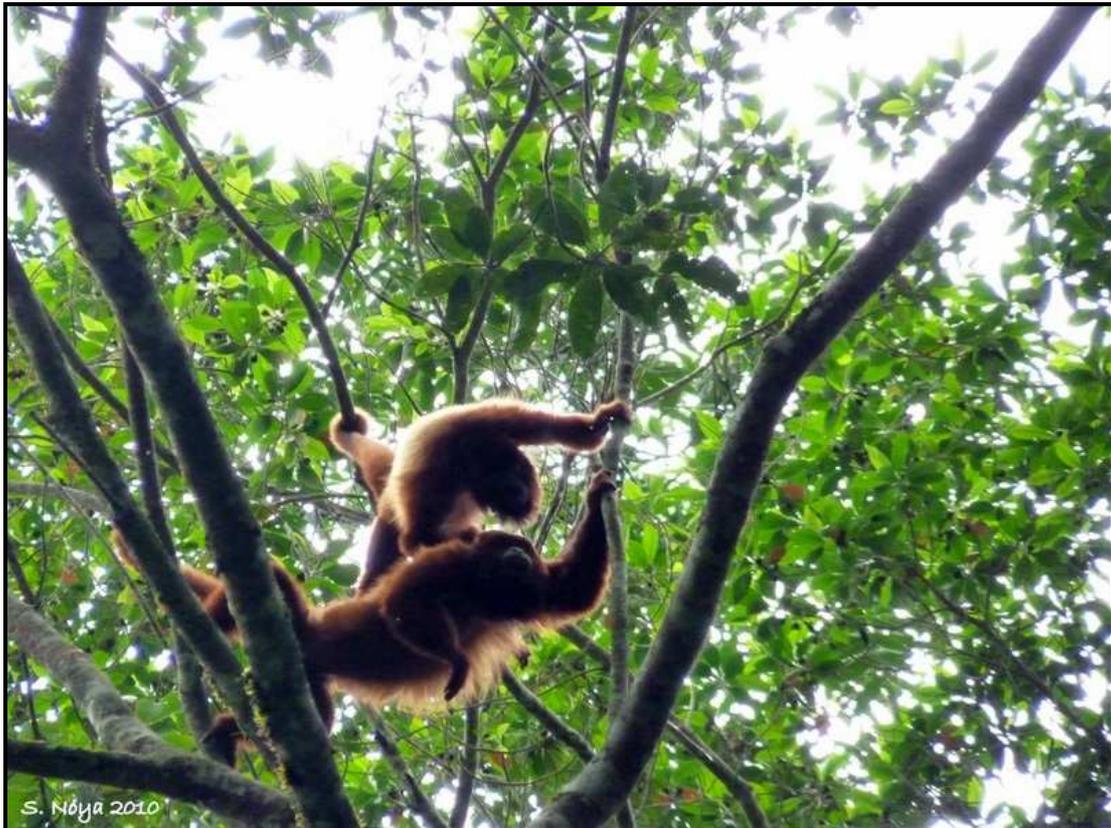


**ESTRUCTURA SOCIAL Y COMPORTAMIENTOS AGONÍSTICOS Y  
AFILIATIVOS EN MACHOS DE MONO AULLADOR ROJO  
*Alouatta seniculus* (VALLE DEL CAUCA, COLOMBIA)**



**Soledad Noya Guarino**

Tesis de grado:

**Licenciatura en Ciencias Biológicas, Profundización en Etología**

Julio de 2012

**Orientador: Mag. Sylvia Corte**  
Fac. de Ciencias – Uruguay

**Co-orientador: Biol. Andrés Quintero**  
Fundación OIKOS - Colombia

*A Naty Mastroianni,  
quien me acompañó desde el sol.*

## AGRADECIMIENTOS

A la Fundación Funagua y a la Corporación Regional Autónoma del Valle del Cauca (CVC) por la financiación del proyecto.

A la Fundación OIKOS de Colombia por la logística del proyecto.

A Don Ricardo Solís Arias, propietario de la Hacienda Jamaica, por permitir desarrollar este estudio en sus predios así como por brindar el hospedaje necesario durante la fase de campo.

A Don Luis Eduardo Jaramillo Arias, propietario de la Hacienda La Arboleda, por permitir realizar este trabajo en sus predios.

A la Familia Quintero-Ángel, de Cali, y a la Familia de Doña Azucena, en la Hacienda Jamaica, por compartir sus viviendas durante la estadía en Colombia.

A Camila Solano, Guillermo Cárdenas, Andrés Chica, Germán Ríos y Thibaud Aronson por ser grandes compañeros de campo.

A Carolina Gómez Posada por compartir su amplia experiencia con aulladores.

A Francisco Braza, Carolyn M. Crockett y Gabriela Bruno por el aporte de material.

A Ciro Invernizzi y Bettina Tassino por sus aportes y enseñanzas constantes.

A Carla Rivera por su colaboración en el análisis de datos.

A Verónica Ventura, Alejandro Fallabrino, Pablo Bobadilla y Carolina Abud por ser referentes en este camino.

A la barra de compañeros y amigos de facultad (Andrés, Belén, Nacho, el Peque, Daniel, Gabi, Flo, Isma, Juan, Naty, Magui, Lú, entre otros tantos de la vuelta).

A mis amigos del alma Andrea y Nico por estar siempre a mi lado.

A mi mamá y mis padrinos por hacerme una persona exigente conmigo misma y apoyarme en mis pasos.

## ÍNDICE GENERAL

	Pág.
<b>RESUMEN</b> .....	10
<b>1. INTRODUCCIÓN</b> .....	11
1.1 Género <i>Alouatta</i> : monos aulladores.....	11
1.2 El mono aullador rojo: <i>Alouatta seniculus</i> .....	12
1.2.1 Biología.....	12
1.2.2 Estado y distribución de la especie en Colombia.....	14
1.3 Rol de los estudios comportamentales en la conservación de las especies.....	16
<b>2. MARCO TEÓRICO</b> .....	16
2.1 Sistemas sociales.....	16
2.1.1 Funcionamiento de los sistemas sociales.....	18
2.2 Vida en grupos.....	19
2.2.1 Unimacho o multimacho.....	20
2.3 Comportamientos agonísticos y afiliativos.....	21
2.3.1 Comportamiento agonístico en <i>Alouatta</i> .....	23
2.3.2 Comportamiento afiliativo en <i>Alouatta</i> .....	24
<b>3. ANTECEDENTES</b> .....	25
<b>4. HIPÓTESIS Y OBJETIVO</b> .....	27
4.1 Hipótesis.....	27
4.2 Objetivo general.....	27
4.2.1 Objetivos específicos.....	27
<b>5. MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	28
5.1 Área de estudio.....	28
5.2 Sujeto de estudio.....	32
5.2.1 Tropa A.....	33
5.2.2 Tropa F.....	34
5.3 Colecta de datos.....	36
5.3.1 Métodos de registro.....	36
5.3.2 Categorías comportamentales.....	37
5.3.3 Materiales.....	39
5.5 Análisis de datos.....	39

<b>6. RESULTADOS</b> .....	40
6.1 Esfuerzo de muestreo.....	40
6.2 Análisis descriptivo.....	41
6.3 Comparaciones por individuo focal.....	42
6.4 Comparaciones entre individuos focales.....	44
6.5 Efecto del entorno social.....	46
6.5.1 Vocalizaciones de larga distancia externas.....	46
6.5.2 Vocalizaciones de larga distancia.....	46
<b>7. DISCUSIÓN</b> .....	47
7.1 Características comportamentales de cada individuo focal.....	47
7.2 Comparación entre individuos focales.....	49
7.3 Efecto del entorno social.....	50
<b>8. CONCLUSIONES</b> .....	52
<b>9. BIBLIOGRAFÍA</b> .....	53
<b>ANEXOS</b> .....	61

## ÍNDICE DE TABLAS

	Pág.
<b>Tabla 1:</b> Densidad de <i>A. seniculus</i> para las dos zonas de muestreo. (Modificado de Chica & Cárdenas, 2011).....	30
<b>Tabla 2:</b> Composición social de las tropas focales: Tropa A (TA) y de la Tropa F (TF) según el criterio de Soini (1992).....	34
<b>Tabla 3:</b> Cronograma de períodos de observación (PO) para la Tropa A (TA) y para la Tropa F (TF).....	36
<b>Tabla 4:</b> Cantidad de focales registrados para cada macho adulto pertenecientes: <b>a.</b> a la tropa A (TA) y <b>b.</b> a la tropa F (TF); y su equivalencia en minutos.....	40
<b>Tabla 5:</b> Diferencias pareadas de las frecuencias relativas de los comportamientos generales (GE), agonísticos (AG) y afiliativos (AF) en los cuatro individuos focales ( $AM\alpha$ , $AM\beta$ , $AM\delta$ y El Padrino) según la prueba no paramétrica de Wilcoxon (T).....	42

## ÍNDICE DE FIGURAS

	Pág.
<b>Figura 1:</b> Macho adulto de aullador rojo ( <i>A. seniculus</i> ).....	13
<b>Figura 2:</b> Distribución general del mono aullador rojo ( <i>Alouatta seniculus</i> ).....	15
<b>Figura 3:</b> Imagen de la Tropa F (Finca La Arboleda) agrupada emitiendo vocalizaciones de larga distancia durante un encuentro con otra tropa que se ubicaba en el árbol adyacente.....	24
<b>Figura 4:</b> Área de estudio: Vereda Montegrande, Municipio de Caicedonia (Valle del Cauca, Colombia).....	28
<b>Figura 5:</b> Fragmentos de bosque de las fincas Jamaica, Maracaibo y La Arboleda. Vereda Montegrande, Municipio de Caicedonia, Valle del Cauca, Colombia.....	29
<b>Figura 6:</b> Vegetación típica de guadual ( <i>Guadua angustifolia</i> , <i>Ficus spp.</i> , <i>Inga spp.</i> , <i>Lauráceas</i> , <i>Anacardium excelsum</i> , etc.) Fragmento A, Finca Jamaica, Vereda Montegrande, Municipio de Caicedonia.....	30
<b>Figura 7:</b> Fragmento A, Finca Jamaica.....	31
<b>Figura 8:</b> Fragmento F, Finca La Arboleda.....	32
<b>Figura 9:</b> <b>a.</b> Patrón diario de actividad de la Tropa A; <b>b.</b> Patrón diario de actividad de la Tropa F.....	35
<b>Figura 10:</b> Individuos focales: <b>a.</b> adulto macho dominante de la TA ( $AM\alpha$ ); <b>b.</b> adulto macho subordinado de la TA ( $AM\beta$ ); <b>c.</b> adulto macho subordinado de la TA ( $AM\delta$ ); <b>d.</b> adulto macho dominante de la TF (El Padrino).....	35
<b>Figura 11:</b> Unidades comportamentales expresadas (E) o recibidas (R) por cada individuo en el total de los registros focales obtenidos para cada uno de ellos. <b>a.</b> Comportamientos Generales <b>b.</b> Comportamientos Agonísticos <b>c.</b> Comportamientos Afiliativos.....	41
<b>Figura 12:</b> Comparación entre las frecuencias relativas de los comportamientos generales (GE), agonísticos (AG) y afiliativos (AF) en cada individuo focal.....	43
<b>Figura 13:</b> Comparación de las frecuencias relativas de los comportamientos <b>a.</b> generales <b>b.</b> agonísticos y <b>c.</b> afiliativos entre los cuatro individuos focales.....	45

**Figura 14:** Duración de las vocalizaciones de larga distancia de la Tropa A (TA) y de la Tropa F (TF)..... 46

## ÍNDICE DE ANEXOS

	Pág.
<b>Anexo 1:</b> Tabla de referencias.....	61
<b>Anexo 2:</b> Imagen de la vista perimetral del fragmento F, rodeado de cultivos de mandarinas y naranjas. Finca La Arboleda.....	62
<b>Anexo 3:</b> Imagen del fragmento F desde dentro al medio día.....	62
<b>Anexo 4:</b> Composición social de todas las tropas censadas en los fragmentos A y F de la Vereda Montegrande.....	63
<b>Anexo 5:</b> Imagen de algunos integrantes de la Tropa A descansando en el mismo árbol.....	64
<b>Anexo 6:</b> Distribución diaria de focales por hora en cada período de observación para cada individuo focal a. AM $\alpha$ b. AM $\beta$ c. AM $\delta$ d. El Padrino.....	64
<b>Anexo 7:</b> Ocurrencias de las unidades comportamentales emitidas (E) o recibidas (R) por cada individuo (AM $\alpha$ , AM $\beta$ , AM $\delta$ , El Padrino) en el total de los registros focales obtenidos para cada uno de ellos.....	65
<b>Anexo 8:</b> Frecuencias relativas (nº de ocurrencias/minutos de observación) para las categorías comportamentales general (GE), agonístico (AG) y afiliativo (AF) por día para cada individuo focal (AM $\alpha$ , AM $\beta$ , AM $\delta$ , El Padrino).....	66

## **ESTRUCTURA SOCIAL Y COMPORTAMIENTOS AGONÍSTICOS Y AFILIATIVOS EN MACHOS DE MONO AULLADOR ROJO *Alouatta seniculus* (VALLE DEL CAUCA, COLOMBIA)**

### **RESUMEN**

El mono aullador rojo (*Alouatta seniculus*) es el primate con más amplia distribución en Colombia, sin embargo se enfrenta a una progresiva pérdida de hábitat. La fragmentación de los bosques constituye uno de los principales factores que afectan su distribución, y junto con la calidad del hábitat tiene efectos sobre la densidad y el comportamiento social de sus poblaciones. Los aulladores rojos viven en tropas con un tamaño promedio de 6 a 9 individuos; son grupos sociales matrilineales con un macho dominante, pudiendo haber otros subordinados y varias hembras adultas con sus crías. Estos grupos estables se forman, al menos en parte, por los beneficios de asociarse con compañeros particulares (mejor acceso al alimento, pareja sexual y evasión de predadores). Precisamente porque viven juntos es que estos compañeros son usualmente los mayores competidores por los recursos y afectan el éxito reproductivo. Dentro de las sociedades, se define al comportamiento agonístico como aquel grupo de conductas con las que un animal puede responder a un conflicto, y al comportamiento afiliativo como el que promueve la formación y mantenimiento de las relaciones sociales. El objetivo de este estudio fue analizar la variación de estos comportamientos en tropas unimacho y tropas multimacho de aullador rojo, teniendo en cuenta además factores del entorno social externo de los grupos. Las observaciones se desarrollaron en la Vereda Montegrande (Valle, Colombia) donde *A. seniculus* se enfrenta a importantes condiciones de aislamiento y alta densidad poblacional por la fragmentación del área. Los resultados obtenidos muestran que las diferencias en la estructura social no implican cambios comportamentales entre los diferentes tipos de grupos. Sin embargo, dichas diferencias generan alteraciones en el equilibrio de los comportamientos agonísticos y afiliativos a nivel interno de las tropas. Los estudios comportamentales en vida libre son fundamentales para entender cómo el entorno afecta a las poblaciones de *A. seniculus*; aumentar dicho conocimiento permitirá crear mejores herramientas para su conservación.

## 1. INTRODUCCIÓN

### 1.1 Género *Alouatta*: monos aulladores

Orden: Primates

Suborden: Anthropeidea

Infraorden: Platyrrhini (monos del Nuevo Mundo)

Familia: Atelidae

Subfamilia: Alouattinae

Género: *Alouatta*

(Groves, 2001).

El género *Alouatta* pertenece a la familia Atelidae al igual que los géneros *Ateles*, *Brachyteles* y *Lagothryx* (Groves, 2001). Los monos del género *Alouatta* presentan la mayor distribución geográfica de todos los géneros de primates neotropicales, extendiéndose desde aproximadamente 21°N a 30°S; a modo de ejemplo, viven en todas las naciones continentales de América Latina excepto en Chile y Uruguay (Crockett & Eisenberg, 1987; Neville *et al.*, 1988; Villalba *et al.*, 1995). Actualmente se incluyen en este género al menos nueve especies: *A. palliata*, *A. pigra*, *A. belzebul*, *A. fusca*, *A. caraya*, *A. coibensis*, *A. guarida*, *A. nigerrima* y *A. seniculus* (Rylands *et al.*, 2000), de las cuales *palliata* y *seniculus* son las que se encuentran en Colombia (Defler, 2010). Los aulladores pueden vivir en bosques primarios, bosques secundarios y en hábitats altamente perturbados por las actividades humanas, tales como fragmentos de bosque de pocas hectáreas (Bicca Marques, 1994; Crockett, 1998). En algunos lugares, *Alouatta* es el único género de primates, lo cual refleja su habilidad para adaptarse a una alta variedad de condiciones ecológicas (Eisenberg, 1979 en Crockett & Eisenberg, 1987).

El componente principal de la dieta de estos primates son las hojas jóvenes y los frutos inmaduros, clasificándolos entonces como folívoros/frugívoros. Aunque los frutos maduros son generalmente los preferidos, los aulladores consumen más frutos inmaduros que cualquier otra especie simpátrica de primates. Es así que, dada la estacionalidad de las fuentes vegetales, su alimentación está altamente limitada y se enfrentan a grandes restricciones energéticas (Braza *et al.*, 1983; Estrada & Coates-

Estrada, 1984; Crockett & Eisenberg, 1987). El área de acción de una tropa puede variar anualmente según la disponibilidad y distribución de las fuentes de alimento así como la presencia de competidores por esos recursos. Sin embargo, las restricciones energéticas que enfrentan pueden hacer imposible para un aullador los viajes diarios largos (Crockett & Eisenberg, 1987). Es así que su éxito en sobrevivir en fragmentos de bosque y/o en áreas degradadas ha sido relacionado a la capacidad de incluir grandes cantidades de hojas en su alimentación en áreas de acción relativamente pequeñas (Braza *et al.*, 1983; Crockett, 1998; Bicca Marques, 2003; Defler, 2010). Además de eso, los aulladores no necesitan beber agua directamente, por lo que no están restringidos a su proximidad; en su lugar satisfacen la necesidad bebiendo el agua que se acumula en la vegetación (Crockett, 1998).

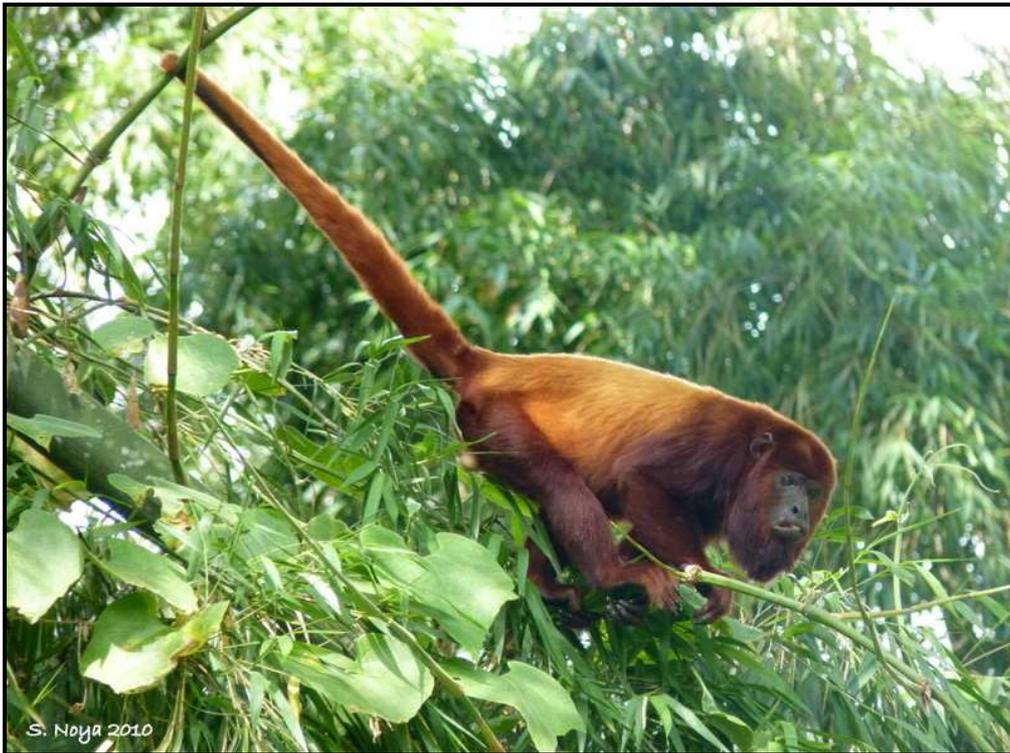
Los aulladores presentan dimorfismo sexual ya que los machos adultos son más grandes que las hembras adultas (5,0 a 9,0 Kg y 3,8 a 7,0 Kg respectivamente) (Rowe, 1996; Defler, 2010). El dimorfismo también es evidente en el tamaño del hueso hioideo (mayor en machos que en hembras), estructura fundamental que actúa como un resonador de su vocalización característica, el aullido de larga distancia (Crockett & Eisenberg, 1987; Rowe, 1996; Bicca Marques *et al.*, 2006), por el que se le atribuye el nombre al género. Estas vocalizaciones, consideradas una de las más potentes en la naturaleza (Defler, 2010), permiten la comunicación a larga distancia entre las tropas, lo cual ha sido sugerido como una posible ventaja adaptativa que permite a estos primates sobrellevar situaciones desfavorables relacionadas a la fragmentación del hábitat y a la superpoblación (Noya *et al.*, 2011).

## **1.2 El mono aullador rojo: *Alouatta seniculus***

### **1.2.1 Biología**

El mono aullador rojo (*A. seniculus*) es una de las especies de monos más grandes en el neotrópico, las hembras alcanzan pesos superiores a los 6,3 kg y los machos rondan los 7,5 kg. Su pelaje es predominantemente caoba rojizo y suelen exhibir una tonalidad dorada en la espalda, el lomo y la porción distal de la cola. Su cabeza es grande, la cara desnuda y de color negro, con pelaje sólo sobre la barbilla, el cual crece hacia adelante

a manera de barba o coto (muy predominante en machos) (Defler, 2010). Al igual que los otros integrantes de la familia Atelidae, poseen una fuerte cola prensil capaz de soportar el peso de su cuerpo mientras forrajea (Gaulin & Gaulin, 1982; Neville *et al.*, 1988; Bicca Marques *et al.*, 2006; Defler, 2010) (Figura 1).



**Figura 1:** Macho adulto de aullador rojo (*A. seniculus*).  
(El Padrino, Adulto macho dominante de la Tropa F)

Los aulladores son arborícolas y tienen pequeños rangos de acción (Braza, 1981; Gaulin & Gaulin, 1982; Defler, 2010). Su área de acción es de 20 ha en promedio, aunque suele ser muy variable (de 4 a 67 ha) dependiendo de las condiciones del medio (Defler, 1981; Gaulin & Gaulin, 1982; Sekulic, 1982; Crockett & Eisenberg 1987; Soini 1992; Izawa 1997; Gómez-Posada *et al.*, 2007). Son diurnos, lentos y realizan pocos movimientos durante su tiempo de actividad. Diferentes estudios del patrón de actividad en la especie estiman que alrededor del 50% del tiempo lo dedican al descanso, un 25% corresponde a la alimentación, un 15% a la locomoción y el 10%

restante a otras actividades (sociales, etc.). De acuerdo con la estrategia de ahorro energético que suelen desarrollar, los aulladores se desplazan distancias cortas que rondan los 500 m diarios (Neville, 1972; Braza, 1981; Gaulin & Gaulin, 1982; Crockett & Eisenberg, 1987; Ríos, 2010). Es así que estos “minimizadores de viajes” dedican la mayoría de su tiempo a descansar y dirigir la energía ahorrada hacia la digestión (Milton, 1980; Bicca Marques, 2003).

Los aulladores rojos viven en pequeñas tropas o grupos que fluctúan desde 2 a 16 individuos, con un tamaño promedio de 6 a 9 monos (Crockett & Eisenberg, 1987; Chapman & Balcomb, 1998). Las tropas son grupos sociales matrilineales, en donde hay un macho dominante, pudiendo haber también uno o dos machos subordinados, y varias hembras adultas con sus crías (Soini, 1992). El macho dominante suele ser el más viejo y es el único que se aparea (Defler, 2010). Una hembra alcanza la madurez sexual entre los 3,5 y 4,5 años de edad. La gestación dura en promedio  $191 \pm 5$  días y los nacimientos suceden en intervalos de 11 a 26 meses, en cualquier mes del año (Crockett & Eisenberg, 1987; Gómez Posada, 2005).

### **1.2.2 Estado y distribución de la especie en Colombia**

*A. seniculus* es el primate de más amplia distribución en Colombia. La distribución original lo reporta en todo el país, a excepción de la costa pacífica, el desierto de la península de la Guajira y el suroccidente de los Andes (Nariño). Esta especie ocupa todos los rangos altitudinales de la cordillera hasta los 3200 m y la Sierra Nevada de Santa Marta. Un 20% de su área de distribución corresponde a Colombia (Hernández Camacho & Cooper 1976; Defler, 2010) (Figura 2).

Al igual que otros tantos primates, los aulladores se enfrentan a una progresiva pérdida de hábitat y eso hace necesario considerar estrategias de conservación para las poblaciones remanentes que hoy día persisten de forma natural. Puntualmente en el Valle del Cauca no son muchas las localidades donde aún se encuentran monos aulladores rojos. Originalmente se debieron distribuir en todo el departamento, desde el costado oriental de la cordillera occidental hacia el oriente, abarcando todos los tipos de bosques de la zona, probablemente hasta alrededor de los 2500 m de altura (Funagua-Oikos, 2010). En los últimos años, los bosques de esta región han sido

fuertemente fragmentados y degradados para cultivos, potreros, entresaca de madera y asentamientos humanos. Muchos de los remanentes de bosque se encuentran aislados en paisajes mixtos de pastizales, cultivos, plantaciones forestales y bosques en diferentes estados de sucesión (Kattan & Álvarez López 1996). La destrucción y fragmentación del bosque tropical resultan en la disminución del tamaño de las poblaciones originales de animales y en su aislamiento físico y biótico. Este aislamiento causa una interrupción en el flujo de genes, depresión endogámica, efectos de borde y un rápido o gradual deterioro de las condiciones ecológicas locales que conllevan a la pérdida de la oferta continua de recursos (alimento y compañeros) (Saunders *et al.*, 1991; Terborgh, 1992; Estrada & Coates Estrada 1996).

Los primates han sido afectados por esta situación y actualmente el mono aullador rojo es una de las pocas especies que persiste en el país (Gómez Posada *et al.*, 2005). De esta forma la fragmentación se constituye como uno de los principales factores que determinan la distribución de los aulladores en Colombia, que junto con la calidad del hábitat tiene efectos sobre la densidad y el comportamiento social de sus poblaciones (Gómez Posada *et al.*, 2005; Gómez Posada, 2005; Funagua-Oikos, 2010).



**Figura 2:** Distribución general del mono aullador rojo (*Alouatta seniucus*).

### **1.3 Rol de los estudios comportamentales en la conservación de las especies**

En las últimas décadas, el rol de la Etología dentro de la conservación y manejo de las especies ha ido adquiriendo un lugar relevante. Sin embargo, no todas las áreas de la conservación aceptan visiones del tipo comportamental, debido quizás a las características propias de la investigación etológica y su tendencia a trabajar a una escala ecológica pequeña. Es así que la utilidad se encuentra al estudiar los fenómenos ecológicos y comportamentales al nivel de organismos individuales y de poblaciones puntuales (Cassini, 1999).

Es de suma importancia comprender que el comportamiento animal, no solo tiene significado en sí mismo sino que su expresión refleja el efecto que tienen las condiciones del medio sobre los individuos. Conocer el valor adaptativo así como las consecuencias ecológicas que tiene el comportamiento, permite obtener un panorama más amplio de la biología de cada especie. Sobre esto es de lo que trata la Ecología del Comportamiento, disciplina que ha reforzado el nexo entre la Etología y la conservación en los últimos años. La Ecología del Comportamiento ha demostrado que la conducta animal no es un carácter fijo sino que varía plásticamente entre individuos y condiciones ambientales. Además, nuevos desarrollos teóricos señalan el papel fundamental que cumple la conducta en los patrones de distribución y abundancia de las poblaciones animales (Cassini, 1999).

## **2. MARCO TEÓRICO**

### **2.1 Sistemas sociales**

La *sociedad* (sistema social o unidad social), definida por Struhsaker, es el conjunto de animales conespecíficos que interactúan regularmente y más aún entre sí que con miembros de otras sociedades del mismo tipo (Kappeler & van Schaik, 2002). Los sistemas sociales representan propiedades emergentes de las interacciones comportamentales y estrategias individuales que no están presentes en los individuos por separado (Hinde, 1976). La sociedad como tal, es entonces la expresión de las estrategias que emplean los individuos para solucionar sus tres requerimientos

básicos: obtención de alimento, evasión de predadores y reproducción (van Schaik & van Hooff, 1983).

Dentro de una sociedad es preciso distinguir entre diferentes elementos: la *organización social* y la *estructura social*. Dichos aspectos no necesariamente son congruentes entre sí; cada uno por separado es insuficiente para caracterizar adecuadamente un sistema social, porque están determinados por diferentes presiones de selección, aunque no son enteramente independientes unos de otros. Es decir, los dos elementos son discretos, entidades interrelacionadas pero que a la vez presentan cierto grado de libertad que les permite variar independientemente, y además permite distinguirlos por separado (Kappeler & van Schaik, 2002); por ejemplo, un tipo de estructura social puede resultar de varios tipos de organización social. Se han hecho variadas distinciones entre estos aspectos de las sociedades, por ello es preciso adoptar un criterio. Según Rowell (1972) la *organización social*, en el sentido estricto, consiste en los procesos de interacción social y los patrones de distribución entre los miembros del grupo (las relaciones sociales); y la *estructura social* es la composición del grupo y los patrones espaciales de los individuos. La organización social puede ser interpretada, en último sentido, como el instrumento usado por los individuos para conseguir aquella estructura social en la que sus tres intereses primarios, mencionados anteriormente, están mejor atendidos (van Schaik & van Hooff, 1983).

Los primates son animales predominantemente sociales. La sociedad de primates se forja sobre el reconocimiento individual, gracias a sus capacidades cognitivas que les permiten tener buena memoria y altos niveles de aprendizaje. Además existe una defensa colectiva de los recursos necesarios para el grupo y cuidados maternos prolongados que influyen en el mantenimiento de los lazos entre los individuos. Autores como Kummer y Nager han resaltado que los sistemas sociales de primates son esencialmente soluciones grupales a problemas ecológicos. Más aún, gran parte de lo que un animal hace, de hecho, es un compromiso entre lo que le gustaría hacer y lo que su contexto social y ecológico le permite hacer (Dunbar, 1989).

### **2.1.1 Funcionamiento de los sistemas sociales**

Se puede considerar como contexto biológico la asunción darwiniana de que los procesos evolutivos inevitablemente conducen a los organismos a maximizar sus contribuciones individuales sobre el *pool* genético de su especie. Ya que el comportamiento social (y el sistema social que surge de este comportamiento) es un componente de la estrategia reproductiva animal tan necesario como otros aspectos de su biología, se asume dentro de este contexto, que dicho comportamiento está orientado a maximizar las chances de reproducirse exitosamente (Dunbar, 1989).

Existen diferentes modelos que intentan explicar el funcionamiento de los sistemas sociales en la naturaleza. El modelo ecológico de Wrangham (1980) predice y explica estos sistemas en función de la abundancia y distribución del alimento, teniendo en cuenta además las diferencias planteadas por la teoría de la selección sexual para las estrategias de machos y hembras dentro de los grupos. De acuerdo a esto, las especies de primates que viven en grupos lo hacen así porque de ese modo pueden monopolizar un recurso de forma más efectiva aumentando su eficacia biológica.

Otro modelo es el de van Schaik y van Hooff (1983) que agrega al modelo ecológico el efecto de la presión depredadora sobre los grupos. Como consecuencia se plantea que el tamaño de un grupo será el compromiso entre el necesario para brindar protección ante la depredación y el necesario para que la competencia intragrupo no exceda lo tolerable. Encuentran una relación directa entre el estrés y la competencia intragrupo y una relación indirecta entre el estrés y la tasa reproductiva. De este modo, a menor densidad, mayor será la tasa reproductiva de los individuos, debido al efecto del tamaño del grupo sobre la competencia interna.

Dunbar (1988) contrasta los dos modelos mencionados, en poblaciones de babuinos y aulladores y encuentra más acertado el de van Schaik y van Hooff. Es decir que la presión depredadora hace necesaria la formación de grupos. Además, agrega que la competencia dentro de los grupos se relaciona con cómo estén distribuidos los recursos, si la distribución es laxa menor será la competencia y cuanto más restringido el recurso, mayor competencia intragrupo habrá pues algunos lograrán monopolizarlo, y esto influye en la estructura social.

Por otro lado, Isbell (1991) integra parámetros de los anteriores modelos y encuentra dos variables con efectos diferentes: la abundancia de recursos afectando las relaciones intergrupales, y la disposición de los recursos con consecuencias a nivel de la competencia intragrupo.

En definitiva, el comportamiento y el éxito de los miembros de un grupo dependen del balance entre los varios beneficios y costos asociados a las diferencias en el tamaño de los grupos (Majolo *et al.*, 2008).

## **2.2 Vida en grupos**

La caracterización más simple de las sociedades de primates se ha basado tradicionalmente en la estructura social. A este nivel se pueden distinguir especies solitarias, especies de vida en pareja y especies de vida en grupos. Cuando los requerimientos básicos son mejor contemplados en compañía de otros, es que se forman los grupos (van Schaik & van Hooff, 1983). La amplia mayoría de primates vive en grupos bisexuales con tres o más adultos, lo cual los distingue de otros mamíferos en los que los grupos bisexuales permanentes no son tan comunes (Kappeler & van Schaik, 2002).

La variación en el tamaño de los grupos es un aspecto interesante de la diversidad de los sistemas sociales de primates. Se han identificado cuatro correlaciones principales, posibles determinantes de la variación en el tamaño de los grupos. Primero, el aumento de los costos de alimentación y viaje fijan el límite superior del tamaño del grupo por medio de una mayor competencia por alimentación dentro del grupo. Segundo, vivir en grandes grupos es favorecido por la disminución del riesgo de predación y por la intensa competencia por alimentación entre grupos. Tercero, el riesgo de infanticidio provee una fuerza selectiva que reduce el tamaño del grupo bajo ciertas condiciones. Finalmente, la extensión del neocórtex puede limitar el tamaño del grupo porque determina la habilidad que poseen los individuos para procesar información compleja sobre las relaciones sociales (Wrangham, 1980; van Schaik & van Hooff, 1983; Kappeler & van Schaik, 2002).

Con respecto a la composición de sexos de los grupos, serán las diferencias en los intereses de machos y hembras las que moldeen la proporción. La distribución de las

hembras está determinada primariamente por la distribución de los riesgos y recursos en el ambiente, mientras que los machos se distribuyen primariamente en respuesta a la distribución espacio-temporal de las hembras receptoras. Las categorías demográficas resultantes, en general determinan los tipos de relaciones sociales posibles, así como la proporción de sexos que es un importante predictor de los roles sexuales, estrategias reproductivas y la intensidad de la competencia de apareamiento (Sterck *et al.*, 1997; Kappeler & van Schaik, 2002). En este aspecto, la competencia intrasexual es muy importante: los machos compiten más fuerte con otros machos, las hembras compiten primariamente con otras hembras. La competencia por alimento en principio determina la distribución favorecida por las hembras, que a su vez determina las estrategias competitivas de los machos. La interacción entre estos dos factores genera la distribución de machos y hembras observable en la naturaleza (Wrangham, 1979 en van Schaik & van Hooff, 1983).

### **2.2.1 Unimacho o multimacho**

La variación en el número de machos adultos es la característica más llamativa de la composición de los grupos de primates, con consecuencias importantes en muchos aspectos del comportamiento, tanto de machos como de hembras. La dicotomía más básica es entre grupos unimacho y multimacho. Inicialmente se buscaban explicaciones ecológicas para esta diferencia, como el tipo de hábitat o el riesgo de predación. Hoy día esta dicotomía ya no se reconoce como un rasgo invariable especie-específico sino como una respuesta flexible a la variación entre grupos de factores ecológicos y demográficos (Kappeler & Van Schaik, 2002). Tradicionalmente, dos vías diferentes han permitido explicar estas diferencias. Primero, se ha argumentado que en áreas donde la comida es escasa, el número de machos por grupo es minimizado, porque éstos son biológicamente prescindibles y compiten con las hembras por el alimento (Crook & Gartlan, 1966). En segundo lugar está el argumento de que los grupos multimacho han evolucionado como una adaptación contra la presión predatora mediante la defensa cooperativa. Se puede argumentar que la cooperación en la defensa anti predatora por los machos adultos puede ser fuertemente considerada como una característica obvia de los grupos multimacho, por

no decir que es un factor causal de la asociación entre ellos. Siguiendo esta idea, como la defensa colectiva sólo pudo haber evolucionado a través de la selección por parentesco, se asume que sólo aquellos machos que han sido padres de varias crías pueden comprometerse en este comportamiento, así es que sólo para ellos los riesgos asumidos serán superados por los beneficios obtenidos. Sin embargo, el único factor que parece variar entre las especies es el costo que implica para un macho mantener afuera otros machos en relación a los beneficios del acceso a la reproducción exclusiva, o en otras palabras el poder monopolizar un grupo de hembras. La evidencia comparativa muestra que este es en efecto el factor esencial que distingue los dos tipos de grupos (van Schaik & van Hooff, 1983).

### **2.3 Comportamientos agonísticos y afiliativos**

Es posible clasificar el comportamiento social en dos categorías funcionales según el contexto. Se reconocen así dos grandes tipos de comportamiento: el *comportamiento agonístico* como aquel grupo de conductas con las que un animal puede responder a un conflicto; y el *comportamiento afiliativo* como aquel que promueve la formación y mantenimiento de las relaciones sociales. En el primer caso, las conductas van desde el ataque o la lucha hasta la amenaza o sumisión (Huntingford & Chellappa, 2007), y aunque usualmente es pensado como "antisocial", la agresión funciona entablando, manteniendo y regulando las relaciones sociales (Bernstein & Ehardt, 1985; Bernstein 2007 en Pérez Ruiz, 2009).

Los animales viven en grupos estables al menos en parte por los beneficios de asociarse con compañeros particulares. Precisamente porque ellos viven juntos es que los compañeros de grupo son usualmente los mayores competidores por los recursos y afectan el éxito reproductivo. Dentro del grupo, las interacciones afiliativas como el acicalamiento, protección y las alianzas son comunes, particularmente entre parientes cercanos de línea materna. Los individuos construyen relaciones de cooperación con el sentido de competir más eficientemente contra otros. Como resultado, la cooperación entre algunos individuos implica la competencia entre otros. Esta tensión entre cooperación y competencia es un reflejo de la presión de selección que hace a la base de la vida social. La formación de relaciones de cooperación es a veces el modo más

eficiente de aumentar el éxito reproductivo individual. Sin embargo, como los intereses genéticos de los individuos no son idénticos (pues los individuos mismos no lo son) los conflictos de intereses ponen en peligro la supervivencia de las relaciones sociales (Smuts *et al.*, 1987). El modelo relacional planteado por De Waal (1997) considera la conducta agresiva como el resultado de los conflictos de intereses que surgen entre individuos que comparten una historia y un futuro. Supone un equilibrio entre las tendencias que separan a los individuos y las que los unen y se centra en los individuos que se reúnen por el sentimiento de pertenencia a un mismo grupo. Este modelo señala que cuanto más valiosa sea una relación para los individuos, más se esforzarán para conservarla, y más probable será que luego de un conflicto busquen recomponer dicha relación mediante conductas afiliativas.

Las relaciones entre machos y hembras son moldeadas en última instancia por la selección sexual y el conflicto sexual (Smuts *et al.*, 1987). Las relaciones intersexuales entre los primates son altamente variables. Ellas son influenciadas, entre otras cosas, por la duración de la permanencia de los machos en el grupo, la respectiva posición en la jerarquía de dominancia del mismo sexo, el grado de certeza de paternidad, el riesgo de infanticidio y el grado de dimorfismo sexual. Si machos y hembras forman bandos afiliativos, las hembras suelen proveer la mayoría del acicalamiento, mientras que los machos proveen la protección agonística de las hembras y sus crías y vigilancia adicional contra los predadores (Kappeler & Van Schaik, 2002).

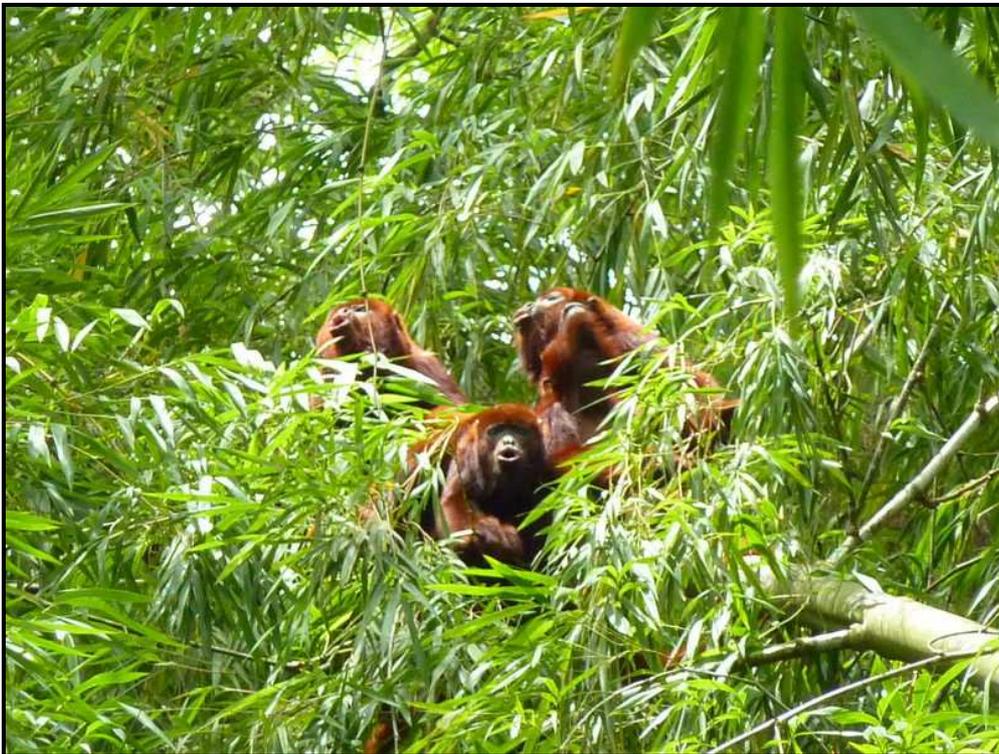
En las diferentes especies de primates, las relaciones sociales entre machos en la competencia intra e intergrupos son muy variables. Éstas son fundamentalmente moldeadas por la distribución de las hembras y la resultante naturaleza de la selección sexual. Debido a que el controvertido recurso limitante de su éxito reproductivo (la fertilización) no puede ser moldeado, las relaciones entre machos se caracterizan típicamente por la competencia, intolerancia y relaciones de dominancia. Por ello, las interacciones agonísticas son comunes entre ellos, mientras que los comportamientos afiliativos y las alianzas son principalmente observadas entre hembras o cuando un gran número de machos se encuentra dentro de un mismo grupo (Kappeler & Van Schaik, 2002).

### **2.3.1 Comportamiento agonístico en *Alouatta***

Al igual que en el resto de los primates, la agresión (o de forma más general, los comportamientos agonísticos) frecuentemente se expresa en forma de despliegues que son signos conspicuos intercambiados entre dos o más animales, que raramente llevan al contacto físico pero que resultan en el sometimiento de un animal y la ganancia de un recurso para otro. En las diferentes especies de primates que existen, estos despliegues presentan una gran variedad de formas (empujones, expresiones faciales, vocalizaciones, etc.) y son expresados en diferentes situaciones o contextos como la defensa del estatus jerárquico, la defensa del acceso a recursos alimenticios, en la competencia por el acceso a las hembras, así como en la defensa del territorio (Duarte Díaz, 2007; Pérez Ruiz, 2009). Dados los costos que implica un acto agonístico para todas las partes involucradas, es de esperar que los mecanismos de selección favorezcan el control de los episodios agresivos en los primates sociales y ese control es esencial para la sociabilidad. Uno de los mecanismos que ha evolucionado exitosamente, en cuanto a la expresión y control de la agresión, es la ritualización de los comportamientos agresivos ya que aporta una gran cantidad de información con el mínimo costo. De acuerdo con esta idea, se esperaría que la selección natural favoreciera la evolución de rasgos morfológicos y de comportamiento que proporcionen ventajas a los individuos en la competencia por los recursos (Pérez Ruiz, 2009).

En el caso de los aulladores, y puntualmente en los *A. seniculus*, se ha desarrollado la vocalización de larga distancia (*voc-ld*) como expresión agonística del comportamiento territorial. Ésta consiste en el aullido-rugido típico del género, con ascensos y descensos en la intensidad del sonido, audible a la distancia. Casi todo el grupo interviene al unísono y coordinadamente (Braza, 1980), y por lo general lo hacen agrupados en una rama o en un mismo árbol (Gómez Posada, 2005) (Figura 3). Estos aullidos son utilizados para informar a otros grupos de su presencia, facilitando así la evitación mutua y la defensa de los recursos (comportamiento territorial) (Defler, 2010). El mono aullador rojo no sólo vocaliza temprano por la mañana para informar su localización, sino que también se ve involucrado en largas batallas vocales en el correr del día cuando encuentran otras tropas o individuos solitarios cerca de su rango

de acción; generalmente el grupo más pequeño o con menor número de machos es el que finalmente se retira (Sekulic, 1982; Crockett & Eisenberg, 1987; Gómez Posada, 2005). Las tasas y duraciones de las demostraciones agresivas suelen estar relacionadas a la habilidad de lucha y el rango de dominancia. El argumento básico es que los individuos más fuertes pueden invertir más energía en estas demostraciones (Sekulic, 1982). Para cualquier animal, vocalizar implica una significativa inversión de energía. Para *A. seniculus* se ha sugerido entonces, que sus aullidos de larga distancia permiten evaluar la competencia entre individuos o grupos, como alternativa a las aún más energéticamente costosas persecuciones y luchas (Sekulic, 1982, 1986).



**Figura 3:** Imagen de la Tropa F (Finca La Arboleda) agrupada emitiendo vocalizaciones de larga distancia durante un encuentro con otra tropa que se ubicaba en el árbol adyacente. (Cortesía de Thibaud Aronson).

### 2.3.2 Comportamiento afiliativo en *Alouatta*

La forma más común de comportamiento afiliativo en primates no humanos es el acicalamiento, compleja conducta en la que un individuo manipula la superficie

corporal de un compañero. Hay dos hipótesis generales que explican el significado funcional del acicalamiento; por un lado se apunta a la función utilitaria del mismo (higiene corporal), y por otro lado se destaca la función social. Sin embargo, estas hipótesis no son mutuamente excluyentes y se pueden presumir múltiples consecuencias del acicalamiento (Sánchez Villagra *et al.*, 1998).

Los platirrinos en general, y los aulladores en particular, presentan niveles comparativamente bajos de este comportamiento (Neville *et al.*, 1988). Dentro de los grupos sociales son las hembras las que más lo realizan y cuando sucede entre machos suele darse entre un adulto y un juvenil con el fin de crear o reforzar alianzas. Al momento de recibir acicalamiento no suele haber diferencias entre sexos (Pope, 1990; Sánchez Villagra *et al.*, 1998).

### **3. ANTECEDENTES**

El mono aullador rojo es una de las especies de monos neotropicales más estudiadas en vida libre. Sin embargo, la gran mayoría de los trabajos apuntan a la descripción de los patrones de actividad general de los grupos así como a la caracterización social y ecológica de los mismos (demografía, uso del espacio, patrón de actividad, etc.). Algunos de los primeros trabajos realizados dentro de estas temáticas en la especie son los de Neville (1972), Braza (1980, 1981), Braza *et al.* (1983), Defler (1981) y Crockett & Eisenberg (1987). También se cuenta con trabajos más recientes, ya con fines conservacionistas pero que de todas formas siguen la misma línea de investigación, éstos son los de Gómez Posada (2005), Ríos (2010), Funagua-Oikos (2010), Chica & Cárdenas (2011), entre muchos otros, donde se caracterizan poblaciones de monos en situaciones de riesgo por la pérdida de hábitat.

Por otro lado, también es amplio el conocimiento sobre la ecología de más especies del género *Alouatta*, todo lo cual contribuye a ampliar el conocimiento de *A. seniculus*. Sin embargo, son pocos los trabajos que se han encontrado en la especie que traten sobre los comportamientos agonísticos y afiliativos de machos puntualmente, y menos aún que los relacionen con la estructura social de los grupos. Quizás un trabajo que aborda este tema es el de Clarke & Zucker (1998) en el que se describen

cuantitativamente las relaciones agonísticas y afiliativas entre hembras adultas y las relaciones afiliativas entre hembras y machos de *A. palliata*. Los resultados indican que la variación en las relaciones entre hembras puede atribuirse a la inmigración de nuevas hembras dentro del grupo, la presencia de infantes y cambios en los miembros masculinos del grupo. Los autores afirman que las relaciones sociales en los grupos de aulladores son dinámicas y suelen apoyar las predicciones hechas por van Schaik (1989) respecto al tipo de lucha y la competencia femenina.

Asimismo existen trabajos como el de Duarte Días & Rodríguez Luna (2003) y el de Duarte Días (2007) que se enfocan en las relaciones sociales entre machos de *A. palliata* concluyendo que la plasticidad conductual que presentan los primates, es en este caso extensible a la estructura social de los grupos también.

Con respecto a las características vocalizaciones de larga distancia de los aulladores se han realizado trabajos sobre sus posibles funciones dentro del comportamiento territorial de estos monos. Sekulic (1982) comprobó la hipótesis de que en las tropas de *A. seniculus* con pocos machos éstos tienen mayor tasa y duración de vocalización que aquellos de tropas con muchos machos. Basándose en la asunción de que para el primer caso la mayor competencia se encuentra fuera de la tropa, se justifica la mayor inversión energética que los machos de este tipo de tropas dedican a vocalizar. Su estudio sugiere que la posible función principal de estas vocalizaciones es repeler a los machos externos a la tropa como potenciales competidores. Más recientemente, Noya *et al* (2011) han sugerido para *A. seniculus* que en contextos de mayor densidad poblacional las vocalizaciones de larga distancia son más duraderas y se presentan a una mayor tasa de emisión. Siguiendo esta idea, los autores proponen el uso de estas vocalizaciones como posibles indicadores de superpoblación para la especie.

Dentro de lo que son los comportamientos afiliativos se destaca el trabajo de Sánchez-Villagra *et al.* (1998) en el que se evalúa la relación entre el acicalamiento y la estructura social y el grado de parasitismo de los grupos de *A. seniculus*. Sus resultados muestran que las hembras acicalan más que los machos (90,4% vs 9,6%) mientras que no hay diferencias entre sexos para recibir acicalamiento. Dentro de las hembras, son las juveniles las que proveen más acicalamiento, posiblemente con el fin de crear

alianzas que les permitan permanecer dentro del grupo una vez que sean sexualmente maduras.

Este estudio estuvo dirigido a determinar si las diferencias en la estructura social de los grupos de aullador rojo afectan los comportamientos agonísticos y afiliativos de los individuos.

## **4. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS**

### **4.1 Hipótesis**

Dado que las relaciones entre machos se caracterizan típicamente por la competencia, intolerancia y vínculos de dominancia, es que en los grupos multimacho serán más frecuentes los comportamientos agonísticos que en los grupos unimacho. Con el fin de neutralizar la tensión generada se esperan también más comportamientos afiliativos en el primer caso. Además, cuantas más interacciones agonísticas haya entre la tropa y su entorno social, mayores serán las interacciones agonísticas internas en cada grupo, debidas a la tensión externa transmitida.

### **4.2 Objetivo General**

Analizar los comportamientos agonísticos y afiliativos de machos adultos en tropas de *Alouatta seniculus* con estructura social unimacho y tropas con estructura social multimacho.

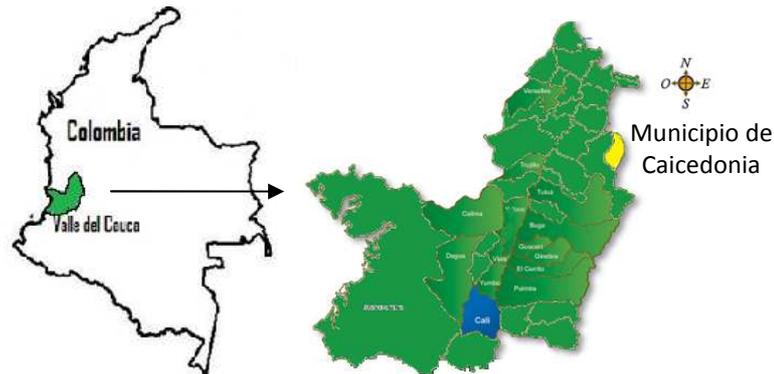
#### **4.2.1 Objetivos Específicos**

- a.** Analizar los comportamientos agonísticos y afiliativos de los machos adultos a nivel intragrupo.
- b.** Analizar el efecto del entorno social sobre los comportamientos agonísticos y afiliativos de los machos adultos a nivel intragrupo.

## 5. MATERIALES Y MÉTODOS

### 5.1 Área de estudio

El presente trabajo se realizó en la Vereda Montegrande del Municipio de Caicedonia, al noroccidente del departamento del Valle del Cauca, en la vertiente occidental de la Cordillera Central colombiana ( $4^{\circ}22' N - 75^{\circ}48' W$ ) (Figura 4).



**Figura 4:** Área de estudio: Vereda Montegrande, Municipio de caicedonia (Valle del Cauca, Colombia).

La cobertura boscosa de toda la zona se reduce al 6%, compuesta de plantaciones forestales, bosques secundarios y rodales de guadua (CVC, 2000; Gómez Posada *et al.*, 2005). Estos rodales no son continuos, son 6 fragmentos inmersos principalmente en una matriz de cultivos de cítricos, maíz, y plátano, entre otros, o en ciertas partes rodeados por potreros (Anexo 2). Dichos fragmentos son de propiedad privada, y están en predios de tres fincas: Jamaica, Maracaibo y La Arboleda, que se encuentran entre los 900 y 1100 m de altura (Figuras 5). La temperatura promedio es de  $23^{\circ}C$  y el clima se puede clasificar como templado y húmedo bajo un régimen bimodal con dos períodos lluviosos (Marzo-Mayo y Octubre-Diciembre) y dos secos (Enero-Febrero y Junio-Setiembre), con humedad relativa del 86% (Agudelo & Vélez 2001; Gómez Posada *et al.*, 2005).



**Figura 5:** Fragmentos de bosque de las fincas Jamaica, Maracaibo y La Arboleda. Vereda Montegrande, Municipio de Caicedonia, Valle del Cauca, Colombia.

En los fragmentos, además de la guadua (*Guadua angustifolia*), se pueden encontrar especies nativas de árboles como lechudos, cauchos o higuerones (*Ficus spp.*), guamos (*Inga spp.*), laureles (Lauráceas) y caracolí (*Anacardium excelsum*), entre otros (CVC, 2000; Gómez Posada *et al.*, 2005) (Figura 6 y Anexo 3).

Los rodales están protegidos voluntariamente por los propietarios, principalmente para evitar erosión y caída del talud del río Barragán. El cauce del río cambia continuamente con giros bruscos que inundan los potreros y se llevan pedazos de tierra. Los guaduales protegen las orillas y además son usados comercialmente. En estos rodales es posible observar monos aulladores rojos (*Alouatta seniculus*) monos nocturnos (*Aotus lemurinus*) y otras especies de fauna nativa como barranqueros (*Momotus momota*), loros (*Aulacorhycha aemotopygus*), armadillos (*Dasybus sp.*) y ñeques (*Dasyprocta sp.*), entre otros (Gómez Posada *et al.*, 2005).



**Figura 6:** Vegetación típica de guadua (*Guadua angustifolia*, *Ficus* spp., *Inga* spp., Laurácea, *Anacardium excelsum*, etc.) Fragmento A, Finca Jamaica, Vereda Montegrande, Municipio de Caicedonia.

La densidad poblacional de *A. seniculus* en la Vereda Montegrande es de 379,10 ind/km<sup>2</sup>; estos primates se encuentran en todos los fragmentos menos en el C (Chica & Cárdenas, 2011). Dada la ubicación de cada tropa focal, el estudio se centró en dos de los fragmentos que componen el área, siendo estos el A y el F. El fragmento A tiene una extensión unas 7 veces menor que el fragmento F, y en ambos casos se presenta una alta densidad poblacional de aulladores (Tabla 1). El detalle de la composición de las tropas de cada fragmento puede apreciarse en el Anexo 4.

**Tabla 1:** Densidad de *A. seniculus* para las dos zonas de muestreo. (Modificado de Chica & Cárdenas, 2011)

FRAGMENTO	Área (Km <sup>2</sup> )	Número individuos	Número Tropas	Densidad (ind/Km <sup>2</sup> )
A	0,037	7	1	233,33
F	0,277	119	15	440,74

El fragmento A (Figura 7) es propiedad de la Hacienda Jamaica y ha ido aumentando su extensión en los últimos sesenta años, actualmente posee un área de 3,7 ha. Está rodeado por potreros, cultivos de cítricos y otro fragmento de guadua cercano a 20,1 metros de distancia. En este fragmento se hace entresaca esporádica de guadua para uso doméstico (de acuerdo a las necesidades de la finca), donde, según regulaciones de la CVC (Corporación Regional Autónoma del Valle del Cauca), sólo es permitido extraer 200 guaduas cada 2 años (Ríos, 2010).



**Figura 7:** Fragmento A, Finca Jamaica.

El fragmento F (Figura 8) por su parte, propiedad de la Hacienda La Arboleda, ha ido reduciendo su tamaño de forma gradual debido principalmente a la fuerte entresaca de guadua en su zona media que finalmente culminó con la desaparición de la misma. Actualmente tiene un área de 27,7 ha. y está rodeado de cultivos de cítricos y maíz y dos fragmentos más de guadul que se encuentran a 298,4 m. y a 271,1 m. respectivamente. Este fragmento presenta entresaca comercial de guadua, intensiva por un año y con descanso de dos años antes de una nueva extracción. El proceso también es regulado por la CVC y es permitido el 35% de aprovechamiento del total de guadua madura. El fragmento fue entresacado en Mayo de 2009 (Ríos, 2010).



**Figura 8:** Fragmento F, Finca La Arboleda.

## 5.2 Sujeto de Estudio

Los aulladores rojos de la Vereda Montegrande se enfrentan a importantes condiciones de aislamiento y de alta densidad poblacional a causa de la fragmentación del área. Conforman una población de monos que en los últimos 5 años ha tenido un aumento del 40%, lo que muestra la tolerancia de la especie a vivir en zonas reducidas y con pocos recursos alimenticios (Ríos, 2010; Chica & Cárdenas, 2011). Recientes estudios revelan para esta población una alta prevalencia de parásitos como los protozoarios *Blastocystis sp.*, así como el registro de tres nuevas especies parasitarias para *A. seniculus*, *Ancylostoma sp.*, *Strongyloides sp.* (ambos nemátodos) y *Toxoplasma sp.* (protozoario) (Chica & Cárdenas, 2011), posiblemente relacionado a los procesos de fragmentación del bosque que generan la reducción del espacio para las poblaciones de monos, uso repetido de rutas dentro del área de acción, cambios en su dieta y mayor aproximación a los humanos y animales domésticos por la matriz antropogénica circundante (Gilbert & Dodds, 1978 en Chica & Cárdenas, 2011).

En la zona de estudio los aulladores no se enfrentan a presiones de cacería ya que son una especie bandera que motiva a los propietarios a la conservación voluntaria de estos relictos, con prohibición de acceso al público, prohibición de entresaca de árboles diferentes a la guadua y de tala al ras del rodal (CVC, 2000).

Para el presente trabajo se seleccionaron dos tropas de aulladores que se encontraban previamente habituadas a la presencia humana por anteriores estudios

comportamentales de los que han sido centro de atención desde comienzos del año 2010.

Para determinar la composición de cada grupo se utilizó el criterio de Soini (1992) según el cual se establecen para machos (M) y hembras (H) cinco categorías de edades, basadas en el tamaño, aspecto y comportamiento del animal. De este modo se considera:

Infante (I): cría pequeña, cargada constante o intermitentemente por la madre.

Juvenil de tipo I (JI): individuo todavía de tamaño muy pequeño, de locomoción propia (pero que puede ser cargado brevemente en situaciones de peligro) y que se asocia constantemente con su madre.

Juvenil de tipo II (JII): aquel que es conspicuamente mayor que las crías dependientes, la mitad o un poco más del tamaño adulto; y aunque todavía se asocia frecuentemente con su madre anda muy independiente de ella.

Subadulto (SA): tiene tamaño casi adulto, pero perceptiblemente menos corpulento que éste.

Adulto (A): presenta tamaño y forma adulta, macho con región hioidea muy desarrollada; hembra a menudo acompañada de un infante y/o juvenil.

### **5.2.1 Tropa A (TA)**

Esta tropa habita en el fragmento A y es la única tropa que allí se encuentra.

Es una tropa heterosexual de tipo multimacho/multihembra y está formada por 7 integrantes. Éstos son 3 machos adultos (uno dominante y dos subordinados) y 2 hembras adultas, cada una de las cuales tiene una cría (una hembra juvenil de tipo I y un macho juvenil de tipo I) (Tabla 2 y Anexo 5). Originalmente había sólo un macho subordinado pero a comienzos del año 2010 se le sumó otro macho adulto, proveniente del fragmento cercano (fragmento B).

Trabajos previos realizados con esta tropa en la primera mitad del año 2010 permitieron estimar que su área de actividad es de 3,5 ha en promedio, prácticamente toda el área del fragmento, y sus recorridos diarios rondan los 550,5 m ( $\pm 301,8$  m). Asimismo, presentaron un patrón de actividad acorde con lo reportado para la especie;

el tiempo fue asignado en un 53% a descanso, 28% a alimentación, 10% a locomoción y 9% a actividades sociales (Ríos, 2010) (Figura 9). En la Figura 10 pueden apreciarse los 3 machos adultos focales de esta tropa.

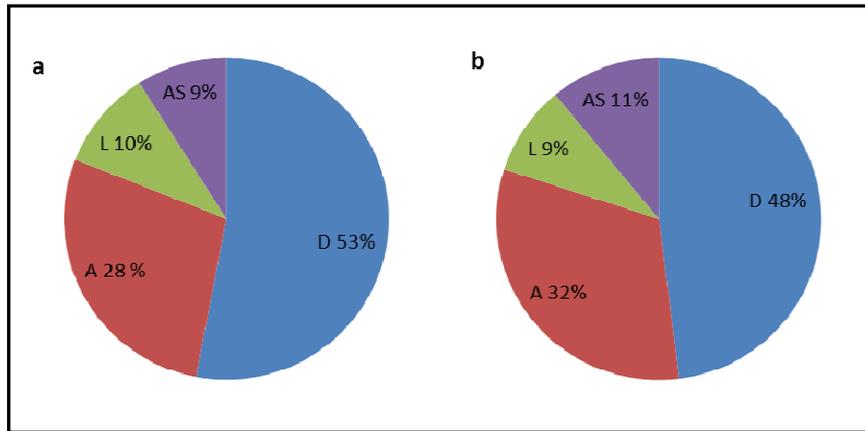
### 5.2.2 Tropa F (TF)

Esta tropa habita en el fragmento F y es una de las 15 tropas que allí se encuentran. Es un grupo heterosexual de tipo unimacho/multihembra, formado por 7 integrantes. Éstos corresponden a 1 macho adulto dominante, 1 macho subadulto, 2 hembras adultas, cada una de las cuales tiene una cría (una hembra juvenil de tipo I y un macho juvenil de tipo I) y otra hembra juvenil de tipo II. Esta última posiblemente compartiera madre con la hembra juvenil de tipo I pero, por razones de independencia materna, no es posible asegurar dicho vínculo (Tabla 2).

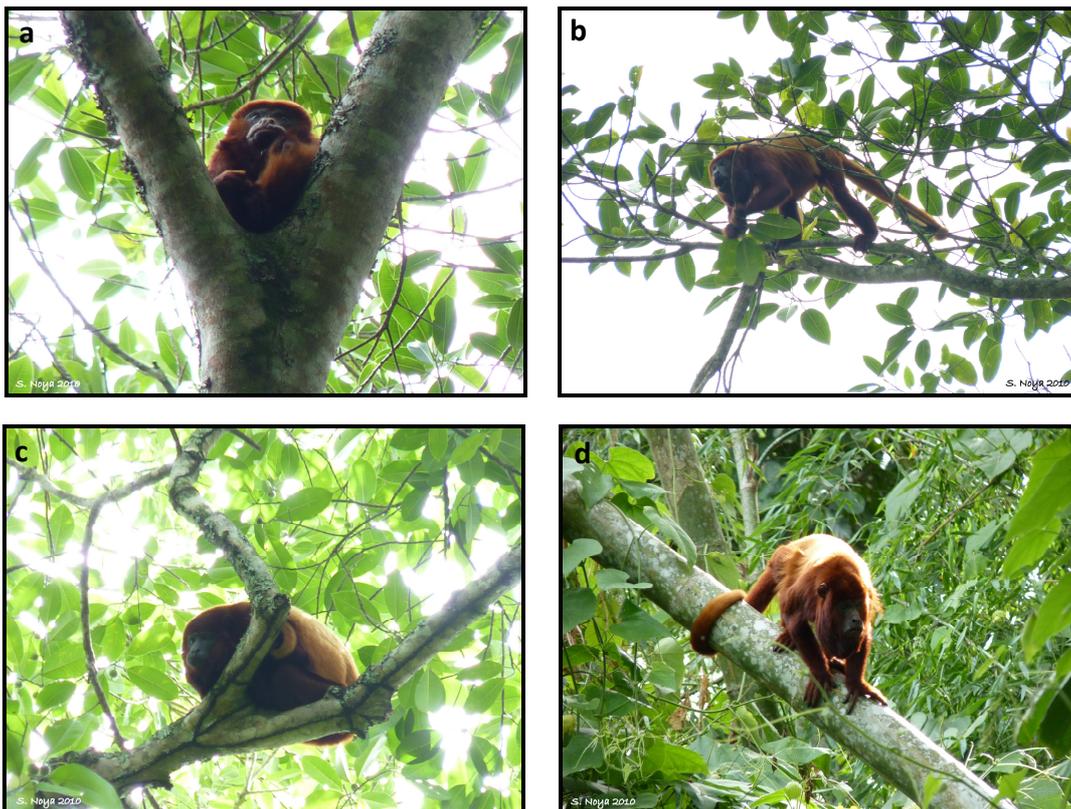
Trabajos previos realizados con esta tropa a comienzos del 2010 permitieron estimar que su área de actividad es de 4,7 ha en promedio, y realizan recorridos diarios de 568 m ( $\pm 194,1$  m). Asimismo presentan un patrón de actividad acorde con lo reportado para la especie; el tiempo fue asignado en un 48% a descanso, 32% a alimentación, 9% a locomoción y 11% a actividades sociales (Ríos, 2010) (Figura 9). En la Figura 10 puede apreciarse una imagen del macho adulto focal.

**Tabla 2:** Composición social de las tropas focales: Tropa A (TA) y Tropa F (TF) según el criterio de Soini (1992). (AM=adulto macho, SAM=subadulto macho, JMI=juvenil macho de tipo I, JMII=juvenil macho de tipo II, IM=infantil macho, AH=adulto hembra, SAH=subadulto hembra, JHI=juvenil hembra de tipo I, JHII=juvenil hembra de tipo II, IH=infantil hembra)

TROPA	INDIVIDUOS TOTALES	CATEGORÍAS SEXO-EDAD									
		AM	SAM	JMI	JMII	IM	AH	SAH	JHI	JHII	IH
TA	7	3		1			2		1		
TF	7	1	1	1			2		1	1	



**Figura 9:** a. Patrón diario de actividad de la Tropa A; b. Patrón diario de actividad de la Tropa F. (D = Descanso, A = Alimentación, L = Locomoción y AS = Actividades Sociales).(Modificado de Ríos, 2010).



**Figura 10:** Individuos focales: a. adulto macho dominante de la TA ( $AM\alpha$ ); b. adulto macho subordinado de la TA ( $AM\beta$ ); c. adulto macho subordinado de la TA ( $AM\delta$ ); d. adulto macho dominante de la TF (El Padrino).

### 5.3 Colecta de datos

El muestreo del presente trabajo se desarrolló durante los meses de Junio, Julio y Agosto de 2010, dentro de un convenio con la Fundación OIKOS de Colombia en el marco de un estudio poblacional de *Alouatta seniculus* en el Valle del Cauca.

Cada tropa fue observada durante 20 días en total, intercalando períodos de 5 días en cada una (Tabla 3). Las jornadas de observación fueron de 6 am a 6:15 pm para la TA y de 6 am a 6 pm para la TF (12 horas 15' y 12 horas diarias respectivamente), pretendiendo abarcar todo el horario de actividad de los grupos. La diferencia en el tiempo dedicado a cada tropa se debió a que la TA presentaba un período de actividad usualmente más prolongado que la TF.

El día previo a cada período de observación se procedió a ubicar el lugar donde la tropa focal escogió dormir con el fin de comenzar la toma de datos conociendo la ubicación precisa de la misma a las 6 am del día siguiente. Por el mismo motivo es que las jornadas de muestreo se extendían hasta que la tropa se encontrara descansando en una posición determinada del fragmento.

**Tabla 3:** Cronograma de períodos de observación (PO) para la Tropa A (TA) y para la Tropa F (TF).

P.O.	INICIO	FIN	TROPA
1	15 Jun	19 Jun	TA
2	21 Jun	25 Jun	TF
3	27 Jun	1 Jul	TA
4	8 Jul	12 Jul	TF
5	14 Jul	18 Jul	TA
6	20 Jul	24 Jul	TF
7	26 Jul	30 Jul	TA
8	1 Ago	5 Ago	TF

#### 5.3.1 Métodos de registro

Los datos comportamentales fueron registrados durante períodos de muestreo focal de 5 minutos sobre los machos adultos de cada tropa, con intervalos de descanso de 5 minutos entre cada registro, y suplementados con observaciones *ad libitum* (Altmann,

1974). Se tomaron datos de todos los comportamientos e interacciones comportamentales agonísticas y afiliativas del animal focal, tanto los iniciados como los recibidos por él (Clarke & Zucker, 1998) (ver punto 5.3.2 Categorías comportamentales).

Durante el tiempo de muestreo diario se hizo registro continuo de todas las ocurrencias (Fortes & Bicca Marques, 2005) de las vocalizaciones de larga distancia (*voc-ld*) de tropas vecinas escuchadas por el investigador, distinguiendo entre vocalizaciones provenientes de distancia cercana, media o lejana. Una vez detectada una *voc-ld* se registraba el inicio y el fin de la misma y se establecía la dirección cardinal desde donde provenía para determinar el fragmento de procedencia.

### **5.3.2 Categorías comportamentales**

Las categorías comportamentales que se tuvieron en cuenta en el muestreo fueron del tipo general, agonístico y afiliativo; dentro de estas, las unidades comportamentales fueron definidas teniendo en cuenta el etograma de Braza (1980).

Del tipo general (GE):

Descanso (D): el animal permanece en un mismo sitio, dormido, quieto o auto acicalándose.

Alimentación (A): implica la manipulación e ingesta de alimentos.

Locomoción (L): incluye todo tipo de desplazamiento espacial.

Excreción (EX): orinar y/o defecar.

Exploración (EXP): permanecer en quietud observando el entorno, mirando hacia un lado y otro.

Marcaje (MARC): acto de frotar el coto o el ano en las ramas, relacionado con la impregnación de olores en las mismas.

Sexual (S): incluye cópula y oler los genitales de otro individuo, generalmente del sexo opuesto.

Del tipo específico para el caso de comportamientos agonísticos (AG):

Vocalización Grupal de Larga Distancia (VGru): aullido típico del género, con ascensos y descensos en la intensidad del sonido; casi todo el grupo interviene al unísono y coordinadamente.

Vocalización Individual (Vind): vocalización emitida por un solo individuo; incluye varios tipos de aullidos como gruñidos, aullido continuo (sonido de mayor intensidad que ningún otro, es continuo y de baja frecuencia), sonido entrecortado (serie de cortos sonidos graves y de baja intensidad, separados por cortas pausas de duración constante), y ladrido-tos (sonido emitido por las hembras como contrapunteo al aullido continuo de los machos).

Lucha (LU): contacto agresivo entre dos individuos (incluye agarrar, morder, inmovilizar y empujar).

Excreción Grupal (EXGru): implica orinar y/o defecar todos o al menos varios de los integrantes del grupo al mismo tiempo y desde la misma rama.

Aproximarse rápido: acercarse a otro individuo de forma veloz. (\*)

Perseguir: seguir a otro individuo a gran velocidad, quien se aparta de él también velozmente para evadir el encuentro. (\*)

Abalanzarse: sobre sus cuatro patas el animal proyecta todo su cuerpo hacia otro individuo. (\*)

Huir: apartarse de forma veloz de alguna situación o individuo. (\*)

(\*): Estas unidades comportamentales fueron agrupadas como “Otros comp. agonísticos”.

Del tipo específico para el caso de los comportamientos afiliativos (AF):

Contacto-Descanso (CD): el animal permanece en un mismo sitio, dormido, quieto o autoacicalándose en proximidad directa con otro individuo.

Agrupamiento (AGR): todos los integrantes del grupo descansan juntos y en contacto.

Acicalamiento (G): inspección del pelaje de otro individuo utilizando las manos y la boca.

Tumbarse Panza Arriba (P): estando en contacto o muy próximo a otro individuo del grupo, el animal se coloca con el vientre hacia arriba y generalmente con uno o ambos brazos extendidos hacia atrás.

Juego (J): actividad que se da entre individuos de categoría subadulto o menores, en la que suelen agarrarse, corretear, saltar entre las ramas y a veces vocalizar. Similar a una lucha pero sin agresión verdadera.

Contacto de Hocico (HH): estando muy cerca a otro individuo se tocan ambos hocicos y elevan un poco la cabeza hacia arriba.

### **5.3.3 Materiales**

Para las observaciones se utilizaron binoculares Look 8x40 mm y para las mediciones espaciales se usó brújula y datos georreferenciados ya existentes dentro de los fragmentos (árboles y trochas).

La procedencia de las *voc-ld* de las tropas vecinas se definió utilizando brújula y con cronómetro su duración.

### **5.5 Análisis de datos**

Para el análisis de los datos se usó el paquete estadístico *Statistica 7.0*, con un nivel de confianza del 95%.

En primer lugar se hizo un análisis descriptivo; a partir de los registros focales de cada macho se calcularon las frecuencias relativas diarias de cada comportamiento ( $n^{\circ}$  ocurrencias/minutos de observación), las que a su vez fueron agrupadas en tres categorías comportamentales: General (GE), Agonístico (AG) y Afiliativo (AF). Luego se verificaron los supuestos de distribución normal (prueba de Kolmogorov-Smirnov) y homogeneidad de varianza (prueba de Levene) en las frecuencias obtenidas. Como dichas pruebas indicaron el no cumplimiento de los supuestos antes mencionados, se procedió el análisis mediante pruebas no paramétricas.

Para el análisis comparativo de las conductas propias de cada individuo se utilizó el test ANOVA de Friedmann, y las diferencias significativas fueron analizadas *a posteriori* mediante la prueba de Wilcoxon (T). Las comparaciones entre los distintos individuos focales se hicieron mediante la prueba de Kruskal-Wallis (H).

Para evaluar el efecto del entorno social sobre cada tropa focal se introdujo al análisis el número de vocalizaciones externas de larga distancia (*exvoc-ld*) como variable explicativa de los comportamientos afiliativos y agonísticos de cada tropa. En el caso de la TA se sumaron los comportamientos afiliativos y agonísticos de los tres individuos focales. Para el análisis se realizó una correlación de Spearman ( $r_s$ ), habiendo descartado antes la existencia de algún tipo de asociación no lineal entre las variables. Las asociaciones obtenidas fueron clasificadas como débiles cuando  $0 < r > 0,3$ ; moderadas cuando  $0,3 < r > 0,7$ ; o fuertes cuando  $0,7 < r > 1$ ; y lo mismo para los valores negativos. Además se analizó la diferencia entre la tasa de *voc-ld* ( $n^\circ \text{ voc-ld} / n^\circ \text{ individuos}$ ) de cada tropa focal y entre la duración de tales vocalizaciones utilizando las pruebas de Chi cuadrado ( $\chi^2$ ) y U de Mann-Whitney (U) respectivamente.

## 6. RESULTADOS

### 6.1 Esfuerzo de muestreo

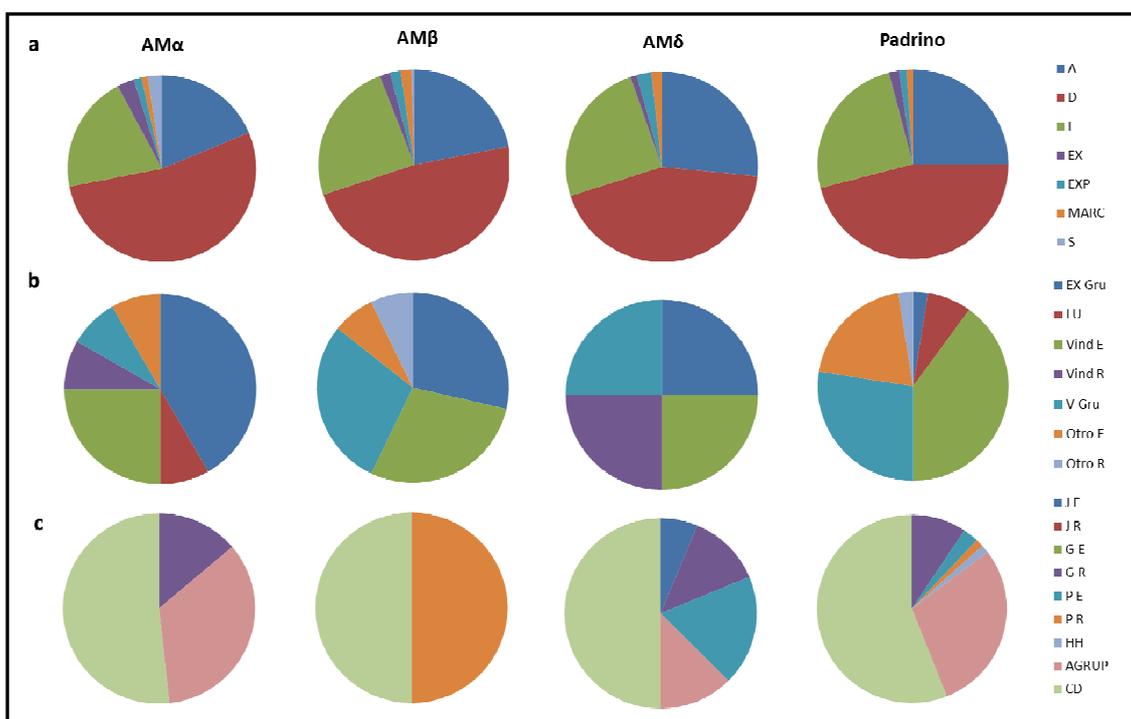
Se realizaron 245 horas de observación en la TA y 240 horas de observación en la TF. Además se generaron 89,33 horas de registros focales, distribuidos entre los machos adultos de cada tropa de estudio según se detalla en la Tabla 4. Para el caso de la TF se perdieron 2 horas 45' de muestreo ya que entre las 13:15 y las 16:00 hs del sexto día de muestreo la ubicación de la tropa fue indeterminada. En el Anexo 6 se puede observar la distribución diaria de los focales por macho.

**Tabla 4:** Cantidad de focales registrados para cada macho adulto pertenecientes: **a.** a la tropa A (TA) y **b.** a la tropa F (TF); y su equivalencia en minutos.

<b>a</b>	<b>Machos TA</b>	<b>FOCALES</b>	<b>MINUTOS</b>	<b>b</b>	<b>Machos TF</b>	<b>FOCALES</b>	<b>MINUTOS</b>
	AM $\alpha$	193	965		El Padrino	512	2560
	AM $\beta$	180	900		x	x	x
	AM $\delta$	185	925		x	x	x
	<b>TOTAL</b>	<b>558</b>	<b>2790</b>		<b>TOTAL</b>	<b>512</b>	<b>2560</b>

## 6.2 Análisis descriptivo

Dentro de cada categoría comportamental (GE, AG y AF), cada individuo focal expresó de forma particular diferentes unidades comportamentales propias del repertorio de la especie (Figura 11 y Anexos 7 y 8). En el caso de los comportamientos generales, los cuatro individuos focales expresaron de forma similar las distintas unidades (AM $\alpha$ : D=53%, A=19%, L=20% y otros=8%; AM $\beta$ : D=50%, A=22%, L=24% y otros=4%; AM $\delta$ : D=43%, A=27%, L=25% y otros=5%; El Padrino: D=46%, A=25%, L=25% y otros=4%).



**Figura 11:** Unidades comportamentales expresadas (E) o recibidas (R) por cada individuo en el total de los registros focales obtenidos para cada uno de ellos. **a.** Comportamientos Generales (A=alimentación, D=descanso, L=locomoción, EX=excreción, EXP=exploración, MARC=marcaje, S=sexual). **b.** Comportamientos Agonísticos (EXGru=excreción grupal, LU=lucha, Vind=vocalización individual, VGru=vocalización grupal, Otro=otros agonísticos). **c.** Comportamientos Afiliativos (J= juego, G=acicalamiento, P= panza arriba, HH=contacto de hocicos, AGR=agrupamiento, CD=descanso en contacto). Ver detalle del número de ocurrencias de cada unidad comportamental en el Anexo 7.

En los focales del AM $\alpha$ , las unidades agonísticas registradas fueron grupales en un 50% e individuales en el otro 50%, y en el 83% de los casos de estas últimas, fue emisor. Las

unidades afiliativas correspondieron en un 52% a CD, el 34% fueron AGR y el 14% correspondió a G, y dentro de éste último en todos los casos fue receptor.

En los focales del AM $\beta$ , las unidades agonísticas registradas fueron grupales en un 57% e individuales en el otro 43%, y dentro de estas últimas fue emisor en el 33% de los casos. Para este individuo sólo se registraron dos ocurrencias de comportamientos afiliativos, siendo estos CD y P.

En los focales del AM $\delta$ , las unidades agonísticas registradas fueron grupales el 50% de las veces e individuales el otro 50%, y dentro de estas últimas fue emisor en la mitad de los casos. Las unidades afiliativas correspondieron en un 50% a CD, el 13% fue AGR, otro 13% correspondió a G, siendo receptor en todos los casos, y un 25% fueron otras unidades afiliativas (J y P).

En los focales del Padrino, las unidades agonísticas registradas fueron grupales en un 30% e individuales en un 70%, y dentro de estas últimas fue emisor en el 85% de los casos. Las unidades afiliativas correspondieron en un 57% a CD, el 29% a AGR, el 9% a G, dentro del cual siempre fue receptor, y el 6% restante correspondió a otras unidades afiliativas (P y HH).

Las frecuencias relativas calculadas para las categorías comportamentales GE, AG y AF durante los 20 días de muestreo para cada macho focal se muestran en el Anexo 8.

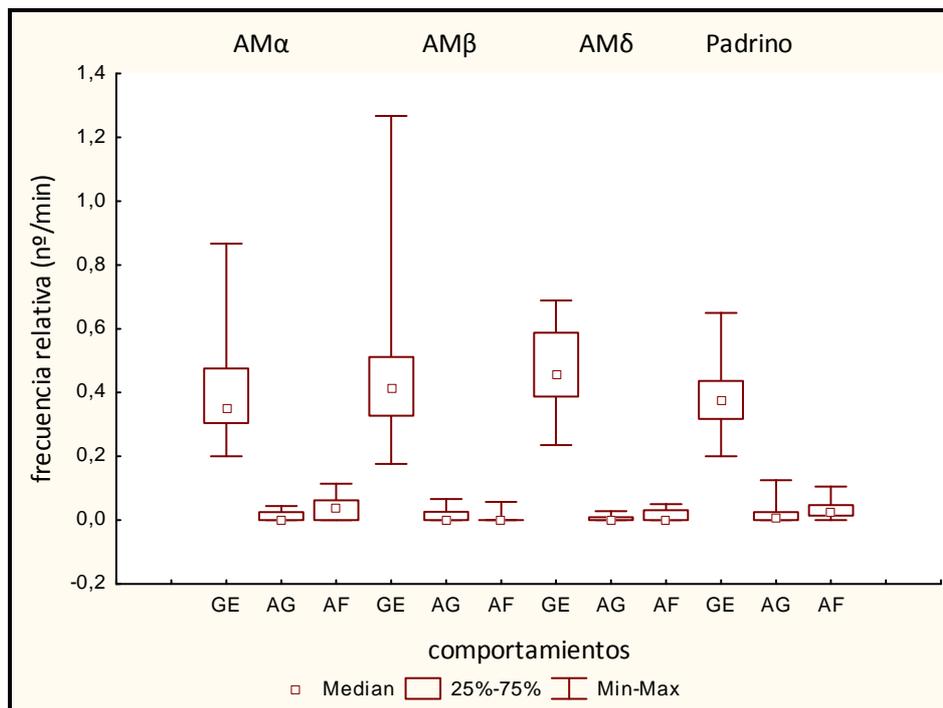
### **6.3 Comparaciones por individuo focal**

Al comparar las frecuencias relativas de las categorías comportamentales GE, AG y AF en cada individuo focal se encontró que hay diferencias significativas en todos ellos (ANOVA de Friedmann N=20, g=2,  $p < 0,001$  en los cuatro casos).

Al comparar las tres categorías comportamentales de a pares para cada individuo focal se vio que la frecuencia relativa de GE siempre es significativamente mayor que las de AG y AF; mientras que para las comparaciones entre AG y AF sólo hubo diferencia significativa en el AM $\alpha$  (AG < AF) y en el AM $\beta$  (AG > AF) (Tabla 5 y Figura 12).

**Tabla 5:** Diferencias pareadas de las frecuencias relativas de los comportamientos generales (GE), agonísticos (AG) y afiliativos (AF) en los cuatro individuos focales (AM $\alpha$ , AM $\beta$ , AM $\delta$  y El Padrino) según la prueba no paramétrica de Wilcoxon (T). En negrita se muestran los únicos valores de p que no son significativos.

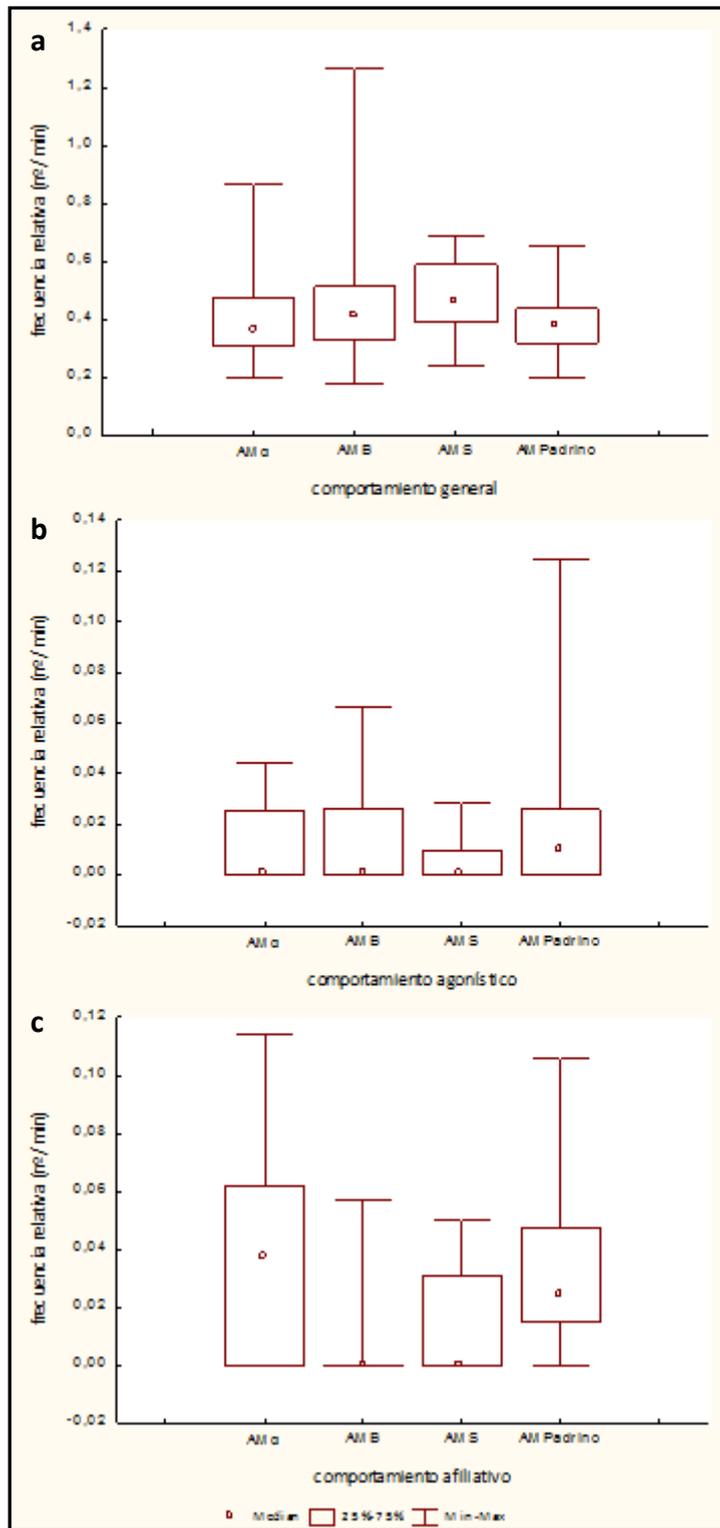
MACHO	CATEGORÍAS COMP.	T <sub>N=20</sub>	p valor
<b>AM<math>\alpha</math></b>	GE vs AF	0,0	0,0000
	GE vs AG	0,0	0,0000
	AG vs AF	15,0	0,0105
<b>AM<math>\beta</math></b>	GE vs AF	0,0	0,0000
	GE vs AG	0,0	0,0000
	AG vs AF	0,0	0,0179
<b>AM<math>\delta</math></b>	GE vs AF	0,0	0,0000
	GE vs AG	0,0	0,0000
	AG vs AF	16,5	<b>0,0775</b>
<b>Padrino</b>	GE vs AF	0,0	0,0000
	GE vs AG	0,0	0,0000
	AG vs AF	27,5	<b>0,0649</b>



**Figura 12:** Comparación entre las frecuencias relativas de los comportamientos generales (GE), agonísticos (AG) y afiliativos (AF) en cada individuo focal (AM $\alpha$ : medianas GE=0,351, AG=0, AF=0,036; AM $\beta$ : medianas GE=0,414, AG=0, AF=0; AM $\delta$ : medianas GE=0,458, AG=0, AF=0; El Padrino: medianas GE=0,375, AG=0,009, AF=0,024).

#### **6.4 Comparaciones entre individuos focales**

Al comparar las frecuencias relativas de las distintas categorías comportamentales entre los individuos focales no se encontraron diferencias significativas para GE ( $H=5,72$ ;  $N=80$ ;  $gl=2$ ;  $p=0,125$ ) así como tampoco para AG ( $H=3,64$ ;  $N=80$ ;  $gl=2$ ;  $p=0,302$ ) pero sí en el caso de AF ( $H=24,53$ ;  $N=80$ ;  $gl=2$ ;  $p<0,001$ ). Para esta categoría las diferencias significativas están entre el  $AM\beta$  con el  $AM\alpha$  ( $AM\beta < AM\alpha$ ) y entre el  $AM\beta$  con El Padrino ( $AM\beta < Padrino$ ) (Figura 13).



**Figura 13:** Comparación de las frecuencias relativas de los comportamientos **a.** generales ( $H=5,72$ ;  $N=80$ ;  $gl=2$ ;  $p=0,125$ ), **b.** agonísticos ( $H=3,64$ ;  $N=80$ ;  $gl=2$ ;  $p=0,302$ ) y **c.** afiliativos ( $H=24,53$ ;  $N=80$ ;  $gl=2$ ;  $p<0,001$ ) entre los cuatro individuos focales ( $AM\alpha$ ,  $AM\beta$ ,  $AM\delta$  y El Padrino). Las diferencias son significativas sólo para los comportamientos afiliativos entre  $AM\beta$ -  $AM\alpha$  y entre  $AM\beta$ -El Padrino.

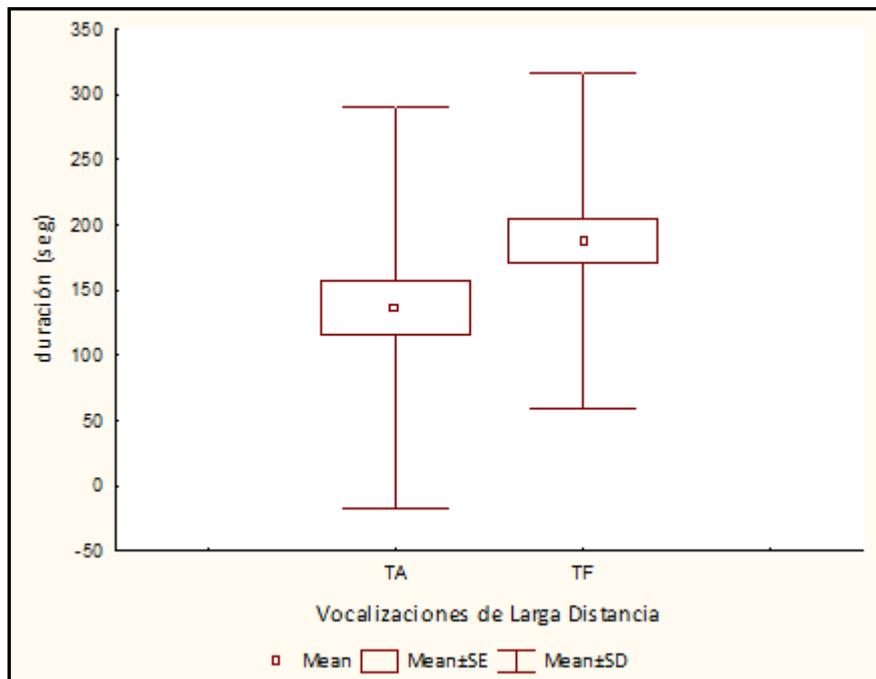
## 6.5 Efecto del entorno social

### 6.5.1 Vocalizaciones de larga distancia externas

En la TA las correlaciones de Spearman indicaron una asociación negativa débil entre AG y *exvoc-ld* ( $r_s=-0,044$ ) y débil entre AF y *exvoc-ld* ( $r_s=0,009$ ). En la TF las correlaciones marcaron una asociación negativa moderada entre AG y *exvoc-ld* ( $r_s=-0,359$ ) y débil entre AF y *exvoc-ld* ( $r_s=0,008$ ).

### 6.5.2 Vocalizaciones de larga distancia

Al analizar las tasas de *voc-ld* de cada tropa se vio que no hay diferencias significativas entre las mismas ( $N_{TA}=58$   $N_{TF}=57$ ;  $\chi^2=0,0087$ ;  $gl=1$ ;  $p=0,926$ ). Al estudiar las duraciones medias de las *voc-ld* de ambas tropas se vio que existen diferencias significativas ( $N_{TA}=58$ ,  $N_{TF}=57$ ;  $U=1147,5$ ;  $p=0,004$ ), siendo menos duraderas las de la TA que las de la TF (Figura 14).



**Figura 14:** Duración de las vocalizaciones de larga distancia de la Tropa A (TA) con media de 136,8 s. y desvío de 153,4 s.; y de la Tropa F (TF) con media de 187,6 s. y desvío de 128,0 s. ( $N_{TA}=58$ ,  $N_{TF}=57$ ;  $U=1147,5$ ;  $p=0,004$ ).

## **7. DISCUSIÓN**

### **7.1 Características comportamentales de cada individuo focal**

Es conocido el hecho de que los primates presentan una gran plasticidad comportamental que les otorga una alta variabilidad individual. Es así que cada individuo es capaz de expresar diferentes estrategias conductuales dentro de un mismo contexto socio-ecológico (Fairbanks, 1996). De todas formas, y más allá de las estrategias individuales, existe un repertorio particular de comportamientos que en unidades y en frecuencias describe a cada especie.

En el presente trabajo, en todos los casos estudiados, los comportamientos generales fueron significativamente más frecuentes que los agonísticos y afiliativos. Es posible ver que todos los machos focales expresaron los comportamientos generales de forma similar y dentro de lo esperado para la especie según los antecedentes sobre patrón de actividad. La mayoría del tiempo lo dedicaron a dormir (50% aprox.), alimentarse (20% aprox.) y desplazarse (20% aprox.), quedando un mínimo de dedicación a otras actividades (10% aprox.).

Dentro de los comportamientos agonísticos, las unidades más destacadas para los cuatro machos focales fueron la excreción grupal y las vocalizaciones de larga distancia, conductas fundamentales en el comportamiento territorial de los aulladores. En lo que respecta a los comportamientos afiliativos, se destacaron el descanso en contacto con algún otro miembro del grupo y el agrupamiento de toda la tropa. Dichas unidades, tanto las agonísticas como las afiliativas, son todas grupales (sean dos o más individuos); este hecho refleja en cierto modo el sentido de “pertenencia al grupo” que presentan los individuos. Ya sea para marcar el territorio, dar aviso de la ubicación de la tropa o reforzar los propios lazos sociales, es que los monos recurren a sus compañeros, dando sentido al grupo que los contiene como unidad social.

Dentro de los comportamientos propios de cada individuo, para explicar la variabilidad que presentaron, es necesario tener en cuenta la historia de vida de cada uno de ellos. Siguiendo esta idea, un aspecto determinante es el nivel jerárquico que poseen los monos dentro de su grupo social, así como de dónde provienen.

Empezando por la TA, el AM $\alpha$  presentó mayor frecuencia de comportamientos afiliativos que agonísticos. Para un individuo dominante como este, es necesario

mantener y fortalecer sus buenas relaciones (sobre todo con las hembras de la tropa) como mecanismo para mantener su estatus jerárquico. Esta situación tiene también sus beneficios desde el lado de las hembras u otros miembros del grupo para con el AM $\alpha$ , ya que una buena relación con él les garantiza beneficios directos (protección, reproducción, etc.).

En el caso del AM $\beta$  sucedió lo contrario, hubo más frecuencia de comportamientos agonísticos que afiliativos. Posiblemente esto se deba a que el AM $\beta$  está en una situación de constante competencia por acceder a una mejor posición jerárquica que le permita tener acceso a las hembras. Algo a tener en cuenta es que el AM $\beta$  migró desde otra tropa unos 6 meses antes del presente estudio. Su relacionamiento con el resto de los integrantes del grupo es bastante reducido y aunque claramente está sincronizado con las actividades del mismo, su comportamiento tiene una connotación más agonística que afiliativa. Los registros afiliativos que se obtuvieron para el AM $\beta$  fueron muy escasos (sólo dos ocurrencias) en parte porque el AM $\alpha$  controlaba sus acercamientos hacia otros miembros del grupo. Es posible entonces entender su conducta pensando que llegó a este grupo en busca de “ganar” su propia tropa y que al momento del muestreo se encontraba en pleno proceso competitivo.

Para el AM $\delta$  no hubo diferencia significativa entre las frecuencias de comportamientos agonísticos y afiliativos. Este macho, aunque ya adulto, es considerablemente más joven que el AM $\alpha$  y que el propio AM $\beta$ , además de que posiblemente fuera hijo de alguna de las hembras del grupo. Esto hace que su comportamiento sea más “neutral”, sin expresar demasiada competitividad y pudiendo aún acceder a contactos afiliativos. Incluso fue el único macho adulto en el que se registró el juego.

Por su parte, El Padrino, macho dominante de la TF, tampoco presentó diferencias significativas entre los comportamientos agonísticos y afiliativos. La posible explicación es que al ser el único macho adulto y, por ende, no haber una intensa competencia interna con otros machos su situación sea más equilibrada que la del AM $\alpha$  o el AM $\beta$ . Al igual que para el resto de los machos, siempre fue receptor del acicalamiento; esto concuerda con lo planteado por Pope (1990) y Sánchez–Villagra *et al.* (1998) quienes mencionaban que raramente los machos acicalarían a otros individuos. Igualmente cabe la posibilidad de que en alguna oportunidad fueran los propios machos los que

solicitaran el acicalamiento, situación común en los primates. Retomando la idea del equilibrio entre comportamientos agonísticos y afiliativos, y pensándolo desde el punto de vista del modelo relacional de De Waal (1997), podría decirse que al no haber otros machos compitiendo con El Padrino, no se generan tendencias que separen a los individuos y hagan necesario compensar positivamente los vínculos (siendo este el caso del AM $\alpha$  en la TA).

## **7.2 Comparación entre individuos focales**

Al comparar las categorías comportamentales entre los diferentes individuos focales se vio que no difieren en los comportamientos generales. Esto es consistente con lo discutido al comienzo del punto anterior. La especie, como tal, tiene un patrón de actividad que concuerda de población a población, grupo a grupo e individuo a individuo. Son características propias que hacen a la especie, más allá de las diferencias sociales o ecológicas que puedan presentarse (comportamiento especie específico).

Es así que una vez más, las diferencias se hallan a nivel individual, y en este caso es el AM $\beta$  el que difiere con respecto a los dos machos dominantes (AM $\alpha$  y El Padrino) en los comportamientos afiliativos puntualmente. En ambos casos la frecuencia que presentó el AM $\beta$  fue menor. Esto se debe a que era realmente notoria la restricción impuesta a este macho en los contactos afiliativos para con el resto del grupo, sea porque aún fuese considerado como “extraño” o “intruso” al grupo (aunque no totalmente) o por la constante mirada competitiva que recibía del AM $\alpha$ , para quien significaba una amenaza. Por otro lado, la diferencia en los comportamientos afiliativos entre el AM $\beta$  y el AM $\delta$  no fue estadísticamente significativa, sin embargo puede apreciarse una tendencia hacia una frecuencia mayor en el AM $\delta$  (frec. AM $\beta$ = 0,002; frec. AM $\delta$ = 0,017) reafirmando lo expuesto anteriormente.

Se puede entonces pensar, que las diferencias encontradas tienen que ver con la historia de vida de los individuos en particular y/o con la situación jerárquica en la que se encuentran dentro de la estructura social de sus grupos, o sea que se vincula con características de la organización social de las tropas (las relaciones). A pesar de no poder discriminar el peso que ejerce cada una de estas posibilidades (ser “forastero” o

ser subordinado) sobre los comportamientos observados es interesante notar que los individuos acarrear consigo diferentes causas y consecuencias de su conducta, las cuales son el reflejo del entorno en el que viven.

### **7.3 Efecto del entorno social**

En la TA las correlaciones de Spearman mostraron que no es posible asegurar una relación explicativa entre las vocalizaciones de larga distancia emitidas por las tropas circundantes y los comportamientos agonísticos y afiliativos del propio grupo. Lo mismo sucede en la TF aunque en el caso de los comportamientos agonísticos se ve una tendencia negativa moderada. Esto es que, a mayores vocalizaciones de larga distancia en el entorno social de la tropa, disminuyen los comportamientos agonísticos internos del grupo; pero dicha tendencia sólo refleja el 13% de los datos, lo cual es muy bajo como para generalizar. Tomando entonces como resultado general la no relación entre dichas variables, se estaría presentando la situación de que no es posible demostrar que el entorno social influye en los comportamientos propios de cada tropa. Aunque podría pensarse que en un ambiente tenso por la mayor competencia entre grupos (siendo el caso de la zona en la que habita la TF) hubiera algún tipo de efecto a nivel interno, en realidad es posible entender la situación contraria mediante el concepto de "*querida enemistad*", definido por Fisher (1954). La idea es que un vecino territorial no es una amenaza, por regla general. Es decir que, una vez obtenido un territorio, parece establecerse una unión firme y social con sus vecinos más próximos. Esto puede deberse a que existe una familiarización con los estímulos producidos por los vecinos (habitación), o por derivación en un estímulo neutro como consecuencia de una repetida exposición al mismo (García Brull & Núñez de Murga, 1992). Siguiendo esta idea, los monos de la TF están habituados a recibir esos estímulos externos de sus congéneres a diario y de forma tan intensa. De no ser así les terminaría generando un estrés constante que se retroalimentaría en todas las tropas del área, produciendo una situación de estrés imposible de sostener. La estrategia ha demostrado ser el saber interpretar estos mensajes agonísticos y reaccionar sólo frente a los que realmente implican una amenaza (sea la aproximación inminente de una tropa, un encuentro directo, una invasión del territorio propio, etc.).

En este caso, la selección natural podría estar favoreciendo a aquellos que son capaces de codificar correctamente los despliegues agonísticos que producen los vecinos.

Por otro lado, al analizar las vocalizaciones de larga distancia emitidas por cada tropa focal se vio que aunque las tasas de vocalización no difieren entre las tropas, sí se cumple lo sugerido por Noya *et al.* (2011) con respecto a las duraciones. La TF presenta mayores duraciones en sus vocalizaciones y esto se corresponde con la mayor densidad poblacional de aulladores que presenta la zona en la que habita. Los aulladores utilizan estas vocalizaciones como medio ritualizado de comportamiento agonístico para demarcar su territorio y ubicación día a día frente a sus vecinos. Al haber superpoblación en su hábitat es necesario enfatizar en dicha tarea y el medio elegido por estos monos (hacer más duraderas las vocalizaciones) es menos costoso que verse envuelto en batallas o encuentros directos con los grupos vecinos.

Así mismo, Sekulic (1982) había encontrado que las tropas con pocos machos tenían mayores tasas y duraciones de vocalizaciones que las tropas con varios machos. Aunque una vez más no se encontraron diferencias en las tasas de vocalización de las tropas focales, sí se corresponde este antecedente con la diferencia en las duraciones. La TF, tiene un único macho adulto y sus vocalizaciones son más duraderas que las de la TA, que posee tres machos adultos. La explicación reside en el hecho de que cuando una tropa tiene solamente un macho (figura protectora del grupo) es necesario dedicar mayor energía a la prevención de los encuentros agonísticos directos pues de suceder serán mayores los costos del mismo. Al aumentar la duración de las vocalizaciones, la tropa transmite una idea de mayor poder defensivo que el que en realidad pueda tener. Por otra parte, como la TA posee varios machos no es tan necesario exagerar los despliegues vocales pues de por sí ya tienen una mayor fortaleza o capacidad defensiva.

A modo de perspectiva sería bueno ampliar el muestreo incluyendo en él tropas unimacho que se encontraran en situación de menor densidad poblacional que la TF y tropas multimacho que se encontraran en un contexto social similar al de dicha tropa. De este modo, se podría diferenciar si las vocalizaciones de larga distancia están siendo más duraderas por ser tropas unimacho (independientemente de la densidad

poblacional del área) o por estar en un contexto social más complejo (independientemente de ser tropas unimacho). Asimismo, se tendrían más individuos focales (machos adultos) que brindarían más registros comportamentales que quizás permitan hallar correlaciones más claras entre las vocalizaciones externas y los comportamientos internos de los grupos.

Una vez más, se hace evidente que los estudios comportamentales en vida libre, al contribuir en el conocimiento de las especies, son fundamentales para entender cómo el entorno afecta a las poblaciones de primates. Aumentar dicho conocimiento permite crear mejores herramientas para su conservación, y en algún punto hasta conecte con el entendimiento del propio comportamiento humano.

## **8. CONCLUSIONES**

- La diferencia en el tipo de estructura social entre grupos (unimacho/multimacho) no implica menores o mayores frecuencias de comportamientos agonísticos y/o afiliativos en las tropas de aulladores rojos analizadas.
- Sin embargo, este tipo de diferencias en la estructura de los grupos sí están generando alteraciones en el equilibrio de los comportamientos agonísticos y afiliativos a nivel interno de las tropas, es decir en los propios individuos.
- Aunque la presencia de otras tropas en el área no permite explicar los comportamientos agonísticos y afiliativos internos de los grupos analizados, sí puede dar cuenta de la mayor duración de las vocalizaciones de larga distancia emitidas por ellos.
- A pesar de la enorme capacidad de los aulladores para adaptarse a los ambientes perturbados por la presencia humana, es importante considerar que la plasticidad comportamental de los primates tiene límites, mas allá de los cuales se ve comprometida su conservación.

## 9. BIBLIOGRAFÍA

AGUDELO, C. A. & VELEZ, M. C. (2001) Monografías de la Flora Andina, Vol. 3. *Universidad del Quindío, Armenia*.

ALTMANN, J. (1974) Observational study of behavior: Sampling methods. *Behaviour*, 49: 227-267.

BERNSTEIN, I. S. & EHARDT, C. L. (1985) Agonistic aiding: kinship, rank, age, and sex influences. *American Journal of Primatology*, 8: 37-52.

BICCA-MARQUES, J. C. (1994) Padrão de utilização de uma ilha de mata por *Alouatta caraya* (Primates: Cebidae). *Rev. Brasil. Biol.*, São Carlos, 54: 161-171.

BICCA-MARQUES, J. C. (2003) How do howler monkeys cope with habitat fragmentation? En: Marsh, L. K. (Ed.). *Primates in Fragments: Ecology and Conservation*. New York, *Kluwer Academic/Plenum*. Pp. 283-303.

BICCA-MARQUES, J. C., SILVA, V. M. & GOMES, D. F. (2006) *Ordem Primates*. En: Reis, N. R., Peracci, A. L., Pedro, W. A. & Lima, I. A. (Eds.). *Mamíferos do Brasil. Londrina: editora de UEL*. Pp. 101-148.

BRAZA, F. (1980) El Araguato Rojo (*Alouatta seniculus*). *Doñana Acta Vertebrata*, Número especial, Vol.7-5, 175. Pp. ISSN 0210-5985. C.S.I.C., Sevilla, España.

BRAZA, F. (1981) Behaviour of the Red Howler Monkey (*Alouatta seniculus*) in the Llanos of Venezuela. *Primates*, 22(4): 459-473.

BRAZA, F., ÁLVAREZ, F. & AZCARATE, T. (1983) Feeding habitats of the red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in the Llanos of Venezuela. *Mammalia*, 47(2): 205-214.

CASSINI, M. H. (1999) Importancia de la etología en la Conservación. *Etología*, 7:69-75.

CHAPMAN, C. A. & BALCOMB S. R. (1998) Population Characteristics of Howlers: Ecological Conditions or Group History. *International Journal of Primatology*, 19(3): 385-403.

CHICA, C. A. & CÁRDENAS, G. (2011) Densidad poblacional y prevalencia de parásitos intestinales en monos aulladores *Alouatta seniculus* (primates: *Atelidae*) en dos bosques del Valle del Cauca. Trabajo de grado. Facultad de Ciencias, *Universidad del Quindío*, Armenia.

CLARKE, M. R. and ZUCKER, E. L. (1998). Agonistic and affiliative relationships of adult female howlers (*Alouatta palliata*) in Costa Rica over a 4-year period. *International Journal of Primatology*, 19: 443-449.

CROCKETT, C. M. & EISENBERG, J. F. (1987). Howlers: Variation in group size and demography. En: Smuts, B., Cheney, D., Seyfarth, R., Wrangham, R., & Struhsaker, T. (Eds.). *Primate Societies*. *University of Chicago Press*, Chicago. Pp. 54-68.

CROCKETT, C. M. (1998) Conservation biology of the genus *Alouatta*. *International Journal of Primatology*, 19: 549- 578.

CROOK, J. H. & GARTLAN, J. S. (1966) Evolution of primate societies. *Nature*, 210: 1200-1203.

CVC (2000) Plan de ordenamiento territorial. Diagnóstico. Caicedonia. Valle. 2001-2009. *Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca*, Cali.

DE WAAL, F. (1997) Bien Natural. Cap. 5 "Las buenas relaciones". *Herder*, Barcelona. 211-255.

DEFLER, T. R. (1981) The density of *Alouatta seniculus* in the eastern llanos of Colombia. *Primates*, 22: 564-569.

DEFLEER, T. R. (2010) Historia natural de los primates colombianos. 2ª edición. *Universidad Nacional de Colombia*, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología. Bogotá. 612 p.

DUARTE DÍAS, P. A. (2007) Relaciones sociales entre machos *Alouatta palliata* en Los Tuxtlas, México: variaciones en función de factores sociodemográficos y ecológicos. Tesis doctoral, *Universidad Autónoma de Madrid*. 270 pp.

DUARTE DÍAS, P. A. & RODRÍGUEZ LUNA, E. (2003) Estrategias conductuales entre los machos de un grupo de *Alouatta palliata* (Isla Agaltepec, Veracruz, México). *Neotropical Primates*, 11(3): 159-162.

DUNBAR, R. I. M. (1988) Primate social systems. *Croom Helm*. Londres. 373 pp.

DUNBAR, R. I. M. (1989) Social systems as optimal strategy sets: the costs and benefits of sociality. En: Stander, V. & Foley, R. (Eds.). *Sociobiology of humans and other mammals*. *Blackwell, Oxford*. Pp. 131-149.

ESTRADA, A. & COATES-ESTRADA, R. (1984) Fruit eating and seed dispersal by howling monkeys (*Alouatta palliata*) in the Tropical rain forest of Los Tuxtlas, México. *American Journal of Primatology*, 6: 77-91.

ESTRADA, A. & COATES-ESTRADA, R. (1996) Tropical Rain Forest Fragmentation and Wild Populations of Primates at Los Tuxtlas, Mexico. *International Journal of Primatology*, 17(5): 759-783.

FAIRBANKS, L. A. (1996) Individual differences in maternal style of old world monkeys. *Advances in the Study of Behaviour*, 25: 579-611.

FORTES, V. B. & BICCA MARQUES, J. C. (2005) Ecología e comportamento de primatas: métodos de estudo de campo. *Caderno La Salle XI*, 2: 207-218.

FUNAGUA-OIKOS (2010) Informe Final Convenio 139 CVC-FUNAGUA: Aunar esfuerzos técnicos y económicos para realizar acciones de conocimiento y conservación de especies focales de fauna y flora en el área de jurisdicción del Valle del Cauca. 310 pp.

GARCÍA BRULL, P. D. & NÚÑEZ DE MURGA, J. (1992) Hablando de agresión. *Universidad de Valencia*. 154 pp.

GAULIN, J.C. & GAULIN, C. K. (1982) Behavioral ecology of *Alouatta seniculus* in Andean Cloud Forest. *International Journal of Primatology*, 3: 1-32.

GÓMEZ-POSADA, C. (2005) Biología y estado de conservación del mono aullador rojo. En: Kattan, G. & C. Valderrama (Eds.). Plan de conservación del mono aullador rojo (*Alouatta seniculus*) en la región del Sirap, Eje Cafetero y Valle del Cauca. *Instituto de Investigación de Recursos*. Pp. 13-40.

GÓMEZ-POSADA, C., RONCANCIO, N. & HINCAPIÉ, P. (2005) Evaluación de las poblaciones de mono aullador rojo (*Alouatta seniculus*: Primates) en fragmentos de bosque en el Valle del Cauca. Informe Técnico presentado a la Corporación Regional del Valle del Cauca. *Fundación EcoAndina / WCS Colombia*, Cali.

GÓMEZ-POSADA, C., MARTÍNEZ, J., GIRALDO, P. & KATTAN, G. (2007) Density, habitat use and ranging patterns of red howler monkey in a Colombian Andean forest. *Neotropical Primates*, 14(1): 2-10.

GROVES, C. P. (2001) Primate Taxonomy. Washington: *Smithsonian Institution Press*. 350 pp.

HINDE, R. A. (1976) Interactions, relationships and social structure. *Man* 11: 1-17

HERNANDEZ CAMACHO, J. & COOPER, R. (1976) The nonhuman primates of Colombia. En: Thorington, R. & Heltne, P. H. (Eds.). Neotropical primates: field studies and conservation. *National Academy of Sciences*, Washington. Pp. 35-69.

HUNTINGFORD, F. & CHELLAPPA, S. (2007) Agressão. En: Yamamoto, M. E. & Volpato, G. L. (Eds.). Comportamento animal. *EDUFRRN*, Pp. 157-173.

ISELL, L. A. (1991) Contest and scramble competition: Patterns of female aggression and ranging behavior among primates. *Behavioral Ecology*, 2: 143-155.

IZAWA, K. (1997) Stability of the home range of red howler monkeys. En: Field Studies of Fauna and Flora La Macarena, Colombia, 11: 41-46.

KAPPELER, P. & VAN SCHAIK, C. (2002) Evolution of Primate Social Systems. *International Journal of Primatology*, 23(4): 707-740.

KATTAN, G. & ÁLVAREZ-LÓPEZ, H. (1996) Preservation and management of biodiversity in fragmented landscape in the Colombian Andes. En: Schelhas, J. & Greenberg, R. (Eds.). Forest patches in tropical landscape. *Island Press*, Washington D.C, USA. Pp. 3-18.

MAJOLO, B., DEBORTOLIVIZIOLI, A. & SCHINO, G. (2008) Cost and benefits of group living in primates: group size effects on behavior and demography. *Animal Behaviour*, 76(4): 1235-1247.

MILTON, K. (1980) The foraging strategy of howler monkeys: A study in primate economics. Nueva York, *Columbia University Press*, 164 pp.

NEVILLE, M. (1972) The population structure of red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in Trinidad and Venezuela. *Folia Primatológica*, 17: 56- 86.

NEVILLE, M. K., GLANDER, K. E., BRAZA, F. & RYLANDS, A. B. (1988) The howling monkeys, genus *Alouatta*. En: MITTERMEIER, A. *et al.* (Ed.). *Ecology and Behavior of Neotropical Primates*, Vol. 2. Washington, *World Wildlife Fund*. Pp. 349-453.

NOYA, S., CORTE, S. & QUINTERO, A. (2011) Vocalizaciones de larga distancia como indicador de superpoblación en *Alouatta seniculus* (Valle del Cauca, Colombia). // *Congreso Latinoamericano de Etología Aplicada*, Ilhéus, Bahía, Brasil.

PÉREZ RUIZ, L. (2009) Evolución del conflicto social y de su resolución en primates no humanos. *Acta Biológica Colombiana*, 14: 389-396.

POPE, T. R. (1990) The reproductive consequences of male cooperation in the red howler monkey: paternity exclusion in multi-male and single-male troops using genetics markers. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 27: 439-446.

RÍOS, G. (2010) Área de acción, dieta y patrón de actividad de dos tropas de mono aullador rojo (*Alouatta seniculus*) en un bosque de guadua, Vereda Montegrande, Caicedonia, Valle del Cauca, Colombia. Trabajo de grado. Facultad de Ciencias. *Universidad del Quindío*, Armenia.

ROWE, N. (1996) The pictorial guide to the living primates. East Hampton: *Pogonias Press*.

RYLANDS, A. B., SCHNEIDER, H., LANGGUTH, A., MITTERMEIER, M. A., GROVES, C. P. & RODRÍGUEZ-LUNA, E. (2000) An assessment of the diversity of new world primates. *Neotropical Primates*, 8(2): 61-93.

SANCHEZ VILLAGRA, M. R., POPE, T. R. & SALAS, V. (1998) Relation of Intergroup Variation in allogrooming to group social structure and ectoparasite loads in red howlers (*Alouatta seniculus*). *International Journal of Primatology*, 19(3): 473-491.

SAUNDERS, D.A., HOBBS, R. J., & MARGULIS, C. R. (1991) Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conservation Biology*, 5: 18-32.

SEKULIC, R. (1982) Daily and seasonal patterns of roaring and spacing in four red howler *Alouatta seniculus* troops. *Folia Primatológica*, 39: 22-48.

SEKULIC, R. (1986) The Significance of Call Duration in Howler Monkeys. *International Journal of Primatology* 7(2): 183-190.

SMUTS, B., CHENEY, D., SEYFARTH, R., WRANGHAM, R. & STRUHSAKER, T. (1987) Primate Societies. *University of Chicago Press*, Chicago.

SOINI, P. (1992) Ecología del coto mono (*Alouatta seniculus*) en el Río Pacaya, Reserva Nacional Pacaya-Samira, Perú. *Folia Amazonica*, 4(2): 117-134.

STERCK, E. H., WATTS, D. P. & VAN SCHAIK, C. P. (1997) The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behaviour Ecology and Sociobiology*, 41: 291-310.

TERBORGH, J. (1992) Maintenance of diversity in tropical forests. *Biotropica*, 24: 283-292.

VAN SCHAIK, C. P. & VAN HOOFF, J. A. R. A. M. (1983) On the ultimate causes of primate social systems. *Behavior*, 85: 91-117.

VAN SCHAIK, C. P. (1989) The ecology of social relationships amongst female primates. En: Standen, V. & Foley, R. A. (Eds.). *Comparative Socioecology: The Behavioral Ecology of Humans and Other Mammals*, Blackwell Scientific, *Oxford*. Pp. 195-217.

VILLALBA, J. S., PRIGIONI, C. M., & SAPPA, A. C. (1995) Sobre la posible presencia de *Alouatta caraya* en Uruguay. *Neotropical Primates*, 3: 173-174.

WRANGHAM, R. (1980) An ecological model of female bonded primate groups.  
*Behaviour*, 75: 262-300.

## ANEXOS

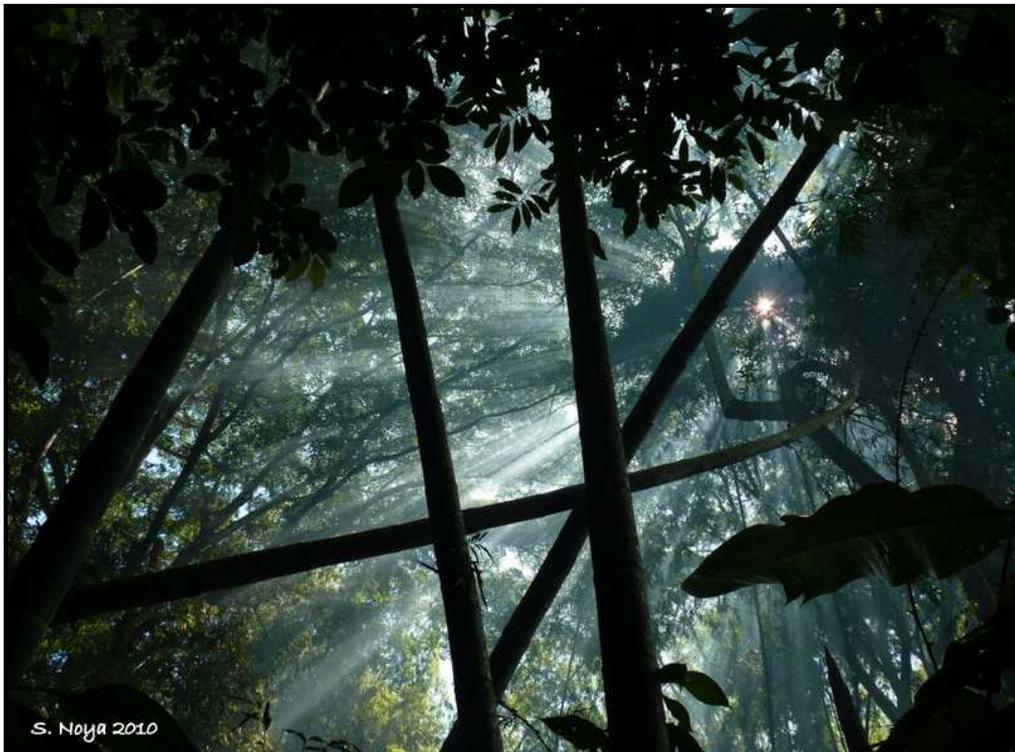
**Anexo 1:** Tabla de referencias

Fragmentos de gradual	REFERENCIA	SIGNIFICADO
		FA
	FB	Fragmento B de la Vereda Montegrande
	FC	Fragmento C de la Vereda Montegrande
	FD	Fragmento D de la Vereda Montegrande
	FE	Fragmento E de la Vereda Montegrande
	FF	Fragmento F de la Vereda Montegrande
Tropas focales	TA	Tropa focal del fragmento A
	TF	Tropa focal del fragmento F
Individuos focales	AM $\alpha$	Adulto macho alfa, dominante de la Tropa A
	AM $\beta$	Adulto macho beta, subordinado de la Tropa A
	AM $\delta$	Adulto macho delta, subordinado de la tropa A
	El Padrino	Adulto mahco dominante de la Tropa F
Categorías comp.	GE	Categoría de comportamientos generales
	AF	Categoría de comportamientos afiliativos
	AG	Categoría de comportamientos agonísticos
Unidades comportamentales	A	Alimentación
	D	Descanso
	L	Locomoción
	EX	Excreción
	EXP	Exploración
	MARC	Marcaje
	S	Sexual
	J	Juego
	G	Acicalamiento
	P	Tumbarse panza arriba
	HH	Contacto de hocicos
	AGR	Agrupamiento
	CD	Contacto-descanso
	EXGru	Excreción grupal
	LU	Lucha
	Vind	Vocaliación individual
	Vgru	Vocalización grupal
Otro	Otros comportameintos agonísticos	
Otras	<i>voc-ld</i>	vocalización de larga distancia
	<i>exvoc-ld</i>	vocalización de larga distancia externa a la tropa focal

**Anexo 2:** Imagen de la vista perimetral del fragmento F, rodeado de cultivos de cítricos. Finca La Arboleda. Por detrás se aprecia la cordillera andina.



**Anexo 3:** Imagen del fragmento F desde adentro al medio día.



**Anexo 4:** Composición social de todas las tropas censadas en los fragmentos A y F de la Vereda Montegrande. (Modificado de Chica & Cárdenas, 2011).

FRAGMENTO	TROPA	MACHOS			HEMBRAS			INFANTES	NO IDENTIFICADOS	TOTAL	
		adulto	subadulto	juvenil	adulta	subadulta	juvenil				
A	Tropa A	3			2			2		7	
B	Tropa B <sub>1</sub>	2	1		3			1	4	11	
	Tropa B <sub>2</sub>	1			1					2	
	Tropa B <sub>3</sub>	2	1		1				1	5	
D	Tropa D <sub>1</sub>	1	1	1	3				3	9	
	Macho soltero	1								1	
E	Tropa E <sub>1</sub>	1				1				1	3
	Tropa E <sub>2</sub>	3	1		2			1		1	8
	Tropa E <sub>3</sub>	2			2					1	5
	Tropa E <sub>4</sub>	2			4			2			8
	Tropa E <sub>5</sub>	1			3			2	2		8
	Tropa E <sub>6</sub>	2	1		2						5
	Tropa E <sub>7</sub>	2	1	1	3			2			9
	Tropa E <sub>8</sub>	2		1	4			1	1		9
	Tropa E <sub>9</sub>	2			5			1	1	1	10
	Tropa E <sub>10</sub>	1			2			1			4
	Tropa E <sub>11</sub>	2			2						4
	Tropa E <sub>12</sub>	4	2	1	4	1		2			14
	Tropa E <sub>13</sub>	3	1		3			1	1		9
	Macho soltero 1	5								5	
F	Tropa F <sub>1</sub>	2			1						3
	Tropa F <sub>2</sub>	2		1	3			1	2		9
	Tropa F <sub>3</sub>	2		1	3			1	1		8
	Tropa F <sub>4</sub>	2		1	2				3		8
	Tropa F <sub>5</sub>	1			4	1		1			7
	Tropa F <sub>6</sub>	3	1	1	3	2		1	3		14
	Tropa F <sub>7</sub>	1	1	1	1				1		5
	Tropa F <sub>8</sub>	3	1		4				2		10
	Tropa F <sub>9</sub>	2			2	1	2	1			8
	Tropa F <sub>10</sub>	2		1	2			1	2		8
	Tropa F <sub>11</sub>	1	1		1			1	1		5
	Tropa F <sub>12</sub>	1	1		2	1		1	1		7
	Tropa F <sub>13</sub>	1	1		1			1			4
	Tropa F <sub>14</sub>	4		2	4	2	1	2			15
	Tropa F <sub>15</sub>	2			3	1					6
	Macho soltero 1	1								1	
	Macho soltero 2	1								1	
<b>TOTAL</b>	<b>35</b>	<b>73</b>	<b>15</b>	<b>12</b>	<b>82</b>	<b>10</b>	<b>14</b>	<b>42</b>	<b>7</b>	<b>255</b>	

**Anexo 5:** Imagen de algunos integrantes de la Tropa A descansando en el mismo árbol. De izquierda a derecha son AM $\alpha$  y AM $\delta$ , JM, AHa, AHb y JH.



**Anexo 6:** Distribución diaria de focales por hora en cada período de muestreo (PM) para cada individuo focal **a.** AM $\alpha$  **b.** AM $\beta$  **c.** AM $\delta$  **d.** El Padrino.

<b>a.</b>																
HORA																
P. M.	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	focales	minutos	
1	0	2	5	4	6	6	4	4	3	4	5	3	0	46	230	
2	2	4	3	5	6	14	2	2	3	2	3	3	0	49	245	
3	2	2	1	3	7	3	4	8	5	4	1	4	1	45	225	
4	4	7	3	3	6	10	5	3	4	2	0	3	3	53	265	
<b>TOTAL</b>	<b>8</b>	<b>15</b>	<b>12</b>	<b>15</b>	<b>25</b>	<b>33</b>	<b>15</b>	<b>17</b>	<b>15</b>	<b>12</b>	<b>9</b>	<b>13</b>	<b>4</b>	<b>193</b>	<b>965</b>	

<b>b.</b>																
HORA																
P. M.	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	focales	minutos	
1	1	4	7	2	9	2	1	1	5	7	3	3	2	47	235	
2	3	4	6	4	3	2	4	5	0	4	5	6	0	46	230	
3	2	2	1	1	2	0	4	7	9	5	3	5	0	41	205	
4	6	9	6	3	6	5	2	0	1	2	2	3	2	47	235	
<b>TOTAL</b>	<b>12</b>	<b>19</b>	<b>20</b>	<b>10</b>	<b>20</b>	<b>9</b>	<b>11</b>	<b>13</b>	<b>15</b>	<b>18</b>	<b>13</b>	<b>17</b>	<b>4</b>	<b>181</b>	<b>905</b>	

<b>c.</b>																
HORA																
P. M.	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	focales	minutos	
1	0	4	5	1	2	2	3	9	3	5	3	0	0	37	185	
2	3	2	6	8	10	5	9	4	5	3	7	4	0	66	330	
3	2	2	0	2	1	6	6	4	5	3	6	3	1	41	205	
4	4	7	2	3	1	4	10	2	4	4	4	4	0	49	245	
<b>TOTAL</b>	<b>9</b>	<b>15</b>	<b>13</b>	<b>14</b>	<b>14</b>	<b>17</b>	<b>28</b>	<b>19</b>	<b>17</b>	<b>15</b>	<b>20</b>	<b>11</b>	<b>1</b>	<b>193</b>	<b>965</b>	

<b>d.</b>																
HORA																
P. M.	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	focales	minutos	
1	0	6	4	6	4	11	16	15	12	10	10	1	x	95	475	
2	2	4	12	19	23	20	21	14	12	5	4	7	x	143	715	
3	5	9	14	14	20	23	18	19	13	12	6	10	x	163	815	
4	2	6	6	7	15	14	6	17	10	15	7	6	x	111	555	
<b>TOTAL</b>	<b>9</b>	<b>25</b>	<b>36</b>	<b>46</b>	<b>62</b>	<b>68</b>	<b>61</b>	<b>65</b>	<b>47</b>	<b>42</b>	<b>27</b>	<b>24</b>	<b>x</b>	<b>512</b>	<b>2560</b>	

**Anexo 7:** Ocurrencias de las unidades comportamentales emitidas (E) o recibidas (R) por cada individuo ( $AM\alpha$ ,  $AM\beta$ ,  $AM\delta$ , El Padrino) en el total de los registros focales obtenidos para cada uno de ellos (A=alimentación, D=descanso, L=locomoción, EX=excreción, EXP=exploración, MARC=marcaje, S=sexual, EXGru=excreción grupal, LU=lucha, Vind=vocalización individual, VGru=vocalización grupal, Otro=otros agonísticos, J=juego, G=acicalamiento, P=panza arriba, HH=contacto de hocicos, AGR=agrupamiento, CD=descanso en contacto).

	UNIDADES COMP.	OCURRENCIAS			
		MACHO			
		$AM\alpha$	$AM\beta$	$AM\delta$	Padrino
Comportamientos Generales	A	70	86	120	234
	D	199	188	196	431
	L	76	95	111	234
	EX	11	7	5	16
	EXP	5	7	11	12
	MARC	4	7	8	10
	S	9	2	0	0
Comportamientos Agonísticos	EXGru	5	4	2	1
	LU	1	0	0	3
	VindE	3	4	2	16
	VindR	1	0	2	0
	VGru	1	4	2	11
	OtroE	1	1	0	8
	OtroR	0	1	0	1
Comportamientos Afiliativos	JE	0	0	1	0
	JR	0	0	0	0
	GE	0	0	0	0
	GR	4	0	2	7
	PE	0	0	3	2
	PR	0	1	0	1
	HH	0	0	0	1
	AGR	10	0	2	22
	CD	15	1	8	42

**Anexo 8:** Frecuencias relativas (nº de ocurrencias/minutos de observación) para las categorías comportamentales general (GE), agonístico (AG) y afiliativo (AF) por día para cada individuo focal (AM $\alpha$ , AM $\beta$ , AM $\delta$ , El Padrino).

FRECUCIAS RELATIVAS (ocurrencia/minutos)												
DÍA	AM $\alpha$			AM $\beta$			AM $\delta$			El Padrino		
	GE	AG	AF									
1	0,200	0	0,067	0,480	0	0	0,689	0	0,022	0,525	0,125	0,050
2	0,329	0,014	0	0,436	0,036	0	0,520	0	0,040	0,432	0,011	0,032
3	0,500	0,020	0	0,462	0	0	0,375	0,025	0	0,273	0,040	0,020
4	0,450	0	0	0,267	0	0	0,575	0	0	0,504	0,009	0,017
5	0,400	0	0,114	0,771	0,057	0,057	0,500	0	0	0,413	0,027	0,040
6	0,867	0	0,067	0,400	0,057	0	0,236	0,007	0,050	0,200	0	0,106
7	0,422	0,044	0,067	0,257	0	0	0,450	0,025	0	0,318	0	0,012
8	0,356	0	0,044	0,800	0	0	0,667	0,022	0,022	0,400	0	0,018
9	0,325	0,025	0,025	0,429	0,029	0	0,400	0	0,022	0,326	0	0,000
10	0,617	0	0	0,433	0,017	0	0,600	0,029	0	0,363	0,025	0,025
11	0,333	0	0	0,367	0	0	0,400	0	0	0,329	0	0,045
12	0,300	0	0	0,367	0	0	0,467	0	0,033	0,405	0,016	0,011
13	0,567	0	0,033	0,200	0	0	0,367	0	0,033	0,280	0,007	0,007
14	0,347	0,027	0,040	1,267	0,067	0	0,286	0	0	0,323	0	0,052
15	0,309	0,018	0	0,543	0	0	0,533	0	0	0,318	0,024	0,024
16	0,300	0	0,017	0,733	0,017	0	0,424	0,012	0	0,556	0,033	0,022
17	0,543	0,029	0,057	0,176	0,024	0	0,600	0	0	0,650	0	0
18	0,440	0,042	0,040	0,380	0	0	0,350	0	0	0,231	0,044	0,063
19	0,275	0,025	0,075	0,400	0	0	0,667	0	0,033	0,388	0	0,075
20	0,257	0	0,048	0,289	0	0	0,429	0	0,029	0,441	0,021	0,028
<b>TOTAL</b>	<b>0,388</b>	<b>0,012</b>	<b>0,015</b>	<b>0,433</b>	<b>0,015</b>	<b>0,002</b>	<b>0,467</b>	<b>0,008</b>	<b>0,017</b>	<b>0,366</b>	<b>0,016</b>	<b>0,029</b>