitment. *American journal of primatology*, 77(4), 468-478. https://doi.org/10.1002/ajp.22364

Dagnachew, M. (2016). A review on the effect of habitat fragmentation on ecosystem, Journal of Natural Sciences Research Vol.6, No.15.

Defler, T. R., & Bueno, M. L. (2007). Aotus diversity and the species problem. *Primate Conservation*, *22*, 55-70.

Defler, T. R. (2010). Historia Natural de los Primates Colombianos. Bogotá, Colombia: Conservación Internacional Colombia, Universidad Nacional de Colombia.

Dixson, A. F., & Fleming, D. (1981). Parental behaviour and infant development in owl monkeys (Aotus trivirgatus griseimembra). *Journal of Zoology*, 194, 25-39. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1981.tb04576.x

Dixson, A. F. (1982). Some observations on the reproductive physiology and behaviour of the Owl monkey in captivity. *International Zoo Yearbook*, *22*(1), 115-119. https://doi.org/10.1111/j.1748-1090.1982.tb02017.x

Domínguez R., Pateiro M., Munekata P.E.S., Gagaoua M., Barba F.J., Lorenzo J.M. (2019) Exotic Meats: An Alternative Food Source. In: Lorenzo J., Munekata P., Barba F., Toldrá F. (eds) More than Beef, Pork and Chicken – The Production, Processing, and Quality Traits of Other Sources of Meat for Human Diet. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-05484-7_13

Donati, G., & Borgognini-Tarli, S. M. (2006). From darkness to daylight: cathemeral activity in primates. *Journal of Anthropological Sciences*, *84*, 7-32.

Fernandez-Duque E. (2007). The Aotidae: social monogamy in the only nocturnal haplorhines. En CJ Campbell., A. Fuentes., K.C. MacKinnon., S. Bearder. (Eds), Primates in perspective (pp. 139–154). Oxford University Press.

Fernandez-Duque, E., and van der Heide, G. (2013). Dry season resources and their relationship with owl monkey (Aotus azarae) feeding behavior, demography, and life history. *International Journal of Primatology*, 34, 752–769

Fleming, T. H., & Williams, C. F. (1990). Phenology, seed dispersal, and recruitment in Cecropia peltata (Moraceae) in Costa Rican tropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology*, 163-178.

Gentry, A. H. (1993). *A field guide to the families and genera of woody plants of northwest South America (Colombia, Ecuador, Peru) with supplementary notes on herbaceous taxa*. Conservation International

Giménez, M., & Fernandez-Duque, E. (2003). Summer and winter diet of night monkeys in the gallery and thorn forests of the Argentinean Chaco. *Revista de Etología*, *5*(164), 85-122.

Gonzalez, M., & Stevenson, P. R. (2009). Patterns of daily movement, activities and diet in woolly monkeys (genus Lagothrix): A comparison between sites and methodologies. *Primatology: theories, methods and research*, 171-186.

Guzmán, A., Link, A., Castillo, J. A., and Botero, J. E. (2016). Agroecosystems and primate conservation: Shade coffee as potential habitat for the conservation of Andean night monkeys in the northern Andes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 215, 57-67. https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.09.002.

Haddad, N.M., Brudvig, L.A., Clobert, J., Davies, K.F., Gonzalez A., et al (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. Science Advances 1, e1500052

Helenbrook, W. D., Wilkinson, M. L., & Suarez, J. A. (2019). Habitat use, fruit consumption, and population density of the black-headed night monkey, Aotus nigriceps, in Southeastern Peru. *Acta Amazonica*, 50, 37–43. https://doi.org/10.1590/1809-4392201900172.

Henao-Díaz, F., Stevenson, P., Carretero-Pinzón, X., … Noguera-Urbano, E. (2020). *Atlas de la biodiversidad de Colombia. Primates*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D. C., Colombia.

Herbst, L. H. (1986). The role of nitrogen from fruit pulp in the nutrition of the frugivorous bat Carollia perspicillata. *Biotropica*, 39-44. https://doi.org/10.2307/2388360

Hernández-Camacho, J. and Cooper, R. W. (1976). The nonhuman primates of Colombia. In: R. W. Thorington, Jr. and P. G. Heltne (eds), *Neotropical Primates: Field Studies and Conservation*, pp. 35-69. National Academy of Sciences, Washington, DC, USA.

Hunter, J., Martin, R. D., Dixson, A. F., & Rudder, B. C. C. (1979). Gestation and inter-birth intervals in the owl monkey (Aotus trivirgatus griseimembra). *Folia Primatologica*, 31, 165-175. DOI: 10.1159/000155881

Idárraga, A., Urrea, L., Roldán, F. y Cardona, F. (2016). Flora del Magdalena medio (Colombia): areas de influencia de la central térmica Termocentro. ISAGEN -Universidad de Antioquia, Herbario Universidad de Antioquia. Medellín, Colombia

Julliot, C., Sabatier, D. (1993) Diet of the red howler monkey (Alouatta seniculus) in French Guiana. *International Journal of Primatology* 14, 527–550. https://doi.org/10.1007/BF02215446

Kennedy, A. D. (1993). Water as a limiting factor in the Antarctic terrestrial environment: a biogeographical synthesis. Arctic and Alpine Research, 25(4), 308-315. DOI: 10.1080/00040851.1993.12003017

Kinzey, W. G. (1992). Dietary and dental adaptations in the Pitheciinae. *American Journal of Physical Anthropology*, *88*(4), 499-514.

Kouřimská, L., and Adámková, A. (2016). Nutritional and sensory quality of edible insects. *NFS Journal*, 4, 22-26. https://doi.org/10.1016/j.nfs.2016.07.001

Leighton, M. (1993). Modeling dietary selectivity by Bornean orangutans: evidence for integration of multiple criteria in fruit selection. *International Journal of Primatology*, 14(2), 257-313. https://doi.org/10.1007/BF02192635

Link, A., Urbani, B. & Mittermeier, R.A. (2021). *Aotus griseimembra.* The IUCN Red List of Threatened Species 2021: e.T1807A190452803. https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2021-1.RLTS.T1807A190452803.en

Lobova, T. A., Mori, S. A., Blanchard, F., Peckham, H., & Charles-Dominique, P. (2003). Cecropia as a food resource for bats in French Guiana and the significance of fruit structure in seed dispersal and longevity. *American journal of Botany*, 90(3), 388-403. https://doi.org/10.3732/ajb.90.3.388

Marshall, A. J., Boyko, C. M., Feilen, K. L., Boyko, R. H., & Leighton, M. (2009). Defining fallback foods and assessing their importance in primate ecology and evolution. American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists, 140(4), 603-614.

Milton, K. (1991). Leaf change and fruit production in six neotropical Moraceae species. *The Journal of Ecology*, 1-26. https://doi.org/10.2307/2260781

Milton, K. (1981). Food choice and digestive strategies of two sympatric primate species. *The American Naturalist*, 117(4), 496-505.

Milton, K. (1993). Diet and primate evolution. Scientific American, 269(2), 86-93.

Montilla, S. O., Mopán-Chilito, A. M., Murcia, L. N. S., Triana, J. D. M., Ruiz, O. M. C., Montoya-Cepeda, J., ... and Link, A. (2021). Activity patterns, diet and home range of night monkeys (Aotus griseimembra and Aotus lemurinus) in Tropical Lowland and Mountain Forests of Central Colombia. *International Journal of Primatology*, 42(1), 130-153. https://doi.org/10.1007/s10764-020-00192-1

Nagy, K. A., & Milton, K. (1979). Aspects of dietary quality, nutrient assimilation and water balance in wild howler monkeys (Alouatta palliata). *Oecologia*, 39, 249-258. https://doi.org/10.1007/BF00345437

Nason, J. D., Herre, E. A., & Hamrick, J. L. (1998). The breeding structure of a tropical keystone plant resource. Nature, 391(6668), 685-687.

Oibiokpa, F. I., Akanya, H. O., Jigam, A. A., Saidu, A. N., and Egwim, E. C. (2018). Protein quality of four indigenous edible insect species in Nigeria. *Food Science and Human Wellness*, 7(2), 175-183. https://doi.org/10.1016/j.fshw.2018.05.003

Parr, N. A., Melin, A. D., & Fedigan, L. M. (2011). Figs are more than fallback foods: the relationship between Ficus and Cebus in a tropical dry forest. *International Journal of Zoology*, 2011. https://doi.org/10.1155/2011/967274

Puertas P., Aquino R., y Encarnación F. (1992). Uso de alimentos y competición entre el mono nocturno Aotus vociferans y otros mamíferos, Loreto, Perú. *Folia Amazónica* 4(2), 151–160. https://doi.org/10.24841/fa.v4i2.213

Ramos-Elorduy, J. (2008) Energy Supplied by Edible Insects from Mexico and their Nutritional and Ecological Importance. *Ecology of Food and Nutrition*, 47:3, 280-297. DOI: 10.1080/03670240701805074

Ramos-Elorduy, J., Moreno, J. M. P., Prado, E. E., Perez, M. A., Otero, J. L., and de Guevara, O. L. (1997). Nutritional Value of Edible Insects from the State of Oaxaca, Mexico. *Journal of Food Composition and Analysis*, 10(2), 142–157. DOI:10.1006/jfca.1997.0530

Schupp, E. W. (1988). Seed and early seedling predation in the forest understory and in treefall gaps. *Oikos*, 71-78. https://doi.org/10.2307/3565808

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*, 913-928. DOI:10.1017/S0266467402002596

Shanahan, M., So, S., Gompton, S. G., & Gorlett, R. (2001). Fig-eating by vertebrate frugivores: a global review. *Biological Reviews*, 76(4), 529-572. DOI: 10.1017/S1464793101005760

Sogbesan, A. O., and Ugwumba, A. A. A. (2008). Nutritional evaluation of termite (Macrotermes subhyalinus) meal as animal protein supplements in the diets of Heterobranchus longifilis (Valenciennes, 1840) fingerlings. Turkish journal of fisheries and aquatic Sciences, 8(1), 149-158.

Stevenson, P. R., Quiñones, M. J., & Ahumada, J. A. (2000). Influence of fruit availability on ecological overlap among four neotropical primates at Tinigua National Park, Colombia. *Biotropica*, 32(3), 533-544. https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00499.x

Stevenson, P. R. (2004). Phenological patterns of woody vegetation at Tinigua Park, Colombia: methodological comparisons with emphasis on fruit production. *Caldasia*, 125-150..

Stevenson, P. R., Beltrán, M. L., Quiñones, M. J., y Ahumada, J. A.. (2015). Differences in home range, activity patterns and diet of red howler monkeys in a continuous forest and a forest fragment in Colombia. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, 39(153), 503-513. https://dx.doi.org/10.18257/raccefyn.262

Terborgh, J. 1986. Keystone plant resources in the tropical forest. In Soulé, M. E. & Wilcox, B. A. (Eds). Conservation biology: the science of scarcity and diversity (pp. 330–344). Sinauer Associates, Sunderland

Timilehin, K. E., Olajide, O. S., Ademayowa, O., & Olusanya, O. (2017). Floristic composition and structural diversity of Ibodi monkey forest, Ibodi, southwestern Nigeria. *Pakistan Journal of Botany*, 49(4), 1359-1371.

Tzompa-Sosa, D. A., Yi, L., van Valenberg, H. J., van Boekel, M. A., and Lakemond, C. M. (2014). Insect lipid profile: aqueous versus organic solvent-based extraction methods. *Food Research International*, 62, 1087-1094. https://doi.org/10.1016/j.foodres.2014.05.052

Urquiza-Haas, T., Serio-Silva, J. C., & Hernández-Salazar, L. T. (2008). Traditional nutritional analyses of figs overestimates intake of most nutrient fractions: a study of Ficus perforata consumed by howler monkeys (Alouatta palliata mexicana). *American Journal of Primatology*, 70(5), 432-438. https://doi.org/10.1002/ajp.20510

Varallyay, G. (2008). Extreme soil moisture regime as limiting factor of the plants' water uptake. *Cereal Research Communications*, 36, 3-6.

Wendeln, M. C., Runkle, J. R., & Kalko, E. K. (2000). Nutritional Values of 14 Fig Species and Bat Feeding Preferences in Panama. Biotropica, 32(3), 489-501. https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00495.x

Wolovich, C. K., Rivera, J., & Evans, S. (2010). Insect-foraging in captive owl monkeys (Aotus nancymaae). *Folia primatologica*, 81, 63-72. DOI: 10.1159/000312931

Xiaoming, C., Ying, F., Hong, Z., and Zhiyong, C. (2010). Review of the nutritive value of edible insects. En P.B. Durst, D.V. Johnson, R. N. Leslie and K. Shono. (Eds), Forest insects as food: humans bite back (pp. 85-92) Bangkok, Thailand; FAO.