

Evaluación del comportamiento sociosexual de los machos de *Alouatta caraya* hacia hembras de diferentes estados reproductivos y su relación con el ciclo ovulatorio



- **Directora:** Dra. Mariana Raño
- **Co-Director:** Dr. Martin M. Kowalewski
- **Alumna:** Debora R. Gilles
- **Lugar de trabajo:** Estación Biológica Corrientes, CCT – NORDESTE – CONICET.

***A mis padres Rosa y Mario,
que desde la incubadora
supieron que esto no iba a ser fácil
y siempre me acompañaron en cada paso***

Los amo

AGRADECIMIENTOS

Quiero empezar agradeciendo a la Facultad de Ciencias, Exactas y Naturales y Agrimensura de la Universidad Nacional del Nordeste (UNNE) y a todos los docentes que participaron en mi formación profesional.

A mi directora Mariana quien me enseñó, me explico, y tuvo la mejor onda, pero sobre todo quiero agradecerle por la paciencia, y el cariño que me tuvo desde el primer día, es increíble tener la posibilidad de trabajar con alguien así.

A mi codirector Martin, gracias por el ser un genio mundial, por enseñarme a buscarle la vuelta de rosca a los diferentes comportamientos animales.

A las/los integrantes de la Estación Biologica de Corrientes (EBCo), en imposible no sentirse querido y como en casa, son lo más. En especial a Sol Gennuso y Silvana Cárdenas-Ortega, quienes además colaboraron en los análisis estadísticos y de redes sociales de este manuscrito.

A mi familia, quienes estuvieron, están y estarán. Gracias mamá y papá por apoyarme en todo sin importar si estaban o no de acuerdo muchas veces, gracias a mis hermanos Seba y Ori, que siempre tuvieron una palabra, un gesto, un mensajito para acamparme y alentarme. A mis sobrinas Juli y Biancu son mi amor más grande, es imposible no verlas sonreír y que se te reinicie la vida.

A mis tías Elsa, Carmen y Cristina, que siempre estuvieron presentes con un mensajito, con un almuerzo con algo que me haga juntar fuerzas para seguir adelante. A mis tíos Tito y Gerardo, por sus ricos asados y sus charlas.

A mis primas, Day y Marce, son las hermanas que la vida me dio, y las que elijo una y otra vez.

A mi viejita linda, mi Yeya, gracias eres un ser de luz, tus tejidos me abrigaban en invierno, y tus abrazos me abrigan el alma.

Gracias a mis amigos/as, mis compañeros/as de facultad Tati, Maru, Guille, Flor, Rodri, Karen, Nico, Ale, dicen que “los/as amigos/as de facultad te salvan un poco la carrera y otro poco la vida”, y doy fe que es así, este logro es más de ustedes que mío, son quienes aguantaron mis llantos, mis alegrías, mi estrés, son los que con un mate de por medio hicieron que estos 6 años pasen volando, gracias por los apuntes, las horas de desvelos, las tardes de estudios, gracias por ser lo mejor que me dio la facultad.

INDICE

RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN.....	2
Modelo de estudio.....	3
Descripción y características del ciclo ovulatorio en primates.....	4
Las feromonas y su relación con el ciclo ovulatorio.....	5
OBJETIVOS, HIPÓTESIS Y PREDICCIONES.....	7
MATERIALES Y MÉTODOS	
Sitio de estudio.....	8
Datos de comportamiento.....	8
Obtención de muestras de orina y análisis de ocurrencia de sangrado menstrual.....	10
Detección de sangre con tiras Hemastix ®.....	11
Descripción del análisis de redes sociales (ARS).....	12
Análisis de Redes.....	13
Análisis Estadístico.....	14
RESULTADOS	
Análisis de presencia/ausencia de sangre en orina.....	15
Análisis del comportamiento de los machos hacia las hembras.....	15
Análisis de Redes Sociales.....	16
Análisis Estadísticos.....	19
DISCUSIÓN.....	21
CONCLUSIONES.....	23
BIBLIOGRAFÍA.....	24
ANEXO	
Prueba de validación.....	32
Métricas.....	33

RESUMEN

Dentro de los sexos de primates no-humanos existen estrategias alternativas reproductivas (por ejemplo, vigilancia de pareja, defensa territorial, cópulas a “escondidas”, o promiscuidad), que pueden resultar en un aumento de la varianza del éxito reproductivo y, por lo tanto, en un aumento de la oportunidad para que actúe la selección sexual. En particular, las hembras de *Alouatta caraya* no presentan cambios en los genitales durante el ciclo ovulatorio (ovulación oculta) y tanto las hembras como los machos implementan diversas estrategias reproductivas. Asimismo, esta especie presenta un marcado dimorfismo y dicromatismo sexual, lo que estaría reflejando un importante proceso de selección sexual en sus estrategias comportamentales. El ciclo ovulatorio de las hembras de *A. caraya* silvestre dura 17 ± 2 días y el periodo periovulatorio entre 3 a 4 días. Durante este periodo, la cópula es probable que culmine en concepción, y durante esos días las hembras presentarían un sangrado muy leve que ha sido reportado en cautiverio. Este estudio se llevó a cabo en un bosque en galería semideciduo en San Cayetano ($27^{\circ}30' S$, $58^{\circ}41' O$) ubicado en la cuenca del río Riachuelo, en el noroeste de la provincia de Corrientes, Argentina. El área de estudio tiene 24 fragmentos de bosque identificados donde habitan varios grupos de monos aulladores negros y dorados. Se evaluó la presencia/ausencia de sangre en 110 muestras de orina de 5 hembras de *A. caraya* de dos grupos sociales diferentes. Las muestras fueron colectadas durante agosto 2011 – agosto 2012. Los resultados arrojaron dos muestras positivas de sangre. Por otro lado, la sociabilidad entre animales implica una serie de interacciones diádicas repetitivas entre los individuos, que son fundamentales para la formación y mantenimiento de estructuras sociales complejas, por lo tanto, dichas interacciones pueden influir no solo en la toma de decisiones de los individuos sino también, en la variabilidad y calidad de las relaciones presentes en el grupo. El análisis de redes sociales (ARS), se refiere a una importante herramienta analítica emergente de la ecología del comportamiento, que ha permitido cuantificar, describir y comparar las estructuras sociales, “roles” e individuos claves. En base a esto, se llevó a cabo un análisis de redes (ARS) en los grupos de estudio y se registró un total 2.598 interacciones individuales en ambos grupos, entre hembras adultas (N=3) y subadultas (N=2), así como también los datos fueron registrados para los machos (N=4). Los resultados arrojaron que los individuos se encuentran organizados de manera cohesiva en ambos grupos de estudio, además vimos que la centralidad de las hembras no cambia a lo largo de los diferentes estados reproductivos. Esta cohesividad social puede responder a características particulares del bosque sumamente fragmentado caracterizado por la ocurrencia de infanticidio, depredación por perros, y la posible formación de matrilineas. En particular, esto último puede explicar también la centralidad de una hembra en cada grupo, en un género donde se espera que las hembras presenten relaciones igualitarias y además dispersen del grupo en igual proporción que lo machos. Este trabajo en general deja una serie de preguntas a investigar en el futuro, como por ejemplo ¿reconocen los machos alguna señal química producida por las hembras para detectar periodos de fertilidad? ¿Son estas características de estructura grupal típicas de la especie o una respuesta a la continua modificación de los ambientes?

INTRODUCCIÓN

La teoría de la selección sexual (Darwin, 1871) predice que, dadas las diferencias en los costos de reproducción, se espera que los machos y hembras de primates desarrollen un conjunto de tácticas y estrategias conductuales alternativas para obtener acceso a cópulas reproductivas y de esta manera aumentar el éxito reproductivo individual (Trivers, 1972; Hardy, 1977; Smuts y Smuts, 1993; Brockman, 2001; Manson, 2007; Clarke et al., 2009; Kowalewski y Garber, 2010). Por otro lado, a nivel fisiológico, el proceso de ovulación en las hembras de varias especies de primates no-humanos, no siempre termina en concepción y producción de descendencia; es más, los primates son el único grupo taxonómico que copula por fuera del periodo fértil y durante cualquier estado reproductivo, desacoplando efectivamente el control endócrino del comportamiento sexual (Wallen, 2001; Ziegler 2007). Aunque algunos primates neotropicales como los tíes comunes (*Callithrix jacchus*) por ejemplo, conciben regularmente después de la ovulación, otras especies, como los muriquis del norte (*Brachyteles hypoxanthus*), tienen más probabilidades de experimentar múltiples ciclos ováricos antes de la concepción (Ziegler, 2005). En particular los monos aulladores negros y dorados (*Alouatta caraya*) son una especie sexualmente dimórfica y dicromática, lo cual sugiere que la competencia intrasexual y la elección de pareja por parte de la hembra juegan un papel importante en el sistema de apareamiento de la especie (van Schaik et al., 2000; Kowalewski y Garber, 2010). La existencia de estrategias alternativas reproductivas dentro de los sexos (por ejemplo: vigilancia de pareja, defensa territorial, cópulas a “escondidas”, o promiscuidad), pueden resultar en un aumento en la varianza del éxito reproductivo entre los individuos, y, por lo tanto, en un aumento de la oportunidad para que actúe la selección sexual (van Belle et al., 2008, 2015; Raño, 2016). Dada la variedad de opciones de estrategias de apareamiento, es esperable que las hembras de varias especies de primates no-humanos elijan copular de manera promiscua con diferentes machos cuando no están fértiles, y de manera selectiva, cuando están fértiles (Strier y Ziegler 1994, 1997; Ziegler et al. 1997; Kowalewski y Garber, 2010; Raño, 2016).

Las hembras de *A. caraya* no presentan cambios en los genitales durante el ciclo ovulatorio (OC) pero sí un leve sangrado genital (Colillas y Coppo, 1978; Kugelmeier, 2011; Raño, pers.com.), asimismo tanto las hembras como los machos implementan diversas estrategias reproductivas (por ej. monopolización de cópulas, apareamientos con varios machos, cópulas por fuera del período fértil, dispersión y coaliciones [Jones y Agoramoorthy, 2003; Garber y Kowalewski, 2011]). Todas estas características sumadas a su marcado dicromatismo y dimorfismo sexual hacen que esta especie resulte un buen modelo para explorar preguntas relacionadas con el comportamiento sexual, las estrategias reproductivas y el rol de la selección sexual.

Por otro lado, los primates se describen comúnmente como animales sociales que viven en grupos estables, ya que muchos viven toda su vida en el mismo grupo social (Wrangham, 1987). La sociabilidad entre animales implica una serie de interacciones repetitivas entre los individuos, que son fundamentales para la formación de estructuras sociales complejas (Cárdenas Ortega, 2019). Hinde (1976) definió la estructura social como los elementos o atributos de las relaciones a lo largo de tiempo.

Por lo tanto, dichas interacciones pueden influir no solo en la toma de decisiones de los individuos sino también, en la variabilidad y calidad de las relaciones presentes en el grupo (Gil-Burmann et al., 1997, Kappeler y van Schaik, 2002).

El modelo socio-ecológico (por ejemplo, Crook 1970; Terborgh y Janson 1986, Van Schaik, 1989) reconoce que los sistemas sociales representan propiedades emergentes del comportamiento y las interacciones de los individuos que forman los grupos, como resultado de las adaptaciones de los individuos a las condiciones del ambiente (van Schaik 1989, Di Fiore y Rendall 1994, Sterck et al.1997, Chapman y Chapman 2000). De este modo podemos encontrar variaciones notables dentro de una misma especie relacionada con diferencias ecológicas, demográficas o sociales (Crockett 1996, Janson 1992, Sterck 1999). El análisis de redes sociales (ARS), se refiere a una importante herramienta analítica emergente de la ecología del comportamiento, que ha permitido cuantificar, describir y comparar las estructuras sociales, “roles” e individuos claves, basada en la teoría matemática de gráficos (Zhang et al., 2012; Croft et al., 2011; Scott, 2000). Se entiende como red a “un conjunto de individuos que, en forma agrupada o individual, se relacionan con otros con un fin específico, caracterizados por flujos de información” (Velázquez y Aguilar, 2005).

Modelo de estudio

El mono aullador negro y dorado, *Alouatta caraya* es la especie del género *Alouatta* más ampliamente distribuida y que se encuentra más al sur en su distribución (Di Fiore y Campbell, 2007). Se lo puede encontrar en Paraguay, sur de Brasil, este de Bolivia y Norte de Argentina hasta la provincia de Santa Fe (Zunino, 2004; Di Fiore y Campbell, 2007). Es una de las dos especies del género que presenta dicromatismo sexual y dimorfismo sexual (Fig. 1 y 2). Los machos son de color negro, pueden pesar hasta 10 kg y las hembras son de color dorado y pueden pesar hasta 6 kg (Cabrera, 1939; Rumiz, 1990). Las crías cuando nacen tiene el color de la madre y en el caso de ser machos, van oscureciendo el pelaje hasta alcanzar la madurez sexual, momento en que ya son totalmente negros (Raño, 2016). Los aulladores negros y dorados viven en grupos sociales que pueden tener de 1 a 4 machos reproductivos, pero raramente más de 5, varias hembras y juveniles e infantes, alcanzando tamaños de grupos de hasta 20 individuos (Rumiz, 1990; Bravo y Sallenave, 2003; Kowalewski y Zunino, 2004; Holzmann et al., 2012). Es un buen modelo para poner a prueba preguntas acerca del comportamiento de los machos hacia las hembras y su relación con el ciclo ovulatorio, dado que se trata de una especie sexualmente dicromática y dimórfica como se mencionó anteriormente, esto indica que la selección sexual juega un rol importante sobre las estrategias reproductivas de esta especie. Por otro lado, las hembras de *A. caraya* presentan ovulación oculta, o sea, no sufren cambios morfológicos en la vulva durante la ovulación; es por esto que el abordaje del comportamiento de los machos hacia ellas durante diferentes períodos del ciclo ovulatorio nos ayudarán a dilucidar si son capaces de detectar el “timing” de la ovulación de las hembras.



Figura 1: Hembra sub-adulta de monos aulladores negros y dorados (*Alouatta caraya*). Foto: Raño M.



Figura 2: Hembra y macho de monos aulladores negros y dorados (*Alouatta caraya*). Foto: Bertran P.

Descripción y características del ciclo ovulatorio en primates

El ciclo ovulatorio comienza con la fase folicular, cuando los folículos crecen hasta la madurez, y culmina en la ovulación (Ziegler et al., 2009; Raño, 2016). Los niveles de estrógenos alcanzan su punto máximo a medida que el folículo madura, luego ocurre un aumento de la hormona luteinizante (LH) que llega a los ovarios a través del sistema circulatorio, y causa la ruptura del folículo (Bonello et al., 2004). Un cuerpo hemorrágico se forma inmediatamente después de la ovulación y se desarrolla el cuerpo lúteo, al diferenciarse completamente las capas tecales luteinizadas del folículo (Bonello et al., 2004).

En primates es la fase lútea temprana del ciclo en donde puede tener lugar la fecundación, esta solo puede ocurrir durante las primeras 24 horas después de la ovulación debido a la corta vida útil del ovocito (Raño, 2016). Si el óvulo (u óvulos) ha sido fecundado, entonces el cuerpo lúteo permanece intacto y continúa secretando progesterona hasta que se desarrolla la placenta (Raño, 2016). Con

respecto al evento de la menstruación se produce en asociación con la senescencia del cuerpo lúteo y el sangrado es el resultado de la descomposición y el desprendimiento de los tejidos uterinos al final de un ciclo ovulatorio en ausencia de fecundación (Yen y Yaffe, 1978; Martin, 2007; Ziegler et al, 2009; Raño, 2016). Los primates no-humanos tienen numerosos ciclos ovulatorios a lo largo del año donde la actividad de apareamiento no se limita exclusivamente al periodo peri-ovulatorio (PPO) como ocurre en otros mamíferos (Dixson, 1998). El PPO se define como el periodo de 2 a 3 días previos a la ovulación, durante el cual es altamente probable que una cópula culmine en concepción (van Belle et al., 2009; Raño, 2016).

Raño (2016) reportó que las hembras de *Alouatta caraya* en estado silvestre tienen un ciclo ovulatorio de 17 ± 2 días (4 hembras adultas, y 3 subadultas). Por otro lado, en un estudio con hembras de *Alouatta caraya* en cautiverio, Kugelmeier et al (2011) informaron, mediante raspados vaginales de 3 hembras adultas, un ciclo de 19.11 ± 1.0 días aproximadamente. Estos autores también reportaron que los periodos de sangrado fueron discretos y coincidieron con los niveles basales de estrógeno y progesterona, con una duración de 4.1 ± 1.0 días. En otro estudio con hembras en *Alouatta caraya* en cautiverio basado en citología vaginal se informó una duración del ciclo ovulatorio de 19.7 ± 1.0 días (Colillas y Coppo, 1978). Por otro lado, un estudio en hembras de *Alouatta arctoidea* en estado silvestre en Venezuela, reporta una duración del ciclo ovulatorio de 29.5 ± 1.5 días, determinado por la medición de progesterona urinaria (Herrick et al., 2000). Los perfiles de progesterona fecal y estrógeno han revelado una duración promedio del ciclo ovulatorio de *Alouatta pigra* en México de 18.3 ± 1.4 días (van Belle et al., 2009). En los titis de vientre rojo (*Callicebus moloch*) en cautiverio, se ha reportado la presencia de sangre durante el ciclo ovulatorio, en particular a finales de este (Valeggia, pers. com.).

Robinson y Goy (1986) realizaron la comparación de los perfiles hormonales y los periodos de sangrado vaginal en 3 hembras de *A. caraya* en cautiverio y reportaron presentación de un ciclo ovulatorio con características menstruales. La menstruación ocurre, según estos autores, en asociación con la senescencia del cuerpo lúteo y el sangrado es el resultado de la ruptura y desprendimiento de los tejidos uterinos al final de un ciclo ovárico en ausencia de fertilización. Por otro lado, los periodos de sangrado fueron discretos y coincidieron con los niveles basales de ambos esteroides (estrógeno y progesterona), su duración fue de 4.1 ± 1.0 días.

Las feromonas y su relación con el ciclo ovulatorio

El sistema olfatorio de los mamíferos se ha especializado en la percepción de componentes químicos que regulan una gran diversidad de funciones. Por ejemplo, uno de estos componentes son las feromonas, cuyos efectos se pueden encontrar en el ámbito fisiológico o conductual, dependiendo del mensaje que se emita y del contexto en el cual se perciba, las feromonas que más emplean los mamíferos se encuentran en la orina y en las secreciones vaginales (Cerdeña-Molina et al., 2000). La percepción de estos componentes químicos se lleva a cabo a través del epitelio olfatorio y el órgano vomeronasal, que establecen conexiones neuronales con diferentes núcleos cerebrales vinculados con la

regulación del proceso reproductivo y las emociones (Cerde-Molina et al., 2000). En los primates neotropicales como en los prosimios, se ha reportado su función en las conductas de marcaje territorial, en el reconocimiento específico y en las conductas socio-sexuales (Cerde-Molina et al., 2000). Los monos saki de cara blanca (*Pithecia pithecia*) son primates arborícolas que viven en pequeños grupos sociales multimacho-multihembra conformado por 1-3 machos adultos y 1-3 hembras adultas con sistemas de apareamiento monógamo o polígamo (Garber y Kowalewski, 2013). Estos primates carecen de cambios físicos o de comportamiento evidentes que indican el momento de la ovulación y los machos no han sido observados solicitando cópulas activamente (Thompson et al., 2011). Al igual que otros mamíferos, utilizan el olfato en una variedad de contextos, incluyendo la marcación de rutas regulares de viaje, la marcación durante encuentros entre grupos, la identificación de individuos conocidos/no conocidos y las inspecciones genitales entre los miembros del grupo, dada esta evidencia, es posible que las señales olfativas o feromonas puedan indicar etapas reproductivas en esta especie (Thompson et al., 2011). Finalmente, los autores concluyeron que los machos no eran capaces de distinguir el periodo de ovulación de las hembras, a pesar de que poseen la capacidad de distinguir entre una hembra fértil, de una que no lo está (preñada o amamantando) (Thompson et al., 2011). Por otro lado, este tipo de señales odoríferas con una posible función química han sido reportadas en otras especies de primates neotropicales (por ejemplo, *Callithrix jacchus* y *Saguinus oedipus* [Ziegler et al., 1993, Ziegler 2012], *Lagothrix lagothricha* [Di Fiore et al., 2006], *Ateles geoffroyi* [Campbell 2000, Campbell y Gibson 2008], *Cebus capucinus* [Campos et al., 2007], *Aotus nancymae* [MacDonald et al., 2008]). También, en algunos de ellos (por ejemplo, en especies de *Ateles sp.*, *Lagothrix sp.*), se describió la presencia del órgano vomeronasal y de glándulas liberadoras de feromonas similares a las que presentan otras especies de primates (Smith et al., 2011). En particular, para *Alouatta caraya* no hay estudios referidos al tema, pero existe la posibilidad de que las feromonas, en caso de estar presentes en la especie, presenten un efecto en los comportamientos sexuales y sociales de machos y hembras.

OBJETIVOS

Objetivo general: Evaluar el papel de los machos de monos aulladores negros y dorados (*Alouatta caraya*) en estado silvestre en la estructura de los grupos sociales y en la relación a las hembras a lo largo de diferentes estadios reproductivos.

Objetivos específicos:

- Evaluar la presencia del sangrado vaginal y su detectabilidad en la orina de hembras de *A. caraya* en estado silvestre a través de métodos no invasivos.
- Evaluar el comportamiento que desempeñan los machos hacia las hembras durante las diferentes fases del ciclo ovulatorio.
- Explorar la centralidad de las hembras a lo largo de sus diferentes estados reproductivos mediante el uso de redes sociales.

Las siguientes son las hipótesis propuestas (H) y sus predicciones (P) asociadas:

H1: A diferencia de los primates del Viejo Mundo se asume que la mayor parte de las hembras de primates neotropicales no presentan sangrado genital. Sin embargo, para las especies donde ha sido estudiado, existe un sangrado “menstrual” leve durante el ciclo ovulatorio como fue informado para hembras de *A. caraya* en cautiverio.

P1: En las hembras de *A. caraya* en estado silvestre se espera encontrar también presencia de sangre en las muestras de orina en determinados momentos del ciclo ovulatorio.

H2: Los machos de *A. caraya* son capaces de detectar el estado reproductivo de las hembras a través de la detección de sangrado u otros medios químicos.

P2.1: Se espera un aumento de la frecuencia de comportamientos atractivos (por ej. exploración de genitales) de los machos asociados a un “sangrado” leve en la zona genital relacionado a la ovulación de las hembras.

H3: Las hembras de *A. caraya* que se encuentran en periodo periovulatorio (PPO) estarán más cerca del macho central.

P3.1: Las redes de proximidad ponderadas mostrarán a las hembras ciclantes más cerca del macho central, en comparación con las hembras que se encuentran en otro estado reproductivo.

MATERIALES Y METODOS

Sitio de Estudio

Este estudio se llevó a cabo en un bosque en galería semideciduo en San Cayetano (27°30' S, 58°41' O) ubicado en la cuenca del río Riachuelo, en el noroeste de la provincia de Corrientes, Argentina (Fig. 3). El área de estudio tiene 24 fragmentos de bosque identificados que contienen monos aulladores negros y dorados. El tamaño medio de los fragmentos es de 9,24 ha, SD=7,26 (n=24 fragmentos), con una superficie que oscila entre 1,4 y 29,3 ha. La distancia media entre fragmentos es de 1.763,1 m, SD=538,7 (n=11 fragmentos) (Oklander 2007, Raño et al 2016).

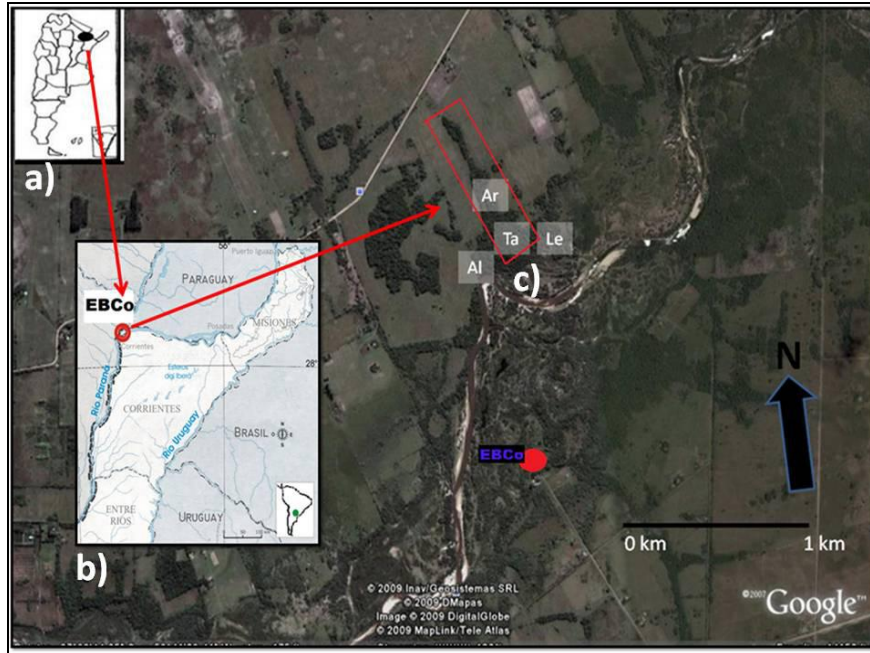


Figura 3: Ubicación del sitio de estudio (marcado con un círculo rojo) dentro de Argentina (a) respecto a la provincia de Corrientes (b). En la figura c) se señala con un rectángulo rojo el fragmento de bosque ocupado por los grupos de estudio y su distancia relativa a la Estación Biológica Corrientes (EBCo) (Raño, 2016).

Datos de comportamiento

Se utilizaron datos de comportamiento que han sido registrados en el marco del proyecto de doctorado de Mariana Raño (Raño, 2016), quien evaluó las estrategias reproductivas de las hembras de *A. caraya* en correlación con sus respectivos perfiles de hormonas sexuales (progesterona y estradiol). Durante agosto 2011- agosto 2012, Raño (2016) registró datos de comportamiento (técnica animal-focal y scan) desde el amanecer hasta el atardecer en dos grupos vecinos de monos aulladores negros y dorados que habitan en bosques en galería en San Cayetano. La composición del grupo de **Sena** era de 1 macho adulto, 2 machos subadultos, 2 hembras adultas, 1 macho juvenil, 1 hembra juvenil y 2 infantes, y la de **Tacuara** era de 2 machos adulto, 2 hembras adultas y dos hembras subadultas, 1 hembra juvenil y 2 infantes.

Trabajo Final de Graduación – FaCENA – UNNE

Durante la fase folicular del ciclo ovulatorio, las hembras de *A. caraya* se encuentran más receptivas y presentan un mayor despliegue de comportamientos socio-sexuales, los machos responden también con sus respectivos despliegues sexuales y “mate guarding” o cuidado de la pareja (Raño, 2016).

En particular en este trabajo final de graduación (TFG) no se colectaron nuevos datos de comportamiento, sino que se utilizaron los colectados previamente por Raño (2016), pero se abordan preguntas nuevas que surgieron a partir del mencionado estudio y metodologías diferentes para responder los objetivos de este TFG (ver análisis de ocurrencia menstrual y análisis de redes, abajo).

El diseño de muestreo consistió en seguir a cada grupo cada 2 días consecutivos durante 1 año completo con la ayuda de 4 asistentes de campo capacitados. Los individuos en el grupo de estudio fueron reconocidos por diferencias en tamaño corporal, coloración del pelaje, cicatrices y marcas artificiales (caravanas en las orejas y tobilleras en los pies) colocadas en los aulladores durante un programa de captura y marcado. La categoría de edad de estos primates no-humanos se estableció siguiendo los criterios de Rumiz (1990), y la edad específica de cada uno de ellos se determinó utilizando la base de datos demográficos. En este sentido, se vienen recopilando datos demográficos sobre estos grupos desde aproximadamente 1982, y se conoce la edad de muchos individuos, así como también el grado de parentesco entre ellos (Oklander, 2007; Kowalewski et al., 2019).

Para este TFG se compilaron los datos comportamentales que fueron registrados en hembras adultas (N=3) y subadultas (N=2), así como también los datos *ad libitum* que fueron registrados en los machos (N=4) de ambos grupos de estudio. Para este TFG se seleccionaron hembras que estaban atravesando diferentes etapas reproductivas (preñadas, amamantando) y diferentes fases del ciclo ovulatorio. Los comportamientos socio-sexuales que evaluó Raño (2016) se contemplarán en el análisis de esta TFG y se describen en la Tabla 1.

TABLA 1. Definición de las categorías comportamentales socio-sexuales registradas por Raño (2016) y utilizadas en este trabajo.

Comportamientos Socio - Sexuales	Cópula	Se consideró que ocurre cuando el macho montaba a la hembra y luego se producía una secuencia de movimientos de intromisión y empuje (Jones 1985, Strier 1997, Kowalewski 2007, van Belle et al 2009).
	Acicalamiento	GG: acicalamiento de una hembra a un macho. GR: acicalamiento de un macho a una hembra.
Proceptivos	Inspección de genitales (SN)	La hembra toca con sus manos o con la boca el pelo o los testículos de los machos.
	Tongue flicking (TF)	Movimientos rítmicos de la lengua hacia afuera y hacia adentro.
	Contacto visual (CV)	La hembra mira fijo al macho por varios minutos, generalmente combinando con TF.
	Contacto boca con boca	La hembra se acercaba con su cara a la boca del

Trabajo Final de Graduación – FaCENA – UNNE

	(KISS)	macho.
	Presentación anogenital (PAG)	La hembra se colocaba exponiendo su parte anogenital hacia el macho.
Atractivos	Acicalamiento	GG: acicalamiento de un macho a una hembra. GR: acicalamiento de una hembra a un macho.
	Inspección de genitales (SN)	El macho con su mano (o dedos) toca la vulva de la hembra y luego se lleva la mano (o dedos) a la boca. O se acerca a la vulva de la hembra con su boca, nariz, huele y lame.

Obtención de muestras de orina y análisis de ocurrencia de sangrado menstrual

Se utilizaron muestras de orina (Raño, 2016) que se encontraban conservadas en un freezer a -20 °C hasta el momento de su análisis en 2019. Se seleccionaron N=110 muestras (de 877 muestras) de cada hembra (N=5), que han sido estudiadas desde hace varios años por el grupo de trabajo de la EBCo, de manera que se las identifica a cada una de ellas con un nombre: Inés, Lori, Clara, Alma y Violeta, donde se seleccionaron 22 muestras para cada una, tanto dentro del periodo fértil como fuera de este a partir de las cuales se estimó la presencia/ausencia de sangre con las tiras Hemastix ® (Fig. 4 y 5). Con respecto a la obtención de las muestras de orina, fueron obtenidas utilizando un dispositivo de recolección que consistía en un palo largo, extensible y una bolsa de plástico adherida a un extremo. Una vez localizado el grupo antes de que se despertaran, se esperaba la primera orina de la mañana de cada hembra, se recogía la orina y se transfería del dispositivo de recolección a tubos de polipropileno plástico, etiquetándolos con el nombre de cada hembra, la fecha y la hora. Estos tubos se colocaron inmediatamente en un contenedor con bolsas de hielo. Al regresar del campo, las muestras de orina fueron almacenadas en el freezer (-20°C) (Raño, 2016; Raño et al., 2018). Se realizó una prueba de validación con muestras de orina humanas (ver Anexo 1).



Figura 4: Tiras Hemastix ® negativa vs. positiva.



Figura 5: Selección y análisis de las muestras de orinas con las tiras Hemastix®.

Detección de sangre con tiras Hemastix®

En los primates del Viejo Mundo en general, hay varios ejemplos de hembras que presentan cambios morfológicos durante el período peri-ovulatorio, mediante una tumescencia o hinchazón en la zona genital, además de un sangrado copioso (Zinner et al 2004). Esto sugiere que estos cambios morfológicos representan señales conspicuas que advertirían a los machos acerca del estado de receptividad sexual de la hembra (Raño, 2016).

Czekala y Pascale (2000) realizaron un estudio en tres hembras adultas de gorilas de las montañas (*Gorilla gorilla beringei*) donde determinaron el ciclo “menstrual” a través del uso de tiras Hemastix® a partir de muestras de orina.

Sin embargo los primates neotropicales no presentan estos cambios morfológicos ni un sangrado copioso, lo que la determinación del ciclo “menstrual” suele estar un poco más restringida. Para monos arañas (*Ateles geoffroyi*), Campbell y colaboradores (2011) informaron el uso de las tiras reactivas Hemastix® en muestras de orina de dos hembras adultas en cautiverio en el Zoológico de San Diego; las cuales dieron positivo para la detección de sangre, pero los autores llegaron a la conclusión que la visibilidad del sangrado menstrual en los monos araña varía entre las hembras y dentro de ellas y, por lo tanto, no proporciona un indicador confiable del estado reproductivo.

Otra especie de primate neotropical donde ha sido observada la presencia de sangre durante la fase final del ciclo ovulatorio, fue en monos titis de vientre rojo (*Callicebus moloch*) en cautiverio

(Valeggia, pers. com.), quien también utilizó las tiras reactivas Hemastix® para la detección de sangre a partir de muestras de orinas.

¿Que implica evolutivamente esto para los primates del Nuevo Mundo? Que los machos no pueden percibir el *timing* de ovulación de las hembras y eso se ve reflejado en la implementación de estrategias sexuales a la hora de copular.

Descripción del análisis de Redes Sociales (ARS)

El análisis de redes sociales (ARS), es una herramienta analítica que proporciona un mapa visual de las interacciones presentes (por ejemplo, sexuales, agonísticas, y cooperativas) entre los individuos en una población o grupo, así como métricas que describen la estructura de la red y los patrones subyacentes de las relaciones formadas por los individuos en la misma (Cárdenas Ortega, 2019). El ARS también da una información más sutil que puede no ser obvia al explorar los números en una hoja de cálculo solamente (Brent et al., 2011).

Varios estudios sugieren que en casi todas las especies sociales (Sueur et al., 2011) y especialmente en primates no-humanos, los individuos tienden a vincularse de forma no aleatoria (Cárdenas Ortega, 2019) como, por ejemplo, ha sido reportado para *Macaca fuscata* (Koyama, 2003), *Papio cynocephalus* (Silk et al., 2004), *Alouatta palliata* (Bezanson et al., 2008), *Ateles geoffroyi* (Ramos-Fernández et al., 2009). Por esto, dichas interacciones heterogéneas dependen de atributos individuales como ser rango, la edad, el sexo o hasta el parentesco, al ser buenos predictores en la formación de comportamientos afiliativos, sexuales y cooperativos caracterizados por frecuentes interacciones de proximidad espacial (Kappeler & van Schaik, 2002; Sueur & Pelé, 2015; Cárdenas Ortega, 2019). Dentro de las unidades sociales, estos atributos a menudo influyen en la formación de subgrupos, así como en la selección de vínculos (Silk et al., 2003; Silk et al., 2010), además de intervenir en la posición social que algunos individuos ocupan dentro del grupo dependiendo de la medida en que estos participan en su entorno social (individuos centrales o periféricos), de esta manera, por ejemplo, los individuos más centrales están más interconectados en la red (Cárdenas Ortega, 2019). Por lo tanto, las posiciones sociales de los individuos pueden variar desproporcionadamente en los grupos, ya sea porque algunos reciben una mejor preparación en la adquisición de habilidades sociales y cognitivas (a partir de actividades de aprendizaje como el juego) o por contener mayor información social que mejora su desempeño a través de la experiencia (conocimiento del territorio), entre otras, ofreciendo de esta manera diferentes implicaciones en la dinámica grupal, en el éxito reproductivo y en las tasas de supervivencia de los animales (Brent et al., 2011; Sueur et al., 2011; Madden et al., 2011, Cárdenas Ortega, 2019).

En un estudio realizado por Ramos-Fernández et al. (2009) con monos arañas (*Ateles belzebuth*) en estado silvestre donde analizaron las redes sociales anuales durante 6 años, informaron que los índices de asociación hembra-macho son más altos, pero menos selectivos que la asociación macho-hembra. Las hembras formaron grupos estrechamente vinculados que se mantuvieron estables a lo largo

del tiempo con la excepción de las hembras inmigrantes, que mostraron poca asociación. A su vez, estos autores, indicaron que la centralidad era mayor para las hembras que para los machos, y que la fuerza de asociación para las hembras era mayor que la de los machos. Sin embargo, las asociaciones pueden cambiar estacionalmente (Shimooka, 2003), y el estado reproductivo de una hembra puede cambiar a lo largo de un año, pasando de estar ciclante a preñada, o lactante, lo que puede afectar sus patrones de asociación (Shimooka, 2015). En los chimpancés (*Pan spp.*), se ha demostrado que el estado reproductivo afecta a los patrones de asociación, y que el número de hembras en estado de estro influye en el tamaño de los grupos (Hashimoto 2001).

TABLA 2. Definiciones para el estudio de ARS, adaptadas a partir Sueur et al., 2011; Brent et al., 2011; Borgatti et al., 2013

Parámetro	Definición
Densidad	Mide el número de lazos existentes en relación con el número de lazos posibles que están realmente presentes en el grupo.
Coefficiente de agrupamiento	Describe en qué medida y cuán importante es la red, además mide el grado en que los individuos se encuentran conectados o agrupados en el espacio.
Centralización de la red	Indica el grado en el que las interacciones sociales se centran en individuos particulares y proporciona una buena estimación de la distribución de las interacciones sociales a través de la red.
Centralidad de grado	La cual es una estadística que hace referencia a cuantas conexiones directas tiene un individuo con los demás.
Centralidad eigenvector	Proporciona información de que tan central es un individuo para la red, ya sea por estar fuertemente vinculado a muchos otros o por estar directamente vinculado a individuos altamente centrales.
Fuerza	Es un recuento directo de la cantidad de veces que un par de nodos se ven juntos.

Análisis de Redes

Para la obtención de la información de las redes y los gráficos se compilaron los datos comportamentales que fueron registrados en hembras adultas (N=3) y subadultas (N=2), así como también los datos que fueron consignados en los machos (N=4) de ambos grupos de estudio (Raño, 2016). Luego se construyeron matrices de proximidad ponderada y no dirigida que explicaron la frecuencia de las interacciones, cuantifican quién interactuó con quién y con qué frecuencia (Hanneman et al. 2005; Sueur et al. 2011). Se incluyeron rangos de cercanía entre los dos individuos a $\leq 1,5$ m. Se construyeron y compararon un total de cuatro redes de proximidad, dos por cada grupo de estudio: para el grupo **Sena** se construyeron dos redes, una para el estado reproductivo lactante y otra para el estado reproductivo preñada y para el grupo **Tacuareal** se construyeron dos redes, una para el estado reproductivo ciclante y una para el estado reproductivo preñada. Para la realización de estas redes se tomaron en cuenta comportamientos (cópula, acicalamiento, inspección de genitales, tongue flicking, KISS) que requieren una estrecha relación de proximidad entre los individuos involucrados.

Posteriormente se procedió a realizar y analizar los cálculos y métricas propias del ARS por medio del software UCINET (Borgatti et al., 2002) y la visualización de las interacciones por el paquete NetDraw.

Análisis Estadísticos

Para el análisis de redes sociales se utilizaron datos de comportamiento de scan (Raño, 2016) donde se calcularon distintos índices. Se prestó principal atención en el índice “fuerza de asociación de las hembras” que corresponde a cuantificar las veces que se relacionan los diferentes individuos, en este caso, se midió la fuerza de asociación de las hembras hacia los machos centrales.

Mediante Modelos Lineales Generalizados Mixtos (GLMM) se exploró si la fuerza de asociación con los machos adultos dada por el análisis de redes sociales (variable respuesta: VR), depende de las siguientes variables explicativas: Estado reproductivo de la hembra (ER) y jerarquía del macho. Como efectos aleatorios se consideró a la identidad de la hembra anidado en el grupo al que pertenece. Para ello se utilizó la función “lmer” del paquete lme4 (Bates et al., 2015). El ajuste de los modelos se evaluó utilizando test de razón de máxima verosimilitud (LRT), para ello comparamos modelos con variaciones en un efecto fijo (Bolker *et al.*, 2009).

La distribución de probabilidad de la variable respuesta se verificó gráficamente mediante qq-plot de valores empíricos vs. teóricos y gráfico de frecuencias acumuladas de valores empíricos vs. teóricos (Bolker et. al, 2009). De esta manera se observó que la variable respuesta corresponde a una distribución normal. La no-correlación entre efectos fijos y la homogeneidad de residuos también fue verificada gráficamente (qq-plot y gráfico de efectos fijos versus residuos). Todos los análisis estadísticos fueron realizados con R a través de la plataforma R-studio, versión 3.2.1 (R Core Team, 2016). La significancia estadística fue fijada en 0.05 para todas las interpretaciones.

RESULTADOS

Análisis de presencia/ausencia de sangre en orina

Se analizaron 110 muestras de orina correspondientes a cinco hembras adultas pertenecientes a dos grupos (**Sena** y **Tacuara**). Donde se obtuvieron dos resultados positivos para presencia de sangre correspondientes a Inés, del grupo **Sena** (muestra relacionada con una fecha donde la hembra atravesaba un post-parto), lo cual es esperable que hayan quedado trazas de sangre en la vulva y la otra muestra positiva corresponde a Lori, del grupo **Tacuara** (muestra relacionada con el período fértil del ciclo ovulatorio y bajos valores de progesterona (PdG), metabolito de la progesterona) (Fig. 6). El resto de las muestras arrojaron resultados negativos.

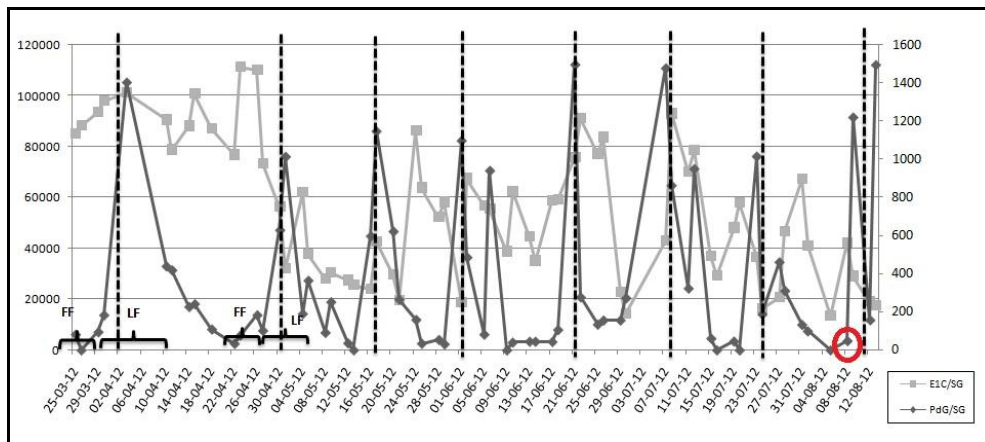


Figura 6: Perfil de hormonas sexuales de Lori, la curva gris claro: E1C (estradiol), la curva gris oscuro: PdG (progesterona). La muestra positiva para sangre (círculo rojo) corresponde al día 8/8/12, se puede observar que el valor de PdG de ese día era bajo y corresponde a la fase folicular (FF) del ciclo ovulatorio (Raño, 2016).

Análisis del comportamiento de los machos hacia las hembras

Para analizar estos comportamientos se informan los perfiles hormonales de 4 hembras pertenecientes a los grupos **Sena** y **Tacuara** en correlación con datos de comportamiento registrados *ad libitum* desplegados por los machos (para metodología y detalles de la construcción de estos gráficos ver Raño, 2016). Los resultados sugieren que los machos presentaron comportamiento de *sniffing behavior* (inspección de genitales) hacia las hembras ciclantes (N=57 cópulas, 56% con *sniffing*, 44% *sin sniffing*). Por lo tanto, es posible que puedan detectar el estado reproductivo mediante señales olfativas y feromonas liberadas por las hembras (Fig. 7).

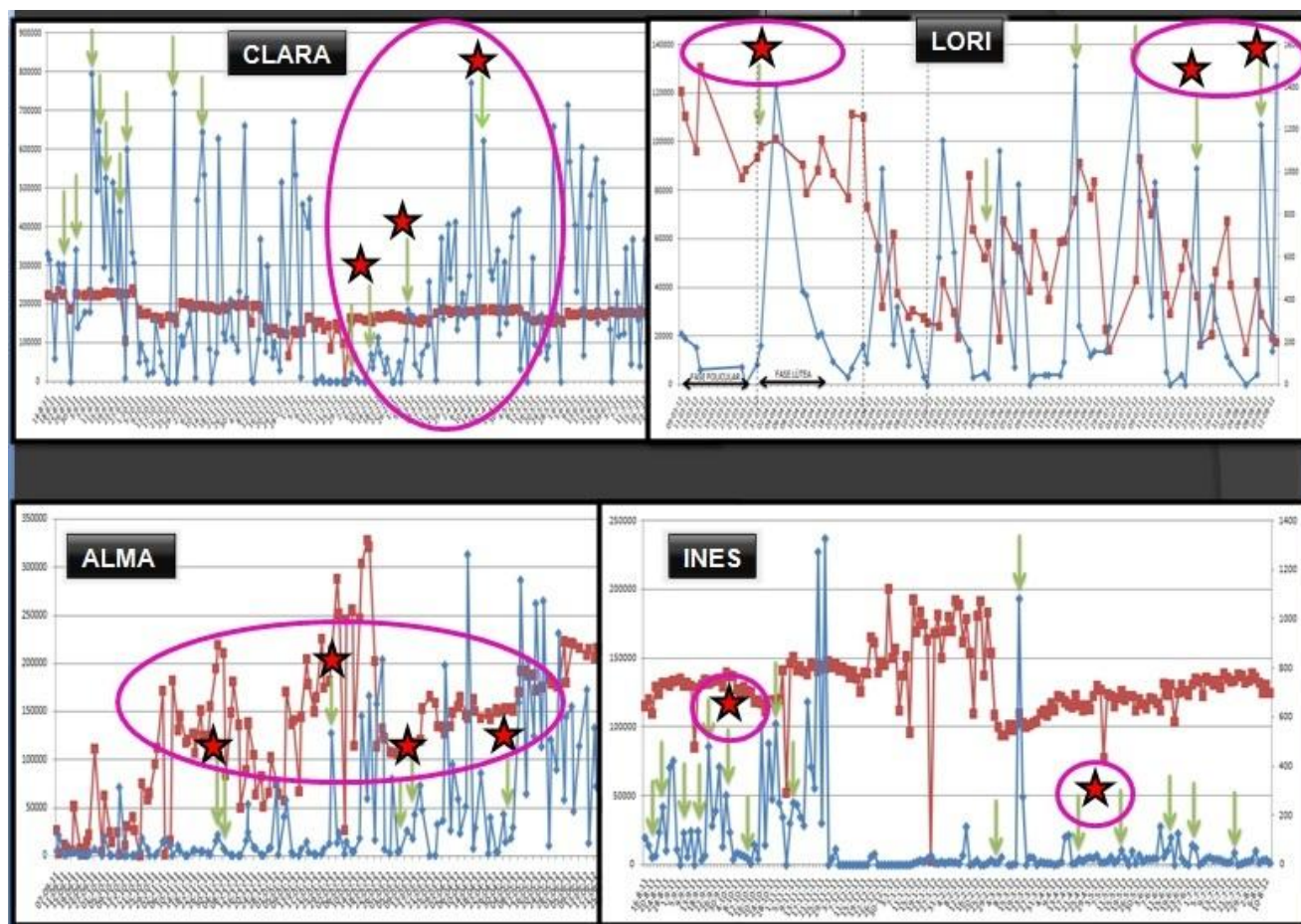


Figura 7. Se observan los perfiles de hormonas sexuales de las hembras, en el eje Y (izquierda): E1C (estradiol) y eje Y (derecha) PdG (progesterona) vs los días que se colectaron las muestras (eje X), con flechas verdes se indican los días que se observaron cópulas y con estrellas rojas los días que las cópulas fueron precedidas por el comportamiento de *sniffing* por parte de los machos (inspección de genitales).

Análisis de Redes Sociales

Se registraron un total de 5.160 hs de observación a través de la técnica de *scan o barrido* (Altmann, 1974) que fueron tomadas por Raño (2016), considerando a los dos grupos de estudio, de las cuales se extrajeron 957 hs correspondientes a 87 días de muestreo para esta tesina. Se obtuvieron 2.598 interacciones individuales totales, para el grupo **Sena** se registraron 993 interacciones y para el grupo **Tacuareal** 1.605 interacciones a partir de estas se crearon un total 4 redes de proximidad espacial ponderadas y no dirigidas.

Grupo Se - Estado reproductivo: Lactantes

La red de proximidad espacial del grupo **Sena** (Fig. 8) a partir de este gráfico, representa las interacciones de las hembras lactantes Inés y Violeta. Esta red de proximidad tuvo una densidad y

Trabajo Final de Graduación – FaCENA – UNNE

coeficiente de agrupamiento de 1, lo que nos indica que los individuos están organizados de manera compacta e integrada. Un índice de centralización de la red de 46%, lo que nos indica que las interacciones se centran en Inés y esto proporciona una buena estimación de la distribución de todas las interacciones en la red. Un ratio de componentes igual a 0 nos indica que todos los nodos están en un solo componente (Anexo 2, tabla B métricas).

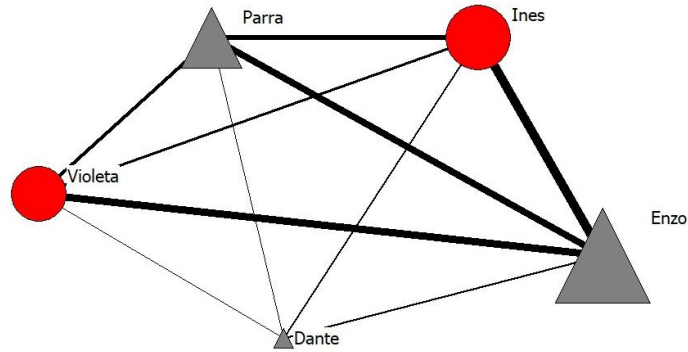


Figura 8: Todos los individuos interactuaron entre sí, sin embargo, las relaciones principales: Enzo-Inés, seguido de Enzo-Violeta y Enzo-Parra (predominan las relaciones Macho-Hembra). Los grosores de las líneas denotan la cantidad de interacciones entre los individuos, (Los machos se encuentran representados con triángulos grises y las hembras con círculos rojos).

Grupo Se estado reproductivo: Preñada

La red de proximidad espacial del grupo **Sena** (Fig. 9) a partir de este gráfico, representa las interacciones de la hembra preñada Inés. Esta red de proximidad tuvo una densidad y coeficiente de agrupamiento de 1, lo que nos indica que los individuos están organizados de manera compacta e integrada. Un índice de centralización de la red de 36% lo que nos indica que las interacciones se centran en Inés y esto proporciona una buena estimación de la distribución de todas las interacciones en la red. Un ratio de componentes igual a 0 nos indica que todos los nodos están en un solo componente (Anexo 3, tabla C métricas).

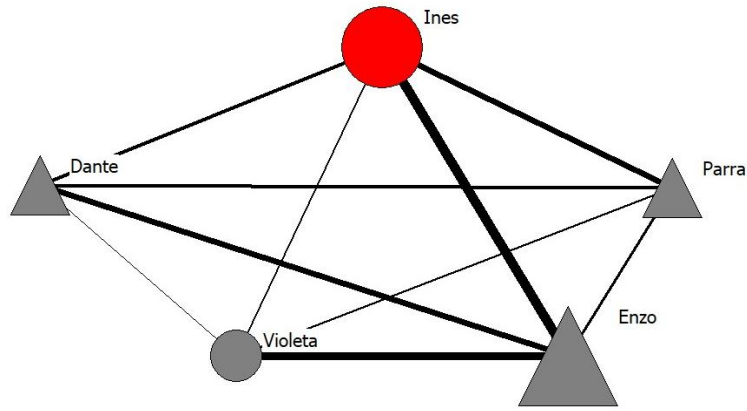


Figura 9: Todos los individuos interactuaron entre sí, sin embargo, las relaciones principales son: Enzo-Inés, seguido de Enzo-Violeta e Inés-Parra, Dante-Enzo en igual proporción (preferencia de relación Macho-Hembra).

Grupo Ta estado reproductivo: Ciclante

La red de proximidad espacial del grupo **Tacuara** (Fig. 10) a partir de este gráfico, representa las interacciones de las hembras ciclantes Alma, Lori y Clara. Esta red de proximidad tuvo una densidad 0.68 y coeficiente de agrupamiento de 1, lo que nos indica que los individuos están organizados de manera compacta e integrada. Un índice de centralización de la red de 44% lo que nos indica que las interacciones se centran en Lori, seguida de Clara y Alma y esto proporciona una buena estimación de la distribución de todas las interacciones en la red. Un ratio de componentes igual a 0.20 nos indica que todos los nodos están en un solo componente (Anexo 4, tabla D métricas).

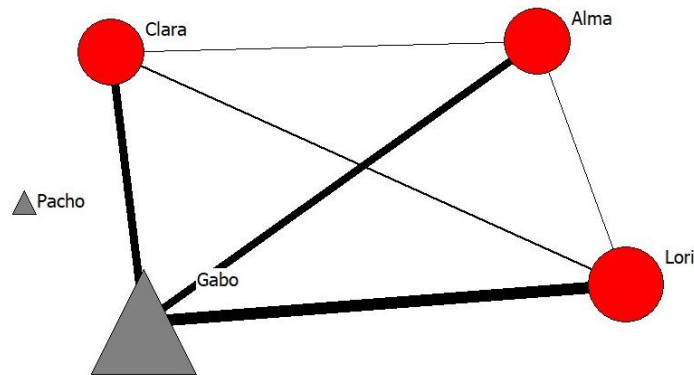


Figura 10: Las relaciones principales (al no tener Pacho interactuando con otro individuo) son: Gabo-Lori, Gabo-Alma y Gabo-Clara (preferencia de relación Macho-Hembra).

Grupo Ta estado reproductivo: Preñada

La red de proximidad espacial del grupo **Tacuara** (Fig. 11) a partir de este gráfico, se representa las interacciones de las hembras Preñadas Alma y Clara. Esta red de proximidad tuvo una densidad y

coeficiente de agrupamiento de 1, lo que nos indica que los individuos están organizados de manera compacta e integrada. Un índice de centralización de la red de 36% lo que nos indica que las interacciones se centran en Clara y esto proporciona una buena estimación de la distribución de todas las interacciones en la red. Un ratio de componentes igual a 0 nos indica que todos los nodos están en un solo componente (Anexo 5, tabla E métricas).

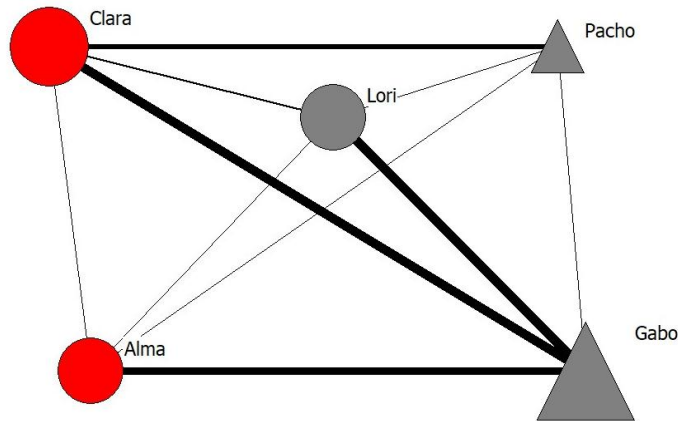


Figura 11: Todos los individuos interactuaron entre sí, sin embargo, las relaciones principales: Gabo-Clara y Lori-Gabo, seguido de Gabo-Alma. (Preferencia de relación Macho-Hembra)

Análisis estadísticos

Respecto a la relación entre las variables de fuerza de asociación de las hembras hacia los machos, se observa en el siguiente gráfico (Fig. 12) que la fuerza de asociación de las hembras hacia los machos es diferente para cada hembra. Cabe destacar que en el mismo grafico se aprecian a siete hembras dado que cuatro corresponden a **Tacuara** (Alma, Clara, Lori, Tita) y 3 corresponden a **Sena** (Inés, Violeta, Liza).

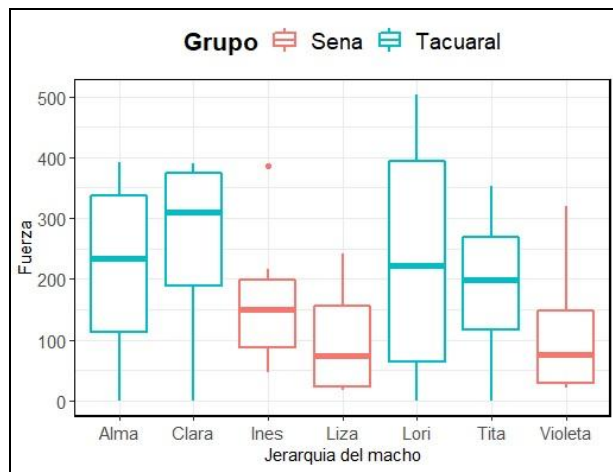


Figura 12. Fuerza de asociación de las hembras vs jerarquía de los machos.

Por otro lado, según los resultados obtenidos por los análisis de GLMM ninguna de las variables resultó estadísticamente significativas ($p > 0,5$), es decir, ni el estado reproductivo ni la jerarquía del macho tiene un peso en la fuerza de las relaciones entre los individuos (Fig. 13).

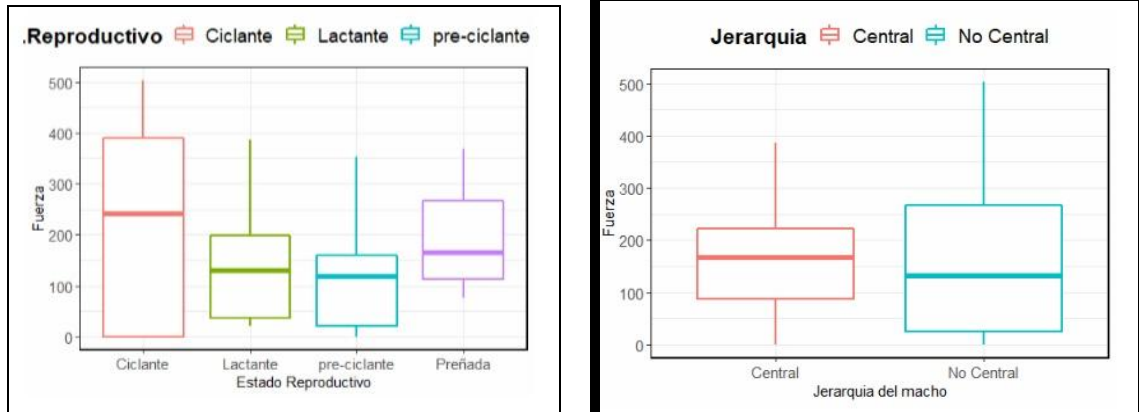


Figura 13. Fuerza de asociación vs estado reproductivo (izquierda) y Fuerza de asociación vs jerarquía del macho (derecha).

DISCUSIÓN

En este trabajo se evaluó el comportamiento socio-sexual de los machos de *Alouatta caraya* hacia hembras de diferentes estados reproductivos y su relación con el ciclo ovulatorio, en 2 grupos de *Alouatta caraya* que habitan en los alrededores del Parque Provincial San Cayetano, localizado en el noroeste de la Provincia de Corrientes, Argentina. Las hipótesis de esta tesina fueron abordadas mediante tres análisis: se evaluó la presencia/ausencia de sangre en muestras de orinas de las hembras adultas de los dos grupos de estudio, el comportamiento de los machos hacia las hembras en diferentes estados reproductivos y, por último, se realizó un análisis de redes sociales (ARS). Se analizaron 110 muestras de orina correspondientes a cinco hembras adultas, se obtuvieron dos resultados positivos para presencia de sangre correspondientes a una muestra colectada post-parto y a otra muestra colectada durante el período fértil del ciclo ovulatorio, mientras que el resto de las muestras arrojaron resultados negativos. Es esperable la presencia de sangre en orina de las hembras que resultaron positivas, dado que durante el post-parto quedan algunas gotas de sangre en la vulva; y durante el período fértil también es probable que haya gotas de sangre similares a los estudios reportados en cautiverio a través de raspados vaginales (Colillas y Coppo, 1978; Robinson y Goy, 1986; Kugelmeier, 2011). Sin embargo, a pesar del bajo número de muestras positivas estos resultados más los obtenidos en cautiverio ameritan la realización de un trabajo más intensivo en vida silvestre (mayor número de muestras, de grupos). Además, se sugiere explorar la potencial presencia de un órgano vomeronasal e identificación de feromonas en aulladores. No obstante, los resultados negativos (es decir, la falta de presencia de sangre en orina) son resultados también y refuerzan la falta de signos visibles al ojo humano.

En el análisis de redes sociales (ARS), se obtuvieron 2.598 interacciones individuales totales, a partir de las cuales se crearon un total de 4 redes de proximidad espacial en donde se tuvieron en cuenta estado reproductivo en el que se encontraban las hembras.

Muchas de las especies de primates neotropicales (incluyendo *A. caraya*) y de otros grupos presentan un ciclo ovulatorio oculto, es decir, no presentan cambios en los genitales durante el ciclo (Ziegler et al 1993; van Belle et al 2008). Por otro lado, las hembras de los aulladores negros y dorados tienen un leve sangrado genital (Colillas y Coppo, 1978; Kugelmeier, 2011).

Por otro lado, en varios taxones de primates los patrones de agrupación son muy flexibles y los individuos pueden formar subgrupos como una respuesta facultativa a las condiciones ecológicas y sociales locales o cambiantes (Kinzey y Cunningham, 1994). Por ejemplo, en monos aulladores de manto, monos araña y chimpancés, la formación de subgrupos se ha relacionado con cambios en la disponibilidad, densidad y distribución de los recursos alimentarios (Leighton y Leighton 1982, Symington 1988a, b, 1990, Chapman 1990a, 1990b, Chapman et al. 1995, Garber et al. 1999). En otras especies como los aulladores rojos (Crockett y Janson 2000), los aulladores negros (Brockett et al. 1999, Chapman y Pavelka 2005), el colobo blanco y negro (Chapman y Pavelka 2005) o los langures de Thomas (Steenbeck y van Schaik 2001) no se ha reportado subgrupos, sin embargo, se ha sugerido que las limitaciones sociales en forma de infanticidio o intolerancia intrasexual regulan el tamaño del grupo y lo

mantiene en estructuras más cohesivas. Por último, es probable que la capacidad de los individuos para actuar de manera cooperativa y forjar amistades basadas en el parentesco y/o la ventaja mutua de individuos no emparentados influya tanto en el costo como en los beneficios de formar un grupo social y su cohesividad en el tiempo (Cords, 1997; 2002; Silk, 2002; Silk et al., 2006a; 2006b; Chapais, 2006; Garber y Kowalewski, 2013). En este trabajo, los resultados de los análisis de redes de proximidad espacial sugieren que en general la estructura social de los grupos de *Alouatta caraya* en los fragmentos de bosque de nuestro sitio de estudio es estable y cohesiva, y no se evidencia formación de subgrupos. Aunque los aulladores suelen formar grupos cohesivos, en otras especies como *A. palliata*, *A. seniculus*, *A. belzebuth* y *A. caraya* (en islas del Río Parana) se ha informado de la formación de subgrupos (Bonvicino, 1989; Chapman, 1990; Jones, 1995; Bezanson et al., 2002; Bravo y Sallenave, 2003; Kowalewski, 2007). Por ejemplo, Bezanson et al. (2002) informan que en una tropa de 24-29 *A. palliata* en Nicaragua en proceso de fisión grupal, los subgrupos de 3-6 individuos eran comunes y generalmente incluían tanto machos adultos como hembras adultas. La cohesión grupal encontrada para nuestros grupos de estudio en áreas fragmentadas puede impactar directamente en la distribución espacial de la población e indirectamente afecta las relaciones sociales entre las diferentes clases de edad/sexo (Kowalewski 2007). Por lo tanto, se sugiere explorar las causas principales que impulsan la existencia de grupos de *Alouatta caraya* cohesivos en tierra firme y más fluidos en los sistemas de islas del Río Paraná, como así también las consecuencias de tal flexibilidad a largo plazo sobre las poblaciones de estudio.

La conectividad de las redes mostró elevados valores de densidad y de coeficiente de agrupamiento entre 0,65 a 1, revelando la existencia de diversos componentes que se encuentran conectados en la red. Estos resultados son similares a otras investigaciones como por ejemplo las informadas por Kasper y Voelkl (2009), quienes indicaron que los valores de densidad para 70 especies de primates fueron en promedio de 0,75 con intervalos entre (0,49-0,93) esto reflejaría que muchas especies de primates viven en ambientes estables y poco estresantes. De hecho, nuestros resultados reflejarían un ambiente social estable, mejorando los beneficios de la vida en grupo y por lo tanto redes más eficientes, en comparación con las redes de especies que viven en grupos sociales más grandes, menos tolerantes y/o limitadas por jerarquías (por ej. *M. fuscata*, *M. mulatta*) (Koyama, 2003; Sueur et al., 2011; Pasquaretta et al., 2014; Cárdenas Ortega, 2019). Los resultados obtenidos en esta investigación indican la existencia de una centralidad de ciertas hembras en cada grupo y esta centralidad no cambia, aunque varíe su estado reproductivo. Esto sugiere que las hembras tienen interacciones variables y que pueden deberse a diversas razones como evitar depredadores, o acceso a diferentes recursos. Las relaciones entre hembras y machos en los primates que viven en grupo son muy variables y polifacéticas, incluyendo tanto componentes de afiliación como de agresividad (Smuts, 1987). Se sabe muy poco sobre los patrones de las interacciones sociales y la calidad de las relaciones sociales entre hembras y machos (Palombit, 1999). No obstante, varios autores sostienen que las hembras y los machos pueden proporcionarse importantes beneficios mutuamente, por ejemplo, las hembras podrían beneficiarse de la vinculación con los machos que muestran una mayor detección, contra ataque de los depredadores (van Schaik y van Noordwijk, 1989). Además, debido a que el dimorfismo sexual en muchas especies de

primates permite a los machos desplazar a las hembras de los recursos discutibles (Smuts, 1987), entonces estas pueden desarrollar fuertes asociaciones sociales con los machos como una forma de aumentar sus posibilidades de acceso a los recursos alimentarios (Gomes y Boesch, 2009; Janson, 1984; Kuroda, 1984; Tiddi et al, 2011). Junto con los factores ecológicos, es probable que los factores sociales también influyan en las relaciones entre hembras y machos (Tiddi et al, 2011).

El modelo socio-ecológico, predice que en especies del género *Alouatta*, podemos esperar que las hembras formen estructuras donde ambos sexos dispersan y del tipo igualitarias donde las relaciones de dominancia diádica no son detectables (Sterck et al., 1997; Crockett y Janson, 2000). De acuerdo con el modelo, estas relaciones sociales igualitarias ocurren cuando se explotan recursos alimenticios distribuidos uniformemente y parches de alimentación lo suficientemente grandes como para acomodar a todos los miembros individuales del grupo (Koenig, 2002). En nuestro estudio se detectó que una hembra en cada grupo conservaba una centralidad con respecto al estado reproductivo en el que se encontraba.

Esta centralidad, puede ser asociada a la experiencia, a un acceso desigual a alimentos monopolizables, un alto grado de competencias por sitios reproductivos grupales o bien a una estructura de matrilineas sugeridas para este sitio (Oklander et al., 2007). Estos resultados demuestran que todavía resta explorar la existencia de relaciones sociales particulares entre hembras en muchas especies de primates no-humanos, las causas de estas, y sus consecuencias potenciales en la estructura social de los grupos y en relación con los machos.

CONCLUSIONES

Las principales conclusiones a las que se han arribado en este trabajo son:

- ✚ Es posible detectar sangre en las muestras de orinas de hembras de *Alouatta caraya* en estado silvestre.
- ✚ Los machos de *A. caraya* en estado silvestre podrían detectar el periodo fértil de las hembras mediante la exploración de sus genitales.
- ✚ Los machos de *A. caraya* cambian su comportamiento en función al periodo reproductivo de las hembras, es decir, fértil vs. no fértil.
- ✚ Las hembras fértiles o fuera de ese período del ciclo ovulatorio presentan la misma relación con el macho central, es decir, que las interacciones o cercanías al macho central no cambian, aunque cambie el estado reproductivo de las hembras.
- ✚ La estructura social de los monos aulladores negros y dorados es cohesiva y estable. Los individuos se encuentran conectados en las redes de proximidad con valores de densidad y de coeficiente de agrupación igual o cercana a 1.

REFERENCIAS

- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49(3): 227-266.
- Bezanson, M.; Garber, P.A.; Rutherford, J.; Cleveland, A. (2002). Patterns of subgrouping, social affiliation and social networks in Nicaraguan mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*). *American Journal of Physical Anthropology* 34: 44.
- Bezanson, M., Garber, P. A., Murphy, J. T., & Premo, L. S. (2008). Patterns of subgrouping and spatial affiliation in a community of mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*). *American Journal of Primatology*, 70(3), 282-293.
- Bolker, B. M.; M. E. Brooks; C. J., Clark; S. W. Geange; J. R. Poulsen; M. H. H. Stevens; J. S. S. White. (2009). Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in ecology & evolution*, 24(3): 127-135.
- Bonello, N.; Jasper, M. J. and Norman, R. J. (2004). Periovulatory expression of intercellular adhesion molecule-1 in the rat ovary. *Biol. Reprod.* 71:1384–1390.
- Bonvicino, C.R. (1989). Ecología e comportamiento de *Alouatta belzebul* (Primates: Cebidae) na mata Atlántica. *Revista Nordestina Biológica* 6: 149-179.
- Borgatti, S.P.; Everett, M.G. and Freeman, L.C. (2002). Ucinet 6 for Windows: Software for Social Network Analysis. Harvard, MA: Analytic Technologies.
- Borgatti, S. P., Everett, M. G., & Johnson, J. C. (2013). Analyzing social networks. London: SAGE Publications Ltd.
- Bravo, S.P. and Sallenave, A. (2003). Foraging behavior and activity patterns of *Alouatta caraya* in the northeastern Argentinean flooded forest. *International Journal of Primatology* 24(4): 825-846.
- Brent, L., Lehmann, J., & Ramos-Fernández. (2011). Social Network Analysis in the Study of Nonhuman Primates: A Historical Perspective. *American Journal of Primatology*, 73, 720-730.
- Brockett, R.C.; Horwich, R.H.; Jones, C.B. (1999). Disappearance of infants following male takeovers in the Belizean black howler monkey (*Alouatta pigra*). *Neotropical Primates* 7: 86–88.
- Brockman, H.J. (2001). The evolution of alternative strategies and tactics. *Advances in the Study of Behavior* 30: 1-51.
- Cabrera A. (1939). "Los monos de la Argentina." *Physis*, 16: 3-29.
- Campbell, C.J. (2000). Fur rubbing behavior in free-ranging black-handed spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in Panama. *Am J Primatol* 51: 205 – 208.
- Campbell, C. J., Shideler, S. E., Todd, H. E., & Lasley, B. L. (2001). Fecal analysis of ovarian cycles in female black-handed spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*, 54(2), 79-89.
- Campbell C.J.; Gibson K.N. (2008). Spider monkey reproduction and sexual behavior. En spider monkey: Behaviour, ecology and evolution of the genus *Ateles*. (Ed CJ Campbell), pp 266-287. Cambridge University Press, New York.

Trabajo Final de Graduación – FaCENA – UNNE

Campos F.; Manson J.H.; Perry S. (2007). UrineWashing and Sniffing in Wild White-faced Capuchins (*Cebus capucinus*): Testing Functional Hypotheses. *International Journal of Primatology*, Vol. 28, No. 1, DOI: 10.1007/s10764-006-9105-5.

Cárdenas-Ortega, M. S. (2019). Análisis estructural e importancia social del periodo juvenil del mono aullador negro y dorado (Primates: Atelidae) en el noreste de la provincia de corrientes-argentina. Tesis de Licenciatura, Manizales, Caldas, Colombia.

Cerda-Molina, A. L. C.; Ceballos, R. M. & Sánchez, V. D. (2000). Comunicación química en primates. *Salud Mental*, 23(6), 25-32.

Chapais, B. (2006). Kinship, copetence and cooperation in primates. In: Kappeler PM, van Schaik CP (eds.), *Cooperation in Primates and Humans: Mechanisms and Evolution*. SpringerVerlag, Berlin, Germany, pp. 47-64.

Chapman, C.A. (1990a). Association patterns of spider monkeys: the influence of ecology and sex on social organization. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 26: 409-414.

Chapman, C.A. (1990b). Ecological constraints on group size in three species of Neotropical primates. *Folia Primatologica*, 55(1), 1-9.

Chapman, C.A.; L. Lefebvre (1990). Manipulating foraging group size: Spider monkey food calls at fruiting trees. *Animal Behaviour* 39: 891-896.

Chapman, C.A.; Wrangham, R., Chapman, L.J. (1995). Ecological constraints on group size: An analysis of spider monkey and chimpanzee subgroups. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 36(1):59-70.

Chapman, C.A.; Pavelka M.S.M. (2005). Group size in folivorous primates: Ecological constraints and the possible influence of social factors. *Primates* 46: 1-9.

Clarke, P.M.R.; Henzi, S.P.; Barrett, L. (2009). Sexual conflict in chacma baboons, *Papio hamadryas ursinus*: absent males select for proactive females. *Animal Behaviour* 77:1217–1225.

Colillas O.; Coppo J. (1978). Breeding *Alouatta caraya* in Centro Argentino de Primates. In *Recent Advances in Primatology*, Vol. 2, Conservation (Chivers DJ, Lane-Petter W, eds.), pp 210–214. London, Academic Press.

Cords, M. (1997). Friendships, alliances, reciprocity and repair. In: Whiten A, Byrne RW (eds.), *Machiavellian Intelligence II: Extensions and Evaluations*. Cambridge Univ Press, Cambridge, UK, pp: 24-49.

Cords, M. (2002). Friendship among adult female blue monkeys (*Cercopithecus mitis*). *Behaviour* 139(2-3): 291-314.

Crockett, C.M. (1996). The relation between red howler monkey (*Alouatta seniculus*) troop size and population growth in two habitats. In: Norconk MA, Rosenberger AL, Garber PA (eds.), *Adaptive Radiations of Neotropical Primates*. Plenum Press, New York, pp. 489- 510 and 550-551.

Crockett, C.M.; Janson, C. (2000). Infanticide in red howlers: Female group size, male membership, and a possible link to folivory. In: van Schaik CP, Janson C (eds.), *Infanticide by Males and its Implications*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp. 75-98.

Trabajo Final de Graduación – FaCENA – UNNE

Croft, D. P.; Madden, J. R.; Franks, D. W., & James, R. (2011). Hypothesis testing in animal social networks. *Trends in Ecology and Evolution*, 26(10), 502-507.

Crook, J. H. (1970). Social organization and the environment: aspects of contemporary social ethology. *Animal Behaviour*.

Czekala, N., & Sicotte, P. (2000). Reproductive monitoring of free-ranging female mountain gorillas by urinary hormone analysis. *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*, 51(3), 209-215.

Darwin C. (1871). *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. Princeton University Press edition.

Di Fiore, A. & Rendall, D. (1994). Evolution of social organization: a reappraisal for primates by using phylogenetic methods. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 91(21), 9941-9945.

Di Fiore, A.; Link, A.; Stevenson, P.R. (2006). Scent Marking in Two Western Amazonian Populations of Woolly Monkeys (*Lagothrix lagotricha*). *American Journal of Primatology* 68:637–649.

Di Fiore A., Campbell C.J. (2007). The Atelines: variations in ecology, behavior, and social organization. Pp: 155 185 En: Campbell CJ, Fuentes A MacKinnon KC, Panger M, Bearder SK, (Eds). *Primates in perspective*. New York: Oxford Univ. Press.

Dixson, A.F. (1998). *Primate Sexuality: Comparative Studies of the Prosimians, Monkeys, Apes, and Human Beings*. Oxford: Oxford University Press.

Douglas Bates; Martin Maechler; Ben Bolker; Steve Walker. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48. doi:10.18637/jss.v067.i01.

Garber, P.A.; Pruetz, J.D.; Lavallee, A.C.; Lavallee, S.G. (1999). A preliminary study of mantled howling monkey (*Alouatta palliata*) ecology and conservation on Isla de Ometepe, Nicaragua. *Neotropical Primates* 7(4): 113-117.

Garber, P. A., & Kowalewski, M. K. (2011). Collective Action and Male Affiliation in Howler Monkeys (*Alouatta caraya*). In *Origins of altruism and cooperation* (pp. 145-165). Springer, New York, NY.

Garber, P. A., & Kowalewski, M. M. (2013). Male cooperation in Pitheciines: the reproductive costs and benefits to individuals of forming large multimale/multifemale groups. *Evolutionary biology and conservation of Titis, Sakis and Uacaris*. Cambridge University Press, Cambridge.

Gil-Burmann, C., Peláez, F., & Sánchez, S. (1997). Factores ecológicos y sistemas sociales de los primates. En: Peláez, F., & Veá, J. (1997). *Etología: Bases Biológicas de la Conducta Animal y Humana*. Piramide, 259-290

Gomes, C. M., & Boesch, C. (2009). Wild chimpanzees exchange meat for sex on a long-term basis. *PloS one*, 4(4), e5116.

Hanneman, R. a, Riddle, M., & Robert, a. (2005). Introduction to social network methods Table of contents Introduction to social network methods 1. Social network data.

Hardy S.B. (1977). Infanticide as a primate reproductive strategy. *Am Sci* 65:40–49.

Trabajo Final de Graduación – FaCENA – UNNE

Hashimoto, C., Furuichi, T., Tashiro, Y. (2001) What factors affect the size of chimpanzee parties in the Kalinzu Forest, Uganda? Examination of fruit abundance and number of estrous females. *Int J Primatol* 22:947–959.

Herrick, J.R.; Agoramoorthy, R.R.G. y Harder, J.D. (2000). Progesterona urinaria en monos aulladores rojos en libertad (*Alouatta seniculus*). Observaciones preliminares del ciclo estral y de la gestación. *American Journal of Primatology*, 51, 257 – 263.

Hinde, R. A. (1976). *Interactions, Relationships and Social Structure* Author (s): R. A. Hinde Published by: Royal Anthropological Institute of Great Britain and Ireland Stable URL.

Holzmann I, Agostini I, Di Bitetti M (2012). Roaring Behavior of Two Syntopic Howler Species (*Alouatta caraya* and *A. guariba clamitans*): Evidence Supports the Mate Defense Hypothesis. *Int J Primatol* 33:338–355.

Janson, C. H. (1984). Female choice and mating system of the brown capuchin monkey *Cebus apella* (Primates: Cebidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 65(3), 177-200.

Janson, C. (1992). Evolutionary ecology of primate social structure. In: Smith EA, Winterhalder B (eds.), *Evolutionary Ecology and Human Behavior*. De Gruyter, New York, pp. 95-130.

Jones, C.B. (1985). Reproductive patterns in mantled howler monkeys: estrus, mate choice and copulation. *Primates* 26:130– 142.

Jones, C.B.; Agoramoorthy G. (2003). Alternative reproductive behaviors in primates: towards general principles. In: Jones CB (ed.), *Sexual Selection and Reproductive Competition in Primates: New Perspectives and Directions*. *American Society of Primatologists*, Norman, OK, pp. 103-139.

Kappeler, P. M., & van Schaik, C. P. (2002). Evolution of Primate Social Systems. *Internacional Journal of Primatology*. 23, 707-740

Kasper, C., & Voelkl, B. (2009). A social network analysis of primate groups. *Primates*, 50(4), 343-356.

Kinzey WG, Cunningham EP (1994). Variability in platyrrhine social organization. *American Journal of Primatology* 34: 185-198.

Kowalewski, M.M. (2007). Patterns of affiliation and co-operation in howler monkeys: an alternative model to explain organization in non-human primates [dissertation]. Urbana (IL), University of Illinois. Available from: University Microfilms, Ann Arbor, 3290280.

Kowalewski, M.M.; Pavé, R., Fernandez, V.; Raño, M.; Zunino, G.E. (2019). Life-history traits and group dynamic in black and gold howler monkeys in flooded forests of Northern Argentina. *Primates in Flooded Forests: Ecology and Conservation* (K. Nowak, A. A. Barnett, & I. Matsuda, eds.). Cambridge University Press.

Kowalewski, M.M.; Garber P.A. (2010). Mating promiscuity and reproductive tactics in female black and gold howler monkeys (*Alouatta caraya*) inhabiting an island on the Parana River, Argentina. *American Journal of Primatology*, 72(8), 734- 748.

Kowalewski M.M., Zunino G.E. (2004). Birth seasonality in *Alouatta caraya* in Northern Argentina. *International Journal of Primatology*, 25(2), 383-400.

Trabajo Final de Graduación – FaCENA – UNNE

Koyoma, N. (2003). Matrilineal Cohesion and Social Networks in *Macaca fuscata*. *International Journal of Primatology*, 24, 797- 811.

Kugelmeier T, Do Valle R.D.R., Guimarães M.A.D.B.V., Muniz J.A.P.C., Monteiro F.O.B., de Oliveira C.A. (2011). Tracking the ovarian cycle in black-and-gold howlers (*Alouatta caraya*) by measuring fecal steroids and observing vaginal bleeding. *International Journal of Primatology* 32: 605–615.

Kuroda, S. (1984). Interaction over food among pygmy chimpanzees. In *The pygmy chimpanzee* (pp. 301-324). Springer, Boston, MA.

Leighton M, Leighton DR (1982). The relationship of size and feeding aggregate to size of food patch: Howler monkeys (*Alouatta palliata*) feeding in *Trichilia cipo* fruit trees on Barro Colorado Island. *Biotropica* 14: 81-90.

MacDonald E.A., Fernandez-Duque E., Evans S., Hagey L.R. (2008). Sex, age, and family differences in the chemical composition of owl monkey (*Aotus nancymaae*) subcaudal scent secretions. *American Journal of Primatology*, 70(1), 12-18.

Madden, J. R., Drewe, J. A., Pearce, G. P., & Clutton-Brock, T. H. (2011). The social network structure of a wild meerkat population: 3. Position of individuals within networks. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(10), 1857-1871.

Manson J.H. (2007). Mate choice. In: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M, Bearder SK, editors. *Primates in perspective*. New York: Oxford University Press. p 447–463.

Martin R.D. (2007). The Evolution of Human Reproduction: A Primatological Perspective. *Yearb Phys Anthropol* 50:59–84.

Oklander L.I. (2007). Estructura social y relaciones de parentesco en poblaciones silvestres de monos aulladores (*Alouatta caraya*) del noreste argentino. Ph. Dissertation, Universidad de Buenos Aires, Argentina.

Palombit, R. A., Cheney, D. L., & Seyfarth, R. M. (1999). Male grunts as mediators of social interaction with females in wild chacma baboons (*Papio cynocephalus ursinus*). *Behaviour*, 136(2), 221-242.

Pasquaretta, C., Levé, M., Claidière, N., van de Waal, E., Whiten, A., MacIntosh, A. J. J., Pelé, M., Bergstrom, M. L., Borgeaud, C., Brosnan, S., Crofoot, M. C., Fedigan, L.M., Fichtel, C., Hopper, L. M., Mareno, M. C., Petit, O., Schnoell, A. V., Polizzi di Sorrentino, E., Thierry, B., Tiddi, B., & Sueur, C. (2014). Social networks in primates: smart and tolerant species have more efficient networks. *Nature*, 1-8.

R Core Team. (2016). R: A language and environment for statistical computing. R for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL [http:// www.R-project.org/](http://www.R-project.org/).

Ramos-Fernández, G., Boyer, D., Aureli, F., & Vick, L. G. (2009). Association networks in spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(7), 999-1013.

Raño M. (2016). Estrategias reproductivas de las hembras de monos aulladores negros y dorados (*Alouatta caraya*) en el Noreste de Argentino. Tesis de Doctorado, Universidad de Buenos Aires.

Raño M., Valeggia C.R., Kowalewski M.M. (2018). Aged Black-and-Gold Howler Monkey Female (*Alouatta caraya*): A Sign of Reproductive Senescence. *Folia Primatol* 89:101–110

Trabajo Final de Graduación – FaCENA – UNNE

Robinson, J. A., & Goy, R. W. (1986) Steroid hormones and the ovarian cycle. In *Comparative primate biology: Reproduction and development*, Vol. 3 (pp. 63–91). New York: Alan R. Liss.

Rumiz D.I. (1990). *Alouatta caraya*: population density and demography in Northern Argentina. *American Journal of Primatology* 21: 279–294.

Scott, J. (2000). *Social network analysis: A handbook*. SAGE Publications.

Shimooka, Y. (2003). Seasonal variation in association patterns of wild spider monkeys (*Ateles belzebuth belzebuth*) at La Macarena, Colombia. *Primates*, 44(2), 83-90.

Shimooka, Y. (2015). Association networks and life history of female spider monkeys. In *Dispersing primate females* (pp. 23-43). Springer, Tokyo.

Silk, J.B. (2002). Using the 'F'-word in primatology. *Behaviour* 139(2-3): 421-446.

Silk, J. B., Alberts, S. C., & Altmann, J. (2003). Social Bonds of Female Baboons Enhance Infant Survival. *Science*, 302(5648), 1231-1234.

Silk, J. B., Alberts, S. C., & Altmann, J. (2004). Patterns of coalition formation by adult female baboons in Amboseli, Kenya. *Animal Behaviour*, 67(3), 573-582.

Silk, J.B.; Altmann, J.; Alberts, S.C. (2006a). Social relationships among adult female baboons (*Papio cynocephalus*). I. Variation in the strength of social bonds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61(2): 183-195.

Silk, J.B.; Alberts, S.C.; Altmann, J. (2006b). Social relationships among adult female baboons (*Papio cynocephalus*). II. Variation in the quality and stability of social bonds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61(2): 197-204.

Silk, J. B.; Beehner, J. C.; Bergman, T. J.; Crockford, C., Engh, A. L., Moscovice, L. R., Cheney, D. L. (2010). Female chacma baboons form strong, equitable, and enduring social bonds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64(11), 1733-1747.

Smuts, B. (1987). Sexual competition and mate choice. *Primate societies*.

Smuts B.B. y Smuts R.W. (1993). Male aggression and sexual coercion of females in nonhuman primates and other mammals: evidence and theoretical implications. *Advances in the Study of Behavior*, 22(1763), 60404-0.

Steenbeek, R.; van Schaik, C.P. (2001). Competition and group size in Thomas's langurs (*Presbytis thomasi*): The folivore paradox revisited. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49(2-3): 100-110.

Sterck, E.H.M. (1999). Variation in langur social organization in relation to the socioecological model, human habitat alteration, and phylogenetic constraints. *Primates* 40(1): 199-213.

Sterck, H. M., Watts, D. P., & van Schaik, C. P. (1997). The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41, 291-309.

Strier K.B., Ziegler T.E. (1997). Behavioral and endocrine characteristics of the reproductive cycle in wild muriqui monkeys, *Brachyteles arachnoides*. *Am. J. Primatol.* 42:299–310.

Strier, K.B; Ziegler, T.E. (1994). Insights into ovarian function in wild muriqui monkeys (*Brachyteles arachnoides*). *Am. J. Primatol.* 32:31–40.

Trabajo Final de Graduación – FaCENA – UNNE

Sueur, C., & Pelé, M. (2015). Social network and decision-making in primates: a report on Franco-Japanese research collaborations. *Primates*, 57(3), 327-332.

Sueur, C., Jacobs, A., Amblard, F., Petit, O., & King, A. J. (2011). How can social network analysis improve the study of primate behavior? *American Journal of Primatology*, 73(8), 703-719.

Sueur, C., Petit, O., De Marco, A., Jacobs, A., Watanabe, K., & Thierry, B. (2011). A comparative network analysis of social style in macaques. *Animal Behaviour*, 82, 845- 852.

Symington, M.M. (1988a) Demography, ranging patterns, and activity budgets of black spider monkeys (*Ateles paniscus chamek*) in the Manu National Park, Peru. *American Journal of Primatology* 15(1): 45-67.

Symington, M.M. (1988b). Food competition and foraging party size in the black spider monkey (*Ateles paniscus chamek*). *Behaviour* 105(1-2): 117-134.

Symington, M.M. (1990). Fission-fusion social organization in Ateles and Pan. *International Journal of Primatology* 11(1): 47-61.

Terborgh, J., & Janson, C. H. (1986). The socioecology of primate groups. *Annual review of ecology and systematics*, 111-136.

Thompson C.L., Whitten P.L., Norconk M.A. (2011). Can male white-faced saki monkeys (*Pithecia pithecia*) detect female reproductive state? *Behaviour* 148: 1313-1331.

Thompson, C.L. (2011). Sex, aggression, and affiliation: the social system of white-faced saki monkeys (*Pithecia pithecia*). — PhD thesis. Kent State University, Kent, OH.

Tiddi, B., Aureli, F., Schino, G., & Voelkl, B. (2011). Social relationships between adult females and the alpha male in wild tufted capuchin monkeys. *American Journal of Primatology*, 73(8), 812-820.

Trivers R.L. (1972). Parental investment and sexual selection. In: Campbell B (ed) *Sexual selection and the descent of man*. Aldine, Chicago, pp 136–179.

Van Belle S., Estrada A., Ziegler T.E., Strier K.B. (2008). Sexual Behavior across Ovarian Cycles in Wild Black Howler Monkeys (*Alouatta pigra*): Male Mate Guarding and Female Mate Choice. *Am J Primatol* 71:153–164.

Van Belle S., Estrada A., Ziegler T.E., Strier K.B. (2009). Sexual behavior across ovarian cycles in wild black howler monkeys (*Alouatta pigra*): male mate guarding and female mate choice. *American Journal of Primatology* 71: 153–164.

Van Belle S., Bicca-Marques J.C. (2015). Insights into reproductive strategies and sexual selection in howler monkeys. Kowalewski M.M., Garber P.A., Cortés-Ortiz L., Urbani B., Youlatos D. (editores). *Howler Monkeys, Behavior, Ecology and Conservation*. Pp:57-84.

Van Schaik, C. P., & van Noordwijk, M. A. (1989). The special role of male Cebus monkeys in predation avoidance and its effect on group composition. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 24(5), 265-276.

Van Schaik, C.P. (1989). The ecology of social relationships amongst female primates. In *Comparative Socioecology. The Behavioural Ecology of Humans and Other Mammals*, eds. V. Standen and R. A. Foley. Oxford, Blackwell Scientific Publications, pp. 195-218.

Trabajo Final de Graduación – FaCENA – UNNE

Van Schaik, C.P., Janson C.H. (2000). *Infanticide by Males and its Implications*. Cambridge Univ. Press, Cambridge. 126

Velázquez, A., & Aguilar, N. (2005). *Manual Introductorio al Análisis de Redes Sociales*. Medidas de Centralidad, 1-38.

Wallen, K. (2001). Sex and context: hormones and primate sexual motivation. *Hormones and behavior*, 40(2), 339-357.

Wrangham, RW (1987). La importancia de los simios africanos para la reconstrucción de la evolución social humana. La evolución del comportamiento humano: modelos de primates, 51-71. *Journal of the American Society of Primatologists*, 67(1), 159-174.

Yen, S.C., and Jaffe, R.B. (1978). *Reproductive Endocrinology: Physiology, Pathophysiology and Clinical Management*. Philadelphia: Saunders Company.

Zhang, P., Li, B. guo, Qi, X. guang, MacIntosh, A. J. J., & Watanabe, K. (2012). A ProximityBased Social Network of a Group of Sichuan Snub-Nosed Monkeys (*Rhinopithecus roxellana*). *International Journal of Primatology*, 33(5), 1081-1095.

Ziegler, T.E., Santos, C. V., Pissinatti, A., and Strier, K. B. (1997). Steroid excretion during the ovarian cycle in captive and wild muriquis, *Brachyteles arachnoides*. *Am. J. Primatol.* 42:311–321.

Ziegler T.E., Epple G., Snowdon C.T., Porter T.A., Belcher A.M., Kuderling I. (1993). Detection of the chemical signals of ovulation in the cotton-top tamarind (*Saguinus oedipus*). *Anim Behav* 45:313–322.

Ziegler T.E., Wittwer D.J. (2005). Fecal steroid research in the field and laboratory: Improved methods for storage, transport, processing and analysis. *Am J Primatol* 67:159 - 174.

Ziegler, T.E. (2007). Female sexual motivation during non-fertile periods: A primate phenomenon. *Hormones and Behavior* 51:1–2.

Ziegler TE, Strier KB, Van Belle S (2009). The reproductive ecology of South American Primates: ecological adaptations in ovulation and conception. In: Garber PA, Estrada A, Bicca-Marques JC, Heymann EW, Strier KB, editors. *South American primates: comparative perspectives in the study of behavior, ecology, and conservation*. New York: Springer. p 191–210.

Ziegler T.E. (2012). Social Effects via Olfactory Sensory Stimuli on Reproductive Function and Dysfunction in Cooperative Breeding Marmosets and Tamarins. *Am. Journal of Primatology* 00: 1–10.

Zinner, D. P., Nunn, C. L., van Schaik, C. P., & Kappeler, P. M. (2004). Sexual selection and exaggerated sexual swellings of female primates. *Sexual selection in primates: New and comparative perspectives*, 71-89.

Zunino G.E. (2004). Forest disturbance effects on a population of black-and-gold howler monkeys (*Alouatta caraya*) in northern Argentina. *ASP Bulletin* 28(3): 6-7.

ANEXOS

Anexo 1: Prueba de Validación

La prueba de validación se realizó con muestras de orinas de **hembras primates humanas** (N=3), en donde se evaluó la presencia de sangre tanto en muestras de orina frescas como en muestras de orina congeladas/descongeladas utilizando las tiras Hemastix®. Dos muestras fueron colectadas por fuera de los días de sangrado menstrual, una muestra durante la ovulación (día 13 aprox. del ciclo) y otra durante la fase pre-menstrual (día 23 del ciclo), y dos muestras durante los días de sangrado menstrual (primer y cuarto día del sangrado menstrual). Las mujeres vinculadas a la validación sabemos en qué parte del ciclo se encontraban diariamente porque cada una venía registrando su ciclo en una aplicación en el celular llamada “Clue” que es muy preciso en estimar fechas de ovulación, síndrome pre-menstrual, y menstrual.

Para las tres mujeres los resultados fueron positivos para el primer y cuarto día del sangrado menstrual, tanto en orina fresca como en orina congelada/descongelada y para la muestra colectada durante la fase de ovulación (día 13 o 14 del ciclo) el resultado fue negativo, lo mismo fue para la muestra tomada en la fase premenstrual (día 23 del ciclo). Cabe destacar que ambos resultados fueron iguales, tanto para orina fresca como para orina congelada/descongelada. Se asume que por su cercanía filogenética con los humanos la respuesta en hembras de *A. caraya* es similar a la respuesta de hembras humanas (Valeggia com pers.).

Tabla A: Elaborada con los resultados de la prueba de validación.

N°	Fecha	Día del ciclo	O. Fresca	O. Congelada
1	05/06/2019	13 (ovulación)	trace	trace
2	14/06/2019	22 (Premenstrual)	negativo	negativo
3	17/06/2019	1 (Menstruación)	large	large
4	19/06/2019	4 (Menstruación)	large	large
1	06/06/2019	23 Premenstrual	negativo	negativo
2	10/06/2019	1 (Menstruación)	large	large
3	13/06/2019	4 (Menstruación)	moderate	moderate
4	22/06/2019	13 (Ovulación)	negativo	negativo
1	14/08/19	15 (ovulacion)	negativo	negativo
2	22/08/2019	22 Premenstrual	negativo	negativo
3	29/08/2019	1 (Menstruacion)	large	large
4	01/09/2019	4 (Menstruacion)	trace	trace

Figura A: Muestra positiva para sangre (Izquierda) vs. Muestra negativa para sangre (Derecha)



Anexo 2: Tabla B: Métricas del grupo **Sena** - Estado reproductivo: Lactantes.

ID	Centralidad Grado	Centralidad Eigenvector
Enzo	1058	0.612
Inés	707	0.489
Parra	653	0.446
Violeta	579	0.414
Dante	179	0.126

Anexo 3: Tabla C: Métricas del grupo **Sena** – Estado reproductivo: Preñada.

ID	Centralidad Grado	Centralidad Eigenvector
Enzo	515	0.571
Inés	420	0.511
Dante	301	0.387
Parra	298	0.373
Violeta	260	0.351

Anexo 4: Tabla D: Métricas del grupo **Tacuaral** – Estado reproductivo: Ciclante

ID	Centralidad Grado	Centralidad Eigenvector
Gabo	1285	0.608
Lori	910	0.499
Clara	794	0.437
Alma	789	0.436
Pacho	0	0

Anexo 5: Tabla E: Métricas del grupo **Tacuaral** – Estado reproductivo: Preñado.

ID	Centralidad Grado	Centralidad Eigenvector
Gabo	1166	0.564
Clara	938	0.479
Alma	765	0.411
Lori	760	0.421
Pacho	611	0.326

EXPOSICIÓN SINTÉTICA DE LA LABOR DESARROLLADA

Durante el desarrollo del presente Trabajo Final de Graduación se analizaron 110 muestras de orinas pertenecientes a cinco hembras de monos aulladores negros y dorados (*Alouatta caraya*) se observaron datos de comportamiento y se elaboraron redes de proximidad espacial no ponderadas. El objetivo principal fue evaluar el rol de los machos con respecto a las hembras de monos aulladores negros y dorados (*Alouatta caraya*) en estado silvestre a lo largo de diferentes estadios reproductivos.

El trabajo incluyó las siguientes actividades:

- Revisión de material bibliográfico: Se analizó bibliografía clásica y actualizada sobre el tema.
- Prueba de validación: Consistió en medir la presencia/ausencia de sangre en muestras de orinas, las cuales se tomaron a lo largo del ciclo ovulatorio de tres hembras primates humanas.
- Análisis de muestras de orinas: Consistió en medir la presencia/ausencia de sangre en las muestras de orinas de cinco hembras primates no humanos (*Alouatta caraya*) en diferentes estados reproductivos, dicha medición se realizó a través de tiras Hemastix®.
- Análisis y construcción de las redes sociales: Se analizaron 2.598 interacciones individuales totales para construir cuatro redes de proximidad ponderada.
- Análisis de comportamiento de machos vs hembras en diferentes estados reproductivos.

Por otro lado, participé como Expositora en un Congreso Internacional: Gilles, D.R., M. Raño, V. Romero, B. Natalini, A. Godoy, M. Sánchez, R. Bay Joulia, F. Quijano, J. Fernández, M.M. Kowalewski. Centinelas en Acción: Un proyecto de integración y acción ciudadana para asegurar la conservación de dos especies de mamíferos silvestres en entornos urbanos del Nordeste Argentino. **Primer Congreso Paraguayo de Zoología**. Libro de Resúmenes 148, Asunción Paraguay.

Los resultados obtenidos serán publicados en revistas de ecología y comportamiento animal o de mastozoología. Por otra parte, se espera concretar la exposición del trabajo completo en reuniones científicas y congresos durante el próximo año.

OBSTÁCULOS Y DIFICULTADES EN EL DESARROLLO DEL PLAN

El presente Trabajo Final de Graduación pudo concluirse en su totalidad sin inconvenientes. Según lo previsto se concluyó con el procesamiento de las muestras, análisis de los resultados y finalmente la redacción del Trabajo Final.

EVALUACIÓN DE LA DIRECTORA

La alumna Débora Rocío Gilles, DNI: 37326531, ha dado cumplimiento a todas las actividades pautadas para su Trabajo Final de Graduación correspondiente a la Licenciatura en Ciencias Biológicas que fuera aprobada por Resolución N° 2521/19 con fecha del 03 de Octubre de 2019. Durante el desarrollo del trabajo titulado “Evaluación del comportamiento sociosexual de los machos de *Alouatta caraya* hacia hembras de diferentes estados reproductivos y su relación con el ciclo ovulatorio”, la alumna cumplimentó de manera responsable y eficiente todas las labores de investigación planteadas para el mismo: revisión bibliográfica, procesamiento de las muestras, procesamiento de los datos, presentación en congresos (Primer Congreso Paraguayo de Zoología) y el análisis estadístico de los datos. A lo largo de estas actividades demostró interés, compañerismo y compromiso desarrollando las tareas de manera meticulosa, prolija y respetuosa, con una gran disponibilidad al aprendizaje de todas las técnicas empleadas.



Dra. Mariana Raño

Directora

Estación Biológica Corrientes (CCT Nordeste)