

**UNIVERSIDAD NACIONAL DEL NORDESTE  
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES Y AGRIMENSURA**



**UNIVERSIDAD NACIONAL  
DEL NORDESTE**

Tesis presentada para optar al título de Doctora en Biología

**INFLUENCIA DE LA DISPONIBILIDAD DE ALIMENTO SOBRE EL PATRÓN  
DE INTERACCIONES SOCIALES DEL MONO AULLADOR NEGRO Y DORADO,  
(*Alouatta caraya*) EN UN BOSQUE FRAGMENTADO DEL NORESTE ARGENTINO**

Bióloga:  
**Claudia Carolina Ramírez Orjuela**

Director:  
**Dr. Martin Kowalewski**

Codirector:  
**Dra. Elsa Cabral**

Lugar de trabajo:  
**Estación Biológica Corrientes (EBCo-CONICET)**

**2017**



*A mis padres Manuel Alfredo y María Hermelinda,  
por su amor y ejemplo de vida.*

*A mi hijo Simón,  
por todo el amor que me inspira.*

*A mi esposo Norberto,  
por todo lo vivido.*

## AGRADECIMIENTOS

Son muchas las personas que me acompañaron a lo largo de estos años en la propuesta, desarrollo y culminación de esta meta personal y profesional. Sin embargo, además de su aporte académico me brindaron grandes enseñanzas que contribuyeron a mi crecimiento personal. Vivir en otro país que no sea el tuyo trae consigo un sentimiento de desarraigo, pero estas personas, cada una a su manera, siempre me hicieron sentir como en casa.

A mi esposo *Norberto Lanza* (Q.E.P.D) quien estuvo desde el comienzo en la realización de este sueño. Este logro implicó grandes esfuerzos para nuestra familia y le agradeceré por siempre su enorme disposición para compartirlos.

A mis padres, *Manuel Alfredo* y *María Hermelinda* por su amor y apoyo permanente, pero especialmente por su generosidad para alentarme a volar por mis sueños, donde quiera que ellos estén.

A mis directores *Martín Kowalewski* y *Elsa Cabral*, por su apoyo, paciencia y comprensión a lo largo de estos años.

A toda la familia *Fernández* y muy especialmente a *Giselda* (Guichi) por cuidar de mi hijo Simón y por hacerlo un miembro más de su familia mientras mamá estaba colectando los datos en campo.

A las Doctoras *Romina Pavé* y *Vanina Fernández* y *Mariana Raño* compañeras del Doctorado, con quienes compartí gratos momentos durante mi estadía en campo en la Ebco.

A todo el personal de la Estación Biológica Corrientes (Ebco), a *Teodoro Martínez* (Baroncho), *Matildo Martínez* (Ezequiel) y muy especialmente a *Ángel Ramón Martínez* (Chupali) y a *Ramón Romero* (Polo†), por todo su apoyo en campo y por estar siempre dispuestos a ayudar.

A mis asistentes de campo, *Carlos Andrés González*, *María Clara Díaz*, *Irazema Zacarías*, *Verónica Romero*, *Jan Engelmann*, *Karina Tajan*, *José Carlos Sánchez*, *Lucía Rodríguez* y *Marcos Nuñez* por trabajar con entusiasmo en cada jornada y por todos los momentos compartidos.

A la profesora *Alejandra Hernando* de la *Universidad Nacional del Nordeste*, (UNNE) por su apoyo en los primeros años del Doctorado, como codirectora del proyecto en el programa de becas de la Secretaría de Ciencia y Técnica de la Universidad Nacional del Nordeste.

Al Doctor *Juan José Neiff* por su enorme colaboración en el traslado de toda mi familia y equipo durante la fase de campo del Doctorado.

A la Doctora *Alicia Poi* por su enorme colaboración y oportunos consejos en todos estos años del Doctorado.

A las Doctoras *Norma Meichtry* y *Liliana Ramírez* por su acompañamiento en todas las etapas del Doctorado. Este tiempo trajo consigo su valiosa amistad.

A los Doctores *Alexis Cerezo* y *Laura Elena Puhl* por su disposición y colaboración en la asesoría estadística de la investigación.

A mis hermanos y amigos del alma, *María Teresa*, *César Augusto*, *Luis Alejandro* y *Sergio Alfredo* por compartir este anhelo aún desde la distancia.

A mis amigas *Eliana Mary*, *María Nieves Alabarce*, *Natalia Ceresoli* y *Marisa Censabella* por sus palabras de aliento en momentos críticos de la realización de este trabajo.

A mi amigo *Hernando Orozco* por su apoyo en la edición del documento final, pero especialmente por su invaluable amistad.

Esta investigación fue posible gracias al apoyo económico de la *Secretaría de Ciencia y Técnica de la Universidad Nacional del Nordeste* y al subsidio de *Rufford Small Grants* (Referencia 26-11-07). El equipo de campo fue obtenido a través de *Idea Wild* (Proyecto número 2331).

## **TABLA DE CONTENIDO**

<b>RESUMEN .....</b>	<b>11</b>
<b>ABSTRACT.....</b>	<b>12</b>
<b>1. Evolución de los sistemas sociales en primates.....</b>	<b>14</b>
1.1. Introducción .....	14
1.1.1. Nuevas aproximaciones para el estudio de la sociabilidad en primates .....	17
1.1.2. Variación en la disponibilidad de alimento en ambientes fragmentados sobre el patrón de las interacciones sociales en monos aulladores .....	21
1.1.3. El género <i>Alouatta</i> .....	27
1.1.4. La especie <i>Alouatta caraya</i> .....	28
1.2. Objetivo General .....	35
1.3. Objetivos Específicos .....	35
1.4. Hipótesis (H) y Predicciones (P) .....	35
<b>2. Ecología alimenticia del mono aullador negro y dorado en un bosque fragmentado del nordeste argentino .....</b>	<b>38</b>
2.1. Introducción .....	38
2.2. Métodos .....	40
2.2.1. Sitio de Estudio. Localización geográfica.....	40
2.2.2. Composición de los grupos de estudio .....	40
2.3. Estudios de vegetación.....	44
2.3.1. Caracterización del área de estudio .....	44
2.3.2. Fenología.....	47
2.3.3. Diversidad de la dieta .....	48
2.3.4. Preferencias alimenticias .....	49
2.4. Registros comportamentales .....	49
2.4.1. Obtención de datos.....	49
2.5. Análisis de datos.....	52
2.6. Resultados.....	53
2.6.1. Temperatura y Precipitación.....	53
2.6.2. Patrones temporales de disponibilidad de alimento .....	53
2.6.3. Variaciones en la disponibilidad de alimento .....	55
2.6.4. Composición florística .....	56
2.6.5. Composición de la dieta.....	58
2.6.6. Patrones de distribución de las 10 especies más importantes en la dieta del mono aullador .....	60

2.6.7.	Variación en el consumo de alimento y su relación con la disponibilidad de las diferentes categorías alimenticias .....	61
2.6.8.	Preferencia alimenticia .....	64
2.7.	Discusión .....	65
2.7.1.	Patrones temporales de disponibilidad de alimento .....	65
2.8.	Composición de la dieta.....	67
2.8.1.	Categorías alimenticias .....	67
2.9.	Diversidad de la dieta y forma de crecimiento .....	68
2.10.	Conclusiones.....	70
<b>3.</b>	<b>Dinámica de las interacciones sociales del mono aullador negro <i>Alouatta caraya</i> en un bosque fragmentado del nordeste argentino .....</b>	<b>71</b>
3.1.	Introducción.....	71
3.1.1.	Nuevos enfoques de sociabilidad entre primates: Rol de interacciones afiliativas y agonísticas .....	71
3.2.	Fragmentación e Interacciones Sociales.....	72
3.2.1.	Factores Ecologicos .....	72
3.2.2.	Factores sociales: Flexibilidad comportamental de primates en bosques fragmentados.....	73
3.2.3.	Análisis Estadístico .....	77
3.3.	Resultados.....	78
3.3.1.	Presupuesto de actividad.....	78
3.3.2.	Presupuesto de actividad en períodos de alta y baja disponibilidad de alimento	80
3.3.3.	Dinámica de las interacciones sociales .....	81
3.4.	Discusión .....	92
3.4.1.	Presupuesto de Actividad .....	92
3.4.2.	Dinámica de las interacciones sociales .....	93
3.4.3.	Asociación entre la tasa de interacciones agonísticas y afiliativas con la variación en la disponibilidad de alimento .....	96
3.4.4.	Otros factores influyentes en la sociabilidad de los primates .....	101
	El acicalamiento y su incidencia en la estabilidad grupal.....	101
3.5.	Conclusiones .....	102
<b>4.</b>	<b>Conclusiones generales.....</b>	<b>104</b>
4.1.	Introducción.....	104
4.1.1.	Principales conclusiones .....	106

4.1.2. Sociabilidad en ambientes desconectados: Nuevos enfoques de investigación	109
<b>5. Tareas e iniciativas para la conservación de <i>Alouatta caraya</i></b>	<b>110</b>
5.1. Impedir que desaparezcan los fragmentos más pequeños y controlar la tala selectiva	111
5.2. Hacer un seguimiento del uso de la matriz y de las dinámicas de ocupación y extinción de fragmentos que están sucediendo en la zona	112
5.3. Aumentar la calidad de los fragmentos remanentes	113
5.4. Elaborar estrategias de conservación a escala regional	113
<b>6. Referencias Bibliográficas</b>	<b>115</b>
<b>7. Anexos</b>	<b>139</b>

## LISTA DE TABLAS

Tabla 1-1. Algunas predicciones puestas a prueba en estudios de fragmentación en monos aulladores ( <i>Alouatta</i> sp.)	23
Tabla 1-2. Presupuestos de actividad para especies de monos aulladores que viven en bosques fragmentados.	25
Tabla 1-3. Porcentaje de tiempo que los monos aulladores dedican al consumo de las diferentes categorías alimenticias en bosques continuos y fragmentados. Hj: Hoja joven, Hm: Hoja madura	32
Tabla 2-1. Composición de los grupos de estudio.	41
Tabla 2-2. Características de los tres grupos de fragmentos de bosque.	43
Tabla 2-3. Número de parcelas (NP), número de árboles y arbustos (NARAB), número de plantas trepadoras (PT), número de individuos muertos (IM), tamaño del área de acción (AA) y porcentaje del área de acción (AA) muestreado entre enero y diciembre del 2009. CV: Corral Viejo. HN: Hembra Negra. LH: La Huerta.	44
Tabla 2-4. Número de árboles y arbustos con presencia de plantas trepadoras	48
Tabla 2-5. Número de días completos (N) y horas totales de observación.	50
Tabla 2-6. Índice de valor de importancia (IVI) de los árboles y arbustos.	57
Tabla 3-1. Datos sobre interacciones afiliativas en especies de aulladores.	95

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1-1. Organización social de los primates y factores ecológicos externos. Adaptado de van Schaik y van Hooff 1983 .....	15
Figura 1-2. Individuos del mono aullador negro y dorado. Macho subadulto (izq); hembra juvenil (der). .....	29
Figura 2-1. Ubicación de los grupos de estudio .....	42
Figura 2-2. Régimen de precipitaciones y temperatura del área de estudio.....	53
Figura 2-3. Índice fenológico mensual de categorías alimenticias en árboles y arbustos. ...	54
Figura 2-4. Índice fenológico mensual de categorías alimenticias en plantas trepadoras ...	55
Figura 2-5. Variación total en la disponibilidad de alimento .....	55
Figura 2-6. Valores mensuales del índice de diversidad ( $H'$ ) y distancia promedio mensual. ....	59
Figura 2-7. Variación mensual de la relación entre el tiempo invertido en la alimentación y su disponibilidad.....	62
Figura 2-8. Tiempo promedio dedicado al consumo de alimento en la época de alta y baja disponibilidad. ....	63
Figura 2-9. Tiempo promedio dedicado al alimento proveniente de árboles, arbustos y plantas trepadoras durante las épocas de alta y baja disponibilidad. ....	64
Figura 2-10. Número de especies nuevas en los registros mensuales en la dieta de los grupos de estudio. ....	69
Figura 3-1. Presupuesto de actividad total .....	79
Figura 3-2. Presupuesto de actividad en los tres grupos de estudio.....	80
Figura 3-3. Diferencias estacionales en el tiempo promedio dedicado a cada actividad.....	81
Figura 3-4. Porcentaje de tiempo dedicado a las interacciones sociales .....	82
Figura 3-5. Tiempo promedio dedicado a las interacciones sociales.....	82
Figura 3-6. Tasa de interacciones afiliativas en función de la disponibilidad mensual de alimento.....	83
Figura 3-7. Frecuencia de acicalamiento en función de la disponibilidad mensual de alimento .....	84
Figura 3-8. Distribución de acicalamiento dado y recibido a través de las categorías de edad y sexo.....	85
Figura 3-9. Distribución de las interacciones agonísticas a través de los contextos. ....	86
Figura 3-10. Frecuencia de interacciones agonísticas en función del índice de disponibilidad mensual de alimento .....	87

Figura 3-11. Porcentaje del tiempo invertido en interacciones afiliativas por períodos de disponibilidad de alimento.....	88
Figura 3-12. Porcentaje del tiempo invertido en interacciones agonísticas por períodos de disponibilidad de alimento.....	89
Figura 3-13. Relación entre <i>Tasa de Interacciones Afiliativas</i> con los índices de disponibilidad mensual de: <i>hojas jóvenes</i> ; de <i>frutos</i> y de <i>hoja madura</i> . ....	90
Figura 3-14. Relación entre <i>Tasa de Interacciones Agonísticas</i> con los índices de disponibilidad mensual de: <i>hojas jóvenes</i> ; de <i>frutos</i> y de <i>hoja madura</i> . ....	91

## LISTA DE ANEXOS

Anexo 7-1. Especies vegetales relevadas en los tres sitios de estudio entre diciembre 2009 y enero 2010 .....	139
Anexo 7-2. Lista de especies consumidas por los tres grupos de estudio durante enero a diciembre de 2009. Se detallan las especies, familias, hábitos, partes consumidas y porcentaje de tiempo de alimentación para cada una de las especies. ....	140
Anexo 7-3. Tiempo invertido a las interacciones sociales por período de alta y baja disponibilidad de alimento para cada grupo de estudio. ....	143
Anexo 7-4. Índices mensuales de Ivlev para el porcentaje diario de consumo de cada estructura (basado en tiempo de observación) de cada una de las especies evaluadas. Este índice varía entre -1 (evitado) a 1 (altamente seleccionado) .....	141



## RESUMEN

Este trabajo doctoral evaluó algunos aspectos de la sociabilidad de una especie de primate en función de la variación de la disponibilidad de alimento. Específicamente se analizó los cambios en los patrones de comportamiento social del mono aullador negro y dorado (*Alouatta caraya*) en respuesta a las variaciones en la disponibilidad del alimento de tres grupos de monos presentes en bosques fragmentados y con composiciones florísticas similares. Este trabajo puso a prueba una hipótesis que propone que la disponibilidad de alimentos es un factor regulador importante de las interacciones sociales. Según esta hipótesis, se espera que las interacciones afiliativas ocurran con mayor frecuencia en el período de alta disponibilidad de hoja joven y fruto, mientras que las interacciones agonísticas ocurrirán con mayor frecuencia durante el período de baja disponibilidad de estos recursos. Durante 12 meses (enero - diciembre del 2009) se estudió el comportamiento alimenticio y social de 10 individuos adultos, 5 subadultos y 9 juveniles en los bosques fragmentados de San Cayetano, Corrientes (27°32'S - 58°39'O). Las observaciones consistieron en muestreos continuos sobre un animal focal por rotación al azar, registrándose durante una hora su comportamiento. Paralelo a estas observaciones se recolectó información fenológica de los principales árboles y plantas trepadoras que fueron consumidas por los monos. Con respecto a la variación en la disponibilidad de alimento se registró una estacionalidad en la producción de hojas jóvenes y frutos que sirvió para agrupar en periodos de alta (enero-marzo) y baja disponibilidad (junio- agosto) de alimento. Los monos invirtieron el mayor porcentaje del tiempo a las interacciones afiliativas (74%), seguido de las interacciones agonísticas (23.4%), encuentros intergrupales (2.2%) y cópulas (0.4%). La principal conclusión de esta tesis es que la cantidad de frutos, así como de hojas jóvenes y maduras en la dieta, no tuvo un efecto significativo en la tasa de interacciones agonísticas. De igual modo, el incremento en la cantidad de hojas jóvenes no tuvo ningún efecto sobre la tasa de interacciones afiliativas. Sin embargo se obtuvieron asociaciones negativas con la cantidad de frutos y hojas maduras. Estos resultados sugieren que la ocurrencia y frecuencia de comportamientos afiliativos y agonísticos en el mono aullador negro y dorado que habita los bosques fragmentados de San Cayetano, están motivados por causas distintas a la disponibilidad de alimento de alta calidad (hojas jóvenes y frutos). La ocurrencia y frecuencia de las interacciones afiliativas puede estar influenciada por la suma de factores como el tamaño y composición del grupo, así como con las conductas comportamentales después de los movimientos interfragmentos.

## ABSTRACT

This research evaluated some aspects of the sociability of a species of primates in relation to food availability. Specifically, it analyzes the changes in social behavior in black and gold howler (*Alouatta caraya*) in response to variations in food availability of three groups of howlers in forests with different degrees of fragmentation, but with similar floristic compositions. This research tested the hypothesis that food availability is an important regulator of the pattern of social interactions. If so, affiliative interactions will occur more frequently during the period of young leaves and fruits high availability, while agonistic interactions will occur more frequently during the period of low availability of resources. During 12 months (January – December 2009), it was studied the feeding and social behavior of 10 adults, 5 subadults and 9 juveniles in the fragmented forest on San Cayetano, Corrientes (27°32'S - 58°39'O). The observations consisted of continuous sampling on a focal animal using random rotation, recording their behavior for one hour. Parallel to these observations, it was collected phenological information of the main trees and creepers that were utilized as food by monkeys. With respect to the variation in the availability of food, it was founded a marked seasonality in the production of young leaves and fruits which were most abundant in January-March, while the June-August period was a low availability season. Howler monkeys spent the highest percentage of time in affiliative interactions (74%) followed by agonistic interactions (23.4%), intergroup encounters (2.2%) and copulations (0.4%). The main conclusion of this thesis is that the quantity of fruits, as well as of young and mature leaves, had no significant effect on the rate of agonistic interactions. Similarly the increase in the amount of young leaves had no effect on the rate of affiliative interactions. These results suggest that the occurrence and frequency of affiliative and agonistic behavior of black and gold howler that inhabit the fragmented forest of San Cayetano are motivated by causes different than the availability of high quality food items. The occurrence and frequency of affiliative interactions can be influenced by a variety of factors such as the size and composition of group, as well as by behaviors after the movements between fragments of forest.

## **1. Evolución de los sistemas sociales en primates**

### **1.1. Introducción**

Este trabajo doctoral aborda algunos aspectos de la posible asociación entre la variación en la disponibilidad de alimento y la sociabilidad de los primates. En el presente estudio, se analizaron los cambios en los patrones de comportamiento social del mono aullador negro y dorado (*Alouatta caraya*) en respuesta a las variaciones de la disponibilidad y distribución del alimento en un bosque fragmentado del noreste argentino.

La gran mayoría de especies de primates son animales sociales que suelen vivir en grupos de 2 hasta 200 individuos (Lewin y Foley 2004; Di Fiore y Campbell 2007; Mitani *et al.* 2012). Cualquiera que sea el tamaño del grupo, éste es el núcleo de importantes actividades biológicas como la alimentación, el apareamiento, la crianza y la defensa frente a depredadores. El grupo es el centro de las interacciones sociales, allí los individuos forman relaciones sociales con cada uno de sus miembros, a través de subgrupos, alianzas temporales e incluso asociaciones a largo plazo, lo que da como consecuencia una compleja red de interacciones con distintas estrategias para la supervivencia y la reproducción (Wrangham 1980, Cheney, 1987, Peres-Ruiz 2009). El tamaño, composición y actividad de un grupo define lo que para una especie es denominado como organización social (Eisenberg *et al.* 1972; Janson y Goldsmith 1995; Sussman y Garber 2004; Di Fiore y Campbell 2007; Di Fiore *et al.* 2011).

La diversidad de organizaciones sociales entre primates ha sido motivo de estudio desde hace décadas (Eisenberg *et al.* 1972; Smuts 1987; Wrangham 1980; Isbell 1991; Sterck *et al.* 1997; Janson 2000, Sussman y Garber 2004; Clutton-Brock y Janson 2012; Fernández-Duque *et al.* 2012). En principio, se establecieron cuáles eran los factores ecológicos que influenciaban la distribución espacio temporal de los individuos en cuanto a la permanencia y cohesión de los grupos para obtener alimento y defenderse frente a los depredadores (Alexander 1974; Bradbury y Vherencamp 1977; Wrangham 1980). De igual modo, se identificaron ciertos mecanismos sociales que favorecen la distribución y posición óptima de los individuos que les permitiera desarrollar un sistema de apareamiento en el cual mejorar sus estrategias reproductivas. La figura 1 ilustra el modelo evolutivo sugerido por Rowell (1972) en el cual diferencia la organización social, entendida como los procesos de interacción social y sus patrones de distribución entre los miembros del grupo de la estructura social referida a la composición del grupo y los patrones espaciales de los individuos. Los autores van Schaick y van

Hooff (1983) proponen que la organización social debería ser considerada como el instrumento a través del cual los individuos alcanzan la estructura más adecuada para satisfacer los requerimientos básicos de alimentación, defensa de depredadores y reproducción. Es decir, si bien la organización y estructura social estarían íntimamente relacionadas, un solo tipo de estructura social puede resultar de diferentes tipos de organización social.

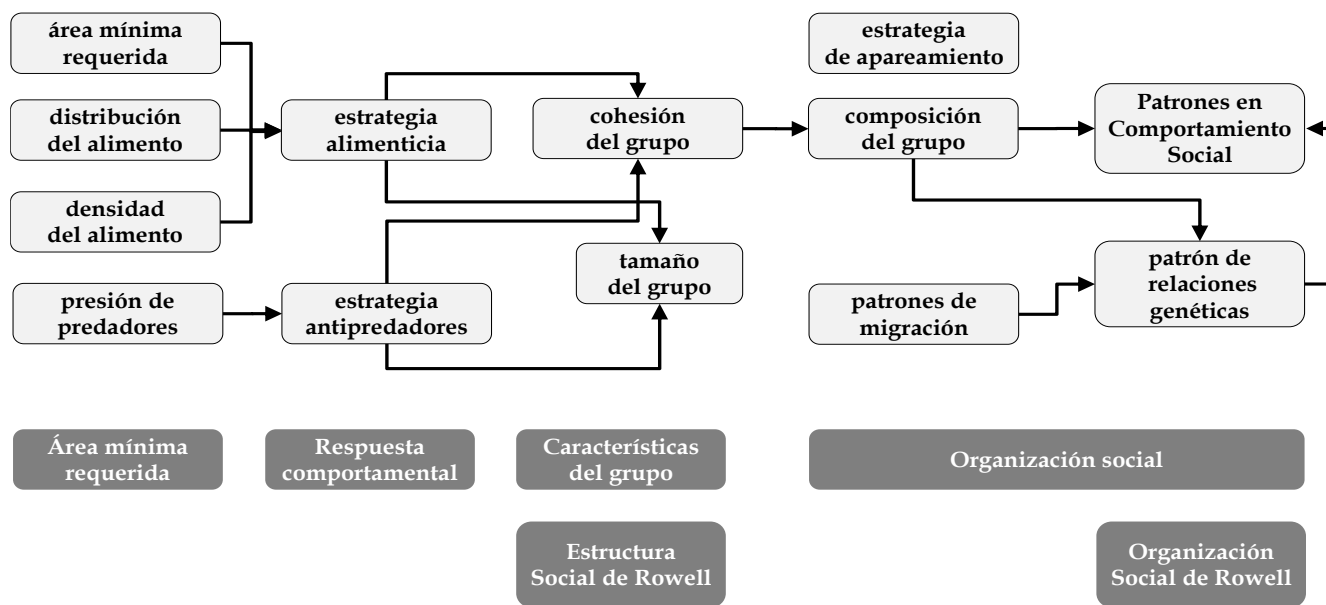


Figura 1-1. Organización social de los primates y factores ecológicos externos. Adaptado de van Schaik y van Hooff 1983

van Schaik y van Hooff (1983) sostienen que el tamaño y la cohesión del grupo son los principales eslabones entre los factores ecológicos y el comportamiento social. Por cuanto se postula que los ancestros de los primates modernos fueron nocturnos y solitarios (Eisenberg *et al.* 1972; van Schaik 1983), es probable que el paso fundamental en la transición a un estilo de vida diurno coincidiera con el desarrollo de la vida en grupo. Este paso fundamental favoreció la evolución de comportamientos sociales complejos. En la figura 1-1, las dos últimas dicotomías se refieren al sistema de apareamiento, el cuál ejerce su influencia sobre el comportamiento social a través de dos formas. En la primera, hay una influencia directa a través de la composición del grupo. En la segunda, esta sería indirecta por cuanto el sistema de apareamiento, en conjunto con los patrones de migración, estaría determinando los patrones de relaciones entre los miembros del grupo social.

Para entender la evolución de los sistemas sociales se requiere de un soporte teórico que relacione los comportamientos ventajosos para el éxito reproductivo individual con las características del sistema social (Kappeler y van Schaik 2002). Un marco teórico ampliamente

reconocido es el del modelo socio-ecológico que considera que las relaciones sociales en diferentes poblaciones de la misma especie, grupos sociales e incluso entre individuos son respuestas adaptativas a la distribución espacio-temporal de los recursos (Wrangham 1980; van Schaik 1989; Barton *et al.* 1996; Sterck *et al.* 1997, Sterck 1998; Isbell y Young 2002; Snaith y Chapman 2007; Chapman y Rothman 2009; Clutton-Brock y Sheldon 2010; Chapman *et al.* 2014). Este modelo trata a machos y hembras por separado, y asumen que su éxito reproductivo está limitado por diferentes factores relacionados a las diferencias sexuales en lo que respecta a la reproducción. Las hembras, por invertir más energía que los machos en la reproducción y en el cuidado de las crías, competirían principalmente por alimento, mientras que los machos volcarían todos sus esfuerzos en mantener el acceso exclusivo a las hembras receptivas (Wrangham 1980, 1987; Van Schaik 1989; Sterck *et al.* 1997).

Dependiendo de la distribución y abundancia del alimento, los individuos pueden experimentar competencia directa, indirecta o ambas (Wrangham 1980; Isbell 1991; van Schaik 1996; Snaith y Chapman 2005). Si el recurso es “monopolizable” tiene lugar una “competencia directa” por el mismo, mientras que si el recurso no es “monopolizable” se desarrolla en forma más pasiva una “competencia indirecta o por explotación”, ya sea dentro o entre grupos” (Janson y van Schaik 1988; Van Schaik 1989). Uno de los hallazgos más importantes de la socio-ecología ha sido el reconocimiento de los efectos de los distintos tipos de competencia por alimento sobre las relaciones sociales (Janson 2000). La competencia indirecta limita el tamaño del grupo, pero no tiene ningún efecto sobre las relaciones sociales (Leighton y Leighton 1982; Snaith y Chapman 2005). Por su parte, la competencia directa, así como la defensa frente a depredadores y riesgo de infanticidio promueve alianzas entre miembros del grupo (Wrangham 1980; Sterck 1998; Janson 2000; Isbell y Young 2002).

Otro modelo que intenta explicar las variaciones en el tamaño del grupo es el relacionado con el de las restricciones ecológicas (Chapman *et al.* 1995). El modelo propone que cuando el alimento se distribuye a manera de parches, los grupos grandes los agotarán más rápidamente y los individuos obtendrán menos alimento, por ello los grupos tendrán que visitar más parches diariamente. El costo energético que implica viajar entre los parches de alimentación sería el mecanismo mediante el cuál, la competencia indirecta impone un costo sobre los individuos y limita el tamaño del grupo.

No obstante, estudios de los últimos 20 años, han puesto de manifiesto contradicciones con respecto a que el supuesto “costo universal” asociado a que la competencia por alimento

dentro de un grupo sea uno de los principales factores para explicar la variación en la sociabilidad de los primates (Sterck 1998; Isbell y Young 2002, Sussman y Garber 2004; Snaith y Chapman 2005; Sussman y Garber 2007; Raño *et al.* 2016). Por ejemplo, una predicción del modelo era que los primates folívoros formarían grupos más grandes en comparación con los frugívoros, por cuanto que para los primeros las hojas son abundantes (Chivers 1969; Wrangham 1980) y de igual calidad (Sussman y Garber 2007). Sin embargo, muchos primates folívoros conviven en grupos pequeños (Janson y Goldsmith 1995). Esta contradicción, reconocida como la paradoja del folívoro (Steenbeek y van Schaik 2001) ha sido explicada a través de factores sociales como el riesgo de infanticidio (Janson y Goldsmith 1995; Sterck 1998). Mediante una revisión de 18 estudios de dispersión de hembras en nueve especies de langures (*Presbytis sp*); se encontró que de 525 infantes, 40 fueron víctimas de infanticidio en estudios con machos invasores, mientras que apenas uno fue víctima de 98 infantes en estudios sin machos invasores (Sterck 1998). Por otra parte, los primates folívoros exhiben competencia indirecta y este tipo de competencia puede ser un factor importante en determinar el tamaño del grupo. Por ejemplo, Snaith y Chapman (2008) a través del estudio de nueve grupos del colobus rojo (*Procolobus rufomitratus*) evidenciaron respuestas comportamentales a la competencia indirecta, controlando las variaciones en la disponibilidad espacio-temporal del alimento. Los autores obtuvieron asociaciones positivas entre el tamaño del grupo con el tamaño del área de acción ( $r_K=0.851$ ,  $p=0.004$ ), con la longitud del recorrido diario ( $r_K=0.854$ ,  $p=0.004$ ), la dispersión del grupo ( $r_K=0.885$ ,  $p=0.002$ ) y el número de árboles ocupados ( $r_K=0.939$ ,  $p<0.001$ ).

Ciertamente, la competencia puede tener el principal efecto sobre la vida de los individuos. Sin embargo, existen razones para considerar que no es la principal fuerza que dirige la sociabilidad en los primates (ver Isbell and Young 2002; Sussman y Garber 2004; Sussman *et al.* 2005; Snaith y Chapman 2008).

### **1.1.1. Nuevas aproximaciones para el estudio de la sociabilidad en primates**

Diversos estudios sugieren que, en primates, las interacciones afiliativas y cooperativas son más comunes que las interacciones agonísticas. Por ejemplo, en los capuchinos (*Cebus capucinus*), Fedigan (1993) registró 1078 interacciones afiliativas comparadas únicamente con

136 interacciones agonísticas a lo largo de seis meses de observaciones. De igual modo, en los tamarinos (*Saguinus mystax*) la proporción de interacciones cooperativas con respecto a las agresivas fue de 52: 1 (Garber 1997). En lemures (*Lemur catta*), las hembras adultas dedican aproximadamente 25 minutos por día a interacciones afiliativas mientras que invierten menos de un minuto por día en interacciones agonísticas (Sussman *et al.* 2003). No obstante, desde la perspectiva de la teoría de la competencia, cabría preguntarse cuál es el contexto y la prevalencia de interacciones afiliativas entre miembros de un grupo social. Y claramente sea cooperativa o agonística no importa tanto la frecuencia sino el impacto en el éxito reproductivo de los participantes. Por ejemplo, un raro comportamiento agonístico puede evitar que una flor sea consumida sin consecuencias, mientras que una interacción afiliativa recurrente puede activar zonas del cerebro que al liberar endorfinas tiene múltiples beneficios cooperativos que a largo plazo favorezcan el éxito reproductivo como por ejemplo la consolidación de fuertes lazos madre e infante y el desarrollo de un extenso periodo juvenil entre otros (Taylor *et al.* 2000; Sussman y Garber 2004; Zak *et al.* 2007; Ditzen *et al.* 2009; Ross y Young 2009; Suay *et al.* 2015).

El campo de investigación sobre el comportamiento de la reconciliación iniciado por Frans de Waal (1989) en chimpancés propone que muchos de los comportamientos afiliativos son el resultado de las agresiones por alimento. El aprovisionamiento de ramas y hojas a 19 chimpancés en condiciones de semicautiverio produjeron 4,653 interacciones por alimento. Sin embargo el intercambio de alimento entre nueve individuos adultos (ocho machos y una hembra), fue notablemente equilibrado y compartir el alimento entre diadas establecidas produjo una correlación positiva ( $r = 0.552$ ). La hipótesis de la reconciliación predice que los individuos intentarán “reparar” el daño social ocasionado por una agresión a través de la búsqueda activa de contacto con los que fueran sus oponentes (de Waal 2000). La reconciliación asegura que la cooperación continúe entre pares con conflictos de intereses. Las interacciones reconciliatorias con aliados, protectores y miembros del grupo altamente tolerantes podrían llegar a ser particularmente valiosas (Silk 2002).

En síntesis, la selección natural favorecería la sociabilidad en primates porque optimiza el acceso a recursos valiosos por parte de los miembros del grupo (Wrangham 1980; 1987) y reduce la vulnerabilidad a los depredadores (van Schaik y van Hoof 1983; Isbell 1994). No obstante, vivir en grupo también genera competencia directa e indirecta sobre recursos monopolizables y conflicto entre sus miembros (van Schaik y van Hoof 1983; Isbell 1991). Por ello, para alcanzar los beneficios de la sociabilidad los individuos deberían superar los efectos

perjudiciales de la competencia en caso que la misma afectara al éxito reproductivo individual y el conflicto (Silk 2002). El comportamiento reconciliatorio ayudaría a restablecer los vínculos sociales fracturados por la agresión entre los miembros del grupo y la competencia (Sussman y Garber 2004).

El modelo competencia-agresión/afiliación-reconciliación sostiene que la sociabilidad en primates será mejor entendida en función de los beneficios mutuos y ventajas colectivas que los individuos obtienen como miembros de una unidad social (Sussman y Garber 2004). No obstante, no hay datos suficientes para comprobar los supuestos de este modelo. Por ejemplo, Smuts (1987) advierte que los comportamientos agresivos y afiliativos de machos y hembras de primates varían dependiendo de la especie, el contexto social y el individuo. Por otra parte, considerando la competencia directa e indirecta, Chapman y Chapman (2000) señalaron que “la frecuencia de estos dos tipos de competencia ha sido ocasionalmente cuantificada”, por cuanto son escasos los diseños experimentales para medirlas en forma eficiente en condiciones naturales. Snaith y Chapman (2007), aportaron nueve evidencias basadas en condiciones ecológicas asociadas con competencia por alimento, pero la mayoría de ellas son circulares. Por ejemplo, varios estudios (McKey y Waterman 1982; Ganas y Robbins 2005; Snaith y Chapman 2008) han registrado que las especies folívoras (*Gorilla beringei beringei*; *Colobus satanas*; *Procolobus rufomitratus*) incrementan su recorrido diario durante los periodos de escasez de alimento o cuando ocupan áreas con baja disponibilidad de alimento, debido a la necesidad de aumentar el desplazamiento entre los parches para satisfacer sus requerimientos nutricionales. Por ejemplo, a través del seguimiento durante quince meses de 9 grupos silvestres del colobus rojo *Procolobus rufomitratus*, en el Parque Nacional de Kibale (Uganda); Snaith y Chapman (2008), revelaron respuestas comportamentales relacionadas con la competencia indirecta intragrupal al interior del grupo. Controlando estadísticamente la calidad de hábitat por hectárea, los autores encontraron que el tamaño del grupo estuvo relacionado positivamente con el área de acción ( $r_K=0.851$ ,  $P=0.004$ ), con la longitud del recorrido diario ( $r_K=0.854$ ,  $P=0.004$ ) y con la dispersión del grupo ( $r_K=0.885$ ,  $P=0.002$ ). Adicionalmente, encontraron que la proporción del número de crías por hembras estuvo negativamente relacionada con el número de hembras adultas en el grupo ( $r_s = -0.900$ ,  $P < 0.001$ ,  $n=9$ ) y señalaron que este índice de éxito reproductivo descendió conforme aumentaba el tamaño del grupo.

No obstante, en otras especies de folívoros, la existencia de la competencia indirecta intra-grupo no se evidencia tan fácilmente o es inexistente por cuanto la abundancia del recurso

alimenticio y su distribución uniforme puede disminuir la competencia y no impone recorrer largas distancias. Por ejemplo, a través de la comparación del recorrido diario de tres grupos de colobos negros, *C. satanas* ubicados en poblaciones diferentes de Gabón, se encontró que el patrón de recorrido vario en función del consumo de alimentos básicos (Fleury y Gautier-Hion 1999). Las distancias recorridas diariamente aumentaron con el incremento en el consumo de frutos y semillas ( $r_s = 0.741$ ,  $p = 0.014$ ,  $n = 12$  meses) y disminuyeron con el mayor consumo de hojas: ( $r_s = -0.692$ ,  $p = 0.0217$ ,  $n = 12$  meses); De igual modo en dos grupos de colobos blancos y negros, *C. guereza* de los bosques al occidente de Kenia, la longitud de recorrido diario no presento correlaciones significativas con los niveles del consumo de hojas jóvenes (grupo T:  $r_s = 0.071$ ,  $p < 0.0013$ ,  $n = 59$  días/grupo 0:  $r_s = 0.098$   $p < 0.0013$ ,  $n = 60$  días) y frutos (grupo T:  $r_s = 0.101$ ,  $p < 0.0013$ ,  $n = 59$  días/grupo 0:  $r_s = -0.152$   $p < 0.0013$ ,  $n = 60$  días). Por otra parte, la ausencia de agresión intragrupal a través de 16.710 scan de registros de actividad obtenidos a lo largo de once meses de observaciones sugiere que la competencia fue rara o ausente (Fashing 2001).

Probablemente, más que incrementar el recorrido diario como una forma de contrarestar el aumento en el tamaño del grupo, los folívoros pueden exhibir otras respuestas alternativas a los costos impuestos por la competencia indirecta (Snaith y Chapman 2007). El hallazgo de estas respuestas requiere hacer esfuerzos encaminados a describir las características de los recursos alimenticios tales como su tamaño, calidad y agotamiento; así como los métodos para medirlos dentro de las escalas espaciales y temporales en las que se producen. Un primer paso hacia la clarificación y estandarización de medidas ecológicas y sus efectos sobre los regimenes competitivos, fue la descripción acerca del uso del parche alimenticio y las circunstancias en las cuales los primates lo agotan (Chapman 1988; Chapman *et al.* 1995). Estudios posteriores, comenzaron a diferenciar el agotamiento de parche de los efectos de saciación (Leighton y Leighton 1982; Snaith y Chapman 2005). Aunque aún no hay una definición de la condición limitante en cuanto a la disponibilidad, calidad nutricional y contenido de compuestos secundarios en recursos de alta calidad para primates folívoros como las hojas jóvenes (Milton 1981; Glander 1982; Chapman *et al.* 2003). Sin embargo, recientemente, marcos analíticos, cómo la geometría nutricional se han incorporado a la primatología, para explorar desde un enfoque multivariado los efectos sinérgicos de la incorporación de múltiples nutrientes, metabolitos secundarios y requerimientos energéticos que inciden sobre la selección del alimento (Fernández 2014, Righini 2017).

Adicionalmente, el modelo de competencia-agresión/afiliación-reconciliación no explica adecuadamente el contexto, función y estrategias sociales que tienen lugar en el comportamiento afiliativo y agonístico. Es decir, si el propósito de las interacciones comportamentales es fortalecer los vínculos entre individuos y no solamente pasar los genes a generaciones futuras a expensas de otros, debería haber otros factores que favorezcan la sociabilidad en primates (Sussman y Garber 2004). Los beneficios generales de la cooperación mutua, el fuerte enlace entre madre e hijo y la evolución de un extenso período juvenil son algunos aspectos que favorecen la sociabilidad (Sussman *et al.* 2005). Específicamente la cooperación y afiliación representan tácticas que son utilizadas por los miembros del grupo para obtener recursos, mantener o fortalecer la posición social o incrementar las oportunidades reproductivas (Taylor *et al.* 2000; Clutton-Brock 2002; Cheverud 2004).

#### **1.1.2. Influencia de la variación en la disponibilidad de alimento en ambientes fragmentados sobre el patrón de las interacciones sociales en monos aulladores**

La pérdida de hábitat y fragmentación que experimentan numerosas especies de primates (Janson 2000) trae consigo ajustes en aspectos comportamentales y/o demográficos (patrones de actividad, densidad poblacional y comportamiento social) para asegurar su supervivencia (Juan *et al.* 2000; Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006; Cristóbal-Azkarate y Arroyo-Rodríguez 2007; Dunn *et al.* 2009, 2010; Boyle y Smith 2010; Chaves *et al.* 2012). Muchas especies modifican su dieta cuando viven en bosques fragmentados, por cuanto en esta clase de ambientes suele presentarse una reducción de la disponibilidad de frutos procedentes de árboles grandes (diámetro a la altura del pecho > 60 cm) (Laurance *et al.* 1997; Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006; Dunn *et al.* 2009; Dunn *et al.* 2010) que habitualmente producen una mayor cantidad de recursos alimenticios que los pequeños (Chapman *et al.* 1992). En contraste, la disponibilidad de hojas, puede llegar a incrementarse en los fragmentos debido a cambios bióticos y abióticos desde los bordes (llamados “efectos de borde”) que incluso pueden penetrar hasta los 400 m en el interior del bosque (Laurance *et al.* 2002). En los bordes, la temperatura se incrementa mientras la humedad relativa atmosférica y la humedad del suelo descienden (Saunders *et al.* 1991). En consecuencia, la vegetación que crece a lo largo del borde es muy diferente de la que se encuentra en el centro del fragmento (Bierregaard *et al.* 1992). Las plantas trepadoras (lianas y enredaderas) suelen conquistar estos ambientes por su tolerancia a condiciones lumínicas intensas (Phillips *et al.* 2002). En consecuencia, los primates que viven en fragmentos están generalmente forzados a consumir más hojas que frutos (Juan *et al.* 2000; Lopez *et al.*, 2005; Dunn *et al.*, 2010; Abondano y Link,

2012; Chaves *et al.*, 2012). Por ejemplo, durante 15 meses Chaves *et al.* (2012), evaluaron la dieta de seis grupos de mono araña (*Ateles geoffroyi*) en tres sectores de bosque continuo (300,000 ha) y en tres bosques fragmentados cuyos tamaños fueron de 14, 31 y 1125 ha en la región de Lacandona (México). La diversidad de la dieta fue mayor en los fragmentos ( $6.5 \pm 3.1$ ) que en los bosques continuos ( $50.3 \pm 3.2$  especies)  $X^2 = 6.1$   $df = 1$ ,  $P = 0.01$ ). De igual modo, la proporción de las categorías alimenticias en la dieta varió significativamente entre los dos tipos de bosque ( $X^2 = 69.5$ ,  $df = 14$ ,  $P < 0.0001$ ), siendo el consumo de hojas jóvenes y maduras mayor en el bosque fragmentado que en el continuo. De acuerdo a estos resultados, los monos fueron capaces de ajustar su dieta en función de la disponibilidad de alimento en fragmentos pequeños a medianos. Los autores sugieren, que la baja disponibilidad de frutos en bosques fragmentados puede desencadenar competencia por alimento dentro de los grupos, convirtiéndose en un factor que incida sobre el patrón de agrupamiento y cohesión de la especie, como también sobre la ocurrencia y dinámica de las interacciones sociales.

Rimbach *et al.* (2014) analizaron la relación entre la disponibilidad de frutos y el tamaño del subgrupo en dos grupos de una especie especialmente frugívora como el mono araña (*Ateles hybridus*) que ocupaban un o fragmento de bosque (65 ha) del valle del río Magdalena, Colombia. Contrario a sus predicciones, los autores encontraron que las tasas de agresión entre hembras fue más alta durante la época de mayor (0.028 agresión/hora) que en la de menor disponibilidad de frutos (0.018 agresión/hora), siendo esta diferencia estadísticamente significativa ( $Z = 4.09$ ,  $P < 0.0001$ ). Este patrón también se evidenció en la tasa de agresión entre machos y hembras (0.033 y 0.020 agresión/hora;  $Z = 4.04$ ,  $P < 0.0001$ ). Aparentemente la relación entre la disponibilidad de recursos y la tasa de interacciones agonísticas es mucho más compleja de lo que hasta ahora se ha estudiado (Rimbach *et al.* 2014). Sin embargo, algunos investigadores han señalado que bajo condiciones de estrés, como las que supondrían los bosques fragmentados (Martinez-Mota *et al.* 2007; Rangel-Negrin *et al.* 2009), por cuanto los animales no pueden alimentarse de sus alimentos preferidos, trae consigo una disminución de calorías y un incremento en el nivel de glucocorticoides asociado con períodos de estrés nutricional (ver: en colobos rojos: *Procolobus rufomitratus*, Chapman *et al.* 2007; monos aulladores: *Alouatta pigra*, Behie *et al.* 2010; y monos araña: *Ateles hybridus*, Rimbach *et al.* 2014); los primates desarrollarían comportamientos de tolerancia social que podrían ayudar a reducir el conflicto y la tensión (De Waal 2000) a través de interacciones afiliativas, como el acicalamiento que puede aumentar (Honeess y Marin 2006; Lehman *et al.* 2007), para actuar como mecanismo liberador de estrés (Dunbar 1991; Dunbar 2010) y con ello aliviar las tensiones de competencia por espacio y recursos.

Los monos aulladores (*Alouatta*) están catalogados entre los primates más grandes del Neotrópico, después de los muriquies (*Brachyteles*), y están caracterizados por una dieta que incluye hojas, frutos y flores (Crockett y Eisenberg 1987; Bicca-Marques y Calegari-Marques 1994a; Estrada *et al.* 1999; Bravo y Sallenave 2003; Pavelka y Knopff 2004, Palma *et al.* 2011). Cuando los frutos están disponibles en el bosque, los monos aulladores incluyen una porción importante de este recurso en su dieta, lo cual ha llevado a considerarlos como folívoros-frugívoros (Gaulin y Gaulin 1982; Silver *et al.* 1998; Pinto 2002). Precisamente, la habilidad para sobrevivir en bosques fragmentados y marginales se ha relacionado con la capacidad de incluir una gran cantidad de hojas en su dieta en épocas de escasez de frutos y flores y con el hecho de sobrevivir en pequeñas áreas de acción desde 2 hasta 182 ha (Zunino 1986; Bicca-Marques y Calegari-Marques 1994b; Estrada y Coates-Estrada 1996; Stevenson *et al.* 2000; Palacios y Rodríguez 2001; Bicca-Marques 2003; Asensio *et al.* 2007). De igual modo, pueden adaptar su dieta a las especies de plantas disponibles (Bicca-Marques y Calegari-Marques 1994a; De Luycker 1995; Kowalewski y Zunino 1999, Bicca-Marques 2003). No obstante no hay un consenso con respecto al efecto de la fragmentación en la calidad del hábitat para los monos aulladores, entendida como el grado de disturbio de la vegetación en cuanto a la composición y estructura de bosques fragmentados en comparación con bosques continuos o intactos (Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006). Bicca-Marques (2003), Rivera y Calmé (2006), Arroyo-Rodríguez y Mandujano (2006), Arroyo-Rodríguez *et al.* (2007), y Dunn *et al.* (2009) coinciden en señalar que la fragmentación reduce la calidad del hábitat para los monos aulladores. Sin embargo, investigaciones realizadas en *Alouatta caraya*, en el noreste argentino (Peres 1997; Kowalewski y Zunino 1999; González *et al.* 2002; Zunino *et al.* 2007) sugieren que los cambios en la composición florística causada por la tala selectiva y moderada pueden representar un beneficio en cuanto a la disponibilidad de alimento para los monos aulladores en el área de estudio porque la vegetación secundaria es más productiva en términos de alimentación para los monos y las defensas antiherbívoro sería menores. En la tabla 1-1, se muestran algunas predicciones puestas a prueba en torno a la dieta, población e infestaciones parasitarias de especies de monos aulladores en bosques fragmentados.

**Tabla 1-1. Algunas predicciones puestas a prueba en estudios de fragmentación en monos aulladores (*Alouatta* sp.)**

Los fragmentos más pequeños e irregulares contienen menos fuentes de alimento		
Especie	Diseño del estudio	Referencias y Resultados
<i>A. palliata</i>	Analizaron 3 fragmentos (2.5 - 240 ha)	Juan <i>et al.</i> 2000:
		Dieta más diversa a medida que aumenta el tamaño del fragmento:

		<p>~ Número de árboles usados: De 16 a 45.</p> <p>~ Número de especies de árboles usados: De 6 a 22.</p> <p>~ Mayor porcentaje de tiempo de alimentación dedicado al consumo de hojas en el fragmento más pequeño (98%). Mayor porcentaje de tiempo de alimentación dedicado al consumo de frutos en el fragmento más grande (72%).</p>
<i>A. palliata</i>	Analizaron 15 fragmentos (1-76 ha) y un bosque continuo (700 ha)	<p>Arroyo- Rodríguez y Mandujano 2006:</p> <p>~ - El área basal de las 10 familias (<math>R^2=0.60</math>, <math>p \leq 0.001</math>) y 20 especies (<math>R^2=0.50</math>, <math>0.01 &gt; p &gt; 0.001</math>) más importantes en la dieta, fue menor en los fragmentos: Menor cantidad y calidad de frutos.</p> <p>~ - Mayor abundancia de especies secundarias en fragmentos (<math>R^2=0.22</math>, <math>0.1 &gt; p &gt; 0.05</math>): Alta diversidad y mejor calidad de hojas jóvenes, pero altas concentraciones de compuestos tóxicos</p>
<i>A. pigra</i>	Analizaron 6 fragmentos ocupados por aulladores y uno desocupado (1.3 a 75 ha)	<p>Marsh y Loiselle 2003:</p> <p>Para árboles dispersados por aulladores:</p> <p>~ La proporción de árboles jóvenes / adultos fue más alta en sitios donde los aulladores estuvieron presentes que en aquellos en donde no (<math>Z = -2.28</math>, <math>p &lt; 0.03</math>)</p> <p>~ 11 de 12 especies tuvieron mayor proporción de árboles juveniles/adultos en sitios con aulladores que sin ellos.</p>
<i>A. pigra</i>	Analizaron 4 sitios: 2 en bosques continuos: Reserva de Biosfera Calakmul: 147.9 ha; 100,3 ha). 2 en bosques fragmentados: 13.9 ha/ 11.6 ha.	<p>Rivera y Calme 2006:</p> <p>~ Los aulladores explotaron más especies vegetales en los bosques fragmentados (16) que en los continuos (10).</p> <p>~ La mayoría de las especies presentes en la dieta, fueron altamente seleccionadas: 9 de las 10 en bosques continuos y 12 de las 16 consumidas en los fragmentos fueron seleccionadas preferencialmente por los aulladores.</p> <p>~ Para ambos tipos de bosque, los árboles de los cuales se alimentaron los aulladores fueron más altos y de mayor diámetro que aquellos que no fueron usados como fuente de alimento.</p>
<i>A. seniculus</i>	Análizo 2 islas (0.6 – 190 ha)	<p>López <i>et al.</i> 2005:</p> <p>~ En la isla más pequeña, los aulladores consumieron menos frutos (2% Vs 22%) y más follaje (73% Vs 55%), que en la isla de mayor tamaño.</p>
<b>Cambios en la vegetación afectan la distribución y abundancia de poblaciones</b>		
<b>Especie</b>	<b>Diseño del estudio</b>	<b>Referencias y Resultados</b>
<i>A. palliata</i>	Analizó 119 fragmentos (0.2 -43,4 ha) en un paisaje de 12,500 ha	<p>Anzurez-Dadada y Manson 2007:</p> <p>~ Del total de 119 fragmentos, únicamente 23 fueron ocupados por aulladores. Los fragmentos ocupados fueron los más grandes y menos aislados. Sin embargo, no se registró una correlación significativa entre la densidad de fragmentos (número de fragmentos vecinos) con el área (<math>r_s = -0.05</math>, <math>P=0.62</math>).</p>
<i>A. palliata</i>	Analizó 208 fragmentos (0.9 a 266 ha) en tres paisajes con diferente cobertura boscosa.	<p>Arroyo-Rodríguez <i>et al.</i> 2008:</p> <p>~ La ocupación de los monos aulladores estuvo relacionada positivamente al tamaño del fragmento. En el paisaje del norte, la ocupación disminuyó en los fragmentos más irregulares (<math>\chi^2=4.56</math>, <math>p=0.03</math>). En el paisaje del sur, la probabilidad de ocupación aumenta a medida que se incrementa la distancia al poblado más cercano (<math>\chi^2=31.70</math>, <math>p&lt;0.001</math>).</p>
<i>A. caraya</i>	Analizó 24 fragmentos en un paisaje de 4500 ha.	<p>Zunino <i>et al.</i> 2007:</p> <p>~ La densidad cruda fue de 0.06 individuos/ha y la densidad ecológica de 1.04 individuos/ha. Los valores mostraron un incremento de 50% de densidad cruda y 30% de densidad ecológica, cuando se compara con evaluaciones realizadas en 1982.</p>
<b>La transformación del hábitat original, reducción en la disponibilidad de alimento y presencia de humanos en fragmentos disturbados aumenta la vulnerabilidad de los individuos a las infestaciones parasitarias</b>		
<b>Especie</b>	<b>Diseño del estudio</b>	<b>Referencias y Resultados</b>
<i>A. palliata</i>	Analizó 278 muestras fecales de aulladores presentes en cinco fragmentos de bosque.	<p>Valdespino <i>et al.</i> 2010:</p> <p>~ Aunque la riqueza de parásitos fue baja, la prevalencia fue más alta en el fragmento más pequeño (52,8%) que en el más grande (9,1%).</p>
<i>A. caraya</i>		Santacruz <i>et al.</i> 2000:

	Analizó 44 animales distribuidos en tres sitios con severa, moderada y baja fragmentación.	~ La ocurrencia más alta de parasitismo, se presentó en los aulladores que ocuparon el bosque más fragmentado (57%). 8 especies de parásitos fueron registradas. 4 de ellas no fueron evidenciadas en los otros sitios.
<i>A. caraya</i>	Analizó 90 muestras fecales de aulladores presentes en cuatro sitios con diferente grado de intervención humana	Kowalewski <i>et al.</i> 2011: ~ <i>Giardia sp.</i> , fue el parásito predominante en todo el gradiente de disturbio antropogénico. Específicamente en sitios rurales, donde los monos tuvieron contacto más frecuente con el ganado y otros animales domésticos, la transmisión por zoonosis puede amplificar las tasas referenciales de la infección.

En algunas especies de aulladores, se han evidenciado cambios comportamentales asociados con la dieta. Por ejemplo, durante 12 meses de seguimiento (662 horas de observación), Pavelka y Knopff (2004), compararon el presupuesto de actividad de ocho grupos de aulladores (*A. pigra*) que ocupaban un bosque fragmentado (52 ha) en Belice, durante dos periodos; uno caracterizado por una dieta folívora (86%) y el otro caracterizado por una dieta frugívora (67%). Los autores encontraron que la actividad social disminuyó de 5.16% a 2.16% cuando cambiaron de una dieta folívora a frugívora. Es decir, mientras se alimentaban de frutos los monos dedicaron más tiempo a moverse y menos a socializar. Posiblemente una explicación está relacionada con el hecho de que los monos tengan más energía cuando consumen alimentos de “alta calidad” (alimentos ricos en proteínas, azúcares y agua por ejemplo, los frutos). Otra razón tiene que ver con el hecho de que se muevan más por cuanto la distribución de los frutos así lo requiere. Sin embargo, no se obtuvieron diferencias significativas en el tiempo dedicado al descanso entre los dos periodos ( $t=1.2$   $df=126$ ,  $p=0.20$ ). De igual modo, no se registraron asociaciones entre el tiempo dedicado a consumir frutos y el tiempo empleado al descanso ( $r= -0.14$ ,  $n=128$ ,  $p=0.13$ ). Aparentemente los perfiles de actividad en *A. pigra* como en las demás especies de monos aulladores continúan siendo conservativos aun cuando los cambios en la dieta sean drásticos.

La tabla 1-2 resume el presupuesto de actividad para especies de monos aulladores que ocupan bosques fragmentados. Se puede observar que dedican entre el 66 y 80% de su tiempo a descansar, seguido por el movimiento y la alimentación y en menor inversión a las interacciones sociales.

**Tabla 1-2. Presupuestos de actividad para especies de monos aulladores que viven en bosques fragmentados.**

Especie	Lugar de estudio	Tamaño del fragmento (ha)	Número de grupos	Descanso	Alimentación	Movimiento	Sociales	Otras	Fuente
<i>Alouatta caraya</i>	Argentina. EBCo	12	2	77.4	15.2	2.4	4.9		Zunino 1986
	Argentina. EBCo	-	2	52.3	15.9	14.9	4.8		Delgado 2006
	Brazil. Est. Nossa Senhora da Conceição	0.7		56.5	14.91	23.4	3.96		Prates y Bicca-Marques 2008
	Argentina. EBCo		1	60.2/53.1	20.8/26.9	13.4/12	5.4/7.8	-	Raño 2010
	Argentina. Parque Piñalito	165	2	65	15	10	5	2	Agostini <i>et al.</i> 2012
	Argentina. EBCo	12	2	56.8	22.7	13.9	2.9	-	Fernández 2014
<i>Alouatta guariba</i>	Brazil. Reser. Santa Genebra.	250	1	63.7	13.3	18.5	2.0	2.2	Chiarello 1993
<i>Alouatta palliata</i>	México. Los Tuxtlas	3.6	1	80.0	17.0	1.0	1.0	1.0	Estrada <i>et al.</i> 1999
	México. Los Tuxtlas	3.2	1	74.4	24.3	0.5	0.6	0.2	Juan <i>et al.</i> 2000
	México. Los Tuxtlas	35	1	78.6	16.4	0.9	3.6	0.5	Juan <i>et al.</i> 2000
	México. Los Tuxtlas	250	1	69.0	28.0	0.7	0.8	1.5	Juan <i>et al.</i> 2000
	México. Playa Escondida	40	1	61.4	25.9	11.0	-	1.8	Asensio <i>et al.</i> 2007
	México. Isla Agaltepec	8.3	1	55.1	29.0	14.4	-	1.6	Asensio <i>et al.</i> 2007
	México. Arroyo Liza	1.3	1	69.1	24.2	6.3		0.4	Asensio <i>et al.</i> 2007
<i>Alouatta pigra</i>	Belize. Río Mono	50	8	66.3	18.6	7.5	3.7	-	Pavelka y Houston 2004
<i>Alouatta seniculus</i>	Brazil. Reserva de fragmentos forestales. Coloso	2.5	1	71.0	16.0	11.0	-	2.0	Santamaría 2004
	Brazil. Reserva de fragmentos forestales. Estación Campo km 41	12	1	66.0	22.0	11.0	-	2.0	Santamaría 2004

Aunque existe información con respecto a la adaptabilidad de *Alouatta caraya* a condiciones marginales (Rumiz *et al.* 1986; Zunino 1989; Bicca-Marques-Calegaro Marques 1994b; Zunino *et al.* 2001; 2007), estos se concentran en descripciones de dieta y estudios demográficos longitudinales. Desconocemos para esta especie, el patrón y la dinámica de la sociabilidad frente a las variaciones en la disponibilidad de alimento; teniendo en cuenta que las interacciones sociales implican costos energéticos (De Oliveira 2003; Girard-Buttoz *et al.* 2014) y que los individuos que ocupan hábitats fragmentados pueden llegar a experimentar un acceso restringido a fuentes de alimento (Arroyo-Rodríguez *et al.* 2006; Asensio *et al.* 2007; Chaves *et al.* 2012). El aporte de este trabajo consiste en explorar la dinámica de las interacciones sociales durante los periodos de baja y alta disponibilidad de alimento en bosques estacionales fragmentados a través de las siguientes preguntas:

- ¿Existen diferencias en la frecuencia y duración del comportamiento social con respecto a la variación en la disponibilidad de alimentos de alta calidad (hojas nuevas y frutos)?

- ¿El periodo de alta disponibilidad de frutos -que supondrían mayor energía disponible (Watts y Mitani 2002; Pavelka y Knopff 2004; Rangel-Negrin et al. 2015)-, favorece la mayor ocurrencia de interacciones afiliativas?
- ¿Durante el periodo de baja disponibilidad de frutos – que suponen menor energía disponible- la mayoría de las interacciones agonísticas se presentarán durante los contextos de alimentación?

### 1.1.3. El género *Alouatta*

*Alouatta* es uno de los géneros que forma parte del grupo monofilético Atelidae junto con *Lagothrix*, *Brachyteles* y *Ateles*, y en algunas clasificaciones modernas se incluye al género *Oreonax*, que en la clasificación tradicional corresponde a la especie *Lagothrix flavicauda* (Di Fiore y Campbell 2007; Rosenberger y Matthews 2008). La familia Atelidae está compuesta por dos subfamilias: Alouattinae, de la cual *Alouatta* es el único representante viviente, y Atelinae que incluye a los restantes géneros. *Alouatta* presenta la mayor distribución entre los primates neotropicales, abarcando el territorio correspondiente a 19 países (Cortes-Ortiz et al. 2015). Se extiende desde los 18°N en el estado Veracruz (México) y 20°N en la Península de Yucatán del mismo país, hasta los 29° en la provincia de Santa Fe (Argentina) y los 31°S en el estado de Río Grande do Sul, en Brasil. Ocupan una gran cantidad de hábitats desde el nivel del mar hasta 3200 m, abarcando bosques tropicales y subtropicales incluyendo bosques siempre-verdes, bosques semi-decíduos, bosques de galería, hasta bosques montanos, de tierra firme e inundables, (Crockett y Eisenberg 1987; Chapman y Balcomb 1998; Estrada et al. 1999; Palacios y Rodríguez 2001, Kowalewski 2007). También se encuentran en forma habitual en bosques altamente impactados (Bicca-Marques y Calegaro- Marques 1994; Estrada y Coates-Estrada 1996; Zunino et al. 2007).

Estudios taxonómicos recientes confirman nueve especies para este género (*Alouatta arctoides*, *A. belzebul*, *A. caraya*, *A. guariba*, *A. macconnelli*, *A. palliata*, *A. pigra*, *A. sara*, *A. seniculus*) y tres táxones más que requieren estudios genéticos y morfológicos para ser consideradas especies (*A. discolor*, *A. ululata*, *A. nigerrima*) (Cortés-Ortiz et al. 2015). A este género pertenecen algunas de las especies neotropicales de mayor tamaño, en el cual los adultos pueden alcanzar entre 6-10 kg. Algo que los caracteriza es su fuerte vocalización debido al ensanchamiento del hueso hioides, que actúa como caja de resonancia. Durante la

vocalización, su garganta se abulta notablemente, permitiéndoles una potente vocalización que originó el nombre de monos aulladores (Defler 2003). También poseen una cola prensil capaz de soportar el peso de su cuerpo mientras forrajea, rasgo que comparten con los otros miembros de la familia Atelidae (Di Fiore y Campbell 2007).

Las especies del género están catalogadas entre los primates más folívoros del Neotrópico (Crockett 1998). Sin embargo, cuando los frutos están disponibles, éstos son intensamente explotados (Julliot y Sabatier 1993; Silver *et al.* 1998). Es por ello que han sido descritos como folívoros-frugívoros (Crockett y Eisenberg 1987). En épocas de bajo suministro de frutos, estos primates se alimentan principalmente de hojas (Julliot y Sabatier 1993). Los brotes de hojas y hojas jóvenes son preferidos sobre las hojas maduras y la dieta suele ser complementada con flores, arena y termitas (Simmen y Sabatier 1996; Stevenson *et al.* 2000). De igual modo poseen adaptaciones fisiológicas y morfológicas a la dieta rica en hojas, tales como un ciego y un colon muy largo en comparación con otras especies de primates que no se especializan en el consumo de hojas (Milton 1998). Además los molares inferiores poseen una desarrollada cresta trituradora, que facilita la trituración del material foliar (Fleagle 2013).

Recientemente, un estudio sobre la ecología nutricional de *Alouatta caraya*, profundiza sobre la relación entre la disponibilidad de nutrientes y la composición de la dieta en dos grupos de monos presentes en los fragmentos de bosques, aledaños a la Estación Biológica Corrientes (Fernández 2014). Los resultados indican que el patrón de selección basado en la composición nutricional revela una regulación de la ingesta diaria de proteínas y del balance entre el consumo de proteína y de la energía no proteica. De igual modo, se registró que esta especie consume una gran cantidad de frutos, llegando a valores incluso superiores a la ingesta de hojas en algunos meses de alta disponibilidad. Este hallazgo coincide con los registrados en dos grupos del mono aullador negro *A. pigra* en bosques semidecíduos de México (Righini 2014). Aparentemente, el balance de nutrientes no solo sería un factor importante en la selección del alimento sino que, además, el patrón alimentario revelaría una “restricción” o regulación de la ingesta diaria de proteínas.

#### **1.1.4. La especie *Alouatta caraya***

El mono aullador negro y dorado se encuentra en las provincias argentinas de Formosa, Misiones, Chaco y Corrientes, hasta alcanzar el extremo sur de la distribución del género en el

Neotrópico (29°S), en la provincia de Santa Fe (Cabrera *et al.* 1960; Brown *et al.* 1994; Zunino y Kowalewski 2008).



**Figura 1-2. Individuos del mono aullador negro y dorado. Macho subadulto (izq); hembra juvenil (der).**  
Foto: Carolina Ramírez-Orjuela.

Es la única especie de primate que se encuentra en el bosque inundable y en el bosque del Chaco húmedo al oriente del Río Paraná (Zunino y Kowalewski 2008). En Argentina, *A. caraya* constituye la biomasa de mamíferos arborícolas más importante (Brown y Zunino 1994) y soporta niveles moderados de deforestación como la tala selectiva (Zunino *et al.* 2007). Como el resto de las especies de su género, es sexualmente dimórfica en el tamaño corporal y de los caninos. No obstante, algo que lo diferencia es que además presenta dicromatismo sexual (Bicca-Marques y Calegario-Marques 1998). Los machos adultos poseen un pelaje de color negro brillante, en tanto que las hembras adultas son de color blanco amarillento o doradas. Los machos adultos poseen un pelaje anaranjado alrededor del escroto que contrasta con el

resto del cuerpo (Rumiz 1990). Al nacer los individuos de ambos sexos son de color blanco amarillento y en el caso de los machos se produce un oscurecimiento gradual del pelaje a medida que va madurando sexualmente, lo que puede ocurrir hacia los 4 o 5 años aproximadamente (Rumiz 1990), (Figura 1-2).

El período de gestación es de aproximadamente 6 meses dando a luz, generalmente, a un único individuo por parición (Colillas y Coppo 1978; Kowalewski y Garber 2010). El tiempo de amamantamiento puede durar entre 6 y 12 meses y el período medio entre pariciones por hembra es de 18 meses (Rumiz 1990; Zunino 1996; Kowalewski y Zunino 2004; Pave *et al.* 2015). No tienen una marcada estacionalidad reproductiva (Di Bitetti y Janson 2000) pero hay un pico en la frecuencia de nacimientos que coincide con períodos de baja temperatura y disponibilidad de recursos alimenticios (Zunino 1996, Kowalewski y Zunino 2004). El tamaño de grupo varía entre los 2 a 19 individuos (Zunino *et al.* 2007). Forman grupos integrados por uno o varios machos adultos, dos a tres hembras adultas por cada macho adulto y un número variable de individuos inmaduros (Zunino 1989; Rumiz 1990; Zunino *et al.* 2001). En esta especie tanto hembras como machos emigran de sus grupos natales y por consiguiente se considera que los grupos poseen individuos adultos no emparentados (Rumiz 1990; Oklander 2006).

Numerosas investigaciones sobre el hábitat, demografía y comportamiento del mono aullador negro y dorado, se han realizado en diferentes sitios del norte de Argentina. En las selvas del este de Formosa, Arditti y Placci (1990) documentaron los patrones de actividad y dieta del mono aullador que habita en simpatria con *Aotus azarae*. Otros sitios han sido utilizados para estudios intensivos. Uno de ellos es la selva de inundación en los albardones de islas del río Paraná Medio, particularmente en la isla Brasileira, próxima a la confluencia de los ríos Paraná y Paraguay en la Provincia del Chaco (González *et al.* 2002; Bravo y Sallenave 2003; Kowalewski 2007, Pave *et al.* 2012; 2015). El otro lugar se ubica en tierra firme y comprende la selva en galería y bosques tropófilos del noroeste de la Provincia de Corrientes (Rumiz *et al.* 1986; Zunino 1986; Zunino y Rumiz 1986; Zunino 1989; Zunino *et al.* 1996; Kowalewski *et al.* 1999, Zunino *et al.* 2001; Oklander 2006; Zunino *et al.* 2007; Zunino y Kowalewski 2008, Pave *et al.* 2012; Pave *et al.* 2015).

La dieta del mono aullador negro y dorado, ha sido registrada en bosques de tierra firme e inundables del noroeste de la provincia de Corrientes y Chaco (Zunino 1989; Bravo y Sallenave 2003; Kowalewski 2007), así como en bosques disturbados del sureste brasileiro (Bicca-

Marques y Calegaro-Marques 1994a, 1994b; Prates y Bicca-Marques 2008), en el este de la provincia de Formosa (Arditi y Placci 1990) y en Bosque Atlántico de Misiones, Argentina (Agostini *et al.* 2010). Estos presentan el mismo patrón descrito para el género: una dieta compuesta principalmente por hojas y frutos, con un alto consumo de hojas en bosques de tierra firme. Una acentuada folivoría se ha registrado en algunos sitios, dónde los frutos pueden ser muy escasos durante la estación seca. En los bosques del noreste argentino, durante quince meses Zunino (1986) registró en dos grupos de estudio que el consumo de hojas alcanzó un 70%, mientras que el consumo de frutos fue de 27%. En una plantación forestal del sureste brasileiro, Prates y Bicca- Marques (2008) encontraron que el 82% de la dieta estuvo compuesta principalmente de hojas. El consumo directo de material animal aún no ha sido registrado, pero la ingestión accidental de larvas de insectos puede ocurrir cuando se consumen las semillas de *Ficus luschnathiana* y de *Ocotea puberula* (Bravo y Zunino 1998). Aunque la dieta puede estar compuesta por una amplia variedad de especies, suele dedicar la mayor parte del tiempo de alimentación en pocas especies. En bosques de tierra firme el 84.2 % en 5 especies (Zunino 1989) y en bosques inundables el 74. 1% en 5 especies (Kowalewski 2007). En la tabla 1-3 se aprecian los porcentajes de tiempo que los monos aulladores dedican al consumo de las diferentes categorías alimenticias en bosques continuos y fragmentados.

**Tabla 1-3. Porcentaje de tiempo que los monos aulladores dedican al consumo de las diferentes categorías alimenticias en bosques continuos y fragmentados. Hj: Hoja joven, Hm: Hoja madura**

Especie	Sitio de estudio	Longitud Estudio (meses/horas)	Tamaño del área (h)	Hojas		Frutos	Flores	Otros	No de especies	No de familias	No de especies de plan- tas consumidas	Referencias
				Hj	Hm							
<i>A. belzebub discolor</i>	Río Teles-Pires (Paranaíta, Brazil): Bosque continuo	13/-	10,000	19,8	5	55,6	6	13	67	24	-	Pinto y Setz 2004
<i>A. caraya</i>	Estación Biológica Corrientes, San Cayetano. Corrientes. Argentina. Bosque fragmentado	5/398	7,96	28,4	18,6	29,1	-	3,48	57	25	10	Fernández 2014
	Parque Provincial Piñalito. Misiones. Argentina. Bosque fragmentado	12/-	3,796	25	26	19	6	10	56	144	-	Agostini <i>et al.</i> 2012
	Nossa Senhora da Conceição Alegrete State of Rio Grande do Sul. Brazil. Bosque fragmentado	-/699	0,7	82,4	12,3	2,7	2,6	-	-	-	-	Prates y Bicca-Marques 2008
	Isla Brasilera. Chaco. Argentina. Bosque continuo	12/□	192	41	6	24	17	10	53	-	5	Kowalewski 2007
<i>A. palliata</i>	Reserva Biosfera Los Tuxtlas. Bosque fragmentado	12/480	244 7,2	50,4 22,6	66,7 29,3	-	-	10 19	-	-	-	Dunn <i>et al.</i> 2010 ◇
	Flor de Catemaco. Catemaco. Veracruz. México. Bosque continuo	8/400	90	10	45	41	-	4	26	16	3	Sheeden-González y Rodríguez-Luna 2010
	Isla Agaltepec (Veracruz, México) Bosque fragmentado	10/-	8,3	48,4	8,6	21,3	5,3	6,5	56	28	-	
	Arroyo Liz (Veracruz, México) Bosque fragmentado	10/-	1,3	33,5	3,13	51,2	2,1	10	35	20	-	Asensio <i>et al.</i> 2007
	Playa Escondida (Veracruz, México) Bosque fragmentado	10/-	40	32,5	4,38	57,3	0,17	5,5	49	28	-	
	Parque Museo La Venta. Tabasco. México. Bosque continuo	5/2691 o	8	57	19	19	5	-	30	20	4	Fuentes 2003
<i>A. pigra</i>	Reserva de la biosfera Calakmul (CBR). México. Bosque Continuo:	8/201,6	147,9	36,7	28	35,2	-	-	10	10	-	Rivera y Calme 2006(∼)
	Fragmento Cristóbal Colón. Fragmento Once de Mayo. México	8/201,6	13,9 11,6	49,5	29,5	21,0	-	-	16	15	-	Rivera y Calme 2006(∼)
	Río Monkey. Belize. Bosque fragmentado	11/662	52	59,9	40,2	-	-	35	-	-	-	Pavelka y Knopff 2004
	Río Belize. Belize. Bosque fragmentado	10/1160	25-50	37,2	7,9	40,8	10,2	3,4	74	-	-	Silver <i>et al.</i> 1998
<i>A. seniculus</i>	Yotoco. Valle del Cauca. Colombia. Fragmento de bosque	12/-	559	59,7	7,3	30,1	-	2,9(*)	-	-	-	Palma <i>et al.</i> 2011
	Yotoco. Valle del Cauca. Colombia. Fragmento de bosque	12/-	559	76,7	6,2	13,3	-	3,8 (*)	-	-	-	
	Hacienda San Juan del Carare. Colombia. Fragmento de bosque	9/475	65,87	22,8	35,1	0,8	-	-	-	-	-	Aldana 2009
	Santuario de Flora y Fauna Otún. Quimbaya. Colombia. Bosque continuo	6/119,4 6/136,4	489	57,3 59,2	25,4 36,7	17,3 4,0	-	21 27	11 11	4 3		Giraldo <i>et al.</i> 2007
	Isla Iguana, Lago Guri. Venezuela. Bosque continuo	6/132	489	34,5	65,5	0,0	-	12	10	1		
	Isla Danto Machado, Lago Guri. Venezuela. Bosque continuo	9/325	0,6	52	21	2,0	14	11	33	-	-	López <i>et al.</i> 2005
		9/347	190	26	29	22	18	5	56	-	-	

□: 76,947 registros comportamentales mediante el método scan

◇: Porcentajes de tiempo de alimentación para *Ficus sp.* Valores promedio.

∼: Porcentajes de tiempo de alimentación para *Brosimum alicastrum* y *Manilkara zapota*

\*: Incluye flores y otros.

o: Número de registros focales

El tamaño de los grupos varía entre 2 a 20 individuos aproximadamente (Zunino *et al.* 2007) integrados por uno o varios machos adultos, dos a cuatro hembras adultas por cada macho adulto y un número variable de individuos inmaduros (Zunino 1989; Rumiz 1990; Zunino *et al.* 2001; Zunino *et al.* 2007). En los ambientes fragmentados de tierra firme, prevalecen los grupos unimacho (1 macho adulto y 1-4 hembras adultas) y en los ambientes de islas donde el bosque es continuo, los grupos son predominantemente multimacho (2-4 machos adultos y 2-5 hembras adultas), aunque estos son sistemas dinámicos y los grupos pasan de una estructura a otra a lo largo del tiempo (Rumiz 1990; Kowalewski y Zunino 2004; Zunino *et al.* 2007; Kowalewski 2007). Por otro lado, en esta especie tanto hembras como machos emigran de sus grupos natales y por consiguiente se considera que los grupos poseen individuos adultos no emparentados (Rumiz 1990).

**El mono aullador negro y dorado (*Alouatta caraya*) como modelo para estudiar el patrón de interacciones sociales en respuesta a las variaciones de la disponibilidad y distribución del alimento.**

*Alouatta caraya* es la especie de primate no humano neotropical con distribución mas austral, y como tal revela además de todas las características de los monos aulladores, rasgos comportamentales y poblacionales que no se observan en zonas tropicales de donde provienen la mayor parte de los estudios. Investigaciones realizadas en el noroeste de la Provincia de Corrientes, demostraron que en el invierno, la vegetación se caracteriza por una depresión en la disponibilidad de estructuras estacionales (hojas nuevas y frutos) y una disminución de la oferta de estructuras perennes (hojas maduras) (Zunino 1986). A través de 15 meses de observación en dos grupos de monos, se obtuvo información sobre el comportamiento alimentario, uso del espacio, y patrones de actividad diaria (Zunino 1986).

Los resultados mostraron que los monos combinaron en la dieta diaria hojas y frutos cuando estos estuvieron disponibles. Cuando la disponibilidad de frutos fue alta, el tiempo dedicado por día a comerlos se incrementó. No obstante, los monos explotaron diariamente un número constante de especies independientemente de la disponibilidad de hojas y frutos a lo largo del año. Por otra parte, el análisis de nutrientes permitió estimar que los monos seleccionaron alimentos con alto contenido de energía fácilmente disponible, como son los frutos y que en periodos de baja disponibilidad de éstos, los monos consumieron hojas con alto contenido de proteínas.

En el sitio dónde se llevó a cabo la presente investigación, se han registrado desde hace más de 20 años las características del hábitat (Rumiz *et al.* 1986; Zunino 1989) la densidad poblacional (Rumiz 1990; Zunino *et al.* 2007), la dieta (Zunino 1988; Fernández 2014), los patrones de nacimientos (Zunino 1996; Kowalewski y Zunino 2004; Peker *et al.* 2009) de organización social (Zunino *et al.* 2001; Pave 2013; Pave *et al.* 2015) y uso del espacio (Zunino *et al.* 2001, 2007; Fernández 2013, Raño *et al.* 2016). Por otra parte, también se llevaron a cabo estudios sobre la genética poblacional (Oklander 2007, Oklander *et al.* 2010), sistemas endocrínicos (Raño 2016) y enfermedades infecciosas (Kowalewski *et al.* 2011; Martínez *et al.* 2016). Esta tarea investigativa permitió condiciones excelentes para instalar un sitio de estudios comportamentales a largo plazo, lo cual permite contar con animales habituados a la presencia del observador. De igual modo, la estructura del bosque facilita el seguimiento de los individuos, así como la observación de interacciones sociales difíciles de lograr en otros bosques más altos y con vegetación más densa.

Por otro lado, la alteración del hábitat afecta la organización social en monos aulladores, particularmente en los patrones de dispersión de hembras de monos aulladores rojos *A. seniculus* (Crockett y Pope 1993), en monos de manto *A. palliata* (Clarke y Glander 2004) y en el mono aullador negro y dorado *A. caraya* (Oklander *et al.* 2010); específicamente se ha registrado que en las poblaciones de *A. palliata* existen umbrales de aislamiento que limitan la dispersión entre fragmentos. Por ejemplo, Mandujano y Estrada (2005), compararon poblaciones de monos aulladores (*A. palliata*) que habitaban dos paisajes con distinto grado de pérdida y fragmentación de la selva en Los Tuxtlas, Veracruz, México. Los autores detectaron que en ambos paisajes, los fragmentos más grandes y menos aislados estuvieron ocupados por monos. En el caso del mono aullador negro y dorado, la comparación de las relaciones de paternidad, sistemas de apareamiento y flujo génico entre poblaciones que ocupaban ambientes continuos y fragmentados del noreste argentino, reveló que la fragmentación del hábitat estaría limitando la dispersión bisexual de la especie (Oklander 2006; Oklander *et al.* 2010)

Las restricciones asociadas con la dispersión entre fragmentos pequeños y aislados traen consigo un incremento en la densidad poblacional (ver *A. pigra*: Van Belle y Estrada 2006). No obstante estudios en *A. caraya* cuestionan esta posibilidad. Por ejemplo, Zunino *et al.* 2007, no encontraron cambios significativos en el tamaño poblacional ni en la organización social en las poblaciones de esta especie que habitaron los pequeños fragmentos de bosque

(el más grande fue de 29.3 ha) entre 1982 y 2003. Sin embargo, el continuo aislamiento intrapoblacional de los aulladores puede provocar depresión por endogamia que asociada a una disminución de la disponibilidad de alimento y a una mayor exposición de enfermedades puede provocar extinciones locales (Oklander *et al.* 2010).

Los objetivos de esta investigación de tesis doctoral fueron los siguientes:

## **1.2. Objetivo General**

Explorar los cambios en los patrones de comportamiento social del mono aullador negro y dorado en respuesta a las variaciones de la disponibilidad y distribución del alimento para comprender si en hábitats fragmentados existen factores ecológicos que inciden sobre la ocurrencia y frecuencia de las interacciones sociales.

## **1.3. Objetivos Específicos**

1. Describir la estructura y composición de los grupos de fragmentos de bosque ocupados por tres grupos de aulladores previamente seleccionados.
2. Analizar la variación estacional en la disponibilidad de alimento y el patrón de las interacciones sociales en los tres grupos de aulladores.
3. Analizar la relación entre la variación en disponibilidad de alimento y el patrón de las interacciones sociales en los tres grupos de aulladores.

## **1.4. Hipótesis (H) y Predicciones (P)**

**H1.** Los monos aulladores negros y dorados pueden ajustar su dieta a los cambios estacionales en la oferta de alimento, seleccionando hojas jóvenes, hojas maduras y frutos en función de su disponibilidad en el ambiente.

**P1.** En periodos de baja disponibilidad de hojas jóvenes, hojas maduras y frutos, la dieta será más diversa en el número de especies que aporten recursos alimenticios alternos como hojas maduras, pecíolos y corteza.

**P2.** En periodos de baja disponibilidad de alimento de hojas jóvenes, hojas maduras y frutos provenientes de árboles, los monos dedicarán más tiempo al consumo de hojas jóvenes, hojas maduras y frutos provenientes de otras formas de vida como arbustos y plantas trepadoras.

**H2.** El patrón de interacciones sociales del mono aullador negro y dorado está asociado con la disponibilidad de alimento:

**P1.** En los bosques fragmentados, la reducción en la abundancia y riqueza de árboles grandes que ofrecen una mayor cantidad de alimento (hojas jóvenes, hojas maduras y frutos) que los árboles pequeños y suelen ser preferidos por los monos aulladores; incrementaría la competencia por alimento. Por ello, las interacciones agonísticas ocurrirán con mayor frecuencia durante los periodos de baja disponibilidad de alimento.

**P2.** La afiliación, cooperación y tolerancia social, aportan beneficios psicológicos, fisiológicos y ecológicos a largo plazo a través de relaciones mutualistas, que conforman el núcleo esencial para vivir en grupo. En el periodo de alta disponibilidad de frutos, -que supone altos niveles de energía por la mayor oferta de este recurso, las tasas de interacciones afiliativas serán más altas que durante el periodo de baja.

**P3.** Dentro de las interacciones afiliativas, el acicalamiento es el principal rasgo de la vida social en primates. Algunas especies invierten más del 20% del tiempo diario a esta actividad (Dunbar 1991; Lehman et al. 2007). Aunque se le ha asignado una función higiénica - la remoción de parásitos o restos de vegetación del pelaje (Hutchins y Barash 1976); para otros autores, el acicalamiento actúa como mecanismo de unión social. La estabilidad del grupo puede mantenerse, a través de redes en las cuales cada individuo acicala a uno o a pocos compañeros, y cada uno de estos a su vez acicala a otro pequeño número de individuos. En este sentido, el hecho que una proporción importante del día, el animal lo invierta a acicalar a otros, sugiere un beneficio sustancial por hacerlo. Bajo condiciones de estrés que sugiere vivir en bosques fragmentados, los primates exhiben comportamientos afiliativos, como el acicalamiento, que ayuda a reducir la tensión social y a liberar el estrés que puede llegar a producir los desplazamientos forzados al piso para llegar a otros bosques vecinos en búsqueda de alimento. Los monos que ocupen el grupo de bosques cuyas distancias de aislamiento entre si sean las más altas, presentarán las mayores tasas de acicalamiento como una forma de mantener la unión y estabilidad grupal.

**Estructura de la Tesis:**

Esta tesis está compuesta por cinco capítulos, en el primer capítulo se realizó una revisión bibliográfica acerca de la evolución de los sistemas sociales en primates, así como las nuevas aproximaciones para su estudio. Se presentan los objetivos e hipótesis a poner a prueba en los siguientes capítulos. En el capítulo 2 se analiza la variación en la disponibilidad de alimento en tres grupos de fragmentos con similar composición florística y su relación con el comportamiento alimentario en tres grupos de monos aulladores negros y dorados. En el capítulo 3 se describió el patrón de interacciones sociales y su variación en función de la disponibilidad de alimento. Las conclusiones y aportes de la presente investigación se detallan en el capítulo 4. En el capítulo 5, se plantean iniciativas de conservación para el mono aullador negro y dorado a partir de los resultados obtenidos durante el desarrollo de esta tesis Doctoral.

## **2. Ecología alimenticia del mono aullador negro y dorado en un bosque fragmentado del nordeste argentino**

### **2.1. Introducción**

Los bosques muestran ritmos estacionales en la producción de las diferentes fenofases (Terborgh 1986; Peres 1994; Chapman *et al.* 1999). Factores abióticos tales como la temperatura, precipitación y radiación solar (van Schaik *et al.* 1993; Tutin y Fernández 1999; Chapman *et al.* 2005; Stevenson *et al.* 2008), factores bióticos, relacionados con la actividad de polinizadores y dispersores de semillas (Chapman 1989; Stevenson 2002; Bravo 2008), así como la abundancia de árboles (Santamaría 2004; Arroyo-Rodríguez *et al.* 2007; Dunn *et al.* 2009) acentúan estos patrones temporales. Diversos estudios en bosques estacionales señalan que la mayor disponibilidad de hojas y flores se producen principalmente durante los momentos de mayor radiación solar (estación seca) mientras que la fructificación se concentra al final de la estación seca y durante la estación de lluvias (van Schaik *et al.* 1993; Chapman *et al.* 1999; Tutin y Fernández 1999).

Existen estudios donde se explora cómo los consumidores primarios se ajustan a las fluctuaciones del alimento (Terborgh 1986; Chapman *et al.* 1987; Peres 1994, Stevenson *et al.* 2000; Santamaría 2004). Específicamente en los primates, los patrones fenológicos pueden resultar en cambios estacionales no sólo en su dieta sino también en el uso del hábitat, el patrón de actividad y la reproducción (Terborgh 1986; Peres 1994; Stevenson *et al.* 2000, Bravo y Sallenave 2003; Kowalewski y Zunino 2004; Kowalewski 2007).

Muchas especies de primates modifican su dieta cuando viven en bosques fragmentados, por cuanto en esta clase de ambientes, suele presentarse una reducción de la disponibilidad de frutos procedentes de árboles grandes (diámetro a la altura del pecho > 60 cm), (Laurance *et al.* 1997; Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006; Dunn *et al.* 2009; 2010) que habitualmente producen una mayor cantidad de recursos alimenticios que los pequeños (Chapman *et al.* 1992). De igual modo, pueden adaptar su dieta a las especies de plantas disponibles (Bicca-Marques y Calegare-Marques 1994a; De Luycker 1995; Kowalewski y Zunino 1999, Bicca-Marques 2003). Por ejemplo, un grupo de *A. caraya* sobrevivió en un pequeño bosque de 2 ha a través de la contribución de especies exóticas (particularmente frutos de *Citrus sinensis*, hojas de *Melia azedarach* y semillas y corteza de *Eucalyptus sp*) que representaron el 38% del registro alimenticio anual (Bicca-Marques y Calegare-Marques 1994a). Específicamente los

frutos de especies exóticas fueron esenciales durante un período de seis meses mientras que los de las especies nativas fueron escasos.

Por su parte, la disponibilidad de hojas puede llegar a incrementarse en los fragmentos debido a cambios bióticos y abióticos desde los bordes (llamados “efectos de borde”) que incluso pueden penetrar hasta los 400 m en el interior del bosque (Laurance *et al.* 2002). En ellos, la temperatura se incrementa mientras la humedad relativa atmosférica y la humedad del suelo disminuyen (Saunders *et al.* 1991). En consecuencia, la vegetación que crece a lo largo del borde es muy diferente de la que se encuentra en el centro del fragmento (Bierregaad *et al.* 1996). Las plantas trepadoras (lianas y enredaderas) suelen conquistar estos ambientes por su tolerancia a condiciones lumínicas intensas (Phillips *et al.* 2002).

Entender cómo el mono aullador negro y dorado, selecciona el alimento en función de su disponibilidad permitiría evaluar la calidad de un hábitat fragmentado para estos monos (Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006, Rivera y Calme 2006, Dunn *et al.* 2009). En este capítulo, se estudió la ecología alimenticia de tres grupos de monos aulladores presentes en bosques fragmentados con similar estructura, composición florística y distribución temporal del alimento.

A continuación, se presenta la hipótesis (H1) y predicciones (P1 y P2):

**H1.** Los monos aulladores negros y dorados ajustan su dieta a los cambios estacionales en la oferta de alimento, seleccionando hojas jóvenes, hojas maduras y frutos en función de su disponibilidad en el ambiente.

**P1.** En periodos de baja disponibilidad de hojas jóvenes, hojas maduras y frutos, la dieta será más diversa en el número de especies que proporcionan recursos alimenticios alternos como hojas maduras, pecíolos y corteza.

**P2.** En periodos de baja disponibilidad de alimento de hojas jóvenes, hojas maduras y frutos provenientes de árboles, los monos dedicarán más tiempo a alimentarse de hojas jóvenes, hojas maduras y frutos provenientes de otras formas de vida como arbustos y plantas trepadoras.

## **2.2. Métodos**

### **2.2.1. Sitio de Estudio. Localización geográfica**

El sitio de estudio se localizó en el noroeste de la provincia de Corrientes, en la localidad de San Cayetano, en una superficie de aproximadamente 520 hectáreas, entre los 27° 32' 24" y los 27° 33' 27" de latitud sur y los 58° 39' 41" y 58° 41' 19" de longitud oeste en los alrededores de la Estación Biológica Corrientes (MACN CONICET) y el Parque Provincial San Cayetano. Se seleccionaron tres fragmentos de bosque que presentaban un notable grado de intervención antropogénica, que a su vez representaron el área de acción de cada uno de los tres grupos observados (Figura 2-1). Los bosques de la Estación Biológica estaban fragmentados en forma natural y se disponían en bosques de galería continuos hacia los bordes del río Riachuelo. No obstante, desde los setenta, los bosques de la región de San Cayetano en Corrientes, están siendo afectados por la actividad humana para diversas actividades productivas, desde la instalación de chacras de algodón, la extracción de especies comerciales o incluso han sido eliminados para incrementar la zona de pastoreo del ganado (Carnevalli 1994; Zunino *et al.* 2007).

### **2.2.2. Composición de los grupos de estudio**

Los siguientes fueron los tres grupos seleccionados para este estudio: Corral Viejo, Hembra Negra y La Huerta. A continuación, se describen las principales características de los mismos.

Corral Viejo (CV). La composición etaria y sexual de este grupo fue la más variable de los tres durante el período de observaciones debido a los nacimientos, muertes y desapariciones de algunos individuos. En enero de 2009 estaba compuesto por nueve individuos: tres machos adultos, dos hembras adultas, un macho subadulto, una hembra subadulto y dos machos juveniles. En mayo, desaparece una hembra adulta y un macho juvenil. El 14 de junio murió un macho juvenil mientras realizábamos las observaciones de comportamiento. En

septiembre desapareció un macho adulto y se registró un macho infante de aproximadamente una semana de edad. Para diciembre, el grupo estaba constituido por seis individuos.

Hembra Negra (HN). En enero del 2009, este grupo estaba conformado por diez individuos: un macho adulto, un macho subadulto, tres hembras adultas, dos machos juveniles y tres hembras juveniles. En marzo se observó una nueva hembra infante de aproximadamente dos semanas de edad. En junio se registró una nueva hembra infante de una semana de edad, aproximadamente. Al final del período de estudio, el grupo estuvo conformado por doce individuos.

La Huerta (LH). En enero del 2009, este grupo estaba conformado por diez individuos: Un macho adulto, un macho subadulto, dos hembras adultas, dos hembras subadultas, tres hembras juveniles y un macho juvenil. En abril se observó la presencia de una hembra infante de aproximadamente una semana de edad. En junio desapareció el macho subadulto del grupo, aunque un mes después se le vio formando parte de otro grupo cuyo territorio se superponía en algunas ocasiones con el grupo La Huerta. Para diciembre, el grupo estuvo compuesto por diez individuos.

En la Tabla 2-1, se describe la composición por edad y sexo de los tres grupos de estudio.

**Tabla 2-1. Composición de los grupos de estudio.**

	MA	HA	MSA	HSA	MJ	HJ	MI	HI	TOTAL
<b>Enero 2009</b>									
<b>Corral Viejo</b>	3	2	1	1	2				<b>9</b>
<b>Hembra Negra</b>	1	3	1		2	3			<b>10</b>
<b>La Huerta</b>	1	2	1	2	1	3		1	<b>11</b>
<b>Diciembre 2009</b>									
<b>Corral Viejo</b>	2	1	1	1			1		<b>6</b>
<b>Hembra Negra</b>	1	3	1		2	3		2	<b>12</b>
<b>La Huerta</b>	1	2		2	1	3		1	<b>10</b>

**Referencias:** MA:Macho adulto, HA:Hembra adulta, MSA:Machosubadulto, HSA:Hembrasubadulta, MJ:Machojuvenil, HJ:Hembra juvenil, MI:Macho infante, HI:Hembra infante.

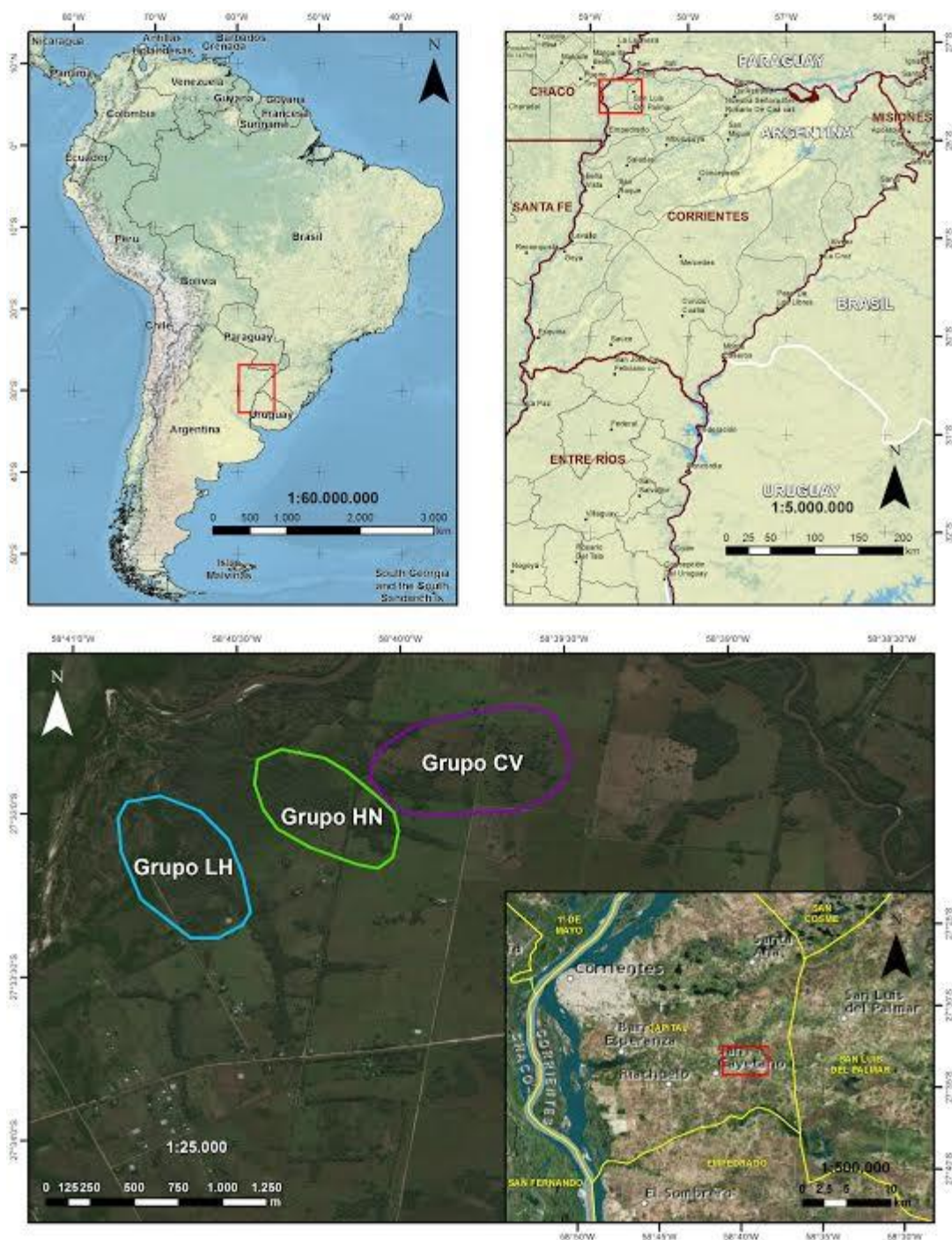


Figura 2-1. Ubicación de los grupos de estudio

Se definió como fragmento a masas discretas de bosque menores a 100 ha, separadas por pastos y sin continuidad en el dosel (Zunino *et al.* 2007). En el presente estudio, el área utilizada por el grupo Corral Viejo (CV) estuvo compuesta por 8 fragmentos, (tamaño promedio: desviación estándar/ha) 0.8 ( $\pm 1.0$ ), el área de Hembra Negra (HN) estuvo conformado por

cinco fragmentos, 1.5 ( $\pm 1.0$ ), y el área de La Huerta (LH), con un tamaño promedio de 5.6 ha ( $\pm 9.3$ ) distribuido en un área grande y tres pequeñas Tabla 2-2.

**Tabla 2-2. Características de los tres grupos de fragmentos de bosque.**

Área total del fragmento (AT), Número de fragmentos (NF); tamaño promedio del fragmento (TPF); valor mínimo y máximo del tamaño del fragmento (VMM), PIF (Promedio en el índice de forma), Distancia al vecino más cercano (DV). Se registran los valores promedio y la desviación estándar entre paréntesis.

	CV	HN	LH
<b>AT</b> (ha)	6.4	7.7	22. 5
<b>NF</b>	8	5	4
<b>TPF</b> ( $\pm$ SD)(ha)	0.8 (1.0)	1.5 (1.0)	5.6 (9.3)
<b>VMM</b> (ha)	0.1(2.3)	0.9 (3.0)	0.3(19.5)
<b>PIF</b> ( $\pm$ SD)	1.6 (0.4)	1.3 (0.2)	1.4(0.1)
<b>DV</b> ( $\pm$ SD) (m)	62.6(89.2)	29.2(32.1)	40(52.2)

Referencias: CV, Corral Viejo; HN, Hembra Negra; LH, La Huerta.

Dentro de cada área, se empleo como medida de aislamiento entre fragmentos, la distancia en metros desde el borde del fragmento hasta el fragmento vecino más cercano (Bender *et al.* 2003; Arroyo-Rodríguez *et al.* 2008).

Todas las medidas se obtuvieron a partir de un mapa de 1:8500 digitalizado en un sistema de información geográfica.

## 2.3. Estudios de vegetación

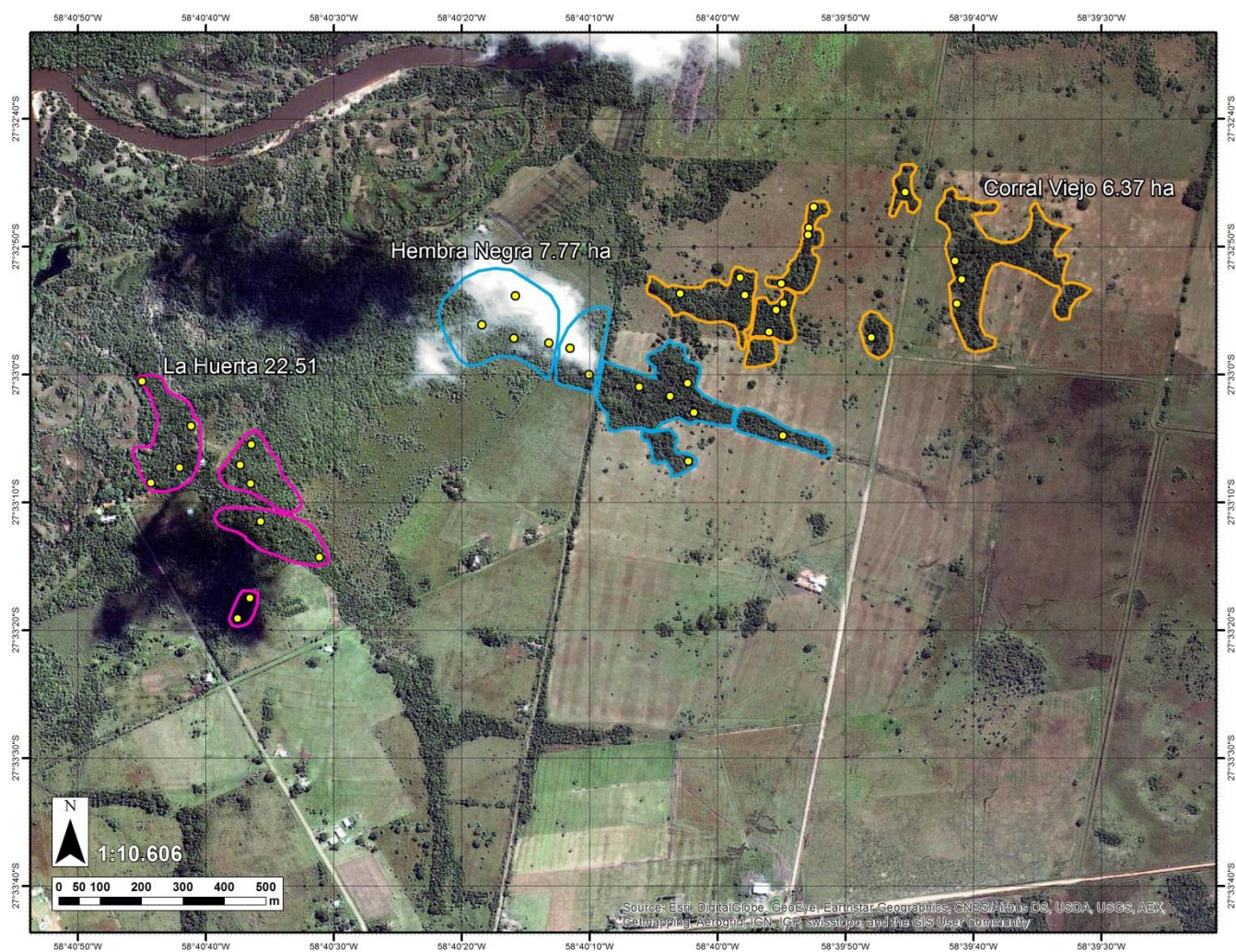
### 2.3.1. Caracterización del área de estudio

Por cuanto, el área de acción de cada grupo de monos comprendió varios fragmentos, se asignó la denominación de tres grupos de fragmentos, identificados con el mismo nombre del grupo; Corral Viejo (CV), Hembra Negra (HN) y La Huerta (LH). Con el fin de describir la composición florística de los tres grupos de fragmentos, se establecieron al azar parcelas de vegetación de 20 x 20 m en todos los fragmentos que hicieron parte del área de acción de cada uno de los grupos (Zunino 1989). Para el bosque fragmentado CV se trazaron 15 parcelas, para el de HN se demarcaron 12 y para el grupo LH, 11 parcelas (Figura 2-2). En la tabla 2-3 se presenta para cada grupo de fragmentos el número de parcelas, el número de árboles y arbustos relevados, el número de plantas trepadoras representadas en lianas y enredaderas e individuos muertos. También se indica el tamaño y el porcentaje del área de acción muestreado en cada uno de los grupos de estudio. Cabe destacar que el grupo de fragmentos La Huerta, fue el que alcanzó el menor porcentaje de área de acción muestreado, en comparación con los demás grupos de fragmentos. Por cuanto, el tamaño del área de acción de este grupo de monos fue el más grande, el número de parcelas evaluadas fue insuficiente para obtener un muestreo del área de acción equiparable con los demás grupos de estudio.

**Tabla 2-3. Número de parcelas (NP), número de árboles y arbustos (NARAB), número de plantas trepadoras (PT), número de individuos muertos (IM), tamaño del área de acción (AA) y porcentaje del área de acción (AA) muestreado entre enero y diciembre del 2009. CV: Corral Viejo. HN: Hembra Negra. LH: La Huerta.**

Grupos de fragmentos	NP	NARAB	PT	IM	AA(ha)	%AA muestreado
CV	15	795	672	24	7.5	8.0
HN	12	1079	737	30	5.7	8.4
LH	11	1322	692	63	12.7	3.5
<b>TOTAL</b>	<b>38</b>	<b>3196</b>	<b>2101</b>	<b>117</b>		

Referencias: CV, Corral Viejo; HN, Hembra Negra; LH, La Huerta.



**Figura 2-2. Ubicación de las parcelas de vegetación. Los puntos amarillos son las parcelas de vegetación en cada uno de los fragmentos. Los polígonos se usaron para precisar la delimitación de cada bosque fragmentado.**

Se construyeron las parcelas con cinta métrica y una brújula. Cada esquina de la parcela se marcó con una cinta plástica (con una letra y un número) y se registró su ubicación con GPS (Garmin Etrex) utilizando un margen de error <10 m. En cada una de las parcelas, se identificó a nivel de especie todos los árboles, arbustos y lianas que tuvieran un diámetro a la altura del pecho (DAP) io mayor a 10 cm y se estimó la altura máxima. Para las lianas y enredaderas, se registró la especie, el árbol sobre el que se encontraban y se estimó el porcentaje de cobertura. Se calcularon los siguientes valores por grupo de fragmentos de bosque:

- Número de árboles
- Número de árboles con frutos carnosos
- Número de especies
- Número de especies con frutos carnosos

- Área basal o dominancia: Definida como el área de sección transversal del fuste a 1.30 cm del suelo (Prodan *et al.* 1997), la cual fue calculada de la siguiente manera:

$$g = \frac{\pi}{4d^2}$$

Siendo:

g = área de la sección (m<sup>2</sup>) y

d = diámetro (m)

Área basal de árboles con frutos carnosos por paisaje

Frecuencia de especies, estimada como el número de cuadrantes en donde se encontró una especie.

Frecuencia relativa.

$$FR = \frac{\text{Frecuencia de una especie}}{\sum \text{total de frecuencias}}$$

Densidad relativa:

$$DR = \frac{\text{número de individuos de una especie}}{\text{número total de individuos de todas las especies}} \times 100$$

Área basal relativa o dominancia relativa:

$$ABR = \frac{\sum \text{área basal de una especie}}{\text{área basal de todas las especies}} \times 100$$

Índice de valor de importancia = suma de la frecuencia relativa + densidad relativa + área basal relativa,

$$\text{Índice de valor de importancia} = FR + DR + ABR$$

### 2.3.2. Fenología

Con el propósito de estimar la disponibilidad de los recursos alimentarios, se colectó información fenológica durante el período de estudio. Para ello, se clasificaron las estructuras vegetales en estacionales (hojas nuevas, frutos y flores) y perennes (hojas maduras) (Zunino 1986; Eskuche 1989).

Se siguieron los conceptos para la definición de árboles, arbustos y plantas trepadoras, establecidos por Tressens y Keller (2008). De acuerdo a esto se denominó árbol a todo vegetal leñoso, de por lo menos 5 metros de altura, constituido por un tronco o fuste (tallo erecto no ramificado) y una copa (conjunto de ramas con o sin follaje). Como arbusto se incluyeron aquellos vegetales leñosos que se ramifican desde la base y en los cuales no se puede distinguir tronco o copa. Bajo el nombre de plantas trepadoras, se agruparon las lianas y las enredaderas (Ferrucci y Cáceres-Moral 2008). Como lianas se reconocieron a las plantas leñosas con tallos trepadores gruesos (diámetro mayor a 2 cm) capaces de crecer en bosques maduros. Como enredaderas se incluyeron aquellas plantas herbáceas o subleñosas en la base, con tallos trepadores delgados, que suelen crecer en ambientes con vegetación secundaria o en el borde del bosque.

En cada árbol o planta trepadora se dividió en forma imaginaria la copa en cuatro y luego se asignó un valor de abundancia a cada fenofase (hojas jóvenes, hojas maduras, frutos y flores) de acuerdo a una escala subjetiva de 0 a 4, donde 0 es la ausencia de una fenofase en particular y 4 es su completa presencia (Kowalewski 2007). En cada individuo, tanto la suma de las partes vegetativas como la suma de las partes reproductivas, debe alcanzar un máximo de 4 (Chapman *et al.* 1992, 1994; Peres 1994). Para cada fragmento, se calculó un índice fenológico de disponibilidad (IFD) mensual de cada fenofase monitoreado a partir de la siguiente fórmula (Peres 1994):

$$IFD = \frac{100 \times (\text{suma de los registros de abundancia})}{\text{número de árboles en la muestra mensual}}$$

Las observaciones siempre fueron realizadas por el mismo observador, con ayuda de binoculares de 10 x 42. Se revisaron 89 especímenes entre árboles y arbustos presentes en los tres grupos de fragmentos, distribuidos en 26 ejemplares correspondientes al utilizado por el grupo CV, 29 individuos pertenecientes a los montes usados por la tropa HN y 34

especímenes propios de los bosques utilizados por el grupo LH. Estos individuos estuvieron representados en 5 especies de plantas distribuidas en 3 especies de árboles (*Enterolobium contortosiliquum*, *Ficus luschnathiana* y *Gleditsia amorphoides*) y 2 especies de arbustos (*Celtis* sp, *Eugenia uniflora*).

Para el seguimiento de las plantas trepadoras se observaron 24 individuos pertenecientes a dos lianas (*Forsteronia glabrescens* y *Paullinia elegans*) y una enredadera (*Dolichandra cynanchoides*).

En la Tabla 2-4 se muestra el número de árboles y arbustos de las parcelas relevadas con presencia de las plantas trepadoras que fueron seleccionadas para su seguimiento.

**Tabla 2-4. Número de árboles y arbustos con presencia de plantas trepadoras**

Grupo de fragmento	Especies	Número de árboles y arbustos
CV	<i>Forsteronia glabrescens</i>	435
	<i>Paullinia elegans</i>	30
HN	<i>Dolichandra cynanchoides</i>	18
	<i>Forsteronia glabrescens</i>	418
	<i>Paullinia elegans</i>	41
LH	<i>Dolichandra cynanchoides</i>	12
	<i>Paullinia elegans</i>	24

Referencias: CV, Corral Viejo; HN, Hembra Negra; LH, La Huerta

### 2.3.3. Diversidad de la dieta

La diversidad de la dieta, fue evaluada a través del índice de diversidad de Shanon – Weiner ( $H'$ ), expresado por la fórmula:

$$H' = - \sum [p_i \times \ln(p_i)]$$

Dónde  $p_i$  es igual a la proporción de registros alimenticios registrados para la especie consumida. Este índice varía de 1 a s, y un valor cercano a 1, representa una dieta menos diversa (Krebs, 1999).

#### 2.3.4. Preferencias alimenticias

Para determinar la preferencia alimentaria se calculó el Índice de selectividad de Ivlev (Ganas *et al.* 2004, Fernández 2014), en siete especies vegetales (*Celtis sp*, *Ficus luschnathiana*, *Enterolobium contortosiliquum*, *Gleditsia amorphoides*, *Eugenia uniflora*, *Forsteronia glabrescens* y *Paullinia elegans*) que hicieron más del 70% del tiempo total de alimentación.

$$I = (r_i - n_i) \div (r_i + n_i)$$

Dónde ***r<sub>i</sub>*** representa la proporción del alimento *i* en la dieta (porcentaje basado en el tiempo de alimentación o en el consumo) y ***n<sub>i</sub>*** representa la disponibilidad relativa en el ambiente, que se refiere a la proporción de ese alimento en el ambiente. En el presente estudio, la disponibilidad se calculó mensualmente, siguiendo a Fernández (2014), como un porcentaje relativo del total:  $(IDM_{\text{fenofase, especie}} \times \text{Dominancia relativa de la especie}) \div \sum (IDM_{\text{fenofase, especie}} \times \text{Dominancia relativa de la especie})$ . Este índice varía entre -1 (evitado) a 1 (altamente seleccionado). Valores cercanos a 0 (cero) implican un consumo en concordancia con la oferta.

Se calculó el índice de Ivlev mensual para cada categoría de alimento (estructura y especie) agrupando las observaciones por individuo y grupo.

#### 2.4. Registros comportamentales

##### 2.4.1. Obtención de datos

El registro sistemático del comportamiento se llevó a cabo en dos etapas. En la primera etapa, los grupos de aulladores fueron contactados y habituados a la presencia del observador a través de un período de premuestreo de tres meses, desde octubre a diciembre del 2007 en un total de 45 días. Durante este período se realizaron observaciones *ad libitum* (Martin y Bateson 1993) para la identificación de los sujetos de estudio (algunos individuos estaban identificados mediante caravanas –placas metálicas que se colocan en las orejas- y marcas naturales), el recorrido espacial de los grupos y el reconocimiento de las plantas y de las categorías de alimento utilizadas. También en esta etapa se describieron las actividades relevantes para el diseño del etograma y se entrenaron a los asistentes de campo en la colecta de datos comportamentales.

En la segunda etapa, se observaron a los grupos de estudio desde enero a diciembre del 2009, durante un total de 86 días, desde el amanecer hasta que los individuos ingresaran a un árbol dormidero en la noche. No obstante, para efectos del análisis de los datos, sólo se incluyeron los días iguales o mayores a las dos terceras partes de la longitud de día (Agostini *et al.* 2010), que sumaron entre los tres grupos de estudio 64 días y 699.46 horas, distribuidas en 22 días y 230.44 horas para CV, 22 días y 242.37 horas en HN y 20 días y 226.65 horas para LH (Tabla 2-5).

En el mes de marzo se tuvieron inconvenientes con respecto al número de registros comportamentales requeridos para el análisis de los datos en dos de los tres grupos de estudio, por las pérdidas recurrentes de los mismos durante los días de observación. Para resolver este inconveniente, se descartaron los datos de estos dos grupos para el mes de marzo y sólo se incluyeron los registros del grupo de estudio de Corral Viejo, el cual cumplió con los requerimientos.

**Tabla 2-5. Número de días completos (N) y horas totales de observación.**

MES	CV		HN		LH	
	N	Horas Observación	N	Horas Observación	N	Horas Observación
Enero	2	22.28	3	33.82		*
Febrero	1	10.71	2	20.89	2	19.74
Marzo	1	10.52		*,*		*,*
Abril	2	21.34	1	8.56	1	11.54
Mayo	3	29.11	2	17.84	2	21.19
Junio	2	19.96	2	29.49	2	21.28
Julio	2	17.35	2	19.80	2	21.83
Agosto	1	10.39	2	20.35	2	22.17
Septiembre	2	21.41	3	33.76	3	36.10
Octubre	2	23.26	1	9.86	2	23.80
Noviembre	2	24.44	2	23.96	2	23.52
Diciembre	2	19.66	2	24.04	2	25.48
<b>Total</b>	<b>22</b>	<b>230.44</b>	<b>22</b>	<b>242.37</b>	<b>20</b>	<b>226.65</b>

\*: No se logró el avistamiento del grupo.

\*\*: No se acumuló el número de días iguales o mayores a las dos terceras partes de la longitud del día.

Las observaciones se realizaron con la ayuda de dos asistentes de campo durante un promedio de 2.4 días ( $\pm 0.8$  desviación estándar; rango de 1 a 4 días) por mes para cada grupo. Estas observaciones consistieron en muestreos continuos sobre un animal focal por rotación al azar, registrándose durante una hora su comportamiento (Martin y Bateson 1993). Los sujetos de estudio fueron machos adultos, hembras adultas con cría dependiente, hembras adultas sin cría e individuos inmaduros (juveniles y subadultos). La composición por edad y sexo de cada uno de los grupos se realizó siguiendo la clasificación de Rumiz (1990):

**Infantes:** Presentan un color pardo muy claro, hasta un año de edad.

**Juveniles** (desde 1 año hasta 3 años en hembras y 1 año hasta 4 años en machos). Las hembras presentan un clítoris largo y fino, labios vulvares también pequeños y un color del cuerpo un tanto más pálido que las hembras adultas. Los machos se van volviendo más oscuros progresivamente, con un patrón uniforme comenzando en la parte posterior de la cabeza, los hombros y espalda, las manos y los pies.

**Subadultos** (desde 3 años hasta 4-5 años en hembras y 4 hasta 5 años en machos). En las hembras, el clítoris no es tan distinguible y los anchos labios vulvares presentan pigmentación. El color del cuerpo es rubio con la espalda más oscura y grisácea. Los machos son negros con testículos anaranjados y son más grandes que las hembras adultas.

**Adultos** (hembras después del primer nacimiento, alrededor de los 4-5 años, machos después de los 5 años). En las hembras, el clítoris de las hembras no es tan distinguible, los anchos labios vulvares presentan pigmentación. El color del cuerpo es rubio con la espalda más oscura y grisácea. Los machos son negros, con testículos anaranjados. Son más grandes que las hembras adultas.

Para cada individuo se registró, cada hora la ubicación con GPS mediante coordenadas geográficas. También se anotó la especie del árbol, la altura, la distancia al vecino más cercano y el tiempo dedicado a cuatro actividades generales: Alimentación, descanso, movimiento, e interacciones sociales. En el presente capítulo, se define la actividad de alimentación. En el capítulo tres se describen las tres actividades restantes. Como alimentación se incluyó la manipulación, masticación e ingestión de cualquier recurso alimentario. Los cortos desplazamientos que ocurrieron entre el consumo de un alimento y otro, fueron incluidos en el tiempo de alimentación. Para cada sesión de alimentación se identificó la especie de planta de la cual se alimentaba y el tiempo invertido en el consumo de hojas jóvenes y maduras, frutos y flores. El consumo de corteza y peciolo, se agrupó bajo la categoría de otros. Cuando por falta de visibilidad no pudo ser reconocida la especie ni la estructura consumida, se registró el tiempo de alimentación.

## 2.5. Análisis de datos

Para analizar diferencias estadísticamente significativas en el tiempo invertido en el consumo de hoja joven, hoja madura y fruto entre épocas de alta y baja disponibilidad de alimento, se empleó el modelo lineal generalizado mixto (GLMM), debido principalmente a que éste controla las variaciones de factores aleatorios que no son de interés pero que pueden conducir a una sobre estimación de los grados de libertad en las pruebas estadísticas (Zuur *et al.* 2009). No se efectuó comparación en el consumo de flores, por cuanto estas sólo se consumieron durante la época de baja disponibilidad de alimento.

La variable respuesta fue el tiempo (minutos) que los aulladores dedicaron al consumo de cada categoría (hoja joven, hoja madura y fruto). El supuesto de normalidad de esta variable se validó mediante la Prueba de Shapiro-Wilks, ( $p \leq 0.05$ ). Sin embargo los datos no arrojaron una distribución normal y ninguna de las transformaciones empleadas cambio esta condición. Se empleó la distribución Poisson enlace log, por cuanto los datos se ajustaron a tal distribución. Se definieron como factores fijos el tiempo, el grupo de estudio y el período de disponibilidad de alimento (alto y bajo). Los efectos aleatorios fueron: a) la identidad de cada individuo, b) sexo, c) edad, d) el grupo de monos e) el observador, f) especie vegetal y g) el hábito. Este criterio fue utilizado en todos los análisis.

De igual modo se empleó GLMM para evaluar si existían diferencias estadísticamente significativas en el tiempo invertido al consumo de alimento proveniente de árboles, arbustos y plantas trepadoras.

Se analizaron las hipótesis planteadas utilizando distintos test con un nivel de significancia de  $p \leq 0.05$  para pruebas de hipótesis de una cola (Sokal y Rohlf 1995; Zar 1999).

Para analizar la relación entre el tiempo de consumo de hoja joven, hoja madura y fruto con su índice de disponibilidad mensual, se realizó un análisis de correlación de Spearman.

Todas las pruebas se efectuaron con el programa InfoStat versión 2015 (Di Rienzo *et al.* 2015).

## 2.6. Resultados

### 2.6.1. Temperatura y Precipitación

En la Figura 2-2 se muestran las variaciones mensuales de la temperatura y las precipitaciones alcanzadas durante el año 2009 registradas por el Servicio Meteorológico Nacional en el mismo período. A lo largo de este año, la precipitación anual ocurrida en el área donde se realizó este trabajo fue de 1,168 mm. Las lluvias se concentraron en noviembre, presentando este último mes la mayor cantidad de precipitaciones (521 mm). La temperatura máxima y mínima promedio fue de 28.12°C y 16.10°C, respectivamente. La temperatura máxima absoluta fue de 40°C en el mes de noviembre y la temperatura mínima absoluta fue de -0.2°C en el mes de julio.

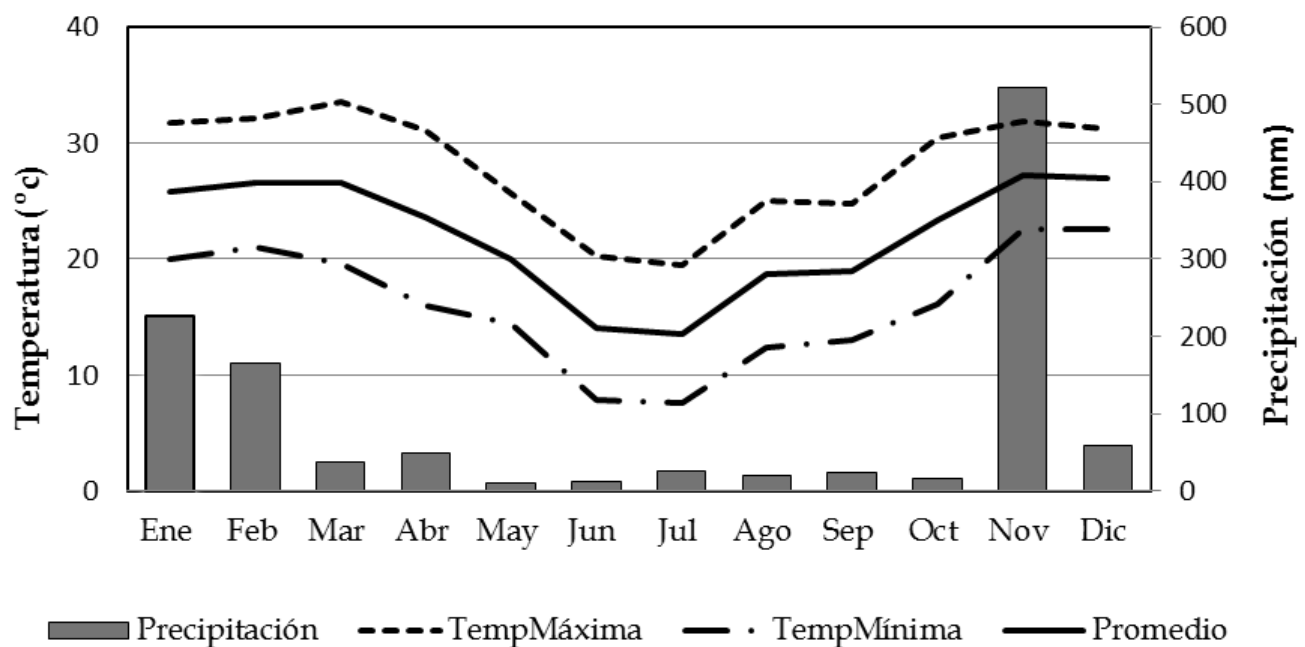


Figura 2-2. Régimen de precipitaciones y temperatura del área de estudio.

### 2.6.2. Patrones temporales de disponibilidad de alimento

#### a. En árboles y arbustos

La época de mayor producción de hojas jóvenes (septiembre), coincidió con la de menor producción de hojas maduras (Figura 2-3). En el caso de frutos, la época de mayor disponibilidad

se presentó en el período comprendido entre los meses de enero a marzo. Por su parte la mayor disponibilidad de flores (octubre), concordó con la de menor producción de frutos.

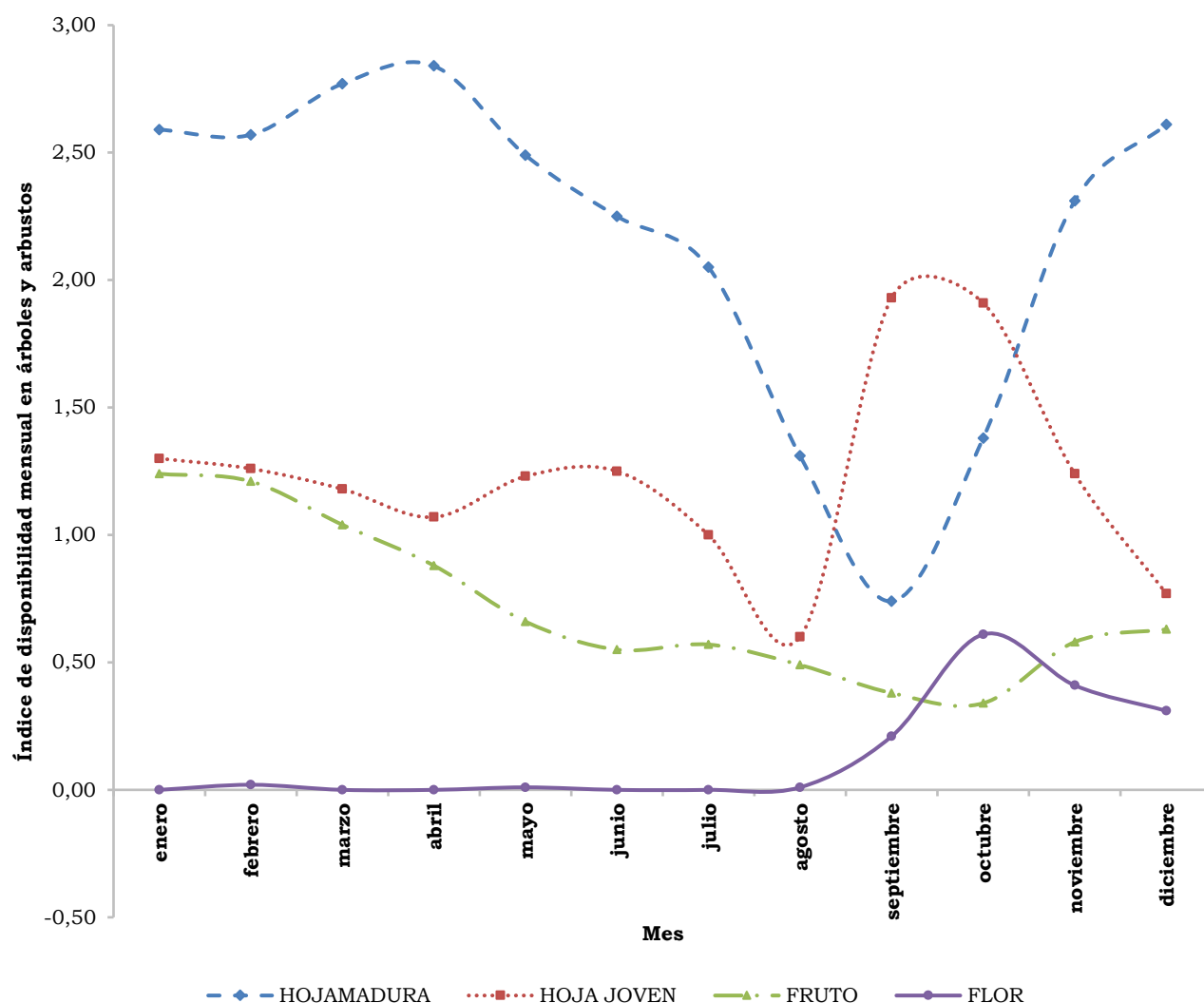


Figura 2-3. Índice fenológico mensual de categorías alimenticias en árboles y arbustos.

## b. En plantas trepadoras

La época de mayor disponibilidad de hojas jóvenes se produjo en los meses de enero y febrero, mientras que la menor tuvo lugar durante los meses de mayo a junio, período en el cual se produjo la mayor producción de hojas maduras (Figura 2-4). El mayor pico de producción de frutos se registró en enero y febrero. De igual modo, la mayor disponibilidad de flores, ocurrió en noviembre y diciembre coincidiendo con el segundo pico de producción de frutos.

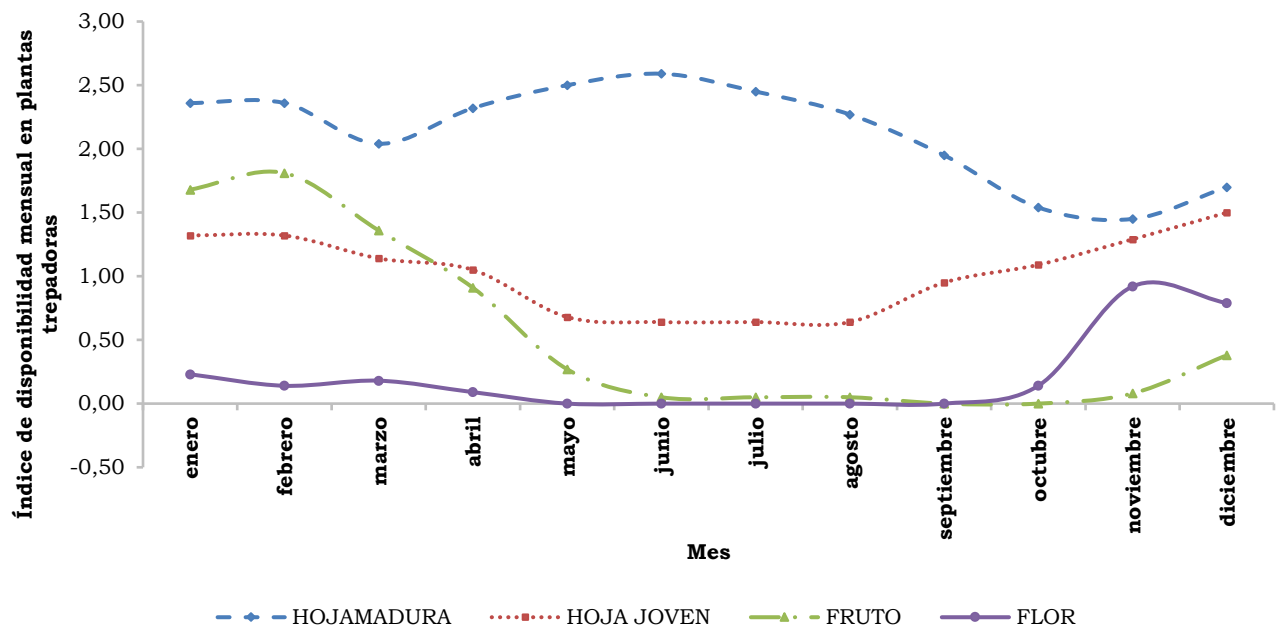


Figura 2-4. Índice fenológico mensual de categorías alimenticias en plantas trepadoras

### 2.6.3. Variaciones en la disponibilidad de alimento

La agrupación de todas las categorías alimenticias para los árboles, arbustos y plantas trepadoras, permitió diferenciar una época de mayor disponibilidad de alimento comprendida entre los meses de enero a marzo y otra menor entre los meses de junio, julio y agosto (Figura 2-5).

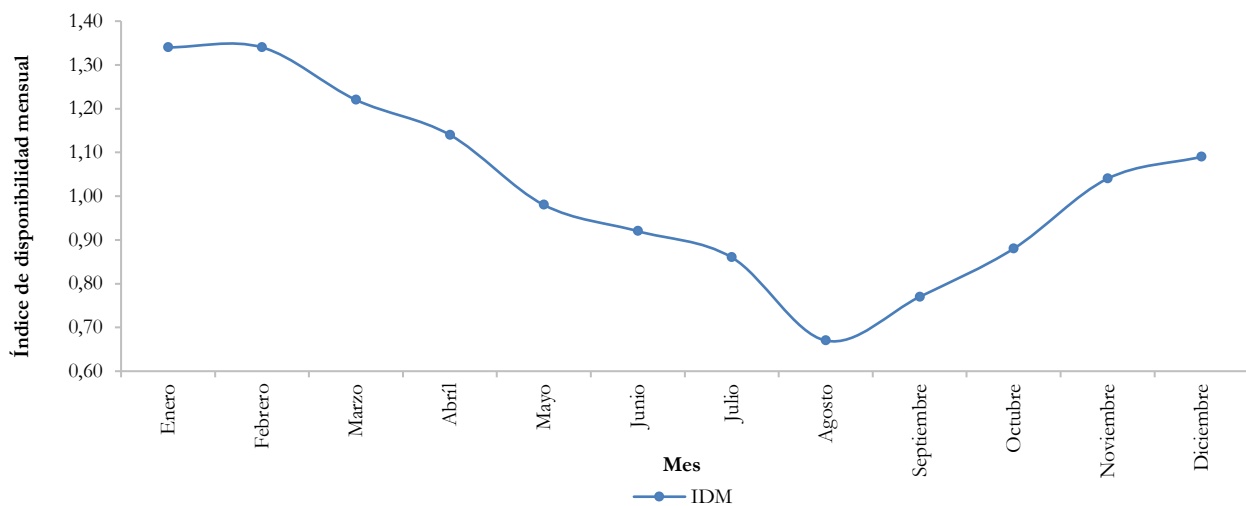


Figura 2-5. Variación total en la disponibilidad de alimento

## 2.6.4. Composición florística

### 2.6.4.1. Familias y especies más importantes

A partir del muestreo realizado en una superficie de 15,200 m<sup>2</sup>, se identificaron 5,442 plantas pertenecientes a 34 familias, 61 géneros y 69 especies. Las familias con mayor número de especies fueron *Fabaceae* (7 especies), *Rutaceae* (6), *Myrtaceae* (4), *Apocynaceae* (4), *Passifloraceae* (4), *Bignoniaceae* (3) y *Moraceae* (3).

Los árboles (44%) fueron el principal componente de la diversidad y la estructura de la vegetación, continuando con los arbustos (31%), plantas trepadoras (24%) y hierbas (1%). De las 69 especies registradas, el 22.1% fueron comunes en los tres fragmentos de estudio. Al mismo tiempo, se advirtió la presencia de especies exclusivas en cada fragmento de bosque, siendo éstas 12 especies para CV, 11 para HN y 7 para LH. Considerando la región, 64 especies fueron nativas. Las especies introducidas por el hombre fueron *Broussonetia papyrifera*, *Citrus aurantifolia*, *Citrus limonero*, *Citrus sinensis* y *Citrus tangerina*. Estas especies representaron únicamente el 0.5% de los individuos muestreados (Anexo 7-1).

### 2.6.4.2. Estructura de la vegetación

Se distinguieron tres estratos en los fragmentos de bosque estudiados:

1. **Dosel:** La altura media estimada fue de alrededor de 13 metros variando entre los 11 y 20 metros aproximadamente. En este estrato se encontraron especies de gran porte como *Enterolobium contortosiliquum*, *Erythrina crista-galli*, *Gleditsia amorphoides*, *Ficus luschnathiana*, *Maclura tinctoria* y *Phytolacca dioica*.
2. **Estrato arbóreo bajo:** La altura media estimada fue de aproximadamente 6.15 metros, presentando un rango de variación entre 5 y 10 metros. Las especies más representativas fueron *Achatocarpus praecox*, *Allophylus edulis*, *Chrysophyllum marginatum*, *Eugenia uniflora* y *Sebastiania brasiliensis*.
3. **Estrato bajo:** La altura media estimada fue de 3.34 metros, siendo su variación entre los 0 y 4 m. En este estrato predominaron las especies de *Cassearia sylvestris*, *Celtis sp*, *Rollinia emarginata* y *Scutia buxifolia*.

En los tres fragmentos la mayor cantidad de individuos muestreados en términos de porcentaje correspondió al estrato arbóreo bajo, siendo el 85.97% para HN, 83.20% para CV y 71.23% para LH. El estrato bajo fue el segundo en importancia siendo LH el fragmento de bosque que aportó el mayor porcentaje de individuos (25.86%), seguido por CV (14.32%) y HN (12.53%). El estrato con escasa representatividad de individuos fue el dosel. El menor porcentaje se registró en HN (1.50%), seguido de CV (3.56%) y LH (2.91%).

Evidenciamos la ausencia del estrato herbáceo en todos los fragmentos de bosque por la presencia recurrente del ganado que suele usarlos como lugares de refugio y/o alimentación. De igual modo, la presencia de especies exóticas como *Broussonetia papyrifera* y *Citrus sp* y la ausencia de especies características de estos bosques como el quebracho colorado (*Schinopsis balansae*), el urunday (*Astronium balansae*) y el guayacán (*Caesalpinia paraguariensis*) (Carnevali 1994; Peña-Chocarro *et al.* 2006) entre otras indican una notable intervención humana.

#### 2.6.4.2.1. Índice de valor de importancia

Del total de especímenes muestreados, la especie con mayor valor de importancia fue *Eugenia uniflora* (33.14). En segundo lugar le siguió *Gleditsia amorphoides* (30.63) y le continuaron *Enterolobium contortosiliquum* (29.78), *Celtis sp* (20.31), *Achaetocarpus praecox* (15.78%) y *Tabernaemontana catharinensis* (15.50%), (Tabla 2-6).

Tabla 2-6. Índice de valor de importancia (IVI) de los árboles y arbustos.

Índice de valor de importancia (IVI) basado en la densidad relativa (DR), frecuencia relativa (FR) y dominancia relativa (DomR) de los árboles y arbustos presentes en el área de acción de los tres grupos de estudio.

Especie	Hábito	N° individuos	DR (%)	FR (%)	DomR (%)	IVI
<i>Eugenia uniflora</i>	AR	782	23.60	4.96	4.58	33.14
<i>Gleditsia amorphoides</i>	A	274	8.27	5.95	16.41	30.63
<i>Enterolobium contortosiliquum</i>	A	69	2.08	5.29	22.40	29.78
<i>Celtis sp.</i>	AR	309	9.33	6.12	4.87	20.31
<i>Achaetocarpus praecox</i>	AR	156	4.71	4.79	6.28	15.78
<i>Tabernaemontana catharinensis</i>	A	188	5.67	5.12	4.70	15.50
<i>Chrysophyllum marginatum</i>	A	230	6.94	5.95	2.39	15.29
<i>Sebastiania brasiliensis</i>	A	256	7.73	3.14	2.29	13.16
<i>Allophylus edulis</i>	AR	214	6.46	4.96	1.01	12.42
<i>Scutia buxifolia</i>	AR	178	5.37	5.29	1.08	11.74
<b>Árboles muertos</b>		117	3.53	5.29	2.40	11.22
<i>Ficus luschnathiana</i>	A	13	0.39	1.82	8.76	10.98
<i>Maclura tinctoria</i>	A	34	1.03	2.98	4.29	8.29
<i>Acrocomia aculeata</i>	A	43	1.30	1.98	4.37	7.65

Especie	Hábito	N° individuos	DR (%)	FR (%)	DomR (%)	IVI
<i>Annona emarginata</i>	AR	60	1.81	3.80	0.79	6.40
<i>Erythrina crista-galli</i>	A	31	0.94	2.31	2.11	5.36
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	A	48	1.45	2.81	0.48	4.74
<i>Myrsine laetevirens</i>	A	27	0.81	2.15	1.50	4.47
<i>Myrcianthes pungens</i>	A	22	0.66	1.65	1.18	3.49
<i>Casearia sylvestris</i>	AR	27	0.81	2.15	0.34	3.30
<i>Copernicia alba</i>	A	16	0.48	1.32	1.33	3.14
<i>Xylosma venosa</i>	AR	24	0.72	2.15	0.18	3.05
<i>Pelthoporum dubium</i>	A	15	0.45	1.65	0.74	2.85
<i>Brunfelsia australis</i>	AR	24	0.72	1.49	0.08	2.29
<i>Ruprechtia laxiflora</i>	A	13	0.39	1.32	0.37	2.09
<i>Vassobia breviflora</i>	AR	10	0.30	1.32	0.34	1.96
<i>Hexachlamys edulis</i>	A	12	0.36	0.99	0.36	1.71
<i>Phytolacca dioica</i>	A	5	0.15	0.66	0.88	1.69
<i>Prosopis nigra</i>	A	12	0.36	0.99	0.22	1.57
<i>Citrus sinensis</i>	A	7	0.21	0.99	0.09	1.29
<i>Broussonetia papyrifera</i>	A	14	0.42	0.50	0.31	1.23
<i>Handroanthus heptaphyllus</i>	A	7	0.21	0.66	0.35	1.22
<i>Sapium haematospermum</i>	A	6	0.18	0.66	0.08	0.93
<i>Senegalia bonariensis</i>	AR	7	0.21	0.66	0.05	0.92
<i>Citrus limonero</i>	A	4	0.12	0.66	0.03	0.81
<i>Nectandra falcifolia</i>	A	4	0.12	0.17	0.47	0.76
<i>Citrus tangerina</i>	A	3	0.09	0.50	0.05	0.64
<i>Psidium guajava</i>	AR	3	0.09	0.33	0.02	0.44
<i>Cestrum parqui</i>	AR	3	0.09	0.33	0.01	0.43
<i>Opuntia cardiosperma</i>	AR	2	0.06	0.33	0.02	0.41
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	A	2	0.06	0.33	0.01	0.40
<i>Aloysia virgata</i>	AR	2	0.06	0.33	0.01	0.40
<i>Trichilia elegans</i>	AR	2	0.06	0.17	0.01	0.23
<i>Ocotea acutifolia</i>	A	1	0.03	0.17	0.00	0.20
<i>Acacia aroma</i>	AR	1	0.03	0.17	0.01	0.20
<i>Ligustrum sinense</i>	AR	1	0.03	0.17	0.01	0.20
<i>Citrus aurantifolia</i>	A	1	0.03	0.17	0.01	0.20
<i>Zanthoxylum petiolare</i>	A	1	0.03	0.17	0.01	0.20
<i>Genipa americana</i>	A	1	0.03	0.17	0.00	0.20
<i>Randia ferox</i>	AR	1	0.03	0.17	0.00	0.20
<b>Total</b>		<b>3,313</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>300</b>

### 2.6.5. Composición de la dieta

El tiempo total de observación del comportamiento de los monos aulladores fue de 1,093 horas, de las cuales el tiempo dedicado a la alimentación fue de 183 horas, que corresponde al 16.8% del tiempo total registrado para otras actividades. Los monos invirtieron un porcentaje de tiempo similar en el consumo de hojas maduras (31.7%) y de hojas jóvenes (31.2%), mientras que se alimentaron más de frutos maduros (19.2%) que de jóvenes (8.3%). En el consumo de flores dedicaron un 2.9%. La dieta se complementó con otros recursos alimenticios como corteza, pecíolo y yemas foliares, que sumaron un total de 4.6%. La categoría alimenticia no pudo ser reconocida en 2.0% del tiempo total de alimentación.

De igual modo, consumieron 46 especies de plantas representadas en 27 familias. La mayoría de las plantas usadas fueron árboles (56.5%) seguidas por arbustos (23.9%), plantas trepadoras (17.4%) y epífitas (2.2%). 24 especies fueron compartidas por los tres grupos, 6 fueron comunes para dos de ellos y para 16 especies el consumo correspondió exclusivamente a un solo grupo (Anexo 7-2).

El valor promedio mensual del índice de diversidad en la dieta de los grupos de estudio fue de 0.75 ( $\pm 0.44$ ), con el valor más alto en julio ( $H'=1.45$ ) y el más bajo en marzo ( $H'=0.15$ ). Agrupando los meses de menor disponibilidad de alimento (junio-agosto) el índice de diversidad, alcanzó un valor de 2.58. De igual modo, se registró que el promedio en la longitud del recorrido mensual de todos los grupos de estudio disminuyó en este período mientras que el índice de diversidad aumentó. Es decir, los monos emplearon menos tiempo en moverse a la búsqueda de otras fuentes de alimento e incorporaron otras categorías disponibles (hojas maduras, frutos, pecíolos, corteza, yemas) de nuevas especies (Figura 2-6).

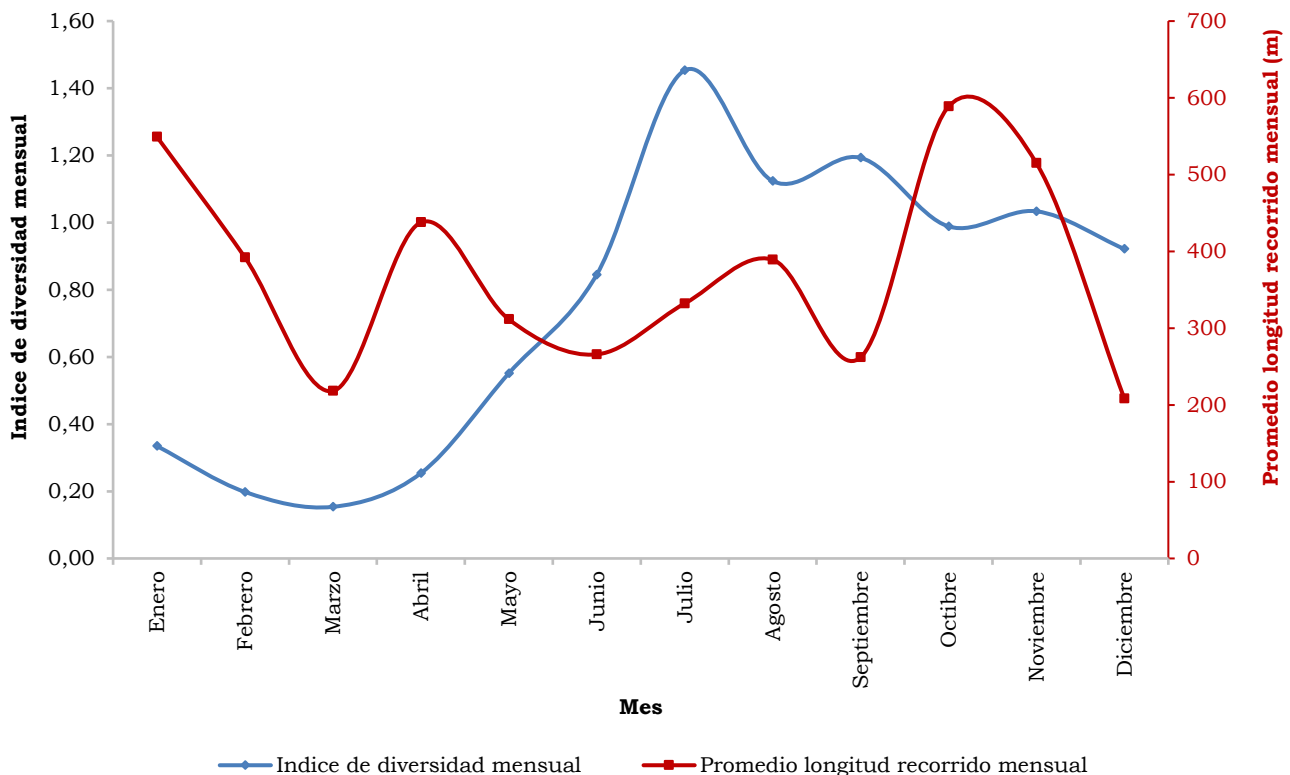


Figura 2-6. Valores mensuales del índice de diversidad ( $H'$ ) y distancia promedio mensual.

## 2.6.6. Patrones de distribución de las 10 especies más importantes en la dieta del mono aullador

La mayor parte de dieta de los monos estuvo comprendida por diez especies vegetales, las cuales sumaron un poco más del 70% de la dieta. Las características de estas especies se presentan en la Tabla 2- 7. Los datos de densidad indican que *Eugenia uniflora*, fue la especie dominante con 514.47 ind/ha seguida de *Celtis sp* con 203.29 ind/ha y *Gleditsia amorphoides* con 180.26 ind/ha. Los individuos de las especies *Celtis sp*, *Gleditsia amorphoides* y *Chrysophyllum marginatum* estuvieron presentes en aproximadamente el 90% de las parcelas utilizadas por los grupos de estudio. Las especies *Eugenia uniflora*, *Celtis sp* y *Gleditsia amorphoides* registraron un número máximo de individuos por cuadrante de 110, 28 y 25 respectivamente. De acuerdo al Índice de Morisita, cuatro especies (*Ficus luschnathiana*, *Maclura tinctoria*, *Erythrina crista-galli* y *Acrocomia aculeata*) de las 10 más importantes en la dieta del mono aullador presentaron un patrón de distribución agrupado, siendo las más consumidas *F. luschnathiana* y *M. tinctoria*.

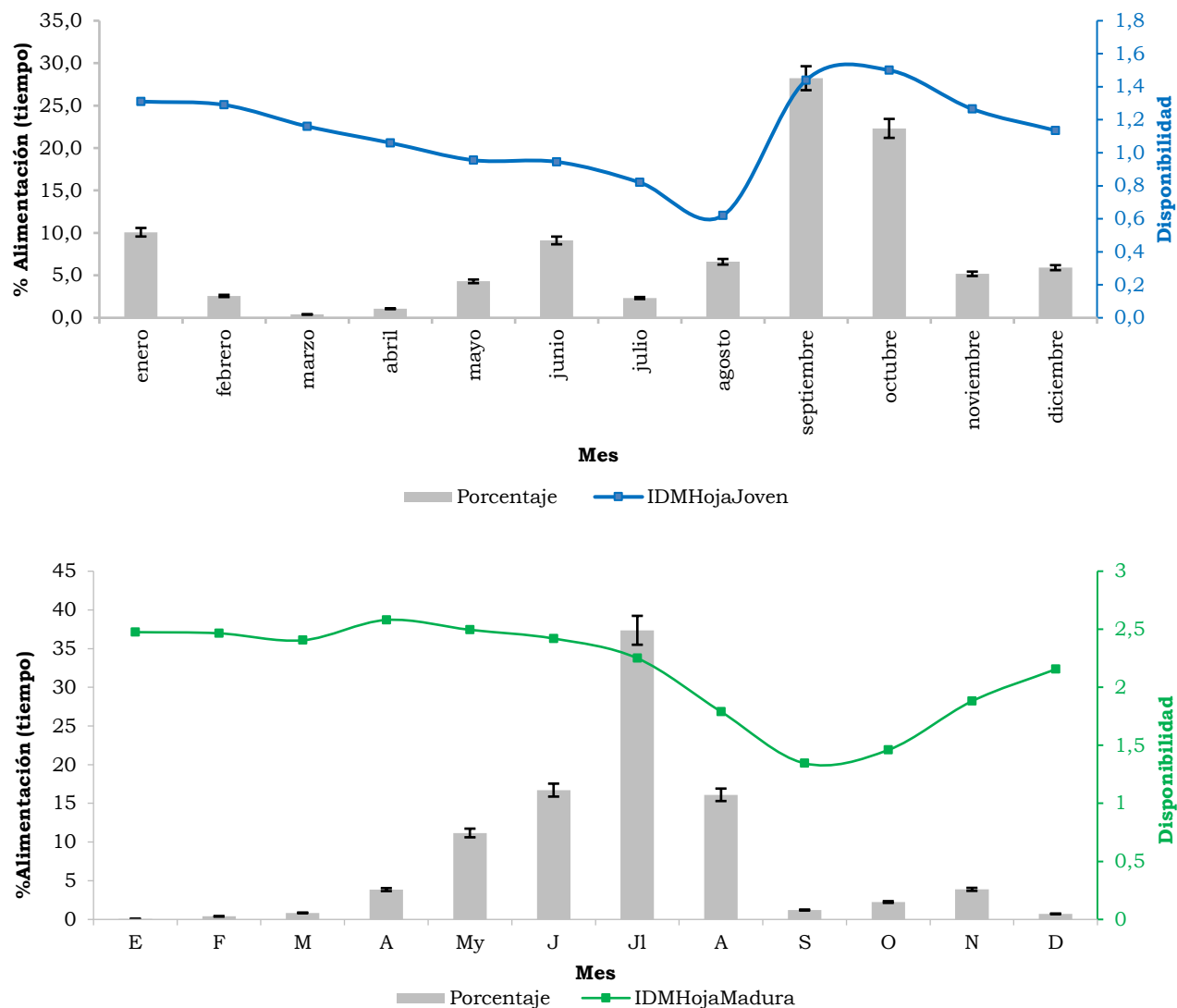
**Tabla 2-7. Características de 10 de las especies vegetales representadas en la dieta del mono aullador.**

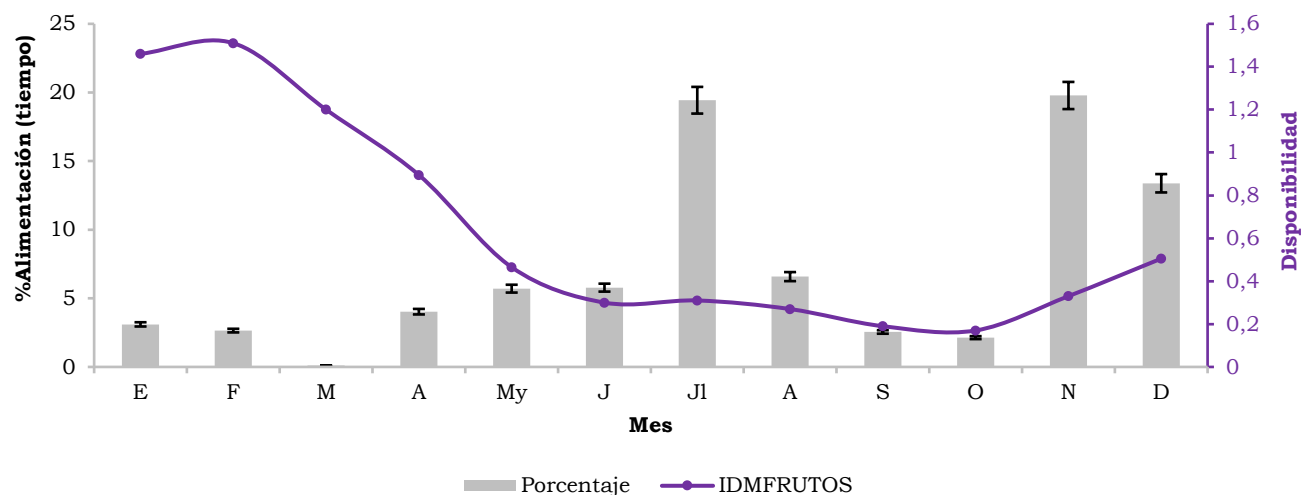
El índice de dispersión fue calculado como la desviación estándar/promedio. Cuando el índice es mayor que 1, la distribución de los árboles es agrupada. (Prueba t con  $p < 0.05$ ). El índice de Morisita mayor que 1, significa una distribución agrupada. (Prueba Chi-cuadrado con  $p < 0.05$ ).

Especie	% en la dieta	Densidad (ind/ha)	Altura promedio (m)	Índice de Dispersión/ (nivel de significación)	Índice Morisita (nivel de significación)	% parcelas presentes
<i>Celtis sp</i>	18.69	203.29	11 ± 1.50	0.82 (*)	0.16 (ns)	97.3
<i>Ficus luschnathiana</i>	12.61	8.55	15 ± 7	1.71(*)	3.22(*)	28.9
<i>Gleditsia amorphoides</i>	8.67	180.26	15 ± 1.50	0.70(*)	0.17 (ns)	94.7
<i>Enterolobium contortosiliquum</i>	8.38	45.39	20 ± 4	0.75(*)	0.70(*)	84.2
<i>Maclura tinctoria</i>	10.79	23.03	8± 2.5	1.32 (ns)	1.29(*)	47.3
<i>Chrysophyllum marginatum</i>	4.10	151.32	15 ± 2	0.75(*)	0.22(ns)	94.7
<i>Erythrina crista-galli</i>	3.70	20.39	15 ± 3	2.07 (ns)	1.35(*)	36.8
<i>Eugenia uniflora</i>	3.41	514.47	12 ± 1	1.27(*)	0.05(*)	78.9
<i>Tabernaemontana catharinensis</i>	2.40	123.68	10 ± 2	0.90(*)	0.31(*)	81.6
<i>Acrocomia aculeata</i>	2.09	28.29	14 ± 6.50	2.59 (ns)	1.28(*)	31.6

### 2.6.7. Variación en el consumo de alimento y su relación con la disponibilidad de las diferentes categorías alimenticias

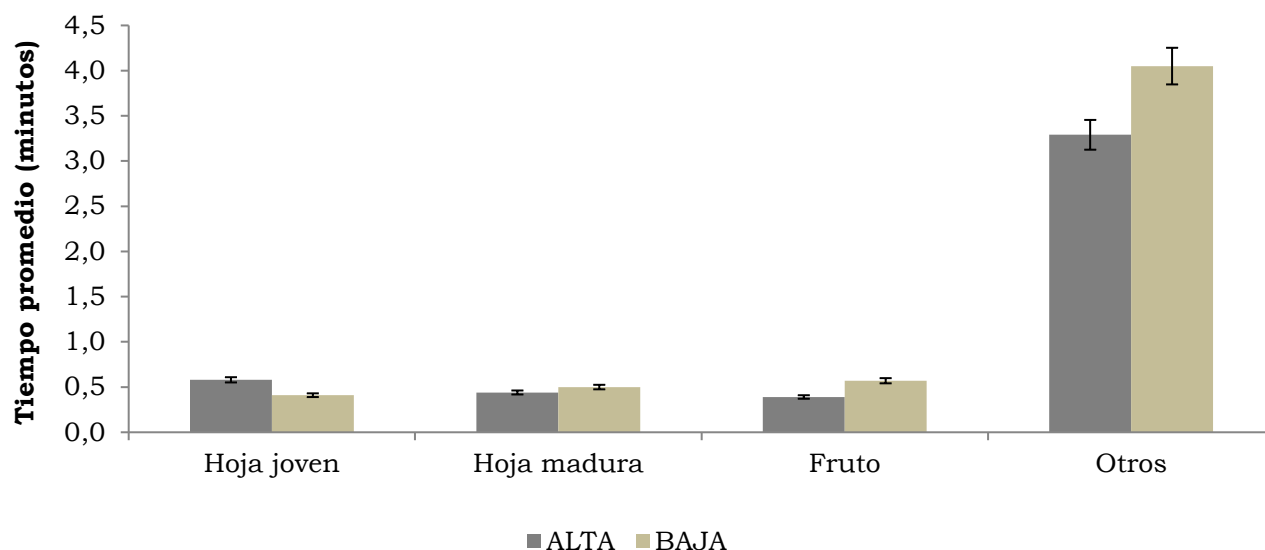
Cuando se analizó la variación mensual en el tiempo de alimentación con el índice de disponibilidad mensual de hoja joven ( $r=0.38$ ,  $p=0.21$ ), hoja madura ( $r=-0.14$ ,  $p=0.65$ ) y fruto ( $r=-0.18$ ,  $p=0.58$ ), no se encontró una asociación entre estas variables (Figura 2-7).





**Figura 2-7. Variación mensual de la relación entre el tiempo invertido en la alimentación y su disponibilidad.**

Durante el período de alta disponibilidad de alimento, los monos invirtieron un tiempo promedio ligeramente mayor al consumo de hoja joven ( $0.58 \text{ minutos} \pm 0.08$ ), que en el periodo de baja ( $0.41 \text{ minutos} \pm 0.05$ ), siendo esta diferencia marginalmente significativa ( $F=3.91$ ,  $n=278$ ,  $p=0.05$ ); mientras que el consumo promedio de hoja madura ( $0.50 \text{ minutos} \pm 0.03$ ) y de frutos ( $0.57 \text{ minutos} \pm 0.05$ ) fue el mismo y no se obtuvieron diferencias estadísticamente significativas (hoja madura:  $F=0.11$ ,  $n=727$ ,  $p=0.74$ ; fruto:  $F=1.36$ ,  $n=245$ ,  $p=0.24$ ). De igual modo, el tiempo promedio invertido al consumo de otros, fue el mismo en el período de baja disponibilidad ( $0.60 \text{ minutos} \pm 0.09$ ) que en el de alta ( $0.31 \text{ minutos} \pm 0.20$ ) y no se registraron diferencias estadísticamente significativas ( $F=0.39$ ,  $n=57$ ,  $p=0.54$ ), (Ver tabla Anexo 7-3).



*Las barras (I) indican el error estándar en porcentaje*

**Figura 2-8. Tiempo promedio dedicado al consumo de alimento en la época de alta y baja disponibilidad.**

Cuando se evaluó el tiempo dedicado al consumo de alimento proveniente de árboles, arbustos y plantas trepadoras, se observó que durante el período de alta disponibilidad de tiempo, los monos dedicaron en promedio, el mismo tiempo al uso de recursos alimenticios provenientes de plantas trepadoras (0.64 minutos $\pm$ 0.13), seguido de arbustos (0.55 minutos  $\pm$ 0.16) y árboles (0.43 minutos  $\pm$ 0.08). En el periodo de baja disponibilidad, los animales invirtieron el mismo tiempo promedio al consumo de alimento proveniente de árboles (0.53 minutos  $\pm$ 0.03) y a los recursos alimenticios procedentes de plantas trepadoras (0.52 minutos $\pm$ 0.05) y arbustos (0.42 minutos  $\pm$ 0.06). Precisamente, no se apreciaron diferencias significativamente estadísticas en árboles ( $F=1.16$ ,  $n=675$ ,  $p=0.28$ ), ni en arbustos ( $F=0.91$ ,  $n=414$ ,  $p=0.34$ ) como tampoco en plantas trepadoras ( $F=0.94$ ,  $n=227$   $p=0.33$ ), (Ver tabla Anexo 7-4).

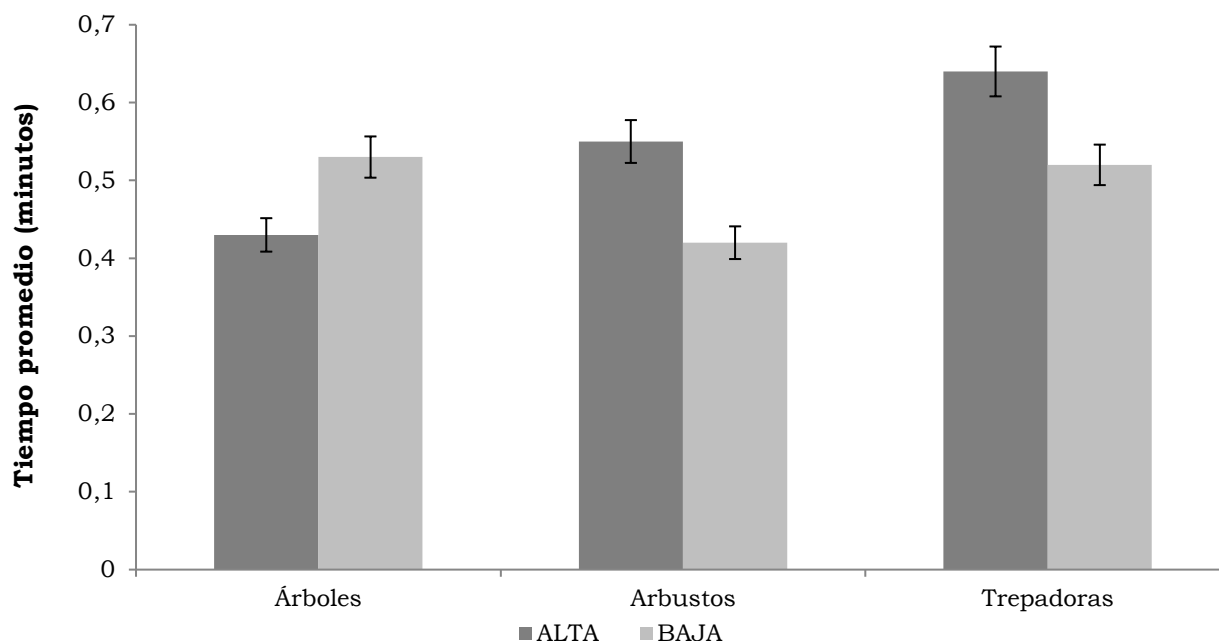


Figura 2-9. Tiempo promedio dedicado al alimento proveniente de árboles, arbustos y plantas trepadoras durante las épocas de alta y baja disponibilidad. Las barras (I) indican el error estándar en porcentaje

## 2.6.8. Preferencia alimenticia

De acuerdo con el índice de selectividad de Ivlev, la mayoría de los recursos alimenticios analizados fueron seleccionados, es decir de los 240 alimentos evaluados (cuatro estructuras pertenecientes a siete especies), el 37.7% (88 alimentos) para CV, el 28.8% (69 alimentos) para HN y el 28.3% (68 alimentos) para LH fueron seleccionados al menos una vez en mayor proporción que su disponibilidad (Ivlev > 0), (Ver tabla Anexo 7-5). De estos alimentos los tres grupos coincidieron en “preferir” hojas jóvenes, hojas maduras y frutos de *Enterolobium contortosilicum*, *Gleditsia amorphoides* y *Paullinia elegans*. Por otro lado, las hojas jóvenes, hojas maduras, frutos y flores de *Celtis sp* fueron recursos “preferidos” por los grupos CV y LH; mientras que las hojas jóvenes y frutos de *Ficus luschnathiana* y *Eugenia uniflora*, lo fueron para los grupos de HN y LH. Entre las plantas trepadoras, las hojas jóvenes y flores de *Forsteronia glabrescens*, fueron alimentos “preferidos” por los grupos de CV y HN. El grado de preferencia (cuanto más próximo a 1 el valor de Ivlev mayor preferencia) fue variable, más del 25% de los alimentos preferidos (grupo CV: 43%, grupo HN:33%, grupo LH: 25%) tuvieron un valor de preferencia Ivlev > 0.9 y los tres grupos agregaron por lo menos 1 tipo de alimento al mes con estos valores, siendo la mayor parte de ellos hojas jóvenes y frutos de *Celtis sp*, *Ficus luschnathiana*, *Enterolobium contortosilicum* y *Gleditsia amorphoides*.

Abril fue el mes en donde los individuos de Corral Viejo consumieron mayor diversidad de alimentos, en forma notablemente selectiva como hoja joven, hoja madura y fruto de *Celtis sp*; mientras que mayo lo fue para Hembra Negra con hoja madura y fruto de *Enterolobium contortosiliquum* y septiembre para el grupo la Huerta con hoja madura y fruto de *Celtis sp*.

El porcentaje de alimentos “evitados” fue de 6,25% (15 alimentos). Estos alimentos estuvieron distribuidos en 14,71% (10 alimentos) para el grupo de La Huerta, siendo diciembre el mes en que los individuos “evitaron” más alimentos (5), entre los que se destacan las hojas jóvenes, hojas maduras y frutos de *Celtis sp* y las hojas maduras de *Ficus luschnathiana* y *Eugenia uniflora*. Por otra parte, el grupo Corral Viejo, alcanzo el 5,68% (5 alimentos) de alimentos “evitados” entre los que sobresalen la hoja joven y la hoja madura de *Enterolobium contortosiliquum*, durante el mes de noviembre. En el grupo de Hembra Negra, los individuos no evitaron ningún alimento a lo largo del tiempo de muestreo.

## **2.7. Discusión**

### **2.7.1. Patrones temporales de disponibilidad de alimento**

#### **2.7.1.1. En árboles y arbustos**

El índice de disponibilidad mensual de las diferentes categorías alimenticias mostró una marcada estacionalidad en su producción (Figura 2-3). En el caso de hojas jóvenes y frutos, se presentó una mayor disponibilidad durante los meses de enero a marzo (verano), que coincide con las temperaturas altas y una mínima disponibilidad en los meses de junio a agosto (invierno), que concuerda con las temperaturas bajas (Figura 2-2). Estos resultados fueron consistentes con los registrados por Zunino (1986) y Fernández (2014) en bosques aledaños y son similares a los obtenidos en selvas de inundación de la Isla Brasilera, ubicada a 20 km al norte del área de estudio (Kowalewski 2007). Estudios realizados en la fenología de bosques tropicales indican que la mayor producción de hojas jóvenes está asociado a los niveles más altos de radiación, dónde las hojas suelen ser más eficientes en la fotosíntesis y reducen la pérdida de agua mediante el control de la transpiración (Van Schaik *et al.* 1993). De igual modo, los resultados coinciden con la hipótesis de la germinación propuesta por Van Schaik *et al.* (1993), la cual afirma que más plantas fructificarán hacia el comienzo de la estación lluviosa en bosques estacionalmente secos que en bosques sin una marcada estación seca. Si bien en el área de estudio no se diferencia una estación seca de una lluviosa como en los

bosques tropicales, según Zunino (*com. pers.*), existen evidencias que la presencia de frutos carnosos ocurre cuando el agua necesaria para producirlos es abundante (Tutin y Fernández 2003; Chapman *et al.* 2005). Basados en esta asociación, la baja precipitación que caracterizó al año 2009 con respecto a los datos comprendidos entre 1956-2010 (APA 2010), podría estar limitando la presencia y abundancia de frutos carnosos. Por ejemplo, estudios comparativos de la estructura de la vegetación y la disponibilidad de alimento y su relación con la densidad y organización social de *A. caraya* en diferentes tipos de bosque del norte argentino, evidenciaron que la mayor producción de frutos carnosos se presentó en los bosques inundables. De igual modo, la mayor densidad de esta especie (3.60 individuos/ha) se registró en este tipo de bosque (Zunino *et al.* 2001).

La disponibilidad de hojas maduras también mostró una disminución durante los meses de junio - agosto. El 2009 fue un año particularmente seco por la llegada del Niño, dónde suelen producirse variaciones importantes en las temperaturas y en los regímenes pluviales (FAO 2009). En Suramérica, el efecto se tradujo en precipitaciones inferiores a lo normal. Por ejemplo, en el área de estudio, las lluvias se concentraron en el mes de noviembre y alcanzaron 521 mm mientras que los promedios anuales fueron de 97.33 mm. Estas condiciones de sequía pudieron haber incrementado la caída de hojas maduras por desecación en los árboles ubicados cerca del borde de los fragmentos.

#### **2.7.1.2. Plantas trepadoras**

Las plantas trepadoras son raramente incluidas en estudios fenológicos (Santamaría 2004). Sin embargo, tienen un efecto ecológico mucho mayor que lo que su tamaño sugiere. Aunque representan menos del 5% de la biomasa de los bosques tropicales, pueden llegar a aportar el 40% de productividad en hojas (Phillips *et al.* 2002). En bosques fragmentados las plantas trepadoras son después de los árboles, la segunda forma de vida más importante que es consumida por los monos aulladores (Asensio *et al.* 2007; Cristóbal-Azcarate y Arroyo-Rodríguez 2007). Aunque la diferencia en el número de individuos seguidos en el estudio fenológico de plantas trepadoras (24) con respecto al de árboles y arbustos (89) pudo haber influenciado las comparaciones de la disponibilidad de fenofases a nivel estadístico, se pueden hacer algunas consideraciones, aunque hay que tener en cuenta que es complejo hacer tal comparación a nivel de unidad, por cuanto un árbol suele tener una copa claramente diferenciada, mientras que a veces algunas plantas trepadoras pueden ocupar amplias extensiones que dificultan su delimitación y consecuente observación detallada. En principio, en los bosques

fragmentados del área de estudio, las plantas trepadoras estarían suministrando una fuente alternativa de hojas maduras en los períodos donde la disponibilidad de hojas jóvenes por parte de los árboles y arbustos es escasa (junio-agosto). De igual modo, el pico de producción de frutos al igual que para árboles y arbustos coincidió en los meses de diciembre a marzo, constituyéndose en una fuente de alimento para los monos. Adicionalmente, la extracción de árboles o formaciones de “gaps”, favorecen el rápido crecimiento de plantas trepadoras (Paul *et al.* 2004).

## **2.8. Composición de la dieta**

### **2.8.1. Categorías alimenticias**

Entre las especies de aulladores que habitan los bosques más secos, *A. caraya* junto con *A. guariba*, presentan el consumo más alto de hojas y el más bajo de frutos, a través de todo el género (Días y Rangel-Negrin 2015). En este estudio, las hojas fueron el principal componente de la dieta – más del 60% del tiempo total de alimentación-, mientras que el consumo de frutos alcanzó el 27%. Particularmente, no hubo una notable diferencia en el consumo de hojas maduras (31.69%) y de hojas jóvenes (31.22%) a lo largo del año.

Los resultados concuerdan con los obtenidos en otros estudios para aulladores (Crockett 1998; Di Fiore y Campbell 2007). Por ejemplo, Zunino (1986), a través de 24 meses de observación en dos grupos de monos, que habitaban un fragmento de bosque (12 ha) vecino a los bosques de este estudio, registró que estos monos dedicaron el 74.2% del tiempo de alimentación en consumir hojas y el 23.6% en comer frutos. De igual modo, Delgado (2005), tras un año de observaciones sobre dos grupos de monos, uno de ellos coincidente con uno de los que se siguió en el presente estudio (LH) encontró que durante el invierno y comienzo de la primavera (junio-septiembre), el tiempo dedicado a la alimentación de estructuras foliares alcanzó el 91.3% mientras que en verano (diciembre – marzo) fue del 42.4%. Otro trabajo realizado por Fernández (2014), durante 8 meses también registro un mayor consumo de hojas (47%) seguido de frutos (29.2%).

El alto porcentaje de tiempo invertido en el consumo de hojas confirma lo señalado por Días y Rangel-Negrín (2015) en cuanto a que especies como *A. caraya* que habitan en bosques con baja variación en la precipitación tienden a dedicar más tiempo consumiendo hojas (Zunino, 1986; Bravo y Sallenave 2003; Kowalewski 2007) que aquellas especies que viven en bosques

en condiciones más variadas de precipitación, como *A. belzebul* con valores promedio del 13.3% (Bonvicino 1989) al 24.8% (Pinto 2002) o en proporciones intermedias como *A. palliata* que oscilan entre valores promedio de 48.5% (Milton 1980) y 55.8% (Williams y Guillen 2003).

Los aulladores incrementan la cantidad de hojas maduras en su dieta cuando la disponibilidad de frutos y hojas jóvenes se reduce (Zunino 1986; Juan *et al.* 2000; Asensio *et al.* 2007). Aunque los resultados confirmaron un mayor consumo de la categoría alimenticia “otros” que incluían corteza y pecíolos, seguida de las hojas maduras en periodos de baja disponibilidad de alimento, esta diferencia no fue estadísticamente significativa con respecto al período de alta disponibilidad.

Por otra parte, cabe aclarar que aunque los resultados del presente estudio se basaron en el porcentaje del tiempo dedicado a la alimentación, Fernández (2014) a través de datos obtenidos por consumo de biomasa en la misma especie registró que durante los meses de baja disponibilidad de alimento, el componente principal de la dieta también fueron las estructuras foliares (del 50 a 65% de la biomasa aproximadamente).

## **2.9. Diversidad de la dieta y forma de crecimiento**

Los grupos de aulladores usaron un total de 46 especies de plantas como recurso alimenticio. No obstante, el 11% de ellas, tales como *Celtis sp*, *Enterolobium contortosiliquum*, *Forsteronia glabrescens*, *Ficus luschnathiana* y *Gleditsia amorphoides* fueron utilizadas entre 10 a 12 meses del período de muestreo y el número de especies nuevas sumadas en cada mes en los registros alimenticios fue muy pequeño después del primer mes, promediando únicamente 3 especies por mes de muestreo (Figura 2-10). Adicionalmente más del 70% del tiempo de alimentación, se concentró sobre 10 especies de árboles y arbustos, lo que sugiere que una alta proporción de la dieta es conservativa mientras que el 30% puede ser más variable, especialmente en grupos de primates que viven en fragmentos pequeños como los del presente estudio (Zunino 1986; Estrada *et al.* 1999; Bicca-Marques 2003).

De todas maneras, la agrupación de los valores promedio del índice de diversidad en la dieta registrados durante los meses de baja disponibilidad de alimento (junio-agosto) confirmó la primera predicción. Es decir, los monos aumentaron la diversidad de la dieta, alimentándose de especies que no estuvieron presentes en los meses anteriores. Por ejemplo, se alimentaron de hojas jóvenes de *Broussonetia papyrifera*, *Casearia sylvestris*, *Hexachlamys edulis*, *Melia azedarach* y *Nectandra falcifolia*; de hojas maduras de *Hexachlamys edulis*, *Nectandra*

*falcifolia*, *Prosopis nigra*, *Smilax campestris* y *Xylosma venosa*, pecíolos de *Alnus acuminata* y flores de *Smilax campestris*. Sin embargo, entre los meses de mayo y junio no se registraron especies nuevas en la dieta de los monos, (Figura 2-13).

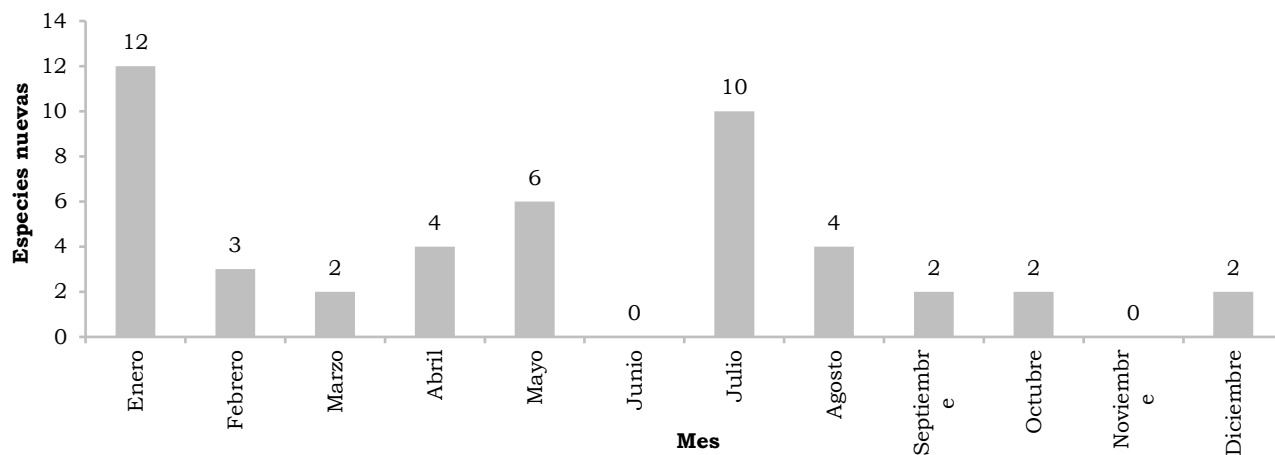


Figura 2-10. Número de especies nuevas en los registros mensuales en la dieta de los grupos de estudio.

Aparentemente, las preferencias alimenticias de los aulladores pudieron adaptarse a cambios en la disponibilidad de alimento, demostrando una gran flexibilidad (Bicca-Marques y Calegaro Marques, 1994a, 1994b; DeLuycker 1995; Crockett 1998; Marsh 1998; Estrada *et al.* 1999).

Este grado de flexibilidad en *A. caraya* también fue registrado por Bicca-Marques y Calegaro Marques (1994a) pero solamente en un grupo de aulladores que habitaba un bosque semi-natural de 2 ha. De igual modo, Días *et al.* (2014) comparando la diversidad dietaria de 14 grupos de *A. pigra* presentes en diferentes fragmentos de bosque, encontraron que la diversidad dietaria tanto en el número de especies como el porcentaje de alimento ingerido de las cinco especies más importantes, no estaba asociado con los atributos de la vegetación sino con el grado de folivoría. Por ejemplo, en el presente estudio, en los meses de menor disponibilidad de alimento, los aulladores se alimentaron de las hojas maduras de especies exóticas como *Citrus sinensis*, de frutos de *Citrus tangerina* y de hojas jóvenes de *Broussonetia papyrifera*. Cabe destacar como especies de aulladores que viven en los extremos norte y sur de su distribución, modifican aspectos de su dieta y de la selección de alimento en forma similar; a través de la explotación de especies de plantas que están ausentes o son ignoradas en los fragmentos más grandes (Días *et al.* 2014).

Según nuestros resultados, no se cumplió la segunda predicción relacionada con que el aporte de alimento en períodos de baja disponibilidad estaría proviniendo significativamente de especies no arbóreas como arbustos y plantas trepadoras. Estudios sobre las estrategias de forrajeo en tres grupos de *A. palliata mexicana*, que habitaban en fragmentos de bosque de diferente tamaño, registraron que el grupo (AGA) con mayor número de individuos (59) y que ocupaba el fragmento más pequeño (1,3 ha), dedicó más tiempo de alimentación en especies no arbóreas ( $p < 0.01$ ) que los otros dos (PLA, con 7 individuos; 40 ha, con y LIZ: 6 individuos; 1,3 ha), (Asensio *et al.* 2007). Aparentemente las diferencias demográficas podrían explicar estos contrastes en las estrategias de forrajeo.

Los resultados sugieren que preservar la diversidad dietaria es un aspecto importante en la estrategia de forrajeo de *A. caraya* y contribuye a mejorar su probabilidad de persistencia en bosques fragmentados, a través de la habilidad de encontrar alimentos sustitutos (Bicca-Marques 2003; Cristóbal-Azkarate y Arroyo Rodríguez 2007; Días *et al.* 2014).

## 2.10. Conclusiones

En este capítulo, se analizó el comportamiento alimenticio de tres grupos de monos aulladores negro y dorado en función de la disponibilidad de alimento. Se evaluaron predicciones con respecto a la flexibilidad dietaria. Las principales conclusiones son las siguientes:

- La disponibilidad de alimento en los bosques fragmentados mostró una marcada estacionalidad con picos de mayor producción durante los meses de enero a marzo y con valles de menor oferta entre los meses de junio a agosto.
- La dieta del mono aullador negro y dorado en el periodo de alta disponibilidad estuvo compuesta principalmente por hojas jóvenes, mientras que los frutos seguidos de otros alimentos (peciolo, corteza y yemas foliares) fueron los recursos en los que los animales invirtieron más tiempo en el periodo de baja disponibilidad.
- La diversidad de especies utilizadas como fuente de alimento fue mayor en los meses de baja disponibilidad de alimento. En consecuencia, los monos se alimentaron de hojas maduras, hojas jóvenes y frutos, explotando un mayor número de especies.

### **3. Dinámica de las interacciones sociales del mono aullador negro *Alouatta caraya* en un bosque fragmentado del nordeste argentino**

#### **3.1. Introducción**

##### **3.1.1. Nuevos enfoques de sociabilidad entre primates: Rol de interacciones afiliativas y agonísticas**

En las últimas décadas, muchos primatólogos han descrito que la afiliación, formación de alianzas y cooperación pueden explicarse como acciones individuales que benefician a varios individuos especialmente en el éxito reproductivo de aquellos que interactúan (Dugatkin *et al.* 1992). Comportamientos coordinados como defensa de recursos alimenticios, búsqueda cooperativa de alimento, acicalamiento mutuo, proximidad espacial y vigilancia frente a depredadores pueden describirse como comportamientos cooperativos (Isbell y Pruetz 1998; Cords 2002; Silk 2002; Sachs *et al.* 2004; Sussman y Garber 2004; Nowak *et al.* 2006; Wrangham y Glowacki 2012; Jaeggi y Gurven 2013; Trumble 2015).

Desde el modelo socioecológico, la competencia ocurre de manera constante en la mayoría de los primates que viven en grupos y es por ende el factor más influyente en la estructura social (Janson y van Schaik 1988; van Schaik 1989; Isbell 1991; Isbell y Pruetz 1998; Janson 2000; Koenig *et al.* 2004). Los machos compiten por acceso a parejas reproductivas mientras que las hembras compiten por acceso a sitios de alimentación (Sussman y Garber 2004). Las oportunidades para las interacciones competitivas pueden presentarse diariamente y amenazar con debilitar los lazos sociales requeridos para coordinar y cooperar a nivel grupal. En este sentido, la afiliación, formación de alianzas y la cooperación serían respuestas comportamentales diseñadas para contrarestar altos niveles de agresión dentro del grupo y asegurar recursos frente a otros miembros del grupo u otros grupos (Sussman Sussman *et al.* 2005).

Sin embargo, el actual modelo socioecológico (ver capítulo 1) aún no explica adecuadamente ni el contexto ni la función de los comportamientos afiliativos y agonísticos (Sussman y Garber 2004). Por un lado, según recientes modelos de distribución de recursos, la competencia por alimento dentro del grupo, no jugaría un rol preponderante en las interacciones sociales (Johnson *et al.* 2002).

Por otra parte, los datos acerca de los contextos, funciones y efectividad de los comportamientos afiliativos y agonísticos (llamados de alarma y acoso) son muy limitados, especialmente en especies que son arbóreas (Sussman y Garber 2004; Van Shaik y Kappeler 2005).

De igual modo elaborar interpretaciones orientadas a entender las capacidades del individuo en mantener comportamientos afiliativos y cooperativos y minimizar comportamientos agonísticos, es actualmente el punto de partida que pretende explicar la evolución de la sociabilidad en primates (Van Shaik y Kappeler 2005). Por ejemplo, animales en uniones sociales estables pueden usar su experiencia previa con cualquier miembro del grupo para conocer si cooperaran con él en el futuro. De esta regla comportamental se desconoce su mecanismo e implicancias en condiciones silvestres (Van Shaik y Kappeler 2005).

### **3.2. Fragmentación e Interacciones Sociales**

#### **3.2.1. Factores Ecológicos**

La variación intraespecífica del comportamiento social en respuesta a los cambios en la estructura del hábitat y la disponibilidad de recursos ha sido demostrada en algunas especies (Foster 1999). Por ejemplo, Abondano y Link (2012) a partir del seguimiento de un grupo de 11 individuos del mono araña (*Ateles hybridus*), durante trece meses (1448 focales), en un bosque fragmentado del Valle del río Magdalena (Colombia), encontraron que la agresión entre machos y hembras alcanzó un 25% del total de las agresiones, lo cual es menor que la proporción registrada en los árboles usados como fuente de alimento en *Ateles belzebuth belzebuth* en un bosque pristino en Ecuador (34%, N=84; Link *et al.* 2009). De igual modo, la agresión durante los eventos de fusión –cuando los grupos se dividen en grupos más pequeños o subgrupos y se juntan o separan frecuentemente (Aureli y Schaffner 2007)-fue menor (3%) inmediatamente después de que los subgrupos se fusionaron. Probablemente porque los machos pueden encontrar las hembras más fácilmente por el menor tamaño de los fragmentos y la forma delgada de su territorio (Abondano y Link 2012). En este sentido, la competencia por alimento y por recursos espaciales no incremento los comportamientos agonísticos entre diadas de distintos sexos. Estudios comparativos del comportamiento social de siete grupos de monos barbudos “saki” (*Chiropotes satanas chiropotes*) a lo largo de seis ciclos de observación, distribuidos en los años 2003, 2005 y 2006 (70 días contacto >8h) en cinco fragmentos de bosque (4 fragmentos de 1ha; 3 fragmentos de 10 ha y 2 de 100 ha) y en dos áreas de bosque continuo (Km 41, Cabo Frio) de la Amazonía central (Boyle y Smith 2010)

encontraron que las principales diferencias comportamentales que se registraron estuvieron relacionadas con la cantidad de recursos disponibles. Los monos saki que estuvieron en los fragmentos más pequeños, dedicaron más tiempo a descansar y menos tiempo a moverse y vocalizar que sus congéneres en bosques continuos. La vocalización alcanzó el 95% de “otros” comportamientos (cópula, acicalamiento, defecación y orina) y su proporción aumento en función del incremento en el tamaño del fragmento ( $F_{1,5}=16.96$ ,  $r = 0.88$ ,  $P = 0.0092$ ).

Estos resultados señalan que las limitaciones ecológicas generan presiones selectivas que favorecen la evolución de las relaciones sociales. Sin embargo, en algunos casos, las interacciones sociales se despliegan como maladaptaciones por las limitaciones introducidas por la fragmentación del hábitat (Banks *et al.* 2007), mientras que en otros las interacciones se adaptan a los cambios que trae consigo la fragmentación. Por ejemplo, Rangel-Negrin *et al.* (2015) demostraron que la alteración del hábitat por la intervención humana trajo consigo una disminución en la diversidad de comportamientos demandantes de energía. Los autores observaron 45 tipos de interacciones sociales en monos aulladores (*Alouatta pigra*) de las cuales siete fueron clasificadas como demandantes de energía (agresión, persecución, lucha, huida, juego, corridas, amenaza) y el número de estas interacciones por grupo varió de 2 a 7 ( $4.4 \pm 1.8$  comportamientos). La pérdida en la diversidad comportamental estuvo asociada con una disminución en el número de comportamientos energéticamente costosos, con la excepción del juego, los demás comportamientos demandantes de energía no fueron registrados en los fragmentos de bosque más pequeños (<50 ha).

### **3.2.2. Factores sociales: Flexibilidad comportamental de primates en bosques fragmentados**

En primates, la flexibilidad comportamental comúnmente se ha asociado con la capacidad de modificar comportamientos (alimentación, apareamientos, dispersión e interacciones sociales) en función de la heterogeneidad biótica, social y física del ambiente (Jones 2005). En hábitats altamente disturbados, por acciones antropogénicas o naturales, el amontonamiento social (*social crowding*) puede llegar a incrementar la tasa de interacciones agresivas y con ello el aumento del estrés fisiológico y social (Honesty y Marin 2006). No obstante, de Waal *et al.* (2000), registraron un comportamiento ambiguo, con respecto al incremento de la agresión a medida que aumentaba la densidad, en 122 monos macacos (*Macaca mulatta*) dispuestos en diferentes lugares de Estados Unidos. Algunos de ellos estuvieron en condiciones de hacinamiento del Centro de Primates de Wisconsin (Madison), otros ocuparon extensos lugares

abiertos del Centro de Primates Yerkes (Atlanta) y los demás habitaron la Isla de Morgan (Carolina del Sur). Este último grupo, tenía aproximadamente 2000 veces más espacio por individuo que los dos primeros grupos con mayor densidad. Los tres grupos incluyeron individuos de ambos sexos, vivieron juntos durante muchos años y recibieron cuidado humano, haciéndolos comparables entre sí. El hallazgo más notable fue que la densidad no afectó la agresividad entre machos. Por el contrario, los machos adultos adoptaron un contacto amigable entre ellos, acicalaron más a las hembras y a su vez las hembras los acicalaron más a ellos. Sin embargo, las hembras mostraron respuestas diferentes con respecto a otras hembras. En la misma matrilinea, lucharon más frecuentemente sin cambiar el alto nivel de interacciones afiliativas, mientras que, en el trato con otras matrilineas, las hembras exhibieron mayor agresión en combinación con más acicalamiento y comportamientos de sumisión. Aparentemente, el acicalamiento podría convertirse en un mecanismo liberador de estrés para aliviar la intensa competencia por espacio que podría llegar a presentarse (Schino *et al.* 1988; Dunbar 2010). Estudios comparativos de la estructura social y relaciones de parentesco en poblaciones silvestres del mono aullador negro y dorado (*Alouatta caraya*) que habitan ambientes continuos y fragmentados del noreste de Argentina (Oklander 2006; Oklander *et al.* 2010), indicaron que en el ambiente continuo, la dispersión fue bisexual en tanto que en el ambiente fragmentado solo hubo dispersión de machos. Aparentemente la fragmentación del hábitat tendería a limitar la dispersión bisexual de *Alouatta*.

Entre los monos del Nuevo Mundo, los aulladores son uno de los primates más estudiados en los bosques fragmentados del Neotropico por la capacidad de ajustar su dieta a las especies disponibles en el hábitat (*A. caraya*: Bicca-Marques y Calegaro-Marques 1994 a,b; *A. palliata*: Estrada *et al.* 2006; Asensio *et al.* 2007; Cristobal-Azkarate y Arroyo-Rodriguez 2007, Dunn *et al.* 2009; *A. pigra*: Rivera y Calme 2006). Aunque las tasas de interacción social generalmente son muy bajas (Cristobal-Azkarate *et al.* 2004), en algunas especies, la fragmentación tiene un efecto negativo sobre la frecuencia y tasa de ocurrencia del comportamiento social. Por ejemplo, la proporción del tiempo dedicada a la interacción social en los aulladores negros (*A. pigra*) por causa de un huracán en Belice (1.2% vs. 0.55%: Behie y Pavelka 2005) así como la tasa de ocurrencia tras la deforestación del hábitat de un grupo de monos de aulladores de manto (*A. palliata*) (0.010 interacciones/individuo/hora vs. 0.004 interacciones/individuos/hr: Clarke *et al.* 2002) disminuyo. Específicamente con respecto a las interacciones agonísticas, a través de un censo de 333 aulladores (*Alouatta palliata mexicana*) en bosques fragmentados del sector nororiental de la Reserva Los Tuxtlas (México); Cristobal-Azcarate *et al.* (2004) registraron lesiones faciales severas en 254 de ellos. La

mayoría de las lesiones ocurrieron en los machos residentes (29 individuos de 76) y consistieron de cicatrices faciales, labios rotos y colas mutiladas. De igual modo 4 de las 108 hembras residentes también presentaron lesiones. Por su parte, no se evidenció ninguna lesión en adultos solitarios, juveniles e infantes. Los autores señalan que aunque la concentración del alimento pudo haber desencadenado los encuentros agonísticos intergrupales; el carácter de las lesiones pudo estar asociado principalmente con los encuentros agonísticos entre machos durante los eventos de invasión a otros por machos solitarios con la consecuente migración a otros grupos.

El aporte de este capítulo consiste en dilucidar la relación entre el patrón de las interacciones sociales con la ecología alimenticia en bosques fragmentados con composiciones florísticas similares, a través de las siguientes preguntas: 1. ¿Existen diferencias en la frecuencia y duración del comportamiento social con respecto a la variación en la disponibilidad de alimentos de alta calidad (hojas nuevas y frutos)? 2. ¿Cuánto del comportamiento social es afiliativo o agonístico?

A continuación, se presenta la hipótesis (H2) y predicciones (P1, P2 y P3):

**H2.** El patrón de interacciones sociales del mono aullador negro y dorado está asociado con la disponibilidad de alimento:

**P1.** En los bosques fragmentados, la reducción en la abundancia y riqueza de árboles grandes que ofrecen una mayor cantidad de alimento (hojas jóvenes, hojas maduras y frutos) que los árboles pequeños y suelen ser preferidos por los monos aulladores; aumentaría la competencia por alimento. Por ello, las interacciones agonísticas se presentarían con mayor frecuencia durante los períodos de baja disponibilidad de alimento.

**P2.** La afiliación, cooperación y tolerancia social, brindan beneficios psicológicos, fisiológicos y ecológicos a largo plazo a través de relaciones mutualistas, que conforman el núcleo esencial para vivir en grupo. En el período de alta disponibilidad de frutos, -que supone altos niveles de energía por la mayor oferta de este recurso, las tasas de interacciones afiliativas serán más altas que durante el período de baja.

**P3.** Dentro de las interacciones afiliativas, el acicalamiento es el principal rasgo de la vida social en primates. Algunas especies invierten más del 20% del tiempo diario a esta actividad

(Dunbar 1991; Lehman et al. 2007). Aunque se le ha asignado una función higiénica - la remoción de parásitos o restos de vegetación del pelaje (Hutchins y Barash 1976); para otros autores, el acicalamiento actúa como mecanismo de unión social. En este sentido, la estabilidad del grupo puede mantenerse, a través de redes en las cuales cada individuo acicala a uno o a pocos compañeros, y cada uno de estos a su vez acicala a otro pequeño número de individuos. En este sentido, el hecho que una proporción importante del día, el animal lo invierta a acicalar a otros, sugiere un beneficio sustancial por hacerlo. Bajo condiciones de estrés que supone vivir en bosques fragmentados, los primates exhiben comportamientos afiliativos, como el acicalamiento, que ayuda a mitigar la tensión social y a liberar el estrés que puede llegar a desencadenar los desplazamientos forzados al piso para llegar a otros bosques vecinos en búsqueda de alimento. Los monos que ocupen el grupo de bosques cuyas distancias de aislamiento entre si sean las más altas, presentarán las mayores tasas de acicalamiento como una forma de mantener la unión y estabilidad grupal.

## **Métodos**

Para el análisis de los registros comportamentales, se incluyeron los días iguales o mayores a las dos terceras partes de la longitud de día (Agostini *et al.* 2010), que sumaron entre los tres grupos de estudio 64 días y 699.46 horas (ver detalles capítulo 2), de enero a diciembre de 2009. Todas las observaciones comportamentales se basaron en los 1415 focales que estuvieron distribuidos en 501 para el grupo CV, 470 para HN y 444 para LH.

A continuación, se describen las siguientes actividades:

**Descanso:** Cuando los animales se encuentran quietos, sin realizar movimientos musculares.

**Movimiento:** Se refiere a cualquier desplazamiento de los animales de un lugar a otro. Fueron incluidos en esta categoría todos los desplazamientos horizontales y verticales con una duración superior a 5 segundos, con el fin de distinguirlos de los movimientos asociados a la alimentación y los desplazamientos cortos de difícil medición.

Cómo interacciones sociales se registraron las siguientes:

- **Acicalamiento:** Cuando los individuos inspeccionan el pelaje de otro individuo. Incluye la extracción y el consumo de ectoparásitos. Se registró entre quienes sucedía.

- **Agresión:** Hace referencia a enfrentamientos con contacto físico, amenazas, mordiscos, aullidos o persecuciones entre individuos de un grupo. Se registró entre quienes sucedió y la direccionalidad.
- **Cópula:** Cuando se produce el coito entre dos individuos. Se registró entre quienes sucede.
- **Encuentros intergrupales:** Hace referencia a la acción colectiva de machos y hembras adultos aullando, persiguiendo o en actitud de defensa frente a machos intrusos.
- **Juego:** Cuando los individuos interaccionan entre sí, sin una aparente agresividad.
- **Marcaje:** Acto de frotar el ano en las ramas con el fin de impregnar de olor a las mismas.
- **Suplantación:** Cuando un individuo se aleja al acercarse otro y este último pasa a ocupar el espacio o utilizar el recurso que estaba usando el individuo que se retiró.
- **Vocalización:** Cuando los individuos aúllan solos o en conjunto.

A su vez, dentro de las interacciones sociales, se diferenciaron las que fueron afiliativas, agonísticas, encuentros intergrupales y cópulas. Como afiliativas, se consideraron las actividades de acicalamiento, acercamiento, inspección infante, juego, olfateo de genitales, olfatear, tocar, tocar a la cría y tocar genitales (Sussman y Garber 2004). Por su parte, como interacciones agonísticas se incluyeron las actividades de agresión, marcaje y vocalización.

Se identificaron cuatro contextos de interacción agonística: 1. Sobre acceso a recursos alimenticios o fuentes de agua, 2. Acercamiento a infantes, 3. Acceso a espacios o soportes lugares físicos del árbol (comprende suplantaciones y desplazamientos) y 4. Acceso a pareja y cópula (incluye parejas intentando copular, y machos y hembras intentando acicalar a un potencial compañero sexual). Se calculó la tasa de interacciones afiliativas y agonísticas (Tia), por individuo por hora, en cada grupo de estudio, través de la siguiente formula (Paterson 1992).

$$Tia = \frac{\frac{\text{Frecuencia total de interacciones agonísticas para todos los individuos}}{\text{Tiempo de observación total}}}{\text{número de individuos}}$$

### 3.2.3. Análisis Estadístico

Se analizaron los datos con los modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) debido principalmente a que éste controla las medidas repetidas de un mismo individuo en diferentes periodos muestrales. La variable respuesta fue el tiempo (minutos) que los monos dedicaron

a cada actividad (descanso, alimentación, movimiento y sociales) y a las interacciones afiliativas y agonísticas. El supuesto de normalidad de esta variable se validó mediante la Prueba de Shapiro-Wilks, ( $p \leq 0.05$ ). Sin embargo los datos no arrojaron una distribución normal y ninguna de las transformaciones empleadas cambió esta condición. Se empleó la distribución Poisson enlace log, por cuanto los datos se ajustaron a tal distribución. Se definieron como factores fijos el tiempo, el grupo de estudio y el período de disponibilidad de alimento (alto y bajo). Los efectos aleatorios fueron: a) la identidad de cada individuo, b) sexo, c) edad, d) el grupo de monos e) el observador, f) especie vegetal y g) el hábito. Este criterio fue utilizado en todos los análisis.

Se utilizó la correlación de Spearman (Sokal y Rohlf 1979), para determinar la relación entre el tiempo promedio invertido al consumo de hojas jóvenes y frutos con la longitud de recorrido diario. Así como también, para establecer si había asociación entre la tasa de interacciones afiliativas y agonísticas con el índice de disponibilidad mensual de hoja joven, hoja madura y fruto en los períodos de alta y baja disponibilidad de alimento (Sokal y Rohlf 1979).

Para analizar la asociación entre la frecuencia de acicalamiento con el índice de disponibilidad mensual de hoja joven y frutos se empleó la correlación de Pearson, previa transformación del índice de disponibilidad mensual de frutos a logaritmo en base 10.

Todas las pruebas se realizaron con el programa InfoStat versión 2015 (Di Rienzo *et al.* 2015).

### **3.3. Resultados**

#### **3.3.1. Presupuesto de actividad**

La principal actividad a la que los individuos dedicaron la mayor parte del tiempo fue el descanso (62.6%), seguida de la alimentación (16.8%), el movimiento (14.2%) y las interacciones sociales (5.5%). Otras actividades (lactando y defecación) alcanzaron el porcentaje más bajo (0.9%) (Figura 3-1).

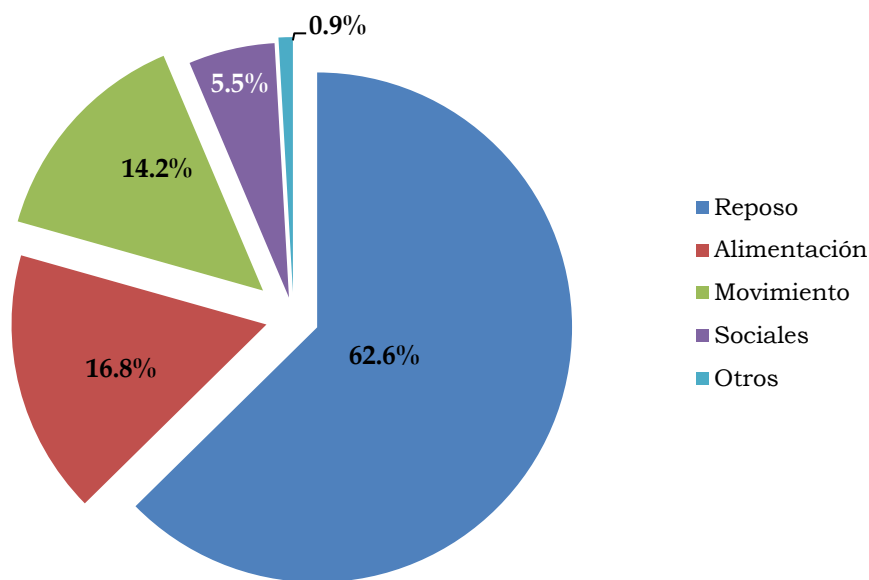
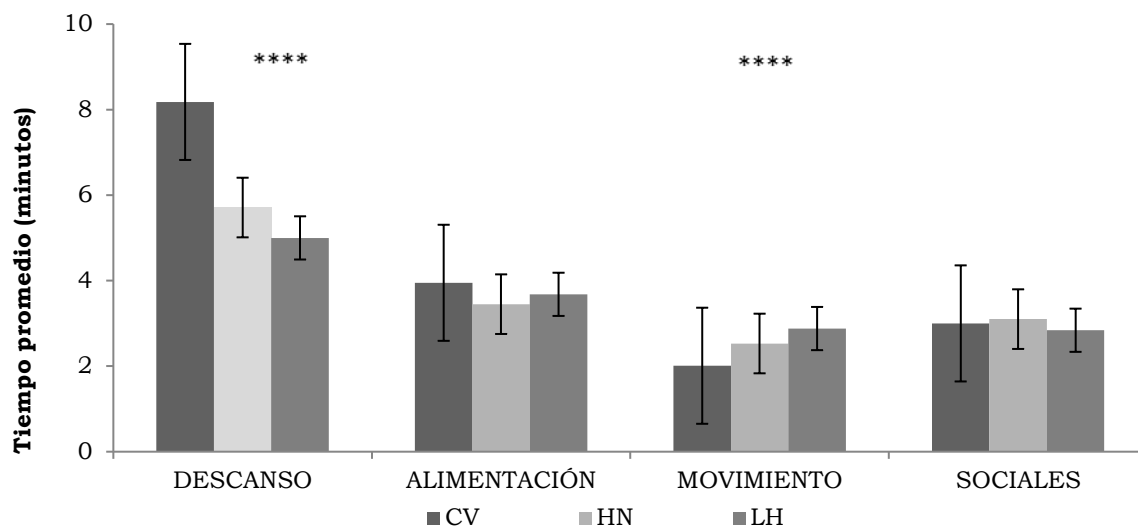


Figura 3-1. Presupuesto de actividad total

El tiempo promedio anual invertido a descansar presentó diferencias estadísticamente significativas entre los grupos de estudio ( $F=28.34$ ,  $n=7072$ ,  $p<0.0001$ ). El grupo CV, dedicó en promedio más tiempo en esta actividad (8.2 minutos,  $\pm 1.42$ ) en comparación con los grupos de HN (5.8 minutos,  $\pm 0.99$ ) y LH (5.0 minutos,  $\pm 0.87$ ). A diferencia del descanso, el tiempo promedio anual dedicado a la alimentación, no presentó diferencias estadísticamente significativas entre grupos ( $F=1.79$ ,  $n=1671$ ,  $p=0.17$ ). El grupo CV invirtió más tiempo en esta actividad (3.9 minutos  $\pm 0.5$ ), seguido de LH (3.7 minutos  $\pm 0.43$ ) y de HN (3.4 minutos  $\pm 0.42$ ). En cuanto al tiempo promedio anual invertido al movimiento, se registraron diferencias estadísticamente significativas entre los grupos de estudio ( $F=18.94$ ,  $n=3620$ ,  $p<0.0001$ ). El grupo LH invirtió más tiempo promedio en moverse (2.8 minutos  $\pm 0.49$ ), seguido de HN (2.5 minutos  $\pm 0.43$ ) y CV (2.0 minutos  $\pm 0.35$ ). Por otro lado, se registraron diferencias estadísticamente significativas en el promedio del recorrido diario entre los grupos de estudio ( $F=472.5$ ,  $n=30$ ,  $p<0.0001$ ), siendo LH, el grupo que registró un mayor desplazamiento diario (409.7 metros  $\pm 81.42$ ) seguido de HN (318.6 metros  $\pm 63.41$ ) y CV (108.7 metros  $\pm 37.58$ ). No se encontró ninguna asociación entre el promedio del recorrido diario y el tiempo promedio empleado en el consumo de hoja joven ( $r=0.43$ ,  $p=0.16$ ) y en el consumo de frutos ( $r=0.30$ ,  $p=0.34$ ).

Entre los tres grupos de monos, no se registraron diferencias estadísticamente significativas, en el tiempo promedio anual dedicado a las interacciones sociales ( $F=0.31$ ,  $n=1386$ ,  $p=0.74$ );

siendo el grupo HN el que invirtió más tiempo promedio (3.1 minutos,  $\pm 0.49$ ), seguido de CV (3 minutos,  $\pm 0.47$ ) y LH (2.8 minutos  $\pm 0.44$ ). (Figura 3-2), (Ver tabla anexo 7-6)



Las barras (I) indican el error estándar. Los asteriscos indican el nivel de significancia  $p < 0.0001$ . CV: Corral Viejo, HN: Hembra Negra, LH: La Huerta.

**Figura 3-2. Presupuesto de actividad en los tres grupos de estudio**

### 3.3.2. Presupuesto de actividad en periodos de alta y baja disponibilidad de alimento

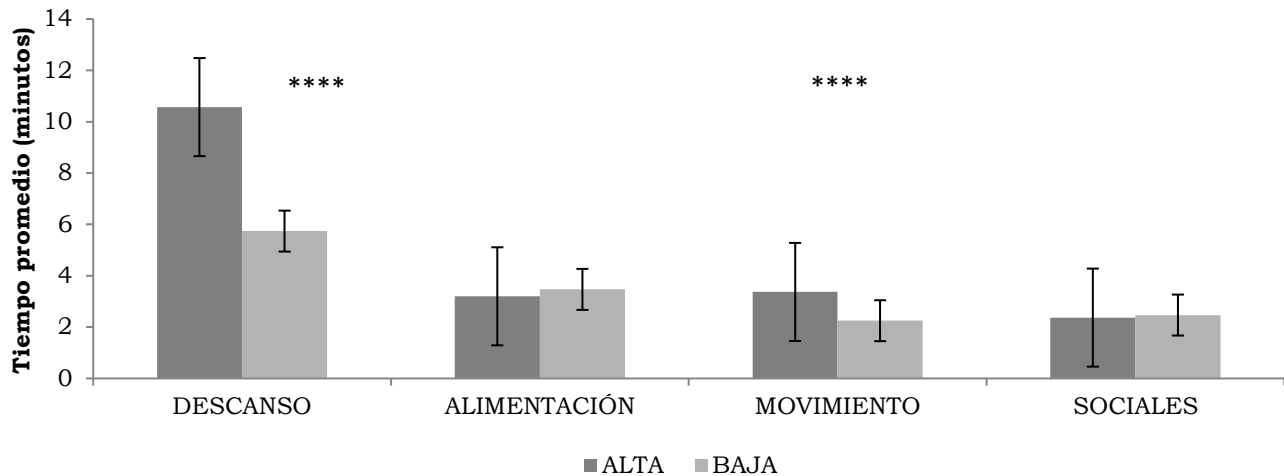
Los individuos descansaron más en el período de alta (10.6 minutos  $\pm 2.48$ ) que en el de baja disponibilidad de alimento (5.7 minutos  $\pm 1.28$ ), siendo esta diferencia estadísticamente significativa ( $F=16.9$ ,  $n=2496$ ,  $p < 0.0001$ ). Por otro lado, dedicaron el mismo tiempo en alimentarse durante el período de baja disponibilidad (3.5 minutos  $\pm 0.69$ ) que en el de alta (3.2 minutos  $\pm 0.74$ ) y no se evidenciaron contrastes significativos entre ellos ( $F=0.14$ ,  $n=1318$ ,  $p=0.70$ ).

Los monos aulladores se movieron más en el período de alta (3.4 minutos  $\pm 1.0$ ), que en el de baja disponibilidad (2.2 minutos  $\pm 0.64$ ). Aunque estas diferencias son bajas a pesar de ser estadísticamente significativas ( $F=4.77$ ,  $n=1260$ ,  $p=0.03$ ). Durante el período de alta disponibilidad, el grupo LH fue el que más tiempo dedicó a moverse, alcanzando su máximo valor en febrero (3.39 minutos  $\pm 0.81$ ), mientras que, en la época de baja, CV fue el que menos tiempo invirtió a esta actividad, registrándose el valor más bajo en julio (1.7 minutos  $\pm 0.41$ ).

En cuanto al tiempo total invertido a las interacciones sociales los monos invirtieron el mismo tiempo a esta actividad durante el período de baja disponibilidad (2.5 minutos  $\pm 0.64$ ) y alta

(2.4 minutos  $\pm 0.67$ ). De igual modo no se evidenciaron diferencias significativas ( $F=0.05$ ,  $n=354$ ,  $p=0.82$ ), (Figura 3-3), (Ver tabla anexo 7-7 y 7-8)

Cabe aclarar que más allá de las diferencias estadísticamente significativas, que arrojaron las comparaciones en el descanso y en el movimiento por periodo de disponibilidad de alimento, para efectos de interpretación de los resultados de los modelos, se reconoce que desde el punto de vista biológico es posible que una diferencia leve de minutos poca o ninguna inferencia tiene sobre el éxito reproductivo de la especie, a menos que se considerara los desplazamientos por el piso, dónde posiblemente el costo biológico podría cobrar mayor importancia. Probablemente la necesidad de aumentar el movimiento este ocasionado por la lejanía de algunos fragmentos (entre 150 a 200 metros), que no se presentaría si se tratara de un bosque continuo.



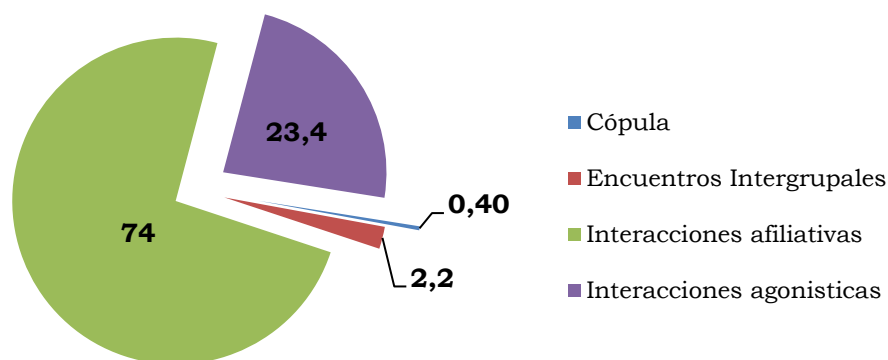
Las barras (I) indican el error estándar. Las barras indican el error estándar.  
 Período alta (enero-marzo); Período baja (junio-agosto). Los asteriscos indican el nivel de significancia  $p < 0.0001$ .

**Figura 3-3. Diferencias estacionales en el tiempo promedio dedicado a cada actividad**

### 3.3.3. Dinámica de las interacciones sociales

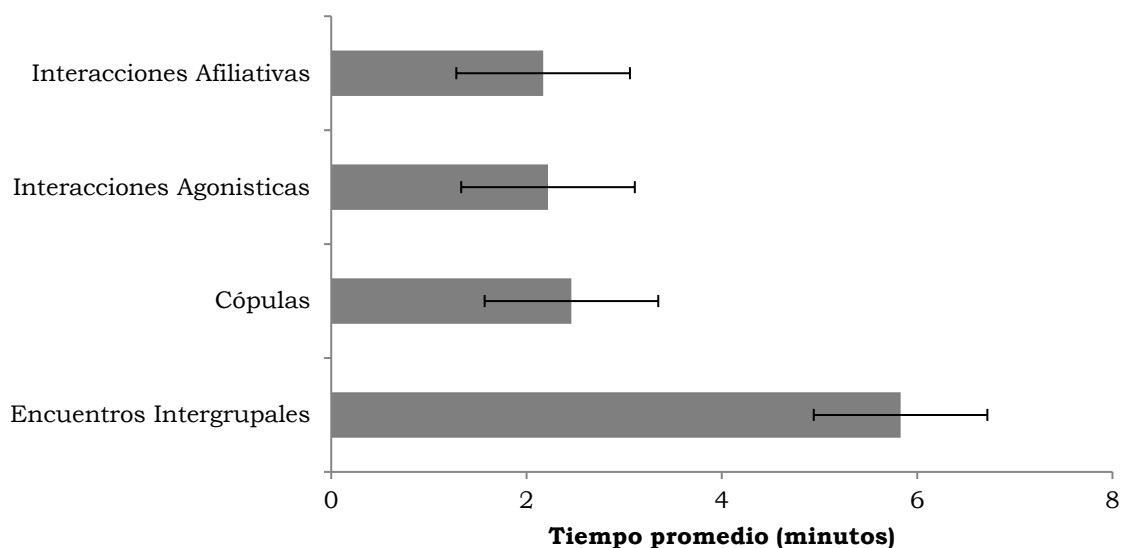
Los monos dedicaron el 4% (2658 minutos) del tiempo total de actividad a las interacciones afiliativas, seguido de interacciones agonísticas con 1.3% (840 minutos). Los encuentros intergrupales alcanzaron el 0.12% (78.9 minutos) y cópula el 0.02% (14 minutos), siendo los valores más bajos. Con respecto al tiempo dedicado a las interacciones sociales (3591 minutos), los monos invirtieron el mayor porcentaje a las interacciones afiliativas (74%); le siguieron las interacciones agonísticas (23.4%), los encuentros intergrupales (2.2%) y las cópulas

(0.4%) (Figura 3-4). Durante el período de observaciones no se registró ninguna interacción agonística mortal; sin embargo en marzo, se observó a un macho adulto del grupo CV con el brazo derecho sangrando, aparentemente producto de un enfrentamiento con otro macho.



**Figura 3-4. Porcentaje de tiempo dedicado a las interacciones sociales**

En cuanto al tiempo promedio total dedicado a cada interacción, los encuentros intergrupales alcanzaron los valores más altos ( $n:18$ ; 5.83 minutos  $\pm 2.47$ ), con valores máximos de 17.3 minutos. Le siguieron las cópulas (se incluyeron los intentos de cópula:  $n:8$ ; 2.46 minutos  $\pm 1.01$ ), las interacciones agonísticas ( $n:324$ ; 2.22 minutos  $\pm 0.53$ ) y las interacciones afiliativas ( $n:1032$ ; 2.17 minutos  $\pm 0.43$ ). No se registraron diferencias estadísticamente significativas entre las interacciones sociales ( $F=1.83$ ,  $n=1382$ ,  $p=0.14$ ).



*Las barras (I) indican el error estándar.*

**Figura 3-5. Tiempo promedio dedicado a las interacciones sociales**

### 3.3.3.1. Interacciones afiliativas

Se registró un total de 206 interacciones afiliativas en el mes de octubre que equivale con respecto al índice de disponibilidad de alimento a una tasa de 0.29 interacciones/hora, siendo la de mayor ocurrencia a través del año. En marzo se registró la tasa más baja (0.004) con un total de 3 interacciones registradas para el grupo CV. (Figura 3-6)

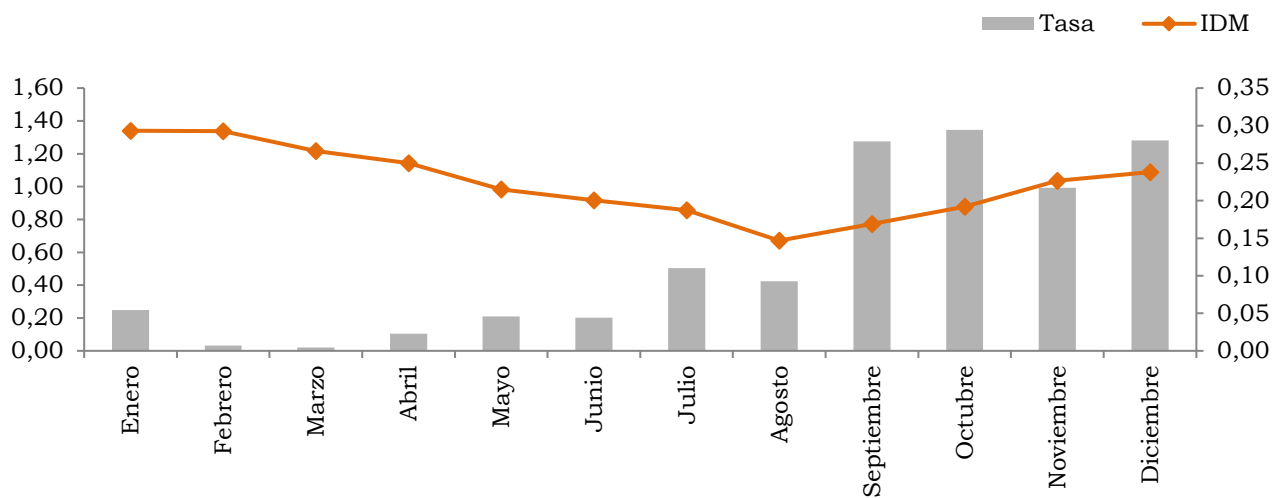


Figura 3-6. Tasa de interacciones afiliativas en función de la disponibilidad mensual de alimento.

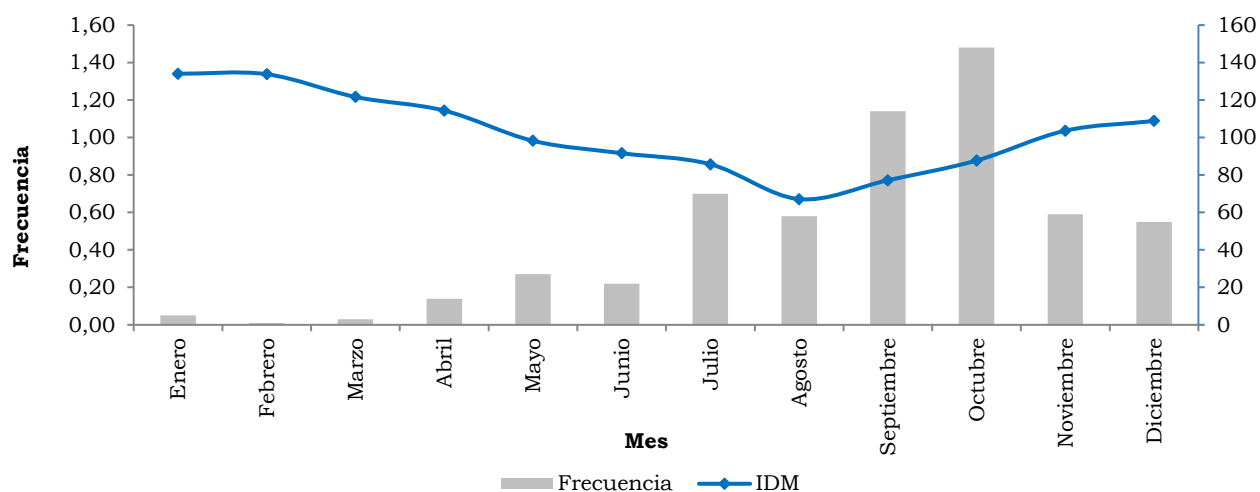
El mayor número de interacciones afiliativas se registró en el grupo CV con una frecuencia total de 538, seguido de LH con 322 y HN con 156. Por otra parte, la tasa de interacciones afiliativas por individuo por hora, para CV fue de 0.26 mientras que para HN y LH fue de 0.05 y 0.14 por individuo por hora, respectivamente. Una de las razones para explicar estas diferencias puede estar relacionada con la inestabilidad en el número de individuos del grupo CV a lo largo del periodo de observaciones por las muertes y desapariciones recurrentes (ver composición de los grupos. Capítulo 2). Probablemente la frecuencia e intensidad de las interacciones afiliativas sea una respuesta adaptativa del grupo para fortalecer los lazos afiliativos entre sus miembros (ver discusión).

#### 3.3.3.1.1. Frecuencia del acicalamiento

Dentro de las actividades que hicieron parte de las interacciones afiliativas, el acicalamiento fue la que los animales realizaron con mayor frecuencia (n: 590 sesiones; tasa de 0.030 por

individuo, por hora), seguida del juego (n: 330 sesiones; tasa de 0.017 por individuo, por hora). Los animales dedicaron al acicalamiento el 2.3% y al juego el 1.5% del tiempo total de actividad.

La tasa de acicalamiento por hora para el grupo CV fue de 1.67 interacciones de acicalamiento por hora. Por su parte, la tasa de acicalamiento para los grupos de HN y LH fue de 0.15 y 0.57 interacciones de acicalamiento por hora respectivamente. Esta diferencia puede deberse a la proporción de individuos adultos e individuos inmaduros que predominó en la mayor parte del seguimiento del grupo CV (5/4); por cuanto los adultos solían hacer solicitudes de acicalamiento entre adultos y entre adultos y subadultos. A partir de agosto, la frecuencia con la que los animales se acicalaron comenzó a incrementarse (70), alcanzando su mayor pico en octubre (148) (Figura 3-7).



**Figura 3-7. Frecuencia de acicalamiento en función de la disponibilidad mensual de alimento**

De los tres grupos de estudio, Corral Viejo con 6 integrantes fue el que más tiempo promedio ocupó en el acicalamiento (3.30 minutos  $\pm$  0.51), le siguió La Huerta compuesto por 10 (2.38 minutos  $\pm$  0.37) y Hembra Negra conformado por 12 individuos (2.22 minutos  $\pm$  0.40); aunque estas diferencias no son tan contundentes desde el punto de vista biológico, la explicación de estos contrastes puede deberse al número de machos adultos. El grupo Corral Viejo, fue el

que presento el mayor número de machos adultos (3) con respecto a los otros grupos de estudio, durante la mayor parte de las observaciones comportamentales (tabla 2-4). Siendo estos demandantes en recibir acicalamiento entre ellos mismos y/o por parte de la única hembra adulta que permaneció con ellos la mayor parte del tiempo de estudio. Estas solicitudes expresas de acicalamiento generalmente incluyeron a dos de los tres machos. Por otra parte, este grupo abarcaba en su área de acción al menos 8 fragmentos de bosque separados por pastizales que cubrieron una distancia aproximada de 60 metros.

Todas las edades y sexos de los individuos participaron dando y recibiendo acicalamiento, siendo la más común en dar la hembra subadulta y los más habituales en recibir los machos y hembras adultos (Figura 3-8).

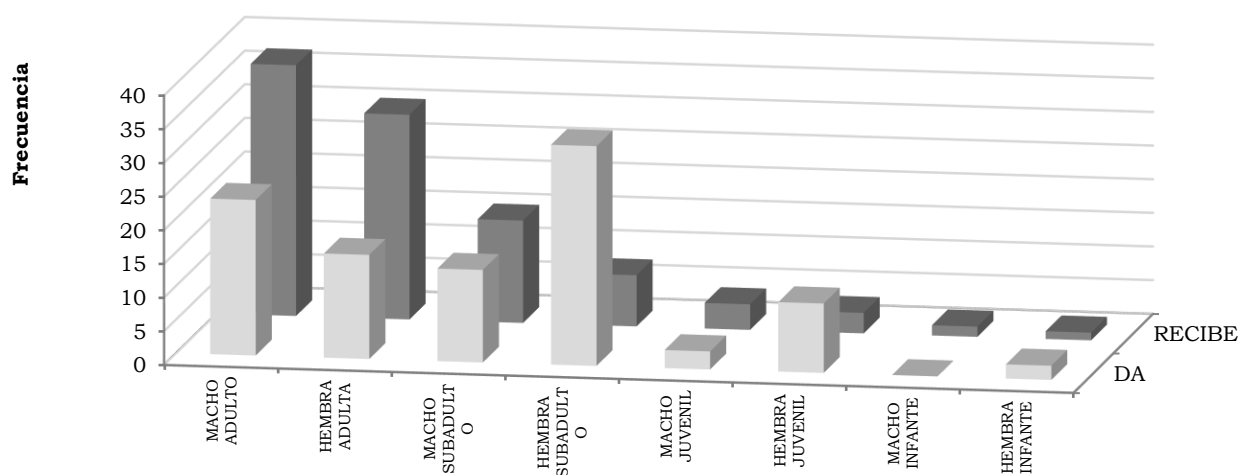


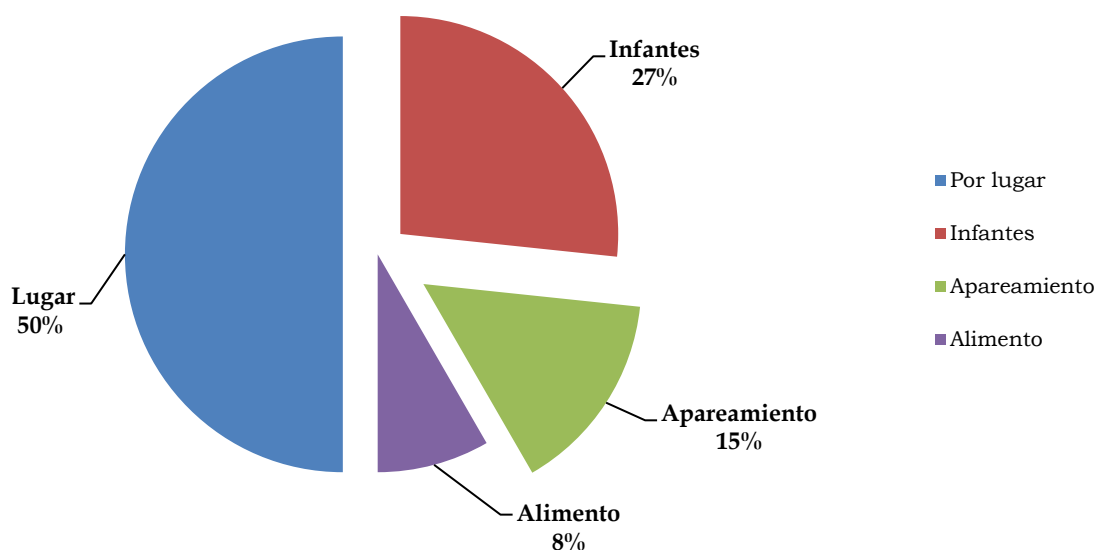
Figura 3-8. Distribución de acicalamiento dado y recibido a través de las categorías de edad y sexo

### 3.3.3.2. Interacciones agonísticas

El grupo de estudio que presentó el mayor número de interacciones agonísticas fue CV, con 127 seguido de LH con 119 y HN con 80. Aunque la tasa de interacciones agonísticas por

individuo por hora fueron bajas para los tres grupos de estudio; para CV fue de 0.06; mientras que para LH y HN fue de 0.05 y 0.03 respectivamente.

Del total de las interacciones agonísticas observadas (326) se logró identificar el contexto de la interacción en 60 de ellas. La mayoría se registraron por acceso a espacios o soportes físicos del árbol (50%,  $n=30$ , tasa: 0.0015 por individuo por hora) y les siguió el acercamiento a infantes (27%,  $n=16$ , tasa: 0.0008 por individuo, por hora). Las interacciones agonísticas asociadas con acceso a pareja, así como para alimentación fue 15% ( $n=9$ , tasa: 0.0004 por individuo por hora) y 8% ( $n=5$ , tasa: 0.0002 por individuo por hora), respectivamente, fueron las más bajas (Figura 3-9).



**Figura 3-9. Distribución de las interacciones agonísticas a través de los contextos.**

La mayor ocurrencia de interacciones agonísticas se concentró en el mes de agosto (66), perteneciente a uno de los tres meses de baja disponibilidad de alimento. En agosto se identificó el contexto de cuatro interacciones. Dos pertenecieron al contexto por infantes (tasa: 0.0001 por individuo, por hora) y dos por lugar físico del árbol (tasa: 0.0001 por individuo, por hora). En noviembre se identificó el contexto de 17 interacciones. Nueve de ellas ocurrieron sobre infantes (tasa: 0,00046 por individuo, por hora), cuatro sobre lugar físico del árbol (0.0002 por individuo, por hora) y cuatro por apareamiento (0.0002 por individuo, por hora).

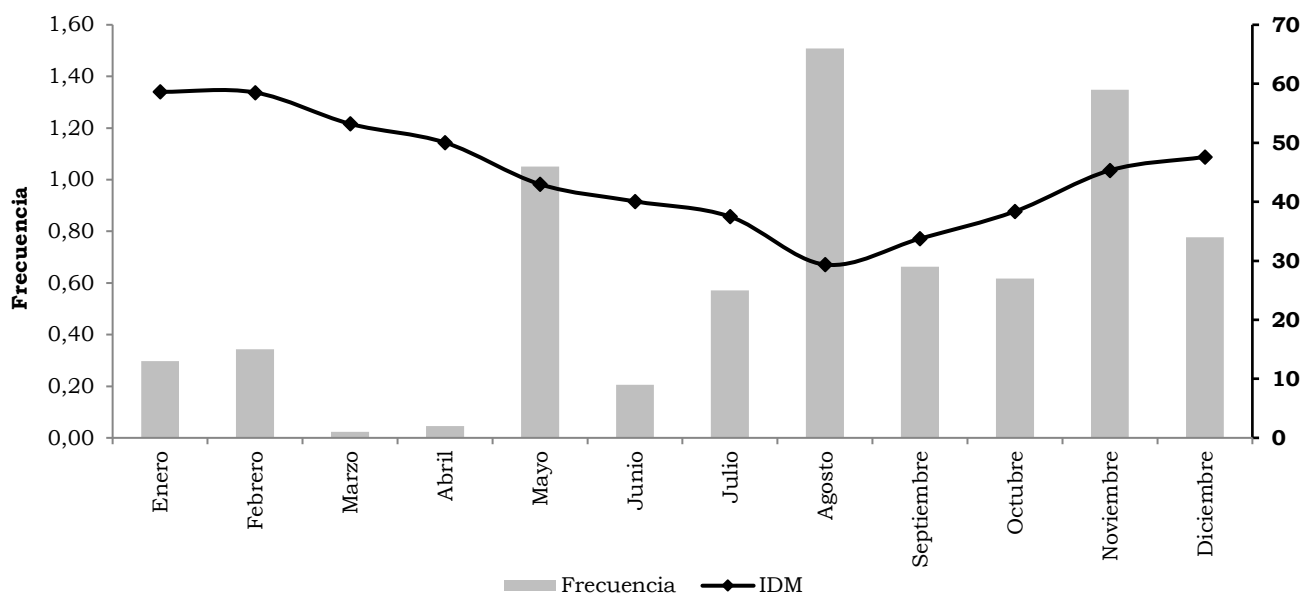
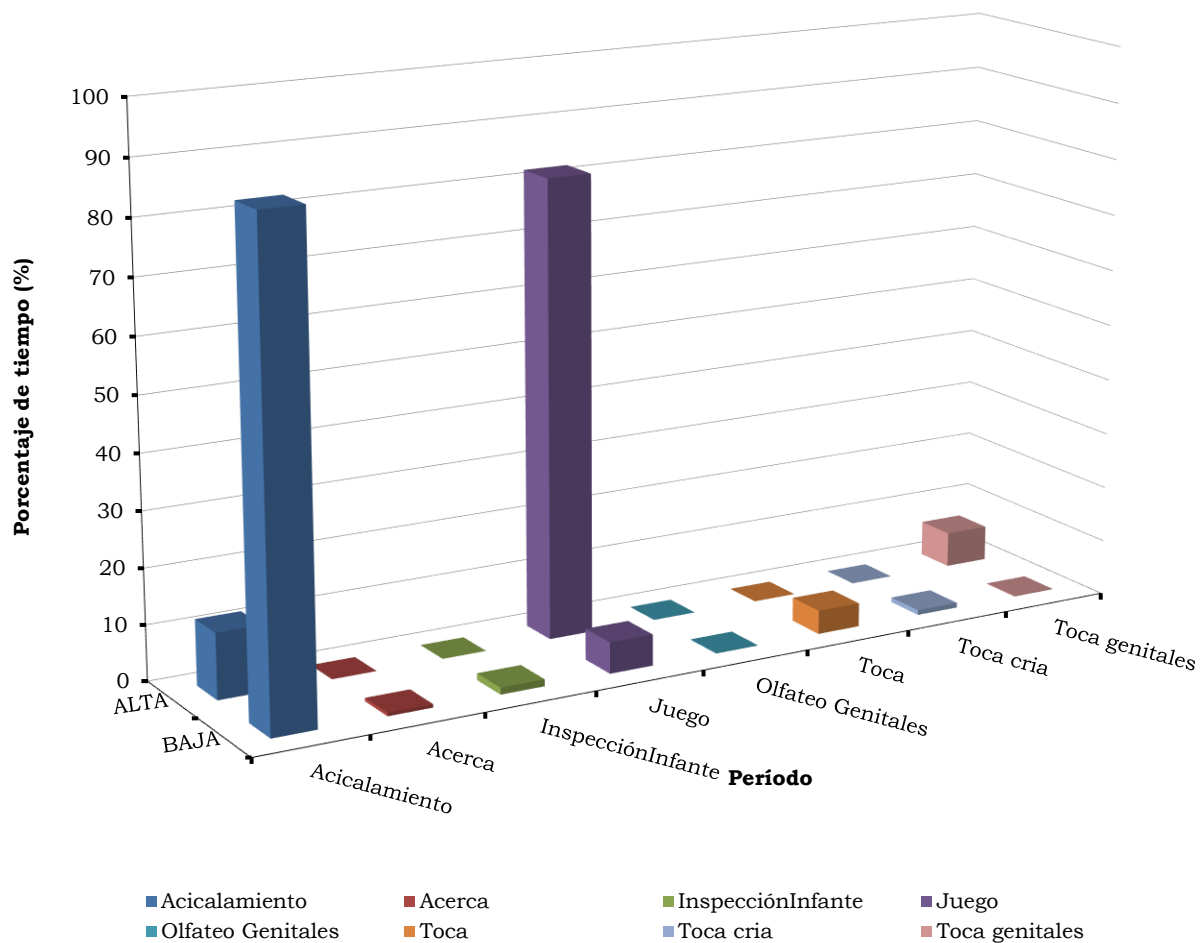


Figura 3-10. Frecuencia de interacciones agonísticas en función del índice de disponibilidad mensual de alimento

### 3.3.3.3. Interacciones afiliativas y agonísticas en períodos de alta y baja disponibilidad de alimento

El tiempo promedio anual invertido a las interacciones afiliativas no evidenció diferencias estadísticamente significativas entre los grupos de estudio ( $F=1.23$ ,  $n=1032$ ,  $p=0.29$ ). No obstante, en el período de baja disponibilidad de alimento, los monos dedicaron más tiempo promedio en interacciones afiliativas ( $2.82$  minutos  $\pm 0.90$ ); que agonísticas ( $1.45$  minutos  $\pm 0.49$ ) y estas diferencias fueron significativas ( $F=5.22$ ,  $n=282$ ,  $p=0.02$ ), (Ver tabla Anexo 7-9). En ese período, las actividades que sumaron más del 90% del tiempo total fueron el acicalamiento (87.23%), seguido del juego (5.60%) y tocar (4.25%) (Figura 3-11).



**Figura 3-11. Porcentaje del tiempo invertido en interacciones afiliativas por periodos de disponibilidad de alimento.**

Durante el período de alta disponibilidad de alimento, los monos invirtieron el mismo tiempo promedio en interacciones agonísticas (2.95 minutos  $\pm$ 1.41) que en interacciones afiliativas (2.59 minutos  $\pm$ 1.24), ( $F=0.18$ ,  $n=71$ ,  $p=0.67$ ). Durante el periodo de alta disponibilidad, se identificaron cuatro contextos de interacciones agonísticas. Dos de ellos fueron por acceso a lugar físico del árbol y se presentaron en el grupo CV y otros dos por apareamiento y se registraron en el grupo de HN. En el mismo periodo, las interacciones agonísticas en las que los monos invirtieron el mayor porcentaje de tiempo fueron la vocalización (50.55%) y la agresión (49.45%), (Figura 3-12), (Ver tabla anexo 7-9).

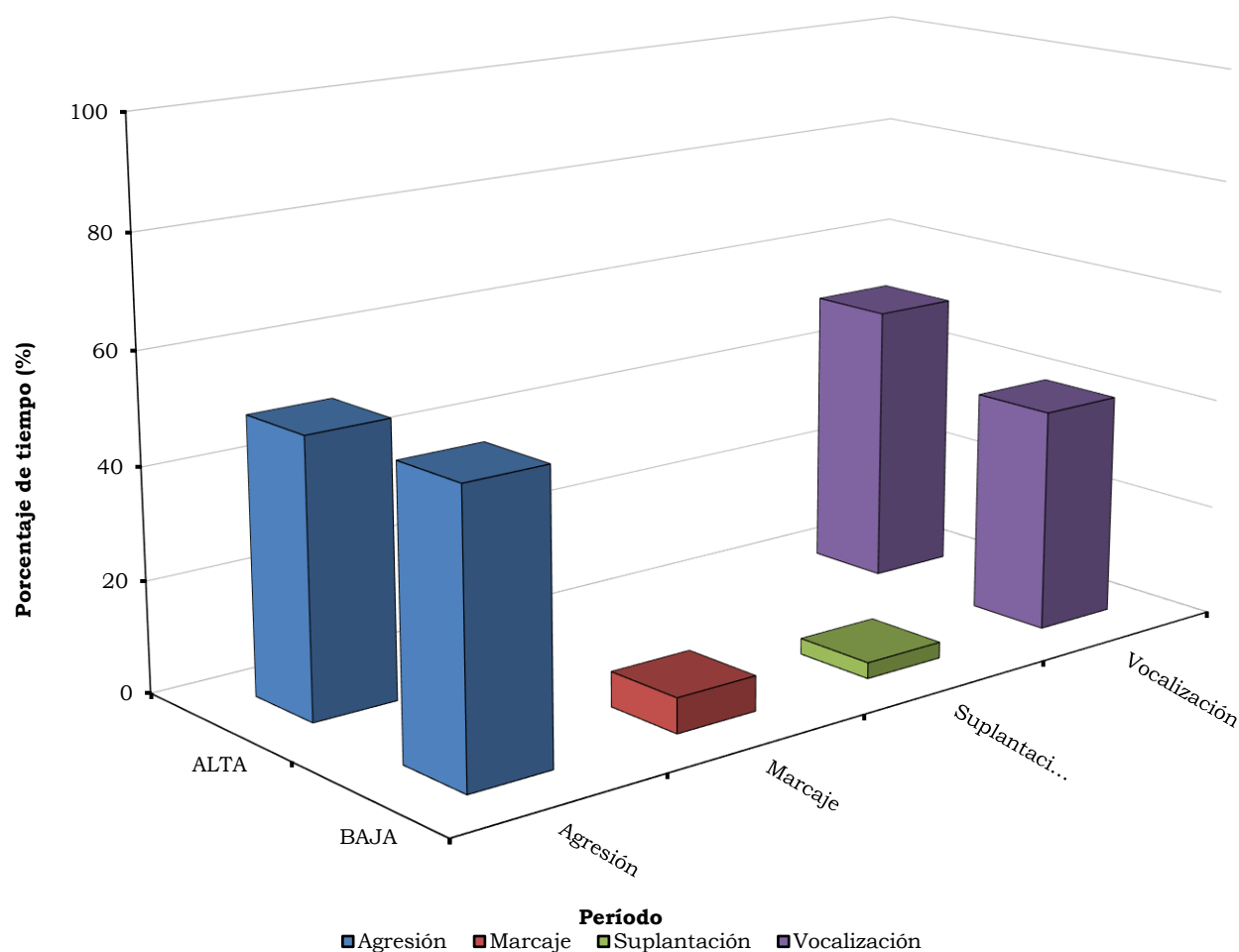


Figura 3-12. Porcentaje del tiempo invertido en interacciones agonísticas por períodos de disponibilidad de alimento.

#### 3.3.3.4. Relación entre el tiempo invertido en las interacciones afiliativas y agonísticas con el índice de disponibilidad mensual de alimento

Entre la tasa de interacciones afiliativas y el índice de disponibilidad mensual de fruto ( $r=-0.66$ ,  $n=12$ ,  $p=0.029$ ) y hoja madura ( $r=-0.73$ ,  $n=12$ ,  $p=0.014$ ) se obtuvieron correlaciones negativas. Por el contrario, no se encontró una asociación entre la tasa de interacciones afiliativas y el índice de disponibilidad mensual de hoja joven ( $r=0.28$ ,  $n=12$ ,  $p=0.353$ ).

(Figura 3-13).

No se obtuvieron asociaciones entre la tasa de interacciones agonísticas con el índice de disponibilidad mensual de frutos ( $r= -0.20$ ,  $n=12$ ,  $p=0.543$ ), hoja joven ( $r= -0.36$ ,  $n=12$ ,  $p=0.24$ ) y hoja madura ( $r= -0.08$ ,  $n=12$ ,  $p=0.79$ ). (Figura 3-14).

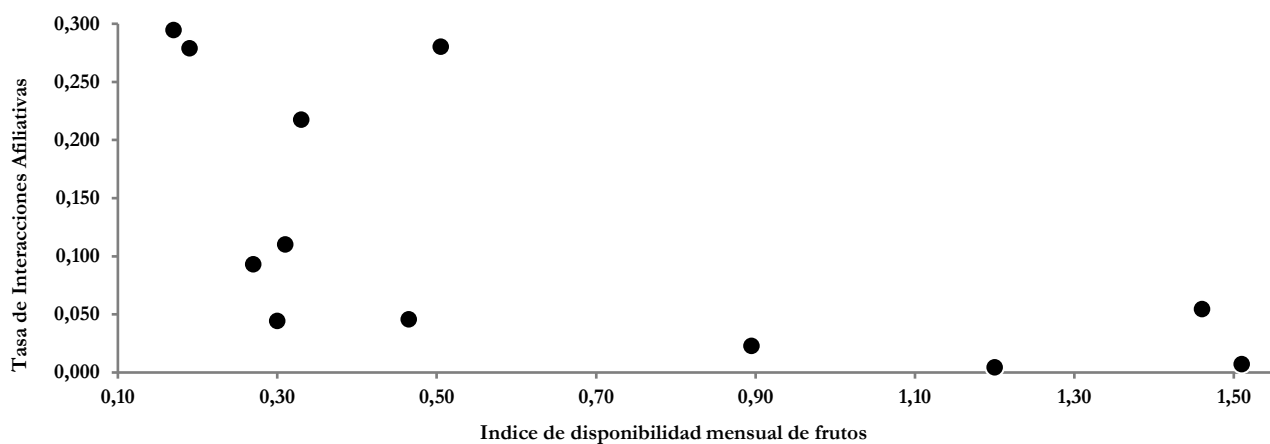
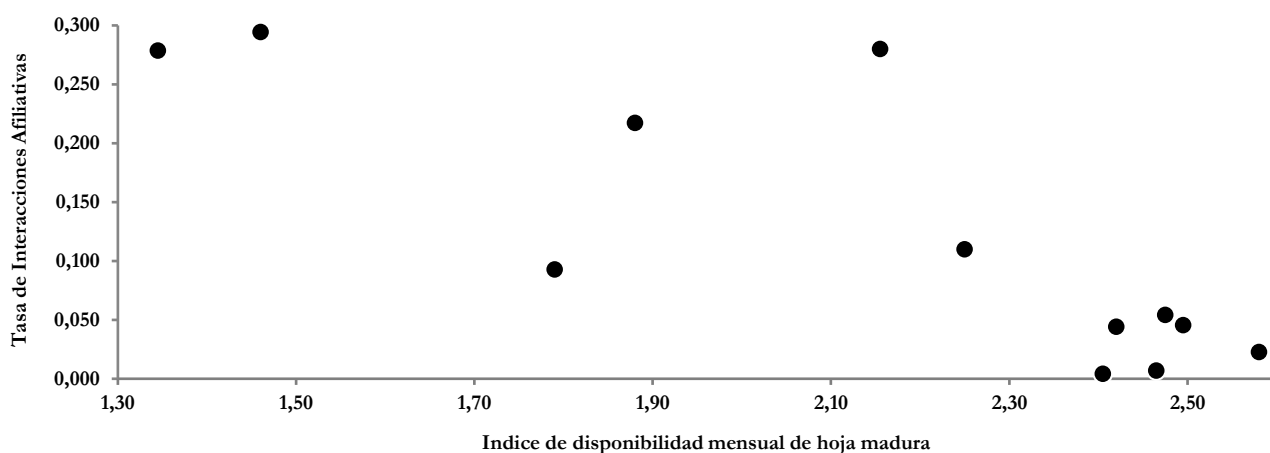
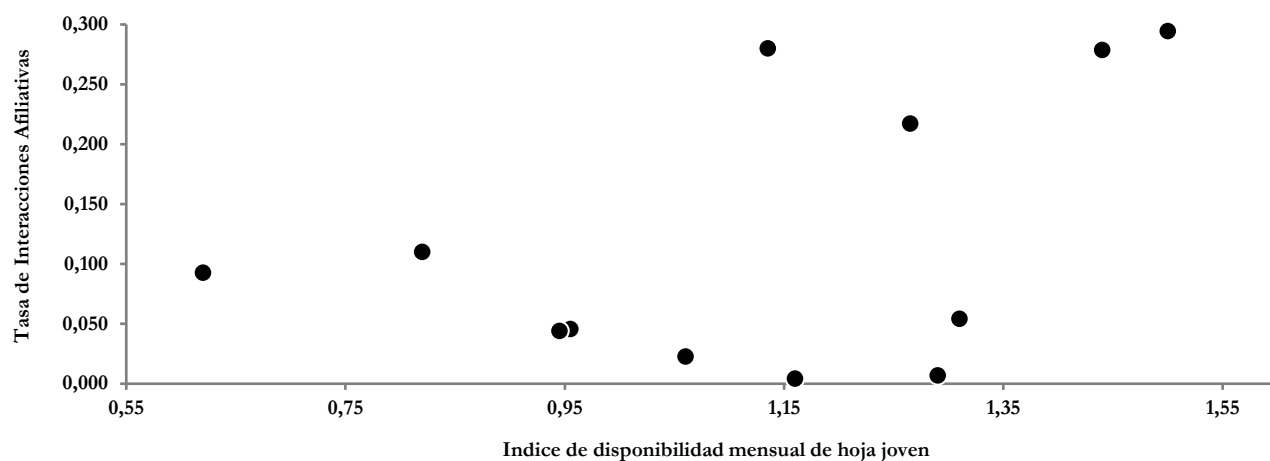


Figura 3-13. Relación entre *Tasa de Interacciones Afiliativas* con los índices de disponibilidad mensual de: *hojas jóvenes*; de *frutos* y de *hoja madura*.

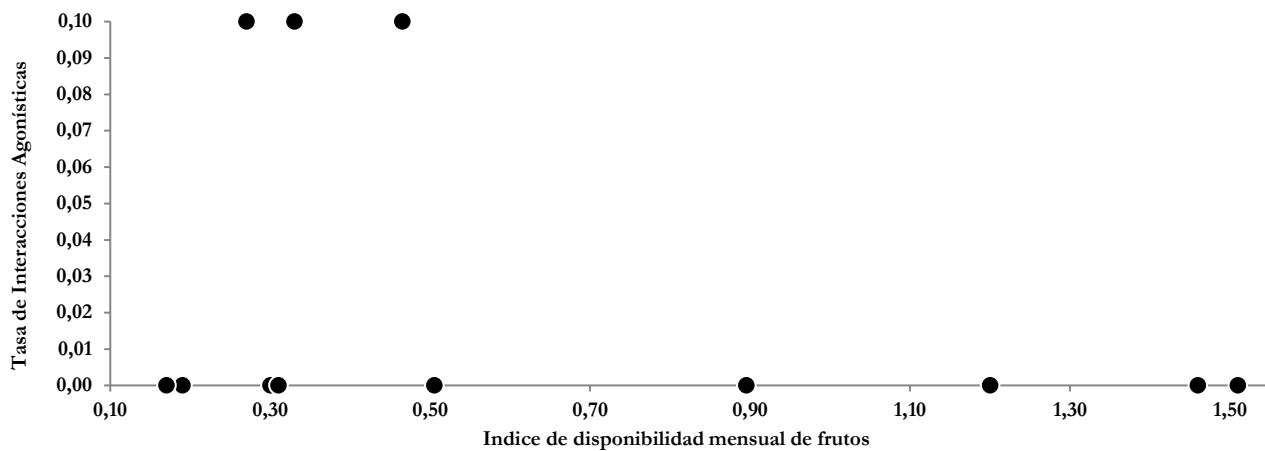
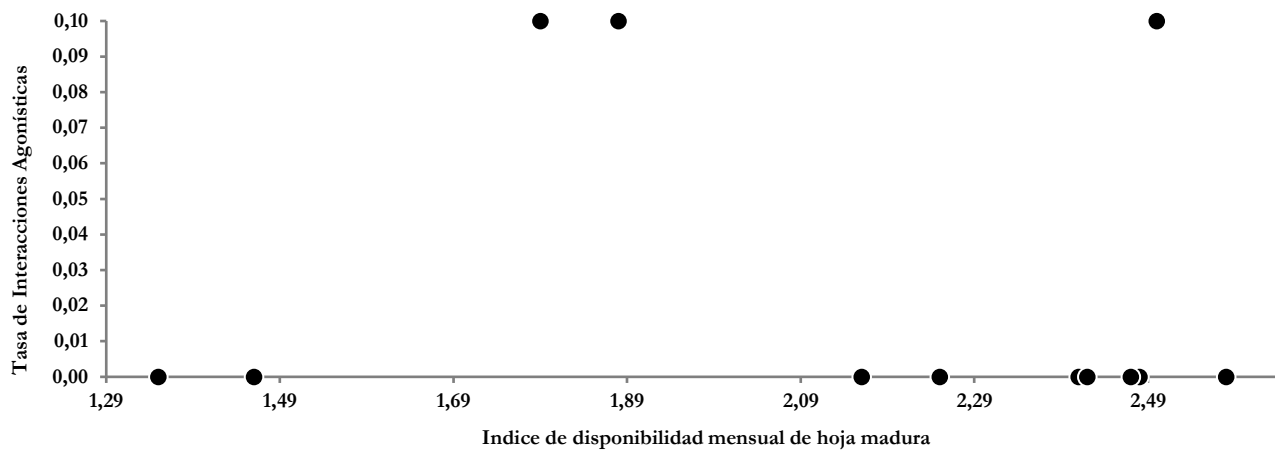
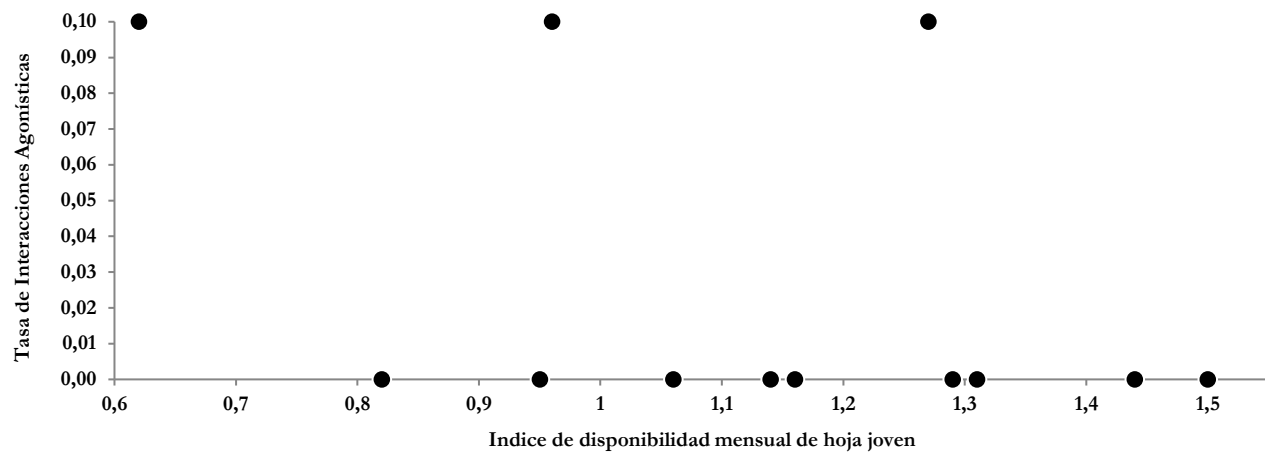


Figura 3-14. Relación entre *Tasa de Interacciones Agonísticas* con los índices de disponibilidad mensual de: *hojas jóvenes*; de *frutos* y de *hoja madura*.

### **3.3.3.5. Interacciones afiliativas y agonísticas en adultos e inmaduros**

Los individuos adultos (2.18 minutos  $\pm$ 0.44) e inmaduros (2.13 minutos  $\pm$ 0.42) invirtieron en promedio el mismo tiempo a las interacciones afiliativas, por ende no se obtuvieron diferencias estadísticamente significativas ( $F=0.04$   $n=1024$ ,  $p=0.84$ ). De igual modo, no se apreciaron diferencias estadísticamente significativas ( $F=0.06$ ,  $n=322$ ,  $p=0.80$ ) en el tiempo promedio que los individuos adultos (1.95 minutos  $\pm$ 0.81) e inmaduros (1.83 minutos  $\pm$ 0.75 dedicaron a las interacciones agonísticas, (Ver tabla anexo 7-10).

## **3.4. Discusión**

### **3.4.1. Presupuesto de Actividad**

Los grupos de estudio presentaron un presupuesto de actividad similar a los registrados para otros grupos de monos aulladores en diversos bosques fragmentados (Chiarello 1993; Estrada *et al.* 1999; Juan *et al.* 2000; Pavelka y Houston 2004; Santamaría 2004; Asensio *et al.* 2007; Prates y Bicca-Marques 2008) incluyendo los que habitan el norte argentino (Tabla 1.1) Este presupuesto estuvo caracterizado por una predominancia de la actividad de descanso, seguida de la alimentación, el movimiento y las interacciones sociales. Los monos aulladores son catalogados como folívoros comportamentales (Milton 1981,1998). Dedicán más del 50% del día a descansar (Di Fiore *et al.* 2007). Aunque carecen de estómagos e intestinos especializados, son capaces de explotar una dieta con una alta proporción de hojas, siendo altamente selectivos mediante el consumo de las mismas de alto valor nutricional (alto contenido de proteína/fibra) y con menos contenido de compuestos secundarios; minimizando el tiempo en los desplazamientos y dedicando una gran porción de su tiempo a descansar (Milton 1998). Este patrón de actividad es notablemente conservativo a través de todo el género, así como en todas las especies que lo integran, incluyendo las que ocupan ambientes fragmentados (Bicca-Marques 2003).

En el área de estudio, durante el período de baja disponibilidad de alimento (junio a agosto) los monos aulladores reducen su gasto energético, descansando más y desplazándose menos (Zunino 1986; Agostini *et al.* 2010; Fernández 2014); probablemente como una necesidad de aumentar su eficiencia en la digestión principalmente de hojas, cuando se incrementa su proporción en la dieta. Los descansos prolongados les permiten concentrar su actividad metabólica en el procesamiento de un recurso alimenticio de difícil digestión como son las hojas,

pero rico en proteínas que quedan disponibles una vez que el alimento ha sido fermentado (Milton 1998). No obstante, a través del seguimiento de los grupos de estudio, este patrón se cumplió parcialmente.

Los animales invirtieron más tiempo a descansar en el período de alta disponibilidad de alimento (enero-marzo). Durante esta época que coincide con las temperaturas altas, los monos restringieron su actividad al comienzo del día (6:00-9:00 horas) y al finalizar la tarde (18:00-19:00 horas) cuando la temperatura fue relativamente baja. El movimiento, en relación al descanso, implica una mayor generación de calor corporal incrementando su temperatura. Como consecuencia, los animales utilizarían una mayor cantidad de energía metabólica con el fin de refrigerar el cuerpo (Bicca-Marques y Calegario-Marques 1998). Por lo tanto, una menor tasa de movimiento en las horas de mayores temperaturas representaría un mayor ahorro de energía metabólica y una estrategia termoregulatoria (Patterson 1986).

En cuanto al tiempo invertido a la alimentación, no se apreciaron contrastes considerables entre periodos de alta y baja disponibilidad de alimento. Estudios basados en la selección del alimento a partir de la composición nutricional de las plantas, revela que aunque las hojas son un alimento importante para *A. caraya*, la ingesta de frutos (calculada en base a su peso seco), alcanza valores incluso superiores a la ingesta de hojas en algunos meses de alta disponibilidad de frutos (Fernández 2014). En este sentido, el patrón de selección basado en la composición nutricional estaría indicando una regulación de la ingesta diaria de proteínas y del balance entre el consumo de proteína y de la energía no proteica (Figura 3-3).

### **3.4.2. Dinámica de las interacciones sociales**

La competencia y la agresión principalmente sobre el acceso al alimento, así como a parejas sexuales, son consideradas piezas fundamentales para entender el origen de la vida en grupo y la sociabilidad en primates humanos y no humanos. Actualmente, esta idea continúa siendo una teoría dominante en la primatología y en la ecología comportamental (Sussman *et al.* 2005). Basados en este paradigma, diversos investigadores enfocaron su interés hacia los comportamientos agresivos y competitivos entre coespecíficos que residían en grupos vecinos, así como entre aquellos que pertenecían al mismo grupo (Wrangham 1980; van Schaik y van Hooff 1983; Sterck *et al.* 1997), llegando a desconocer en algunos casos la importancia de los comportamientos cooperativos y afiliativos (Sussman *et al.* 2005). No obstante, se ha evidenciado que las interacciones afiliativas son considerablemente más comunes que las

agonísticas. Sussman y Garber (2007) estudiaron las interacciones sociales de 21 especies de primates del Nuevo Mundo (entre ellas las de *Alouatta*, *Brachyteles*, *Cebus* y *Saimiri*) y encontraron que las distintas especies invirtieron hasta un 5.1% del tiempo total de actividad en interacciones sociales y de estas el 80% fueron afiliativas (acicalamiento, cópula y juego), con una tasa promedio de interacciones agonísticas de 3.6 eventos por individuo por semana. En el presente estudio, la tasa de interacciones afiliativas para los tres grupos de monos oscilo entre 0.05 - 0.26 por individuo por hora, siendo relativamente superior en comparación a otras especies de monos aulladores. Por ejemplo, Wang y Milton (2003), en machos de *A. palliata* obtuvieron una tasa de 0.018 por individuo por hora en la Isla de Barro Colorado (Panamá); mientras que Jones (1980) registró en adultos de la misma especie, una tasa de 0.03 - 0.09 por hora, por grupo. Específicamente en *A. caraya*, Kowalewski (2007) observo que 2 de los grupos de estudio presentes en el bosque continuo de la Isla Brasilera, reconocido por presentar una de las mayores densidades ecológicas (3.25 individuos/ha y el tamaño medio del grupo: 9.7 individuos; Kowalewski y Zunino 2004); invirtieron el 5% del tiempo total de actividad en interacciones afiliativas dentro del grupo y 2% en interacciones agonísticas. Estos datos fueron similares a los registrados en la presente investigación, los monos dedicaron el 4.1% del tiempo total de actividad a las interacciones afiliativas y 1.3% a las interacciones agonísticas. De igual modo, el porcentaje de tiempo dedicado al acicalamiento (2.2%) y juego (1.5%) fue semejante comparado con otros estudios realizados en la misma zona de estudio (Delgado 2005: 1.4% acicalamiento y cópula; 4.8% juego,). Estas leves diferencias pueden deberse al número total de individuos y al número de individuos juveniles en cada sitio de estudio, así como al método de colecta de datos (barrido instantáneo). Por ejemplo, Delgado (2005) trabajo con dos grupos de estudio de la EBCo, con 2 y 4 juveniles cada uno, mientras que en los dos grupos de trabajo de Kowalewski (2007), sólo en uno de ellos había 2 juveniles. No obstante, en el presente estudio, cabría esperar más porcentaje de tiempo dedicado al juego, si se tiene en cuenta que, de los tres grupos, dos de ellos sumaron 9 juveniles (Hembra Negra: 5, La Huerta: 4). Probablemente una de las razones corresponda al número limitado de parejas de juego disponible por la falta de sincronía en la edad en que se encontraban los animales durante el periodo de observaciones.

Recientemente en un estudio comparativo del patrón de interacciones sociales durante todo el período infantil de *A. caraya* en dos sitios del nordeste argentino con variaciones en la disponibilidad de alimento como la Isla Brasilera (IB) y San Cayetano (SC), Pavé (2014) encontró que las interacciones afiliativas (3.2% IB y 3.1% SC) fueron mayores que las agonísticas (peleas, aullidos, marcación) en los dos sitios de estudio (0.2% IB y 0.16%SC). Este

resultado confirma que aún desde la etapa infantil las interacciones afiliativas superan al menos en frecuencia a las agonísticas en los grupos de monos de *A. caraya*. Tabla 3-1.

**Tabla 3-1. Datos sobre interacciones afiliativas en especies de aulladores.**

*Se presentan datos de tasas de acicalamiento, cuando éstas están disponibles.*

	Sitio de estudio	Interacciones afiliativas	Fuente
<i>A. palliata</i>	Hacienda La Pacifica, Guanacaste. Costa Rica	0.03 y 0.09 interacciones de acicalamiento por hora (adultos)	Jones 1980
<i>A. palliata</i>	Barro Colorado Island, Panamá	0.018 interacciones afiliativas por hora (Desviación estándar =0.02) en machos (incluye: juego, saludos y abrazos).	Wang and Milton 2003
<i>A. pigra</i>	Santuario Babuinos. Belize	2.3% en interacciones afiliativas (juego y acicalamiento).	Silver <i>et al.</i> 1998
<i>A. pigra</i>	“Monkey River”. Belize	3.67% del tiempo invertido en acicalamiento y juego (66.33% en reposo).	Pavelka y Knopff 2004
<i>A. caraya</i>	Isla Brasilera, Chaco. Argentina.	6% del tiempo invertido en acicalamiento y juego (57% en reposo)	Bravo y Salleva 2003
<i>A. caraya</i>	San Cayetano. Estación Biológica Corrientes. Argentina	6.2% del tiempo invertido en interacciones afiliativas (4.8% juego, 1.4% entre acicalamiento y cópula).	Delgado 2006
<i>A. caraya</i>	Isla Brasilera, Chaco. Argentina.	5.1% del tiempo invertido en acicalamiento y juego (59% en reposo). 1.86 interacciones de acicalamiento por hora, por grupo.	Kowalewski 2007
<i>A. caraya</i>	Establecimiento Nossa Senhora da Conceição. Brazil.	3.9% en actividades sociales	Prates y Bicca-Marques 2008
<i>A. caraya</i> <i>A. guariba clamitans</i>	Parque Provincial Piñalito. Misiones. Argentina.	3 – 5% incluye acicalamiento, juego, apareamiento e interacciones agonísticas	Agostini <i>et al.</i> 2012
<i>A. caraya</i>	Isla Brasilera, Chaco. Argentina/ San Cayetano, Corrientes. Argentina.	3.2%/3.1% en interacciones afiliativas de infantes con sus madres y otros miembros del grupo	Pave 2013
<i>A. caraya</i>	San Cayetano. Estación Biológica Corrientes. Argentina	3.8% del tiempo invertido en acicalamiento y juego (63% en reposo). 0.15 – 1.67 interacciones de acicalamiento por hora.	Este estudio.

Aunque existe una considerable variación entre especies (Sussman y Garber 2007), las tasas más bajas de antagonismo, se evidenciaron en *Brachyteles arachnoides* (0.0006 agresiones por hora, por individuo) y en *Saimiri oerstedii* (0.000009 agresiones por hora, por individuo) y las más altas en *Cebus apella* (0.042 agresiones por hora, por individuo) y en *Cebus capucinus* (0.034 agresiones por hora, por individuo). Datos de 44 grupos de primates en condiciones silvestres, que incluyeron 3 especies de strepsirrhinos, 3 platyrrhinos, 5 colobinos, 10 cercopithecinos y 2 homínidos (Wheeler *et al.* 2013) registraron una tasa promedio de  $0.61 \pm 0.09$  interacciones agonísticas por hembra, por hora, o más de una 1 interacción agonística cada 2 horas. El rango de valores osciló entre 0.18 y 0.89 interacciones por hora. En este estudio, el mono aullador negro y dorado dedicó el 5.5% de su presupuesto de actividad a las

interacciones sociales (incluyendo las afiliativas y las agonísticas). 74% fueron interacciones afiliativas, mientras que 23% fueron agonísticas. La tasa de interacciones agonísticas para el grupo de CV fue de 0.06 mientras que para LH y HN fue de 0.05 y 0.03 por individuo, por hora respectivamente. Aunque estos datos fueron relativamente superiores a los obtenidos por Kowalewski (2007), en el norte argentino (Grupo G: 0.002, Grupo X: 0.0038 interacciones agonísticas por individuo por hora). Esto puede deberse a que si bien en la Isla Brasilera (Chaco), los grupos de monos tienen más historial de interacción entre grupos debido a la alta superposición de sus áreas de acción, la mayoría de ellas terminan siendo neutrales. El bajo nivel de interacciones agonísticas y por ende la mayor tolerancia entre miembros de grupo multimacho favorecería la oportunidad de cópulas, estableciendo quizás una necesidad de equilibrio que no se estaría presentando entre los grupos del presente estudio. No obstante, los resultados son similares con respecto a otras especies de monos aulladores (*A. palliata*: Jones 1980, Wang and Milton 2003, *A. pigra*: Silver *et al.* 1998, Pavelka y Knopff 2004).

Otras especies de primates del Viejo Mundo, considerados folívoros como colobinos y gorilas mostraron patrones semejantes (ver Wheeler *et al.* 2013, suplemento). Por ejemplo, observaciones comportamentales sobre dos grupos de *Colobus vellerosus*, durante once meses, arrojó una tasa de interacción agonística de 0.22/hora (Saj y Sijote 2007). Otros investigadores (Koenig *et al.* 2004), estudiaron las relaciones de dominancia e interacciones agonísticas entre hembras de *Trachypithecus phayrei* y encontraron que la mayoría de las interacciones agonísticas ocurrieron a una tasa menor de 0.25 interacciones por hora, aunque la mayoría de ellas fueron registradas durante la alimentación. Kortjens *et al.* (2002) compararon el comportamiento social y características alimenticias de dos especies simpátricas de colobinos (*Procolobus badius badius*) y (*Colobus polykomos polykomos*) a través de siete meses de seguimiento. Estos autores obtuvieron un incremento en la competencia directa entre hembras de *Colobus polykomos*, cuando forrajeaban por recursos como semillas. Basados en 188 horas focales sobre 9 hembras, la tasa de agresión a través de diferentes contextos alcanzo un valor de 0.06 interacciones agonísticas por hora focal, por hembra. Entre gorilas, las interacciones agonísticas entre hembras son poco frecuentes, oscilan entre 0.66 a 2.20 por hora (ver suplemento de Wheeler *et al.* 2013) mientras que entre machos adultos estas ocurren generalmente por acceso a pareja (Yamagiwa *et al.* 2003).

### **3.4.3. Asociación entre la tasa de interacciones agonísticas y afiliativas con la variación en la disponibilidad de alimento**

Las interacciones agonísticas intraespecíficas son una consecuencia de la competencia por la adquisición de los recursos limitados que enfrentan los animales. En general, el antagonismo se asocia esencialmente con recursos de alto valor que, por su tamaño, tiempo de agotamiento y distribución espacio-temporal, pueden ser monopolizables por un grupo de individuos generando con ello la exclusión de otro (Wrangham 1980; Sterck *et al.* 1997; Isbell y Young 2002). La variación en la disponibilidad, tiempo de agotamiento y distribución de estos recursos, se ha propuesto como la principal razón por la cual los individuos interactúan agonísticamente (Isbell 1991). Por cuanto el acceso a los recursos alimenticios es un factor que afecta el éxito reproductivo de las hembras (Trivers 1972; Wrangham 1980), la idea general que la distribución del alimento, modela las relaciones de las hembras en y entre grupos, ha sido el soporte prominente de los modelos ecológicos de las relaciones sociales entre los primates (Wrangham 1980; Isbell 1991; Isbell y Young 2002; Koenig 2002) y otros mamíferos (Clutton-Brock y Janson 2012). En este sentido, investigaciones previas han señalado que el antagonismo entre hembras de primates ocurre más frecuentemente durante contextos alimenticios que no alimenticios (Sterck y Steenbeek 1997; Koenig *et al.* 2004) y entre los contextos alimenticios, el antagonismo ocurre más frecuentemente cuando los alimentos son monopolizables (Janson 1985; Sterck y Steenbeek 1997; Prutz y Isbell 2000; Voguel 2005; Chancellor y Isbell 2009). Por otra parte, la competencia también puede ser por el sexo opuesto; es claro que en números las hembras fértiles son un recurso limitante, pero si las hembras seleccionan machos, lograr su acceso puede iniciar cierto antagonismo entre ellas. Por ejemplo, en el estudio del efecto del aullido de las hembras de *Alouatta seniculus*, Sekulic (1983) encontro que las hembras aullaban hacia otras hembras del grupo así como hacia otras hembras extragrupo. La funcionalidad de este comportamiento esta relacionado con la necesidad de fortalecer el lazo de unión con su pareja mientras que el macho reconoce sus crías y actúa protegiéndolas. Este comportamiento suele presentarse especialmente en ambientes donde por dispersión bisexual hay hembras que quieren ingresar a los grupos en forma recurente. No obstante, en algunas casos cuando las hembras desarrollan características sexuales secundarias notables es incierto saber si estas son usadas para atraer machos o si dentro del marco de competencia intrasexual, lo usan para acceder al recurso alimenticio (Le Bas 2006). De igual modo, cuando los machos demuestran preferencias de apareamiento por hembras que ocupan categorías particulares, aún se desconoce si lo hacen por diferencias heredables en cuanto a la calidad de la hembra y/o por variaciones en la fecundidad que no son heredables (Clutton-Brock 2007).

En el presente estudio, las interacciones agonísticas entre todos los individuos sin distinción de edad y sexo, se presentaron en su mayoría en contextos no alimenticios, siendo el acceso por espacio o soporte físico, el contexto predominante (n=30). El acceso por alimento y/o agua sólo se evidenció en 9 oportunidades. Estudios florísticos previos en el área de estudio, señalaron que el incremento en la vegetación secundaria, asociada con una fragmentación moderada del bosque, podría tener un efecto positivo sobre la disponibilidad de hojas y frutos para los monos aulladores y por ende no representaría un límite alimenticio (Kowalewski y Zunino 1999; González *et al.* 2002; Zunino *et al.* 2007). Debido a la deforestación, el reducido número de árboles de buen porte para dormir (dap >60 cm) en el área de estudio (ver capítulo 2), pudo haber desencadenado la frecuencia de interacciones agonísticas por acceder a un buen lugar, especialmente en los períodos de bajas temperaturas.

A través de comparaciones entre taxones diferentes como los babuinos (*Papio sp*) y los monos ardilla (*Saimiri sp*) las tasas de interacciones agonísticas fue mayor entre poblaciones que invirtieron más tiempo en alimentos ubicados en parches de tamaño relativamente mediano con respecto al tamaño del grupo y menores en las especies que se alimentaron comúnmente de recursos que se encontraban distribuidos de forma dispersa o se encontraban en fragmentos pequeños (Barton *et al.* 1993). Las categorías dietarias como frugivoria, folivoria e insectívora reflejan la distribución de los alimentos. Los frutos suelen presentarse en parches discretos y de alto valor, haciéndolos defendibles frente a congéneres, mientras que las hojas e insectos se encuentran igualmente distribuidos a través del ambiente (Wrangham 1980; van Schaik 1996; Clutton-Brock y Janson 2012). En consecuencia, para algunos autores, las hojas y los insectos son tan abundantes que no representan un recurso limitante (Isbell 1991; Isbell y Young 2002) y por ende en los folívoros la competencia por alimento se vería reducida (Janson y Goldsmith 2005; Steenbeek y van Schaik 2001). En este sentido, se predice que el antagonismo entre hembras debería ser mayor cuando se alimentan de frutos que cuando lo hacen sobre hojas e insectos (Snaith y Chapman 2007).

Sin embargo, varios estudios han registrado que las hojas inmaduras que suelen ser preferidas por los primates folívoros sobre las hojas maduras (Milton 1998; Kowalewski 2007) se distribuyen en parches discretos, haciéndolas de disponibilidad limitada y provocando eventualmente la competencia directa e indirecta (Wrangham 1980; van Schaik 1989; Isbell 1991; Snaith y Chapman 2007). No obstante, otros trabajos demostraron que el incremento en el consumo de frutos no implica un aumento en la competencia directa (Heesen *et al.* 2013) o en el antagonismo (Chancellor y Isbell 2009). Si bien, estos estudios señalan que las amplias

categorías dietarias no reflejan en profundidad la dinámica de la competencia, aún son tenidas en cuenta para dilucidar sus diferentes tipos e intensidad. Desde esta perspectiva, los folívoros experimentarían en promedio menos competencia agonística que los frugívoros (Clutton-Brock y Janson 2012). En el presente estudio, la cantidad de frutos, hoja joven y hoja madura en la dieta no tuvo un efecto significativo en la tasa de interacciones agonísticas a medida que se incrementaba la disponibilidad de estos recursos (Figura 3-14). En este sentido, nuestros datos confirman que la disponibilidad de los recursos alimenticios y la frecuencia de interacciones agonísticas representan un rol limitado en las interacciones sociales del mono aullador negro y dorado. Resultados similares, fueron obtenidos por Asensio *et al.* (2008) en un grupo de 26 monos araña (*Ateles geoffroyi*) en el Parque Nacional Santa Rosa (Guanacaste, Costa Rica), dónde la variación en la disponibilidad de alimento, no produjo diferencias estacionales en las tasas de agresión (Wilcoxon test:  $z = 0.62$ ,  $N = 18$ ,  $p = 0.57$ ).

Teniendo en cuenta los recursos alimenticios que los aulladores consumen, su fisiología digestiva puede llegar a imponer serias restricciones en cuanto a la energía disponible para las interacciones sociales (Milton 1980). Probablemente una estrategia que concentre los episodios agresivos en momentos específicos puede ser una buena alternativa como lo sugieren Cristobal-Azcarate *et al.* (2004) con respecto a los comportamientos agonísticos entre machos de *A. p. mexicana* que estarían orientados a competir en un momento dado por un rango en la jerarquía que favorezca el mejor acceso al recurso. Una vez que la jerarquía social se establece las competencias intragrupal entre machos deberían reducirse al mínimo. En el presente estudio, los episodios agonísticos podrían estar asociados en periodos de bajas temperaturas a la consecución de un espacio o soporte adecuado para protegerse, más que al acceso por el alimento.

De igual modo, nuestros datos coinciden con los estudios realizados en los bosques continuos del norte argentino (Isla Brasilera), (Kowalewski 2007; Kowalewski y Zunino 2004; Kowalewski y Garber 2015), donde la competencia directa en los dos grupos de estudio fue rara, siendo el número de confrontaciones extremadamente bajo ( $n: 61$ ; Grupo G:0.002, Grupo X: 0.0038 interacciones agonísticas por individuo, por hora), alcanzando aproximadamente la misma frecuencia sobre alimento ( $n:17$ ; tasa:0.0014 individuo por hora) e infantes ( $n:16$ ; tasa: 0.0013 por individuo por hora). En los grupos en los que existe más de un macho, como los que fueron objeto de estudio, distintos factores como el tamaño corporal, el rango de

dominancia, la edad o la simple evitación de confrontación entre ellos pueden hacer innecesaria la competición directa por el alimento (Gil-Burmann *et al.* 1997). Por otro lado, estos resultados son opuestos a los obtenidos en otros estudios en los que se sostiene que en los sistemas de apareamiento unimacho-multihembra, a los que corresponden la mayoría de las especies de primates folívoros (Crockett y Janson 2000) la competencia al menos entre hembras se desencadena por el acceso a los machos y conseguir el cuidado parental que eventualmente ellos pueden suministrar (Harcourt *et al.* 1981; Small *et al.* 1988; Cheney *et al.* 2012). Entre los años 2000 a 2005, se registró que las tasas de agresión entre hembras de babuinos (*Papio hamadryas ursinus*), especialmente entre las de bajo rango, aumentaron (0.344/hembra/hora vs 0.168/hembra/hora) cuando la proporción sexual se inclinó hacia las hembras (1:4 vs 1:3 en otros años). Aparentemente, cuando el número de machos es bajo, habría mayor competencia entre las hembras y este costo lo asumirían principalmente las hembras de bajo rango (Cheney *et al.* 2012).

La cooperación y afiliación representan tácticas comportamentales que son usadas por los miembros de grupos para obtener recursos, mantener o fortalecer su posición social, incrementar las oportunidades reproductivas y reducir el estrés del aislamiento social (Taylor *et al.* 2000; Clutton-Brock 2002). Muchos comportamientos afiliativos y cooperativos pueden explicarse a través de acciones individuales que pueden beneficiar a varios miembros del grupo a través de la reducción de la tensión asociada a acciones agresivas y facilitar la reconciliación (de Waal 2000, Aureli *et al.* 2002, De Marco *et al.* 2010). Cabe destacar que, aunque no se evidencio asociación entre la tasa de interacciones afiliativas con el índice de disponibilidad mensual de hojas jóvenes ( $r=0.28$ ,  $n=12$ ,  $p=0.353$ ); registramos asociaciones negativas con la disponibilidad mensual de frutos ( $r=-0.66$ ,  $n=12$ ,  $p=0.029$ ) y hoja madura ( $r=-0.73$ ,  $n=12$ ,  $p=0.014$ ) (Figura 3-13). En el caso de los frutos, al tratarse de un recurso que es generalmente estacional y que se encuentra distribuido de manera agrupada, el desplazamiento requerido para moverse entre árboles supone un gasto energético alto (Marshall y Wrangham 2007); por lo que los animales emplearían su energía en la adquisición del recurso, especialmente en bosques fragmentados como los del área de estudio, dónde los árboles grandes (diámetro a la altura del pecho; $> 60$  cm) con cosechas considerables son escasos (Ortiz *et al.* 1999; Días y Rodríguez-Luna 2005). Por otra parte, en el caso de las hojas maduras que suelen ser un recurso abundante y de fácil acceso, pero difícil de procesar, la ganancia energética es baja comparada con la de los frutos (Milton 1998; Marshall y Wrangham 2007); por ende los esfuerzos estarían orientados en mayor medida al procesamiento eficiente de este material.

A continuación, se presentan otros factores que pueden estar incidiendo sobre la dinámica de la sociabilidad en primates.

#### **3.4.4. Otros factores influyentes en la sociabilidad de los primates**

##### **El acicalamiento y su incidencia en la estabilidad grupal**

Teniendo en cuenta que el mantenimiento de las relaciones requiere además de capacidades cognitivas, tiempo para consolidarse; el acicalamiento se caracteriza por ser el mecanismo de unión que usan la mayoría de especies de primates - más del 20% del día pueden dedicar la mayoría de especies de primates a esta actividad (Dunbar 1991). A partir de datos de peso corporal, tamaño de grupo y tiempo dedicado a acicalarse en 44 especies de primates en condiciones silvestres; Dunbar (1991) demostró que el tiempo invertido en el acicalamiento está relacionado positivamente con el tamaño del grupo (especies:  $r_s=0.57$ ,  $n=44$ ,  $p=0.01$ ; géneros:  $r_s=0.65$ ,  $n=44$ ,  $p\leq 0.01$ ). Es decir, cuando los grupos son grandes, los individuos dedicarán más tiempo a atender a su red social que lo que podrían hacerlo en grupos pequeños. Sin embargo, si los grupos son demasiado grandes, los individuos no podrían ocupar el tiempo necesario para el acicalamiento (por realizar otras actividades esenciales como alimentarse) y la cohesión podría disminuir y eventualmente dar lugar a la división del grupo (Lehmann *et al.* 2007). Los resultados del presente estudio, con respecto a la relación entre el tiempo invertido al acicalamiento y el tamaño del grupo revelan datos discordantes, con lo previamente señalado. Atendiendo a la predicción 3, el tiempo invertido al acicalamiento en bosques discontinuos fue una estrategia para aumentar los lazos sociales del grupo y reducir eventuales divisiones ante obligados desplazamientos terrestres por la obtención de alimento, como se registró durante los meses de septiembre y noviembre. Sumado a esta situación, el acicalamiento puede estar cumpliendo funciones extremas de higiene cuando las incursiones en los pastizales traen consigo ectoparásitos (garrapatas) provenientes del ganado.

#### **Funciones Reproductivas**

Del total de interacciones sociales que se registraron a lo largo del estudio, el acicalamiento fue la actividad que los individuos realizaron con mayor frecuencia. La mayor ocurrencia de sesiones de acicalamiento ocurrió durante los meses de septiembre (112) y octubre (148). De igual modo, dos de las tres cópulas que registramos las observamos en diciembre para el grupo La Huerta y una la registramos en HN durante el mes de octubre. Es probable que la frecuencia del acicalamiento en el mono aullador negro y dorado obedezca a una función reproductora, si se tiene en cuenta que estudios previos con respecto a la estacionalidad de nacimientos de esta especie, encontraron que el 70% de sus nacimientos se concentró en la estación seca entre marzo y septiembre, un período de baja temperatura y disponibilidad de alimento (Zunino 1996; Kowalewski y Zunino 2004). Por ende, la mayor parte de las hembras tendrían que haber sido fecundadas en la última parte del período de alta disponibilidad de alimento (hoja joven y fruto) durante los meses de octubre a noviembre, que coincide con los meses en los que ocurrieron las cópulas. Por otro lado, se encontró una asociación positiva aunque no estadísticamente significativa entre la frecuencia del acicalamiento con el índice de disponibilidad mensual de hoja joven ( $r=0.29$ ,  $n=12$ ,  $p=0.37$ ), aunque se obtuvo una fuerte asociación negativa con el índice de disponibilidad de fruto ( $r=-0.86$ ,  $n=12$ ,  $p=0.0003$ ). Este último resultado, podría interpretarse de primera mano como que durante períodos de alta disponibilidad de ese recurso los animales priorizan aprovechar su consumo para satisfacer funciones de mantenimiento antes que reproductivas. Sin embargo, con respecto a la priorización de funciones, cabe destacar que a partir del estudio socio sexual de dos grupos de *A. caraya* en la misma área de estudio, Raño (2016) registro que las hembras adultas se involucraron en copulas a lo largo del año del muestreo tanto en momentos fértiles como no fértiles.

### 3.5. Conclusiones

En este capítulo, se analizó el patrón de las interacciones sociales en relación a la variación en la disponibilidad de alimento. Específicamente se analizó el patrón de interacciones afiliativas y agonísticas durante períodos de alta y baja disponibilidad de alimento en tres grupos de *A. caraya*. Las principales conclusiones son:

- Los monos emplearon una pequeña porción del presupuesto diario de actividad a las interacciones sociales (5.5%), siendo predominantes las interacciones afiliativas sobre las agonísticas, encuentros intergrupales y cópulas.

- La disponibilidad de alimento sobre la tasa de interacciones afiliativas mostro patrones dísimiles. Con la disponibilidad de frutos y de hojas maduras presento una asociación negativa, mientras que con las hojas jóvenes no se evidenció ningún tipo de relación. La explicación puede estar sujeta al contenido energético del recurso y su patrón de distribución temporal y espacial.
- Las prolongadas sesiones de acicalamiento pueden convertirse en una estrategia para aumentar los lazos sociales y reducir eventuales divisiones ante obligados desplazamientos interfragmentos para la obtención de alimento
- Las interacciones agonísticas ocurrieron principalmente por acceso a espacios o soportes físicos del árbol y por acercamiento a infantes.
- La disponibilidad de frutos, hoja joven y hoja madura jugaron un rol limitado en las interacciones agonísticas.

## **4. Conclusiones generales**

### **4.1. Introducción**

Algunos autores han planteado modelos para explicar el origen de la sociabilidad en primates y de los sistemas sociales como una respuesta a factores sociales y/o ecológicos (Eisenberg *et al.* 1972; Wrangham 1980; van Schaick y van Hooff 1983; Janson y Goldsmith 1995; Sterck *et al.* 1997; Sussman y Garber 2004; Clutton-Brock y Janson 2012; Wheeler *et al.* 2013). Tales modelos consideran que las relaciones sociales en diferentes poblaciones de la misma especie, grupos sociales e incluso entre individuos son respuestas adaptativas a la cantidad, distribución y predictibilidad de los recursos alimenticios y/o reproductivos, así como a la presión de depredadores potenciales (Barton *et al.* 1996; Sterck 1998; Días y Rodríguez-Luna 2006; Chapman y Rothman 2009; Clutton-Brock y Sheldon 2010; Cheney *et al.* 2012; Rimbach *et al.* 2014). Ante estos problemas que presenta el medio natural los individuos pueden optar por vivir en solitario o en grupo y en este segundo caso, por uno que tenga un tamaño o una composición determinada (Van Schaik y VanHooff 1983). La vida en solitario o en grupo también determina la forma de obtención de alimento. Si el alimento se encuentra distribuido en parcelas pequeñas y dispersas que requieren una habilidad individual para su localización y captura (por ejemplo, insectos), los individuos optarían por la estrategia de vida en solitario (Eisenberg *et al.* 1972). En cambio, los animales que viven en grupo pueden tener una mayor eficiencia forrajeadora (cooperación en la localización de alimento, en la captura de presas, transmisión de información sobre recursos alimenticios efímeros) y posibilidad de defender los recursos alimenticios (Dunbar 1988).

La vida social, sin embargo, no está exenta de costos. Algunos pueden ser el aumento del riesgo de contraer enfermedades y especialmente la mayor competencia intragrupal por los recursos alimenticios y por las parejas reproductivas, que pueden ser escasos (Janson 1988, 2000; van Schaik 1989; Isbell 1991; Gil-Burmann 1997; Isbell y Pruett 1998; Koenig *et al.* 2004; Kowalewski *et al.* 2011). Por ello las oportunidades para las interacciones competitivas pueden presentarse diariamente y amenazar con debilitar los lazos sociales requeridos para coordinar y cooperar a nivel grupal. El desarrollo de los comportamientos afiliativos y reconciliatorios, permite el restablecimiento de lazos sociales fracturados por la agresión y la competencia (de Waal 1989, 2000; Sussman y Garber 2004). Sin embargo, el actual paradigma del modelo socioecológico, como el modelo de restricciones ecológicas no explica

adecuadamente ni el contexto ni la función de los comportamientos afiliativos y agonísticos (Sussman y Garber 2004; Sussman *et al.* 2005); sumado a la falta de un enfoque metodológico óptimo en torno a la medición de la disponibilidad de los recursos alimenticios y su contenido nutricional (Janson y Goldsmith 1995; Sterck 1997; Simpson y Raubenheimer 1999; Chapman *et al.* 2003).

La pérdida de hábitat y fragmentación que experimentan numerosas especies de primates (Janson 2000) trae consigo ajustes en aspectos comportamentales y/o demográficos (patrones de actividad, densidad poblacional y comportamiento social) para asegurar su supervivencia (Juan *et al.* 2000; Cristóbal-Azkarate y Arroyo-Rodríguez 2007; Dunn *et al.* 2009; Boyle y Smith 2010). Muchas especies modifican su dieta cuando viven en bosques fragmentados, por cuanto en esta clase de ambientes, suele presentarse una reducción de la disponibilidad de frutos procedentes de árboles grandes (diámetro a la altura del pecho > 60 cm), (Laurance *et al.* 1997; Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006; Dunn *et al.* 2009; 2010) que habitualmente producen una mayor cantidad de recursos alimenticios que los pequeños (Chapman *et al.* 1992). Sin embargo, la disponibilidad de hojas puede llegar a incrementarse en los fragmentos debido a cambios bióticos y abióticos desde los bordes (llamados “efectos de borde”) que incluso pueden penetrar hasta los 400 m en el interior del bosque (Laurance *et al.* 2002). Existen evidencias que señalan que la persistencia de los primates en los bosques fragmentados, depende de la capacidad de diversificar su dieta alimentándose de numerosas especies de plantas y ajustar su dieta a las especies disponibles en su hábitat (Silver y Marsh 2003; Rivera & Calmé 2006; Cristóbal-Azkarate y Arroyo-Rodríguez 2007) consumir especies tóxicas que son muy frecuentes en hábitats fragmentados (Zunino 1989; Bicca-Marques y Calegaro Marques 1994a,b; Onderdonk y Chapman 2000) y alimentarse de especies “claves” , por ejemplo *Ficus sp* (Estrada *et al.* 1996; Dunn *et al.* 2009; Fernandez 2014).

Sin embargo, la perturbación antropogénica de los hábitats naturales de los monos aulladores tendría una influencia importante sobre la estrategia de asignación y energía a las diferentes interacciones sociales (acicalamiento, agresión, cópulas y juego). Aparentemente su variabilidad plasticidad fisiológica y conductual es tal que la energía que posiblemente podría dedicarse a actividades vitales como crecimiento y reproducción, estaría siendo concentrada en actividades de mantenimiento (Ortiz *et al.* 1999; Días y Rodríguez-Luna 2005). Son escasos los estudios encaminados a dilucidar la relación entre el patrón de las interacciones sociales con la ecología alimenticia en sitios con diferentes grados de fragmentación y de

aislamiento, pero con composiciones florísticas similares como los del área de estudio (Clarke *et al.* 2002; Behie y Pavelka 2005).

#### **4.1.1. Principales conclusiones**

En esta tesis, se pusieron a prueba dos hipótesis principales que evaluaron el efecto de la variación de la disponibilidad de alimento sobre el comportamiento alimenticio y el patrón de las interacciones sociales. La primera hipótesis estuvo relacionada con que el mono aullador negro y dorado ajusta su dieta en función de la disponibilidad de los recursos alimenticios en el ambiente. La segunda hace referencia a que el patrón de interacciones sociales del mono aullador negro y dorado esta acoplado con la disponibilidad de alimento.

El estudio se llevó a cabo en tres bosques fragmentados con diferentes grados de fragmentación y de aislamiento, pero con composiciones florísticas similares. Para ello se colectó información enfocada principalmente al comportamiento alimenticio y social de 24 individuos entre adultos, subadultos y juveniles a lo largo de 12 meses de seguimiento pertenecientes a 3 grupos sociales que habitaban en fragmentos de características similares. Paralelo a estas observaciones recolectamos información fenológica de los principales árboles y plantas trepadoras que fueron consumidas por los monos, con el fin de analizar la dinámica de las interacciones sociales ante las variaciones en la disponibilidad de alimento.

Las principales conclusiones de esta tesis fueron:

- Coincidiendo con estudios previos (Zunino 1986; Zunino *et al.* 2001; Kowalewski y Zunino 2004), se registró una marcada estacionalidad en la producción de hojas jóvenes y frutos en árboles, arbustos y plantas trepadoras, que agrupamos en periodos de alta (enero-marzo) y baja disponibilidad (junio- agosto) de alimento. Sin embargo, el consumo de hoja joven, hoja madura y frutos no presento ningún tipo de asociación con el índice de disponibilidad lo que indica que los alimentos fueron consumidos en menor proporción que su oferta en el ambiente.
- Conforme a los resultados obtenidos en otros estudios, para esta especie, basados en los tiempos de alimentación, los individuos focales tuvieron una dieta principalmente folívora. Invirtieron más del 60% de su tiempo de alimentación en el consumo de estructuras

foliares. Particularmente, no se registró una notable diferencia en el consumo de hojas maduras y jóvenes.

- Gran parte de la dieta estuvo compuesta por diez especies vegetales que sumaron un poco más del 70% de la dieta – de las cuales 6 se encuentran dentro de las 10 especies que obtuvieron el mayor índice de valor de importancia ecológica (IVI): *Eugenia uniflora*, *Gleditsia amorphoides*, *Enterolobium contortosiliqueum*, *Celtis sp*, *Tabanaermontana catharinensis* y *Chrysophyllum marginatum*. Estos resultados indican que el mono aullador negro y dorado, explota la mayoría de las partes vegetativas de las plantas que están disponibles en su hábitat.
- El mono aullador negro y dorado, mantuvo altos niveles de diversidad dietaria durante los periodos de baja disponibilidad de hojas jóvenes y frutos; incorporando hojas jóvenes, hojas maduras y frutos de otras especies. Las hojas jóvenes de la vegetación secundaria de los bosques fragmentados, pueden presentar una menor variación estacional, facilitando la diversidad dietaria.
- Los monos invirtieron el mayor porcentaje del tiempo a las interacciones afiliativas (74 %), seguido de las interacciones agonísticas (23.4%), encuentros intergrupales (2.2%) cópulas (0.4%). Durante el periodo de alta disponibilidad de alimento, los monos invirtieron más tiempo promedio en interacciones agonísticas que en interacciones afiliativas, aunque no se obtuvieron diferencias estadísticamente significativas entre ellas ( $F=0.18$ ,  $n=71$ ,  $p=0.67$ ).
- La cantidad de frutos, hoja joven y hoja madura en la dieta, no tuvo un efecto significativo sobre la tasa de interacciones agonísticas, a medida que se incrementaba la disponibilidad de estos recursos. De igual modo el incremento en la cantidad de hojas jóvenes no tuvo ningún efecto sobre la tasa de interacciones afiliativas ( $r=0.28$ ,  $n=12$ ,  $p=0.353$ ). En cambio, se obtuvieron asociaciones negativas con la disponibilidad mensual de frutos ( $r=-0.66$ ,  $n=12$ ,  $p=0.029$ ) y hoja madura ( $r=-0.73$ ,  $n=12$ ,  $p=0.014$ ).

En particular esta tesis contribuye con los siguientes aportes:

1. Este trabajo proporciona datos acerca de la frecuencia e intensidad de las interacciones afiliativas y agonísticas del mono aullador negro y dorado en periodos de alta y baja

disponibilidad de alimento. Señala los contextos de tales comportamientos e infiere sobre su efectividad. Esta información es limitada en especies que ocupan ambientes fragmentados con composiciones florísticas similares.

2. Los resultados obtenidos en el presente estudio, confirmaron que las interacciones afiliativas predominaron sobre las agonísticas a lo largo del año de muestreo, aún en periodos de baja disponibilidad de alimento. Este resultado sugiere que los monos desarrollaron habilidades para mantener comportamientos afiliativos y minimizar interacciones agonísticas. En este sentido, la afiliación y cooperación podrían representar tácticas comportamentales utilizadas por los grupos de monos para obtener recursos alimenticios dispuestos en forma irregular en tiempo y espacio, como los del área de estudio.

De igual modo, se considera como resultados originales para la especie los siguientes:

1. Los monos aulladores negros y dorados que ocupaban fragmentos pequeños y empobrecidos se movieron a otros fragmentos vecinos cuando las ofertas especialmente de flores y frutos eran mayores. Tales movimientos que generalmente eran terrestres, desencadenaron la mayor ocurrencia de acicalamiento en el grupo de Corral Viejo que habitaba el grupo de fragmentos más aislados entre sí. Esta conducta si bien puede cumplir una función higienica, por la infestación de parásitos propias del desplazamiento también puede involucrar una acción cooperativa orientada a consolidar lazos que consoliden la unión social del grupo.
2. Los monos no estarían priorizando funciones de mantenimiento sobre las reproductivas (las interacciones afiliativas y cópulas se registraron a lo largo del estudio). En todo caso, en condiciones drásticas de alteración del hábitat como las del presente estudio además de ajustar su dieta a la disponibilidad de alimento, los animales estarían recurriendo a comportamientos sociales como el acicalamiento que podrían llegar a ser efectivas en la estabilidad del grupo.
3. Mas allá de la limitada influencia de la variación en la disponibilidad de alimento sobre el comportamiento social, lo que si resulto evidente en el desarrollo de esta tesis es que la discontinuidad del bosque puede ser uno de los factores que afecte la estructura y organización social de la especie. Por ejemplo en el grupo de CV predominó una composición sexual y etarea inusual a lo largo del año de observaciones; 3 machos adultos por 1 hembra adulta, cuando en los ambientes fragmentados, prevalecen los grupos unimacho (1 macho adulto y 1-4 hembras adultas). Esta composición sumada

a la limitada posibilidad de dispersión podría favorecer situaciones ya anunciadas de endogamia.

#### **4.1.2. Sociabilidad en ambientes desconectados: Preguntas de investigación que surgen de esta tesis**

Los resultados que aportan esta tesis con respecto al efecto de la disponibilidad de alimento sobre el patrón de las interacciones sociales en bosques fragmentados, confirman que la ocurrencia y frecuencia de comportamientos afiliativos y agonísticos, en el mono aullador negro y dorado, (*Alouatta caraya*) que habitan en los bosques fragmentados de San Cayetano, están motivados por causas distintas a la disponibilidad de alimento de alta calidad (hojas jóvenes y frutos). Por lo tanto, en cuanto a los comportamientos afiliativos se hace necesario plantearse nuevas preguntas relacionadas con el tamaño y conformación del grupo, así como con las conductas comportamentales después de los movimientos interfragmentos; como por ejemplo, ¿Existen diferencias en la frecuencia de acicalamiento entre grupos de diferente tamaño?, ¿Existen asociaciones entre la frecuencia de acicalamiento entre adultos con los eventos de cópula?

La segunda pregunta permitiría dilucidar si la naturaleza de algunas interacciones sociales como el acicalamiento cumple además de las funciones de higiene y mecanismo de unión, una función facilitadora en eventos reproductivos (Dunbar 1991; Dunbar 1998). Por otro lado, se debería tener en cuenta los movimientos interfragmentos y la frecuencia de acicalamiento como mecanismo de unión del grupo ante desplazamientos forzados por la adquisición generalmente de frutos y flores en fragmentos vecinos. Para ello cabría preguntarse por ejemplo ¿Cuáles comportamientos afiliativos se presentan con mayor frecuencia después de un desplazamiento terrestre entre fragmentos vecinos?, ¿Cuál es la frecuencia y tiempo invertido del acicalamiento antes y después de desplazamientos entre fragmentos? Finalmente, la vecindad de fragmentos de bosque ocupados por distintos grupos de monos en el sector de San Cayetano provocó encuentros intergrupales especialmente entre los grupos de monos de Hembra Negra y La Huerta con grupos vecinos. Sería conveniente analizar en bosques fragmentados cuál es la frecuencia y el tiempo invertido en los encuentros intergrupales y el rol de sus integrantes en este contexto; por cuanto en estas condiciones se despliega un comportamiento social característico, como acciones colectivas entre machos adultos (Kowalewski y Garber 2015).

## 5. Tareas e iniciativas para la conservación de *Alouatta caraya*

En primer lugar vale la pena señalar la importancia que tiene para la región del noreste argentino, la conservación de esta especie. *A. caraya* alcanza la distribución más austral entre los primates del Neotropico (latitud de 29° sur: provincia de Santa Fe) ocupa un amplio complejo boscoso que incluye sabanas y bosques de galería. Es además la única especie de primate que habita el bosque inundable del sistema de islas del río Parana (Zunino y Kowalewski 2008). Por otro lado, se ha comprobado que el mono aullador en el área de estudio cumple un papel en la dinámica de los bosques a través de la dispersión de semillas que no puede ser reemplazado por ningún otro taxa (Bravo y Zunino 1998). De igual modo se ha confirmado su importancia en la regeneración de los bosques que habita (Bravo y Sallenave 2003). También pueden tener un efecto positivo sobre la diversidad de aves, puesto que los primates fertilizan el suelo con sus heces, incrementando la productividad de plantas en el estrato inferior, así como la calidad del hábitat para las aves (Feeley y Terborgh, 2006).

En el año 2012 los primatólogos argentinos, reevaluaron su estatus de conservación y fue catalogada como vulnerable (VU), (Agostini *et al.* 2012) después de haber sido considerada como especie de menor preocupación (LC), (Díaz y Ojeda 2000). Actualmente, el mono aullador negro y dorado enfrenta diversos problemas para su conservación que dificultan calificar con certeza su situación (Kowalewski, comunicacion personal). Uno de las principales amenazas para su supervivencia es la pérdida de hábitat y posterior fragmentación del paisaje (Oklander 2006; Zunino 2007; Zunino y Kowalewski 2008; Juarez *et al.* 2017), que trae consigo la reducción del monte nativo. En menos de dos siglos el país perdió más de dos tercios de su patrimonio forestal autóctono. Actualmente le quedan menos de 33 millones de hectáreas forestales, quedando la mayor superficie de bosque nativo en la región centro-norte del país (Zarrilli 2016).

La Estación Biológica Corrientes, ubicada en el noreste argentino se ha consolidado como uno de los lugares de investigación continua sobre el hábitat, demografía y comportamiento del mono aullador por más de 20 años. El conocimiento adquirido fue una de las bases para colaborar junto con la Dirección de Recursos Naturales y Gestión Ambiental de la Provincia de Corrientes, en la creación del primer parque provincial urbano San Cayetano (Ley 6360/2015) cuyo objetivo será la preservación de la flora y fauna autóctona a lo largo de las 70 ha de su superficie. Puesto que el mono aullador es de gran tamaño, tiene hábitos diurnos,

emplea una considerable parte de su tiempo al descanso (facilitando su seguimiento) y es ampliamente reconocida por los habitantes de la región, podría ser utilizada como especie “bandera” para el desarrollo de proyectos de restauración que contribuyan tanto a los pobladores locales (por ejemplo bienes y servicios ambientales) como a los otros componentes bióticos que aún sobreviven en estos fragmentos de bosque.

Entre las tareas de implementación que se desencadenan de este estudio, se proponen las siguientes:

### **5.1. Impedir que desaparezcan los fragmentos más pequeños y controlar la tala selectiva**

Aunque la conservación de fragmentos de gran tamaño es prioritario, los parches de pequeño tamaño, influyen de forma importante la conectividad (Herrera 2011). En el área de estudio, los fragmentos fueron muy pequeños (tamaño promedio < 10 ha; tabla 2-2). Si bien, algunos de ellos quizás no sean adecuados para la supervivencia de los monos, se constituyen en reservorios de una gran diversidad de especies vegetales. Por ello, es de suma importancia impedir que desaparezcan estos fragmentos por cuanto además de servir como reservorios de diversidad a escala local y regional, pueden aumentar la conectividad del paisaje y con ello reducir el aislamiento de las poblaciones de plantas y animales. Por otra parte, algunos de estos fragmentos dispuestos espacialmente como parches vecinos, corredores de vegetación o simplemente como árboles aislados pueden contribuir con recursos alimenticios que suplementan la dieta de especies como el mono aullador, en un proceso que se ha denominado “suplementación del paisaje” (Dunning *et al.* 1992). Estos episodios de “suplementación del paisaje” fueron observados durante el presente estudio. Los grupos visitaron parches vecinos dispuestos en medio de la matriz en búsqueda de alimentos ricos en proteína y azúcar. Por ejemplo, el 22 de noviembre el grupo CV a través de desplazamientos terrestres de 200 metros aproximadamente, arribó a un fragmento vecino para alimentarse de hojas jóvenes y frutos de *Chrysophyllum marginatum*, hojas jóvenes y flores de *Celtis sp* y *Forsteronia glabrescens*; y frutos de *Paullinia elegans*. De igual modo, el grupo de HN el 6 de octubre, luego de atravesar una carretera sin pavimentar, subió por una cerca de alambrado y ascendió a los árboles del fragmento vecino, cubriendo una distancia de 20 m. Una vez en el fragmento, los animales se alimentaron de frutos de *Enterolobium contortosiliqueum* y de flores de *Maclura tinctoria*. El grupo LH, por su parte también se desplazó entre fragmentos a través de árboles, en la estación de alta disponibilidad de alimento. Los movimientos coincidieron con la fructificación de

*Eugenia uniflora*, *Hexaclamys edulis* y *Copernicia alba* y con la floración de *Dolichandra cyananchoides*. Estas observaciones validan la necesidad urgente de impedir la tala de árboles grandes (DAP > 60 cm) en los fragmentos pequeños (< 10 ha) y de especies que son importantes en la dieta del mono aullador negro y dorado, puesto que estos fragmentos son los que reciben un mayor detrimento.

## **5.2. Hacer un seguimiento del uso de la matriz y de las dinámicas de ocupación y extinción de fragmentos que están sucediendo en la zona**

Existen diversas características de los primates que pueden influenciar su capacidad para vivir en bosques fragmentados: el tamaño del área de acción, el grado de frugivoría en la dieta, la plasticidad dietaria y comportamental y la habilidad en el uso de la matriz (Estrada y Coates-Estrada 1996; Onderdonk y Chapman 2000; Bicca-Marques 2003; Anderson 2007). Pero probablemente este último rasgo sea uno de los claves en el éxito de los primates en los bosques fragmentados (Marsh 2003). Esto al menos se ha confirmado en algunas especies de primates: *Pan troglodytes* (Reynolds *et al.* 2003), *Gorilla gorilla diehli* (Eniang 2003); *Alouatta palliata* (Estrada y Coates-Estrada 1996; Mandujano *et al.* 2004; Pozo-Montuy y Serio-Silva 2007) y *Ateles geoffroyi* (Ramos-Fernández y Ayala-Orozco 2003).

La utilización de la matrix - definida como un mosaico complejo de diferentes tipos de vegetación que permanecen entre los fragmentos de bosque (Gascon *et al.* 1999)-por determinadas especies consecuentemente conlleva el mantenimiento de los procesos ecológicos en los que éstas se encuentran implicado (ver Tscharntke *et al.* 2008). De este modo, la matriz de hábitat se comporta como un elemento del paisaje capaz de conservar importantes procesos ecológicos que garantizan el funcionamiento, la supervivencia, y en definitiva el mantenimiento a largo plazo de los sistemas naturales. Por ejemplo, se ha evidenciado que la composición de la matriz y la conectividad influyen la dispersión, diversidad, abundancia y persistencia de diversos taxa incluyendo insectos (Bonde *et al.* 2003), aves (Whetered y Lawes 2003) y mamíferos (Gascon *et al.* 1999; Laurence y Laurence 1999). Entre primates, por ejemplo la transformación antropogénica ha permitido a algunas especies explotar campos agrícolas en la matrix de sus hábitats naturales (Cowlshaw y Dunbar 2000).Específicamente, las cosechas de subsistencia ofrecieron una fuente alternativa de alimento para la mayoría de especies frugívoras (Naughton-Treves 1998), como el mono cola roja (*Cercopithecus ascanius*), monos vervet (*Cercopithecus aethiops*), chimpancés (*Pan troglodytes*) y ocasionalmente colobinos (*Colobus guereza*) en el Parque Nacional Kibale (Uganda). En forma similar, los monos

aulladores (*Alouatta* sp) también fueron observados atravesando campos de cosechas de maíz y pastos en México (Mandujano *et al.* 2004; Pozo-Montuy y Serio-Silva 2007).

En otros casos, la matriz además de haber sido utilizada como fuente de alimento, favoreció el movimiento entre fragmentos de colobus blanco y negro (*Colobus angolensis palliatus*) por más de 4.2 km del límite de bosque más cercano, con una distancia promedio de 0.6 km (rango= 0.07–4.2 km, n = 48). Distancias de desplazamiento semejantes también fueron registradas en especies de primates arborícolas de tamaño similar (*Procolobus rufomitratus*: 2 km, Marsh 1979; *A. palliata*: 3 km, Glander 1992). Durante el presente estudio, registramos que la matriz fue utilizada por *A. caraya* como fuente de recursos alimenticios especialmente de hojas jóvenes, frutos y flores y para desplazarse entre fragmentos, como se describió en detalle en el apartado anterior. Sin embargo, es importante formular una metodología de trabajo que nos permita identificar que atributos influyen la frecuencia de avistamientos de *A. caraya* en la matriz, en principio a nivel de los bosques circundantes de la Estación Biológica Corrientes y de manera ambiciosa a escala regional. El conocimiento sobre su comportamiento dispersivo incorporado a programas de manejo debería incluir la preservación o mejora de la estructura de la matriz entre los fragmentos de bosque tanto como corredores viables (Bennet 2004) o también cómo “piedras de paso” que puedan enlazar de manera estructural fragmentos aislados (Baum *et al.* 2004). Por otra parte, el patrón espacial de los fragmentos influye de manera considerable la probabilidad de dispersión y recolonización (Herrera *et al.* 2011). Por ello, la configuración también debería ser incorporada en el desarrollo de estrategias de conservación.

### **5.3. Aumentar la calidad de los fragmentos remanentes**

La calidad de los fragmentos en sí misma puede afectar a la supervivencia a largo plazo de las especies (Arroyo-Rodríguez 2007; Herrera 2011). En el caso de la restauración de fragmentos sería recomendable sembrar especies que sirven de alimento y/o refugio para los monos aulladores negros y dorados; por ejemplo *Ficus luschnathiana*, *Maclura tinctoria*, *Chrysophyllum marginata* y *Acrocomia aculeata*, entre otras. Estas especies son de rápido crecimiento y pueden generar las condiciones apropiadas para el establecimiento y viabilidad de las poblaciones de monos.

### **5.4. Elaborar estrategias de conservación a escala regional**

Las estrategias de conservación deberían aplicarse a escala regional, no sólo a nivel de fragmentos (Herrera 2011). Por cuanto de este modo se pueden visualizar e integrar diversos factores que varían espacialmente (por ejemplo tamaño y aislamiento de los fragmentos, dinámicas de ocupación y extinción, tamaño de la población, ocupación del hábitat, distancias de dispersión) para localizar áreas prioritarias de conservación (Arroyo-Rodríguez 2007; Matteucci 2010). En este sentido es oportuno señalar que la existencia del Parque Provincial San Cayetano llega en un momento justo para coordinar esfuerzos en el diseño e implementación de proyectos que tengan un mayor impacto para la conservación de los remanentes de bosque y la fauna asociada.

## Referencias Bibliográficas

- ABONDANO LA, LINK A. 2012. The social behavior of brown spider monkeys (*Ateles hybridus*) in a fragmented forest in Colombia. *International Journal of Primatology* 33: 769-783.
- ADMINISTRACIÓN PROVINCIAL DE AGUA.APA. 2010. Precipitaciones mensuales Provincia del Chaco. 1956-2010. Dirección de estudios básicos. 81p.
- AGOSTINI I, HOLZMANN I, DI BITETTI MS. 2010. Ranging patterns of two syntopic howler monkey species (*Alouatta guariba* and *A. caraya*) in northeastern Argentina. *International Journal of Primatology* 31. 363-381.
- AGOSTINI I, HOLZMANN I, DI BITETTI MS. 2012. Influence of seasonality, group size and presence of a congener on activity patterns of howler monkeys. *Journal of Mammalogy*. 93 (3): 645-657.
- AGOSTINI I, APRILE G, BALDOVINO MC, BRIVIDORO, DI BITETTI M, FANTINI L, FERNÁNDEZ VA, FERNÁNDEZ-DUQUE E, HOLZMANN I, JUÁREZ CP., KOWALEWSKI M, MUDRY MD., NIEVES M, OKLANDER LI, PEKER, SM, PFOH R, RAÑO M, STEINBERG, MER, TUJAGUE MP, ZUNINO GE. 2012. ORDEN PRIMATES. Pp 81-86. En: Libro Rojo de Mamíferos Amenazados de la Argentina. Ojeda RA, Chillo V, Diaz Isenrath, GB. Editores. Argentina. 258p.
- ALDANA-SAAVEDRA JP.2009. Feeding ecology and seed dispersal by *Ateles hybridus*, *Alouatta seniculus* and *Cebus albifrons* in a fragmented area at San Juan del Carare, Colombia. MSc. thesis, International Master Programme at the Swedish Biodiversity Centre, Uppsala.

- ALEXANDER RD. 1974. The evolution of social behavior Annual Review Ecology Systems 5:325-383
- ANDERSON JULIE, ROWCLIFFE JM, COWLISHAW G. 2007. Does the matrix matter? A forest primate in a complex agricultural landscape. Biological Conservation 135: 212– 222.
- ANZURES DADDA A, MANSON RH. 2007. Patch and landscape-scale effects on howler monkey distribution and abundance in rainforest fragments. Animal Conservation 10: 69-76.
- ARDITI SI Y PLACCI LG. 1990. Hábitat y densidad de *Aotus azarae* y *Alouatta caraya* en Riacho Pilaga, Formosa. Boletín Primatológico Latinoamericano 2(1):29-47.
- ARROYO-RODRÍGUEZ V, MANDUJANO S. 2006. Forest fragmentation modifies habitat quality for *Alouatta palliata*. International Journal of Primatology 27(4): 1079-1096.
- ARROYO-RODRÍGUEZ V. 2007. Calidad de hábitat y distribución de monos aulladores en tres paisajes fragmentados de los Tuxtlas, México. Tesis Doctoral. 114p. Instituto de Ecología. Xalapa. Veracruz. México.
- ARROYO-RODRIGUEZ V, MANDUJANO S, BENITEZ-MALVIDO J, CUENDE-FANTON C. 2007. The influence of large tree density on howler monkey (*Alouatta palliata mexicana*) presence in very small rainforest fragments. Biotropica 39:760–766.
- ARROYO-RODRÍGUEZ V, MANDUJANO S, BENITEZ-MALVIDO J. 2008. Landscape attributes affecting patch occupancy by howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) at Los Tuxtlas, México. American Journal of Primatology. 70: 69-77
- ARROYO-RODRÍGUEZ V, DIAS PAD. 2010. Effects of habitat fragmentation and disturbance on howler monkeys: A Review. American Journal of Primatology 72. 1-16.
- ASENSIO N, CRISTOBAL-AZKARATE J, DIAS PA, VEA JJ, RODRÍGUEZ-LUNA E. 2007. Foraging habits of *Alouatta palliata mexicana* in three forest fragments. Folia Primatologica 78: 141-153.
- ASENSIO N, KORSTJENS AH, SCHAFFNER CM, AURELI F. 2008. Intragroup aggression, fission–fusion dynamics and feeding competition in spider monkeys. Behaviour 145(7):983-1001.
- AURELI F, CORDS M, van SCHAIK. CP. 2002. Conflict resolution following aggression in gregarious animals: a predictive framework. Animal Behaviour. 64: 325-343.
- AURELI F, SCHAFFNER, CM. 2007. Aggression and conflict management at fusion in spider monkeys. Biology Letters, 3, 147–149.
- BANKS SC, PIGGOTT MA, STOW AJ, TAYLOR AC. 2007. Sex and sociality in a disconnected world: a review of the impacts of habitat fragmentation on animal social interactions. Canadian Journal of Zoology. 85: 1065-1079.

- BARTON RA, WHITEN A. 1993. Feeding competition among female olive baboons, *Papio anubis*. *Animal Behavior*. 46:777–789.
- BARTON RA, BYRNE RW, WHITEN A. 1996. Ecology, feeding competition and social structure in baboons. *Behavioral Ecology Sociobiology* 38:3231–329.
- BAUM KA, HAYNES KJ, DILLEMUTH FP, CRONIN JT. 2004. The matrix enhances the effectiveness of corridors and stepping stones. *Ecology* 85: 2671–2676.
- BEHIE AM, PAVELKA M. 2005. The short-term effects of a hurricane on the diet and activity of black howlers (*Alouatta pigra*) in Monkey River, Belize. *Folia Primatológica* 76:1–9.
- BEHIE AM, PAVELKA MSM, CHAPMAN CA. 2010. Sources of variation in fecal cortisol levels in howler monkeys in Belize. *American Journal of Primatology* 72:600–606.
- BERGER-TAL O, POLAK T, ORON A, LUBIN Y, KOTLER BP, SALTZ D. 2011. Integrating animal behavior and conservation biology: a conceptual framework. *Behavioral Ecology*. 22:236–239
- BICCA-MARQUES JC, CALEGARO-MARQUES C. 1994a. Exotic plant species can serve as staple food sources for wild howler populations. *Folia Primatológica* 63: 209–211.
- BICCA-MARQUES JC, CALEGARO-MARQUES C. 1994b. Activity budget and diet of *Alouatta caraya*: An age-sex analysis. *Folia Primatológica* 63: 216–220.
- BICCA-MARQUES JC, CALEGARO MARQUES C. 1998. Behavioral thermoregulation in a sexually and developmentally dichromatic neotropical primate, the black-and-gold howling monkey (*Alouatta caraya*). *American Journal of Physical Anthropology* 106:533–546.
- BICCA-MARQUES JC. 2003. How do howler monkeys cope with habitat fragmentation. Pp 283–303. In *Primates in Fragments: Ecology and Conservation*. Marsh LK. Editors. Kluwer Academia/Plenum Publishers. New York.
- BIERREGAARD RO Jr, LOVEJOY TE, KAPOV V, AUGUSTO DOS SANTOS A, HUTCHINGS RW. 1992. The biological dynamics of tropical rain forest fragments. *Bioscience*. 42 (11):859–866.
- BOINSKI S, KAUFFMAN L, WESTOLL A, STICKLER CM, CROPP S, EHMKE E. 2003. Are vigilance, risk from avian predators and group size consequences of habitat structure? A comparison of three species of squirrel monkey (*Saimiri oerstedii*, *S. boliviensis*, and *S. sciureus*). *Behaviour* 140(11): 1421–1467.

- BONTE D, LENS L, MAELFAIT JP, HOFFMANN M, KUIJKEN E. 2003. Patch quality and connectivity influence spatial dynamics in a dune wolfspider. *Oecologia* 135, 227–233.
- BOYLE SA, SMITH AT. 2010. Behavioral modifications in Northern bearded saki monkeys (*Chiropotes satanas chiropotes*) in forest fragments of Central Amazonia. *Primates* 51:43-51.
- BRADBURY JW, VEHCENCAMP SL. 1977. Social organization and foraging in Emballonurid bats, III Mating systems. *Behavioral Ecology Sociobiology*. 2: 1-17.
- BRAVO S, 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.
- BRAVO S, ZUNINO G. 1998. Effects on black howler monkey (*Alouatta caraya*) seed ingestion on insect larvae. *American Journal of Primatology* 45: 411-415.
- BROWN AD, ZUNINO GE. 1994. Hábitat, densidad y problemas de conservación de los primates de Argentina. *Vida Silvestre Neotropical*. 3(1): 30-40.
- BROWN CR, BROWN MB. 2000. Heritable basis for choice of group size in a colonial bird. *Proceedings National Academy Science*. 97.14825–14830.
- CABRERA A, YEPES J. 1960. Pp 106-110. Mamíferos sudamericanos. II Edición. Ediciones Ediar.
- CARNEVALLI R. 1994. Fitogeografía de la provincia de Corrientes. Corrientes: Gobierno de la provincia de Corrientes e Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. 324 p.
- CHANCELLOR RL, ISBELL LA. 2009. Food site residence time and female competitive. Relationships in wild gray-cheeked mangabeys (*Lophocebus albigena*). *Behavioral Ecology Sociobiology*. 63:1447–1458.
- CHAPMAN CA. 1988. Patch use and patch depletion by the spider and howling monkeys of Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Behavior* 105 (1): 99-116.
- CHAPMAN CA. 1990. Ecological constraints on group size in three species of neotropical primates. *Folia Primatologica* 55: 1-9.
- CHAPMAN CA, CHAPMAN, LJ, WRANGHAM, R, HUNT, K, GEBO, D y GARDNER, L. 1992. Estimators of fruit abundance of tropical trees. *Biotropica* 24 (4): 527-531.
- CHAPMAN CA, WRANGHAM R. 1994. Indices of fruit abundance in tropical forests. *Biotropica* 26 (2): 160-171.

- CHAPMAN CA, WRANGHAM RW, CHAPMAN LJ. 1995. Ecological constraints on group size: an analysis of spider monkey and chimpanzee subgroups. *Behavioral Ecology Sociobiology*. 36:59-70
- CHAPMAN CA, BALCOMB SR. 1998. Population characteristics of howlers: Ecological conditions or group history. *International Journal of Primatology* 19: 385–403.
- CHAPMAN CA, CHAPMAN LJ. 2000. Determinants of group size in primates: The importance of travel costs. Pp 24-42. In: *On the Move: How and Why Animals travel in groups*. Boinski S y Garber PA (Editors). University of Chicago Press. Chicago.
- CHAPMAN CA, CHAPMAN LJ, RODE KD, HAUCK EM, MCDOWELL LR. 2003. Variation in the nutritional value of primate foods: among trees, time periods and areas. *International Journal of Primatology* 24: 317-333.
- CHAPMAN CA, SAJ TL, SNAITH TV. 2007. Temporal dynamics of nutrition, parasitism, and stress in colobus monkeys: implications for population regulation and conservation. *American Journal of Physical Anthropology* 134:240–250.
- CHAPMAN CA, ROTHMAN JM. 2009. Within-species differences in primate social structure: Evolution of plasticity and phylogenetic constraints. *Primates* 50:12–22.
- CHAPMAN CA, SNAITH TV, GOGARTEN JF. 2014. How ecological conditions affect the abundance and social organization of folivorous monkeys. Pp. 3-23. In: *Primates and cetaceans: Field research and conservation of complex mammalian societies* Yamagiwa J. and Karczmarski L. (Editors). Springer, New York.
- CHAVES OM, STONER KM, ARROYO-RODRÍGUEZ V. 2012. Differences in diet between spider monkey groups living in forest fragments and continuous forest in Mexico. *Biotropica*.-44(1): 105–113.
- CHENEY DL. 1987. Conflict and Cooperation. Pp. 1-8. En: *Primate Societies*. Smuts BB, Cheney LD, Seyfarth MR, Wrangham WR, Struhsaker TT (Editors). Chicago and London. The University of Chicago Press.
- CHENEY DL, SILK JB, SEYFARTH RM. 2012. Evidence for intrasexual selection in wild female baboons. *Animal Behavior*. 84:21–27.
- CHEVERUD JM. 2004. Darwinian evolution by the natural selection of heritable variation: definition of parameters and application to social behavior. Pp 140–157. In: Sussman RW, Chapman AR, editors. *Origins and nature of sociality among human and nonhuman primates*. New York: Aldine de Gruyter.
- CHIARELLO A. 1993. Activity pattern of the brown howler monkey, *Alouatta fusca*, Geoffroy 1812, in a forest fragment of southeastern of Brazil. *Primates* 34 (3): 289-293.

- CHIVERS DJ. 1969. On the daily behavior and spacing of howling monkeys. *Folia Primatologica* 10:48-102.
- CLARKE MR, COLLINS AD, ZUCKER EL. 2002. Responses to deforestation in a group of mantled howler (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. *International Journal of Primatology*. 23:365-381.
- CLARKE MR, GLANDER KE. 2004. Adult migration patterns of the mantled howlers of La Pacifica. *American Journal of Primatology* 62:87
- CLUTTON-BROCK T. 2002. Breeding together: kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. *Science* 296:69-72.
- CLUTTON-BROCK T. 2007. Sexual selection in males and females. *Science*. 318(21): 1882-1885.
- CLUTTON-BROCK T, SHELDON BC. 2010. Individuals and populations: The role of long-term, individual based studies in ecology and ecology and evolutionary biology. *Trends in Ecology and Evolution* 25:562-573.
- CLUTTON-BROCK T, JANSON C. 2012. Primate socioecology at the crossroads: past, present, and future. *Evolutionary Anthropology* 21:136-150.
- COLILLAS OJ, COPPO J. 1978. Breeding *Alouatta caraya* in Centro Argentino de Primates. Pp 201-214. In *Recent advanced in primatology*. Chivers DJ y Ford EH. (Eds). Academic Press. New York.
- CORDS M, AURELI F. 2000. Reconciliation and relationship qualities. Pp. 177-198. In *Natural conflict resolution*. Aureli F y de Waal FBM. Berkeley, CA: University California Press.
- CORTES-ORTIZ L, RYLANDS AB, MITTERMEIER RA. 2015. The Taxonomy of Howler Monkeys: Integrating Old and New Knowledge from Morphological and Genetic Studies. Pp 55-84. In *Howler Monkeys. Behavior, Ecology and Conservation*. *Developments in primatology: Progress and Prospects*. Springer Science. New York. 437p.
- COWLISHAW G. 1999. Predicting the pattern of decline of African primate diversity: an extinction debt from historical deforestation. *Conservation Biology* 13: 1183- 1193.
- COWLISHAW G, DUNBAR R. 2000. *Primate Conservation Biology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- CRISTOBAL-AZKARATE J, AMERICO DIAS P, VEGA JJ. 2004. Causes of intraspecific aggression in *Alouatta palliata mexicana*: Evidence from injuries, demography, and habitat. *International Journal of Primatology*. 25 (4): 939-953.

- CRISTOBAL-AZKARATE J, ARROYO-RODRÍGUEZ V. 2007. Diet and activity pattern of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in Los Tuxtlas, México: Effects of habitat fragmentation and implications for conservation. *American Journal of Primatology* 69: 1013-1029.
- CROCKETT CM, EISENBERG JF. 1987. Howlers: Variations in group size and demography. Pp 54–68. In: *Primate societies*. Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT. Editors. University of Chicago Press. Chicago.
- CROCKETT CM. 1998. Conservation biology of the genus *Alouatta*. *International Journal of Primatology* 19(3): 549-578.
- CROCKETT CM, POPE TR. 1993. Consequences of sex differences in dispersal for juvenile red howler monkeys. Pp: 104–118. In: Pereira ME, Fairbanks LA, editors. *Juvenile primates: life history, development, and behavior*. New York: Oxford University Press.
- CROCKETT C, JANSON CH. 2000. Infanticide in red howlers: Female group size, male membership, and a possible link to folivory. Pp 75–98. In *Infanticide by males and its implications*; van Schaik CP, Janson CH (Editors). Cambridge University Press. Cambridge.
- DE LUCKER A. 1995. Deforestation, selective cutting and habitat fragmentation: The impact on a black howler monkey (*Alouatta caraya*) population in the northern Argentina. *Boletín Primatológico Latinoamericano* 5 (1): 17-24.
- DE Marco A, COZZOLINO R, DESSI-FULGHERI F, THIERRY B. 2010. Conflicts induce affiliative interactions among bystanders in a tolerant species of macaque (*Macaca tonkeana*). *Animal Behaviour* 80:197-203.
- DE OLIVEIRA CR, RUIZ-MIRANDA CR, KLEIMAN DG, BECK BB. 2003. Play behavior in juvenile golden lion tamarins (Callitrichidae: Primates): Organization in relation to costs. *Ethology* 109: 1-20.
- DE WAAL F. 1989. Food sharing and reciprocal obligations among chimpanzees. *Journal of Human Evolution*. 18(5): 433-459.
- DE WAAL F. 2000. Primates - A natural heritage of conflict resolution. *Science*. 289. 586-590.
- DELGADO A. 2005. Estudio de patrones de uso de sitios de defecación y su posible relación con infestaciones parasitarias en dos grupos de monos aulladores negros y dorados (*Alouatta caraya*) en el nordeste argentino. Universidad Nacional de Córdoba. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Carrera de ciencias biológicas. 57 h.
- DÍAZ GB, OJEDA RJ. 2000. Primates. Pp 90 -93. En: *Libro rojo de mamíferos amenazados de Argentina*. Diaz Isenrath, GB, Ojeda RA. Editores. Argentina. 56p.

- DÍAS PA Y RODRÍGUEZ-LUNA E. 2005. Organización espacial y dominancia social en machos *Alouatta palliata* en la isla Agaltepec, Veracruz, México. *Universidad y Ciencia*. (2): 45-45- 53.
- DÍAS PA Y RODRÍGUEZ-LUNA E. 2006. Seasonal changes in male associative behavior and subgrouping of *Alouatta palliata* on an Island. *International Journal of Primatology*. 27 (6):1635-1651.
- DÍAS PA, RANGEL-NEGRIN A. 2013. Diets of howler monkeys. Pp 21-56. In *Howler monkeys. Behavior, Ecology, and Conservation*. Kowalewski MM, Garber PA, Cortés-Ortiz, L, Urbani B, Youlatos D. Editors. Springer New York. Heidelberg Dordrecht London.
- DIAS PA, RANGEL-NEGRÍN A, COYOHUA-FUENTES A, CANALES-ESPINOSA D. 2014. Variation in dietary breadth among groups of black howler monkeys is not associated with the vegetation attributes of forest fragments. *American Journal of Primatology*. 1-12.
- DI BITETTI MS, JANSON CH. 2000. When will the stork arrive? Patterns of birth seasonality in Neotropical Primates. *American Journal of Primatology* 50: 109-130.
- DI FIORE A, CAMPBELL C. 2007. The atelines: Variation in Ecology, Behavior and Social Organization. Pp 155-185. In: *Primates in perspective*. Campbel CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M, Beader S. Editors. Oxford University Press. Oxford. United King. First Edition.
- DI FIORE A, LINK A, CAMPBELL C. 2011. Behavioral and socioecological diversity in a New World radiation. Pp 155-188. In: *Primates in perspective*. Campbel CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M, Beader S. Editors. Oxford University Press. Oxford. United King.
- DI RIENZO JA, CASANOVES F, BALZARINI MG, GONZALEZ L, TABLADA M, ROBLEDO CW. 2015. InfoStat. Grupo InfoStat, FCA. Universidad Nacional de Córdoba. Argentina. <http://www.infostat.com.ar>
- DITZEN B, SCHAEER M, GABRIEL B, BODENMANN G, EHLERT U, HEINRICHS M. 2009. Intranasal oxytocin increases positive communication and reduces cortisol levels during couple conflict. *Biology Psychiatry* 65:728 –731.
- DUGATKIN LA, MESTERTON-GIBBONS M, HOUSTON AI. 1992. Beyond the prisoner's dilemma: Toward models to discriminate among mechanisms of cooperation in nature. *Trends*. 7(6): 202-205.
- DUNBAR RIM. 1988. *Primate social systems. Studies in behavioural adaptation*. Lazarus J. Editors. Crook Helm. London. United Kingdom.
- DUNBAR RIM. 1991. Funcional significance of social grooming in primates. *Folia Primatologica*. 57: 121-131.

- DUNBAR RIM. 1992a. Neocortex size as a constraint on group size in primates. *Journal of Human Evolution*, 20, 469-493.
- DUNBAR RIM. 1992b. Time: A hidden constraint on the behavioural ecology of baboons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 31: 35-49.
- DUNBAR RIM. 1998. The social brain hypothesis. *Evolutionary Anthropology*. 6: 178-190
- DUNBAR RIM, SHULTZ S. 2007. Evolution in the social brain. *Science*. 317: 1344-1347.
- DUNBAR RIM. 2010. The social role of touch in humans and primates: Behavioural function and neurobiological mechanisms. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. 34: 260-268.
- DUNNING, JB, B. J. DANIELSON, AND R. PULLIAM. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65:169-175.
- DUNN JC, CRISTÓBAL-AZCARATE J, VEA JJ. 2009. Differences in diet and activity pattern between two groups of *Alouatta palliata* associated with the availability of big trees and fruit of top food taxa. *American Journal of Primatology* 2009. 71:1-9.
- DUNN JC, CRISTÓBAL-AZCARATE J, VEA JJ. 2010. Seasonal variations in the diet and feeding effort of two groups of howlers in different sized forest fragments. *International Journal of Primatology* 31:887-903.
- EISENBERG JF, MUCKENHIRN NA, RUDRAN R. 1972. The relation between ecology and social structure in primates. *Science* 176: 863-874.
- ENIANG EA. 2003. Effects of hábitat fragmentation on the cross river Gorilla (*Gorilla gorilla diehli*): Recommendations for conservation. Pp: 343-364. In *Primates in Fragments: Ecology and Conservation*. Marsh LK. Editors. Kluwer Academia/Plenum Publishers. New York.
- ESKUCHE U. 1989. Fenología de follaje de los bosques en el nordeste argentino-contribución a su conocimiento y ensayo de clasificación. *Folia Botánica et geobotánica correntesiana*. No 1: 1-23.
- ESTRADA A, COATES-ESTRADA R. 1996. Tropical rainforest fragmentation and wild populations of primates at Los Tuxtlas, México. *International Journal of Primatology*. 17(5): 759-783.
- ESTRADA A, JUAN-SOLANO S, ORTIZ-MARTINEZ T, COATES-ESTRADA R. 1999. Feeding and general activity patterns of a howler monkey (*Alouatta palliata*) troop living in a forest fragment at Los Tuxtlas, México. *American Journal of Primatology* 48: 167- 183.
- ESTRADA A, GARBER P, PAVELKA M, LUECKE L. 2006. New perspectives in the study of Mesoamerican primates: Distribution, ecology, behavior and conservation. New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers.

- FAHRIG L. 2002. Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: A synthesis. *Ecology Applied* 12:346–53.
- FAO. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación .2009. El fenómeno de El Niño-Oscilación Sur (ENOS). Condiciones entre suaves y moderadas de El Niño en 2009/10. En *Perspectivas de Cosechas y Situación Alimentaria*. No 4. Noviembre.
- FASHING PJ.2001. Activity and ranging patterns of guerezas in the Kakamega forest: Inter-group variation and implications for intragroup feeding competition. *International Journal of primatology*. 22(4): 549-577.
- FEELEY KJ, TERBORGH JW. 2006. Habitat fragmentation and effects of herbivore (howler monkeys) abundantes on birds species richness. *Ecology* 87: 144-150.
- FERNÁNDEZ-DUQUE E, DI FIORE A, HUCK M. 2012. The Behavior, Ecology, and Social Evolution of New World Monkeys. Pp 43-54. In *Primate Societies*. Call J, Kappeler P, Palombit R, Silk J, Mitani J. Editors. University of Chicago Press. Chicago.
- FERNÁNDEZ V. 2014. Ecología nutricional del mono aullador negro y dorado en el límite sur de su distribución. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.207p.
- FERRUCI MS Y CÁCERES SA. 2008. Las plantas trepadoras del nordeste argentino: principales adaptaciones. Pp 207- 217. En *manual de Biodiversidad de Chaco, Corrientes y Formosa*. Dirigido por Indiana Basterra y Juan José Neiff. Compilado por Sylvina Casco. Universidad Nacional del Nordeste. Rectorado. Centro de Gestión Ambiental y Ecología.
- FLEAGLE J. 2013. *Primate Adaptation and Evolution*. Third edition. Academic Press. 464p. San Diego. Estados Unidos.
- FLEURY MC, GAUTIER-HION A.1999. Seminomadic ranging in a population of black colobus (*Colobus satanas*) in Gabon and its ecological correlates. *International Journal of Primatology*. 20.(4): 491-509.
- FOSTER SA. 1999. The geography of behaviour: an evolutionary perspective. *Trends Ecology Evolution* 14: 190–195.
- FUENTES A. 2002. Patterns and trends in primate pair bonds. *International Journal of Primatology*. 23 (5): 953-978.
- FUENTES E, ESTRADA A, FRANCO B, MAGAÑA M, DECENA Y, MUÑOZ D, GARCIA Y. 2003. Reporte preliminar sobre el uso de recursos alimenticios por una tropa de monos aulladores, *Alouatta palliata* en el Parque La Venta, Tabasco, México. *Neotropical Primates*. 11(1): 24-28.

- GANAS J, KAPLIN BA, ROBBINS MM, NKURUNUNGI JB, KEPLIN BA, McNEILAGE A. 2004. Dietary variability of mountain gorillas in Bwindi Impenetrable National Park, Uganda. *International Journal of Primatology*. 25(5): 1043-1072.
- GANAS J, ROBBINS MM. 2005. Ranging behavior of the mountain gorillas (*Gorilla beringei beringei*) in Bwindi Impenetrable National Park, Uganda: a test of the ecological constraints model. *Behav Ecol Sociobiol* 58:277– 288.
- GASCON C, LOVEJOY TE, BIERREGAARD RO, MALCOLM JR. STOUFFER PC, VASCONCELOS HL, LAURANCE WF, ZIMMERMAN B, TOCHER M, BORGES S. 1999. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation* 91: 223–229.
- GARBER P. 1997. One for all and breeding for one: Cooperation and competition as a tamarin reproductive strategy. *Evolutionary Anthropology. Issues, News and Reviews* 5(6): 187-199.
- GIL-BURMANN C, PELÁEZ DEL HIERRO F, SÁNCHEZ RODRÍGUEZ S. 1997. Factores ecológicos y sistemas sociales de los primates. Pp 259-290. En *Etología. Bases biológicas de la conducta animal y humana*. Pelaez F y Vea J (Editores). Editorial Piramide. Madrid.
- GIRALDO P, GOMEZ-POSADA C, MARTINEZ J, KATTAN G. 2007. Resource use and seed dispersal by red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in a colombian andean forest. *Neotropical Primates*. 14 (2): 55-64
- GIRARD-BUTTOZ C, HEISTERMANN M, ERDIANSYAH R, AGILE M, FAUZANE PA, ENGELHARDT A. 2014. Costs of mate-guarding in wild male long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*): physiological stress and aggression. *Hormonal Behavior* 66:637–648.
- GLANDER KE. 1982. The impact of plant secondary compounds on primate feeding behavior. *Yearbook Physiological Anthropology* 25:1–18.
- GLANDER KE. 1992. Dispersal patterns in Costa Rican mantled howling monkeys. *International Journal of Primatology* 13.415–436.
- GONZALEZ V, ZUNINO GE, KOWALEWSKI MM, BRAVO S. 2002. Densidad de monos aulladores (*Alouatta caraya*) y composición y estructura de la selva de inundación en una isla del río Paraná Medio. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 4 (1): 7 – 12.
- HARCOURT AH, HARVEY PH, LARSON SG, SHORT RW. 1981. Testis weight, body height and breeding system in primates. *Nature*. 293: 55-57.
- HEESEN M, ROGAHN S, OSTNER J, SCHÜLKE O. 2013. Food abundance affects energy intake and reproduction in frugivorous female Assamese macaques. *Behavioral Ecology Sociobiology*. 67:1053–1066.

- HENLE K, LINDENMAYER D.B, MARGULES C.R, SAUNDERS D.A, WISSEL, C. 2004. Species survival in fragmented landscapes: where are we now? *Biodiversity Conservation*. 13: 1–8.
- HENZI SP, LYCETT JE, PIPER SE. 1997. Fission and troop size in a mountain baboon population. 53 (3): 525–535.
- HERRERA JM. 2011. El papel de la matriz en el mantenimiento de la biodiversidad en habitats fragmentados. De la teoría ecológica al desarrollo de estrategias de conservación. *Ecosistemas* 20(2):21–34.
- HERRERA JM, GARCÍA D, MARTÍNEZ D, VALDÉS A. 2011. Regional vs. local effects of habitat loss and fragmentation on two plant-animal interactions. *Ecography* 34:606–615.
- HONESS PE, MARIN CM. 2006. Behavioural and physiological aspects of stress and aggression nonhuman primates. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. 30: 390–412.
- HUTCHINS D, BARASH D. 1976. Grooming in primates. Implications for its utilitarian function. *Primates*. 17: 145–150.
- IRWIN MT. 2008. Feeding ecology of *Propithecus diadema* in forest fragments and continuous forest. *International Journal of Primatology* 29: 95–115.
- ISELL LA. 1991. Contest and scramble competition: patterns of female aggression and ranging behaviour among primates. *Behavioral Ecology* 2:143–155.
- ISELL LA. 1994. Predation on Primates: Ecological patterns and evolutionary consequences. *Evolutionary Anthropology*. 61–71.
- ISELL LA, PRUETZ JD. 1998. Differences between vervets (*Cercopithecus aethiops*) and patas monkeys (*Erythrocebus patas*) in agonistic interactions between adult females. *International Journal of Primatology*. 19(5): 837–855.
- ISELL LA, YOUNG TP. 2002. Ecological models of female social relationships in primates: similarities, disparities, and some directions for future clarity. *Behaviour* 139:177–202.
- JAEGGI AV, GURVEN M. 2013. Natural cooperators: food sharing in humans and other primates. *Evolutionary Anthropology. Issues News Review*. 22:186–195.
- JANSON CH. 1985. Aggressive competition and individual food consumption in wild brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Behavioral Ecology Sociobiology* .18:125–138.
- JANSON CH, van Shaik CP.1988. Recognizing the many faces of primate food competition: Methods. *Behaviour* 105: 165–186.
- JANSON CH, GOLDSMITH ML. 1995. Predicting group size in primates: Foraging costs and predation risks. *Behavioral Ecology* 6: 326–336.
- JANSON CH. 2000. Primate socio-ecology: the end of a golden age. *Evolutionary Anthropology* 9:73–86.

- JONES CB.1980. The functions of status in the mantled howler monkey, *Alouatta palliata* Gray: intraspecific competition for group membership in a folivorous neotropical primate. *Primates* 21: 389–405.
- JONES CB.2005.Behavioral flexibility in primates: causes and consequences. *Developments in primatology: Progress and prospects*. Series Editor: Tuttle RH. University of Chicago. Chicago.
- JUAN S, ESTRADA A, COATES-ESTRADA R. 2000. Contrastes y similitudes en el uso de recursos y patrón general de actividades en tropas de monos aulladores (*Alouatta palliata*) en fragmentos de selva en los Tuxtlas, México. *Neotropical Primates* 8: 131-135.
- JUÁREZ C. KOWALEWSKI MM, BALDOVINO C, FERNANDEZ-DUQUE E. (En prensa). The conservation status of primate species in Argentina. In: *Wildlife Management in Argentina: An Action Plan for the Conservation of Endangered Species*. Editor: National Wildlife Directorate, Argentina.
- JULLIOT C, SABATIER D. 1993. Diet of the red howler monkey (*Alouatta seniculus*) in French Guiana. *International Journal of Primatology*. 14:527-550.
- KAPPELER PM, van Schaik C. 2002. Evolution of primate social systems. *International Journal of Primatology*. 23 (4): 707-740.
- KOENIG A. 2002. Competition for resources and its behavioral consequences among female primates. *International Journal of Primatology* 23:759–783.
- KOENIG A, LARNEY E, LU A, BORRIES C. 2004. Agonistic behavior and dominance relationships in female Phayre's leaf monkeys—preliminary results. *American Journal Primatology*. 64:351–357.
- KORTJENS A, STERCK E, NOE R. 2002. How adaptive or phylogenetically inert is primate social behaviour? A test with two sympatric colobines. *Behaviour*. 139: 203-225.
- KOWALEWSKI MM, ZUNINO GE. 1999. Impact of deforestation on a population of *Alouatta caraya* in Northern Argentina. *Folia Primatologica* 70: 163-166.
- KOWALEWSKI MM, ZUNINO GE. 2004. Birth seasonality in *Alouatta caraya* in Northern Argentina. *International Journal of Primatology*, 25(2): 383-400.
- KOWALEWSKI MM. 2007. Patterns of affiliation and cooperation in howler monkeys: An alternative model to explain social organization in nonhuman primates. PhD. Dissertation. University of Illinois at Urbana-Champaign. USA. 384p.
- KOWALEWSKI MM, GARBER P. 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* 72:734–748.

- KOWALEWSKI MM, SALZER JS, DEUTSCH JC, RIAÑO M, KUHLENSCHMIDT MS, GILLESPIE TR. 2011. Black and gold howler monkeys (*Alouatta caraya*) as sentinels of ecosystem health: patterns of zoonotic protozoa infection relative to degree of human primate contact. *American Journal of Primatology* 73:75–83.
- KOWALEWSKI MM, GARBER P. 2015. Solving the collective action problema during inter-group encounters: The case of black and gold howler monkey: *Alouatta caraya*. In: *Howler monkeys behavior, Ecology, and Conservation. Developments in primatology: Progress and prospect*. Kowalewski, MM, Garber PA, Cortes-Ortiz L, Urbani B, Youlatos D. (Eds.). Springer. 440p.
- KREBS CJ. 1999. *Ecological Methodology*. University of British Columbia. Second edition. 620p.
- KUDO H, DUNBAR RIM. 2001. Neocortex size and social network size in primates. *Animal Behaviour*. 62 (4): 711–722.
- LAURANCE SG, LAURANCE WF. 1999. Tropical wildlife corridors: Use of linear rainforest remnants by arboreal mammals. *Biological Conservation* 91:231–239.
- LAURANCE WF, DELAMONICA P, LAURANCE SG, VASCONCELOS HL, LOVEJOY TE. 2000. Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature*. 404. 836.
- LAURANCE WF, LOVEJOY TE, VASCONCELOS HL, BRUNA EM, DIDHAM RK, STOUFFER PC, GASCON C, BIERREGAARD RO, LAURANCE SG, SAMPAIO E. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: A 22-year investigation. *Conservation Biology* 16: 605– 618.
- LE BAS NR. 2006. Female finery is not for males. *Trends in Ecology and Evolution*. 21(4):170–173.
- LEHMANN J, KORSTJENS AH, DUNBAR RIM. 2007. Group size, grooming and social cohesion in primates. *Animal Behaviour*. 74(6):1617–1629.
- LEIGHTON M, LEIGHTON DR. 1982. The relationship of size of 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.
- LEWIN R, FOLEY RA. 2004. Reconstructing behavior. Pp 164–193. In *Principles of human evolution*. Blackwell Publishing. Malden. USA.
- LINK A, DI FIORE A, SPEHAR SN. 2009. Female-directed aggression and social control in spider monkeys. Pp 157–183. In MN. Muller y RW. Wrangham (Eds.), *Sexual coercion in primates and humans: An evolutionary perspective on male aggression against females*. Harvard University Press. Cambridge.

- LÓPEZ GO, TERBORGH J, CEBALLOS N. 2005. Food selection by a hyperdense population of red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Journal of Tropical Ecology*. 21:445–450.
- MANDUJANO S, ESCOBEDO-MORALES LA, PALACIOS R. 2004. Brief report of movements of *Alouatta palliata* among fragments in Los Tuxtlas. *Neotropical Primates* 12: 126–131.
- MANDUJANO S, ESTRADA A. 2005. Detección de umbrales de área y distancia de aislamiento para la ocupación de fragmentos de selva por monos aulladores, *Alouatta palliata*, en los Tuxtlas, México. *Universidad y Ciencia*. Número Especial II: 11-21.
- MARSH CW. 1979. Female transference and mate choice among Tana River red colobus. *Nature* 281, 568–569.
- MARSH L. 2003. The nature of fragmentation. Pp 1-10. In *Primates in fragments*. Ecology and Conservation. Marsh LK. Editors. Kluwer Academia/Plenum Publishers. New York.
- MARSH LK, LOISELLE BA. 2003. Recruitment of black howler fruit trees in fragmented forests of northern Belize. *International Journal of Primatology*. 24: 65-85.
- MARSHALL AJ, WRANGHAM RW. 2007. Evolutionary consequences of fallback foods. *International Journal of Primatology*. 28:1219–1235.
- MARTIN P, BATESON P. 1993. *Measuring behavior: An introductory guide*. Cambridge University Press. Cambridge. Second Edition. 222.
- MARTINEZ MF, KOWALEWSKI MM, SALOMON OD, SCHIJMAN AG. 2016. Molecular characterization of trypanosomatid infections in wild howler monkeys (*Alouatta caraya*) in northeastern Argentina. *International Journal of Parasitology: Parasites and wildlife* 5: 198-206.
- MARTINEZ-MOTA R, VALDESPINO C, SANCHEZ-RAMOS MA, SERIO SILVA JC. 2007. Effects of forest fragmentation on the physiological stress response of black howler monkeys. *Animal Conservation* 10(3):374-379.
- MATTEUCCI S. 2010. La conectividad del habitat y nuestras áreas protegidas. *Frontera*. 9:1-10.
- McKEY D, WATERMAN PG. 1982. Ranging behavior of a group of black colobus, *Colobus satanas*) in the Douala-Edea Reserve, Cameroon. *Folia Primatol* 39:264–304.
- MILTON K. 1981. Food choice and digestive strategies of two sympatric primate species. *American Naturalist*. 117. 496- 505.
- MILTON K. 1982. Dietary quality and demographic regulation in a howler monkey population. Pp 273–289. In: *The ecology of a tropical forest. Seasonal rhythms and long term changes*. Leigh T Jr EG, Rand AS, Windsor EM, editors. Smithsonian Institution Press. Washington. DC.

- MILTON K. 1998. Physiology ecology of howlers (*Alouatta*): energetic and digestive considerations and comparison with Colobinae. *International Journal of Primatology* 19: 513-547.
- MITANI JC, WATTS DP. 1999. Demographic influences on the hunting behavior of chimpanzees. *American Journal Physical Anthropology*. 109: 439-454.
- NAUGHTON-TREVES L. 1998. Predicting patterns of crop damage by wildlife around Kibale National Park. *Conservation Biology* 12:156–168.
- NOWAK. MA. 2006. Five rules for the evolution of cooperation. *National Institutes of health*. 314(5805): 1560–1563.
- OKLANDER L. 2006. Estructura social y relaciones de parentesco en poblaciones silvestres de monos aulladores (*Alouatta caraya*) del noreste argentino. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires. 152p.
- OKLANDER L, KOWALEWSKI MM, CORACH D. 2010. Genetic consequences of habitat fragmentation in black-and-gold howler (*Alouatta caraya*) populations from Northern Argentina *International Journal of Primatology*. 31: 813 – 832.
- ONDERDONK, D. A., AND C. A. CHAPMAN. 2000. Coping with forest fragmentation: The primates of Kibale National Park, Uganda. *International Journal of Primatology*. 21: 587–611.
- ORTIZ-MARTÍNEZ T, SOLANO SJ, ESTRADA A, COATES-ESTRADA R.1999.Patrones de actividad de *Alouatta palliata* en un fragmento de selva en Los Tuxtlas, México. *Neotropical Primates*.7 (3): 80-83.
- PALACIOS E, RODRÍGUEZ A. 2001. Ranging pattern and use of space in a group of red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in a southeastern colombian rainforest. *American Journal of Primatology* 55: 233- 251.
- PALMA AC, VELEZ A, GOMEZ-POSADA C, LOPEZ H, ZARATE DA, STEVENSON PR. 2011. Use of space, activity patterns, and foraging behavior of red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in an Andean forest fragment in Colombia. *American Journal of Primatology* 73:1062–1071.
- PAUL JR, RANDLE AM, CHAPMAN CA, CHAPMAN L. 2004. Arrested succession in logging gaps: is tree seedling growth and survival limiting? *African Journal of Ecology*. 42, 245–251.
- PATTERSON JD.1986. Shape as a factor in primate thermoregulation. Pp: 228-242. In: *Proceedings of the 1Xth Congress of the International Primatological Society*. Vol. 1: *Current Perspectives in Primate social dynamics*. Taub DM y KING FA. (Editors). Van Nostrand Reinhold, New York.

- PATTERSON JD. 1992. Primate behavior. An exercise workbook. University of Calgary. Waveland Press, Inc. 105p.
- PAVE R, KOWALEWSKI MM, GARBER PA, ZUNINO GE, FERNÁNDEZ VA, PEKER SM. 2012. Infant mortality in black-and-gold howlers (*Alouatta caraya*) living in a flooded forest in northeastern Argentina. *International Journal of Primatology*. 33:937–957
- PAVE R. 2014. El conflicto madre-infante en el mono aullador negro y dorado (*Alouatta caraya*) y su comparación en dos sitios del Noreste argentino. Universidad Nacional del Litoral. Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas. 197h.
- PAVE R. 2015, KOWALEWSKI MM, ZUNINO G, GIRAUDO A. How do demographic and social factors influence parent-offspring conflict? The case of wild black and gold howler monkeys (*Alouatta caraya*). *American Journal of Primatology* 77:911–923
- PAVELKA MSM, HOUSTON KNOPFF KH. 2004. Diet and activity in black howler monkey (*Alouatta pigra*) in southern Belize: does degree of frugivory influence activity level. *Primates*. 45: 105-111.
- PEKER S, KOWALEWSKI MM, PAVÉ R Y ZUNINO GE. 2008. Births in wild black and gold howler monkeys (*Alouatta caraya*) in northern Argentina. *American Journal of Primatology* 70: 1-5.
- PERES, CA. 1994. Primate responses to phenological changes in an Amazonian terra firme forest. *Biotropica*. 26:98-112.
- PERES, CA. 1997. Primate community structure at twenty western Amazonian flooded and unflooded forest. *Journal of Tropical Ecology*. 13: 381-405
- PERES-RUÍZ AL. 2009. Evolución del conflicto social y de su resolución en primates no humanos. *Acta Biológica Colombiana*. 14: 391-398.
- PHILLIPS OL, VÁSQUEZ MARTÍNEZ R, ARROYO L, BAKER TR, KILLEEN T, LEWIS SL., MALHI Y, MONTEAGUDO A, NEILL D, NUÑEZ P, ALEXIADES M, CERON C, DI FIORE A, ERWINK T, JARDIM A, PALACIOS W, SALDIAS M, VINCENTI B. 2002. Increasing dominance of large lianas in Amazonian forests. *Nature*. 418 (15): 770-774.
- PINTO LP, SETZ EZF. 2004. Diet of *Alouatta belzebul discolor* in an Amazonian rain forest of Northern Mato Grosso State, Brazil. *International Journal of Primatology*. 25 (6): 1197-1211.
- PINTO LP. 2002. Diet, activity, and home range of *Alouatta belzebul discolor* (Primates: Atelidae) in Paranaíta, northern Mato Grosso. *Neotropical Primates* 10: 98–99.
- POZO-MONTUY G, SERIO-SILVA, JC. 2007. Movement and resource use by a troop of *Alouatta pigra* in a forest fragment in Balanca, Mexico. *Primates* 48: 102–107

- PRATES HM, BICCA-MARQUES JC. 2008. Age sex analysis of activity budget, diet and positional behavior in *Alouatta caraya* in an orchard forest. *International Journal of Primatology*.29: 703-715.
- PRODAN M, PETERS R, COX F, REAL P. 1997. *Mensura forestal*. Instituto Interamericano de la cooperación para la agricultura. GTZ. 586p.
- PRUETZ J, ISBELL LA. 2000. Correlations of food distribution and patch size with agonistic interactions in female vervets (*Chlorocebus aethiops*) and patas monkeys (*Erythrocebus patas*) living in simple habitats. *Behavioral Ecology Sociobiology* 49:38–4.
- RAMOS-FERNÁNDEZ G Y AYALA-OROZCO B. 2003. Population size and habitat use of spider monkeys at Punta Laguna, México. Pp 191-209. In *Primates in fragments. Ecology and Conservation*. Marsh LK. Editors. Kluwer Academia/Plenum Publishers. New York.
- RANGEL-NEGRIN A, COYOHUA FUENTES A, CANALES ESPINOSA D, DUARTE DIAS, PA.2016. The loss of behavioral diversity as a consequence of anthropogenic habitat disturbance: the social interactions of black howler monkeys. *Primates*. 57:9–15.
- RAÑO M, KOWALEWSKI M, CEREZO A, GARBER P. 2016. Determinants of daily path length in black and gold howler monkeys (*Alouatta caraya*) in northeastern Argentina. *American Journal of Primatology*. 78 (8): 825-837.
- RAÑO M. 2016. Estrategias reproductivas de las hembras de monos aulladores negros y dorados (*Alouatta caraya*) en el noreste de Argentina. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires. Facultas de Ciencias Exactas y Naturales. Departamento de Ecología, Genética y Evolución. 139p.
- REYNOLDS V, WALLIS J, KYAMANYWA R. 2003. Pp 309-320. Fragments, sugar, and chimpanzees in Masindi district, western Uganda. In *Primates in fragments. Ecology and Conservation*. Marsh LK. Editors. Kluwer Academia/Plenum Publishers. New York.
- RIGHINI N. 2014. Primate nutritional ecology: The role of food selection, energy intake, and nutrient balancing in mexican black howler monkey (*Alouatta pigra*) foraging strategies. 193p. Universidad de Illinois at Urbana-Champaign.
- RIGHINI N. 2017. Recent advances in primate nutritional ecology. *American Journal of Primatology*. 79(4): 1–5.
- RIMBACH R, LINK A, MONTES-ROJAS ANDRÉS, DI FIORE A, HEISTERMANN M, HEYMANN EW. 2014. Behavioral and physiological responses to fruit availability of spider monkeys ranging in a small forest fragment. *American Journal of Primatology* 76: 1049-1061.
- RIVERA A, CALM S. 2006. Forest fragmentation and its effects on the feeding ecology of howlers (*Alouatta pigra*) from the Calakmul area in Mexico. Pp 189-214. *New perspectives in*

- the study of Mesoamerican primates. Developments in primatology: progress and prospects. Series Editor: Tuttle RH. University of Chicago. Chicago.
- ROSENBERGER AL, MATTHEWS LJ. 2008. *Oreonax*, not a genus. Neotropical Primates. 15(1):8-12.
- ROSS HE, YOUNG LJ. 2009. Oxytocin and the neural mechanisms regulating social cognition and affiliative behavior. Front Neuroendocrinology.30(4): 534–547.
- ROWELL TE. 1972. The social behavior of monkeys. Penguin. Middlesex. (1): 8 – 12.
- RUMIZ DI, ZUNINO GE, OBREGOZO ML, RUIZ JC. 1986. *Alouatta caraya*: Habitat and resource utilization in Northern Argentina. Pp 175-193. In Current perspectives in primate social dynamics. Taub D, King F. Editors. Van Nostrand. New York.
- RUMIZ DI. 1990. *Alouatta caraya*: Population density and demography in northern Argentina. American Journal of Primatology 21(4): 279-294.
- SACHS JL, MUELLER UG, WILCOX TP, BULL JJ. 2004. The evolution of cooperation. The Quarterly Review of Biology. 79 (2): 135-160.
- SAJ T, SICOTTE P. 2007. The actual competitive regime of *Colobus vellerosus* at boabeng Fiema, Ghana. International Journal of Primatology. 28 (2): 337–355.
- SANTA CRUZ ACM, TORIBIO BORDA J, PATIÑO EM, GOMEZ L, ZUNINO GE. 2000. Habitat fragmentation and parasitism in howler monkeys (*Alouatta caraya*). Neotropical Primates. 8 (4): 146-148.
- SANTAMARIA M. 2004. The effect of home reduction on the ecology of red howler monkeys in central Amazonia. Wildlife Research Group. Ph. Dissertation. Cambridge University. UK. 228p.
- SAUNDERS DA, HOBBS R, MARGULES CR. 1991. Logical consequences of ecosystem fragmentation: A Review. Conservation Biology 5 (1): 18-32.
- SCHINO G, SCUCCHI S, MAESTRIPIERI D, TURILLAZI PG. 1988. Allogrooming as a tension reduction mechanism: A behavioral approach. American Journal of Primatology. 16: 43-50.
- SEKULIC R. 1983. The effect of female call on male howling in red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). International Journal of Primatology.4(3): 291-305.
- SHEEDEN-GÓNZALEZ A, RODRIGUEZ-LUNA E. 2010. Responses of a translocated howler monkey *Alouatta palliata* group to new environmental conditions. Endangered Species Research.12:25-30

- SILK J. 2002. The form and function of reconciliation in primates. *Annual Review Anthropology* 31:21–44
- SILVER SC, OSTRO LET, YEAGER CP, HORWICH R. 1998. Feeding ecology of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in Northern Belize. *American Journal of Primatology* 45:263–279.
- SIMPSON S, RAUBENHEIMER D. 1999. Assuaging nutritional complexity: a geometrical approach. *The Proceedings of the Nutrition Society* 58(4):779–789.
- SIMMEN B, SABATIER D. 1996. Diets of some French Guianan primates: Food composition and food choices. *International Journal of Primatology*. 17: 661–693.
- SLATTER K, COLLEEN MS, FILIPPO A. 2009. Sex Differences in the Social Behavior of Wild Spider Monkeys (*Ateles geoffroyi yucatanensis*).
- SMALL MF, DARE R, KURLAND JA, McGrew W, O'NEIL M, PATERSON JD, STEKLIS HD, THORNHILL NW, THORNHILL R. 1988. Female primate sexual behavior and conception: are there really sperm to spare? *Current Anthropology*. 29:81–100.
- SMUTS B. 1987. Sexual competition and mate choice. Pp 385–399. In *Primate Societies*. Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW. Editors. The University of Chicago Press. Chicago.
- SNAITH TV, CHAPMAN CA. 2005. Towards an ecological solution to the folivore paradox: patch depletion as an indicator of within-group scramble competition in red colobus monkeys (*Piliocolobus tephrosceles*). *Behavioral Ecology Sociobiology* 00: 1–6.
- SNAITH TV, CHAPMAN CA. 2007. Primate group size and interpreting socioecological models: Do folivores really play by different rules. *Evolutionary Anthropology* 16:94–106.
- SNAITH TV, CHAPMAN CA. 2008. Red colobus monkeys display alternative behavioral responses to the costs of scramble competition. *Behavioral Ecology*. 1289–1296.
- SOKAL RR, ROHLF FJ. 1979. *Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. H. Blume Ediciones. Madrid. España. 832p.
- STEENBEEK R, van SCHAIK CP. 2001. Competition and group size in Thomas's langurs (*Presbytis thomasi*): The folivore paradox revisited. *Behavioral Ecology Sociobiology* 49:100–110.
- STERCK EHM, STEENBEEK R. 1997. Female dominance relationships and food competition in the sympatric Thomas langur and long-tailed macaque. *Behaviour*. 134:749–774.
- STERCK EHM, WATTS, DP, Van SCHAIK CP. 1997. The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 41: 291–309.
- STERCK EHM. 1998. Female dispersal, social organization, and infanticide in Langurs: Are they linked to human disturbance? *American Journal of Primatology* 44:235–254.

- STEVENSON PR, QUIÑONES MJ, AHUMADA, JA. 2000. Influence of fruit availability on ecological overlap among four neotropical primates at Tinigua National Park. Colombia. *Biotropica* 32:533-544.
- STEVENSON PR, CASTELLANOS MC, CORTES AI, LINK A. 2008. Flowering patterns in a seasonal tropical lowland forest in Western Amazonia. *Biotropica* 40(5): 559–567.
- SUAY F, MARTÍ- VILAR M, LÓPEZ-TARIN S. 2015. Bases hormonales de la conducta prosocial: una revisión de la literatura. *Anuari de Psicologia*. 16(1):189-210.
- SUSSMAN RW, GREEN GM, PORTON I, ANDRIANASOLONDRABE OL, RATSIRARSON J. 2003. A survey of the habitat of *Lemur catta* in southwestern and southern Madagascar. *Primate Conservation* 19:32–57.
- SUSSMAN RW, GARBER PA. 2004. Rethinking sociality: Cooperation and aggression among primates. Pp: 161-190. In: *The Origins and Nature of Sociality*. Sussman RW, Chapman AR Editors. Aldine de Gruyter. Hawthorne. New York.
- SUSSMAN RW, GARBER PA, CHEVERUD JM. 2005. Importance of cooperation and affiliation in the evolution of primate sociality. *American Journal of Physical Anthropology*. 127. 1-14.
- SUSSMAN RW, GARBER PA. 2007. Cooperation and competition in primate social interactions. Pp: 636-651. In: *Primates in Perspective*. Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M, Bearder SK. Editors. Oxford University Press. New York.
- STRIER KB. 1994. Strier KB. 1994. Brotherhoods among atelins. *Behaviour* 130:151–167.
- SYMINGTON MM. 1990. Fission-fusion social organization in *Ateles* and *Pan*. *International Journal of Primatology* 11(1): 47-61.
- TAYLOR SE, COUSINO L, KLEIN B, GRUENEWALS TL, GURUNG RAR, UPDEGRAFF JA. 2000. Biobehavioral responses to stress in females: tend-and-befriend, not fight-or-flight. *Psychologist Review* 107:411–429.
- TRESSENS SG y KELLER HA. 2008. Biodiversidad arborea en Formosa, Chaco y Corrientes. Pp 247 – 260. En *manual de Biodiversidad de Chaco, Corrientes y Formosa*. Dirigido por Indiana Basterra y Juan José Neiff. Compilado por Sylvina Casco. Universidad Nacional del Nordeste. Rectorado. Centro de Gestión Ambiental y Ecología.
- TRIVERS RL. 1972. Parental investment and sexual selection. Pp. 136–179. In: *Sexual selection and the descent of man*. Campbell B. Editor. University of California Los Angeles. Aldine Publishing Company. Chicago.
- TRUMBLE BC, JAECCI AV, GURVEN M. 2015. Evolving the neuroendocrine physiology

- of human and primate cooperation and collective action. *Philosophical Transactions Royal Society* 370: 1-13.
- TSCHARNTKE T, SEKERCIOGLU CH, DIETSCH TV., SODHI NS, HOEHN P, TYLIANAKIS JM. 2008. Landscape constraints on functional diversity of birds and insects in tropical agroecosystems. *Ecology* 89:944-951.
- TURNER MG. 1989. Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Evolutionary Systematics* 20, 171-197.
- TUTIN CEG, FERNANDEZ M. 2003. Relationships between minimum temperature and fruit production in some tropical forest trees in Gabon. *Journal of Tropical Ecology*. 9:241-248.
- VALDESPINO C, RICO-HERNÁNDEZ G, MANDUJANO S. 2010. Gastrointestinal parasites of howler monkeys (*Alouatta palliata*) inhabiting the fragmented landscape of the Santa Marta Mountain Range, Veracruz, Mexico. *American Journal of Primatology*. 71: 1-10
- VAN BELLE S, ESTRADA A. 2006. Demographic features of *Alouatta pigra* populations in extensive and fragmented forest. Pp 121-142. In: Estrada A, Garber PA, Pavelka M, Luecke L, editors. *New perspectives in the study of Mesoamerican primates: distribution, ecology, behavior and conservation*. New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers.
- VAN HOOFF JARAM. 2000. Relationships among non-human primates males: a deductive framework. Pp 183-191. In Kappeler PM, editor. *Primate males*. Cambridge. Cambridge University Press.
- VAN SCHAIK CP, VAN HOOFF JARAM. 1983. On the ultimate causes of primate social systems. *Behaviour* 85:91-117.
- VAN SCHAIK CP. 1983. Why are diurnal primates living in groups? *Behaviour* 87: 120-144.
- VAN SCHAIK CP. 1989. The ecology of social relationships amongst female primates. Pp. 195-218. In: *Comparative Socioecology: The behavioural ecology of humans and other animals*. Standon V, Foley RA. Editors. Blackwell Publishing. Oxford. England.
- VAN SCHAIK CP, TERBORGH JW, WRIGHT SJ. 1993. The phenology of tropical forests: Adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review Ecology Systems*. 24:353-377.
- VAN SCHAIK CP. 1996. Social evolution in primates: The role of ecological factors and male behaviour. *Proceedings Britaniam Academic*. 88: 9-31.
- VAN SCHAIK CP. 1999. The socioecology of fission-fusion sociality in orangutans. *Primates* 40:69-86.

- WATTS DP, MITANI J. 2001. Boundary patrols and intergroup encounters in wild chimpanzees. *Behaviour* 138:299-327.
- WATTS DP, MITANI J. 2002. Hunting behavior of chimpanzees at Ngogo Kibale National Park. *International Journal of Primatology*. 23: 1-28.
- WANG E, MILTON K. 2003. Intragroup social relationships of male *Alouatta palliata* on Barro Colorado Island, Republic of Panama. *International Journal of Primatology* 24: 1227-1244.
- WHEELER BC, SCARRY CJ, KOENIG A. 2013. Rates of agonism among female primates: a cross-taxon perspective. *Behavioral Ecology*: 1-12.
- WETHERED R, LAWES MJ. 2003. Matrix effects on bird assemblages in fragmented afro-montane forests in South Africa. *Biological Conservation* 114, 327-340.
- WRANGHAM RW. 1980. An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour* 75:262-300.
- WRANGHAM RW. 1987. Evolution of social structure. Pp 282-297. In *Primate Societies*, ed. BB Smuts, DL Cheney, RM Seyfarth, RW Wrangham, TT Struhsaker. University Chicago Press. Chicago.
- WRANGHAM RW, GLOWACKI L. 2012 Intergroup aggression in chimpanzees and war in nomadic hunter-gatherers. *Humane Nature*. 23: 5 -29.
- YAMAGIWA J, BABABOSE K, KALEME K, YUMOTO T. 2003. Within-group feeding competition and socioecological factors influencing social organization of gorillas in the Kahuzi-Biega National Park, Democratic Republic of Congo. Pp 328-357. In: *Gorilla biology: A Multidisciplinary Perspective*. Taylor AB, Goldsmith ML. Editors. Cambridge University Press. New York.
- ZAK PJ, STANTON AA, AHMADI S. 2007. Oxytocin increases generosity in humans. *PloS one*. 1128 (1):1-5.
- ZAR JH. 1999. *Biostatistical analysis*. 4 Edición. Prentice Hall, New Jersey.
- ZARILLI AG. 2016. Transformaciones ambientales y producción agroforestal: El Gran Chaco Argentino en el siglo XX. *Historia: Debates y tendencias*. 16 (1): 53-71.
- ZUNINO GE. 1986. Algunos aspectos de la ecología y etología del mono aullador negro (*Alouatta caraya*) en hábitats fragmentados. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. 152p.
- ZUNINO GE. 1989. Hábitat, dieta y actividad del mono aullador negro y dorado (*Alouatta caraya*) en el Noreste de Argentina. *Boletín Primatológico Latinoamericano*. 1(1):74 - 97.

- ZUNINO GE. 1996. Análisis de nacimientos en *Alouatta caraya* (Primates: Cebidae), en el noreste de la Argentina. Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” e Instituto Nacional de investigación de las ciencias naturales. 133: 1-10.
- ZUNINO GE, GONZÁLEZ V, KOWALEWSKI MM, BRAVO SP. 2001. *Alouatta caraya*. Relations among habitat density and social organization. Primate Report, 61: 37-46.
- ZUNINO GE, KOWALEWSKI MM, OKLANDER LI, GONZÁLEZ V. 2007. Habitat fragmentation and population size of the black and gold howler monkey (*Alouatta caraya*) in a semideciduous forest in northern Argentina. American Journal of Primatology 69:966-975.
- ZUNINO GE, KOWALEWSKI MM. 2008. Primate research and conservation in northern Argentina: the field station Corrientes (Estación Biológica de Usos Múltiples – EBCo). Tropical Conservation Science. 1(2): 140-150.
- ZUUR AF, LENO EN, WALKER NJ, SAAVELIEV AA, SMITH GM. 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer. New York.

## 6. Anexos

Anexo 6-1. Especies vegetales relevadas en los tres sitios de estudio entre diciembre 2009 y enero 2010

Familia	Especie	Forma de vida	CV	HN	LH	Consumida por los monos
Acanthaceae	<i>Dicliptera squarrosa</i>	H		x		
Achatocarpaceae	<i>Achaetocarpus praecox</i>	AR	x	x	x	x
Annonaceae	<i>Annona emarginata</i>	AR	x	x		x
Apocynaceae	<i>Tabernaemontana catharinensis</i>	A	x	x	x	x
Arecaceae	<i>Acrocomia aculeata</i>	A	x	x	x	x
Arecaceae	<i>Copernicia alba</i>	A		x	x	x
Bignoniaceae	<i>Handroanthus heptaphyllus</i>	A			x	x
Boraginaceae	<i>Patagonula americana</i>	A		x	x	x
Cactaceae	<i>Opuntia cardiosperma</i>	AR		x		
Cannabaceae	<i>Celtis sp</i>	AR	x	x	x	x
Cannabaceae	<i>Trema micrantha</i>	AR	x	x		
Euphorbiaceae	<i>Sapium haematospermum</i>	A		x		
Euphorbiaceae	<i>Sebastiania brasiliensis</i>	A	x	x	x	
Fabaceae	<i>Acacia aroma</i>	AR	x			
Fabaceae	<i>Enterolobium contortosilicium</i>	A	x	x	x	x
Fabaceae	<i>Erythrina crista-galli</i>	A	x	x	x	x
Fabaceae	<i>Gleditsia amorphoides</i>	A	x	x	x	x
Fabaceae	<i>Peltophorum dubium</i>	A	x	x	x	x
Fabaceae	<i>Prosopis nigra</i>	A	x	x	x	x
Fabaceae	<i>Senegalia bonariensis</i>	AR	x	x		
Lauraceae	<i>Nectandra falcifolia</i>	A			x	
Lauraceae	<i>Ocotea acutifolia</i>	A			x	
Meliaceae	<i>Trichilia elegans</i>	AR	x			
Moraceae	<i>Broussonetia papyrifera</i>	A			x	x
Moraceae	<i>Maclura tinctoria</i>	A	x	x	x	x
Myrsinaceae	<i>Myrsine laetevirens</i>	A	x	x	x	x
Myrtaceae	<i>Eugenia uniflora</i>	AR	x	x	x	x
Myrtaceae	<i>Hexachlamys edulis</i>	A		x		x
Myrtaceae	<i>Myrcianthes pungens</i>	A		x	x	x
Myrtaceae	<i>Psidium guajava</i>	AR	x			x
Olacaceae	<i>Liqustrum sinense</i>	AR			x	
Phytolacaceae	<i>Phytolacca dioica</i>	A	x	x		x
Polygonaceae	<i>Ruprechtia laxiflora</i>	A		x		x
Rhamnanaceae	<i>Scutia buxifolia</i>	AR	x	x	x	x
Rubiaceae	<i>Randia pherox</i>	AR	x			
Rubiaceae	<i>Genipa americana</i>	A	x			x
Rutaceae	<i>Citrus aurantifolia</i>	A			x	
Rutaceae	<i>Citrus limonero</i>	A	x			
Rutaceae	<i>Citrus sinensis</i>	A	x	x	x	x
Rutaceae	<i>Citrus tangerina</i>	A		x	x	x
Rutaceae	<i>Zanthoxylum petiolare</i>	A	x			
Rutaceae	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	A	x	x	x	x
Salicaceae	<i>Casearia sylvestris</i>	AR	x	x	x	x
Salicaceae	<i>Xylosma venosa</i>	AR	x	x	x	x
Sapindaceae	<i>Allophylus edulis</i>	AR	x	x	x	x
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	A		x		
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum marginatum</i>	AR	x	x	x	x
Solanaceae	<i>Brunfelsia australis</i>	AR	x	x	x	
Solanaceae	<i>Cestrum parqui</i>	AR			x	
Solanaceae	<i>Vassobia breviflora</i>	AR	x		x	
Verbenaceae	<i>Aloysia virgata</i>	AR	x			
<b>Plantas trepadoras</b>						
Apocynaceae	<i>Oxypetalum balansae</i>	E	x			
Asteraceae	<i>Mikania micrantha</i>	E		x		
Bignoniaceae	<i>Dolichandra cynanchoides</i>	E	x	x	x	x
Bignoniaceae	<i>Fridericia dichotoma</i>	E			x	
Cucurbitaceae	<i>Melothria candolleana</i>	E			x	
Convolvulaceae	<i>Merremia dissecta</i>	E		x		
Fabaceae	<i>Vigna adenantha</i>	E		x		
Menispermaceae	<i>Cissampelos pareira</i>	E		x		
Passifloraceae	<i>Passiflora caerulea</i>	E	x	x	x	
Passifloraceae	<i>Passiflora elegans</i>	E	x			x

Familia	Especie	Forma de vida	CV	HN	LH	Consumida por los monos
Passifloraceae	<i>Passiflora suberosa</i>	E		x		
Passifloraceae	<i>Passiflora sp</i>	E		x	x	x
Ranunculaceae	<i>Clematis montevidensis</i>	E	x			
Sapindaceae	<i>Paullinia elegans</i>	L/E	x	x	x	x
Smilacaceae	<i>Smilax campestris</i>	E	x	x	x	x

**Referencias:** A: Árbol; AR: Arbusto; H: Hierba; L: Liana; E: Enredadera. CV: Corral Viejo; HN: Hembra Negra; LH: La Huerta.

**Anexo 6-2. Lista de especies consumidas por los tres grupos de estudio durante enero a diciembre de 2009. Se detallan las especies, familias, hábitos, partes consumidas y porcentaje de tiempo de alimentación para cada una de las especies.**

Especie	Familia	Hábito	%Consumo	Partes consumidas
<i>Celtis sp</i>	Cannabaceae	AR	18,69	Hj, Hm, FrJ, FrM, F, Pe
<i>Ficus luschnathiana</i>	Moraceae	A	12,61	Hj, Hm, FrJ, FrM, F, Pe
<i>Maclura tinctoria</i>	Moraceae	A	10,79	Hj, Hm, FrJ, FrM, F
<i>Forsteronia glabrescens</i>	Apocynaceae	T	9,04	Hj, Hm, FrM, F
<i>Gleditsia amorphoides</i>	Fabaceae	A	8,67	Hj, Hm, FrJ, FrM, F
<i>Enterolobium contortosiliquum</i>	Fabaceae	A	8,39	Hj, Hm, FrJ, FrM, Pe
<i>Chrysophyllum marginatum</i>	Sapotaceae	AR	4,10	Hj
<i>Erythrina crista-galli</i>	Fabaceae	A	3,70	Hj, Hm, FrJ, F, Pe
<i>Eugenia uniflora</i>	Myrtaceae	A	3,41	Hj, Hm, FrJ, FrM, F
<b>Especies no identificadas</b>			3,41	Hj, Hm, FrJ, FrM, C
<i>Tabernaemontana catharinensis</i>	Apocynaceae	A	2,40	Hj, Hm, FrM
<i>Acrocomia aculeata</i>	Arecaceae	A	2,11	Hj, Hm, FrJ, FrM, F, Pe
<i>Achaetocarpus praecox</i>	Achatocarpaceae	AR	1,79	Hj, Hm, FrJ
<i>Citrus sinensis</i>	Rutaceae	AR	1,67	Hj, Hm, FrM
<i>Dolichandra cynanchoides</i>	Bignoniaceae	T	1,28	Hj, Hm, F
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	Rutaceae	AR	1,14	Hj, Hm, FrM
<i>Prosopis nigra</i>	Fabaceae	A	0,87	Hj, Hm, C
<i>Phytolacca dioica</i>	Phytolacaceae	A	0,82	Hj, Hm, FrM, Pe, C
<i>Genipa americana</i>	Rubiaceae	A	0,72	Hj, Hm, F
<i>Scutia buxifolia</i>	Rhamanaceae	AR	0,68	Hj, Hm, FrM
<i>Smilax campestris</i>	Smilacaceae	T	0,67	Hm, FrM, F
<i>Myrsine laetevirens</i>	Myrsinaceae	A	0,52	Hj, F, C
<i>Copernicia alba</i>	Arecaceae	A	0,47	FrJ, FrM
<i>Citrus tangerina</i>	Rutaceae	AR	0,42	Hm, FrM
<i>Paullinia elegans</i>	Sapindaceae	T	0,33	Hj, Hm, FrM
<i>Myrcianthes pungens</i>	Myrtaceae	A	0,16	Hj, Hm, C
<i>Nectandra falcifolia</i>	Lauraceae	A	0,14	Hj, Hm
<i>Peltophorum dubium</i>	Fabaceae	A	0,13	Hj, Hm
<i>Handroanthus heptaphyllus</i>	Bignoniaceae	A	0,11	Hj, Hm
<i>Allophylus edulis</i>	Sapindaceae	AR	0,10	Hj, Hm
<i>Casearia sylvestris</i>	Salicaceae	A	0,09	Hj
<i>Sorocea sprucei</i>	Moraceae	A	0,08	Hj
<i>Psidium guavaba</i>	Myrtaceae	AR	0,06	FrM
<i>Alnus acuminata</i>	Betulaceae	A	0,06	Hm, Pe
<i>Merremia dissecta</i>	Convolvulaceae	T	0,06	Hj, Hm
<i>Tillandsia meridionalis</i>	Bromeliaceae	E	0,05	Hj, FrM, Pe
<i>Hexachlamys edulis</i>	Myrtaceae	A	0,05	Hj, Hm
<i>Melia azedarach</i>	Meliaceae	A	0,04	Hj
<i>Sebastiania brasiliensis</i>	Euphorbiaceae	A	0,03	Hm
<i>Xylosma venosa</i>	Salicaceae	AR	0,03	Hm
<i>Tipuana tipu</i>	Fabaceae	A	0,03	Hm
<i>Passiflora elegans</i>	Passifloraceae	T	0,02	Hj
<i>Ruprechtia laxiflora</i>	Polygonaceae	A	0,02	Hm
<i>Passiflora sp</i>	Passifloraceae	T	0,01	FrM
<i>Annona emarginata</i>	Annonaceae	AR	0,01	Hm
Asclepiadaceae		T	0,01	Hm

**Hábito:** A: árbol, AR: arbusto, T: Trepadora

**Partes consumibles:** Hj: Hoja joven, Hm: Hoja madura, FrJ: Fruto joven, FrM: Fruto maduro, F: Flor, Pe: Pecíolo, C: Corteza

Anexo 7-3ª. Pruebas para hipótesis marginales para el tiempo invertido en el consumo de categorías vegetales por periodo de alta y baja disponibilidad de alimento

Categoría vegetal	numDF	denDF	F-value	p-value
Hoja joven	1	276	3.91	0.05
Hoja madura	1	725	0.11	0.74
Frutos	1	243	1.36	0.24
Otros	1	55	0.39	<b>0.54</b>

Anexo 7-3b. Prueba a posteriori LSD de Fisher (Alfa 0.05) para comparar los promedios de cada combinación de efectos fijos. Medias ajustadas y errores estándares (E.E) para categoría vegetal \*periodo de disponibilidad

	MEDIA		E.E		
	ALTA	BAJA	ALTA	BAJA	
Hoja joven	0.58	0.41	0.08	0.05	A
					B
Hoja madura	0.44	0.50	0.17	0.03	A
					A
Frutos	0.39	0.57	0.12	0.05	A
					A
Otros	0.31	0.60	0.20	0.09	A
					A

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0.05$ )

Anexo 7-4a. Pruebas para hipótesis marginales para el tiempo invertido en el consumo de alimento por hábito de la planta en periodo de alta y baja disponibilidad de alimento

Hábito	numDF	denDF	F-value	p-value
Árboles	1	673	1.16	0.28
Arbustos	1	412	0.91	0.34
Plantas trepadoras	1	225	0.94	0.33

Anexo 7-4b. Prueba a posteriori LSD de Fisher (Alfa 0.05) para comparar los promedios de cada combinación de efectos fijos. Medias ajustadas y errores estándares en el consumo de alimento por hábito de la planta \*periodo de disponibilidad

	MEDIA		E.E		
	ALTA	BAJA	ALTA	BAJA	
Árboles	0.43	0.53	0.08	0.03	A
					A
Arbustos	0.55	0.42	0.16	0.06	A
					A
Plantas trepadoras	0.64	0.52	0.13	0.05	A
					A

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0.05$ )??

Anexo 7-5. Índices mensuales de Ivlev para el porcentaje diario de consumo de cada estructura (basado en tiempo de

observación) de cada una de las especies evaluadas. Este índice varía entre -1 (evitado) a 1 (altamente seleccionado)

CORRAL VIEJO					LA HUERTA			
Especie	Celtis sp							
Mes	Hj	Hm	Fruto	Flor	Hj	Hm	Fruto	Flor
E	0,93	0,95						
F					0,95	0,84		
M	0,96	0,95	0,97					
A	0,95	0,97	0,99			0,98		
M	0,95	0,96	0,82		0,63	0,93		
J	0,90	0,95			0,95	0,91		
Jl	0,78	0,95			0,24	0,89		
A	0,93	0,93			1,00	0,88		
S	0,98	0,27		0,96	0,08	1,00	1,00	0,40
O	0,95	0,64		0,72	-0,39	0,25		
N	0,85	0,84	0,91	0,32		0,58		
D	0,94	0,60			-0,41	-0,32	-0,37	

CORRAL VIEJO					HEMBRA NEGRA				LA HUERTA			
Especie	Ficus luschnathiana											
Mes	Hj	Hm	Fruto	Flor	Hj	Hm	Fruto	Flor	Hj	Hm	Fruto	Flor
E					0,96							
F							1,00					
M												
A									0,94		0,99	
M											0,99	
J		0,48			0,65	0,18						
JI							0,93			0,61	0,99	
A												
S								1,00	0,84			
O					0,18	0,62			0,85	0,53	0,87	
N	0,02	-1,0							0,78	0,75		
D		0,98					0,84		0,73	-0,10	0,98	

CORRAL VIEJO					HEMBRA NEGRA				LA HUERTA			
Especie	<i>Gleditsia amorphoides</i>											
Mes	Hj	Hm	Fruto	Flor	Hj	Hm	Fruto	Flor	Hj	Hm	Fruto	Flor
E	1,0				0,97							
F						0,84			0,85	0,36		
M		0,53										
A	0,9	0,70				0,98				0,51		
M	0,9	0,93			0,94	0,99			0,71	0,83		
J		0,94	0,55		0,90	0,95			0,69	0,77		
JI	0,04	0,89				0,96			0,57	0,73		
A	0,47	0,83			0,46	0,98			0,76	0,84		
S	0,76				0,74				0,74			
O	0,80		0,98		0,77	0,95	0,48	0,77	0,79	0,71		
N	0,72	0,04	0,88		0,74	0,82			0,39	0,46		0,92
D	0,67	0,03			0,77	0,57			0,46			

CORRAL VIEJO					HEMBRA NEGRA				LA HUERTA			
Especie	Enterolobium contortosiliquum											
Mes	Hj	Hm	Fruto	Flor	Hj	Hm	Fruto	Flor	Hj	Hm	Fruto	Flor
E												
F					0,53		0,97		0,61		-0,07	
M	0,93		0,70									
A			0,90									0,97
M	0,18	0,79	0,96			0,95	0,95					0,86
J			0,91				0,93		0,76	0,90		0,95
Jl	0,02	-0,02	0,95			0,94	0,89			-0,40		0,87
A			0,92				0,94					-0,40
S	0,10		0,95				0,87		0,63			0,68
O	0,40		0,74		0,67		0,93					

<b>N</b>	-0,13	-0,24
<b>D</b>	1,00	0,01

HEMBRA NEGRA					LA HUERTA			
Especie	Eugenia uniflora							
Mes	Hj	Hm	Fruto	Flor	Hj	Hm	Fruto	Flor
E								
F								
M								
A						0,26		
M						0,73		
J	0,51	0,02						
Jl			1,00				0,38	
A	0,68	0,03					0,65	
S	0,88				0,53			
O					-0,59	0,12		
N	0,73		1,00	0,97	0,84	0,69	1,00	
D	0,28		0,79			-0,79		

CORRAL VIEJO					HEMBRA NEGRA			
Especie	Forsteronia glabrescens							
Mes	Hj	Hm	Fruto	Flor	Hj	Hm	Fruto	Flor
E	0,95	0,10			0,97			
F					0,42			
M								
A								
M	0,88	0,46				0,86		
J		0,68			0,87	0,18		
Jl	0,73	0,94				0,89		
A	0,92				0,42	0,91		
S	0,91	0,47			0,91	0,75		
O	0,59	0,54			0,75	0,79		
N	0,88	0,62	0,71			0,44		
D	0,49	0,68		0,87	0,95			0,48

CORRAL VIEJO					HEMBRA NEGRA				LA HUERTA			
Especie	Paullinia elegans											
Mes	Hj	Hm	Fruto	Flor	Hj	Hm	Fruto	Flor	Hj	Hm	Fruto	Flor
E	0,83											
F										0,72	0,31	
M												
A												
M						0,54						
J												
Jl		0,24										
A	-0,41				0,08							
S												
O												
N						0,18						
D					0,41							

Anexo 7-6a. Pruebas para hipótesis marginales para el tiempo invertido en cada actividad por cada grupo de monos

Actividad	numDF	denDF	F-value	p-value
Descanso	2	7069	28.34	<0.0001
Alimentación	2	1668	1.79	0.17
Movimiento	2	3617	18.94	<0.0001
Sociales	2	1383	0.31	0.74

Anexo 7-6b. Prueba a posteriori LSD de Fisher (Alfa 0.05) para comparar los promedios de cada combinación de efectos fijos. Medias ajustadas y errores estándares (E.E) para actividad \* grupo de monos

Descanso			
GRUPO	MEDIA	E.E	
CV	8.18	1.42	A
HN	5.71	0.99	B
LH	5.00	0.87	B
Alimentación			
CV	3.95	0.50	A
HN	3.45	0.42	A
LH	3.68	0.43	A
Movimiento			
CV	2.01	0.35	A
HN	2.53	0.43	B
LH	2.88	0.49	C
Sociales			
CV	3.00	0.47	A
HN	3.10	0.49	A
LH	2.84	0.44	A

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0.05$ )

Anexo 7-7a. Pruebas para hipótesis marginales para el tiempo invertido en cada actividad en los periodos de alta y baja disponibilidad de alimento

Actividad	numDF	denDF	F-value	p-value
Descanso	1	2494	16.9	<0.0001
Alimentación	1	1316	0.14	0.70
Movimiento	1	1258	4.77	0.03
Sociales	1	352	0.05	0.82

Anexo 7-7b. Prueba a posteriori LSD de Fisher (Alfa 0.05) para comparar los promedios de cada combinación de efectos fijos. Medias ajustadas y errores estándares (E.E) para actividad \* periodo de disponibilidad.

DESCANSO		
Periodo	MEDIA	E.E

ALTA	10.57	2.48	A
BAJA	5.74	1.28	B
ALIMENTACIÓN			
ALTA	3.20	0.74	A
BAJA	3.47	0.69	A
MOVIMIENTO			
		1.00	A
ALTA	3.37		
BAJA	2.25	0.64	B
SOCIALES			
ALTA	2.37	0.67	A
BAJA	2.47	0.64	A

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0.05$ )

**Anexo 6-8. Tiempo invertido a las interacciones sociales por período de alta y baja disponibilidad de alimento para cada grupo de estudio.**

GRUPO			CV				HN				LH			
Época	Mes	Variable	IF	IA	EI	C	IF	IA	EI	C	IF	IA	EI	C
ALTA	Enero	X	3.04	2.23	0.00	0.00	4.01	7.02	0.00	0.00				
		DE	4.14	1.89	0.00	0.00	2.44	6.16	0.00	0.00				
		CV	136.21	84.96	0.00	0.00	60.81	87.73	0.00	0.00				
	Febrero	X	0.00	3.25	0.00	0.00	0.70	3.97	0.00	0.00	2.36	6.90	0.00	6.00
		DE	0.00	4.52	0.00	0.00	0.00	3.70	0.00	0.00	1.50	7.04	0.00	0.00
		CV	0.00	139.23	0.00	0.00	0.00	77.34	0.00	0.00	63.46	102.04	0.00	0.00
BAJA	Junio	X	6.49	2.70	0.00	0.00	3.30	3.23	0.00	0.00	4.40	1.00	0.00	0.00
		DE	4.92	0.00	0.00	0.00	0.62	4.04	0.00	0.00	4.72	1.74	0.00	0.00
		CV	75.78	0.00	0.00	0.00	18.92	125.03	0.00	0.00	107.31	173.78	0.00	0.00
	Julio	X	2.47	1.4	0.00	0.00	3.95	8.15	0.00	0.00	3.33	2.13	0.00	0.00
		DE	1.83	2.79	0.00	0.00	5.50	14.31	0.00	0.00	3.61	1.89	0.00	0.00
		CV	74.34	199.06	0.00	0.00	139.29	175.60	0.00	0.00	108.39	88.72	0.00	0.00
	Agosto	X	2.62	0.99	0.00	0.00	0.89	0.80	0.00	0.00	1.00	1.29	0.00	0.00
		DE	1.90	0.80	0.00	0.00	0.53	0.80	0.00	0.00	0.57	1.78	0.00	0.00
		CV	72.57	80.27	0.00	0.00	59.91	99.69	0.00	0.00	57.45	137.97	0.00	0.00

**Referencias:** CV: Corral Viejo. HN: Hembra Negra. LH: La Huerta. X: Promedio, DE: Desviación estándar, CV: Coeficiente de variación. IF: Interacciones afiliativas, IA: Interacciones agonísticas, EI: Encuentros intergrupales, C: Cópulas

Anexo 7-9. Prueba a posteriori LSD de Fisher (Alfa 0.05) para comparar los promedios de cada combinación de efectos fijos. Medias ajustadas y errores estándares (E.E) para interacciones afiliativas y agonísticas \* periodo de baja y alta disponibilidad de alimento.

Interacción	BAJA			ALTA		
	MEDIA	E.E		MEDIA	E.E	
Afiliativas	2.82	0.90	A	2.59	1.24	A
Agonísticas	1.45	0.49	B	2.95	1.41	A

*Medias con una letra común no son significativamente diferentes ( $p > 0.05$ )*

Anexo 7-10. Prueba a posteriori LSD de Fisher (Alfa 0.05) para comparar los promedios de cada combinación de efectos fijos. Medias ajustadas y errores estándares (E.E) para interacciones afiliativas y agonísticas \* edad

Interacción	ADULTO			INMADURO		
	MEDIA	E.E		MEDIA	E.E	
Afiliativas	2.18	0.44	A	2.13	0.42	A
Agonísticas	1.95	0.81	A	1.83	0.75	A