

Uso de los sentidos por *Alouatta coibensis* en la evaluación de frutos de *Spondias mombin* en Isla Coiba, Panamá

Use of the senses by *Alouatta coibensis* in the evaluation of *Spondias mombin* fruits on Coiba Island, Panama

Karol M. Gutierrez-Pineda^{1,2}, Jeami Newbold-Bernal^{1,2}, Vaneza Batista-Batista^{1,2}, Pedro G. Méndez-Carvajal^{1,2*}

¹Fundación Pro-Conservación de los Primates Panameños (FCPP), Panamá

²Universidad de Panamá, Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y Tecnología, Escuela de Biología, Departamento de Fisiología y Comportamiento Animal, Grupo de Investigación de Primatología, Panamá

Fecha de recepción: 29 de octubre de 2024. **Fecha de aceptación:** 12 de diciembre de 2024.

***Autor de correspondencia:** mendez55.pm@gmail.com

Resumen. Se ha reportado que el mono aullador (*Alouatta* sp.) consume frutos de jobo (*Spondias mombin*) y que utilizan sus sentidos para evaluar la palatabilidad de estos. El objetivo de la investigación fue evaluar el uso de los sentidos (olfato, vista, gusto y tacto) por el mono aullador de Coiba (*A. coibensis*) en el proceso de evaluación/aceptación de los frutos de *S. mombin* en isla Coiba, Parque Nacional Coiba, Panamá. Colectamos 83 minutos de Animal Focal entre machos y hembras adultas que estuvieran alimentándose de frutos de *S. mombin*. Se evaluó la frecuencia del uso de sus sentidos (vista, gusto, olfato y tacto) y la aceptación en frutos inmaduros y maduros. Los animales focales evaluaron un total de 124 frutos de *S. mombin*, 83 fueron maduros (43 aceptados y 40 rechazados) y 41 fueron frutos inmaduros (9 aceptados y 32 rechazados). *A. coibensis* utilizó todos los sentidos para evaluar los frutos de *S. mombin*, sin embargo, el sentido que utilizaron con mayor frecuencia fue el gusto y el que utilizaron en menor frecuencia fue el tacto. A nivel de aceptación, *A. coibensis* utilizó el gusto y el olfato para definir la aceptación de los frutos de *S. mombin*. Se puede considerar que el uso de los sentidos químicos favorece al proceso de aprendizaje en la conducta alimenticia, durante la evaluación y aceptación de los frutos de *S. mombin*, por eso definen su aceptación a través de estos sentidos.

Palabras clave. Conducta alimenticia, gusto, jobo, mono aullador de isla Coiba, olfato, tacto, vista.

Abstract. The howler monkey (*Alouatta* sp.) has been reported to consume fruits of jobo (*Spondias mombin*), and to use its senses to evaluate the palatability of them. The objective was to evaluate the use of the senses (sight, smell, taste and touch) by the Coiba howler monkey (*A. coibensis*) in the evaluation/acceptance process of *S. mombin* fruits on Coiba Island, Coiba National Park, Panama. We collected 83 minutes of Focal Animal observations between adult males and females that were feeding on *S. mombin* fruits. We evaluated the frequency of the use of their senses (sight, taste, smell and touch) and the acceptance of immature and mature fruits. The focal animals evaluated a total of 124 *S. mombin* fruits, 83 were ripe (43 accepted and 40 rejected) and 41 were immature fruits (9 accepted and 32 rejected). *A. coibensis* used all the senses to evaluate the *S. mombin* fruits, however, the sense they used most frequently was the taste and the one they used least frequently was the touch. At the level of acceptance, *A. coibensis* used taste and smell to define the acceptance of *S. mombin* fruits. We consider that the use of chemical senses favors the learning process in feeding behavior, during the evaluation and acceptance of *S. mombin* fruits, that is why they define their acceptance through these senses.

Keywords. Feeding behavior, taste, jobo, Coiba island howler monkey, smell, touch, sight.

1. Introducción

Los monos aulladores (*Alouatta* sp.) pueden invertir hasta un 80% de su tiempo de alimentación en consumir frutos [1]. Los frutos de jobo (*Spondias mombin*) han sido considerados claves en la dieta del mono aullador [2]. En Panamá, de las cuatro diferentes subespecies de mono aullador (*Alouatta* spp.) que tenemos, todas consumen frutos maduros de jobo [3][4]. Los frutos de jobo son conspicuos, cambian de color a través de la madurez, son de color verde cuando están inmaduros y cambian de amarillo a naranja cuando están maduros [1]. Cuando están maduros representan un 40% de carbohidratos no estructurales de su peso seco, ofreciendo un importante aporte calórico a los monos aulladores que los consumen [4][5].

Los frutos de *S. mombin* también son consumidos por otras especies de primates [6][7]. Generándose una competencia por este recurso alimenticio en su hábitat [8]. Los primates han generado estrategias para la búsqueda, detección y evaluación más efectiva de su recurso alimenticio [9]. En ecología sensorial, se establece que los primates realizan diferentes tipos de conducta para la detección y selección de sus alimentos, estas conductas se pueden dividir en dos fases consecutivas: la primera, es la fase de búsqueda, donde pueden utilizar la memoria espacial y temporal, así como la vista y el olfato para detectar los frutos a larga distancia [10][11]. Esta fase termina cuando inicia la prueba de contacto con el alimento y aquí, utilizan todos sus sentidos (vista, gusto, olfato y tacto) para evaluar las cualidades organolépticas del fruto y aceptarlo finalmente [10][11].

Otros primates como los monos carablanca (*Cebus imitator*) utilizan con frecuencia el olfato para evaluar los frutos y decidir su aceptación [12]. En Costa Rica se sabe que los monos carablanca varían las secuencias del uso de los sentidos de acuerdo con el tipo de fruto (conspicuo o críptico) [13]. Cuando los frutos son crípticos, los monos carablanca aumentan el uso de los sentidos no visuales, utilizando principalmente pruebas mecánicas (ej. apretarlos con la mano), y potencialmente gustativas usando los dientes y las mandíbulas a través de la mordida, así como la evaluación olfativa [13].

Primates del continente africano como los chimpancés (*Pan troglodytes*) también utilizan más las señales mecánicas, a través de la palpación y la incisión dental para evaluar el estado de madurez de los higos (*Ficus* sp.) [14]. Mientras que los monos de araña (*Ateles geoffroyi*) del continente americano utilizan con mayor frecuencia el olfato para evaluar la palatabilidad de la fruta, cuando la calidad o el estado de madurez no es discernible con la visión [15]. Los monos araña utilizan con menor frecuencia el olfateo para definir la aceptación de los frutos, considerando que está relacionado con la presencia o ausencia de compuestos orgánicos volátiles presentes en los frutos [15].

En monos aulladores (*Alouatta* sp.), se ha reportado que al poseer una visión tricromática tienen una ventaja en la detección más efectiva de su recurso alimenticio, sobre todo si trata de especies de frutos conspicuos [16]. También han mostrado que utilizan sus sentidos no visuales para seleccionar y evaluar los frutos, y la frecuencia del uso de estos sentidos puede variar de acuerdo con el estado de madurez de los frutos [17].

Los estudios sobre la ecología sensorial de los primates han mostrado que el uso de los sentidos puede estar influenciados por las características propias de los alimentos, así como las adaptaciones morfológicas y genéticas de cada especie de primate [18]. Por lo que, es importante seguir estudiando la ecología sensorial de otras especies y subespecies de primates en diferentes tipos de hábitats.

El objetivo del presente estudio fue evaluar el uso de los sentidos por *A. coibensis* en la evaluación/aceptación de frutos de *S. mombin* en isla Coiba, Panamá. Para esto, se plantearon dos hipótesis, la primera sugiere que la frecuencia del uso de los sentidos por parte de *A. coibensis* puede variar de acuerdo con el estado de madurez de los frutos de *S. mombin*. La segunda propone que el uso de los sentidos por *A. coibensis* tendrá un efecto en los índices de aceptación de los frutos de *S. mombin*. Este trabajo permite conocer más sobre la ecología sensorial de una especie de primate muy poco estudiada, como lo es el mono aullador de isla Coiba (*A. c. coibensis*).

2. Materiales y métodos

2.1 Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en la estación de Gambute, de Isla Coiba, Parque Nacional Coiba (N 7°26'00.0", O 81°46'00.0") (figura 1). Isla Coiba, posee una extensión territorial de 493 km², se encuentra en el Pacífico de Panamá, a una distancia de 24 km de la costa de la provincia de Veraguas [19]. Posee Bosque Húmedo Tropical y Bosque Húmedo Premontano según la clasificación Holdridge, con temperaturas entre 24°C a 26°C y precipitación anual de 3,403 mm [19]. Presenta una gran biodiversidad, con 1,450 especies de plantas vasculares, 36 especies de mamíferos de los cuales dos son primates no humanos, el mono aullador (*A. c. coibensis*) y el mono carablanca (*C. imitator*), 147 de aves y 39 especies de anfibios y reptiles [19][20].



Figura 1. Área de estudio. Estación de Gambute, Isla Coiba, Parque Nacional Coiba.

2.2 Localización del grupo focal y observación conductual

El estudio se llevó a cabo en el mes de agosto de 2022. Para la localización del grupo focal se realizaron búsquedas directas en el dosel de los árboles e indirecto por rastro (ramas rotas, olor de heces) [20]. También, se implementó el método poste de escucha para establecer la localización de los grupos, luego hacer un azimut y localizarlos dentro del bosque e identificar el grupo focal [20]. La identificación y diferenciación del grupo se realizó con base en las observaciones con binoculares (Bushnell Engage X 10x42) de las cicatrices faciales, manchas (patas, manos, cola y testículos) en los individuos.

El grupo focal estaba compuesto por cuatro individuos adultos (2 machos y 2 hembras), a los cuales se les observó por medio del método animal focal (AF) [21]. Los animales focales que estuviera alimentándose de frutos de *S. mombin* fueron observados de entre uno a 15 minutos. Cada observación focal

fue grabada con videocámara (Sony Handycam HDR-CX405, 60X) y posterior a esto se analizaron los videos. Solo se tomaron en consideración los videos donde se podía observar con claridad al AF, todo video donde no se podía ver claramente toda la evaluación y los eventos de aceptar/rechazar los frutos, eran descartados [13].

De cada video analizado se describió el AF (sexo y características distintivas), evaluamos la frecuencia del uso de los sentidos (olfato, vista, gusto y tacto) en frutos inmaduros y frutos maduros de *S. mombin*. También, se evaluó la aceptación cuando el individuo consumían más del 75% de los frutos o cuando lo rechazaban.

La figura 2 muestra el etograma del uso de los sentidos. Gusto: cuando el individuo dio pequeños bocados, lamió o insertó todo el fruto en la boca (figura 2a). Vista: cuando el individuo fijó sus ojos hacia el fruto y miraba de cerca el alimento (figura 2b). Olfato: cuando el individuo se acercó y colocó el fruto en contacto con la nariz (figura 2c). Tacto: cuando el individuo tomó el fruto con sus manos y realizó un movimiento de flexión de sus dedos sobre el alimento, así también cuando mordió el fruto sin desprender el pericarpio (figura 2d).

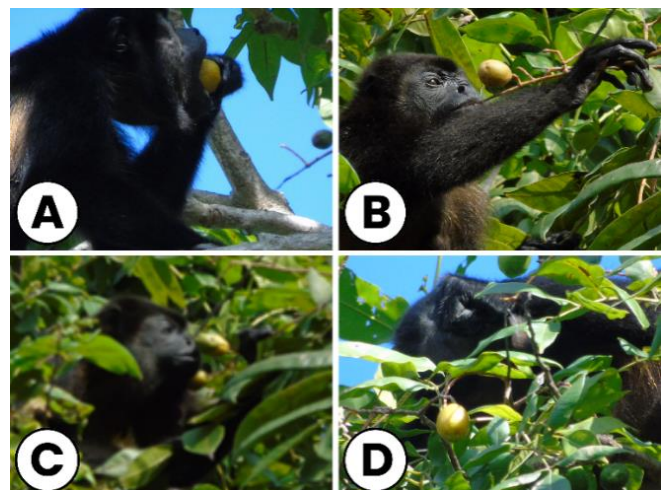


Figura 2. Uso de los sentidos por el mono aullador (*Alouatta coibensis*) en frutos de *S. mombin*. A) gusto; B) vista; C) olfato; D) Tacto.

2.3 Análisis de datos

Se utilizó el programa Excel para ordenar la base datos y software JMP Pro 14 para los análisis de datos inferenciales y no inferenciales. Se calculó el índice de aceptación (número de frutas aceptadas sobre el número de frutas evaluadas). Para evaluar el uso de los sentidos, se utilizó un índice de tacto, un índice de olfateo, un índice de gusto y un índice de inspección visual. Para calcular los índices se utilizó la siguiente formula, el índice de olfato es igual al número de frutos de jobs olfateados sobre el número de frutos de jobs evaluados [13].

Se hizo una comparación entre las frecuencias del uso de los sentidos (olfato, tacto, vista y gusto) durante la evaluación de los frutos con la prueba Kruskal-Wallis, ya que los datos no presentaron normalidad (W Shapiro-Wilk: $W = 0.7698$, $p = <0001^*$). También se comparó la frecuencia del uso del olfato entre los frutos inmaduros y maduros con la prueba de Wilcoxon al no presentar normalidad de los datos (W Shapiro-Wilk: $W = 0.7573$, $p = <0001^*$). De igual manera, se utilizó la prueba de Wilcoxon para comparar la frecuencia del uso del gusto entre los frutos inmaduros y maduros al no presentar normalidad (W Shapiro-Wilk: $W = 0.8366$, $p = <0001^*$). Para la comparación de la frecuencia del uso de la vista entre los frutos inmaduros y maduros se utilizó la prueba de Wilcoxon ya que los datos no presentaron normalidad (W Shapiro-Wilk: $W = 0.8171$, $P = <0001^*$). Para la comparación de la frecuencia del uso del tacto entre los frutos inmaduros y maduros tampoco se encontró normalidad de los datos y se utilizó la prueba de Wilcoxon (Shapiro-Wilk: $W = 0.1954$; $p = <0001^*$).

Se realizó una prueba de Wilcoxon para evaluar si los monos aulladores de Coiba presentan diferencias entre los índices de aceptación de los frutos inmaduros y los frutos maduros, ya que los datos no presentaron normalidad ($W = 0.8729$, $p = 0.0016^*$).

Se realizaron tres análisis de correlación de Pearson para evaluar la correlación entre los índices de uso de los sentidos (gusto, olfato y tacto) con respecto a los índices de aceptación. Se realizaron tres modelos lineales generalizados (MLG) para ver el efecto entre el estado de madurez de los frutos de jobo y el uso de los sentidos sobre el índice de aceptación. Los datos fueron ingresados a nivel de evento de AF con su índice de aceptación. Se utilizaron los índices de uso del olfato (MLG 1), del uso del gusto (MLG 2) y del uso del tacto (MLG3) de los frutos inmaduros y maduros como variable independiente y la variable dependiente fue el índice de aceptación. Se realizó una transformación de los datos de los índices de aceptación ya que no cumplían con los supuestos, posterior a eso se comprobó la normalidad con la prueba de W de Shapiro-Wilk ($W = 0.9573$, $p = 0.2468$), varianza homogénea con la prueba de Levene ($F = 0.271$ (1), $p = 0.6065$) y la independencia de los datos con la prueba de Durbin-Watson ($D-W = 1.8669$, $p = 0.0516$).

3. Resultados y discusión

Los monos aulladores de Coiba (*Alouatta coibensis*) evaluaron un total de 124 frutos de *Spondias mombin*, 83 eran frutos maduros (43 aceptados y 40 rechazados) y 41 eran frutos inmaduros (9 aceptados y 32 rechazados). Donde, los monos aulladores de Coiba (*A. coibensis*) presentaron diferencias en la frecuencia del uso de los sentidos ($\text{Chi}^2 = 195.71$, $gl = 3$, $p = 3.556E-42$) durante la evaluación de frutos inmaduros y frutos maduros de *S. mombin* (tabla 1).

Tabla 1. Promedio y error estándar de la frecuencia del uso de los sentidos por *Alouatta coibensis* en frutos inmaduro y frutos maduros de *Spondias mombin*, Isla Coiba, Panamá.

Sentidos	Fruto inmaduro	Fruto maduro
Gusto	1.26 ± EE 0.23	1.83 ± EE 0.20
Vista	1.68 ± EE 0.14	1.62 ± EE 0.11
Olfato	0.75 ± EE 0.09	0.68 ± EE 0.06
Tacto	0.09 ± EE 0.04	0.01 ± EE 0.01

El sentido que usaron en mayor frecuencia fue el gusto, seguido por la vista, luego el olfato y por último el tacto (figura 3). Anteriormente, se ha reportado que los monos aulladores utilizan el sentido del gusto para evaluar los elementos nutricionales y/o energéticos, así como evitar el consumo de compuestos que impidan la ingesta de estos nutrientes [10][17]. Por otro lado, los monos aulladores poseen visión tricromática rutinaria, por lo cual utilizan este sentido para la detección y discriminación de los frutos, sobre todo para aquellos que cambian de color a través de la madurez, tal cual los frutos de *S. mombin* [16]. También están utilizando el olfato para determinar las cualidades aromáticas de los frutos de jobo y con esto, poder determinar el estado de madurez. Las cualidades aromáticas de las frutas están dadas por la presencia de los compuestos orgánicos volátiles (aroma), y se ha demostrado que especies como los monos carablanca (*C. imitator*) y monos araña (*A. geoffroyi*) utilizan los cambios en riqueza y concentración del aroma de los frutos para evaluar su estado de madurez [12][15].

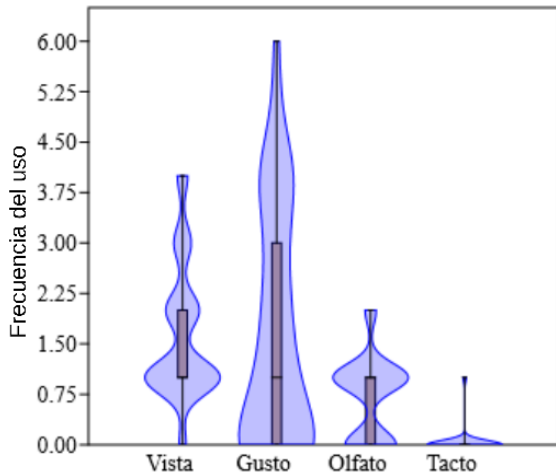


Figura 3. Grafica de violín de la frecuencia del uso de los sentidos por el mono aullador de Coiba (*Alouatta coibensis*) en la evaluación de frutos inmaduros y maduros de *Spondias mombin*, Isla Coiba, Panamá.

Por otro lado, la poca frecuencia del uso del tacto por los monos aulladores de Coiba (*A. coibensis*) se puede considerar que se deba a la poca destreza manual. Esto se ha reportado anteriormente para *A. palliata*, donde no utilizan el tacto con frecuencia para evaluar el estado de madurez de su recurso alimenticio [22].

Los monos aulladores de Coiba (*A. coibensis*) no varían la frecuencia de uso del olfato ($Z = 0.5730$; $p = 0.5666$), tampoco en el gusto ($Z = -1.6888$; $p = 0.0912$), ni en el uso de la vista ($Z = 0.4170$; $p = 0.6767^*$) según el estado de madurez de los frutos de *S. mombin* (figura 4). Se considera que la dependencia del uso de los sentidos disminuye al estar en contacto de manera repetitiva con las cualidades que le permiten discernir de manera más efectiva el estado de madurez de los frutos. Así como reportó [15] para los monos araña (*A. geoffroyi*), donde utilizan de manera efectiva el olfato para evaluar el estado de madurez de los frutos que forman parte de su dieta.

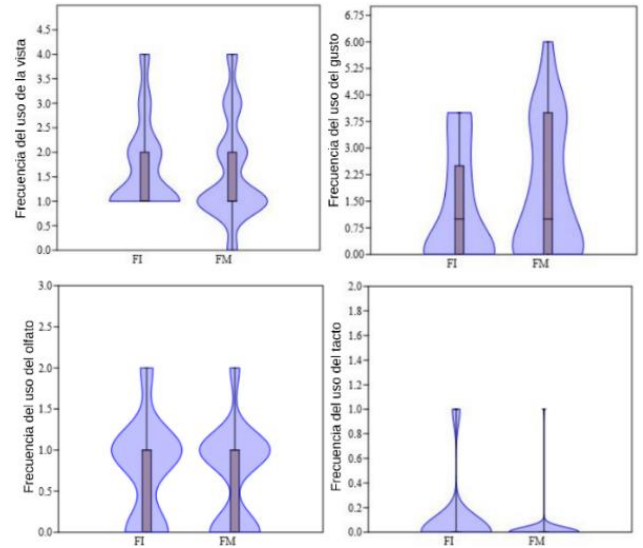


Figura 4. Frecuencia del uso de los sentidos por el mono aullador de Coiba (*Alouatta coibensis*) en la evaluación de los frutos inmaduros (FI) y frutos maduros (FM) de *Spondias mombin*, Isla Coiba, Panamá.

Sin embargo, se encontraron diferencias en la frecuencia del uso del tacto según el estado de madurez de los frutos de *S. mombin* ($Z = 2.2602$, $p = <0.0238^*$). Concuerdia con lo reportado para *A. palliata* en la isla Agaltepec, México, los cuales utilizaron con mayor frecuencia el tacto para inspeccionar frutos conspicuos inmaduros en comparación con frutos conspicuos maduros [17]. Aunque, el uso del tacto por parte de los monos aulladores de Coiba es bajo, pueden estar usando esta modalidad sensorial para evaluar y poder diferenciar la dureza de los frutos de *S. mombin*. Ya que se ha reportado que el uso del tacto por parte de los primates les permite diferenciar textura, dureza y temperatura de los frutos [10].

Los monos aulladores de Coiba (*A. coibensis*) presentaron diferencias en los índices de aceptación de acuerdo con el estado de madurez de los frutos de *S. mombin* ($Z = -2.705$, $p = 0.0068^*$) (figura 5). Aceptaron principalmente frutos maduros ($\bar{X} = 0.67 \pm ES 0.06$) y en menor proporción los frutos inmaduros ($\bar{X} = 0.28 \pm ES 0.11$). La mayor aceptación de frutos maduros puede estar relacionado con el valor nutricional y energético, a los cuales le han reportado que en ese estado de madurez presentan un 40% de carbohidratos no estructurales de su peso seco [4][5].

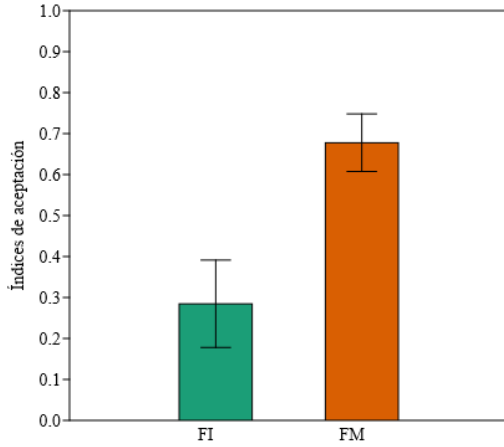


Figura 5. Promedio y error estándar de los índices de aceptación de los frutos inmaduros (FI) y frutos maduros (FM) de *Spondias mombin* por parte de *A. coibensis*, en Isla Coiba, Panamá.

Por otro lado, se encontraron correlaciones positivas y negativas entre los índices de uso de los sentidos con respecto a los índices de aceptación, pero ninguna presentó significancia (figura 6). Entre el índice de uso del gusto y el índice de aceptación hay una correlación positiva débil ($r = 0.28$, $p = 0.1263$). En el índice de uso del olfato y el índice de uso del tacto presentan una correlación negativa débil con el índice de aceptación ($r = -0.17$, $p = 0.3474$ y $r = 0.21$, $p = 0.2493$). Las pocas secuencias del uso de los sentidos (tabla 1) y la no significancia de estos en los índices de aceptación por parte del mono aullador de Coiba, confirman que el contacto de manera repetitiva con las cualidades de los frutos en sus diferentes estados de madures les permiten discernir de manera más rápida y efectiva el estado de madurez de los frutos y su aceptación.

El MLG1 mostró que el gusto tiene un efecto sobre la aceptación de los frutos de *Spondias mombin* ($\text{Chi } 2 = 81.21$, $\text{gl} = 3$, $p = 0.0001^*$). De igual manera, el MLG2 mostró que el olfato tiene un efecto sobre la aceptación de los frutos ($\text{Chi } 2 = 14.16$, $\text{gl} = 3$, $p = 0.0027^*$). Se puede considerar que estos sentidos químicos (gusto y olfato) juegan un papel clave en la aceptación de frutos, ya que a través de ellos están evaluando la palatabilidad. Esto se ha reportado anteriormente para monos araña (*A. Geoffroyi*), donde ellos definen la aceptación de los frutos y lo correlacionan con la presencia de compuestos orgánicos volátiles [15]. Sin embargo, el MLG3 mostró que el tacto no tiene un efecto sobre la aceptación de los frutos ($\text{Chi } 2 = 2.68$, $\text{gl} = 3$, $p = 0.4433$). Esto podría estar relacionado con los hábitos alimenticios, ya que especies de primates que consumen menos frutos como *Papio sp.* presentan menos receptores táctiles en comparación de los primates que tienen un mayor consumo de frutos como los

gibones (*Hylobates lar*) los cuales presentan un aumento en la cantidad de receptores táctiles [23].

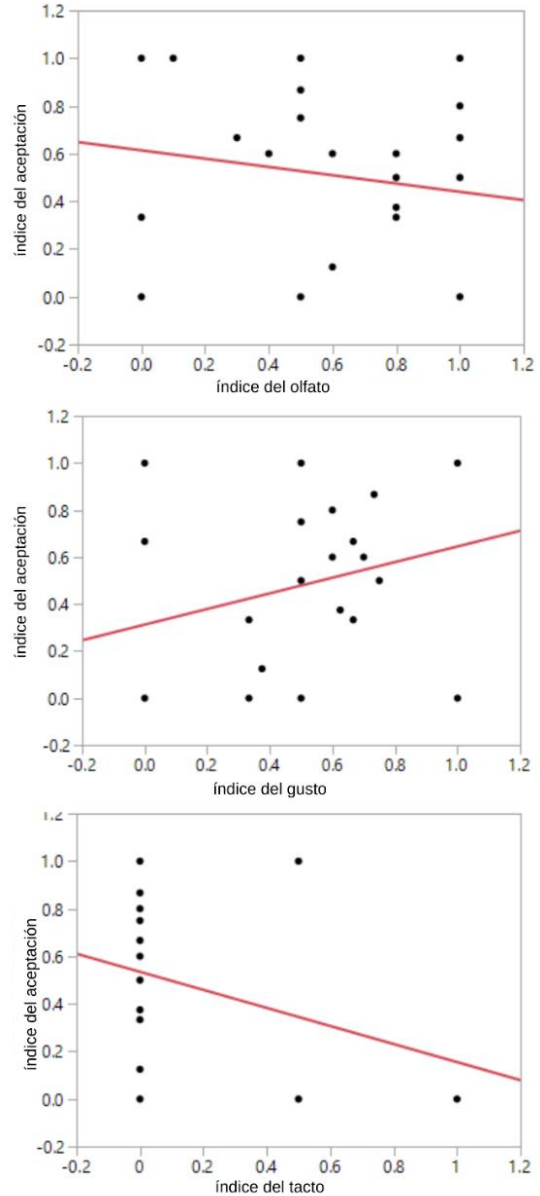


Figura 6. Correlaciones entre los índices de aceptación de los frutos de *S. mombin* y los índices de uso de los sentidos por *A. coibensis*.

Es por lo que en la conducta alimenticia de los primates es importante el estudio de los usos de los sentidos para la evaluación y aceptación de alimentos y su relación con los estímulos sensoriales, el tipo de dieta, el hábitat y adaptaciones morfológicas y genéticas que permitan una efectividad de obtención del recurso apropiado.

4. Conclusiones

A continuación, se listan las conclusiones de la investigación:

- El sentido utilizado por *A. coibensis* con mayor frecuencia fue el gusto, seguido por la vista, luego el olfato y por último el tacto.
- *A. coibensis* utilizó el sentido del gusto para la evaluación y la decisión final de la aceptación de los frutos de *Spondias mombin*.
- También mostraron que el uso del olfato es clave en el proceso de aceptación de los frutos. La posible presencia de señales olfativas en los diferentes estados de madurez de los frutos puede dar un indicativo del estado nutritivo del mismo, facilitando su aceptación y dispersión.
- *A. coibensis* no mostró diferencias en la frecuencia del uso de la vista, esto pudo deberse a que ellos poseen visión tricromática, lo cual les permite diferenciar más fácilmente los estados de madurez de frutos conspicuos como el jobo (*S. mombin*).
- El poco uso del tacto por *A. coibensis* reafirma la disminución en sus destrezas manuales por su adaptabilidad en la vida arborícola.
- *A. coibensis* utilizó el gusto y el olfato para definir la aceptación de los frutos de *S. mombin*. Consideramos que el uso de los sentidos químicos favorece al proceso de aprendizaje en la conducta alimenticia, durante la evaluación y aceptación de los frutos de *S. mombin*, por eso definen su aceptación a través de estos sentidos.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Proyecto de Ecología Química de los Primates de Panamá de la Fundación Pro-Conservación de los Primates Panameños (FCPP) por el financiamiento del proyecto.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran no tener conflicto de intereses.

REFERENCIAS

- [1] P.A.D. Dias, A. Rangel-Negrín. "Diets of Howler Monkeys". In *Howler Monkeys. Developments in Primatology: Progress and Prospects*. M. Kowalewski, P. Garber, L. Cortés-Ortiz, B. Urbani, D. Youlatos, Ed. Springer, New York, NY, pp. 21-56. Nov. 2014 https://doi.org/10.1007/978-1-4939-1960-4_2
- [2] D.A. Torres-Anaya, W. Dáttilo, G.H. Rosas Saito, J.C. Serio-Silva. "Escarificación de endocarpos del jobo (*Spondias mombin*, Anacardiaceae) debido al paso por el tracto digestivo de monos aulladores de manto (*Alouatta palliata mexicana*): un vistazo microscópico", *Acta Botanica Mexicana*, vol. 129: e2023. Jun. 2022. <https://doi.org/10.21829/abm129.2022.2023>
- [3] K. Milton, R.A. Mittermeier. "A brief survey of the primates of Coiba Island, Panama". *Primates*, vol. 18, pp. 931-936. Oct. 1977. <https://doi.org/10.1007/BF02382942>
- [4] K. Milton. "Distribution patterns of tropical plant foods as an evolutionary stimulus to primate mental development". *American Anthropologist*, vol. 83, no. 3, pp. 534-548. Sep. 1981. <https://doi.org/10.1525/aa.1981.83.3.02a00020>
- [5] K. Milton. "Macronutrient patterns of 19 species of Panamanian fruits from Barro Colorado Island". *Neotropical Primates*, vol. 15, no. 1, pp. 1-7. Jun. 2008. <https://doi.org/10.1896/044.015.0101>
- [6] J. Benítez-Malvido, A.M. González-Di Pierro, R. Lombera, S. Guillén, A. Estrada. "Seed source, seed traits, and frugivore habits: Implications for dispersal quality of two sympatric primates". *American Journal of Botany*, vol. 101, no. 6, pp. 970-978. Jun. 2014. <https://doi.org/10.3732/ajb.1400147>
- [7] O.M. Chaves, V. Morales-Cerdas, J. Calderón-Quirós, I. Azofeifa-Rojas, P. Riba-Hernández, D. Solano-Rojas, C. Chaves-Cordero, E. Chacón-Madrigal, A.D. Melin. "Plant Diversity in the Diet of Costa Rican Primates in Contrasting Habitats: A Meta-Analysis". *Diversity*, vol. 15, no. 5, pp. 602. Apr. 2023. <https://doi.org/10.3390/d15050602>
- [8] L.A. Van Holstein, H.D. McKay, C. Pimiento, K. Koops. "Multidimensional primate niche space sheds light on interspecific competition in primate evolution". *Communications Biology*, vol. 7, no. 1, pp. 647. May. 2024.
- [9] N.J. Dominy. "Fruits, fingers, and fermentation: the sensory cues available to foraging primates". *Integrative and comparative biology*, vol. 44, no. 4, pp. 295-303. Aug 2004
- [10] N.J. Dominy, N.P.W. Lucas, D. Osorio, N. Yamashita. "The sensory ecology of primate food perception". *Evolutionary Anthropology*, vol. 10, no 5, pp. 171-186. Oct. 2001
- [11] M.A. Peleg. "A note on the sensitivity of fingers, tongue and jaws as mechanical testing instruments." *Journal of Texture Studies*, vol. 10, no 3, pp. 245-251, Mar. 1980.
- [12] A.D. Melin, O. Nevo, M. Shirasu, R.E. Williamson, E.C. Garret, M. Endo, K. Sakurai, Y. Matsushita, K. Touhara and S. Kawamura, "Fruit scent and observer colour vision shape food-selection strategies in wild capuchin monkeys". *Nature Communications*, vol.10, no. 2407, pp.1-9. Jun. 2019. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-10250-9>
- [13] A.D. Melin, L.M. Fedigan, C. Hiramatsu. "Fig Foraging by Dichromatic and Trichromatic *Cebus capucinus* in a Tropical Dry Forest". *Int J Primatol*, vol. 30, pp. 753-775. Oct. 2009. <https://doi.org/10.1007/s10764-009-9383-9>
- [14] N.J. Dominy, J.D. Yeakel, U. Bhat, L. Ramsden, R.W. Wrangham, P.W. Lucas. "How chimpanzees integrate sensory information to select figs". *Interface Focus*, vol. 6, no, 3, pp. 20160001. Jun. 2016. <https://doi.org/10.1098/rsfs.2016.0001>
- [15] C. Hiramatsu, A.D. Melin, F. Aureli, C.M. Schaffner, M. Vorobyev, S. Kawamura. "Interplay of olfaction and vision in fruit foraging of spider monkeys". *Animal Behaviour*, vol. 77, no. 6, pp. 1421-1426. Jun. 2009.
- [16] K.G. Sánchez-Solano, J.É. Morales-Mávil, M. Laska, A. Melin, L.T. Hernández-Salazar. "Visual detection and fruit selection by the mantled howler monkey (*Alouatta palliata*)". *American Journal of Primatology*, vol.82 no. 10. Aug, 2020. <https://doi.org/10.1002/ajp.23186>

- [17] K.G. Sánchez-Solano, J.E. Reynoso-Cruz, R. Guevara. “Non-visual senses in fruit selection by the mantled howler monkey (*Alouatta palliata*)”. *Primates*, vol. 63, pp. 293–303. Mar. 2022. <https://doi.org/10.1007/s10329-022-00984-4>
- [18] C.C. Veilleux, N.J. Dominy, A.D. Melin. “The sensory ecology of primate food perception, revisited”. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, vol. 31, no. 6, pp. 281-301, Dec. 2022. <https://doi.org/10.1002/evan.21967>
- [19] A. Ibáñez. “Guía botánica del Parque nacional Coiba”. Grupos Cooperativos Internacionales de Biodiversidad (ICBG), 2011.
- [20] P.G. Méndez-Carvajal, “Population Study of Coiba Howler Monkeys (*Alouatta coibensis coibensis*) and Coiba Capuchin Monkeys (*Cebus capuchinus imitator*), Coiba Island National Park, Republic of Panama”. *Journal of primatology*. vol.1. no. 2, pp. 1-5. May. 2012 doi: 10.4172/2167-6801.1000104
- [21] J. Altman. “Observational study of behavior: Sampling methods”. *Behaviour*, vol. 49 no. 3–4, pp. 227–266. Jan. 1974
- [22] A.D. Melin, C.C. Veilleux, J.C. Mareike, C. Hiramatsu, K.G. Sánchez-Solan, I.M. Lundeen, S.E. Webb, R. E. Williamson, M. A. Mah, E. Murillo-Chacon, C.M. Schaffner Colleen, L. Hernández-Salazar, A. Filippo, S. Kawamura. “Anatomy and dietary specialization influence sensory behaviour among sympatric primates”. *Royal society*, vol. 289, no. 1981, Aug. 2022. <https://doi.org/10.1098/rspb.2022.0847>
- [23] J.N. Hoffmann, A.G. Montag, N.J. Dominy. “Meissner corpuscles and somatosensory acuity: the prehensile appendages of primates and elephants”. *The anatomical record. Part A, Discoveries in molecular, cellular, and evolutionary biology*, vol.281A no. 1, pp. 1138-1147. Oct. 2004 <https://doi.org/10.1002/ar.a.20119>