



Ecología poblacional de una tropa de *Alouatta palliata* en un bosque premontano de Costa Rica

Population ecology of a group of Alouatta palliata in a premontane forest of Costa Rica

José F. González-Maya^{1,2*}

RESUMEN

El mono congo, *Alouatta palliata*, ha sido ampliamente estudiado a lo largo de su distribución en zonas bajas, pero los estudios en ecosistemas de montaña no son muy numerosos. El presente estudio se realizó en las faldas del volcán Rincón de la Vieja, aproximadamente a 700 msnm, en un área compuesta por una mezcla de remanentes de bosques primarios y secundarios y pasturas dedicadas a la ganadería, con fuerte actividad turística. Se estudió una tropa de la que se evaluó su tamaño, ámbito de hogar, movimientos diarios, comportamiento, uso de hábitat y dieta. Se encontró que el descanso fue la actividad predominante, así como una relación significativa entre el movimiento y la alimentación. A su vez, seis especies de plantas fueron reportadas dentro de la dieta de la especie, existiendo preferencia por *Garcinia intermedia* y la parte más consumida fueron las hojas tiernas. Se estimó un ámbito de hogar de 889.16 m² y un promedio de 516 m recorridos diarios durante el tiempo de estudio. Tres de los cuatro hábitats disponibles fueron usados en una alta proporción con respecto a su disponibilidad. Los resultados difieren poco con poblaciones de estudios previos en zonas bajas y en hábitats con menor presión, indicando que es posible que la visitación turística no tenga una influencia significativa sobre las tropas de la especie en hábitats perturbados.

Key words: *Alouatta palliata*, ámbito de hogar, comportamiento, dieta, uso de hábitat.

ABSTRACT

The mantled howler monkey, *Alouatta palliata*, has been extensively studied throughout its distribution in lowland areas, but studies in mountain ecosystems still are not very numerous. This study was carried out on the slopes of the Rincón de la Vieja volcano at approximately 700 masl, in an area composed of a mixture of remnants of primary and secondary forests and pastures dedicated to livestock, with strong tourism activity. A troop was studied where group size, home range, daily movements, behavior, habitat use, and diet were evaluated. Resting was the predominant activity and a significant relationship between movement and feeding was found. In turn, six species of plants were reported within the diet of

Ecología poblacional y comportamiento de Alouatta palliata en un Bosque montano en Costa Rica

¹ Escuela de Biología, Universidad Latina de Costa Rica, San Pedro de Montes de Oca, San José, Costa Rica.

² Afiliación actual: Proyecto de Conservación de Aguas y Tierras, ProCAT Colombia/Costa Rica, Las Alturas, Coto Brus, Costa Rica.

* Autor de correspondencia: jfgonzalezmaya@gmail.com

the species, with a preference for *Garcinia intermedia* and the most consumed part was young leaves. A home range of 889.16 m² and an average of 516 m daily routes were estimated during the study period. Three of the four available habitats were used in a high proportion with respect to their availability. The results barely differ with populations from previous studies in lowland areas and in habitats with less pressure, indicating that it is possible that tourist visitation does not have a significant influence on the troops of the species in disturbed habitats.

Palabras clave: *Alouatta palliata*, behavior, diet, habitat use, home range.

INTRODUCCIÓN

El mono congo o mono aullador (*Alouatta palliata*) es un primate neotropical que se distribuye en América Central desde el sureste de México, hasta el sur de Panamá, pasando por el oeste de los Andes desde Colombia hasta el norte del Perú (Reid, 1997; Emmons, 1999, Cuarón *et al.*, 2008). Se encuentra principalmente en bosques húmedos tropicales siempre verdes, bosques secos tropicales y bosques premontanos, aproximadamente hasta los 2000 msnm, pero con mayor frecuencia en tierras bajas (Emmons, 1999; Cortes-Ortiz *et al.* 2021). Habita comúnmente en bosques maduros, bosques secundarios y manglares (Baumgarten y Williamson, 2007), pero al parecer se adapta bien en hábitats perturbados (Clarke *et al.*, 2002; Williams-Guillen *et al.*, 2006). Es una especie de hábitos arborícolas principalmente, aunque en ocasiones puede ser observado desplazándose en tierra hacia otros fragmentos de bosques cuando su hábitat ha sido perturbado, o al intentar cruzar ríos, o buscando nuevas áreas de forrajeo (Reid, 1997).

El mono congo es una de las especies más estudiadas del Neotrópico (Kinsey, 1997), y la especie de primate más estudiada en Costa Rica (Ramírez-Orjuela y Sánchez-Dueñas, 2005), donde se ha realizado, desde hace décadas, una extensa investigación acerca de uso de hábitat, dieta, comportamiento y ámbito de hogar principalmente en zonas bajas (menores a 700 msnm; Lippold, 1988, 1989, 1990; Sánchez, 1991; Trygstad, 1991; Zucker *et al.*, 1996). Así mismo, es el folívoro más grande de las comunidades de primates presentes en Centroamérica y al igual que las demás especies del género *Alouatta*, exhibe una gran plasticidad ecológica a nivel de sus patrones de alimentación

y comportamiento (Silver *et al.*, 1998; Clarke *et al.*, 2002), por lo que pueden implementar diferentes estrategias a medida que el hábitat cambia (*i.e.*, dieta; Clarke *et al.*, 2002). En general su dieta está constituida por un 50 a 75% de hojas de una gran variedad de especies de plantas (Di Fiore y Campbell, 2007), con una preferencia por las hojas más jóvenes y tiernas, las cuales contienen una mayor cantidad de nutrientes y menor concentración de compuestos tóxicos (Crockett y Eisenberg, 1987). Viven en grupos o tropas de 10 a 20 individuos (por lo general 1-3 machos, 5-10 hembras adultas, juveniles e infantes; Reid, 1997), con densidades típicas entre 5 y 30 individuos/km² (*e.g.*, Estrada y Coates-Estrada, 1996; Stoner, 1994; Clarke *et al.*, 2002), aunque recientemente se han reportado densidades de hasta 109.5 individuos/km² en zonas transformadas y con composiciones diferentes (Schreier *et al.*, 2020; Bolt *et al.*, 2022).

A pesar de su amplia distribución en el país y el conocimiento acumulado por décadas, aún no se cuenta con suficiente información sobre el impacto de las actividades humanas en la viabilidad de la especie a largo plazo, aunque existen elementos para suponer que dicho efecto puede ser bastante significativo (Rodríguez-Matamoros *et al.*, 2012; Bolt *et al.*, 2021). En Costa Rica, aunque se han realizado varios estudios sobre la ecología y comportamiento de la especie (Lippold, 1988, 1989, 1990; Trygstad, 1991; Stoner, 1994; Zucker *et al.*, 1996), hasta la fecha son pocos los trabajos realizados en tropas presentes en áreas de montaña (Sánchez, 1991) y con una alta presión antrópica (*e.g.*, turismo; Vergeest, 1992). Por ello, estudios sobre estos aspectos son de gran importancia para comprender mejor la ecología de la especie en áreas donde al parecer es menos frecuente, como los ecosistemas de montaña.

El objetivo de este trabajo fue evaluar la ecología poblacional y comportamiento de una tropa del mono congo (*A. palliata*) en un fragmento de bosque húmedo premontano con una fuerte actividad turística en las faldas del volcán Rincón de la Vieja en Costa Rica (figura 1).

MÉTODOS

Área de Estudio

El estudio se realizó en Buena Vista Lodge (BVL), localizado a 33 km de la ciudad Liberia (figura 2), en el distrito 03 de Mayorga en la provincia de Guanacaste, Costa Rica (10°49'40" N y 85°19'42"



Figura 1. Hembra adulta y cría de *Alouatta palliata* en el Buena Vista Lodge, zona de amortiguamiento del Parque Nacional Rincón de la Vieja, Guanacaste, Costa Rica. Foto: José F. González-Maya.

O). El área se encuentra ubicada en las faldas del volcán Rincón de La Vieja a 12 km del cráter, en la zona de amortiguamiento del Parque Nacional Rincón de la Vieja. La elevación máxima es de 920 msnm, con una temperatura promedio de 26 °C y una precipitación promedio anual de 2000 mm. La estación seca se registra entre diciembre y abril, en la cual se presentan patrones florísticos particulares relacionados con la alimentación de los monos, usualmente asociados a una menor diversidad de especies en su dieta (Lambert, 1998). El área de estudio corresponde a la zona de vida Bosque Seco Tropical (Holdridge, 1974).

El sitio de estudio (BVL) presenta un área de 500 ha, de las cuales 200 ha están dedicadas a las actividades ganaderas y algunos monocultivos; las 300 ha restantes se encuentran bajo régimen

forestal, presentan zonas de bosque primario y secundario con áreas de restauración.

Métodos

Se realizaron un total de 15 muestreos entre enero y abril de 2004, cubriendo la época de menor precipitación a lo largo del año. Se escogió una tropa ubicada cerca de las actividades antropogénicas, relacionadas principalmente con actividades de turismo ecológico. La tropa se identificó por medio de su estructura u otros rasgos propios, como las cicatrices faciales, ojos perdidos, o coloración clara en manos y cola de los individuos (Lippold, 1988, 1989, 1990).

Para estimar el tamaño y estructura de tropa, se contaron todos los individuos por medio de observación directa y fueron clasificados según sexo

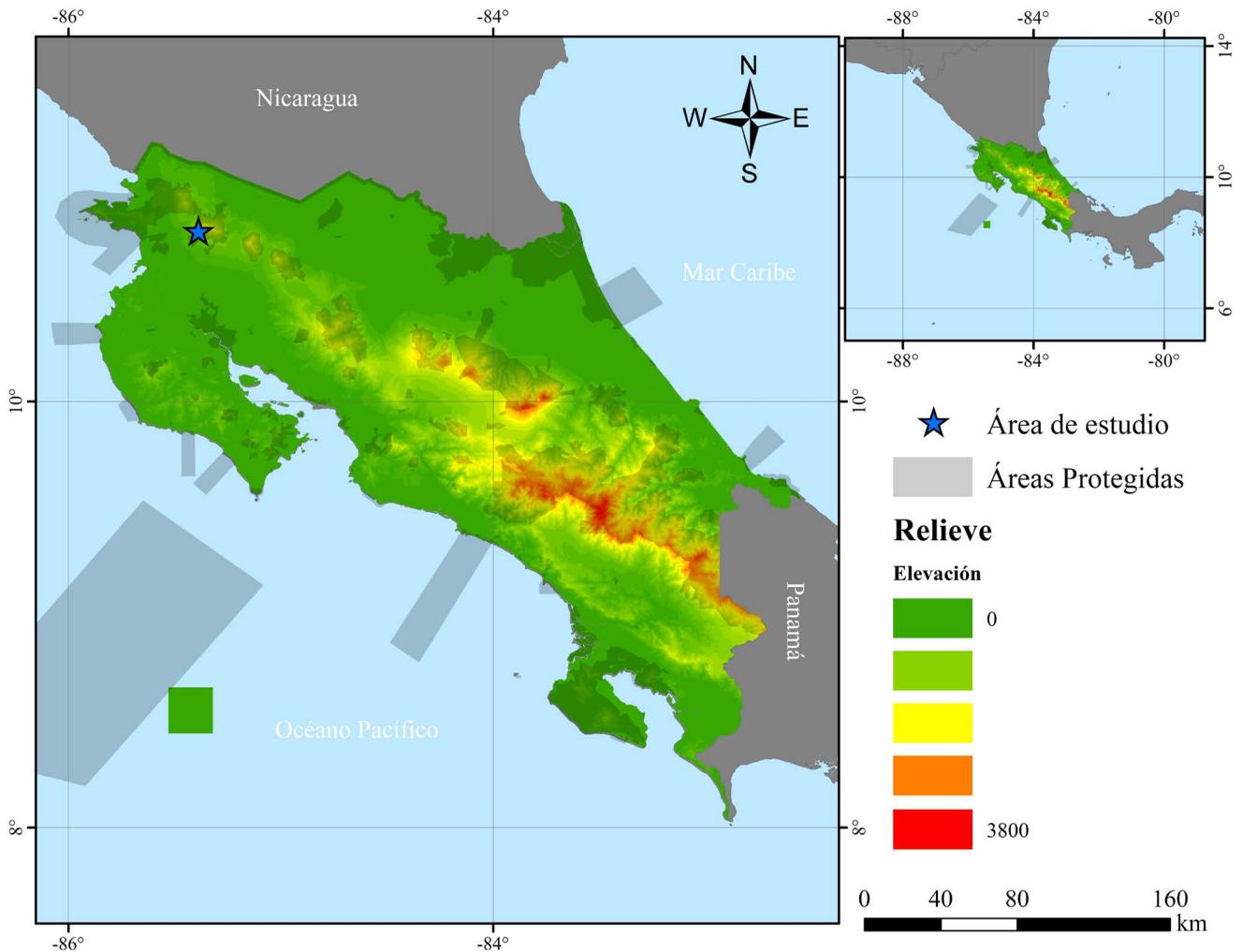


Figura 2. Ubicación del área de estudio para la evaluación de la ecología poblacional de *Alouatta palliata* en el Buena Vista Lodge, zona de amortiguamiento del Parque Nacional Rincón de la Vieja, Guanacaste, Costa Rica.

y estado reproductivo. Los machos adultos presentan el escroto de color blanco, mientras que las hembras carecen de esta estructura. El estado reproductivo se identificó por el tamaño corporal y el genital externo. Los individuos de menor tamaño fueron clasificados en inmaduros o juveniles, en estos casos no es posible diferenciar el sexo debido a que los machos menores de dos años no poseen el escroto blanco ni expuesto (Fedigan *et al.*, 1985).

Para la evaluación del comportamiento y dieta, se realizaron observaciones utilizando el método del individuo focal (Altmann, 1974) en lapsos de 10 min desde las 08:00 a las 18h00, seleccionando el individuo focal según orden de aparición. En caso de desaparecer se tomó el siguiente individuo más visible (Sánchez, 1991). Se registraron todas las actividades que realizaron en el momento (Chapman, 1987a) y se indicó el sexo y la edad.

Las actividades fueron clasificadas en: 1) Descanso: toda aquella actividad de reposo ya sea estar durmiendo, descansando con ojos abiertos u otra variante; 2) Alimentación: actividades relacionadas con la alimentación desde búsqueda de forraje hasta la ingestión, y; 3) Desplazamiento: es el movimiento de un árbol a otro o de rama a rama cuando se dirige hacia algún punto no relacionado con forraje. Se utilizaron ANOVAS con pruebas de *tukey* para comparar las frecuencias entre los diferentes tipos de comportamientos

La composición de la dieta se determinó por observación directa y según la parte ingerida se clasificó como: a) hojas tiernas, b) hojas maduras, c) flor, c) fruto y d) otros (Sánchez, 1991). Se tomó el diámetro a la altura del pecho (DAP) de las especies arbóreas utilizadas para alimentarse y se marcó la planta con cinta forestal para su posterior identificación con base en la colección botá-

nica en el herbario del Instituto Nacional de Biodiversidad de Costa Rica (INBio); se comparó por medio de ANOVA la frecuencia de uso con respecto al rango de DAP de los árboles utilizados.

El movimiento y ámbito de hogar se obtuvo marcando el punto de inicio de movimiento de la tropa por medio de cinta y placas forestales con su respectiva numeración, además, cada punto fue georeferenciado mediante un GPS (Garmin, eTrex). Cada 15 min se georeferenció el punto de localización de la tropa y por medio de una brújula se tomó la dirección de un punto al siguiente. Así mismo, en cada punto se estimó el porcentaje de cobertura boscosa, y se evaluó si la selección de cada sitio era independiente de la cobertura por medio de una tabla de contingencia de chi-cuadrado. La distancia recorrida por la tropa fue determinada mediante la medición en línea recta desde el punto de inicio hasta el punto final y como punto de referencia se utilizó el punto central de la tropa (Terborgh, 1983; Ostro *et al.*, 1999). Para el ámbito de hogar se utilizó el método del mínimo polígono convexo (Williams y Vaughan, 2001).

Por último, para estimar el uso de hábitat, por medio de una foto aérea del área de estudio (Proyecto Terra, CONICIT, Costa Rica) se determinaron los siguientes hábitats: 1) Tacotal: pastizales arbolados alrededor de las instalaciones con aproximadamente 15 años de regeneración; 2) Bosque primario: bosque poco alterado o intervenido solo por algunas actividades de observación turística; 3) Bosque secundario: bosque secundario maduro ubicado al norte de las instalaciones, y; 4) Bosque ripario: bosque primario asociado a la cuenca de la quebrada Tizate. Los puntos georeferenciados de la ubicación de la tropa fueron señalados en los diferentes hábitats de la foto aérea y se contaron los puntos en cada tipo de hábitat y se expresaron como porcentaje, con el cual se estimó el índice de uso de hábitat de Jacobs (Dhb; Williams y Vaughan, 1999).

RESULTADOS

La tropa presentó un tamaño de 15 y 16 individuos durante el período de estudio, donde la composición de la tropa fue de tres machos adultos (18.75%), siete hembras adultas (43.75%), dos juveniles (12.50%) y cuatro inmaduros (25.55%).

Se obtuvieron 915 registros de comportamiento, observándose diferencias significativas entre la frecuencia por actividad ($p < 0.001$), siendo

el descanso la actividad con el mayor número de registros (43%) y en menor frecuencia el desplazamiento (26%). En cuanto a los patrones de comportamiento durante el día, se observó que el descanso presentó tres picos de actividad, el primero en la mañana entre las 08h00 y 08h30, el segundo durante el medio día entre las 11h30 y 12h00, y el último en la tarde entre las 17h30 y 18h00. El patrón de alimentación fue más homogéneo a lo largo del día, mientras que el patrón de desplazamiento se dio en forma dispar, pero opuesto a los patrones de descanso, principalmente horas de sueño o descanso total (figura 3). Además, se observaron patrones de comportamiento esporádicos, como comportamientos reproductivos (apareamiento y cortejo) y territorialidad (defensa de territorio y defensa de estatus).

Se observó el consumo de seis especies de cinco familias durante el estudio: *Ficus belutina*, *Garcinia intermedia*, *Cecropia peltata*, *Nectandra salicina*, *Inga punctata* y *Syderoxylon capiri*. Se observaron diferencias significativas en la frecuencia de cada una de las especies, siendo *G. intermedia* la más consumida ($p < 0.01$; figura 4), así mismo, las partes vegetativas de las plantas fueron las más consumidas ($p < 0.01$; figura 4).

Se observó un movimiento diario total promedio de 516.01 m, utilizando aproximadamente 27 árboles para el desplazamiento. Los movimientos diarios fueron similares a lo largo del estudio, observándose variaciones en cuanto a la ruta; sin embargo, estas variaciones fueron aleatorias y se probó por medio de una regresión lineal simple que el 72% de los movimientos diarios está determinado por la visitación a árboles de forraje ($R^2 = 0.73$, $p < 0.032$). En cuanto al ámbito de hogar, utilizando el mínimo polígono convexo, se determinó un área máxima de 889.16 m², equivalente a 0.088 ha, por lo que se estimó una densidad de 14.03 ind/ha, lo que además indica un total de 0.07 ha/ind y 0.114ha/adulto.

Mediante el índice de hábitat de Jacobs se determinó que los hábitats riparios, tacotal y primarios fueron utilizados en una alta proporción con respecto a su disponibilidad, mientras que el secundario fue el menos utilizado (cuadro 1), observándose diferencias significativas entre las visitas por muestreo ($p < 0.001$), y siendo el tacotal el más usado. Se encontró que existen diferencias significativas entre los promedios de los rangos de DAP utilizados por la tropa ($p < 0.001$), a la vez que se

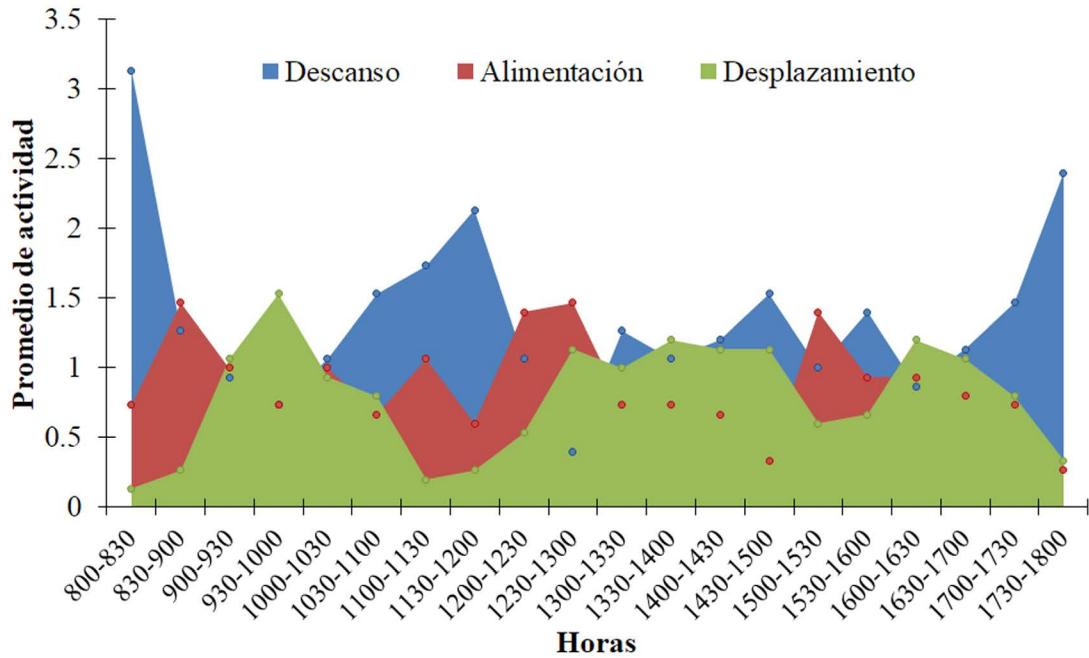


Figura 3. Promedio de la frecuencia de actividades de *Alouatta palliata* por hora del día en el Buena Vista Lodge, zona de amortiguamiento del Parque Nacional Rincón de la Vieja, Guanacaste, Costa Rica.

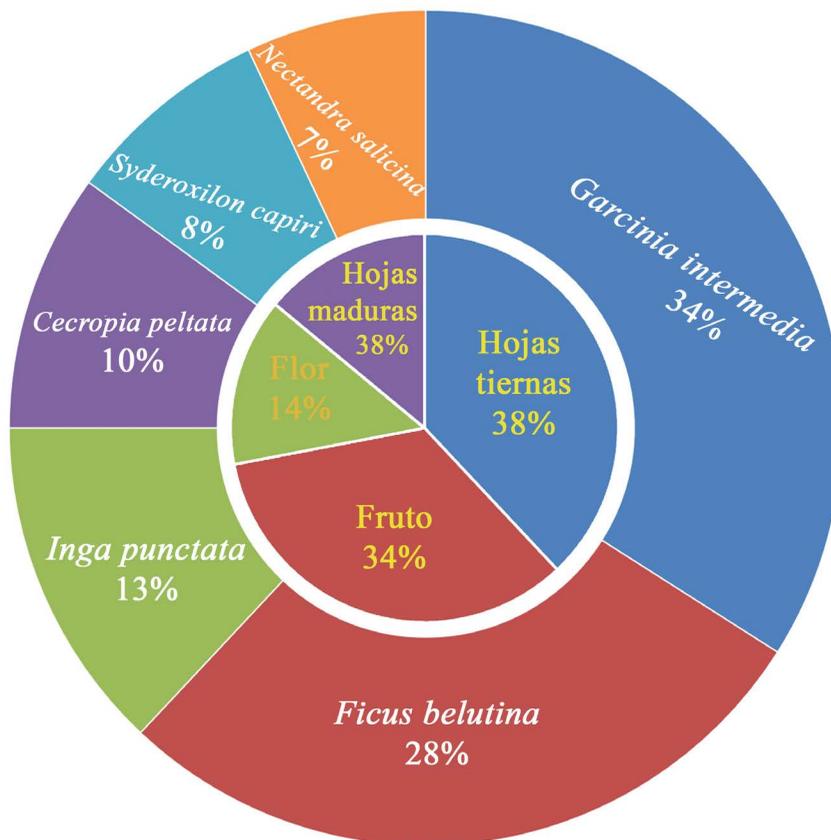


Figura 4. Distribución de porcentajes de consumo de especies vegetales (externo) y partes de planta (interno) por *Alouatta palliata* en el Buena Vista Lodge, zona de amortiguamiento del Parque Nacional Rincón de la Vieja, Guanacaste, Costa Rica.

Cuadro 1. Disponibilidad, uso de hábitat e índice de Jacobs (Dbh) para cuatro hábitats identificados por uso por *Alouatta palliata* en el Buena Vista Lodge, zona de amortiguamiento del Parque Nacional Rincón de la Vieja, Guanacaste, Costa Rica.

Tipo de Hábitat	Hábitat Disponible (p)	Usado (r)	Índice de Hábitat de Jacobs (Dhb)
Ripario	0.2174	0.236	0.0529
Tacotal	0.2536	0.2809	0.0696
Primario	0.3261	0.4045	0.168
Secundario	0.2029	0.0787	-0.4977

determinó que la presencia de las tropas no es independiente con respecto al porcentaje de cobertura ($X^2 = 83.67$; $p < 0.05$, cuadro 2).

DISCUSIÓN

El número de individuos que componen la tropa objeto de estudio coincide con lo reportado para otras zonas cercanas en Costa Rica (Lippold 1988, 1989, 1990), aunque en ecosistemas diferentes al área de estudio (Clarke *et al.*, 2002; Zucker *et al.*, 1996; Chapman *et al.*, 1988). Asimismo, los aspectos ecológicos aquí evidenciados se encuentran

entre los reportados en otras áreas de su distribución (Sánchez, 1991), por lo que la influencia ecoturística no parece ejercer una gran presión sobre esta tropa. Sin embargo, es importante enfocar esfuerzos direccionados a evaluar directamente este tipo de actividades sobre otras tropas presentes en esta y otras zonas de distribución de la especie.

Los patrones de actividad diarios aquí presentados coinciden y difieren con otras poblaciones del país; en zonas de bosque húmedo se han reportado tropas que invierten más tiempo en

Cuadro 2. Frecuencia de uso de sitios según D.A.P. y cobertura de dosel por *Alouatta palliata* en el Buena Vista Lodge, zona de amortiguamiento del Parque Nacional Rincón de la Vieja, Guanacaste, Costa Rica.

D.A.P. (m)	Fr (%)	Cobertura de dosel (%)	Fr (%)
0.0 - 0.5	64.00	Menor a 40	12.00
0.6 - 1.0	15.14	41 - 50	16.00
1.1 - 1.5	4.00	50 - 60	10.57
1.6 - 2.0	2.86	61 - 70	12.57
2.1 - 2.5	0.00	71 - 80	17.71
2.6 - 3.0	6.86	81 - 90	8.86
3.1 - 3.5	7.14	91 - 100	22.29

desplazarse y en vocalizar, mientras otras dedican más tiempo del día a descansar y a socializar (Stoner, 1994), no obstante, en general todas invierten más en descanso, seguido del forrajeo, desplazamiento, vocalizaciones y por último socialización. Sin embargo, en ecosistemas de bosque seco se ha reportado una inversión de tiempo significativamente mayor en la alimentación y forrajeo durante la temporada seca, que durante la temporada húmeda (Glander, 1978; Crockett y Eisenberg, 1987).

La diversidad de especies de plantas consumidas identificadas en este estudio es relativamente baja con relación a lo dilucidado en otras zonas (e.g., 181 spp., Cristóbal-Azkarate y Arroyo-Rodríguez, 2007), sin embargo, se encuentra dentro de lo reportado para la especie (Chapman, 1987b; Estrada, 1999). Al parecer la variación en la dieta y preferencias puede estar determinada por la ubicación geográfica, el área de dominio vital y el grado de ocupación y distribución de las tropas. Igualmente, es posible que la especie seleccione plantas con bajo contenido en compuestos secundarios y así suplir sus requerimientos dietarios con especies que son palatables y nutritivas, resultando en diferentes estrategias de forrajeo entre tropas presentes en una misma zona en o diferentes tipos de ecosistemas (Glander, 1975; Cristóbal-Azkarate y Arroyo-Rodríguez, 2007).

Los resultados espaciales evidenciaron que tres de los cuatro hábitats disponibles, incluyendo el hábitat ripario, fueron usados relativamente en la misma proporción de acuerdo con su disponibilidad en el área, lo que indica que no hubo una preferencia o selección por alguno de estos tres hábitats, pero sí se observó una tendencia a evitar el bosque secundario. Estudios previos han mostrado también una mayor preferencia por bosques riparios, y raro uso de bosques deciduos, por lo que los resultados pueden estar relacionados con las especies de plantas asociadas a cada ecosistema (Glander, 1975; Freese, 1976). Dado que la especie se considera generalista en sus hábitos alimenticios (Trygstad, 1991), es posible que no realice una selección sobre un tipo de hábitat preferente para las actividades de forrajeo y se desplace según la disponibilidad de recursos en el área.

En cuanto al ámbito de hogar, lo registrado en este estudio es significativamente menor a otros estudios que superan hasta 30 veces el área utili-

zada (Zucker *et al.*, 1996). Este aspecto está definido por los cambios estacionales, la disponibilidad de recursos y la explotación y uso regular de los parches (Chapman, 1987A; Clarke, 2002). Al ser una especie principalmente folívora y de tamaño grande con relación a otros primates neotropicales, en la época en que se alimentan más de hojas maduras (*i.e.*, un alimento de baja energía), pueden carecer de la suficiente energía que les permita aumentar su movilidad, por lo que tienden a evitar desplazamientos mucho más amplios, especialmente en áreas perturbadas, comparando con los desplazamientos mucho más amplios durante la época de lluvias (Chapman *et al.*, 1988). Esta estrategia fisiológica y comportamental se conoce como “energy-minimization”, la cual les permite reducir los costos durante el forrajeo, y por consiguiente aumentar el éxito reproductivo, principalmente el de las hembras (Milton, 1980; Di Fiore y Campbell, 2007; van Belle y Estrada 2008).

Algunos autores han sugerido que las especies del género *Alouatta* parecen adaptarse relativamente bien en hábitats perturbados, y las tropas exhiben una gran flexibilidad a nivel de comportamiento y alimentación a lo largo de sus distribuciones (Silver *et al.*, 1998), mostrando así diferentes estrategias y preferencias dietarias a medida que las condiciones del hábitat cambian, principalmente por efectos antrópicos (Clarke *et al.*, 2002). En este sentido, a pesar de tratarse de un área pequeña, el número de individuos fue relativamente alto, comparado con los conteos de otros trabajos, donde el tamaño del área de estudio fue mayor. Esto podría indicar que las condiciones y características del hábitat presentes en la zona, principalmente en el área que se encuentra en protección, aún presentan los requerimientos ecológicos necesarios para mantener una tropa, incluso considerando la actividad ecoturística que se desarrolla en la zona.

En términos generales los resultados no muestran diferencias considerables con estudios previos, por lo que aparentemente la tropa encuentra formas de adaptarse a condiciones de alta presión turística en un parche considerablemente reducido. Esto puede ser una confirmación de la alta plasticidad del género *Alouatta*, que se considera adaptable a varias condiciones ambientales y ecológicas, siendo los requerimientos básicos como los de alimentación determinantes para la permanencia de la tropa en un área (Clarke *et al.*,

2002). Así mismo, a pesar de que algunos comportamientos, como el uso del espacio, puedan parecer reducidos, la distribución espaciotemporal relativamente uniforme del alimento podría determinar la resistencia y la perdurabilidad de la especie en fragmentos pequeños de bosque (Estrada y Coates-Estrada, 1991, 1996) embebidos en un mosaico de paisaje fragmentado.

Aunque los resultados no son concluyentes, la información ecológica aquí presentada representa una contribución al conocimiento de la especie en un ecosistema poco estudiado y respalda previas afirmaciones sobre la tolerancia de la especie a ciertos niveles de fragmentación. Aunque los mecanismos de dicha plasticidad aún no son completamente claros, es alentador considerar que especies como esta puedan perdurar en paisajes fragmentados o bajo regímenes de uso, como turismo, que pueden contribuir eventualmente a metas de conservación.

Agradecimientos

Este trabajo está dedicado a Paula González por inspirar, incentivar y acompañar el sueño de ser científico. A Marco Aguilar, Gustavo Vargas, Marcela Aguirre y Ana Pereira por su colaboración en la preparación y desarrollo del proyecto, a Nathalia Suescún y Armando Escobedo la revisión durante el desarrollo y versión final del manuscrito. A Ricardo Kriebel, previamente en el INBio, por su colaboración en la identificación de las plantas.

LITERATURA CITADA

Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behavior*, 49:227-267.

Cristóbal-Azkarate J. y V. Arroyo-Rodríguez. 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: 1013-1029.

Baumgarten, A. y B. Williamson. 2007. Distribution of the Black Howler Monkey (*Alouatta pigra*) and the Mantled Howler Monkey (*A. palliata*) in their contact zone in Eastern Guatemala. *Neotropical Primates*, 14:11-18.

Bolt, L.M., C.M. Hadley y A. L. Schreier. 2022. Crowded in a fragment: high population density of Mantled Howler Monkeys (*Alouatta palliata*) in an anthropogenically disturbed Costa Rican Rainforest. *Primate Conservation*, 36:1-9.

Bolt, L. M., D. G. Russell y A. L. Schreier. 2021. Anthropogenic edges impact howler monkey (*Alouatta palliata*) feeding behaviour in a Costa Rican rainforest. *Primates*, 62:647-657.

Chapman, C. 1987a. Patch use and patch depletion by the spider and howling monkeys of Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Behavior*, 105:99-114.

Chapman, C. 1987b. Flexibility in diets of three species of Costa Rican primates. *Folia primatologica*, 49:90-105.

Chapman, C., L. Fedigan y L. Fedigan. 1988. A Comparison of transect methods of estimating population densities of Costa Rican primates. *Brenesia*, 30:67-80.

Clarke, M., C. Crockett, E. Zucker y M. Zaldivar. 2002. Mantled howler population of hacienda La Pacifica, Costa Rica, between 1991 and 1998: effects of deforestation. *American Journal of Primatology*, 56:155-163.

Cortes-Ortíz, L., M. Rosales-Meda, K. Williams-Guillén, D. Solano-Rojas, P.G. Méndez-Carvajal, S. de la Torre, P. Moscoso, V. Rodríguez, E. Palacios, D. Canales-Espinosa, A. Link, D. Guzman-Caro and F.M. Cornejo. 2021. *Alouatta palliata* (amended version of 2020 assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2021: e.T39960A190425583. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2021-1.RLTS.T39960A190425583.en>. Accessed on 03 August 2023.

Crockett, C. y J. Eisenberg. 1987. Howlers: variations in group size and demography. Pp. 54-68, en: *Primate Societies* (Smuts B.B., D. Cheney, R. Seyfrath, R. Wrangham, y T. Struhsaker, eds.). The University of Chicago Press, Chicago.

Di Fiore, A. y C.J. Campbell. 2007. The atelines: Variation in ecology, behavior, and social organization. Pp. 155-185, en: *Primates in Perspective* (Campbell, C.J., A.F. Fuentes, K.C. MacKinnon, M. Panger y S. Bearder, eds.). Oxford University Press. Oxford.

Emmons, L.H., y F. Feer. 1999. *Neotropical rainforest mammals: A field guide*. Second Edition. Chicago, IL, United States: The University of Chicago Press.

Estrada, A. 1999. Feeding and general activity patterns of a howler monkey (*Alouatta palliata*) troop living in a forest fragment at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology*, 48:167-183.

Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 1991. Howler monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 7:459-474.

Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 1996. Tropical rain forests fragmentation and wild populations of primates at Los Tuxtlas, Mexico. *International Journal of Primatology*, 17:759-783.

Fedigan, L., L. Fedigan y C. Chapman. 1985. A census of *Alouatta palliata* and *Cebus capucinus* monkeys in Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Brenesia*, 23:309-322.

Freese, C. 1976. Censusing *Alouatta palliata*, *Ateles geoffroyi* and *Cebus capucinus* in the Costa Rican dry forest. Pp. 6-9, en: *Neotropical primates, field studies and conservation*. (Thorington Jr. R.W. y P. G. Heltne, eds.) Proceedings of a symposium on the distribution and abundance of neotropical primates, National Academy of Science. Washington D.C., US

Glander, K.E. 1975. *Habitat and resource utilization: an ecological view of social organization in mantled howling monkeys*. PhD Dissertation. University of Chicago.

Glander, K.E. 1978. Howling monkeys feeding behavior and plant secondary compounds: a study of strategies. Pp. 561-574, en: *The ecology of arboreal folivores* (G. Montgomery, ed.). Instituto Smithsonian, Washington.

Holdridge, L. 1974. *Ecología: basada en zonas de vida*. IICA. San José, Costa Rica.

Kinsey, W. 1997. *Alouatta*. Pp. 174-185, en: *New world primates: Ecology, evolution and behavior* (Kinsey W, Ed.). Aldine de Gruyter. Nueva York.

Lambert, J. 1998. Secondary metabolites in *Pentacletra maculosa*: a dominant canopy species fed on by mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*) in northeastern, Costa Rica. *Brenesia*, 49-50:103-108.

- Lippold, L. 1988. A census of primates in Cabo Blanco absolute nature reserve, Costa Rica. *Brenesia*, 29:101-105.
- Lippold, L. 1989. A wet season census of primates in Cabo Blanco absolute nature reserve, Costa Rica. *Brenesia*, 31:93-97.
- Lippold, L. 1990. Primate population decline at Cabo Blanco absolute nature reserve, Costa Rica. *Brenesia*, 34:145-152.
- Milton, K. 1980. The foraging strategy of howler monkeys: a study in primate economics. Universidad de Columbia. New York.
- Ostro, L., T. Young, S. Silver y F. Koontz. 1999. A geographic information system method for estimating home range size. *Journal of Wildlife Management*, 63:748-755.
- Ramírez-Orjuela, C. y I.M. Sánchez-Dueñas. 2005. Primer censo del mono aullador negro (*Alouatta palliata aequatorialis*) en el Chocó Biogeográfico Colombiano. *Neotropical Primates*, 13:1-7.
- Reid, F. 1997. *A field guide to mammals of Central America and Southeast Mexico*. Universidad Oxford. New York.
- Rodríguez-Matamoros, J., F. Villalobos-Brenes y G. A. Gutiérrez-Espeleta. 2012. Viabilidad poblacional de *Alouatta palliata* (Primates: Atelidae) y *Cebus capucinus* (Primates: Cebidae) en el Refugio de Vida Silvestre Privado Nogal, Sarapiquí, Heredia, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 60:809-832.
- Sánchez, R. 1991. *Utilización del hábitat, comportamiento y dieta del mono congo (Alouatta palliata) en un bosque premontano Húmedo, Costa Rica*. Tesis de Maestría, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica.
- Schreier, A.L., L.M. Bolt, D.G. Russell, T.S. Readyhough, Z.S. Jacobson, C. Merrigan-Johnson y E.M.C. Coggeshall. 2020. Mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*) in a Costa Rican forest fragment do not modify activity budgets or spatial cohesion in response to anthropogenic edges. *Folia Primatologica*, 92:49-57.
- Silver, S.C., L.E.T. Ostro, C.P. Yeager, F.W. Koontz y R. Horwich. 1998. The feeding ecology of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in Northern Belize. *American Journal of Primatology*, 45: 263-279.
- Stoner, K. E. 1994. Population density of the mantled howler monkey (*Alouatta palliata*) at La Selva Biological Reserve, Costa Rica: A new technique to analyze census data. *Biotropica*, 26:332-340.
- Terborgh, J. 1983. *Five New World Primates: A study in comparative ecology*. University of Princeton. New Jersey.
- Trygstad, H. 1991. *A comparison of daily activity, diet, daily distance traveled, and habitat utilization of two troops of Mantled howler monkeys (Alouatta palliata) in curu wildlife refuge, Costa Rica*. Associated Colleges of the Midwest.
- Van Belle, S. y A. Estrada. 2008. Group size and composition influence male and female reproductive success in black howler monkeys (*Alouatta pigra*). *American Journal of Primatology*, 70:613-619.
- Vergeest, F. 1992. *The influence of tourism on the mantled howler monkey (Alouatta palliata) in Cabo Blanco, Costa Rica*. Wageningen Agricultural University. Holanda.
- Williams, H. y C. Vaughan. 2001. White-faced monkey (*Cebus capucinus*) ecology and management in neotropical agricultural landscapes during the dry season. *Revista de Biología Tropical*, 49:1199-1206.
- Williams-Guillen, K., C. Mccann, J. C. Martínez Sánchez y F. Koontz. 2006. Resource availability and habitat use by mantled howling monkeys in a Nicaraguan coffee plantation: can agroforests serve as core habitat for a forest mammal? *Animal Conservation*, 9:331-338.
- Zucker, E., C. Clarke, K. Glander y N. Scott. 1996. Sizes of home ranges and howling monkeys' groups at hacienda La Pacifica, Costa Rica: 1972-1991. *Brenesia*, 45-46:153-156.