

UNIVERSIDAD DEL VALLE DE GUATEMALA

Facultad de Ciencias y Humanidades



Patrón de actividad diurno de los monos aulladores de manto (*Alouatta palliata*) y su variación en función de factores climáticos

Trabajo de graduación presentado por María del Rosario Pira Alegría
para optar al grado académico de Licenciada en Biología

Guatemala,

2023

UNIVERSIDAD DEL VALLE DE GUATEMALA

Facultad de Ciencias y Humanidades



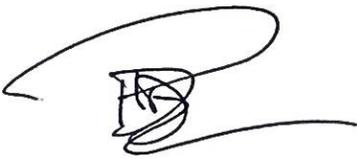
Patrón de actividad diurno de los monos aulladores de manto (*Alouatta palliata*) y su variación en función de factores climáticos

Trabajo de graduación presentado por María del Rosario Pira Alegría
para optar al grado académico de Licenciada en Biología

Guatemala,

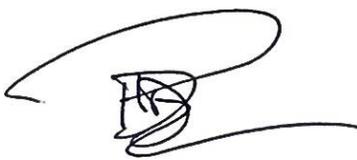
2023

Vo. Bo.:

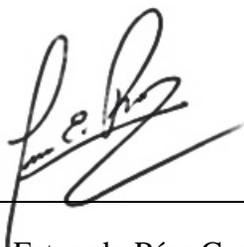
(f) 

PhD. Pedro Américo Duarte Dias

Tribunal Examinador:

(f) 

PhD. Pedro Américo Duarte Dias

(f) 

MSc. Luis Estuardo Ríos González

(f) 

Lic. Alina Castañeda

Fecha de aprobación: Guatemala, 21 de junio de 2023

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo de graduación está dedicado a mi madre, quien es mi mayor mentora; y a mi padre, porque me inculcó su afición por la naturaleza. Gracias a los dos por su sabiduría y amor incondicional. Mis abuelos, hermanos y amigos también han sido un apoyo esencial.

Quiero agradecer al departamento de Biología de la Universidad del Valle de Guatemala por todo el aprendizaje académico durante estos cinco años. En especial a MSc. Luis Ríos y Lic. Alina Castañeda por sus consejos y formar parte del tribunal examinador.

También agradezco a la Universidad Veracruzana por permitir que este estudio se llevase a cabo. Principalmente a PhD. Pedro Dias, mi asesor principal, y a Lic. Alejandro Coyohua, asistente de campo, por su ayuda tanto en el escritorio como en campo. Y, sin duda, por su gran aporte a la etología y primatología en México.

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	vii
LISTA DE FIGURAS	x
RESUMEN	xi
ABSTRACT	xii
I. INTRODUCCIÓN	1
II. ANTECEDENTES	2
A. PATRONES DE ACTIVIDAD.....	2
1. Patrones de actividad en mamíferos	3
2. Patrones de actividad en primates	4
3. Métodos de estudio.....	6
B. DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE <i>ALOUATTA PALLIATA</i>	9
1. Taxonomía y distribución	9
2. Ámbito hogareño y hábitat	11
3. Dieta.....	12
4. Patrón de actividad	13
III. JUSTIFICACIÓN	15
IV. OBJETIVOS	16
A. GENERAL	16
B. ESPECÍFICOS	16
V. HIPÓTESIS	17
VI. MARCO METODOLÓGICO.....	18
A. ÁREA DE ESTUDIO	18
B. POBLACIÓN DE ESTUDIO	19
C. PROCEDIMIENTOS	19
A. Colecta de datos de comportamiento	19
B. Colecta de datos climáticos	20
D. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	21
E. NOTA ÉTICA	22
VII. RESULTADOS	23
VIII. DISCUSIÓN	27
IX. CONCLUSIONES	31
X. LITERATURA CITADA	32
XI. ANEXOS	52

LISTADO DE FIGURAS

Figura 1. Imagen de uno de los machos de esta investigación	10
Figura 2. Mapa de la distribución del mono aullador de manto mexicano	11
Figura 3. Mapa del área de estudio	18
Figura 4. Modelo circular de densidad de Kernel que muestra el patrón general de actividad diurna de <i>Alouatta palliata</i> (A). Gráfica circular de la cantidad total de registros de actividad en cada hora del día de <i>Alouatta palliata</i> (B)	23
Figura 5. Gráfica circular de la cantidad de registros durante el día de <i>Alouatta palliata</i> en días calurosos (A) y fríos (B); y días con lluvia (C) y sin lluvia (D)	24
Figura 6. Modelos circulares de densidad de Kernel que comparan la variación en el patrón de actividad diaria de <i>Alouatta palliata</i> entre días calurosos y fríos	25
Figura 7. Modelos circulares de densidad de Kernel que comparan la variación en el patrón de actividad diaria de <i>Alouatta palliata</i> entre los días con y sin lluvia	26

RESUMEN

Un patrón de actividad describe la frecuencia, la duración y/o la secuencia de diferentes comportamientos regulares de un animal. Este estudio se enfocó en describir el patrón de actividad diurno y su variación asociada a la temperatura ambiental y pluviosidad del mono aullador de manto (*Alouatta palliata*) en Catemaco, Veracruz, México. Para esto, se utilizó la observación directa con un método de muestreo focal continuo (263 horas) de los siete machos adultos de dos grupos de monos aulladores de manto. El patrón de actividad diurno general fue bimodal, con un pico en la mañana y otro en la tarde. Además, el patrón de actividad diurno varió significativamente en función de la temperatura: los picos de actividad en los días calurosos sucedieron una hora antes que los picos de los días fríos. La ocurrencia de lluvia en el patrón de actividad no tuvo diferencia significativa, pero fue la única variable que demostró una distribución trimodal. Los resultados de este estudio coinciden con los reportados anteriormente para esta especie y otros mamíferos, aunque no se detectó la influencia predicha de la pluviosidad. Por lo tanto, se concluye que los factores climáticos, y en particular la temperatura ambiental, influyen en el comportamiento diurno de los monos aulladores de manto. Asimismo, estos resultados señalan que se requiere de más investigación para explorar los efectos de la pluviosidad en el patrón de actividad de estos primates.

ABSTRACT

An activity pattern describes the frequency, duration and/or sequence of different regular behaviors of an animal. This study describes the pattern of daily activity and its variable association with ambient temperature and rainfall of the mantled howler monkey (*Alouatta palliata*) in Catemaco, Veracruz, Mexico. The method used was direct observation with a continuous focal sampling (263 hours). The focal individuals were seven adult males of two groups of mantled howler monkeys. The results show that the diurnal activity pattern is generally bimodal, with one peak in the morning and one in the afternoon. Furthermore, the diurnal activity pattern varied significantly as a function of temperature: activity peaks on hot days occurred an hour earlier than peaks on cold days. The occurrence of light in the activity pattern has no significant difference, but the single variable is demonstrated in a trimodal distribution. The results of this study coincide with previous reports for this species and other mammals. Although, contrary as predicted, the influence of the rainfall was not significant in this study. For this reason, it is important to note that climatic factors, in particular ambient temperature, influence the diurnal behavior of mantled howler monkeys. Likewise, these results indicate that more research is required to explore the effects of rainfall on the activity pattern of these primates.

I. INTRODUCCIÓN

Un patrón de actividad es un conjunto de comportamientos que ocurren de forma regular y repetida en un período específico de tiempo (Levitis *et al.*, 2009). Es una forma de describir la frecuencia, la duración y/o la secuencia de diferentes comportamientos en los que se involucra un animal (Baker *et al.*, 2007; Li *et al.*, 2019).

Los patrones de actividad pueden variar adaptativamente en función de cambios climáticos diarios y estacionales (Bertolucci *et al.*, 2008; Blank, 2023; Wong y Candolin, 2015). La temperatura, la pluviosidad y la humedad son algunos de los factores climáticos que influyen en los requerimientos de energía, balance hídrico y termorregulación del mono aullador de manto (*Alouatta palliata*) y, por lo tanto, en su patrón de actividad diurno (Urbina, 2010; Dunbar *et al.*, 2009; Korstjens *et al.*, 2010; Hill *et al.*; Bicca-Marques y Calegare-Marques, 1998). Pero estos cambios en el patrón de actividad diurno del mono aullador de manto son poco conocidos (Serio-Silva, 1992; Cristóbal-Azkarate y Arroyo-Rodríguez, 2007; Dunn *et al.*, 2009).

En este estudio se busca comprobar la existencia de una variación en el patrón de actividad diurno de dos grupos de mono aullador de manto mexicano (*Alouatta palliata mexicana*) en Catemaco (Veracruz, México); y comparar si esta variación está relacionada con las condiciones climáticas.

II. ANTECEDENTES

A. PATRONES DE ACTIVIDAD

Normalmente, los comportamientos estudiados en los patrones de actividad se clasifican en categorías generales como descanso, locomoción, alimentación y socialización (McFarland *et al.*, 2014; Goodenough *et al.*, 2023).

El descanso es una conducta que implica la reducción de la actividad física y una disminución del gasto energético. Es un comportamiento natural y necesario para que los animales conserven energía. Técnicamente no se clasifica como una "actividad" porque no existe un movimiento físico. Aun así, el descanso es un aspecto importante del comportamiento general y el patrón de actividad (Bloch *et al.*, 2013; Claassen, 1994; Halle y Stenseth, 2000). Las otras tres categorías generales mencionadas se consideran tanto un comportamiento como una actividad. La locomoción es el movimiento o desplazamiento de un individuo de un lugar a otro, independientemente del mecanismo o propósito del movimiento (Gwinner, 1996). La locomoción permite explorar e interactuar con su entorno, encontrar comida y pareja, evitar a los depredadores y realizar otros comportamientos esenciales para la supervivencia y bienestar. Esto puede incluir caminar, correr, saltar, nadar, volar y otras formas de movimiento (Alexander, 2013; Green *et al.*, 2009). La alimentación es cualquier acción o respuesta de un animal que está dirigida a la obtención, procesamiento y consumo de alimentos. Esto puede incluir buscar, seleccionar, ingerir, masticar y tragar alimentos (Green *et al.*, 2009). La socialización se refiere a cualquier acción o respuesta de un animal dirigida a otros individuos (Taborsky y Oliveira, 2012; Hofmann *et al.*, 2014). Algunos ejemplos son el aseo personal, el juego, la comunicación, agresión vocalizaciones, cópula y contacto físico (Cheney y Seyfarth, 1990; Müller y Mitani, 2005). La socialización es importante para construir relaciones y establecer lazos sociales, y puede desempeñar un papel clave en el comportamiento y estructura social (Hofmann *et al.*, 2014; Kappeler *et al.*, 2013; Seyfarth y Cheney, 2017). Estas actividades pueden ser desglosadas en otros comportamientos. Por ejemplo, en la reproducción, el tiempo que un animal dedica a buscar pareja o reproducirse (Thiel *et al.*, 2019; Prado *et al.*, 2005); la protección, el tiempo dedicado a protegerse a sí mismo o su territorio (Ceccarelli

et al., 2021); la exploración, entendida como la dedicación a investigar el entorno; u otros comportamientos específicos de la especie (Galsworthy *et al.*, 2005; Gharnit, 2020; Buliung *et al.*, 2008).

El concepto de patrón de actividad no se usa de manera consistente en todos los estudios. Los autores suelen confundir patrón de actividad con presupuesto de tiempo (Ej. Serio-Silva, 1992; Cristóbal-Azkarate y Arroyo-Rodríguez, 2007; Dunn *et al.*, 2009). En etología, un patrón de actividad se refiere a la distribución general de comportamientos y su secuencia (Astiazarán-Azcarraga *et al.*, 2020), mientras que un presupuesto de tiempo se refiere a la asignación de tiempo a diferentes actividades (Kifle y Bekele, 2022).

Estudiar los patrones de actividad, puede revelar cómo los animales asignan su tiempo y energía a diferentes actividades para potenciar su supervivencia (Bloch *et al.*, 2013; Astiazarán-Azcarraga *et al.*, 2020). También se pueden utilizar para comparar el comportamiento entre especies o poblaciones, o para realizar un seguimiento de los cambios de comportamiento en una población a lo largo del tiempo (Baker *et al.*, 2007; Li *et al.*, 2019).

1. Patrones de actividad en mamíferos

A grandes rasgos, el patrón de actividad general de un mamífero puede ser diurno, crepuscular o nocturno (Pérez, 2012). Se asume que el ancestro en común de los mamíferos era insectívoro de hábitos nocturnos. Luego se desarrolló filogenéticamente la diurnalidad, encontrada actualmente en un gran número de mamíferos (Blake *et al.*, 2012; O’Leary *et al.*, 2013). También existen animales que combinan los patrones o cuyas actividades son irregulares durante el día y, por lo tanto, no encajan en ninguno de los patrones mencionados (Curtis y Rasmussen, 2006). Este fenómeno es llamado catemeralidad, lo que significa que las actividades pueden suceder durante cualquier fase de luz u oscuridad durante el ciclo de 24 horas (Eppley y Donati, 2019; Pérez, 2012). La catemeralidad ocurre en diferentes mamíferos, como coyotes, algunos felinos y lémures (Tattersall, 2006).

Dentro de estos patrones generales, se pueden encontrar patrones de actividad específicos, pero aún no están descritos a detalle para la mayoría de las especies de

mamíferos tropicales (Vargas-Machuca *et al.*, 2014, Blake *et al.*, 2012). Las variaciones en los patrones de actividad de mamíferos medianos y grandes están influenciadas por factores internos como el estado fisiológico, sexo y edad (Belthoff y Dufty, 1998), aunque parecen estar determinados principalmente por factores externos (Fragaszy *et al.*, 2004; Lemus 2015). Entre estos, destacan los relacionados con el medio físico, como la temperatura, altitud, ciclos de luz, ciclos de oscuridad y fases lunares (Lemus, 2015; Carrillo, 2000; Vargas *et al.*, 2014; Leopardi, 2019). También los factores ecológicos, como la depredación, disponibilidad de recursos y actividades antropogénicas son importantes determinantes de los patrones de actividad (Lizcano y Cavalier, 2000; Ceballos y Galindo, 1984; Lira-Torres y Briones-Salas, 2012; Charre-Medellín, 2012).

La mayoría de los estudios sobre patrones de actividad en mamíferos neotropicales se han realizado con felinos y ungulados (Blake *et al.*, 2012). Algunos ejemplos son el *Oncifelis geoffroyi*, gato de Geoffroy (Cuéllar *et al.*, 2006); *Leopardus pardalis*, ocelote (Di Bitetti *et al.* 2006); *Panthera onca*, jaguar (Maffei *et al.*, 2004); *Tapirus pinchaque*, tapir andino (Lizcano y Cavelier, 2000); *Tapirus terrestris*, Tapir sudamericano (Noss *et al.* 2003); *Mazama americana* y *M. nana*, venados (Di Bitetti *et al.*, 2008).

2. Patrones de actividad en primates

Algunas especies son estrictamente diurnas o nocturnas, mientras que otras exhiben patrones de actividad más flexibles (Erkert, 2008). La temperatura y la humedad afectan los requerimientos de energía, balance hídrico y termorregulación (Urbina, 2010). La termorregulación acciona diferentes estrategias fisiológicas y conductuales para mantener una temperatura corporal óptima en un ambiente con cambios extremos (Lehner, 1979; Aschoff *et al.*, 1982; Vargas-Machuca *et al.*, 2014). Fisiológicamente, los primates tienen varias adaptaciones que les permiten afrontar desafíos climáticos, como las glándulas sudoríparas o el jadeo (Wright *et al.*, 2003; Erkert, 2008). También los cambios de niveles en hormonas tiroideas, como la tiroxina (T4), son un mecanismo fisiológico para mantener la temperatura corporal. Esto aplica tanto a primates de hábitats tropicales como fríos (Thompson *et al.*, 2017; Hanya, Tsuji y Grueter, 2013; Días *et al.*, 2017).

Primates estudiados en hábitats fragmentados y no fragmentados adoptan diferentes estrategias conductuales al enfrentarse a climas adversos (Urbina, 2010; Wright *et al.*, 2003; Erkert, 2008). Una estrategia es la maximización de energía, que significa que pasan más tiempo alimentándose y menos tiempo descansando (Aristizábal *et al.*, 2018; Chaves *et al.*, 2011). Otros, tienden a una estrategia de minimización de energía, o sea que pasan menos tiempo alimentándose y más tiempo descansando (Boyle y Smith, 2010; Campera *et al.*, 2014; Palma *et al.*, 2011; Wong y Sicotte, 2007).

Por ejemplo, la mayoría de los primates diurnos se caracterizan por tener un pico de alimentación en la mañana, descansar al mediodía y tener otro pico de alimentación en la tarde. El pico de descanso normalmente se da en las horas con las temperaturas más altas (Chapman y Chapman, 1991; Fan *et al.*, 2008; Hill *et al.*, 2004, Huang *et al.*, 2003; Ma *et al.*, 2014). Los primates reducen el tiempo dedicado a actividades como viajar y alimentarse para minimizar los costos de energía (Korstjens *et al.*, 2010; González-Zamora *et al.*, 2011). Estos cambios en el comportamiento son una forma en que los primates se adaptan a las condiciones climáticas (Dunbar *et al.*, 2009). Estas adaptaciones pueden permitir que los primates mantengan su sobrevivencia incluso en condiciones climáticas extremas.

La disponibilidad de alimentos juega un gran papel en el patrón de actividad y el presupuesto de tiempo en los primates (El Alami *et al.*, 2012; Chaves *et al.*, 2011; Defler, 1995; Hanya, 2004; Jaman y Huffman, 2013). Los primates pueden ajustar sus patrones de actividad para adaptarse a la disponibilidad de recursos alimentarios, como árboles frutales u otras fuentes de alimentos. Esto puede provocar cambios en el momento o la duración de las actividades, así como cambios en el comportamiento social, como una mayor competencia por los recursos alimentarios (Arditi, 1992; Urbina, 2010). También el momento, la intensidad y la duración de la exposición a la luz, así como la longitud de onda de la luz, influyen en el comportamiento y la fisiología de los primates (Erkert 1989; Chiesa *et al.*, 2010; Eppley *et al.*, 2015). Esta evidencia indica que la interacción entre los factores ambientales y los ritmos circadianos y patrones de actividad de los primates es compleja (Li *et al.*, 2019; Lehner, 1979; Fragaszy *et al.*, 2004; Aschoff *et al.*, 1982; Chaves *et al.*, 2019).

3. Métodos de estudio

Existen tres métodos generales para estudiar los patrones de actividad: la telemetría, el foto-trampeo y la observación directa. La telemetría usa ondas electromagnéticas, como las de radio, satélite o teléfono para transmitir información a distancia a través del agua o aire. Este método es útil para responder a algunas preguntas biológicas o para animales difíciles de observar o seguir en campo, como organismos migratorios, con un ámbito hogareño amplio o que viven en hábitat de difícil acceso para el humano (Aguilar, 2020; Bernal-Gutiérrez, 2012). Por ejemplo, es común implementar la telemetría satelital en estudios etológicos sobre tortugas marinas (Santos *et al.*, 2021). Además de ser animales marinos y migratorios, el caparazón de las tortugas es adecuado para instalar el transmisor necesario para el rastreo.

Una desventaja de este método es que hay seres vivos a los que, por sus características físicas, no es posible colocar un transmisor. Este sería el caso de animales pequeños porque el transmisor puede pesar demasiado (Roshier y Asmus, 2009; Wikelski *et al.*, 2007). El peso añadido puede aumentar el gasto energético del animal, y así, afectar su comportamiento y sobrevivencia (Wikelski *et al.*, 2007). Como norma, la masa de un transmisor no debe exceder el 5% de la masa corporal del animal (Wilson *et al.*, 2002). La pila es la pieza más pesada del transmisor (Hidalgo-Mihart y Olivera-Gómez, 2011). Esto lleva a otra limitación que es la proporción entre el peso y el tamaño de los transmisores con la duración de la batería y la capacidad de memoria (Hebblewhite y Haydon, 2010; Roshier y Asmus, 2009; Champion, 2020). Por ejemplo, en un estudio de telemetría en ratones de patas blancas (*Peromyscus leucopus*), los transmisores pesaban 0.75 g y la duración estimada de la batería era de 10 semanas. Por lo que solo se colocó transmisores a ratones con un peso mayor a 17 g. Además, el estudio solo duró 6 semanas para lograr recuperar los collares antes que la batería empezara a fallar (Hummell, Li y Mullinax, 2022). Otro aspecto que limita el uso de la telemetría y restringe el tamaño de las muestras es su alto costo. Se necesita el equipo y personal capacitado para manipular de los animales al momento de ponerles el transmisor (Hidalgo-Mihart y Olivera-Gómez, 2011; Weber *et al.*, 2013; Sarmiento, 2004). Además, existe la posibilidad que factores ambientales afecten la precisión del análisis. Por ejemplo, la densidad del dosel en el bosque, la topografía en

las montañas o las infraestructuras urbanas, pueden interferir la señal y reducir la calidad de los datos (Campion, 2020; Hummell, Li y Mullinax, 2022).

El foto-trampeo consiste en el uso de cámaras con sensores infrarrojos, preparadas para activarse al percibir un movimiento y, a veces también los cambios de temperatura. Pueden tomar fotos o secuencias de video. El sensor de las cámaras normalmente muestra una gran dependencia de la masa corporal del animal. Por esto, el método es ideal para recolectar información ecológica y conductual de mamíferos grandes y medianos. Es común utilizar el foto-trampeo para evaluar patrones de abundancia y estimar la riqueza. Es un método efectivo para animales difíciles de encontrar ya sea porque son solitarios, tener una baja abundancia, ser parte de grupos pequeños o por ser tímidos ante la presencia humana (Carbone *et al.* 2001; Lavariega, Monroy-Gamboa y Padilla-Gómez, 2019). Además, el material fotográfico facilita la identificación a nivel de especie. También, si los individuos tienen un pelaje específico, como manchas o rayas, permite identificarlos individualmente (Silveira, 2003; Lyra-Jorge *et al.*, 2008).

Algunas veces, se puede observar la condición reproductiva del animal en las fotos. También es adecuado para analizar patrones de actividad porque se puede registrar el tiempo y espacio en que las especies están activas (Silveira, 2003). Este es un método que no depende tanto del entorno a muestrear, asistencia constante y, a veces, tampoco de personal de campo experimentado. Aunque implica altos costos iniciales, los costos durante y después del foto-trampeo son mínimos (Silveira, Jácomo y Diniz-Filho, 2003). Este es un método ideal para investigar la abundancia y riqueza de áreas grandes de investigación y períodos largos de tiempo. Por ejemplo, en un estudio hecho en el "Corredor Biológico del Jaguar" en Izabal, Guatemala, se determinó los patrones de actividad de las poblaciones de mamíferos medianos y grandes con foto-capturas durante seis años (Arévalo, 2020).

Entre las desventajas de este método está la latencia entre la detección y la captura de la foto (i.e., algunos animales pueden huir antes de ser captados) y en estudios largos en los que las cámaras se encuentran en el mismo lugar, se ha observado que los mamíferos no pasan en frente de las cámaras para evitar el *flash*. Otras limitaciones de este método

son la baja calidad de las fotos por la baja resolución de la imagen, el movimiento rápido o lejanía del animal (López-Tello, 2014). El rendimiento de las cámaras también puede reducirse en ambientes o días calurosos cuando la temperatura ambiente es muy parecida a la temperatura corporal del animal (Lyra-Jorge *et al.*, 2008). Sin embargo, en general el foto-trampeo tiene la ventaja de considerarse no invasivo porque influye de forma mínima el comportamiento o integridad de los organismos comparado con los otros métodos (Lavariega, Monroy-Gamboa y Padilla-Gómez, 2019).

La observación directa consiste en contemplar a objetos o fenómenos tal y como se presentan en la naturaleza, sin manipulación o influencia humana. Con este método, se pueden apreciar conductas detalladas y obtener información en el momento preciso en que ocurren. Se utiliza tanto en la investigación en cautiverio como en vida salvaje (Altmann, 1974; López-Tello, 2014). A diferencia de los registros indirectos, el método de observación directa en la naturaleza permite registrar en tiempo real tanto el objeto de investigación, como los factores ambientales que lo afectan. Se puede observar y escuchar lo que está alrededor (Scheibe, 2008; Aguilar y Moro-Ríos, 2009). Una limitación es que pueden existir sesgos por la presencia e interpretación humana. Para eliminar o reducir estos sesgos, antes de comenzar a recopilar datos el observador humano debe planificar una manera de interferir lo menos posible con el comportamiento de los animales. Suele ser necesario un proceso de habituación. Este proceso consiste en encuentros repetidos entre el objeto de estudio y el observador. De esta forma, los animales pierden el miedo y la curiosidad hacia los humanos y, eventualmente, ignoran al observador la mayoría del tiempo. El tiempo de habituación depende de cada especie, entorno y esfuerzo de muestreo. También hay que tener en cuenta que el observador no siempre será un elemento neutral; en áreas con presencia de caza u otras amenazas antropogénicas la habituación es más difícil (Jack *et al.* 2008; Aguilar y Moro-Ríos, 2009). También existen riesgos de lesión y transmisión de enfermedades tanto para el observador como para el objeto de estudio (Woodfod *et al.*, 2002; Williamson y Feistner, 2003; Doran-Sheehy *et al.*, 2007). Otra limitación son factores ambientales que impiden la observación directa como la lluvia, poca luminosidad o la densidad forestal (Altmann, 1974; López-Tello, 2014).

Dentro del método de observación directa, está la variante de animal focal que se usa cuando los ejemplares son fácilmente distinguibles. Se centra la atención en un individuo y se recolecta información a lo largo de un tiempo estipulado (Aguilar, 2020; López-Rull, 2014). En varios lugares del Neotrópico, se ha utilizado este método para estudiar la ecología y el comportamiento de los primates. Principalmente porque los primates son conspicuos, normalmente tienen hábitos diarios y se habitúan al observador con relativa facilidad (Metcalf, Yaicurima y Papworth, 2022).

Cada método tiene ventajas y desventajas; se elige dependiendo de la pregunta de investigación. En este estudio se examina la actividad específica de una población en su hábitat natural durante las horas de luz solar, por lo que la observación directa es el método más adecuado para obtener los datos necesarios.

B. DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE *ALOUATTA PALLIATA*

1. Taxonomía y distribución

Los primates del continente americano (parvorden Platyrrhini) constituyen un grupo de mamíferos distribuidos desde el sur de México hasta el norte de Argentina. Se consideran arborícolas con diferentes modos de locomoción, dietas y organizaciones sociales. Los atélidos (Atelidae) constituyen una de las cinco familias reconocidas de monos en el continente americano. Incluyen cinco géneros: *Alouatta* spp., *Ateles* spp., *Brachyteles* spp., *Lagothrix* spp. y *Oreonax* spp. (Myers *et al.*, 2008). Los monos aulladores pertenecen al género *Alouatta* y tienen la distribución geográfica más amplia de todos los géneros de primates del Neotrópico. Actualmente se reconocen 12 especies, pero la mayoría de los estudios se ha enfocado en seis especies: *A. palliata*, *A. pigra*, *A. caraya*, *A. arctoidea*, *A. belzebul* y *A. guariba* (Kowalewski *et al.*, 2015a).

Alouatta palliata, monos aulladores de manto, se distribuyen desde el sur de México, Centroamérica, la costa del Pacífico, por la vertiente occidental de los Andes en Colombia y Ecuador, hasta el norte del Perú. Se caracterizan por tener un pelaje negro. Algunos presentan manchones de pelo rubio en distintas partes del cuerpo como la cola, la base de la espalda o el dorso de la mano (Figura 1). En ocasiones se presentan patrones de

pigmentación clara en las zonas palmar y plantar (Chapman y Pavelka, 2005). En su etapa adulta pueden tener una longitud corporal entre 55 y 92 cm; y un peso entre 4 y 10 kg (Espinosa, 2005). Los adultos presentan una capa marrón con pelaje amarillento en los costados (Reid 1997, Glander 1983). Por esto, su nombre común es mono aullador "de manto" (Glander 1983). Actualmente, están aceptadas cinco subespecies: *A. p. mexicana*, *A. p. palliata*, *A. p. aequatorialis*, *A. p. coibensis* y *A. p. trabeata* (Kowalewski *et al.*, 2015a; Cortés-Ortíz *et al.*, 2015).



Figura 1. Imagen de uno de los machos de esta investigación.

Fotografía: María Pira

El mono aullador de manto mexicano (*Alouatta palliata mexicana*) se distribuye en los estados de Veracruz, Tabasco, Chiapas y Oaxaca (Figura 2). Se encuentra desde el nivel del mar hasta los 2000 msnm (Jasso-del Toro *et al.*, 2016). Algunos nombres comunes de esta subespecie son "Saraguato pardo" o "aullador de costa".



Créditos de capa de servicios: Leaflet, Esri, National Geographic, DeLorme, HERE, UNEP-WCMC, USGS, NASA, ESA, METI, NRCAN, GEBCO, NOAA, increment P Corp, MapmyIndia, © OpenStreetMap contributors.

Figura 2. Mapa de la distribución del mono aullador de manto mexicano. La parte naranja sombreada representa el área donde se encuentra *A. p. mexicana*.

Fuente: Cuarón *et al.* (2020)

La caza y pérdida de hábitat están disminuyendo su población. Por esto, el mono aullador de mano mexicano ha sido catalogada en peligro de extinción según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza [UICN] (Cuarón *et al.*, 2020) y la Norma Oficial Mexicana NOM-059 (SEMARNAT, 2010). Los monos aulladores están principalmente amenazados por el desarrollo residencial y comercial; ganadería, agricultura y acuicultura; cultivos no maderables anuales y perennes; uso desmedido de recursos biológicos; caza y captura de animales para la venta o consumo; así como la deforestación (SEMARNAT, 2010).

2. **Ámbito hogareño y hábitat**

Los monos aulladores tienen ámbitos hogareños menores que otros atélidos, normalmente inferiores a 30 ha y viajan menos de 1 km al día. En presencia de una mayor densidad de grupos intraespecíficos, el ámbito hogareño y la distancia recorrida a diario suelen ser menores (Bravo y Sallenave, 2003; Gómez-Posada y Londoño, 2012). Aunque el mono aullador de manto se considera menos agresiva que otras especies, sí hay enfrentamientos que involucran contacto físico cuando es necesario, particularmente cuando hay altas densidades poblacionales (Carpenter, 1934; Southwick, 1962; Baldwin y Baldwin, 1976; Kowalewski *et al.*, 2015b).

El mono aullador de manto tiene un ámbito hogareño que varía desde 8 hasta 75 ha (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2015). Se encuentran en diferentes hábitats, como bosques perennes, caducifolios, ribereños y manglares; independientemente de presencia o ausencia de actividad antropogénica (Baumgarten y Williamson, 2007). Al aumentar la temperatura, los monos aulladores de manto siguen usando la misma cantidad de ámbito hogareño, pero lo recorren a un ritmo más lento (Ceccarelli *et al.*, 2019).

3. Dieta

Los monos aulladores son conocidos por su flexibilidad dietética, particularmente su capacidad para hacer frente a la escasez de alimento en fragmentos de bosque pequeños y perturbados (Espinosa-Gómez *et al.*, 2013). Los monos aulladores se alimentan de cualquier parte de las plantas disponibles en su hábitat (Dias y Rangel-Negrín, 2014). El mono aullador de manto es la única especie de mono aullador con estudios que demuestran alimentación en cultivos; pero se cree que es porque simplemente no se han estudiado lo suficiente otras especies (Luna, 2018; Arroyo-Rodríguez y Dias, 2010; Bicknell y Peres, 2010). También es la única especie en la que se encontró una relación entre el consumo de frutos y el tamaño del grupo (McKinney, Westin y Serio-Silva, 2015). Esto puede ser porque es la especie con número promedio más alto de individuos por grupo (Dias y Rangel-Negrín, 2014).

La dieta mensual del mono aullador de manto es la segunda más variada comparada con otras 26 especies de primates tanto del viejo como del nuevo mundo (Chapman y Chapman, 1990). Al igual que varias especies del género *Alouatta*, el mono aullador de manto consume significativamente más hojas que frutos y significativamente más hojas jóvenes que hojas maduras (Dias y Rangel-Negrín, 2014). La proporción del tiempo de alimentación mensual que esta especie dedica al consumo de frutos maduros varía entre 0 y 70%; el consumo de hojas jóvenes varía de 20 a 90% (Estrada, 1984). *A. p. mexicana* se considera tanto folívora como frugívora pero la proporción de consumo de cada parte vegetal depende de su disponibilidad. Ya sea por factores ambientales y estacionales (Asensio *et al.*, 2007).

4. Patrón de actividad

No existe conocimiento exhaustivo sobre el patrón de actividad del mono aullador de manto. Los estudios encontrados se centran en los patrones de actividad alimenticios, patrones de asociación o sobre presupuestos de tiempo (Serio-Silva *et al.*, 2006; Chapman y Chapman, 1997; Cristóbal-Azkarate y Arroyo-Rodríguez, 2007; Dias y Rangel-Negrín, 2014). Como se explicó anteriormente, los conceptos de patrón de actividad y presupuesto de tiempo suelen confundirse, y varios artículos científicos sobre monos aulladores de manto que mencionan en su título “patrón de actividad” en realidad describen los presupuestos de tiempo (Serio-Silva, 1992; Cristóbal-Azkarate y Arroyo-Rodríguez, 2007; Dunn *et al.*, 2009).

En general, parece que los monos aulladores, incluido el mono aullador de manto, tienen sus picos de actividad temprano en la mañana y al final de la tarde, intercalando episodios de alimentación y socialización (Gil-Fernández y Escobar-Lasso, 2014). En la mitad del día están menos activos y pasan más tiempo descansando (Escudero-Páez, 2005; Asensio *et al.*, 2007).

Los monos aulladores de manto pasan menos tiempo moviéndose y más tiempo descansando y alimentándose en bosques fragmentados que en hábitats continuos. Esta variación puede estar relacionada con la menor disponibilidad de alimento en los fragmentos y el mayor gasto energético asociado a movimientos entre fragmentos de bosque (Cristóbal-Azkarate y Arroyo-Rodríguez, 2007). También se ha registrado que cuando un grupo tiene acceso a árboles grandes y frutos de los principales taxones alimentarios, pasa más tiempo moviéndose y socializando. Por lo que el acceso a los recursos alimentarios preferidos puede tener un impacto significativo en la dieta y patrón de actividad de los monos aulladores de manto (Dunn *et al.*, 2009).

La temperatura y la humedad ambientales afectan la temperatura corporal del mono aullador de manto y de otras especies monos aulladores (Dias *et al.*, 2017; Thompson *et al.*, 2014; Bicca-Marques y Calegare-Marques, 1998). A pesar de las fluctuaciones en la temperatura ambiental, ellos mantienen una temperatura corporal constante gracias a las

estrategias conductuales de termorregulación (Huang *et al.*, 2003; Li *et al.*, 2019; Bicca-Marques y Calegario-Marques, 1998). Por ejemplo, aumentando sus tiempos de descanso durante los meses calurosos, cambiar la postura corporal, aumentar la búsqueda de sombra o la de fuentes de agua (Bicca-Marques y Calegario-Marques, 1998; Thompson *et al.*, 2014).

Existe más literatura sobre patrones de actividad en diferentes especies del género *Alouatta* (Huang *et al.*, 2003; Li *et al.*, 2019; Bicca-Marques y Calegario-Marques, 1998; Chaves *et al.*, 2019). Los reportes tienen resultados similares en cuanto a la cantidad de tiempo invertido en las distintas actividades a lo largo del tiempo. Estos estudios pueden proporcionar pistas sobre el comportamiento de los monos aulladores de manto mexicanos (Asensio *et al.*, 2007; Bicca-Marques, 2003). Por ejemplo, los monos aulladores negros pasan más tiempo descansando y jadeando cuando la temperatura está por encima de los 30°C. A temperaturas altas, también pasan más tiempo alimentándose y menos participando en comportamientos sociales (Aristizábal *et al.*, 2018). Esto sugiere que las altas temperaturas pueden tener un impacto en el comportamiento y la actividad de los monos aulladores negros y en otras especies de monos aulladores.

En general, los patrones de actividad en los monos aulladores están influenciados por una variedad de factores, incluidos la disponibilidad de recursos, la dinámica social y las condiciones climáticas y ambientales (Gil-Fernández y Escobar-Lasso, 2014; Asensio *et al.*, 2007; Aristizábal *et al.*, 2018; Dias *et al.*, 2017). Sin embargo, se necesita más investigación para comprender el comportamiento tanto del género *Alouatta* como de la especie *A. palliata* (Ceccarelli *et al.*, 2019).

III. JUSTIFICACIÓN

El comportamiento animal permite que los individuos afronten diferentes desafíos en su ambiente. Los patrones de actividad en particular representan respuestas adaptativas fundamentales para que los individuos se acoplen a factores que varían diaria y/o estacionalmente y representan un descriptor básico del rol ecológico de las especies (Kronfeld-Schor y Dayan, 2003), ya sea como competidores, presas o depredadores (Maffei *et al.*, 2004; Tobler *et al.*, 2009; Blake *et al.*, 2012; Weckel *et al.*, 2006). Por lo tanto, su estudio añade conocimiento ecológico sobre la adaptación, historia y plasticidad de especies en el presente y ayuda a predecir su comportamiento en escenarios futuros (Lima y Zollner, 1996; Buchholz, 2007; Michalski y Norris, 2011). El patrón diario de actividad de los monos aulladores de manto ha sido escasamente estudiado, lo que limita nuestra capacidad de entender su rol ecológico, así como los factores que limitan a esta especie. Además de representar conocimiento básico sobre la ecología del comportamiento de la especie, la descripción del patrón de actividad de los monos aulladores de manto es fundamental para el correcto diseño de estrategias de conservación y manejo (Cortés-Ortíz *et al.*, 2020; Keuling, Stier y Roth, 2008).

IV. OBJETIVOS

A. GENERAL

Describir el patrón de actividad diurno del mono aullador de manto (*Alouatta palliata*) y su variación en función de factores climáticos.

B. ESPECÍFICOS

Registrar las actividades de los machos adultos de dos grupos de monos aulladores de manto durante las horas de luz del día.

Registrar la temperatura y la pluviosidad por hora del ambiente donde se encuentran los monos.

Analizar la variación en el patrón de actividad diurno de los monos aulladores de manto de acuerdo con la temperatura ambiental y la pluviosidad.

V. HIPÓTESIS

La modulación del patrón de actividad favorece la termorregulación en monos aulladores. Por lo tanto, la variación diaria en el patrón de actividad está relacionada con las condiciones climáticas.

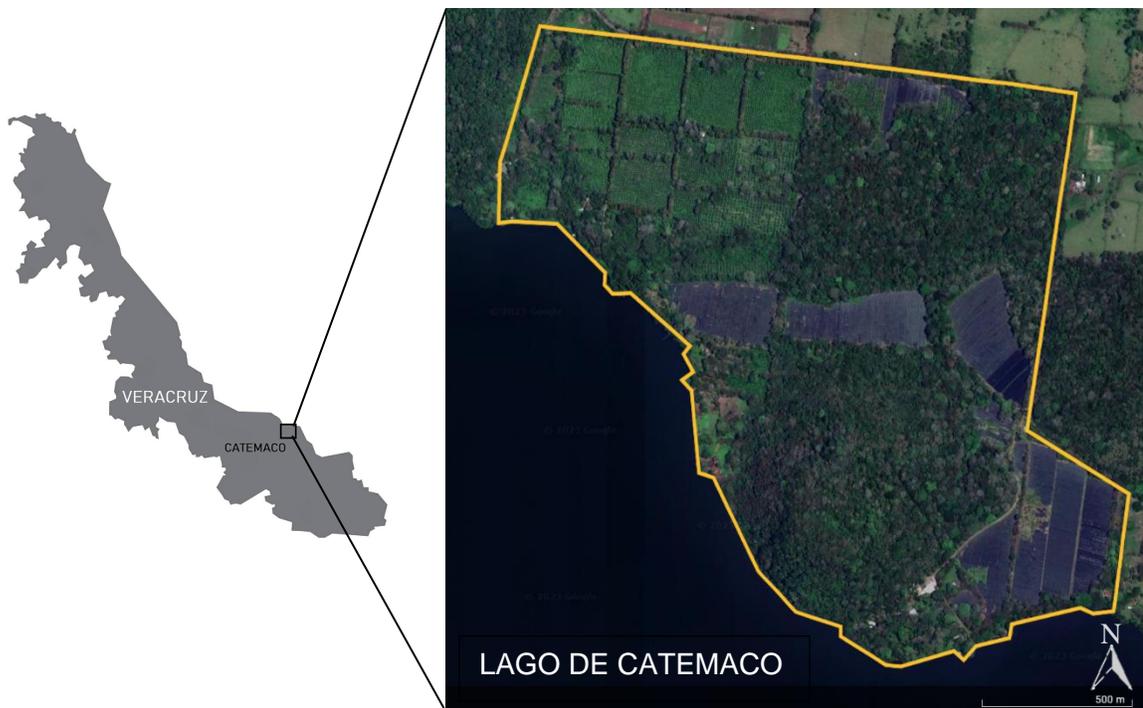
Predicciones:

- A. Los monos aulladores están menos activos en los días fríos que en los días calurosos.
- B. Los monos aulladores distribuyen su actividad de forma distinta en los días calurosos que en los días fríos.
- C. Los monos aulladores están menos activos cuando hay presencia de lluvia que cuando hay ausencia de lluvia.
- D. Los monos aulladores distribuyen su actividad de forma distinta en los días con lluvia que en los días sin lluvia.

VI. MARCO METODOLÓGICO

A. ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en una finca privada dedicada al cultivo y comercialización de plantas ornamentales llamada La Flor de Catemaco (Figura 3). La finca se encuentra en la orilla del lago Catemaco, Veracruz, México ($18^{\circ}26'43''$ N, $95^{\circ}02'49''$ O). Esta finca fue elegida por la Universidad Veracruzana para la reintroducción de monos aulladores de manto. La finca La Flor de Catemaco se caracteriza por tener fragmentos de bosque tropical perennifolio bien conservado y cultivos. Los árboles con mayor abundancia en la finca son caoba, ceiba, cedro rojo, ficus y zapote mamey. Sobre ellas se desarrollan numerosas orquídeas, helechos, bromelias, musgos y líquenes (Krömmer *et al.*, 2013).



Créditos de capa de servicio: Maxar Technologies, Airbus, Alamy

Figura 3. Mapa del área de estudio. El mapa del estado de Veracruz en gris. El cuadro negro representa el municipio de Catemaco. El área bordeada de amarillo son los límites de la Finca La Flor de Catemaco, S.A.

Catemaco se encuentra a 333 msnm (INEGI, 2021). La estación húmeda es de junio a febrero y la estación seca de marzo a mayo (Soto y Gama, 1997). En enero se registran las temperaturas más bajas, llegando a los 11 °C, y en mayo las más altas, alcanzando 40 °C. La temperatura media anual es de 24.6 °C. La precipitación media anual varía entre 3000 y 4000 mm (INEGI, 2021).

B. POBLACIÓN DE ESTUDIO

Originalmente se liberaron dos grupos entre el 2003 y 2004 (Escalón, 2007). Desde entonces, se han creado nuevos grupos. Al momento del estudio, había cinco grupos, pero solo se tomaron en cuenta los dos grupos más antiguos (Días *et al.*, 2023). Hasta febrero de 2023, el Grupo 1 consistía en cuatro machos, seis hembras y ningún juvenil. El Grupo 2 consistía en tres machos, cuatro hembras y dos juveniles.

Este estudio se enfocó en los machos porque las hembras cambian su patrón de actividad de acuerdo con el estado reproductivo. La gestación y la lactancia son actividades costosas en términos de tiempo y energía (Dias *et al.*, 2011; Dettmer 2013). Las hembras dependen del acceso a recursos y del esfuerzo requerido para transferir esos recursos a sus crías. Además, también existen requerimientos energéticos y de nutrientes asociados a la ovulación y la concepción (Anderson *et al.*, 2006; Rangel-Negrín *et al.*, 2018).

C. PROCEDIMIENTOS

Las observaciones se hicieron a siete machos de septiembre 2022 a enero 2023, para un total de 35 días. El trabajo de campo se hizo cinco días a la semana. Las observaciones se realizaron de las 7:00 a las 17:00 horas. No se colectaron datos cuando no se localizaban a los monos o cuando el clima (lluvia densa o poca luminosidad) no permitía estar en la intemperie (Li *et al.*, 2019).

A. Colecta de datos de comportamiento

La identificación de cada individuo se hizo por diferencias morfológicas como manchas en el pelaje y cicatrices. Se utilizó el método de muestreo focal animal con registros continuos de días completos (Altmann, 1974; Martin y Bateson, 1996). Con ayuda de binoculares (41x), se siguió a un grupo por semana. Se observó un macho por día,

registrando el tipo de actividad y la hora exacta (hh:mm:ss) del comienzo de cada actividad (Li *et al.*, 2019; Altmann, 1974). Todos los registros se tomaron en cuenta con el horario de verano y se digitalizaron en el formato adecuado para su posterior análisis estadístico. Se colectaron un total de 263 horas de observaciones focales con una media \pm DE 37 ± 14 horas por macho. Para localizar a los sujetos de estudio se buscaba al grupo cerca de los sitios donde suelen dormir o cerca de donde fueron observados por última vez la tarde del día anterior. Se observó al grupo hasta que la falta luminosidad limitara la identificación de los individuos. En pocas ocasiones se perdió el contacto visual con el grupo, por lo que algunas observaciones diarias continuas fueron interrumpidas.

Los comportamientos de los animales focales se categorizaron como descanso, locomoción, alimentación y socialización. Se consideró descanso cuando el animal estaba inactivo, ya sea sentado o acostado; dormido o despierto; y el auto-aseo. En locomoción se incluyó cualquier conducta que incluyó movimiento, como caminar, correr, escalar y saltar en cualquier dirección. La alimentación incluyó la manipulación manual u oral de los alimentos. La socialización se refirió al aseo social (contacto con otro mono), apareamiento (macho adulto copulando con hembra adulta), agresión (comportamiento violento hacia otro individuo), vocalización (vocalización con otro individuo de diferente o mismo grupo) y el juego (simulacros de persecución, simulacros de lucha). Se registró como “tiempo perdido” cuando se perdió contacto visual con el animal focal (Li *et al.*, 2019).

B. Colecta de datos climáticos

Se obtuvieron los datos climáticos de los 35 días en que se realizó el registro de comportamiento. La temperatura ambiental promedio diaria (**T_p**) se calculó con la temperatura máxima y mínima por día que se obtuvo de la base meteorológica de la finca Flor de Catemaco, S.A. Asimismo, se registró la temperatura ambiental por hora durante los registros conductuales con un medidor de clima marcan Kestrel® Modelo 3000. Esto ayudó a calcular la temperatura promedio por hora, como complemento de la temperatura promedio diaria. Aunque la gran mayoría de temperaturas promedio se obtuvo de la base meteorológica, tener dos diferentes fuentes de información ayudó a complementar y filtrar algunos datos faltantes. Para la ocurrencia de lluvia, se anotó la presencia o ausencia de lluvia por día mientras se registraban los datos de comportamiento.

D. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Todos los análisis se realizaron con el programa R (R Core Team, 2023). Para estudiar la actividad se consideraron los registros de socialización, locomoción y alimentación. El modelo circular de densidad de Kernel (MCDK) del paquete *overlap* se utilizó para graficar y visualizar los patrones de actividad (Ridout y Linkie, 2009). El MCDK es una técnica para representar datos de una escala circular. Es útil para identificar la presencia de modas o picos en la distribución, la presencia de asimetrías o de valores atípicos (Ridout y Linkie, 2009; Oliveira-Santos *et al.*, 2013). También se realizaron gráficas circulares de los datos generales y de los datos separados por los factores climáticos con el paquete *circular* (Agostinelli y Lund, 2022). Con estas gráficas, se visualizaron los registros obtenidos por hora de cada patrón.

Debido a que los datos de comportamiento no tuvieron una distribución normal, se utilizaron pruebas estadísticas no paramétricas del paquete *circular* (Agostinelli y Lund, 2022). Se analizaron dos características, uniformidad y homogeneidad. La uniformidad se refiere a la distribución equitativa de los datos mientras que la homogeneidad evalúa la similitud de los datos entre diferentes subgrupos (Jammalamadaka y SenGupta, 2001; Ruxton, 2017). Para analizar la uniformidad, se utilizó la prueba de Rayleigh y de Watson. Estas pruebas analizan si hay alguna preferencia o agrupamiento hacia una dirección particular en la distribución circular (Pan *et al.*, 2017). La prueba de Rayleigh calcula el vector de resultado de cada punto de datos en función de su ángulo o dirección en un plano circular (Mutwiri *et al.*, 2016). Estos vectores se suman y se obtiene el módulo del vector resultante. Cuanto mayor sea el módulo del vector resultante, más dispersos estarán los datos en el plano y menos uniforme será la distribución. La prueba de Watson es parecida, pero detecta mejor las desviaciones de la uniformidad en datos circulares. Conocer la uniformidad permite comprender la distribución y los patrones espaciales o temporales de los fenómenos (Landler *et al.*, 2021).

La homogeneidad se analizó con la prueba de Rao, también conocida como Rao-Spacing. Esta prueba determina si un conjunto de datos sigue una distribución uniforme en un intervalo o en un eje unidimensional (Landler *et al.*, 2021). Se basa en la idea de que,

para ser homogéneos, los datos estarán espaciados de manera equidistante a lo largo del intervalo. La prueba de Rao mide la discrepancia entre los espacios reales entre los datos y los espacios esperados en una distribución homogénea (Landler *et al.*, 2019). La homogeneidad es importante en el análisis estadístico porque si los datos no son homogéneos, puede dificultar la identificación de patrones y la realización de comparaciones significativas entre los diferentes subconjuntos (Fernández-Durán y Gregorio-Domínguez, 2010).

Para analizar la influencia de los factores climáticos en el patrón de actividad de los monos aulladores se empezó por discretizar los datos de temperatura ambiental y pluviosidad con un análisis de aglomerados (*cluster analysis*) usando los paquetes *cluster* y *factoextra* (Maechler *et al.*, 2022; Kassambara y Mundt, 2020). La clasificación más parsimoniosa para los datos de temperatura determinó dos *clusters* (Total_SS = 71%). El primer *cluster* correspondió a días fríos ($T_p < 25^\circ\text{C}$), compuesto por 20 días de registro de datos. Los otros 15 días de registro fueron clasificados en un *cluster* de días calurosos ($\geq 25^\circ\text{C}$). Los datos pluviosidad también se clasificaron en dos *clusters*: días sin lluvia, que fueron 20 días; y días con lluvia, que fueron los 15 restantes. Para comparar los patrones entre condiciones contrastantes de temperatura y de pluviosidad, se utilizó la prueba de homogeneidad de dos muestras de Watson (U^2) del paquete *circular* (Agostinelli y Lund, 2022). Esta prueba compara la distribución de dos muestras independientes (Fernández-Durán y Gregorio-Domínguez, 2010). Así, determina si hay suficiente evidencia estadística para sugerir que ambas muestras provienen de la misma población subyacente o si son significativamente diferentes en su distribución (Ruxton, 2017; Landler *et al.*, 2021). También se utilizó el paquete *overlap* para obtener el coeficiente de solapamiento. Este indica la superposición de dos distribuciones distintas para saber qué tanto coinciden a lo largo del día (Ridout y Linkie 2009).

E. NOTA ÉTICA

El estudio fue no-invasivo y se realizó bajo los lineamientos de la Sociedad Internacional de Primatología para estudios en campo con primates (IPS, 2004). La investigación estuvo avalada por el permiso SGPA/DGVS/04015/21 de la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales de México.

VII. RESULTADOS

Entre septiembre y enero, se obtuvieron un total de 1583 observaciones de comportamiento en 35 días. La actividad total a través del día no fue homogénea ni tuvo una distribución circular uniforme (Rayleigh: $p = 0$; Watson: $p < 0.01$; Rao: $p < 0.01$). Los valles y modas de la **Figura 4A** demuestran una distribución bimodal: un pico a las 10:25; una disminución leve a las 11:00; y un pico de actividad pronunciado a las 14:40 horas (**Figura 4B**).

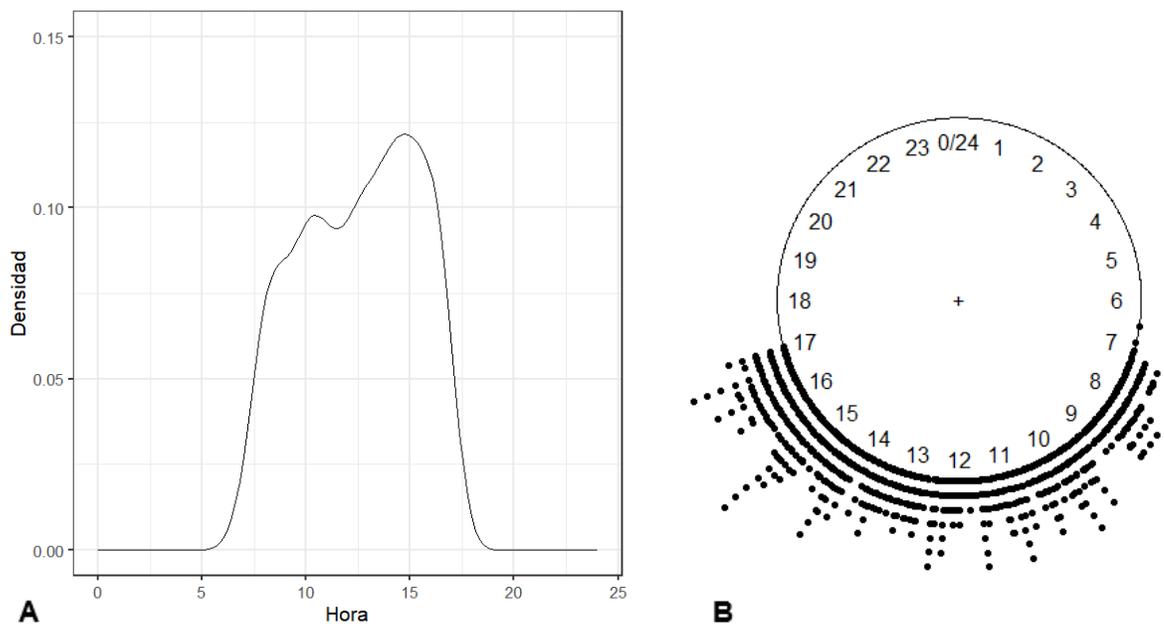


Figura 4. Modelo circular de densidad de Kernel que muestra el patrón general de actividad diurna de *Alouatta palliata* (**A**). Gráfica circular de la cantidad total de registros de actividad en cada hora del día de *Alouatta palliata* (**B**). Los puntos negros indican el número de registros en cada hora del día.

La distribución de actividades a través del día en los días calurosos, fríos, con lluvia y sin lluvia fue heterogénea y no uniforme (Watson: $p < 0.01$, Rayleigh: $p = 0$, Rao: $p < 0.001$). En los días calurosos (**Figura 5A**) la mayor cantidad de registros ocurrió a las 12:00, 13:00 y 14:30 horas. Luego los de las 7:30, 11:00 y 16:30. En los días fríos (**Figura 5B**), los registros más altos de actividad se observaron a las 11:00 y 17:00, siguiéndole los de las 8:00, 13:30 y 16:30. En los días lluviosos (**Figura 5C**) se distinguen cantidades altas a las 8:00, 11:00, 12:00 y 17:00, mientras que en los días sin lluvia (**Figura 5D**), hubo una alta cantidad de registros a las 8:00, 10:30, 13:30 y 15:30.

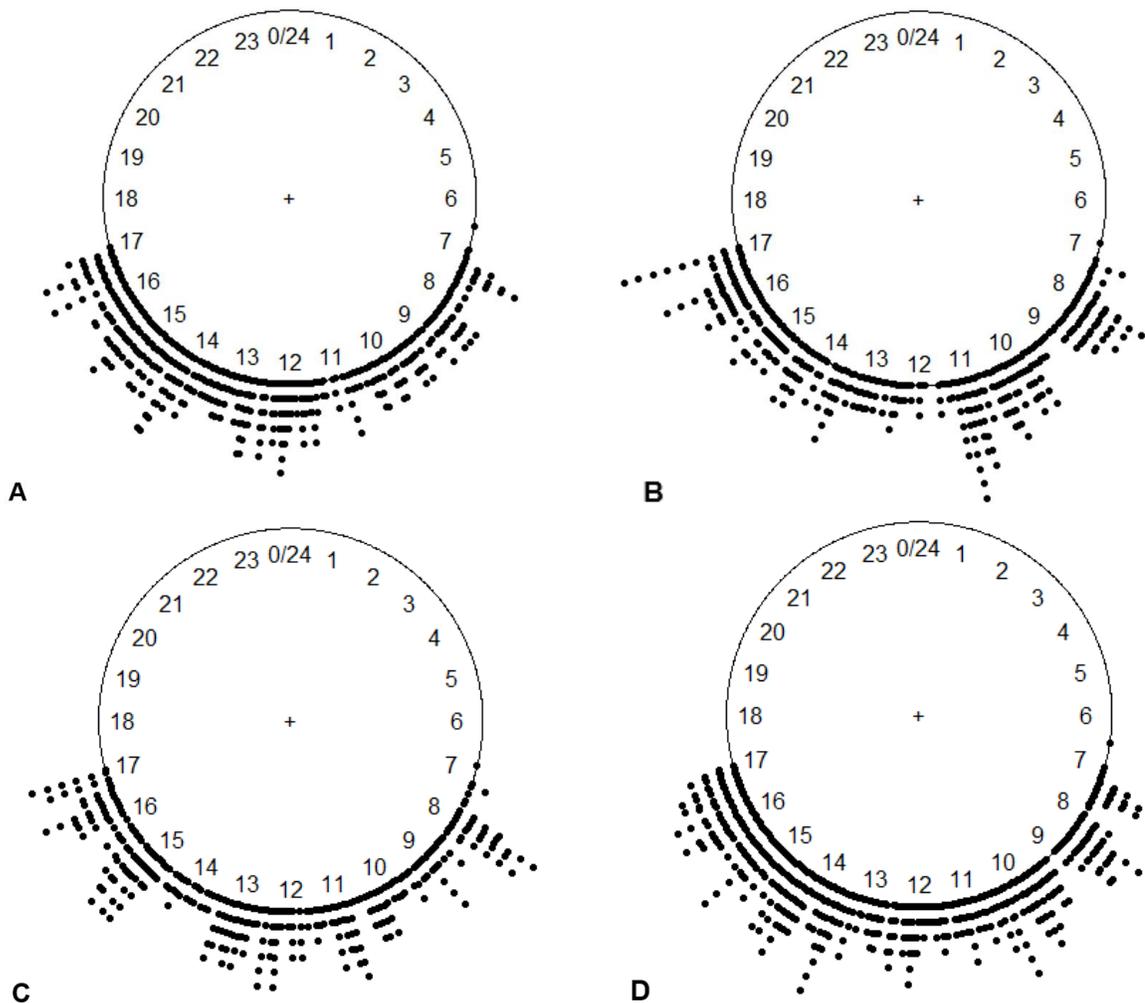


Figura 5. Gráficas circulares de la cantidad de registros durante el día de *Alouatta palliata* en días calurosos (A) y fríos (B); y en días con lluvia (C) y sin lluvia (D).

Los puntos negros indican el número de registros en cada hora del día.

En la **Figura 6** se observan que ambas gráficas son bimodales. Las modas de los días calurosos ocurrieron a las 9:40 y 14:30 y en los días fríos a las 10:30 y 15:40 horas. Estas distribuciones fueron heterogéneas ($U^2: t = 0.4385, p = 0.05$).

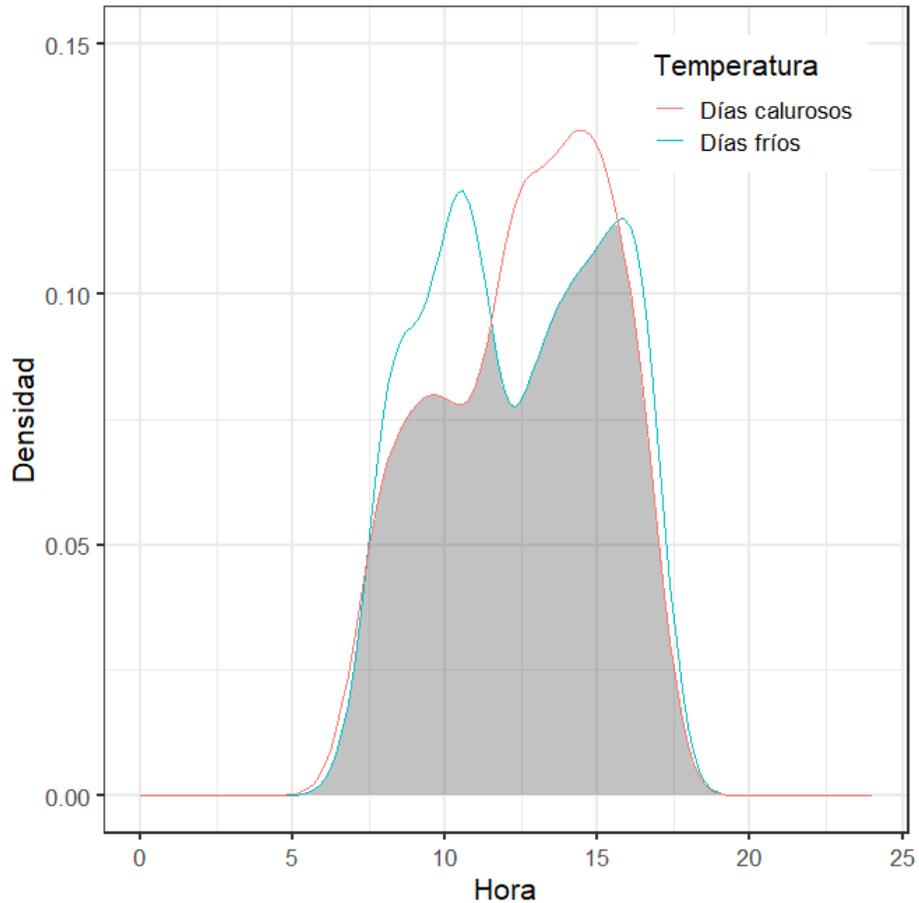


Figura 6. Modelos circulares de densidad de Kernel que comparan la variación en el patrón de actividad diaria de *Alouatta palliata* entre días calurosos y fríos.

El solapamiento está sombreado de color gris.

El patrón de actividad de los días con lluvia tuvo una distribución trimodal con picos a las 8:50, 12:40 y 15:20 (**Figura 7**), mientras que el de los días sin lluvia tuvo una distribución bimodal con picos a las 10:10 y 14:20. A pesar de presentar diferente cantidad de modas, los patrones de pluviosidad fueron homogéneos entre sí ($U^2: t = 0.1405$, $p = 0.05$) y tuvieron un coeficiente de solapamiento alto.

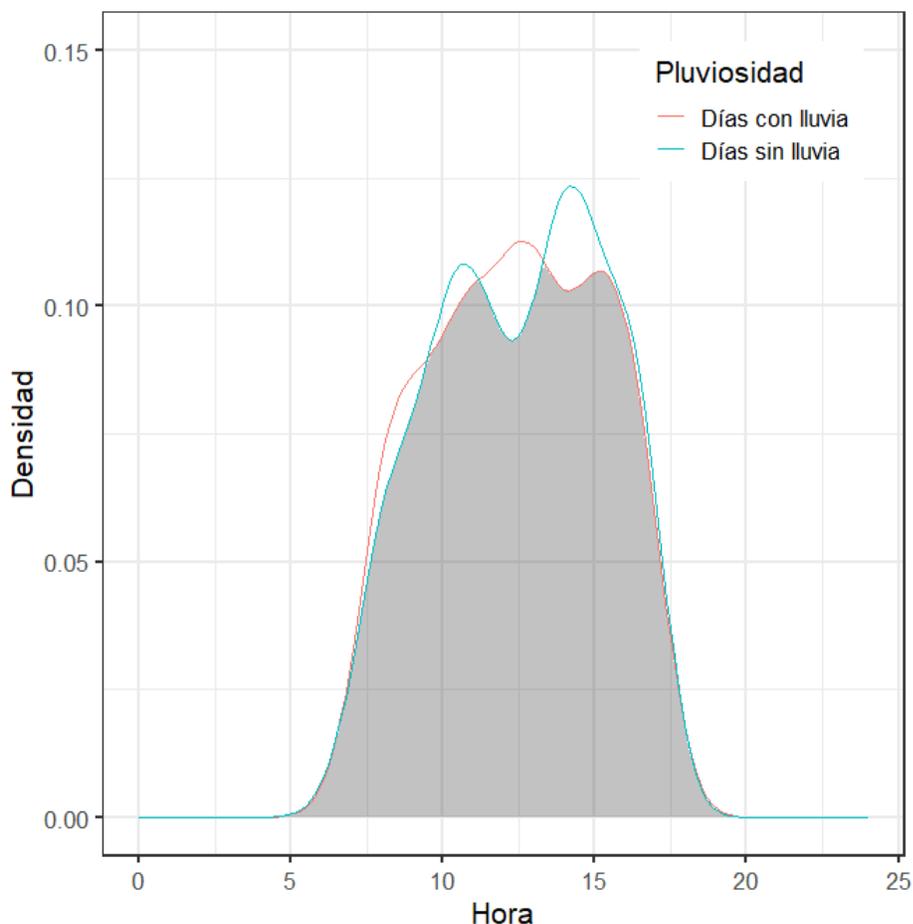


Figura 7. Modelos circulares de densidad de Kernel que comparan la variación en el patrón de actividad diaria de *Alouatta palliata* entre los días con y sin lluvia.

El solapamiento está sombreado de color gris.

VIII. DISCUSIÓN

Este es uno de los primeros trabajos que describe el patrón de actividad diurno de los monos aulladores de manto en México (Cristóbal-Azkarate y Arroyo-Rodríguez, 2007).

Los picos observados en todos los modelos circulares correspondieron principalmente a periodos de alimentación o de locomoción. Estas dos actividades están fuertemente relacionadas porque los monos aulladores normalmente se desplazan para buscar alimento (Berstein, 1964). La alimentación y la locomoción son las dos actividades más comunes de los primates y son las que normalmente conducen a picos de actividad durante el día (Li *et al.*, 2019; Palma *et al.*, 2011; Abebe *et al.*, 2022; Wong y Sicotte, 2007). Para saber si los picos son una combinación de actividades o corresponden solamente a una actividad, se tendrían que analizar los datos divididos por tipo de actividad. Esta fue una de las opciones consideradas para evaluar en este estudio, pero se decidió analizar las actividades de forma general para enfocar el trabajo en las variaciones del patrón de actividad en vez de en los presupuestos de tiempo.

El patrón de actividad general de los monos aulladores de manto estudiados en esta investigación sigue una distribución bimodal, que es muy común en los patrones de actividad de especies de primates diurnos (Erkert, 2008 Chapman y Chapman, 1991; Fan *et al.*, 2008; Hill *et al.*, 2004, Huang *et al.*, 2003; Ma *et al.*, 2014). Uno de los picos sucedió dos horas antes y el otro pico dos horas después de la temperatura ambiental máxima del día, que fue entre las 12:00 y 13:00 (Anexo 1). Esto concuerda con la literatura que señala que la temperatura máxima es un factor determinante para la implementación de estrategias conductuales de termorregulación (Dunbar *et al.*, 2009; Korstjens *et al.*, 2010; Hill *et al.*, 2004; Bicca-Marques y Calegare-Marques, 1998; Días *et al.*, 2013).

Es importante destacar que el pico de las 10:25 ocurre con menor densidad que el pico de las 14:40. Un estudio de monos araña demuestra lo contrario, un pico matutino que duplica el de la tarde (Erkert, 2008). Los monos araña tienen una estrategia alimenticia llamada "paso rápido de alimento", que implica una locomoción rápida, recorridos largos

y una dieta prácticamente frugívora. Esta puede ser una razón por la que necesitan más energía desde temprano en la mañana. En cambio, los monos aulladores tienen una estrategia de "digestión eficiente", que les permite descansar más y una dieta altamente foliar, o sea, con menos calorías (Milton, 1981). Es posible que los monos aulladores de manto prioricen alcanzar la saciedad justo antes que anochezca, para no tener que forrajear en la mañana. Se tendrían que considerar y analizar otras variables ambientales como la disponibilidad de alimento y la estacionalidad, así como variables conductuales como los patrones de uso del espacio. Esto ayudará a entender mejor el patrón de actividad y comparar los resultados con investigaciones anteriores (Bravo y Sallenave, 2003; Cristóbal-Azkarate y Arroyo-Rodríguez, 2007; Ceccarelli *et al.*, 2021).

Se cumplió la predicción de que los monos aulladores de manto distribuyen de forma distinta sus actividades a lo largo de día dependiendo de la temperatura ambiente. A pesar de que los patrones de actividad en días fríos y calurosos son bimodales, los picos de actividad suceden a diferentes horas. Por ello, el coeficiente de solapamiento entre las dos distribuciones fue bajo, y, por lo tanto, las distribuciones fueron heterogéneas. Ambos picos de los días calurosos sucedieron una hora antes que los picos de los días fríos. Esta brecha de una hora fue suficiente para encontrar distribuciones estadísticamente diferentes. Probablemente la hora óptima para estar activos comienza antes en los días con calor (Muñoz *et al.*, 2001)

La predicción de que la actividad sería más baja en días fríos que en días calurosos no se cumplió. El patrón de actividad de los días calurosos incluyó un pico más alto, pero el otro pico de actividad fue muy pequeño comparado con los picos del patrón de actividad de días fríos. Se tendrían que hacer otros cálculos para saber si la actividad simplemente se distribuyó de forma diferente o si en realidad hay una disminución de actividad en los días fríos. Según estudios hechos en el mono aullador marrón (*Alouatta fusca*), en algunas poblaciones los individuos están más activos cuando las temperaturas son bajas, pero en otras están más activos cuando las temperaturas son altas (Chiarello, 1993). Esto indica que hay que tomar en cuenta variables específicas de cada población de estudio y su entorno para entender por qué utilizan diferentes estrategias de termorregulación.

Contrario a lo descrito en la literatura y a lo que se predijo, no hubo una influencia directa de la pluviosidad en el patrón de actividad de los monos aulladores de manto (Dunbar *et al.*, 2009; Noser y Byrne, 2007; Muñoz *et al.*, 2001). En particular, los patrones de actividad de los días con y sin lluvia se solaparon notablemente y las distribuciones de los patrones de actividad de días con y sin lluvia fueron homogéneas entre sí. A pesar de este resultado, el patrón de actividad de los días con lluvia fue trimodal y el de días sin lluvia fue bimodal. Se planteó que el patrón de actividad de los días con lluvia iba a tener similitudes con los días fríos, pero no fue así. En realidad, no se parece a ningún otro patrón de este estudio. Una explicación para la distribución trimodal de los días con lluvia es que la presencia de lluvia estabiliza la temperatura a lo largo del día (Anexo 1). Al no existir un incremento unimodal significativo en la temperatura máxima, los monos aulladores de manto quizá no tienen la necesidad de descansar al mediodía como se observó en los otros patrones de este estudio y en otras investigaciones (Dunbar *et al.*, 2009; Korstjens *et al.*, 2010; Hill *et al.*, 2004; Bicca-Marques y Calegari-Marques, 1998; Días *et al.*, 2013).

Para clasificar los datos de pluviosidad se tomó en cuenta la ocurrencia diaria. Además, por la seguridad del observador, no se registraron datos en los días que las lluvias eran muy fuertes. Estas limitaciones resultan en que los días registrados como “con lluvia” en este estudio, no corresponden probablemente a los días más lluviosos. Otros estudios sobre monos aulladores que han demostrado una reducción de las actividades en los días nublados y con lluvia, han tomado en cuenta la cantidad de lluvia y su intensidad (Chivers, 1969, Dunbar *et al.*, 2009). Esta diferencia en la metodología utilizada puede explicar por qué en este estudio, el patrón de actividad no varió entre días con y sin lluvia.

Tampoco se cumplió la predicción de que los monos fueran menos activos en los días con lluvia que sin lluvia. Al tener una distribución homogénea entre sí, significa que no hay diferencias significativas. Con o sin lluvia, los monos usan prácticamente la misma cantidad de energía en los mismos horarios. Como se explicó antes, se requieren estudios más detallados acerca de la influencia de la pluviosidad en el patrón de actividad para confirmar los resultados obtenidos.

Hay que aclarar que las gráficas y modelos circulares solamente tienen datos entre las 7:00 y 17:00 porque el objetivo del estudio fue investigar el patrón diurno de los monos aulladores de manto. Hay primates diurnos que pueden tener actividad nocturna debido a factores naturales o antropogénicos (Zhang *et al.*, 2020). Hay pocos estudios sobre el comportamiento nocturno en el género *Alouatta*, aunque se han registrado conductas de socialización, como el juego y aullidos (Byrne y Da Cunha, 2006; Drubbel y Gautier, 1993), de alimentación, como forrajeo, de locomoción (Sobral *et al.*, 2022; Dahl y Hemingway, 1988), así como nacimientos ocasionales (Peker *et al.*, 2009). Sería interesante investigar si el mono aullador de manto está activo durante la noche y si esto afecta la distribución de su actividad diurna.

Es desafiante implementar la observación directa para seguir primates en su hábitat natural por las noches ya que hay poca visibilidad (Altmann, 1974; López-Tello, 2014). Así que en futuros estudios se podría considerar el uso de técnicas alternativas, como la telemetría, las cámaras térmicas o la bioacústica, para obtener datos sobre la actividad nocturna (Thompson *et al.*, 2017; Do Nascimento *et al.*, 2021; Bridges y Noss, 2011).

IX. CONCLUSIONES

Las estrategias de termorregulación parecen desempeñar un papel importante en el patrón de actividad diurno de los monos aulladores de manto ante variaciones climáticas. En días calurosos, fríos y sin lluvia, la estrategia de minimización de energía en las horas de temperatura máxima puede ser esencial para su supervivencia.

Los monos aulladores distribuyen su actividad de forma distinta entre los días calurosos y los días fríos, pero no se demostró que cambiara la cantidad de actividad entre estas variaciones climáticas.

No se demostró una diferencia significativa entre la distribución de actividad entre los días con y sin lluvia, pero sí hubo una diferencia en la cantidad de picos de actividad en los patrones de actividad, lo que incita a investigar más a fondo el efecto de la pluviosidad en el comportamiento de estos primates.

X. LITERATURA CITADA

Abebe, B., Ashagrie, M. y Moges, E. (2022). The Activity and Ranging Patterns of Gelada Monkeys as Behavioral Responses to the Effects of Livestock Grazing in the Simien Mountains National Park, Ethiopia. *International Journal of Zoology*, Vol. 2022. <https://doi.org/10.1155/2022/8107527>

Abu, K., Mekonnen, A., Bekele, A. y Fashing, P. J. (2017). Diet and activity patterns of Arsi geladas in low-elevation disturbed habitat south of the Rift Valley at Indetu, Ethiopia. *Primates*, 59(2), 153–161. doi:10.1007/s10329-017-0640-9

Agostinelli, C. y Lund, U. (2022). *R package 'circular': Circular Statistics (version 0.4-95)*. <https://r-forge.r-project.org/projects/circular/>

Aguilar, M. V. (2020). *Etología y telemetría satelital: herramientas complementarias en los procesos de conservación de tortugas marinas*. Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano Tesis Biol. Mar., Santa Marta, Colombia.

Alexander, R.M. (2013). *Principles of Animal Locomotion*. (Course Book ed.). Princeton: Princeton University Press. ISBN: 9781400849512

Altmann J (1974) Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49:227–266.

Anderson, D. P., Nordheim, E. V. y Boesch, C. (2006). Environmental factors influencing the seasonality of estrus in chimpanzees. *Primates* 47: 43–50.

Arditi, S.I. (1992). Variaciones estacionales en la actividad y dieta de *Aotus azarai* y *Alouatta caraya* en Formosa, Argentina. *Boletín Primatológico Latinoamericano*. 3:11–30

Aristizábal, J. F., Chapman, C. A., Leveque, L., y Serio-Silva, J. C. (2018). Impacts of temperature on behaviour of the Mexican endangered black howler monkey *Alouatta pigra* Lawrence, 1933 (Primates: Atelidae) in a fragmented landscape. *Acta Zoologica Bulgarica*, 70(3), 377-382.

Arroyo-Rodríguez, V., Andresen, E., Bravo, S. P. y Stevenson, P. R. (2015). Seed Dispersal by Howler Monkeys: Current Knowledge, Conservation Implications, and Future Directions. *Howler Monkeys*, 111–139. doi:10.1007/978-1-4939-1960-4_5.

Arroyo-Rodríguez, V., Dias, P. A. D. (2010). Effects of habitat fragmentation and disturbance on howler monkeys: a review. *Am J Primatol* 71:1–16.

Aschoff, J., Daan, S., Honma, K.I. (1982). Zeitgebers, entrainment, and masking: some unsettled questions. In: Aschoff, J., Daan, S., Groos, G.A. (eds). *Vertebrate circadian systems*. Springer, Berlin, 13–24.

Asensio, N., Cristóbal-Azkarate, J., Dias, P. A. D., Veá, J. J., y Rodríguez-Luna, E. (2007). Foraging habits of *Alouatta palliata mexicana* in three forest fragments. *Folia primatologica; international journal of primatology*, 78(3), 141–153. <https://doi.org/10.1159/000099136>

Astiazarán-Azcarraga, A., Gallina-Tessaro, S. y Delfin-Alfonso, C.A. (2020). Activity patterns of arboreal mammals in a tropical rain forest in México. *THERYA*. Vol. 11(2): 225-231. DOI: 10.12933/therya-20-779.

Baldwin, J. D. y Baldwin, J. I. (1978). Exploration and play in howler monkeys (*Alouatta palliata*). *Primates*, 19(3), 411–422. <https://doi.org/10.1007/BF02373305>.

Baumgarten, A. y Williamson, G. B. (2007). The distributions of howling monkeys (*Alouatta pigra* and *A. palliata*) in southeastern Mexico and Central America. *Primates; Journal of Primatology*, 48(4), 310–315. <https://doi.org/10.1007/s10329-007-0049-y>.

Bernal-Gutiérrez, J. (2012). Seguimiento satelital de las rutas migratorias y/o residenciales de dos juveniles de tortuga carey *Eretmochelys imbricata* (Linnaeus, 1766) procedentes de una fase de levante en sistema cerrado, Santa Marta, Colombia. Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano Tesis Biol. Mar., Santa Marta, Colombia. 84 p.

Bernstein, I. S. (1964). A field study of the activities of howler monkeys. *Animal Behaviour*, 12(1), 92–97. doi:10.1016/0003-3472(64)90108-3

Bertolucci, C., Giannetto, C., Fazio, F. y Piccione, G. (2008). *Seasonal variations in daily rhythms of activity in athletic horses. Animal*, 2(07). doi:10.1017/s1751731108002267

Bicknell, J., Peres, C.A. (2010). Vertebrate population responses to reduced-impact logging in a neotropical forest. *For Ecol Manage*, 259:2267–2275.

Bicca-Marques, J. C. y Calegario-Marques, C. (1998). Behavioral thermoregulation in a sexually and developmentally dichromatic neotropical primate, the black-and-gold howling monkey (*Alouatta caraya*). *American journal of physical anthropology*, 106(4), 533–546. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-8644\(199808\)106:4<533::AID-AJPA8>3.0.CO;2-J](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(199808)106:4<533::AID-AJPA8>3.0.CO;2-J)

Bicca-Marques, J. (2003). How do Howler Monkeys Cope with Habitat Fragmentation? In book: *Primates in Fragments: Ecology and Conservation* (pp.283-303). Kluwer Academic/Plenum Publishers. DOI:10.1007/978-1-4757-3770-7_18.

Blake, J. G., Mosquera, D., Loiselle, B. A., Swing, K., Guerra, J. y Romo, D. (2012). Temporal activity patterns of terrestrial mammals in lowland rainforest of Eastern Ecuador. *Ecotropica*, 18, 137–146.

Bloch, G., Barnes, B. M., Gerkema, M. P. y Helm, B. (2013). Animal activity around the clock with no overt circadian rhythms: patterns, mechanisms and adaptive value. *Proceedings. Biological sciences*, 280(1765), 20130019. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.0019>

Boyle, S. A. y Smith, A. T. (2010). Behavioral modifications in northern bearded saki monkeys (*Chiropotes satanas chiropotes*) in forest fragments of central Amazonia.

Primates, 51, 43–51. <https://doi.org/10.1007/s10329-009-0169-7>

Bravo, S.P., Sallenave, A. (2003). Foraging Behavior and Activity Patterns of *Alouatta caraya* in the Northeastern Argentinean Flooded Forest. *International Journal of Primatology* 24: 825–846. <https://doi.org/10.1023/A:1024680806342>.

Bridges, A. S. y Noss, A. J. (2011). *Behavior and Activity Patterns. Camera Traps in Animal Ecology*, 57–69. doi:10.1007/978-4-431-99495-4_5

Buchholz, R. (2007). Behavioral biology: an effective and relevant conservation tool. *Trends in Ecology y Evolution*, 22, 401–40.

Buliung, R. N., Roorda, M. J. y Rimmel, T. K. (2008). *Exploring spatial variety in patterns of activity-travel behaviour: initial results from the Toronto Travel-Activity Panel Survey (TTAPS)*. *Transportation*, 35(6), 697–722. doi:10.1007/s11116-008-9178-4

Campera, M., Serra, V., Balestri, M., Barresi, M., Ravaolahy, M., Randriatafika, F. y Donati, G. (2014). Effects of habitat quality and seasonality on ranging patterns of collared brown lemur (*Eulemur collaris*) in littoral forest fragments. *International Journal of Primatology*, 35, 957–975. <https://doi.org/10.1007/s10764-014-9780-6>

Campion, C., Pardo, I., Elósegui, M. y Villanua, D. (2020). Gps Telemetry and Home Range of the White-Backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos*: Results of the First Experience. *Acta Ornithologica*, 55(1), 77-87

Carpenter, C. R. (1934). A field study of the behavior and social relations of howling monkeys. Baltimore, Md: The Johns Hopkins Press. online. <https://babel.hathitrust.org/cgi/pt?id=uc1.b4091926yview=1upyseq=3>.

Ceballos, G., y Galindo, C. (1984). Mamíferos silvestres de la Cuenca de México. Editorial Limusa, México, 299.

Ceccarelli E., Rangel-Negrín, A., Coyohua-Fuentes, A., y Dias, P.A.D. (2019). An Exploration of the Factors Influencing the Spatial Behavior of Mantled Howler Monkeys (*Alouatta palliata*). *International Journal of Primatology* 40(2):1-17 DOI: 10.1007/s10764-018-0075-1

Ceccarelli, E., Rangel-Negrín, A., Coyohua-Fuentes, A., Canales-Espinosa, D. y Dias, P. A. D. (2021). Vocal and movement responses of mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*) to natural loud calls from neighbors. *American Journal of Primatology*, 83(5). doi:10.1002/ajp.23252

Charre-Medellín, J. (2012). *Uso de Manantiales por los mamíferos silvestres en bosques tropicales de Michoacán*. Tesis de Maestría. Facultad de biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México.

Chapman, C. A. y Chapman, L. J. (1990). Dietary variability in primate populations. *Primates*, 31(1), 121–128. doi:10.1007/bf02381035.

Chapman, C. A. y Chapman, L. J. (1997). Presupuestos de actividad y comportamiento posicional de monos aulladores de manto (*Alouatta palliata*) en un bosque siempreverde estacional en México. *International Journal of Primatology*, 18(2), 317-339. doi: 10.1023/A:1026385620722

Chapman, C. A. y Pavelka, M. S. M. (2004). *Group size in folivorous primates: ecological constraints and the possible influence of social factors*. *Primates*, 46(1), 1–9. doi:10.1007/s10329-004-0093-9

Chiarello, A.G. (1993). Activity pattern of the brown howler monkey *Alouatta fusca*, Geoffroy 1812, in a forest fragment of southeastern Brazil. *Primates* 34, 289–293. <https://doi.org/10.1007/BF02382623>

Chivers, D.J. (1969). On the daily behaviour and spacing of howling monkeys' groups. *Folia Primatol.*, 10: 48–102.

Chaves, O. M., Stoner, K. E. y Arroyo-Rodríguez, V. (2011). Seasonal differences in activity patterns of Geoffroyi's spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) Living in continuous and fragmented forests in Southern Mexico. *International Journal of Primatology*, 32, 960–973. <https://doi.org/10.1007/s10764-011-9515-x>

Cheney, D. L. y Seyfarth, R. M. (1990). How monkeys see the world: Inside the mind of another species. Chicago: University of Chicago Press. DOI: 10.7208/chicago/9780226218526.001.0001

Chiesa, J.J., Aguzzi, J., García, J.A., Sarda, F., de la Iglesia, H. (2010). Light intensity determines temporal niche switching of behavioral activity in deep water *Nephrops norvegicus* (Crustacea: Decapoda). *J Biol Rhythm* 25:277–287.

Claassen, V. (1994). Circadian and other rhythms. In *Techniques in the Behavioral and Neural Sciences* (Vol. 12, pp. 343-381). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-81871-3.50023-0>

Cristóbal-Azkarate, J. y Arroyo-Rodríguez, V. (2007). Diet and activity pattern of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in Los Tuxtlas, Mexico: effects of habitat fragmentation and implications for conservation. *American Journal of Primatology*, 69(9): 1013–1029. DOI: 10.1002/ajp.20420.

Cuarón, A. D., Shedden, A., Rodríguez-Luna, E., de Grammont, P.C. y Link, A. 2020. *Alouatta palliata ssp. mexicana*. The IUCN Red List of Threatened Species 2020: e.T925A17978896. doi: 10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T925A17978896.en.

Curtis, D. J. y Rasmussen, M. A. (2006). The evolution of cathemerality in primates and other mammals: a comparative and chronoecological approach. *Folia primatologica*;

international journal of primatology, 77(1-2), 178–193.
<https://doi.org/10.1159/000089703>

Da Cunha, R. G. T. y Byrne, R. (2006). Roars of black howler monkeys (*Alouatta caraya*): evidence for a function in inter-group spacing. *Behaviour*, 143(10), 1169–1199. doi:10.1163/156853906778691568

Dahl, J. F. y Hemingway, C. A. (1988). An unusual activity pattern for the mantled howler monkey of Belize. *American Journal of Physical Anthropology* 75:201.

del Valle, M. E., Juárez-Romero, L. M., y Rodríguez-Toledo, E. (2014). Temporal and spatial patterns of activity in mantled howling monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) in Los Tuxtlas, Mexico. *International Journal of Primatology*, 35(2), 423-437. doi: 10.1007/s10764-013-9723-1

Dettmer, A. M. (2013). The Integrative Biology of Reproductive Functioning in Nonhuman Primates. *American Journal of Primatology* 75:197–201.

Dias, P. A. D., Coyohua-Fuentes, A., Canales-Espinosa, D. *et al.* (2023). Demography and life-history parameters of mantled howler monkeys at La Flor de Catemaco: 20 years post-translocation. *Primates* 64, 143–152. <https://doi.org/10.1007/s10329-022-01030-z>

Dias, P. A. D., Rangel-Negrín, A., Coyohua-Fuentes, A. y Canales-Espinosa, D. (2013). Factors affecting the drinking behavior of black howler monkeys (*Alouatta pigra*). *Primates*, 55(1), 1–5. doi:10.1007/s10329-013-0383-1

Dias, P. A. D., Rangel-Negrín, A. (2014). Diets of howler monkeys. In: Kowalewski, M., Garber, P., Cortés-Ortiz, L., Urbani, B., Youlatos, D. (eds). *Howler monkeys: behavior, ecology, and conservation*. Springer, New York.

Días, P.A.D., Rangel-Negrín, A. y Canales-Espinosa, D. (2011). Effects of lactation on the time budgets and foraging patterns of female black howlers (*Alouatta pigra*). *American Journal of Physical Anthropology*, 145(1), 137-146.

Di Bitetti, M.S., Paviolo, A., Ferrari, C.A., De Angelo, C. y Di Blanco, Y. (2008). Differential responses to hunting in two sympatric species of brocket deer (*Mazama americana* and *M. nana*). *Biotropica*, 40: 636–336.

Do Nascimento, L.A., Pérez-Granados, C. y Beard, K.H. (2021). Passive Acoustic Monitoring and Automatic Detection of Diel Patterns and Acoustic Structure of Howler Monkey Roars. *Diversity*, 13, 566. <https://doi.org/10.3390/d13110566>

Dunbar, R. I. M., Korstjens, A. H., y Lehmann, J. (2009). Time as an ecological constraint. *Biological Reviews*, 84(3), 413–429. doi:10.1111/j.1469-185x.2009.00080.x

Dunn, J. C., Cristóbal-Azkarate, J. y Veà, J. J. (2009). Differences in diet and activity pattern between two groups of *Alouatta palliata* associated with the availability of big trees and fruit of top food taxa. *American Journal of Primatology*, 71(8), 654–662. doi:10.1002/ajp.20700

Deshler, J.F., Forsman, E. D. y Swingle, J.K. (2019). Diurnal activity pattern of a pair of breeding northern pygmy-owls. *Northwestern Naturalist* 100(3), 176-185. <https://doi.org/10.1898/1051-1733-100.3.176>

Drubbel, R.V. y Gautier, J.-P. (1993). On the occurrence of nocturnal and diurnal loud calls, differing in structure and duration, in red howlers (*Alouatta seniculus*) of French Guyana. — *Folia primatol.* 60: 195-209.

El Alami, A., Van Lavieren, E., Rachida, A. y Chait, A. (2012). Differences in Activity Budgets and Diet Between Semiprovisioned and Wild-Feeding Groups of the Endangered Barbary Macaque (*Macaca sylvanus*) in the Central High Atlas Mountains,

Morocco. *American Journal of Primatology*, 74(3), 210–216. doi:10.1002/ajp.21989

Eppley, T.M. y Donati, G. (2019). Cathemeral. In: Vonk, J., Shackelford, T. (eds) *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-47829-6_246-1

Erkert, H. S. (2008) Diurnality and nocturnality in nonhuman primates: comparative chronobiological studies in laboratory and nature. *Biological Rhythm Research*, 39:3, 229-267, DOI: 10.1080/09291010701683391

Erkert, H.G. (1989). Lighting requirements of nocturnal primates in captivity: a chronobiological approach. *Zoo Biol.* 8: 179–191.

Escalón, E. (2007). Se unen UV y Flor de Catemaco para rescatar monos en peligro de extinción. No. 275. *Universo*. <https://www.uv.mx/universo-hemeroteca/275/infgral/infgral03.htm>

Escudero-Páez, S. P. (2005). Patrón de actividad, recorridos diarios y dieta de *Alouatta seniculus* en fragmentos de bosque de galería San Martín (Meta). Tesis en grado de Biología. Pontificia Universidad Javeriana, Facultad de Ciencias, Carrera de Biología.

Espinosa-Gómez, F., Gómez-Rosales, S., Wallis, I. R., Canales-Espinosa, D., y Hernández-Salazar, L. (2013). *Digestive strategies and food choice in mantled howler monkeys Alouatta palliata mexicana: bases of their dietary flexibility*. *Journal of Comparative Physiology B*, 183(8), 1089–1100. doi:10.1007/s00360-013-0769-9

Estrada, A. (1984). Resource use by howler monkeys (*Alouatta palliata*) in the rain forest of Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Int J Primatol* 5:105–131. DOI:10.1007/BF02735736.

Fan, P.-F., Ni, Q.-Y., Sun, G.-Z., Huang, B. y Jiang, X.-L. (2008). Seasonal variations

in the activity budget of *Nomascus concolor jingdongensis*, at Mt. Wuliang, central Yunnan, China: effects of diet and temperature. *Int. J. Primatol.* 29 (4), 1047–1057.

Fernández-Durán, J. J. y Gregorio-Domínguez, M. M. (2010). A Likelihood Ratio Test for Homogeneity in Circular Data. *J Biomet Biostat* 1:107. doi:10.4172/2155-6180.1000107

Fragaszy, D.M., Visalberghi, E. y Fedigan, L.M. (2004). The Complete Capuchin: The Biology of the Genus *Cebus*. DOI:10.5860/choice.424029.

Galsworthy, M. J., Amrein, I., Kuptsov, P. A., Poletaeva, I. I., Zinn, P., Rau, A., *et al.* (2005). A comparison of wild-caught wood mice and bank voles in the intellicage: assessing exploration, daily activity patterns and place learning paradigms. *Behav. Brain Res.* 157, 211–217. doi: 10.1016/j.bbr.2004.06.021 (2)

Gharnit, E., Bergeron, P., Garant, D. y Réale, D. (2020). Exploration profiles drive activity patterns and temporal niche specialization in a wild rodent. *Behavioral Ecology*. doi:10.1093/beheco/araa022

Gil-Fernández, M. y Escobar-Lasso, S. (2014). Desplazamiento y patrones de actividad de *Alouatta palliata* en dos tipos de bosque en Costa Rica. *Revista Bioma*, 3(26), ISSN: 2307-0560.

Gómez-Posada, C., Londoño, J.M. (2012). *Alouatta seniculus*: density, home range and group structure in a bamboo forest fragment in the Colombian Andes. *Folia Primatol.* 83:56–65. DOI:10.1159/000339803.

Green, J. A., Halsey, L. G., Wilson, R. P., and Frappell, P. B. (2009). Estimating energy expenditure of animals using the accelerometry technique: activity, inactivity and comparison with the heart-rate technique. *J. Exper. Biol.* 212,471–482. doi: 10.1242/jeb.026377

Gwinner E. (1996). Circadian and circannual programs in avian migration. *The Journal of experimental biology*, 199(Pt 1), 39–48. <https://doi.org/10.1242/jeb.199.1.39>

Halle, S. y N. Stenseth. (2000). Activity Patterns in Small Mammals: An Ecological Approach. Heidelberg, Springer Verlag Berlin.

Hanya, G. (2004). Seasonal variations in the activity budget of Japanese macaques the coniferous forest of Yakushima: Effects of food and temperature. *American Journal of Primatology* 63, 164-177.

Hanya, G., Tsuji, Y. y Grueter, C. C. (2013). Fruiting and flushing phenology in Asian tropical and temperate forests: implications for primate ecology. *Primates; journal of primatology*, 54(2), 101–110. <https://doi.org/10.1007/s10329-012-0341-3>

Hidalgo-Mihart, M. G. y Olivera-Gómez, L.D. (2011). Radio telemetría de vida silvestre. In: Manual de técnicas para el estudio de la fauna. Gallina, S. y López González, C. (eds.) Publisher: Instituto de Ecología A.C. y Universidad Autónoma de Querétaro

Hill, R.A., Weingrill, T., Barrett, L. y Henzi, S.P. (2004). Indices of environmental temperatures for primates in open habitats. *Primates*, 45 (2), 713.

Hebblewhite M., Haydon D. T. (2010). Distinguishing technology from biology: a critical review of the use of GPS telemetry data in ecology. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 365: 2303–2312.

Huang, C., Wei, F., Li, M., Li, Y., Sun, R. (2003). Sleeping cave selection, activity pattern and time budget of white-headed langurs. *Int. J. Primatol.* 24 (4), 813–824.

Hummell, G.F., Li, A.Y. y Mullinax, J.M. (2022). Very small collars: an evaluation of telemetry location estimators for small mammals. *Animal Biotelemetry* 10, 29. <https://doi.org/10.1186/s40317-022-00301-2>

INEGI [Instituto Nacional de Estadística y Geografía]. (2021). Aspectos Geográficos Veracruz. www.inegi.org.mx/contenidos/app/areasgeograficas/resumen/resumen_30.pdf

Jaman, M. F. y Huffman, M. A. (2013). The effect of urban and rural habitats and resource type on activity budgets of commensal rhesus macaques (*Macaca mulatta*) in Bangladesh. *Primates; journal of primatology*, 54(1), 49–59. <https://doi.org/10.1007/s10329-012-0330-6>

Jammalamadaka, J. y SenGupta, A. (2001). Topics in Circular Statistics (5.^a ed., p. 33). World Scientific Press, Singapore.

Jasso-del Toro, C., Márquez-Valdelamar, L. y Mondragón-Ceballos, R. (2016). Diversidad genética en grupos de monos aulladores de manto (*Alouatta palliata mexicana*) en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas (Veracruz, México). *Revista mexicana de biodiversidad*, 87(3), 1069-1079. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.07.003>.

Kassambara A. y Mundt F. (2020). R package '_factoextra': Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses_. R package version 1.0.7, <<https://CRAN.R-project.org/package=factoextra>>.

Keuling, O., Stier, N., y Roth, M. (2008). *How does hunting influence activity and spatial usage in wild boar Sus scrofa L.?* *European Journal of Wildlife Research*, 54(4), 729–737. doi:10.1007/s10344-008-0204-9.

Kifle, Z. y Bekele, A. (2022). Time budgets and activity patterns of the southern gelada (*Theropithecus gelada obscurus*) in a human-modified landscape, Wollo, Ethiopia. *African Journal of Ecology*, 60, 324–335. <https://doi.org/10.1111/aje.12962>

Korstjens, A. H., Lehmann, J. y Dunbar, R. I. M. (2010). *Resting time as an ecological constraint on primate biogeography.* *Animal Behaviour*, 79(2), 361–374. doi: 10.1016/j.anbehav.2009.11.012

Kowalewski, M. M., Garber, P. A., Cortés-Ortiz, L., Urbani, B. y Youlatos, D. (2015). *Howler Monkeys: Adaptive Radiation, Systematics, and Morphology* (1st ed. 2015.). New York, NY: Springer New York: Imprint: Springer.

Kowalewski, M. M., Garber, P. A., Cortés-Ortiz, L., Urbani, B. y Youlatos, D. (2015). *Howler Monkeys: Behavior, Ecology, and Conservation* (1st ed. 2015.). New York, NY: Springer New York : Imprint: Springer.

Krömmer, T., Carvajal-Hernández, C., Guzmán-Jacob, V., Lopez -Acosta, J. C., Mac Swiney González, M. C. y Rodríguez-Luna, E. (2013). Riqueza de grupos selectos de plantas en selva alta perennifolia y acahuals en el municipio de Catemaco, Veracruz, México. Centro de Investigaciones Tropicales, Universidad Veracruzana.

Kronfeld-Schor, N. y Dayan, T. (2003). Partitioning of time as an ecological resource. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 34, 153–181.

Landler, L., Ruxton, G.D. y Malkemper, E.P. (2019). Circular statistics meets practical limitations: a simulation-based Rao's spacing test for non-continuous data. *Mov Ecol* 7, 15. <https://doi.org/10.1186/s40462-019-0160-x>

Landler, L., Ruxton, G. D., Malkemper, W. P. (2021). Comparing two circular distributions: advice for effective implementation of statistical procedures in biology. <https://doi.org/10.1101/2021.03.25.436932>

Lavariega, M.C., Monroy-Gamboa, A.G. y Padilla-Gómez, E. (2019). Patrones de actividad de la chachalaca pálida (*Ortalis poliocephala*), Huitzil, Vol. 20, núm. 2.

Lima, S.L. y Zollner, P.A. (1996). Towards a behavioral ecology of ecological landscapes. *Trends in Ecology y Evolution*, 11, 131–135.

Link, A., Di Fiore, A. (2006). Seed dispersal by spider monkeys and its importance

in the maintenance of neotropical rain-forest diversity. *Journal of Tropical Ecology* 22: 235–246. Cambridge University Press. doi:10.1017/S0266467405003081.

Lira-Torres, I. y Briones-Salas, M. (2012). Abundancia relativa y patrones de actividad en mamíferos de los Chimalapas, Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 28, 566-585.

Lizcano, J. D., y Cavelier, J. (2000). Daily and seasonal activity of the mountain tapir (*Tapirus pinchaque*) in the Central Andes of Colombia. *The Zoological Society of London*, 252, 429-435.

Lehner, P. N., 1979. *Handbook of Etiological Methods*. Garland STPM Press, New York, NY.

Leopardi, C. (2019). Patrones en Biología. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Desde el Herbario CICY 11: 231–234. ISSN: 2395-8790.

López Tello, E. (2014). Patrón de actividad del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Tesis de Maestría. Facultad de biología, Universidad Veracruzana. Xalapa, Veracruz, México.

Luna, A. (2018). Ecología, densidades poblacionales y estado de conservación de los primates del Magdalena medio colombiano con énfasis en uno de los primates más amenazados con la extinción en el mundo, el mono araña café (*Ateles hybridus*). Memoria para optar al grado de Doctor. Universidad Complutense de Madrid.

Lyra-Jorge, M. C., Ciochetti, G., Pivello, V. R. y Meirelles, S. T. (2008). *Comparing methods for sampling large- and medium-sized mammals: camera traps and track plots*. *European Journal of Wildlife Research*, 54(4), 739–744. doi:10.1007/s10344-008-0205-8

Ma, C., Fei, H., Huang, T., Cui, L. y Fan, P., (2014). Seasonal variation in diurnal

diet and activity rhythm of Cao Vit gibbon (*Nomascus nasutus*) in Bangliang Nature Reserve, Guangxi, China. *Acta Theriol. Sin.* 34 (2), 105–114 (In Chinese).

Maechler, M., Rousseeuw, P., Struyf, A., Hubert, M. y Hornik, K. (2022). R package 'cluster': Cluster Analysis Basics and Extensions. R package version 2.1.4.

Martin, P. y Bateson, P. P. G. (1993). *Measuring behaviour: An introductory guide* (2nd ed.). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139168342>

Maffei, L., Cuéllar, E. y Noss, A. (2004). One thousand jaguars (*Panthera onca*) in Bolivia's Chaco? Camera trapping in the Kaa-Iya National Park. *J. Zool.* 262: 295–304

Metcalf, C.A., Yaicurima, A.Y. y Papworth, S. (2022). Observer effects in a remote population of large-headed capuchins, *Sapajus macrocephalus*. *Int J Primatol* 43, 216–234. <https://doi.org/10.1007/s10764-021-00264-w>

McKinney, T., Westin, J.L. y Serio-Silva, J.C. (2015). Anthropogenic Habitat Modification, Tourist Interactions and Crop-Raiding in Howler Monkeys. 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_11.

Michalski, F. y Norris, D. (2011). Activity patterns of *Cuniculus paca* (Rodentia: Cuniculidae) in relation to lunar illumination and other abiotic variables in the southern Brazilian Amazon. *Zoología*, 28 (6), 701–708.

Milton, K. (1981). Food choice and digestive strategies of two sympatric primate species. *The American Naturalist*. Vol. 117; No. 4. pp. 496-505. The University of Chicago. 0003-0147/81/1703-0006\$2.00.

Müller, M. y Mitani, J. C. (2005). Conflict and cooperation in wild chimpanzees.

In P. J. B. Slater, J. Rosenblatt, C. Snowdon, T. Roper, y M. Naguib (Eds.), *Advances in the study of behavior* (pp. 275–331). New York: Elsevier.

Muñoz, D., García, Y., Franco, B. y Estrada, A. (2001). Presupuestos de tiempo en una tropa de monos aulladores (*Alouatta palliata*) en el parque Yumká, Tabasco, México. *Universidad y Ciencia*. 17:113- 123.

Mutwiri, R.M., Mwambi, H. y Slotow, R. (2016). Approaches for Testing Uniformity Hypothesis in Angular Data of Mega-Herbivores. *International Journal of Science and Research*. DOI:10.21275/v5i3.nov162109

Myers, P., Espinosa, R., Parr, C. S., Jones, T., Hammond, G. S. y Dewey, T. A. (2008). Atelidae - howler and prehensile tailed monkeys. ADW - University of Michigan Museum of Zoology.

Noser, R. y Byrne, R. W. (2007). Travel routes and planning of visits to out-of-sight resources in wild chacma baboons, *Papio ursinus*. *Animal Behavior*. 73:257–266.

Oliveira-Santos, L. G. R., Zucco, C. A., y Agostinelli, C. (2013). Using conditional circular kernel density functions to test hypotheses on animal circadian activity. *Animal Behaviour*, 85(1), 269–280. doi:10.1016/j.anbehav.2012.09.033

Palma, A. C., Velez, A., Gomez-Posada, C., Lopez, H., Zarate, D. A. y Stevenson, P. R. (2011). Use of space, activity patterns, and foraging behavior of red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in an Andean Forest fragment in Colombia. *American Journal of Primatology*, 73, 1062–1071. <https://doi.org/10.1002/ajp.20973>

Pan, L., Tomlinson, A. y Koloydenko, A. A. (2017). Time Pattern Analysis of Malware by Circular Statistics. *2017 ACM/IEEE Symposium on Architectures for Networking and Communications Systems (ANCS)*. doi:10.1109/ancs.2017.26

Peker, S., Kowalewski, M. M., Pavé, R. E., y Zunino, G. E. (2009). Births in wild black and gold howler monkeys (*Alouatta caraya*) in Northern Argentina. *American Journal of Primatology*, 71(3), 261–265. doi:10.1002/ajp.20643

Pérez, S. (2012). Variaciones en el ritmo de reposo-actividad del mono araña *Ateles geoffroyi* producidas por cambio de hábitat, estado gestante, cambio en horario en que se provee alimento y factores astronómicos. https://ru.dgb.unam.mx/handle/DGB_UNAM/TES01000338112

Ridout, M. y Linkie, M. (2009). R package 'overlap': Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 14(3), 322-337. doi:10.1198/jabes.2009.08038

R Core Team (2023). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Roshier, D. A. y Asmus, M. W. (2009). Use of satellite telemetry on small-bodied waterfowl in Australia. *Marine and Freshwater Research* 60(4) 326-332. DOI:10.1071/MF08152

Ruxton, G. D. (2017). Testing for departure from uniformity and estimating mean direction for circular data. *Biology letters*, 13(1), 20160756. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0756>

Santos, A. J. B., Bellini, C., Santos, E. A. P., Sales, G., Ramos, R., Vieira, D. H. G., *et al.* (2021). Effectiveness and design of marine protected areas for migratory species of conservation concern: a case study of post-nesting hawksbill turtles in Brazil. *Biol. Conserv.* 261:109229. doi: 10.1016/j.biocon.2021.109229

Sarmiento, R. (2004). Métodos de estimación poblacional del jaguar (*Panthera onca*) en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica. Tesis de Maestría. Programa regional en

manejo de vida silvestre para Mesoamérica y el Caribe. Universidad Nacional. Heredia, Costa Rica

Prado, C., Haddad, C. y Uetanabaro, M. (2005). *Breeding activity patterns, reproductive modes, and habitat use by anurans (Amphibia) in a seasonal environment in the Pantanal, Brazil*. *Amphibia-Reptilia*, 26(2), 211–221. doi:10.1163/1568538054253375

Serio-Silva, J.C. (1992) Patrón diario de actividad y hábitos alimenticios de *Alouatta palliata* en semilibertad. Tesis para Licenciatura en Biología. Universidad Veracruzana, México

Serio-Silva, J. C., Rico-Gray, V. y Santos-Moreno, A. (2006). Presupuesto de actividad y dieta de los monos aulladores (*Alouatta palliata mexicana*) en un paisaje fragmentado en Los Tuxtlas, México. *American Journal of Primatology*, 68(11), 1059–1073. doi: 10.1002/ajp.20301

Seyfarth, R. M. y Cheney, D. L. (2017). Social cognition in animals. In J. A. Sommerville, y J. Decety (Eds.), *Social cognition: Development across the life span* (pp. 46–68). Routledge/Taylor y Francis Group.

Silveira, L., Jácomo, A. T. A., y Diniz-Filho, J. A. F. (2003). Camera trap, line transect census and track surveys: a comparative evaluation. *Biological Conservation*, 114(3), 351–355. doi:10.1016/s0006-3207(03)00063-6

Sobral, G., Martins, G. S. y Alvarenga de Oliveira, C. (2022). Thermal imaging aids behavioural studies: the case of a diurnal Neotropical primate. *Mastozoología Neotropical*, 29(1): e0660. <https://doi.org/10.31687/saremMN.22.29.1.07.e0622>

Southwick, C. H. (2006). Patterns of intergroup social behavior in primates, with special reference to rhesus and howling monkeys. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 102(2), 436–454. doi:10.1111/j.1749-6632.1962.tb13651.x

Rangel-Negrín, A., Coyohua-Fuentes, A., Chavira-Ramírez, D. R., Canales-Espinosa, D., y Dias, P. A. D. (2018). *Energetic constraints on the reproduction of female mantled howlers*. *American Journal of Primatology*, e22925. doi:10.1002/ajp.22925

Tattersall, I. (2006). The Concept of Cathemerality: History and Definition, *Folia Primatologica*, 77(1-2), 7-14. doi: <https://doi.org/10.1159/000089692>

Thiel, A., Evans, A.L., Fuchs, B., Arnemo, J.M., Aronsson, M. y Persson, J. (2019). Effects of reproduction and environmental factors on body temperature and activity patterns of wolverines. *Front Zool* **16**, 21. <https://doi.org/10.1186/s12983-019-0319-8>

Thompson, C. L., Powell, B. L., Williams, S. H., Hanya, G., Glander, K. E., y Vinyard, C. J. (2017). Thyroid hormone fluctuations indicate a thermoregulatory function in both a tropical (*Alouatta palliata*) and seasonally cold-habitat (*Macaca fuscata*) primate. *American journal of primatology*, 79(11), 10.1002/ajp.22714. <https://doi.org/10.1002/ajp.22714>

Thompson, C. L., Williams, S. H., Glander, K. E., Teaford, M. F., y Vinyard, C. J. (2014). Body temperature and thermal environment in a generalized arboreal anthropoid, wild mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*). *American journal of physical anthropology*, 154(1), 1–10. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22505>

Vargas-Machuca, A. Ramírez-Barajas, P., Roldán-Tutivén, M., Ortiz-Gómez, L. y Soledispa-Bravo, Y. (2014). Patrones de actividad de tres especies de mamíferos cinegéticos en remanentes de bosque, Manabí, Ecuador. *Revista Científica Hippocampus: Colección Recursos Marinos*, 4, 3–7.

Weckel, M., Giuliano, W. y Silver, S. (2006). Jaguar (*Panthera onca*) feeding ecology: distribution of predator and prey through time and space. *J. Zool.*, 270, 25–30.

Weber, N., Weber, S. B., Godley, B. J., Ellick, J., Witt, M. y Broderick, A. C. (2013). *Telemetry as a tool for improving estimates of marine turtle abundance. Biological Conservation*, 167, 90–96. doi: 10.1016/j.biocon.2013.07.030
10.1016/j.biocon.2013.07.030

Wehncke, E.V. Valdez, C.N. y Domínguez, C. A. (2004). Seed Dispersal and Defecation Patterns of *Cebus capucinus* and *Alouatta palliata*: Consequences for Seed Dispersal Effectiveness. *Journal of Tropical Ecology*, 20(5), 535–543. <http://www.jstor.org/stable/4091899>.

Wilson, R.P. *et al.* Remote-sensing system and seabirds: their use, abuse and potential for measuring marine environmental variables. *Marine Ecology Progress Series* 228, 241-261 (2002).

Wikelski, M. *et al.* Going wild: what a global small-animal tracking system could do for experimental biologists. *Journal of Experimental Biology* 210, 181-186 (2007).

Wong, S. N. P. y Sicotte, P. (2007). Activity budget and ranging patterns of *Colobus vellerosus* in forest fragments in central Ghana. *Folia Primatologica*, 78, 245–254.

Zhang, H., Wang, C., Turvey, S. T., Sun, Z., Tan, Z., Yang, Q., ... Yang, D. (2020). *Thermal infrared imaging from drones can detect individuals and nocturnal behavior of the world's rarest primate. Global Ecology and Conservation*, e01101. doi:10.1016/j.gecco.2020.e01101

XI. ANEXOS

Anexo 1. Temperatura promedio por hora según la clasificación climática de los datos.

La temperatura más alta de cada clasificación está subrayada.

Hora del día (hr:ss)	09:00	10:00	11:00	12:00	13:00	14:00	15:00	DESVEST
GENERAL (°C)	25.0	25.8	26.3	<u>27.0</u>	<u>27.0</u>	26.8	26.3	0.7
CALUROSOS (°C)	25.85	26.9	27.2	<u>27.5</u>	27.3	27.0	26.4	0.6
FRÍOS (°C)	22.7	22.6	23.5	<u>24.1</u>	23.5	23.4	23.2	0.5
CON LLUVIA (°C)	24.7	25.4	25.3	25.5	<u>25.8</u>	25.7	25.0	0.4
SIN LLUVIA (°C)	24.3	25.2	25.9	<u>26.9</u>	26.6	26.3	25.7	0.9

DESVEST: desviación estándar