



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Biología

LA FRAGMENTACIÓN DE LA SELVA Y LA
CONDUCTA SOCIAL EN GRUPOS DE
MONOS AULLADORES (*Alouatta palliata*):
UN ESTUDIO PRELIMINAR DE LA
SOCIALIZACIÓN DE INDIVIDUOS
JÓVENES

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

CRISTINA JASSO DEL TORO

DIRECTOR DE TESIS: DR. JESÚS ALEJANDRO ESTRADA MEDINA

MÉXICO, D.F.

OCTUBRE, 2007



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

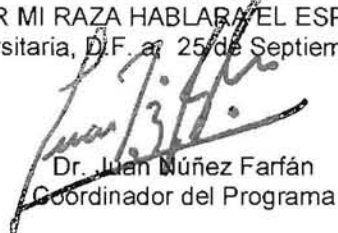
Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 25 de junio de 2007, acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) de la alumna **CRISTINA JASSO DEL TORO** con número de cuenta **505017129** con la tesis titulada: **"La fragmentación de la selva y la conducta social en grupos de monos aulladores (*Alouatta palliata*): un estudio preliminar de la socialización de individuos jóvenes"**, realizada bajo la dirección del **DR. JESÚS ALEJANDRO ESTRADA MEDINA**.

Presidente: Dra. Laura Roxana Torres Avilés
Vocal: Dr. Ricardo Mondragón Ceballos
Secretario: Dr. Jesús Alejandro Estrada Medina
Suplente: M. en Psicobiología Lilian Mayagoitia Novales
Suplente: M. en C. Enrique González Soriano

Sin dudar de su atención, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a 25 de Septiembre de 2007.



Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) y la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP) por el apoyo de beca otorgado durante mis estudios de maestría.

Al Laboratorio de Primatología de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” del Instituto de Biología de la UNAM y a Scott Neotropical Fund por los apoyos económicos otorgados para el desarrollo de este proyecto.

A la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” del Instituto de Biología de la UNAM por apoyos logísticos brindados.

Mis más sinceros agradecimientos a los miembros del comité tutorial:

Dr. Jesús Alejandro Estrada Medina.

Dra. Laura Roxana Torres Avilés.

M. en C. Enrique González Soriano.

Por sus valiosos comentarios en la revisión de la tesis

Así como a los demás miembros del jurado:

Dr. Ricardo Mondragón Ceballos

M. en Psicobiología Lilian Mayagoitia Novales

Por su gran colaboración en el análisis de los datos y en la revisión de la tesis.

Al Dr. Jesús Alejandro Estrada Medina por todo el apoyo otorgado durante la maestría y por brindarme la oportunidad de incorporarme en su Laboratorio de Primatología, en donde adquirí experiencia y aprendizaje en el estudio de la conducta de los primates.

A Genaro Gutiérrez García por su apoyo incondicional durante el desarrollo de este proyecto y por sus consejos que día a día me fortalecieron para seguir adelante.

A mi mamá por apoyarme en todo momento durante mis estudios de posgrado.

A mis hermanos por su comprensión y confianza brindada durante todo este tiempo.

A todas aquellas personas que directa e indirectamente colaboraron en la realización de esta tesis.

CONTENIDO	PÁGINA
ÍNDICE DE TABLAS	III
ÍNDICE DE FIGURAS.....	IV
RESUMEN	1
ABSTRACT	3
I. INTRODUCCIÓN.....	5
II. OBJETIVOS	9
2.1 Objetivo general.....	9
2.2 Objetivos específicos	9
III. HIPÓTESIS	10
IV. ANTECEDENTES	11
4.1 Conducta social en el género <i>Alouatta</i>	11
4.2 La fragmentación de las selvas	19
4.3 Efecto de la fragmentación de la selva en las poblaciones de primates del género <i>Alouatta</i>	20
V. MATERIALES Y MÉTODOS.....	26
5.1 Sitio de estudio	26
5.2 Sujetos de estudio.....	28
5.3 Colecta de los datos.....	30
5.4 Análisis de los datos	33
VI. RESULTADOS.....	36
6.1. Esfuerzo de muestreo para la tropa del hábitat continuo y la del hábitat fragmentado.	36
6.2 Patrón de actividad general.	37
6.3 Interacciones sociales.....	42
6.3.1 Interacción materno-infantil.	42
6.3.2 Interacción afiliativa: <i>juego social</i>	48
6.3.3 Interacción afiliativa: <i>conductas de “contacto” y “aproximación”</i>	55
6.3.4 Interacciones agonistas	62
6.4 Espaciamiento interindividual.....	65
6.5 Diversidad Social.....	72

VII. DISCUSION.....	74
7.1 Patrón de actividad general.....	74
7.2 Interacciones sociales	77
7.2.1 Interacción madre-infante	77
7.2.2- Interacciones afiliativas	79
7.3.3 Interacciones agonistas	81
7.4 Espaciamiento interindividual	82
VIII.CONCLUSIONES PRELIMINARES	84
IX. LIMITACIONES DE ESTE ESTUDIO.....	85
X. RECOMENDACIONES PARA DAR SEGUIMIENTO A ESTE TIPO DE ESTUDIO.	86
LITERATURA CITADA.....	87
APÉNDICE I.	102
APÉNDICE II.....	105
APÉNDICE III	113
GLOSARIO.....	115

ÍNDICE DE TABLAS

TABLA 1. Clasificación de los individuos inmaduros de <i>Alouatta</i>	14
TABLA 2. Esfuerzo de muestreo en la tropa del hábitat continuo (HC) y en la del hábitat fragmentado (HF).	36
TABLA 3. Individuos focales de la tropa del HC involucrados en el” juego sin contacto”.....	51
TABLA 4. Individuos focales de la tropa del HF, involucrados en la conducta de “juego sin contacto”	52
TABLA 5. Individuos focales de la tropa del HC involucrados en la conducta del “juego de lucha”.	53
TABLA 6. Individuos focales de la tropa del HF involucrados en la conducta del “juego de lucha”.	54
TABLA 7. Matriz de interacciones de “aproximación” para la tropa del HC.....	58
TABLA 8. Matriz de interacciones de “contacto” para la tropa del HC.	59
TABLA 9. Matriz de interacciones de “aproximación” para la tropa del HF.	60
TABLA 10. Matriz de interacciones de “contacto” para la tropa del HF.....	61
TABLA 11. Clases de edad/sexo involucrados en interacciones agonistas para la tropa del HC y la del HF.....	63
TABLA 12. Matriz de interacciones agonistas para la tropa del HC.	64
TABLA 13. Matriz de interacciones agonistas para la tropa del HF.....	64
TABLA 14. Número promedio de socios que estuvieron en “contacto”, “un metro” y a “más de un metro y menor a cinco metros” (>1m<5m)	65
TABLA 15. Frecuencia en la que las diferentes clases de edad/sexo de la tropa del HC estuvieron en los espaciamientos de “contacto”; “un metro” y “más de un metro y menor a cinco metros” de los individuos jóvenes	69
TABLA 16. Frecuencia en la que las diferentes clases de edad/sexo de la tropa del HF estuvieron en los espaciamientos de “contacto”; “un metro” y “más de un metro y menor a cinco metros” de los individuos jóvenes	70
TABLA 17. Índice de diversidad de Shannon-Wiener para los infantes I (I1), infantes II (I2), infantes III (I3) y juveniles (J) de la tropa del HC y para los de la tropa del HF.....	73
TABLA 18. Índice de diversidad de Shannon-Wiener para infantes y juveniles de la tropa del HC y para aquellos del HF	73

ÍNDICE DE FIGURAS

FIG.1. Proceso de la fragmentación de la selva.....	19
FIG.2 Localización del sitio de estudio.	26
FIG.3 Fotografías de los sitios de estudio: a) hábitat continuo y b) hábitat fragmentado.	27
FIG.4 Individuos de las tropas de monos aulladores <i>A. palliata</i>	28
FIG.5 Variación en el tamaño y composición de la tropa de monos aulladores del HC.	29
FIG.6 Variación en el tamaño y composición de la tropa de monos aulladores del HF.....	30
FIG.7 Patrón de actividad general de la tropa del HC y la del HF	39
FIG.8 Tiempo invertido en “descanso” por los individuos jóvenes de la tropa del HC y por aquellos de la tropa del HF.	39
FIG.9 Tiempo invertido en “alimentación” por los individuos jóvenes de la tropa del HC y por aquellos de la tropa del HF.....	40
FIG 10 Tiempo invertido en “locomoción” por los individuos jóvenes de la tropa del HC y por los de la tropa del HF.	40
FIG.11 Tiempo invertido en “viaje” por los individuos jóvenes de la tropa del HC y por aquellos de la tropa de HF.	41
FIG.12 Tiempo invertido en “exploración” por los individuos jóvenes de la tropa del HC y por aquellos de la tropa del HF.....	41
FIG.13 Tiempo invertido en las conductas materno-infantiles por la tropa del HC y la del HF....	44
FIG.14 Tiempo invertido en “descanso-madre” por los infantes de la tropa del HC y por aquellos de la tropa del HF.	45
FIG.15 Tiempo invertido en “locomoción-madre” por los infantes de la tropa del HC y por aquellos de la tropa del HF.....	45
FIG. 16 Tiempo invertido en “viaje-madre” por los infantes de la tropa del HC y por aquellos de la tropa del HF.	46
FIG. 17 Tiempo invertido en “exploración-madre” por los infantes de la tropa del HC y por aquellos de la tropa del HF.....	46
FIG. 18 Tiempo invertido en la posición “ventral” y “dorsal” por los infantes de la tropa del HC y por aquellos de la tropa del HF.....	47
FIG. 19 Tiempo invertido en los tipos de juego social por individuos jóvenes de la tropa del HC y por aquellos de la tropa del HF.....	49

FIG. 20 Tiempo invertido en “juego de lucha” por los individuos jóvenes de la tropa del HC y por aquellos de la tropa del HF	50
FIG. 21 Tiempo invertido a “juego sin contacto” por los individuos jóvenes de la tropa del HC y por aquellos de la tropa del HF	50
FIG. 22. Conductas de “contacto” y “aproximación” para la tropa del HC y la del HF.	56
FIG. 23. Conductas de “contacto” y “aproximación” de los individuos jóvenes de la tropa del HC y de aquellos de la tropa del HF.....	56
FIG. 24. Ocurrencia de las interacciones agonistas en la tropa del HC y en la del HF.....	62
FIG. 25. Sociogramas	67
FIG. 26. Sociogramas	68
FIG. 27. Frecuencia de registros de “solo” para los individuos de la tropa del HC y para aquellos de la tropa del HF.....	71

RESUMEN

La socialización, en grupos de primates no humanos, es el proceso por el cual los individuos aprenden el repertorio conductual apropiado de su especie, el estilo de vida y tradiciones de su grupo, a reconocer a cada uno de sus compañeros, y a formar y mantener afiliaciones entre los individuos. El mono aullador, *Alouatta palliata*, ha estado expuesto a la fragmentación y perturbación de su hábitat natural como resultado de la actividad humana. En tales condiciones, se han reportado cambios en el ambiente físico y social, variaciones en el tiempo invertido en las conductas del patrón de actividad y de interacción social de los monos aulladores, lo cual podría modificar la socialización de los individuos inmaduros. Sin embargo, hasta ahora no se ha documentado las respuestas o efectos de la perturbación del hábitat en la socialización de los individuos inmaduros en esta especie de primate. El objetivo general de este trabajo fue comparar las interacciones sociales y el patrón de actividad de infantes y juveniles en dos grupos de monos aulladores, uno que existe en un hábitat continuo y otro en un hábitat fragmentado en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México. El hábitat continuo de 640 hectáreas constituye el terreno de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. El hábitat fragmentado de 3.5 hectáreas, se ubica en los terrenos del ejido Balzapote. Los grupos de monos aulladores fueron observados durante los periodos de Agosto a Noviembre de 2005 y de Febrero a Junio de 2006, completando 189.18 y 220.77 horas de observación para la tropa del hábitat continuo y la del hábitat fragmentado, respectivamente. Durante dichos periodos se utilizó el Muestreo Focal para el registro de la ocurrencia y duración de las conductas del patrón de actividad y de interacciones sociales y el Muestreo de Barrido Instantáneo para el registro del espaciamiento interindividual. El tiempo invertido en cada una de las conductas del patrón de actividad, conductas materno-infantiles y en juego social se expresó como minutos por hora focal de observación (tasa); la ocurrencia de las conductas agonistas, de contacto y de aproximación se expresó como eventos por hora focal de observación (tasa). Para el análisis de diferencias en el espaciamiento interindividual se utilizó la prueba de Chi-cuadrada, y se calculó el índice de Shannon-Wiener como medida indicadora de la diversidad social de los individuos jóvenes. Los resultados obtenidos sugieren que el tiempo invertido en las conductas del patrón de actividad y en las interacciones afiliativas, presentó variaciones entre los individuos jóvenes del hábitat continuo y los del hábitat fragmentado. Las interacciones agonistas y materno-infantiles predominaron en los

juveniles e infantes (<7 meses de edad), respectivamente, del hábitat fragmentado en contraste con los del hábitat continuo. Los infantes y juveniles de la tropa del hábitat fragmentado tuvieron una mayor diversidad de clases de edad/sexo en los espaciamentos interindividuales en comparación con los del hábitat continuo. Estas variaciones en las conductas de los individuos jóvenes de diferente hábitat, probablemente se encuentran influidas por el tipo de hábitat y por el tamaño y la composición de la tropa, en donde los individuos jóvenes se desarrollan. Así también, es posible que estas variaciones sean resultado de los ajustes realizados por los aulladores del hábitat fragmentado, debido a los cambios abióticos y bióticos que sufre su hábitat.

ABSTRACT

The socialization of young non-human primates is the process by which individuals in social groups learn the behavioral repertory of their species and the lifestyle and traditions of their group. They also learn to recognize each of their partners, and to form and maintain affiliations among individuals. Howler monkeys (*Alouatta palliata*) are highly social primates that are sensitive to fragmentation of their natural habitats and populations as a consequence of human activity. Habitat fragmentation produces changes, not only in the extension of available habitat but also in the demographic structure of the population and hence in the social environment available to young individuals. However, the effects of habitat fragmentation on the socialization of immature howler monkey have not been, up to now, adequately documented. The aim of the present study was to compare the social interactions and general activity pattern of infants and juveniles in one group of howler monkeys in a continuous forest and in another group in a fragmented forest in the Los Tuxtlas region in the state of Veracruz, Mexico. The continuous forest consisted of 640 hectares, located in the protected reserve of the Tropical Biology station “Los Tuxtlas” of the Biology Institute of the National Autonomous University of Mexico. The fragmented forest consisted of 3.5 hectares located in the communal ranching community of Balzapote. The howler monkey data were collected from August to November of 2005 and from February to June of 2006. At the end of this study a total of 189.18 and 220.77 hours of observation were collected for the group in the continuous and in the fragmented habitat, respectively. Focal animal sampling was the technique used to record the occurrence and time spent in general activities and in social interactions. Inter-individual spacing was recorded using instantaneous scan sampling. Rates (minutes per observation focal hour) were calculated for behaviors recorded, for mother-infant interactions and for social play. Rates of occurrence (events per observation focal hour) were calculated for agonistic behaviors, contact behaviors and proximity. Differences in inter-individual spacing among individuals were examined with the Chi-square test. The Shannon-Wiener diversity index was used as indicator of social diversity in immature individuals when examining inter-individual spacing. Results suggest that there are variations in the time spent by young individuals in the general activity pattern and in the affiliative interactions when groups of continuous and fragmented habitat are compared. Juveniles and infants (< 7 months of age) of the fragmented habitat group had more agonistic and mother-infant interactions, respectively, than those of the continuous habitat group. Infants and

juveniles of the fragmented habitat group had greater social diversity of age/sex class in inter-individual spacing compared to those of the continuous habitat group. These variations could be explained by habitat type and by the size and composition of the group in which the young individuals develop, as well by adjustments to biotic and abiotic changes in a fragmented habitat.

I. INTRODUCCIÓN

La socialización es el proceso por el cual el individuo aprende no solo un repertorio conductual apropiado de su especie sino también el estilo de vida y tradiciones de su grupo, a través de la observación y de las interacciones sociales con los miembros de su tropa (Fedigan, 1992). Por medio de la socialización, los individuos inmaduros aprenden a reconocer a cada uno de sus compañeros (Bekoff, 1977) y a formar y mantener afiliaciones entre los individuos (Fragaszy y Mitchell, 1974). Existen una variedad de factores que influyen de manera general en la socialización de los individuos inmaduros como por ejemplo: el ambiente físico y social, sexo de los infantes, sistemas de organización social, estructura social, rango de la madre y factores biológicos (edad, sexo, hormonas, actividades posparto) (Deputte y Quris, 1996; 1997; Poirier, 1977)

El ambiente social se refiere a las características que presenta el grupo, es decir, el tamaño y la composición de la tropa (clases de edad/sexo) y la organización social (redes sociales) (Deputte, 2000); estas características son muy importantes en el proceso de socialización debido a que representan el contexto social en donde los individuos jóvenes (juveniles e infantes) se desarrollan y maduran y en donde tienen la oportunidad de interactuar con los otros miembros del grupo (Fragaszy *et al.*, 2004; Manson, 1963; Poirier, 1977).

Deputte y Quris (1996) sugieren que grupos grandes y complejos proporcionan al individuo inmaduro más oportunidades para adquirir un gran repertorio conductual por la interacción con diferentes compañeros sociales, en comparación con individuos que se encuentran en grupos pequeños y menos diversos.

El mono aullador, *Alouatta palliata*, vive en grupos sociales permanentes con múltiples machos residentes (≥ 3) y múltiples hembras con su reciente descendencia (Treves, 2001); características que permiten el estudio de las interacciones sociales (Wang y Milton, 2003). Una interacción social es un acto de comunicación entre dos o más individuos que expresan un conjunto de conductas sociales con una característica en común (Hinde, 1976; Richard, 1985). Las conductas sociales pueden ser afiliativas, agonistas ó sexuales. En los individuos inmaduros, las interacciones que tienen gran importancia en el proceso de socialización son: las interacciones madre-infante, interacción adulto-inmaduro (juvenil e infante) e interacción inmaduro-inmaduro (Poirier, 1977). Cada una de las clases de edad que interactúa con el individuo joven presentan un papel importante en la socialización (Swartz y Rosenblum, 1981).

La interacción madre-infante es una de las relaciones principales e importantes para el aprendizaje y el proceso de socialización de los individuos inmaduros (Clarke, 1990; Crockett y Pope, 1993) ya que la madre introduce al infante al complejo mundo social en el cual este debe sobrevivir (Fedigan, 1992). Los infantes a través de la observación y de la interacción con su madre, aprenden que comer, a quien temer, a que individuo dominar y evitar, hacia donde viajar, en donde descansar, etc. (Fedigan, 1992).

Las interacciones sociales de los inmaduros con otros individuos adultos e inmaduros, proporcionan experiencias y aprendizaje de comportamientos apropiados de su especie; ayudan en el desarrollo de destrezas motoras y físicas; facilitan la interacción con individuos no emparentados (Clarke, 1990; Clarke *et al.*, 1998; Estrada, 2002); permiten el aprendizaje sobre su posición en el grupo (Fedigan, 1992); además, ayudan al individuo inmaduro a desarrollar lazos sociales que pueden perdurar en la etapa adulta (Walters, 1987). Las experiencias sociales adecuadas y las habilidades adquiridas en la edad temprana del individuo pueden repercutir en su etapa adulta, ya que pueden incrementar su éxito reproductivo y sobrevivencia, permiten una mayor adaptación social, facilitan la integración a un nuevo grupo (Berman *et al.*, 1997; Clarke, 1990; Clarke *et al.*, 1998; Fragaszy *et al.*, 2004; MacKinnon, 2002) y aumentan el cuidado de su descendencia (Pagel y Harvey, 2002).

El ambiente físico también tiene un efecto sobre el proceso de socialización (Fedigan, 1992). Individuos criados en ambientes no-naturales o en condiciones aisladas en donde las experiencias sociales son restringidas, inhiben un desarrollo conductual adecuado, estimulan comportamientos extraños y patrones conductuales agresivos y además provocan problemas de adaptación social (Anaya-Huertas *et al.*, 1994; Poirier, 1977). Por otro lado, las variaciones climáticas y ecológicas que ocurren en el medio producen cambios en la estructura social en las especies de animales (Hinde, 1976), lo cual puede alterar el contexto social en el grupo. Para algunas especies del género *Alouatta*, se ha documentado, que en hábitat perturbados hay una disminución en el tamaño de las tropas y cambios en su composición (Clarke *et al.*, 2002a; DeGama-Blanchet y Fedigan, 2006; Estrada y Coates-Estrada, 1996; MacKenzi, 2005; Pavelka y Chapman, 2006; Van Belle y Estrada, 2006), lo cual resulta en una disminución de las interacciones sociales en el grupo (Clarke *et al.*, 2002a)

La deforestación y la fragmentación de las selvas han tenido un gran impacto en la viabilidad de las especies de primates. Los lugares que albergan poblaciones de primates, pierden

aproximadamente 125, 000 km² de selva anualmente teniendo como resultado la pérdida de 32 millones de primates por año (Pavelka y Chapman, 2006). Los primates silvestres mexicanos (*A. palliata*, *A. pigra* y *Ateles geoffroyi*) han sido afectados por la desaparición y la fragmentación de sus hábitat debido a la conversión de sus ecosistemas en pastizales y campos de cultivo por la actividad humana. Lo anterior resulta en la extinción local y regional de las poblaciones de las tres especies de primates y en la fragmentación y aislamiento de poblaciones remanentes (Estrada y Coates-Estrada, 1988; 1996). En la región de Los Tuxtlas Veracruz, 1922 km² de selva nativa ha sido destruida, 514 km² consiste en fragmentos de selva y solo 110 km² contiene selva continua en zonas de mayor altitud. Por lo tanto, una proporción alta de la selva de las tierras bajas de esta región ha sido fragmentada por la actividad humana, resultando en la existencia de tropas de monos aulladores aisladas en algunos fragmentos de selva (Estrada y Coates-Estrada, 1996). Esto último permite la posibilidad de realizar estudios sobre la elasticidad de las respuestas de los monos aulladores a la fragmentación de su hábitat (Juan *et al.*, 2000).

En México, se han realizado varios estudios en donde se han documentado los efectos de la perturbación y fragmentación del hábitat sobre factores demográficos y conductuales en las poblaciones de monos aulladores; algunos estudios han reportado una disminución en el tamaño y cambios en la composición de las tropas (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2005; Estrada y Coates-Estrada, 1996; Van Belle y Estrada, 2006), variaciones en la composición de la dieta (Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006b; Behie y Pavelka, 2005; Estrada *et al.*, 1999; González-Picazo *et al.*, 2001; Juan *et al.*, 1999; Juan *et al.*, 2000; Rivera y Calmé, 2006); y variaciones en el tiempo invertido en el patrón de actividad general y en las interacciones sociales (Juan *et al.*, 2000; Ortiz Martínez *et al.*, 1999). Estos cambios pueden alterar el contexto social en el cual los individuos jóvenes se desarrollan. Sin embargo, la información existente sobre como son afectadas las interacciones sociales en poblaciones de *A. palliata*, como resultado de la fragmentación del hábitat, es escasa y hasta ahora no se ha documentado las respuestas o efectos de la perturbación del hábitat en la socialización de los individuos inmaduros en esta especie de primate.

Con la meta de evaluar los efectos de la fragmentación y aislamiento del hábitat en la socialización de los individuos inmaduros realicé un estudio contrastando el patrón de actividad y las interacciones sociales (afiliativas, agonistas, espaciamento interindividual) de los individuos jóvenes en dos grupos de monos aulladores (*A. palliata*), uno que existe en un hábitat continuo y otro que vive en un hábitat fragmentado en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México.

Los datos obtenidos en este estudio son de naturaleza preliminar y contribuyen a responder a una pregunta básica sobre los efectos de la fragmentación del hábitat en la conducta social de los monos aulladores, específicamente en el área de desarrollo social de los individuos jóvenes. La pregunta es: ¿Cómo se afecta el desarrollo social de los individuos inmaduros al vivir en un hábitat social y ecológicamente aislado?

Espero que la información presentada en este reporte, no solo fortalezca nuestra bases de datos sobre la historia natural y conducta de los monos aulladores que existen en México, sino que también, ésta se traduzca en herramientas empíricas que contribuyan a generar modelos de conservación que eviten la desaparición de las poblaciones fragmentadas de esta especie de primate.

A continuación enlisto los objetivos de este estudio y la hipótesis general de trabajo. Posteriormente doy una semblanza sobre los antecedentes de la literatura relacionados al tema de investigación de esta tesis.

II. OBJETIVOS

2.1 OBJETIVO GENERAL

El objetivo general de este trabajo fue comparar las interacciones y redes sociales de infantes y juveniles en dos grupos de monos aulladores (*A. palliata*), uno que existe en un hábitat continuo y otro en un hábitat fragmentado en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México.

2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Describir los patrones de actividad general de infantes y juveniles en la tropa de monos aulladores del hábitat continuo y de aquellos en la tropa del hábitat fragmentado.
2. Describir los patrones de interacción social para las conductas materno-infantiles, afiliativas, agonistas y de espaciamiento interindividual de infantes y juveniles en la tropa de monos aulladores del hábitat continuo y de aquellos en la tropa del hábitat fragmentado.
3. Comparar los patrones de actividad general de los individuos jóvenes entre la tropa de monos aulladores del hábitat continuo y aquella del hábitat fragmentado.
4. Comparar los patrones de interacción social para las conductas materno-infantiles, afiliativas, agonistas y de espaciamiento interindividual entre los individuos jóvenes de la tropa de monos aulladores del hábitat continuo y aquella de hábitat fragmentado.

III. HIPÓTESIS

1. Los individuos jóvenes de la tropa del hábitat fragmentado asignaran mayor tiempo a actividades relacionadas a la búsqueda e ingestión de alimento (locomoción, alimentación, viaje) y por lo tanto dedicaran menos tiempo a interacciones sociales de tipo afiliativo, en comparación con los individuos jóvenes de la tropa del hábitat continuo. Esto se espera como resultado de la baja disponibilidad de recursos alimenticios de alta calidad en el hábitat fragmentado.
2. Los infantes del hábitat fragmentado invertirán mayor tiempo en actividades con la madre (interacciones materno-infantiles) que los infantes del hábitat continuo. Lo anterior se espera por el estado de degradación de la vegetación (ej. árboles pequeños y delgados y gran número de espacios abiertos entre árboles) en el hábitat fragmentado, situación que pone en riesgo la sobrevivencia de los individuos jóvenes.
3. Los individuos jóvenes del hábitat fragmentado tendrán más clases de edad/sexo en su cercanía (mayor diversidad social medida por medio del espaciamiento interindividual) que los del hábitat continuo. Lo anterior se espera como resultado, por un lado, de la contracción del hábitat y por otro lado, de una forma de protección contra la depredación y otros peligros.
4. Los individuos jóvenes del hábitat fragmentado invertirán mayor tiempo en interacciones agonistas en contraste con los individuos jóvenes del hábitat continuo. Lo anterior se espera como resultado de la contracción social espacial dada por la degradación en rasgos estructurales de la vegetación y por la imposibilidad de que los individuos jóvenes puedan dispersarse en el hábitat fragmentado.

IV. ANTECEDENTES

A continuación presento los antecedentes sobre aspectos generales de la conducta social del género *Alouatta* y sobre la fragmentación de las selvas y sus efectos en este género de primate. La información sobre la distribución, ecología y otros patrones conductuales del género *Alouatta* se reportan en el apéndice II.

4.1 CONDUCTA SOCIAL EN EL GÉNERO *ALOUATTA*

4.1.1 Conductas afiliativas

El mono aullador se caracteriza por presentar tasas de interacción social bajas (Cristobal-Azkarate *et al.*, 2004; Crockett y Eisenberg, 1987). De las actividades ocurridas durante el día, aproximadamente el 4% es invertido en las interacciones sociales.

El juego social, es la conducta afiliativa que más se presenta en los grupos de aulladores *A. palliata*, en el cual participan principalmente los individuos inmaduros y algunas veces los adultos (Bernstein, 1964; Domingo-Balcells *et al.*, 2003).

El acicalamiento social que ocurre entre los aulladores no es común en comparación con los monos del viejo mundo. En promedio, los aulladores invierten el 2% de su tiempo en acicalamientos social y la duración en cada una de las sesiones es menos de un minuto. El acicalamiento es proporcionado principalmente por hembras adultas y sus principales receptores son sus propios infantes o machos adultos (Crockett y Eisenberg, 1987; Zucker y Clarke, 1992). En *A. seniculus*, el acicalamiento social ocurre entre las hembras adultas, subadultas y juveniles; principalmente las hembras adultas prefieren acicalar a hembras juveniles (Neville, 1972). En *A. pigra* los machos adultos y juveniles son los iniciadores del acicalamiento y sus principales receptores son hembras adultas; los machos adultos y los infantes son acicalados con menor frecuencia (Brockett *et al.*, 2000). Entre las especies de género *Alouatta*, *A. palliata*, *A. pigra*, *A. seniculus* raramente acicalan, sin embargo *A. fusca* y *A. caraya* realizan con mayor frecuencia esta conducta (Kinzey, 1997).

Wang y Milton(2003) reportaron que los machos adultos de *A. palliata* raramente presentan conductas afiliativas, sin embargo entre las que llegan a ocurrir se distingue el “saludo”. Los machos adultos presentan mayor proximidad y eventos de conductas afiliativas con otros machos parientes (Duarte Días y Rodríguez-Luna, 2003). En *A. palliata*, los machos adultos interactúan muy poco con hembras adultas (Wang y Milton, 2003); sin embargo, en un estudio

realizado en cautiverio sobre interacciones sociales en *A. palliata*, se documentó que el macho dominante presentó un mayor número de conductas afiliativas y agonistas con la hembra alfa (Domingo-Balcells *et al.*, 2003). Una de las interacciones que especialmente ocurren entre machos adultos y hembra adultas son cuando la hembra se encuentra en estro, lo cual indica que es altamente receptiva (Altmann, 1959). En *A. palliata*, las hembras adultas despliegan una conducta dirigida al macho la cual parece una “invitación” a copular, que consiste en un movimiento rítmico de la lengua; sin embargo en *A. seniculus* esta conducta no se presenta de la misma forma; las hembras en esta especie realizan la “invitación” protruyendo la lengua una o tres veces, pero sin movimientos rítmicos (Neville, 1972).

4.1.2 Conductas agonistas

El mono aullador es altamente pacífico ya que presenta bajas tasas de agresión (Cristobal-Azkarate *et al.*, 2004; Neville, 1972). En ciertos estudios en *A. palliata* han reportado que las conductas agonistas se presentan con mayor frecuencia bajo un contexto de “alimentación” (Domingo-Balcells *et al.*, 2003; Wang y Milton, 2003). Duarte-Días (2003) sugiere que las tasas de ocurrencia de conductas agonistas están relacionados con la disponibilidad de alimento, ya que en su estudio encontró que las tasas agonistas fueron altas cuando hubo escasez de alimento (temporada seca), mientras que cuando hubo mayor disponibilidad de alimento (temporada húmeda) las tasas agonistas fueron bajas y por lo tanto, las conductas afiliativas aumentaron.

En *A. palliata*, las conductas agonistas entre los machos son muy raras (Kinzey, 1997; Wang y Milton, 2003). Por otro lado, las hembras adultas presentan conductas agonistas ya sean por el mantenimiento de la jerarquía, o el acceso para interactuar con el infante (Neville, 1988; Zucker y Clarke, 1998).

El comportamiento intergrupar del género *Alouatta* es antagónico, lo cual significa que entre los grupos hay intolerancia a la proximidad, por lo que los monos aulladores realizan vocalizaciones o desplazamientos entre grupos con o sin enfrentamientos. Las vocalizaciones tienen las siguientes funciones: 1) proporcionar información de la localización relativa del grupo, 2) reducir la frecuencia del contacto intergrupar, 3) evitar peleas y sustituir el conflicto agresivo una vez que se han monopolizado los recursos dentro de su ámbito hogareño (Southwick, 1962).

4.1.3 Espaciamiento interindividual

El espaciamiento interindividual proporciona información sobre las asociaciones y relaciones sociales de los individuos dentro de las tropas de aulladores (Crockett y Eisenberg, 1987; Jones, 1980; White y Chapman, 1994).

Los aulladores son extremadamente tolerantes con otros individuos ya sea en “proximidad” o en “contacto” en el contexto de diferentes actividades, como por ejemplo, hay individuos de diferentes clases de edad que se alimentan cerca de otros individuos sin hacer alguna protesta (Bernstein, 1964). En un grupo de monos aulladores estudiados en cautiverio se reportó que cuando los individuos estuvieron en “descanso” toleraron con mayor frecuencia el contacto corporal que cuando se encontraron en el contexto de “alimentación”; además, los individuos que permanecieron mayor tiempo en contacto son los que interaccionaron más afiliativamente que aquellos que no estuvieron en contacto (Domingo-Balcells *et al.*, 2003). Algunos estudios han documentado que los individuos adultos invierten tiempo en aproximaciones (<1m) con otros individuos del sexo opuesto sin participar sobre alguna conducta social como el “acicalamiento” o el “juego” (Neville, 1972). Zucker y Clarke (1998) reportaron que en *A. palliata* las hembras adultas invirtieron mayor tiempo en la distancia de “<1m” con otras hembras adultas que con machos adultos. En su estudio también reportaron que el tiempo invertido en proximidad entre las hembras varió de acuerdo a su rango y a la presencia o ausencia de un infante. Las hembras de mayor rango invirtieron significativamente una mayor proporción de tiempo en la distancia “<1m” con otras hembras y neonatos, en comparación con aquellas hembras de menor rango. En contraste con hembras sin infantes, aquellas que sí lo tuvieron recibieron más atención (más proximidad) de otras hembras adultas particularmente de las hembras alfa.

En *A. palliata*, los machos tienen con mayor frecuencia a hembras como vecinas en cualquier distancia. Aunque los machos se asocian muy poco con otros machos, puede haber preferencias de tener a ciertos machos como vecinos que a otros (Wang y Milton, 2003). No obstante, los machos adultos pasan la mayor parte del tiempo aislados del grupo, esta conducta fue observada en *A. fusca clamitans* (Oliveira y Ades, 1998), *A. palliata mexicana* (Duarte Días y Rodríguez-Luna, 2003) y *A. seniculus* (Neville, 1972).

4.1.4 Crecimiento y desarrollo social de individuos jóvenes

El crecimiento y desarrollo social de individuos jóvenes aulladores se ha documentado para la especie *A. palliata* en Costa Rica (Carpenter, 1964, 1965; Clarke, 1990; Zucker y Clarke, 1992), en Panamá (Baldwin y Baldwin, 1973, 1978) y en México (Cabrera, 1993; Lyall, 1996); para *A. seniculus* en Venezuela (Mack, 1979; Neville, 1972); para *A. pigra* en Belice (Horwich y Gebhard, 1986); para *A. guariba* en Brasil (Miranda *et al.*, 2005). También, recientemente se realizó un estudio en México sobre el espaciamiento social entre la madre y el infante en *A. palliata* (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2007).

Los individuos inmaduros fueron clasificados en varias categorías por diferentes autores (Tabla 1), tales como, Carpenter (1964, 1965) quien los clasificó de acuerdo a las diferencias en el tamaño, color y repertorio conductual; Neville (1972), quien clasificó a los individuos por su tamaño y observaciones conductuales; y Clarke (1990) clasificó a los individuos tomando en consideración la edad y las conductas observadas de cada uno de los individuos inmaduros.

TABLA 1. Clasificación de los individuos inmaduros de *Alouatta*.

	Carpenter, 1964	Carpenter, 1965	Neville, 1972	Clarke, 1990
Infante I	Menos de 1 mes	0 a 5-6 meses	-----	0 a 3 meses
Infante II	6 meses	5-6 a 10-12 meses	-----	3 a 6 meses
Infante III	12 meses	10-12 a 18-20 meses	Finaliza entre los 10-12 meses	6 a 12 meses
Juvenil	18 a 36 meses	18 a 50 meses	10-12 a 24-36 meses	12 a 36 meses

Infante I

El nacimiento de un infante despierta la curiosidad de otros miembros de la tropa principalmente de hembras adultas y juveniles, quienes inician aproximaciones a la pareja madre-infante, para poder interactuar con el nuevo infante. Esta conducta ha sido reportada para *A. palliata* (Altmann, 1959; Carpenter, 1964, 1965; Clarke *et al.*, 1998; Lyall, 1996) y para *A. pigra* (Horwich y Gebhard, 1986). Los machos adultos suelen estar menos interesados en los infantes; sin embargo, se ha observado a los machos de las especies *A. palliata* (Clarke *et al.*, 1998), *A. seniculus* (Mack, 1979), *A. guariba* (Miranda *et al.*, 2005) y *A. pigra* (Horwich y Gebhard, 1986), estar involucrados en ciertas interacciones afiliativas con los infantes.

Cabrera (1993) y Clarke (1990), documentaron para *A. palliata* que, en esta etapa del infante se presentaron conductas que permiten a este individuo interactuar con otro miembros, como por ejemplo, el “raptó” (el infante es arrebatado de la madre y alejado de ella, por lo que la madre y el infante protestan), la “posesión” (los infantes son retirados de la madre por otros individuos sin protesta) y la “transferencia” (voluntariamente el infante deja a su madre para pasarse a otro individuo).

Entre las 2 y 3 primeras semanas de vida del infante, se encuentra la mayor parte de su tiempo en la parte ventral de su madre y posteriormente el infante ocupa el dorso de ella (aproximadamente en la cuarta semana); siendo lo anterior documentado para *A. palliata* (Altmann, 1959; Cabrera, 1993; Carpenter, 1964; Lyall, 1996), *A. pigra* (Horwich y Gebhard, 1986) y *A. guariba* (Miranda *et al.*, 2005). Cuando los infantes ocupan la parte dorsal de la madre es para ser transportados (Cabrera, 1993; Carpenter, 1964). Neville (1972), reportó para *A. seniculus*, que en las primeras semanas de vida del infante fueron transportados ventralmente y a los 6 días se observó al infante alternar la parte ventral y dorsal, sin embargo hasta la decima semana se observó al infante ocupar el dorso de la madre mientras lo transportaba.

Cuando la madre realiza actividades que la mantienen en movimiento (“viaje”, “alimentación”), el infante permanece sujeto al pelaje de ella (Baldwin y Baldwin, 1973). Cuando el infante de *A. palliata*, presenta mayor movilidad motora (aprox.13 a 20 días) (Altmann, 1959; Cabrera, 1993) empieza a explorar su entorno y a perder contacto de su madre por muy poco tiempo (Altmann, 1959). Clarke (1990), reportó para la misma especie que en las primeras dos semanas de vida los infantes iniciaron la exploración y se incrementó en la decima semana. Lyall (1996) en su estudio con *A. palliata*, documento que en la quinta semana de edad del infante empezó a moverse y a explorar independientemente de la madre. Miranda (2005), documentó para *A. guariba*, que los infantes tuvieron conductas exploratorias al final del primer mes. En cambio, los infantes de *A. pigra* invierten más tiempo solos, explorando su medio ambiente en la novena semana de vida (Horwich y Gebhard, 1986). La “exploración” del infante de *A. palliata*, la realizan sobre el dorso de la madre a una distancia menor a 60 cm y consiste principalmente en la manipulación de objetos (manipulación de orejas y el pelo de la madre, o manipulación de hojas, ramitas, etc.) (Cabrera, 1993).

A medida que pasan las semanas, la coordinación motora del infante de *A. palliata* se incrementa por lo que se le puede observar moviéndose lentamente entre las ramas; además se le

observa en el juego solitario y en el juego social (Altmann, 1959). El infante de *A. seniculus*, inicia la locomoción independiente en el segundo mes de edad (Mack, 1979). A los 26 días de edad del infante de *A. palliata*, todavía su cola no es tan prensil como la de los adultos, sin embargo llega a presentar fuerza en las patas delanteras y traseras para colgarse de las ramas (Altmann, 1959). Después de los dos meses de edad se observa al infante de *A. palliata* con un poco de mayor independencia de la madre como por ejemplo, en la actividad de “viaje” (Clarke, 1990). Lyall (1996) reportó para *A. palliata* que de las 8 a la 11 semanas de edad, el viaje independiente del infante se incrementó e invirtió más tiempo fuera de la madre. También, después de los dos meses de edad hay un incremento en las interacciones con otros individuos a través del juego (Cabrera, 1993; Clarke, 1990; Lyall, 1996) viéndose involucrado en el juego de lucha (Cabrera, 1993), juego en persecución o solamente en el juego solo (Lyall, 1996). Altmann (1959), reportó para *A. palliata* que, al mes de edad hubo un incremento en las interacciones con todos los individuos. Neville (1972), documentó para infantes de *A. seniculus* que, éstos estuvieron involucrados en el juego de lucha en las semanas 11 y 12 de vida.

Algunos autores han reportado que el infante I se le ha visto consumir hojas de árboles (Altmann, 1959; Baldwin y Baldwin, 1978; Clarke, 1990; Lyall, 1996). Durante los dos meses de edad tienen alimentación total por amamantamiento, posteriormente exploraran otro tipo de alimento por imitación a la madre (Cabrera, 1993).

Infante II

El infante II, de la especie *A. palliata*, se encuentra con mayor frecuencia en la parte dorsal de su madre principalmente cuando es transportado o cuando descansa en ella (Baldwin y Baldwin, 1973; Cabrera, 1993). Este infante presenta mayor locomoción fuera de la madre que el infante I; Aunque presenta más coordinación y fuerza, todavía sus movimientos son un poco torpes (Baldwin y Baldwin, 1978). El infante II empieza a utilizar su cola durante la “locomoción” y puede colgarse entre 1 y 2 minutos (Baldwin y Baldwin, 1973). También realiza otras actividades independientes de la madre, como por ejemplo el “viaje” (Baldwin y Baldwin, 1973; Clarke, 1990) permaneciendo a una distancia entre 1 y 2 metros de ella (Baldwin y Baldwin, 1973). Los infantes de *A. guariba*, son más independientes al quinto mes de edad, mostrando comportamientos exploratorios y movimientos fuera de la madre (Miranda *et al.*, 2005). En *A. caraya*, los infantes inician su actividades independientes entre los 4 y 6 meses de

edad (Rumiz, 1990). El infante II de *A. palliata* es más activo, móvil y explora su entorno con mayor frecuencia que el infante I, además se involucra en interacciones sociales cuando la madre descansa o se está alimentado (Baldwin y Baldwin, 1973). En la “exploración”, el infante se aleja de su madre desde uno hasta cinco metros (Baldwin y Baldwin, 1973). El tipo de exploración que realiza es en el contexto de “locomoción”, aunque también manipula objetos como ramitas secas u hojas que se lleva a la boca para después escupirlas (Baldwin y Baldwin, 1973; Cabrera, 1993).

En *A. palliata*, el infante II realiza el “juego de lucha” con infantes, juveniles y raras veces con su madre (Baldwin y Baldwin, 1973, 1978; Zucker y Clarke, 1992). El “juego social” con lo individuos inmaduros aumenta mientras que la interacción con los individuos adultos decrece (Baldwin y Baldwin, 1973; Clarke, 1990). Los infantes de *A. seniculus* (Mack, 1979) y *A. guariba* (Miranda *et al.*, 2005) se involucran en el juego de lucha, siendo esto evidente al cuarto mes de edad.

Por otro lado, el infante II de *A. palliata* consume pocas cantidades hojas ya que todavía depende de la leche materna (Baldwin y Baldwin, 1978; Cabrera, 1993; Clarke, 1990).

Infante III

En *A. palliata*, el repertorio conductual y la coordinación del infante III son mayores que el infante II. El infante III es mucho más independiente de la madre y puede estar de cuatro a ocho horas sin tener contacto con ella. Las actividades que este infante realiza independiente de su madre son “descanso”, “viaje” y “locomoción” (Baldwin y Baldwin, 1973).

El infante III ya no es transportado por la madre por periodos largos de tiempo, solamente lo hace cuando el infante tiene dificultades para saltar o moverse entre las ramas (Baldwin y Baldwin, 1973; Cabrera, 1993). Este infante cuando es transportado se encuentra en la parte dorsal de su madre (Cabrera, 1993).

La exploración tiene mayor incidencia en los infantes III que en los infantes I y II, esto se debe a la mayor coordinación motora que les permite moverse entre las ramas (Baldwin y Baldwin, 1973, 1978). La exploración de este infante es realizada en forma de “locomoción”, lo cual le permite reconocer su ambiente (Cabrera, 1993). Durante la exploración, el infante llega a alejarse de su madre a una distancia de 20 m, cuando ésta está descansando (Baldwin y Baldwin, 1973).

El espaciamiento entre la madre y el infante III se incrementa en cualquiera de las actividades como por ejemplo, en la conducta de “viaje”, el infante se separa de su madre a partir de uno a cinco metros; no llega a viajar a una distancia menor a un metro. Durante el “descanso” el infante puede encontrarse cerca de su madre entre 0 a 15 cm aunque también se le ha visto descansar a varios metros de distancia (Baldwin y Baldwin, 1973).

El infante III recibe conductas agonistas principalmente de su madre debido a que ya no es tan tolerado por ella (Baldwin y Baldwin, 1973); la madre ya no es tan receptiva con este infante ya que se presenta conductas como “darle espalda”, “no abrazarlo” o “abandonarlo” (Baldwin y Baldwin, 1973; Clarke, 1990); además lo rechaza en los intentos de contacto ventro-ventrales por amamantamiento debido a que es la etapa de inicio del destete (Cabrera, 1993). El destete concluye entre los 12 y 16 meses de edad (Cabrera, 1993).

El infante III tiende a descansar durante los periodos de descanso de la tropa debido a que en su dieta tiene un incremento de material vegetal (Baldwin y Baldwin, 1973, 1978; Cabrera, 1993; Clarke, 1990) aunque a algunas veces la madre le proporciona un poco de leche (Cabrera, 1993; Clarke, 1990).

Este infante se involucra en juegos sociales de aproximadamente 2 a 15 min (Baldwin y Baldwin, 1973). El “juego social” se presenta con mayor frecuencia en el infante III que en el infante I y II (Baldwin y Baldwin, 1973; Carpenter, 1965; Zucker y Clarke, 1992); además, el infante III puede jugar con individuos de mayor edad (juveniles, hembras adultas) o con otros infantes de su misma edad o más jóvenes (Baldwin y Baldwin, 1973, 1978; Zucker y Clarke, 1992). El “juego de lucha” en el infante III es más diestro que en el infante II (Baldwin y Baldwin, 1973, 1978).

Juveniles

Los juveniles de *A. palliata* son completamente independientes de la madre; sin embargo, a principios de la etapa juvenil (12 y 16 meses) se observa a este individuo cerca de su madre y de su hermano, si éste existe (Cabrera, 1993). Clarke (1990), reportó que entre los 17 y 18 meses de edad del juvenil permaneció cerca de su madre cuando descansa.

Los juveniles se involucran en interacciones positivas con varios miembros de la tropa, como por ejemplo juegan con otros juveniles, hembras adultas e infantes y algunas veces con

machos adultos (Cabrera, 1993; Zucker y Clarke, 1992), aunque también reciben conductas agresivas de machos adultos y hembras adultas (Clarke, 1990).

Zucker y Clarke (1992) y Carpenter (1934) reportaron que el tiempo invertido en juego disminuyó en la etapa juvenil. Entre los 20 y 36 meses de edad de los juveniles gradualmente disminuye el tiempo invertido en “juego” y aumenta el tiempo en “alimentación” y descanso (Baldwin y Baldwin, 1978; Cabrera, 1993) Los juveniles dependen exclusivamente del material vegetal por lo que invierten tiempo en descanso de una a tres horas (Baldwin y Baldwin, 1978). El juego en los juveniles se observa preferentemente después del “descanso” (Baldwin y Baldwin, 1978). El repertorio conductual de los juveniles es similar al del los individuos adultos (Clarke, 1990). A partir de los dos años de edad los juveniles abandonan la tropa y son sexualmente maduros entre los 34 y 40 meses de edad (Clarke, 1990).

4.2 LA FRAGMENTACIÓN DE LAS SELVAS

La fragmentación de la selva es usualmente definida, a nivel paisaje, como el proceso por el cual una extensa área de selva es transformada o reducida en pequeños parches (remanentes) que se encuentran aislados uno de otros (Fig.1) (Fahrig, 2003). Los remanentes de selva resultantes están situados en diferentes posiciones en el paisaje y varían de acuerdo al tamaño, forma y aislamiento (Saunders *et al.*, 1991).

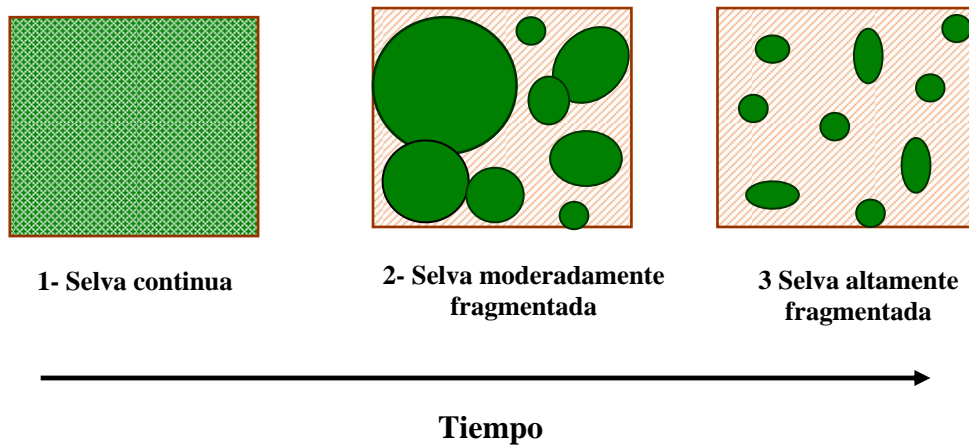


FIG. 1. Proceso de la fragmentación de la selva.

La fragmentación y pérdida de las selvas son resultados de la deforestación inmoderada; siendo esta influida por el crecimiento poblacional y la intensificación del uso del suelo para

actividades principalmente como la agricultura (Cowlshaw y Dunbar, 2000) y ganadería (Laurance, 1999). Estrada (2006), reportó que las tasas de deforestación en Mesoamérica (sur de México, Belice, Guatemala, El Salvador, Honduras, Nicaragua, Costa Rica y Panamá) para el periodo 1990 a 2000, fue estimada de 440,000 ha/año y para los países de la cuenca Amazónica (Colombia, Venezuela, Ecuador, Perú, Paraguay, Brasil, Suriname y Guyana) fue de 3.5 millones de ha/año.

La fragmentación de la selva tiene como resultado: a) la interrupción del flujo genético (Estrada y Coates-Estrada, 1988), b) depresión endogámica, c) deterioro de las condiciones ecológicas, por lo tanto, disminución de recursos (alimentación, apareamientos), c) sobreexplotación de recursos, d) incremento en la competencia y depredación, f) reducción en el tamaño efectivo de la población (Estrada y Coates-Estrada, 1996) y g) alteración de procesos ecológicos (ciclos de nutrientes, polinización, dispersión, fecundación) (Laurance *et al.*, 2002; Lindenmayer y Fischer, 2007). En los fragmentos de selva se producen cambios microclimáticos tales como el incremento en la radiación solar y una mayor exposición al viento; el primero produce en una variabilidad de la temperatura mientras que el segundo reduce la humedad en el fragmento (Saunders *et al.*, 1991). Además, se produce el efecto “borde” que incrementa la mortalidad de los árboles debido a los cambios abióticos mencionados y favorece el crecimiento de especies secundarias que reducen el crecimiento, la sobrevivencia y reproducción de los árboles (Laurance *et al.*, 2002).

Por lo tanto, la pérdida y fragmentación de las selvas tienen consecuencias importantes en la biodiversidad (Fahrig, 2003; Lindenmayer y Fischer, 2007), llevando a ciertas especies a la extinción local, regional y por último a la extinción global (Henle *et al.*, 2004).

4.3 EFECTO DE LA FRAGMENTACIÓN DE LA SELVA EN LAS POBLACIONES DE PRIMATES DEL GÉNERO *ALOUATTA*

Los eventos catastróficos naturales como huracanes, inundaciones, sismos, actividad volcánica y la deforestación extensiva causada por las actividades humanas, han tenido un impacto crítico en la sobrevivencia de las poblaciones de primates (Estrada *et al.*, 2006).

Las poblaciones actuales de *Alouatta* consisten en grupos aislados que ocurren en fragmentos pequeños y largos, rodeados de pastura u otros tipos de vegetación antropogénica (cacao, café) (Estrada y Coates-Estrada, 1996). Se ha reportado que *A. palliata* llega a ocupar

agroecosistemas de café y cacao en los países de México (Estrada y Coates-Estrada, 1996; Muñoz *et al.*, 2006), Costa Rica y Nicaragua (McCann *et al.*, 2003; Somarriba *et al.*, 2004).

La fragmentación y el aislamiento del hábitat han provocado cambios en el tiempo invertido en el patrón de actividad general (locomoción, alimentación, viaje, descanso e interacciones sociales) por los individuos del género *Alouatta*; estos cambios se deben a los ajustes que realiza el mono aullador, asignando tiempo y energía a actividades vitales tal como, crecimiento, mantenimiento y reproducción (Estrada *et al.*, 1999). Así también, la fragmentación de la selva provoca que los individuos sean más vulnerables a las enfermedades (Crockett, 1998). En contraste con otros primates neotropicales, los monos aulladores están propensos a adquirir enfermedades, como la fiebre amarilla y parásitos como el gusano barrenador (*Alouattamyia baeri*); dicho parásito lo obtienen con mayor facilidad cuando éstos se encuentran cerca del ganado (Crockett, 1998). Cruz *et al.* (2000), reportaron para *A. caraya*, que aquellos que se encontraban en fragmentos degradados y de tamaño pequeño mostraron una alta diversidad y prevalencia de parásitos. Trejo-Macías *et al.* (2007), en su estudio reportaron para *A. pigra* y *A. palliata* que la prevalencia de parásitos fue mayor en un hábitat fragmentado que en hábitat continuo. Por otro lado, como resultado de la fragmentación, los aulladores están expuestos a un estrés fisiológico ya que presentan altos niveles de cortisol (ver Pozo-Montuy y Serio-Silva, 2007).

Algunos estudios sobre la fragmentación y perturbación de la selva en *Alouatta* han sido principalmente enfocados a cambios en la demografía, en la dieta, en el patrón de actividad y en la conducta social. Las especies de *Alouatta* que han sido estudiadas en hábitat fragmentados por la actividad humana o por eventos naturales (huracanes) son: *A. pigra* en México (Rivera y Calmé, 2006; Van Belle y Estrada, 2006), en Belice (Behie y Pavelka, 2005; MacKenzi, 2005; Pavelka y Chapman, 2006); *A. palliata* en Costa Rica (Clarke *et al.*, 2002a; Clarke *et al.*, 2002b; DeGama-Blanchet y Fedigan, 2006), en México (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2005; Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006b; Estrada y Coates-Estrada, 1996; González-Picazo *et al.*, 2001; Juan *et al.*, 1999; Juan *et al.*, 2000; Ortiz Martínez *et al.*, 1999) y en Nicaragua (Illes, 2005); *A. fusca* en Brasil (Chiarello, 1993, 1994; Galetti *et al.*, 1994); *A. seniculus* en la Guayana Francesa (de Thoisy y Richard-Hansen, 1997); y *A. caraya* en Argentina (Kowalewski y Zunino, 1999).

4.3.1 Efectos en el patrón de actividad general

Clarke *et al.* (2002a) reportaron para *A. palliata* que después de que el hábitat fue deforestado, los aulladores invirtieron mayor tiempo en “alimentación”, la distancia viajada fue mayor y disminuyó el tiempo invertido en “descanso”. de Thoisy y Richard-Hansen (1997) reportaron que en la selva altamente degradada, *A. seniculus* invirtió más tiempo en “alimentación” y menos tiempo en “contactos sociales”. Illes (2005) quien en su estudio comparó el patrón de actividad de *A. palliata* entre un hábitat fragmentado y el no fragmentado, encontró que los aulladores del primer hábitat invirtieron mayor tiempo en “alimentación” y menor tiempo en “descanso”. Los estudios realizados en hábitat fragmentados, con *A. palliata*, han encontrado una disminución en “viaje” y un aumento en “locomoción” (González-Picazo *et al.*, 2001; Juan *et al.*, 2000). Behie y Pavelka (2005), reportaron para *A. pigra* que después de un huracán los aulladores fueron más inactivos.

4.3.2 Efectos sobre la dieta

La fragmentación de la selva reduce la calidad del hábitat para los monos aulladores debido a que hay una alteración en la composición y estructura de la vegetación, ya que en los fragmentos dominan las especies secundarias, existen árboles pequeños y las especies de árboles importantes para su alimentación se presentan en densidades bajas (Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006b). Por lo tanto los fragmentos ofrecen menor calidad y cantidad de recursos alimenticios para los aulladores (Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006b; Estrada *et al.*, 1999).

En un hábitat fragmentado la dieta de *A. palliata* no es tan diversa, ya que predomina el consumo de hojas, mientras que en un hábitat continuo lo aulladores presentan una dieta balanceada (hojas, frutos, flores) (González-Picazo *et al.*, 2001; Juan *et al.*, 2000). En un hábitat altamente fragmentado se ha observado a los aulladores comer vegetación exótica (árboles de *Eucaliptus* o de naranja) la cual no se encuentra en ambientes no perturbados (Bicca-Marques y Calegario-Marques, 1994c; de Thoisy y Richard-Hansen, 1997).

La fragmentación de la selva ha provocado que los aulladores presenten conductas inapropiadas de su especie como por ejemplo en *A. palliata* (Clarke *et al.*, 2002a) y en *A. pigra* (Pozo-Montuy y Serio-Silva, 2007) se les ha visto bajar al suelo y alimentarse de plantas que se encuentran en este sustrato. La conducta de “alimentación” en el suelo puede proporcionar una alternativa o suplemento para satisfacer los requerimientos nutricionales individuales (Pozo-

Montuy y Serio-Silva, 2007); sin embargo, este comportamiento terrestre tiene costos debido a que corren el riesgo de ser presas de un depredador terrestre (Cuaron, 1997).

4.3.3 Efectos en la estructura y conducta social.

La fragmentación de la selva altera la estructura social de los aulladores, reduciéndose el número de individuos y las clases de edad/sexo en las tropas se modifica; lo cual tiene consecuencias importantes en el potencial de apareamientos (Estrada y Coates-Estrada, 1988). Se ha reportado en *A. palliata* (Clarke *et al.*, 2002a; Clarke *et al.*, 2002b; Estrada y Coates-Estrada, 1996) y en *A. pigra* (Behie y Pavelka, 2005; MacKenzi, 2005; Pavelka y Chapman, 2006), que en un hábitat perturbado existen cambios en las clases de edad/sexo en las tropas, además de una disminución en el número de individuos. Estos cambios en la organización social de las tropas tienen consecuencias importantes en la calidad y la cantidad de las interacciones sociales. Clarke *et al.* (2002a) reportaron para *A. palliata* que, a consecuencia de los cambios en el tamaño y composición, las interacciones sociales disminuyeron después de que su hábitat fue perturbado. Estos mismos resultados fueron reportados para *A. pigra* en el estudio de Behie y Pavelka (2005).

MacKenzi (2005) comparó la conducta social antes y después de la presencia de un huracán en *A. pigra*. En su estudio encontró que después de este evento natural, el juego social disminuyó para todas las clases de edad/sexo en la tropa; además, los individuos invirtieron menor tiempo en “acicalamiento” y hubo más “aproximaciones” entre los individuos. Illes (2005) comparó las interacciones sociales de *A. palliata* entre un hábitat fragmentado con aquel no fragmentado, encontró que en el segundo hábitat la “proximidad” entre los individuos es mayor que en el primer hábitat; además reportó que las conductas agonistas tienen mayor incidencia en el hábitat no fragmentado que en el fragmentado. Juan *et al.* (2000), en su estudio con *A. palliata* en tres fragmentos de diferentes áreas, encontró que el porcentaje de interacciones sociales fue menor en un fragmento de área pequeña que en los fragmentos medianos y grandes. En un estudio con *A. seniculus*, se encontró que en un hábitat altamente fragmentado los individuos invirtieron menos tiempo en contactos sociales y la proximidad espacial entre los miembros del grupo decreció (de Thoisy y Richard-Hansen, 1997).

Los patrones de dispersión de los aulladores *A. palliata* también se ven afectados por la fragmentación del hábitat (Clarke *et al.*, 2002b), ya que al reducirse el área del hábitat de las tropas, se exhibe un decline significativo en la inmigración de las hembras.

4.3.4 Estudios sobre la fragmentación de la selvas en *Alouatta palliata* y *Alouatta pigra* en México.

En México, la selva húmeda tropical de la región de Los Tuxtlas resguarda la distribución geográfica más septentrional del género *Alouatta* en el continente Americano, representado por las especies *A. palliata* y *A. pigra* (Estrada y Coates-Estrada, 1984). Los primates silvestres mexicanos han sido afectados por la pérdida y la fragmentación de su hábitat debido a la conversión de sus ecosistemas en pastizales y campos de cultivo por la actividad humana y la formación de ranchos teniendo aunado la invasión de ganado. Lo anterior resulta en la extinción local y regional de las especies debido a la reducción en el tamaño de la población original. La distribución geográfica de los primates mexicanos en el país se ha reducido en un 80 al 90% (Estrada y Coates-Estrada, 1988, 1996).

En México, se han realizado varios estudios sobre los efectos de la perturbación y fragmentación del hábitat en tropas de *A. palliata* y *A. pigra*. Algunos estudios han reportado cambios demográficos (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2005; Estrada y Coates-Estrada, 1996) y variaciones en la composición de la dieta (Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006b; Estrada *et al.*, 1999; González-Picazo *et al.*, 2001; Juan *et al.*, 1999; Juan *et al.*, 2000) para *A. palliata* en la región de Los Tuxtlas, Veracruz; cambios en la composición de la dieta para *A. pigra* en Calakmul, Campeche (Rivera y Calmé, 2006); y variaciones en el tiempo invertido al patrón de actividad general e interacciones sociales en *A. palliata* en Los Tuxtlas, Veracruz (Juan *et al.*, 2000; Ortiz Martínez *et al.*, 1999).

La información sobre la conducta social de individuos jóvenes en hábitat fragmentados es nula, sin embargo, existe un estudio en un fragmento de selva en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, sobre conducta y espaciamiento interindividual de individuos inmaduros (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2007). En dicho estudio reportan que los infantes (6-10 meses de edad, categoría III) invirtieron una gran proporción de tiempo en contacto con su madre, mientras que los juveniles estuvieron alejados de ella. Los individuos inmaduros usualmente estuvieron a menos de 5 metros de su madre y de otros individuos de la tropa. Además, cuando la distancia de la madre y el infante se incrementaba, los individuos inmaduros permanecían cerca de otros individuos de la tropa. Los inmaduros invirtieron más tiempo en descanso, seguido de alimentación, locomoción, juego y exploración. El tiempo invertido en el patrón de actividad fue

diferente entre juveniles e infantes, siendo los juveniles los que invirtieron más tiempo en alimentación que los infantes.

En la siguiente sección describo los materiales y métodos utilizados para llevar a cabo los objetivos de este estudio.

V. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 SITIO DE ESTUDIO

El presente trabajo se realizó en dos sitios que son parte de la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas, ubicada a 95° 17' a 94° 40' longitud oeste y 18° 42' a 18° 15' latitud norte del estado de Veracruz. Dicha reserva cubre una superficie total de 155, 122. 46 has, divididas en 125, 403 ha de zona de amortiguamiento que incluye a tres zonas núcleo: volcán San Martín Pajapan, con 1,883 ha; volcán Santa Marta, con 18,031 ha y volcán San Martín Tuxtla con 9,805 ha (Diario Oficial de la Federación, 1998). Como resultado de la actividad humana, el 80 al 90% de las selva de esta región han sufrido cambios a pastizales y monocultivos (Estrada y Coates-Estrada, 1996) con una tasa de deforestación anual del 4.2 al 4.3% (Dirzo y García, 1992).

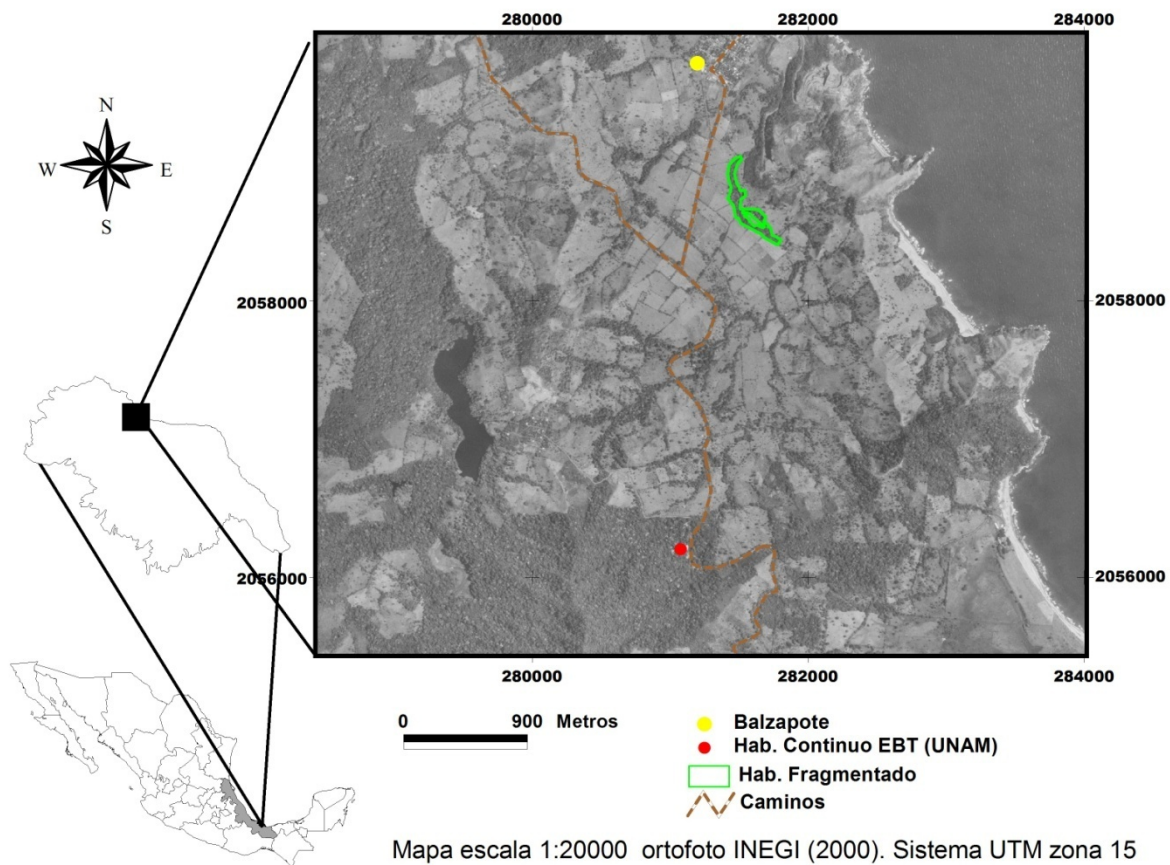


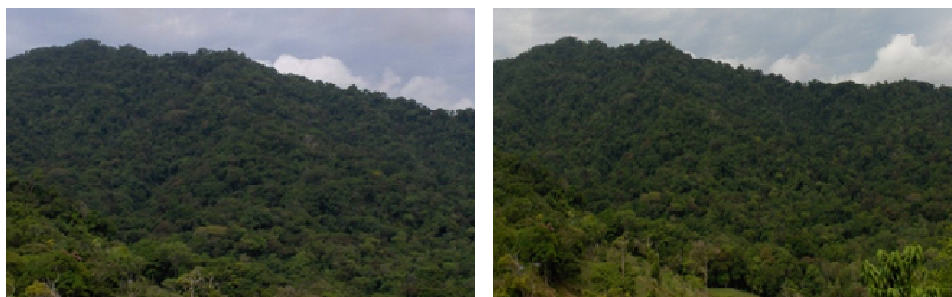
FIG. 2 Localización del sitio de estudio. El círculo rojo indica el hábitat continuo en el cual se localiza el grupo de monos aulladores bajo estudio. Este hábitat continuo es parte de la selva protegida de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” del IBUNAM. La línea en verde representa el hábitat fragmentado en donde existe la otra tropa de monos aulladores bajo estudio. La línea punteada café muestra caminos y el círculo amarillo indica asentamientos humanos. Mapa proporcionado por el Biol. Genaro Gutiérrez García.

El primer sitio de estudio (hábitat continuo) se localiza en la selva protegida de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” del IBUNAM ubicada a $95^{\circ} 04'$ a $95^{\circ} 09'$ de longitud oeste y a $18^{\circ} 34'$ a $18^{\circ} 36'$ de latitud norte, la cual forma parte del área de selva del volcán San Martín Tuxtla. La estación cubre una superficie total de 640 ha con un ámbito altitudinal de 150 a los 650 m.s.n.m. (Dirzo *et al.*, 1997) (Fig. 2 y 3a).

El segundo sitio de estudio es un fragmento de selva (hábitat fragmentado) ubicado en terrenos del ejido Balzapote ($18^{\circ}36'$ latitud norte y $95^{\circ}04'$ longitud oeste) ,que se localiza a 2.5 km al noreste de los terrenos de la UNAM. Este hábitat fragmentado presenta una forma alargada, con 750 m de largo y 50 m de ancho y una superficie de 3.5 ha y con una altitud de 20 m.s.n.m. Este sitio ha estado aislado desde hace 28 años aproximadamente y se encuentra rodeado por pastizales (Fig. 2 y 3b).

La vegetación dominante en ambos sitios es selva alta perennifolia, aunque en el caso de áreas fragmentadas, éstas se encuentran en un alto grado de perturbación encontrándose vegetación secundaria (Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997). El clima es cálido-húmedo con una temperatura media anual de 22 a 26 °C (Soto y Gama, 1997) y una precipitación anual de 3,000 a 4,500 mm. El mes de Mayo es el más seco mientras que de Julio a Noviembre son los más lluviosos (Soto, 2004).

a) Hábitat continuo



b) Hábitat fragmentado



FIG. 3 Fotografías de los sitios de estudio: a) hábitat continuo y b) hábitat fragmentado.

5.2 SUJETOS DE ESTUDIO

La observación de la conducta la realicé en individuos de dos tropas de monos aulladores (*A. palliata*), una que existe en un hábitat continuo (HC) y la otra en un hábitat fragmentado (HF). Para la descripción de las interacciones sociales, clasifiqué e identifiqué a los individuos de cada tropa de acuerdo a la edad (adultos, juveniles e infantes), sexo (macho y hembra) y características físicas (coloración natural rubia en la cola y en las patas traseras) (Fig. 4); Así también les asigné un nombre (apéndice III). Los individuos inmaduros los clasifiqué en cuatro categorías de edad tomando en consideración la edad: infante I (0-3 meses), infante II (4-7 meses) e infantes III (8-12 meses), juveniles (13-36 meses). Esta clasificación de los individuos inmaduros se basó en estudios previos (Carpenter, 1934; Carpenter, 1965; Clarke, 1990; Neville, 1972).



FIG. 4 Individuos de las tropas de monos aulladores *A. palliata*. La fotografía de la izquierda muestra a un infante I y la de la derecha muestra una hembra adulta con su cría. El círculo rojo en la cola del infante indica la coloración natural rubia.

El tamaño y la composición de la tropa del HC y la del HF cambiaron durante los diferentes periodos de muestreo, debido a los procesos de inmigración, emigración, nacimientos, muertes e individuos desaparecidos (individuos de los que no se tiene información sobre si emigraron del grupo o murieron). La tropa del HC estuvo compuesta, durante la fase piloto del estudio (julio, 2005), de 14 individuos (6 machos adultos, 4 hembras adultas, 2 juveniles y 2 infantes II) y al finalizar este estudio (periodo de Abril-Junio, 2006) estuvo constituida por 20 individuos (7 machos adultos, 7 hembras adultas, 3 juveniles y 3 infantes I). Este cambio en el tamaño y la composición del grupo se debieron a que en el periodo Agosto-October, 2005, un macho adulto y una hembra adulta inmigraron a la tropa, además de que a partir de Octubre, 2005

los infantes (Cristian y Crucito) que inicialmente estaban en la tropa pasaron de ser infantes II a infantes III; en el periodo de Marzo-Abril, 2006, dos hembras adultas inmigraron, hubo tres nacimientos y además fue el periodo de transición de los infantes III (Cristian y Crucito) a la etapa de juveniles (Fig. 5). Este grupo forma parte de una población de cerca de 17 tropas de monos aulladores que habitan la reserva de la UNAM y se encuentra localizada en la porción más oriental del terreno de la UNAM (Estrada, 1982) (Fig. 2).

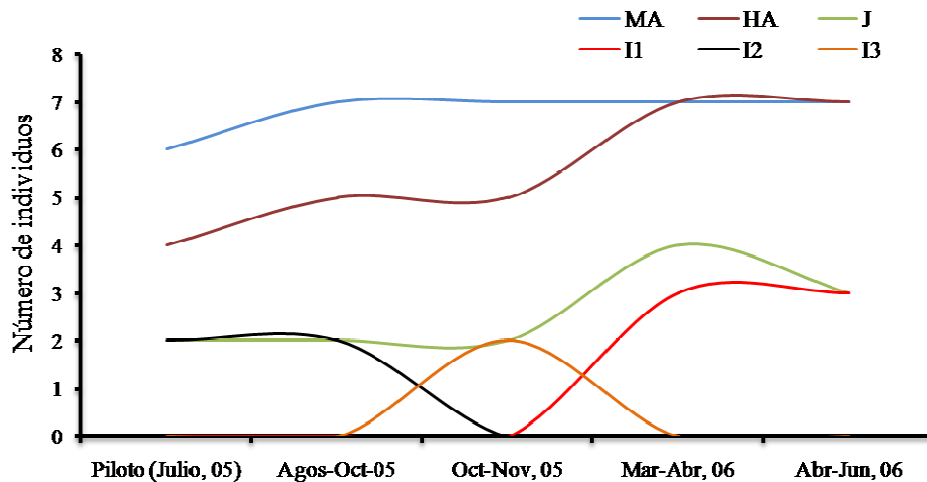


FIG. 5 Variación en el tamaño y composición de la tropa de monos aulladores del HC. Las líneas indican el número de machos adultos (MA), hembras adultas (HA), juveniles (J), infantes I (I1), infantes II (I2) e infantes III (I3).

El tamaño y la composición de la tropa del HF, presentó cambios a través de la fase piloto de este estudio (Julio, 2005), en donde se inició con 9 individuos (3 machos adultos, 3 hembras adultas y 3 juveniles), hasta el final de éste (periodo de Abril a Junio de 2006) concluyendo con 12 individuos (3 machos adultos, 4 hembras adultas, 3 juveniles, 1 infante II y 1 infante III). Estas variaciones fueron resultado de la inmigración de dos hembras adultas y de un nacimiento, ocurridos en Septiembre de 2005. En el periodo de Octubre a Noviembre de 2005, una hembra adulta desapareció y hubo dos nacimientos; de Febrero a Marzo 2006, un infante murió y los infantes que nacieron en la tropa pasaron de ser infantes I a infantes II; y en el periodo de Abril a Junio de 2006, un infante II (Luisito) pasó a ser infante III. Este grupo ha sido estudiado por, aproximadamente, 15-20 años (Estrada, comunicación per.) (Fig. 6).

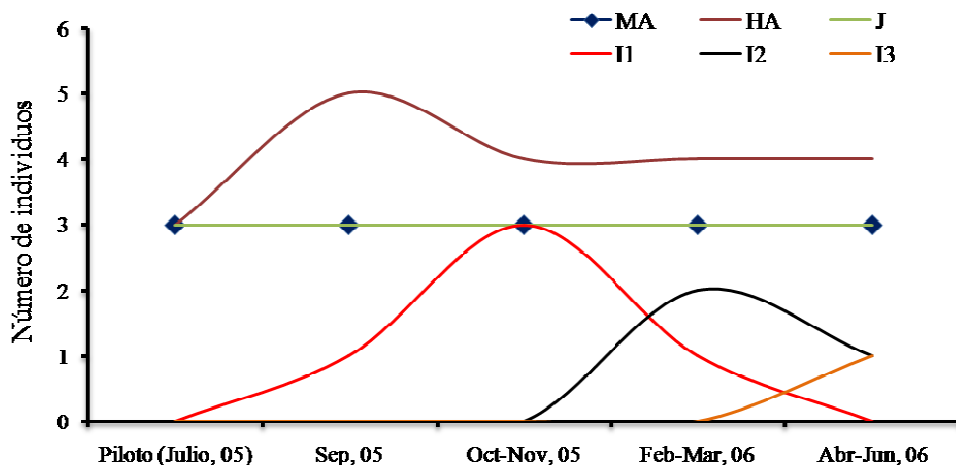


FIG. 6 Variación en el tamaño y composición de la tropa de monos aulladores del HF. Las líneas indican el número de machos adultos (MA), hembras adultas (HA), juveniles (J), infantes I (I1), infantes II (I2) e infantes III (I3).

5.3 COLECTA DE LOS DATOS

Las observaciones del comportamiento de los individuos de los dos grupos de monos aulladores las realicé durante los meses de Agosto a Noviembre de 2005 y de Febrero a Junio de 2006. En cada uno de estos meses dediqué 10 días a la observación de cada grupo. En cada día tomé registros de la conducta, observando a los monos de las 07:00 a las 14:00 hrs, por ser este el periodo de mayor actividad diurna documentado para monos aulladores (ver apéndice II). Los días de observación los alterné entre las tropas, es decir, 5 días continuos del mes observé a una tropa y los siguientes 5 días a la otra y así, hasta completar los 10 días por tropa. Esto resultó en cerca de 20 días efectivos de trabajo de campo por mes. Mientras que esta fue la meta, variaciones en las condiciones climáticas y dificultades en encontrar la tropa por la topografía del lugar, no permitieron que este calendario se cumpliera de modo estricto.

5.3.1 Registro conductual por medio de muestreos focales

El muestreo focal (Altmann, 1974) fue el método que utilicé para el registro de las conductas de interacción social y del patrón de actividad general. Este método me permitió observar a cada individuo de cada tropa por periodos de 15 minutos de duración, registrando la ocurrencia y el tiempo de duración de las conductas.

Las conductas del patrón de actividad que registré fueron las siguientes: “descanso”, “alimentación”, “locomoción”, “viaje” y “exploración” (sólo para los individuos inmaduros), las cuales las registré como estados. El patrón de actividad de los individuos inmaduros fue realizado independientemente de la madre.

Las interacciones sociales estuvieron divididas en tres bloques de información: (1) interacción materno-infantil, en la cual se registró las conductas de “descanso-madre”, “locomoción madre”, “viaje-madre”, “posición ventral” y “posición dorsal” para cada uno de los infantes; (2) interacciones afiliativas, en la cual se registró, para cada individuo de las tropas, las conductas de “juego social” (“juego en persecución”, “juego de lucha” y “juego brincando”), “aproximación” y conductas de “contacto” (“acicalamiento”, “tocar con la boca”, “tocar con la mano”); y (3) interacciones agonistas, en las cuales se registraron las conductas de “pelea”, “desplazamiento”, “golpe” y “persecución” para cada sujeto de las tropas. Las definiciones operacionales de cada una de las conductas se encuentran en el apéndice I. Las conductas de la interacción materno-infantil y de “juego social” las registré como estados y las conductas de “aproximación”, “contacto” y “agonistas” las registré como eventos.

Durante el periodo de 10 días de observación correspondiente a cada tropa, 5 días los dediqué a observaciones focales, de los cuales, dos días registré, solamente a individuos inmaduros (juveniles e infantes) con el objetivo de obtener un mayor registro de la conducta social de estos individuos.

5.3.2 Registros del espaciamiento interindividual por muestreos de barrido

El muestreo de barrido instantáneo (Altmann, 1974) lo utilicé para medir inmediatamente la relación espacial de los individuos de la tropa con respecto al sujeto focal. El espaciamiento interindividual puede constituir un indicador importante de las relaciones sociales grupales (Jones, 1980; White y Chapman, 1994) debido a que los individuos presentan determinado comportamiento de acuerdo a la identidad del individuo que tengan como vecino (White y Chapman, 1994). El muestreo de barrido instantáneo lo realicé a cada individuo focal de la tropa con una duración de 20 min. durante el cual cada 5 min. registré la identidad (clase de edad/sexo y el nombre) del sujeto focal y la identidad (clase de edad/sexo y el nombre) de los individuos que estuvieron en cada uno de los espaciamientos interindividuales con respecto al animal focal. Las medidas de espaciamiento interindividual seleccionadas fueron las siguientes: (1) contacto

físico, (2) a “1 m” de distancia, (3) “mayor a 1 m de distancia y menor a 5 mts” y (4) “solo” (termino utilizado cuando los individuos de la tropa que se encontraron en un perímetro mayor a 5 mts. o no estaban visibles con respecto al sujeto focal). Durante el periodo de 10 días de observación correspondiente a cada tropa, 5 fueron dedicados a observaciones de barrido instantáneo.

Los 5 días que dediqué a las observaciones focales los alterné con los 5 días correspondientes a las observaciones de barrido, es decir, un día realizaba registros focales y al día siguiente barridos y así, hasta obtener los 5 días de muestreo focal y 5 días de muestreo de barrido, mensualmente, para cada tropa por condición.

Los individuos de cada grupo los observé con base a un orden aleatorio realizándolo de la siguiente manera: 1) cada día de observación, asigné un número aleatorio a cada individuo de la tropa por medio del programa Excel, 2) el individuo que tuvo el número uno fue el primero en ser observado, si no se encontraba este individuo, observaba al individuo con el número dos y así hasta registrar a los individuos de la tropa.

Durante las observaciones, cuando el individuo focal desaparecía de mi vista durante una sesión de registro, permití 5 min. de tolerancia para volver a encontrarlo y seguir con el registro de su conducta, si no lo localizaba en este tiempo cambiaba de individuo focal

5.4 ANÁLISIS DE LOS DATOS

Los datos obtenidos en campo los almacené en una base de datos (MSACCESS) y los procesé con la ayuda de hojas de calculo (MSEXCEL) para obtener tabulaciones de frecuencias y duraciones. La estadística descriptiva (media y error estándar) fueron calculados en el programa SPSS 13 para examinar variaciones en el tiempo invertido en el patrón de actividad general y en las interacciones sociales entre tropas.

La información la organicé en los siguientes cuatro conjuntos de datos: patrón de actividad general, interacciones sociales, espaciamento interindividual y diversidad social

5.4.1 Patrón actividad general

El tiempo invertido en las conductas del patrón de actividad general por los individuos de la tropa del HC y la del HF, lo expresé como el número de minutos registrados, para cada conducta, por hora focal de observación. Esto resultó en una tasa de duración (min/hr.) calculada como: el total de la duración (min.) de la conducta entre el tiempo total (hrs.) de la observación focal de cada individuo. Utilicé el termino “tasa media de duración” debido a que calculé la media a cada conducta.

5.4.2 Interacciones sociales

Las interacciones sociales estuvieron compuestas por las interacciones materno-infantiles, interacciones afiliativas (“juego social”, “aproximación” y “contacto”), e interacciones agonistas. El juego social estuvo compuesto por dos categorías; 1) “juego de lucha” y 2) “juego sin contacto” en el cual agrupe el “juego en persecución” y “juego brincando”.

El tiempo invertido por los infantes en cada conducta de interacción materno-infantil y el tiempo dedicado a los tipos de “juego social” por los juveniles e infantes de la tropa del HC y la del HF, lo expresé como el número de minutos registrados, para cada conducta, por hora focal de observación. Esto resultó en una tasa de duración (min./hr.) calculada como: el total de la duración (min.) de la conducta entre el tiempo total (hrs.) de la observación focal de cada individuo. Utilicé el termino “tasa media de duración” debido a que calculé la media a cada conducta.

El número de eventos registrados en cada una de las conductas de “contacto” (“acicalamiento”, “tocar con la boca”, “tocar con la mano”) los agrupé para cada clase de

edad/sexo y el valor obtenido lo expresé como la cantidad de eventos registrados por hora focal de observación. Esto resultó en una tasa de ocurrencia (eventos/hr) calculada como: el total de eventos de la conducta entre el tiempo total (hrs) de la observación focal de cada individuo. Los eventos registrados en la conducta de “aproximación” los expresé de la misma forma que las conductas de “contacto” (eventos/hr, tasa de ocurrencia). Los eventos registrados en cada una de las conductas de las interacciones agonistas (“pelea”, “desplazamiento”, “golpe” y “persecución”) los agrupé para cada clase de edad/sexo y el valor obtenido también lo expresé como eventos/hora de observación (tasa de ocurrencia). Utilicé el termino “tasa media de ocurrencia” debido a que calculé la media a cada una de estas conductas.

5.4.4 Espaciamento Interindividual

5.4.4.1 Sociogramas

Realicé un modelo de sociograma para los infantes I, infantes II, infantes III y juveniles de la tropa del HC y la del HF, para ilustrar de modo gráfico-cuantitativo las clases de edad/sexo y la frecuencia en la que estuvieron en cada uno de los espaciamentos de “contacto”, “un metro” y “más de un metro y menor a cinco metros”, con respecto a los individuos inmaduros. Los sociogramas han sido utilizados para analizar la dirección y la intensidad de las interacciones sociales en tropas de primates (Estrada, 2002). Los sociogramas los construí en función de las frecuencias obtenidas en cada uno de los espaciamentos interindividuales de los individuos inmaduros, representándolas en porcentaje.

5.4.4.2 Análisis estadístico de las frecuencias

Las frecuencias que obtuve en cada uno de los espaciamentos para los infantes I, infantes II, infantes III y juveniles fueron analizados con la prueba estadística Chi-cuadrada con el objetivo de determinar diferencias en la frecuencia en la que las clases de edad/sexo estuvieron en los espaciamentos interindividuales de los individuos jóvenes. Esta prueba estadística también fue utilizada en el estudio de Wang y Milton(2003), para determinar las diferencias entre los machos adultos, en el número total de individuos y en el número de machos y hembras que presentaron en los tres tipos de espaciamento interindividual.

5.4.5 Diversidad Social

Utilicé el índice de diversidad Shannon-Wiener (H') para generar una medida indicadora de la diversidad social característica de los individuos inmaduros para cada uno de los espaciamentos interindividuales registrados: “contacto”, “un metro” y “mayor a un metro y menor a cinco metros”. El índice de diversidad Shannon-Wiener (H') ha sido utilizado en ecología para cuantificar la diversidad de especies. Este índice se ha convertido en una herramienta para los estudios de conducta social en primates, en los cuales se ha utilizado para medir las relaciones sociales entre hembras adultas (Cheney, 1992; Henzi *et al.*, 1997; Manson *et al.*, 1999; Range y Noe, 2002; Silk *et al.*, 1999) y para calcular un índice de asociación entre los individuos a partir del espaciamento interindividual (Domingo-Balcells *et al.*, 2003). Este índice lo calculé con el programa Bio-Dap (Magurran, 1988), para los infantes I, infantes II infantes III y juveniles de la tropa del HC y para aquellos de la del HF en cada uno de los espaciamentos interindividuales.

Con el objetivo de comparar la diversidad social de los individuos inmaduros entre tropas en cada uno de los espaciamentos, los valores de H' los estandaricé como la proporción entre el índice H' y la diversidad máxima (H'_{max}) que depende del número de individuos en la tropa (Cheney, 1992). La diversidad máxima (valor máximo posible del índice para un grupo de tamaño “n”) se calculó como $H'_{max} = \ln (n - 1)$, donde “n” es el número de individuos en la tropa. De modo que calculé H'/H'_{max} para los infantes I, infantes II, infantes III y juveniles para cada tropa en cada uno de los espaciamentos interindividuales. El valor obtenido de H'/H'_{max} varía entre “0” y “1”. Cuando el valor de H'/H'_{max} es cercano a “0” indica que el individuo tiene con mayor frecuencia a una determinada clase de edad/sexo de la tropa en el espaciamento interindividual (baja diversidad social). Si el valor de H'/H'_{max} es próximo a “1” indica que el individuo tiene con una frecuencia similar a todas las clases de edad/sexo de la tropa en el espaciamento interindividual (alta diversidad social).

VI. RESULTADOS

6.1. ESFUERZO DE MUESTREO PARA LA TROPA DEL HÁBITAT CONTINUO Y LA DEL HÁBITAT FRAGMENTADO

El esfuerzo total de muestreo logrado para los periodos de estudio (Agosto-Noviembre, 2005 y Febrero-Junio, 2006) fue de 116 días de observación en los cuales acumulé 409.95 horas de observación con 3994 registros. La tabla 1 indica el esfuerzo de muestreo logrado en el grupo del HC y en el del HF.

TABLA 2. Esfuerzo de muestreo en la tropa del hábitat continuo (HC) y en la del hábitat fragmentado (HF).

	HC			HF		
	<i>Focal</i>	<i>Barrido</i>	<i>Total</i>	<i>Focal</i>	<i>Barrido</i>	<i>Total</i>
No. de días de observación.	32	29	61	28	27	55
No. de registros	415	1378	1793	428	1773	2201
No. de horas de observación	96.17	93.01	189.18	100.45	120.32	220.77

6.2 PATRÓN DE ACTIVIDAD GENERAL

En las siguientes secciones, presento los aspectos generales del tiempo invertido en cada una de las conductas del patrón de actividad general por la tropa del HC y la del HF; además, muestro el tiempo dedicado a “descanso”, “alimentación”, “locomoción”, “viaje” y “exploración” por los individuos jóvenes de la tropa del HC y por aquellos de la tropa del HF.

6.2.1 Aspectos generales del patrón de actividad de la tropa del hábitat continuo y la del hábitat fragmentado

El patrón de actividad general fue similar para la tropa del HC y la del HF, ya que en ambos sitios predominó la conducta de “descanso” seguida de “alimentación”, “locomoción” y “viaje”. Sin embargo, el tiempo invertido en cada una de estas conductas presentó variaciones entre las tropas; la tropa del HC dedicó mayor tiempo a “descanso” y “viaje”, mientras que la del HF dedicó mayor tiempo a “alimentación”. La tasa media de duración de la conducta de “locomoción” tuvo valores similares para ambas tropas (Fig. 7).

6.2.2 Tiempo invertido en el patrón de actividad general por los individuos jóvenes de la tropa del hábitat continuo y por los de la tropa del hábitat fragmentado

6.2.2.1 Descanso

En la tropa del HC los juveniles dedicaron mayor tiempo a “descanso”, seguido de los infantes II e infantes III; los infantes I no presentaron esta conducta. En la tropa del HF, también los juveniles invirtieron mayor tiempo en “descanso”, seguido de los infantes III, infantes I e infantes II. Al comparar la tasa media de duración de la conducta de “descanso” entre los individuos jóvenes de diferentes tropas, se encontró que los infantes II e infantes III de la tropa del HC dedicaron mayor tiempo a esta conducta que los de la tropa del HF; mientras que los juveniles e infantes I de la tropa de esta última condición invirtieron más tiempo en “descanso” que los de la tropa del HC (Fig. 8).

6.2.2.2 Alimentación

En la tropa del HC y en la del HF los juveniles dedicaron mayor tiempo a la conducta de “alimentación” seguido de las tres categorías de infantes. Al comparar visualmente la tasa media de duración de la conducta de “alimentación” de los individuos jóvenes entre tropas, se encontró que los infantes I de la tropa del HC dedicaron más tiempo a esta conducta, mientras

que los infantes I de la tropa del HF no presentaron esta conducta. Los infantes II de la tropa del HC mostraron una tasa media de duración similar a los infantes II de la tropa del HF. Los infantes III y juveniles de la tropa del HF invirtieron más tiempo en “alimentación” que los de la tropa del HC (Fig. 9).

6.2.2.3 *Locomoción*

Los infantes II de la tropa del HC dedicaron mayor tiempo a “locomoción”, seguido de los infantes III, juveniles y por último los infantes I. Los infantes III de la tropa del HF invirtieron más tiempo en esta conducta, seguido de los juveniles, infantes II e infantes I. La tasa media de duración de la conducta de “locomoción” de los individuos jóvenes de diferentes tropas, sugiere que los infantes II de la tropa del HC dedicaron más tiempo a esta conducta que los de la tropa del HF y los infantes III de la tropa de esta última condición invirtieron más tiempo en “locomoción” que los de la tropa del HC. Los juveniles e infantes I de la tropa del HC tuvieron una tasa media de duración similar a los juveniles e infantes I de la tropa del HF (Fig. 10).

6.2.2.4 *Viaje*

En la tropa del HC, el tiempo invertido en “viaje” predominó en los infantes III, seguido de los infantes II y juveniles; mientras que en la tropa del HF, el tiempo dedicado a “viaje” prevaleció en los infantes III seguido de los juveniles e infantes II. Los infantes I de ambas tropas no presentaron esta conducta. La tasa media de duración de “viaje” de los individuos jóvenes de diferentes tropas, indicó que los infantes II, infantes III y los juveniles de la tropa del HF dedicaron menor tiempo a “viaje” que los de la tropa del HC (Fig. 11).

6.2.2.5 *Exploración*

En la tropa del HC los infantes II dedicaron más tiempo a la conducta de “exploración” seguido de los infantes I, infantes III y por último los juveniles. En la tropa del HF, los infantes III invirtieron mayor tiempo en dicha conducta, seguido de los infantes II, infantes I y por último los juveniles. La tasa media de duración de “exploración”, de los individuos jóvenes de diferentes tropas, sugiere que los infantes I e infantes II de la tropa del HC dedicaron mayor tiempo a “exploración” que los de la tropa del HF, mientras que los infantes III de la tropa de

esta última condición invirtieron mayor tiempo en esta conducta que los infantes III de la tropa del HC. Los juveniles de la tropa del HC y la del HF presentaron una tasa media de duración de “exploración” similar (Fig. 12).

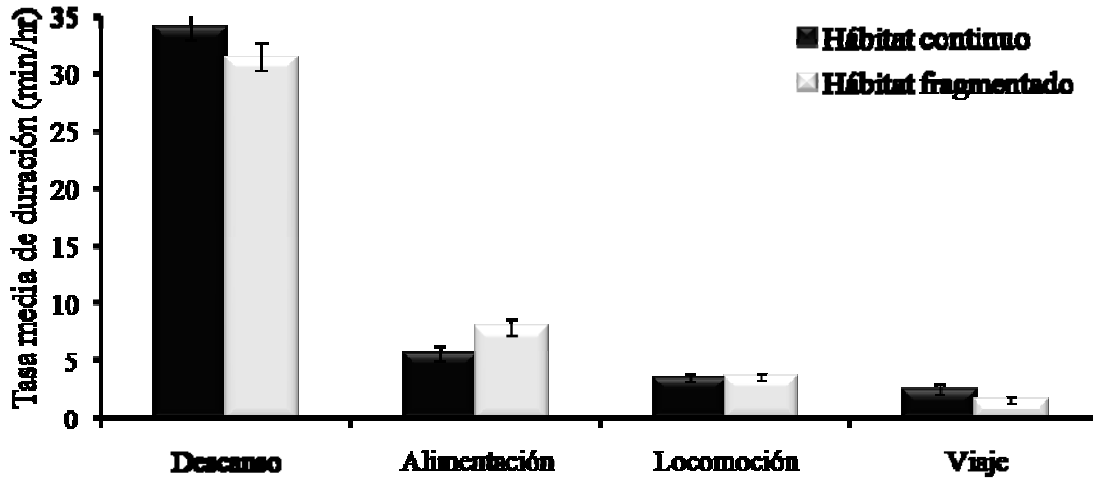


FIG. 7 Patrón de actividad general de la tropa del HC y la del HF. Las barras muestran la tasa media de duración (minutos por hora focal de observación) y el error estándar de las conductas de “descanso”, “alimentación”, “locomoción” y “viaje” para la tropa del HC y la del HF.

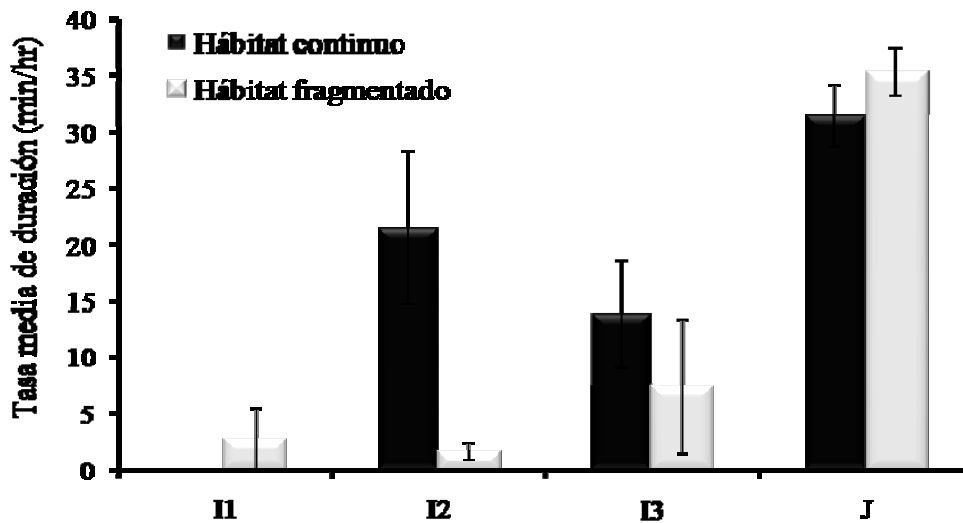


FIG. 8 Tiempo invertido en “descanso” por los individuos jóvenes de la tropa del HC y por aquellos de la tropa del HF. Las barras muestran la tasa media de duración (minutos por hora focal de observación) y el error estándar de la conducta de “descanso” para los infantes I (I1), infantes II (I2), infantes III (I3) y juveniles (J) de la tropa del HC y para los de la tropa del HF.

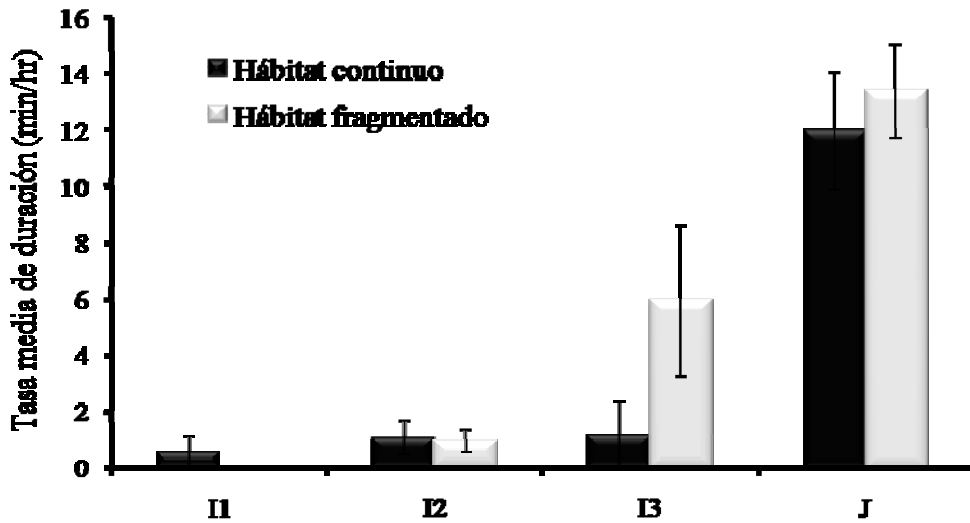


FIG. 9 Tiempo invertido en “alimentación” por los individuos jóvenes de la tropa del HC y por aquellos de la tropa del HF. Las barras muestran la tasa media de duración (minutos por hora focal de observación) y el error estándar de la conducta de “alimentación” para los infantes I (I1), infantes II (I2), infantes III (I3) y juveniles (J) de la tropa del HC y los del la tropa del HF.

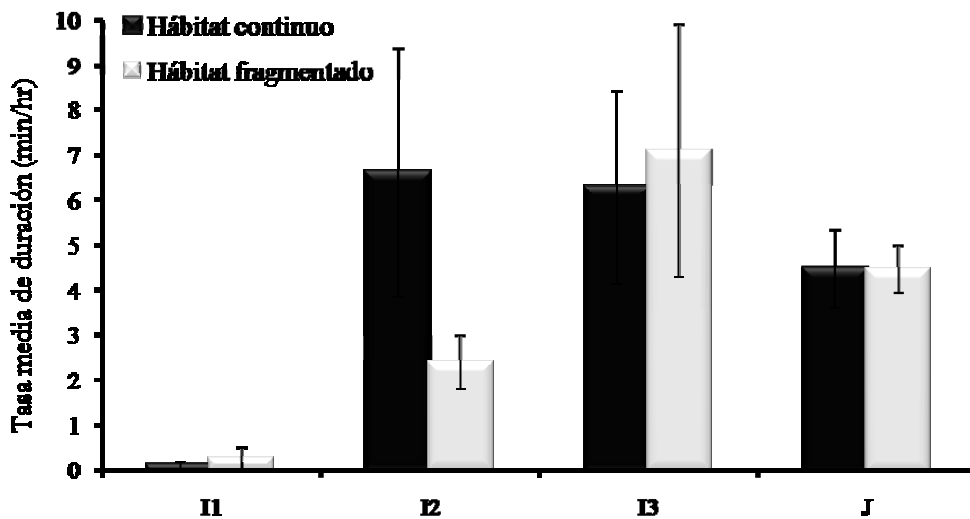


FIG 10 Tiempo invertido en “locomoción” por los individuos jóvenes de la tropa del HC y por los de la tropa del HF. Las barras muestran la tasa media de duración (minutos por hora focal de observación) y el error estándar de la conducta de “locomoción” para los infantes I (I1), infantes II (I2), infantes III (I3) y juveniles (J) de la tropa del HC y para los de la tropa del HF.

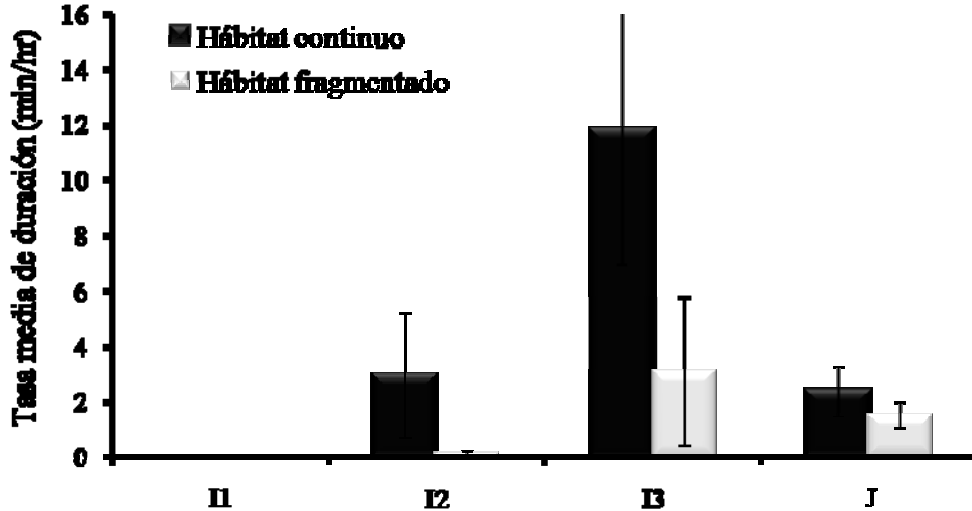


FIG. 11 Tiempo invertido en “viaje” por los individuos jóvenes de la tropa del HC y por aquellos de la tropa de HF. Las barras muestran la tasa media de duración (minutos por hora focal de observación) y el error estándar de la conducta de “viaje” para los infantes I (I1), infantes II (I2), infantes III (I3) y juveniles (J) de la tropa del HC y para los de la tropa del HF.

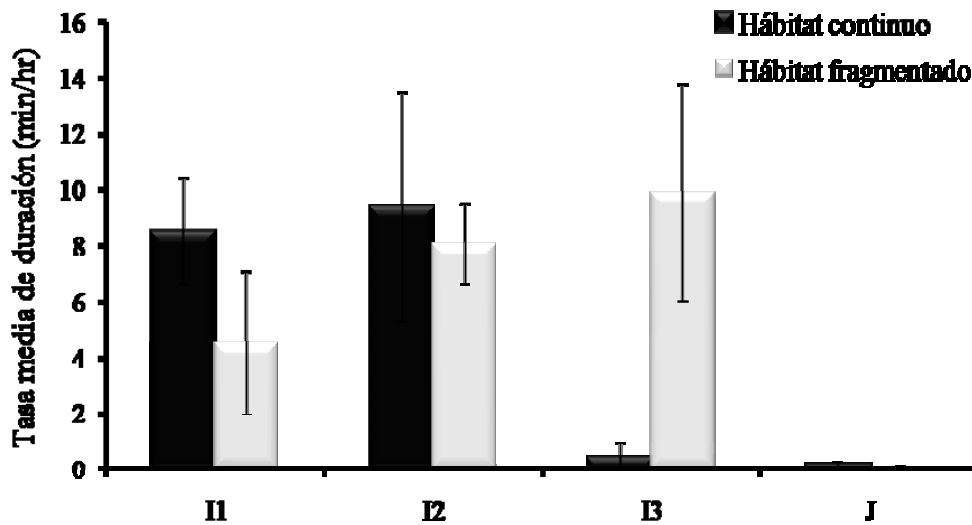


FIG. 12 Tiempo invertido en “exploración” por los individuos jóvenes de la tropa del HC y por aquellos de la tropa del HF. Las barras muestran la tasa media de duración (minutos por hora focal de observación) y el error estándar de la conducta de “exploración” para los infantes I (I1), infantes II (I2), infantes III (I3) y juveniles (J) de la tropa del HC y por los de la tropa del HF.

6.3 INTERACCIONES SOCIAL

En las siguientes secciones describo el tiempo invertido en las interacciones sociales por los individuos jóvenes de la tropa del HC y los de la tropa del HF. Las interacciones sociales están organizadas en los siguientes bloques de información: a) “interacción materno-infantil”, b) interacción afiliativa y c) “interacción agonista.

6.3.1 Interacción materno-infantil.

En este bloque de información describo aspectos generales sobre el tiempo invertido en las conductas materno-infantiles por los infantes de la tropa del HC y por aquellos de la tropa del HF; así también, describo el tiempo dedicado a estas conductas por cada clase de infante para la tropa del HC y la del HF.

6.3.1.1 Aspectos generales de las conductas materno-infantiles en la tropa del hábitat continuo y en la del hábitat fragmentado

La conducta de descanso madre predominó sobre las conductas de exploración-madre”, “viaje-madre” y “locomoción-madre” en los infantes de la tropa del HC y los de la tropa del HF. En relación a la posición corporal que mantuvo el infante en su madre, la posición “ventral” predominó sobre la “dorsal” para los infantes en ambas tropas. La tasa media de duración de las conductas materno-infantiles sugiere que los infantes de la tropa del HF dedicaron más tiempo a “locomoción-madre”, “viaje-madre”, posición “ventral” y “dorsal” en comparación con los infantes de la tropa del HC, mientras que los infantes de la tropa de esta última condición invirtieron más tiempo en “exploración-madre” que los del HF (Fig. 13).

6.3.1.2 Tiempo invertido en las conductas materno-infantiles por los infantes de la tropa del hábitat continuo y por aquellos del hábitat fragmentado

6.3.1.2.1 Descanso-madre

En la tropa del HC, los infantes III dedicaron más tiempo a “descanso-madre”, seguido de los infantes II y por último de los infantes I. En la tropa del HF, los infantes II invirtieron mayor tiempo en esta conducta seguido de los infantes I y al final los infantes III. La tasa media de duración de la conducta de “descanso-madre” de los infantes de diferentes tropas, indicó que los infantes I de la tropa del HF dedicaron más tiempo a esta conducta que los de la tropa del HC y

los infantes III de la tropa de esta última condición invirtieron más tiempo que los de la tropa del HF. La tasa media de duración de “descanso-madre” de los infantes II fue similar para ambas tropas (Fig. 14).

6.3.1.2.2 Locomoción-madre

En la tropa del HC y en la tropa del HF, los infantes I dedicaron más tiempo a “locomoción-madre” seguido de los infantes II y por último los infantes III. La comparación visual de la tasa media de duración de la conducta de “locomoción-madre” de los infantes entre tropas indicó que, los infantes I e infantes II de la tropa del HF dedicaron mayor tiempo a esta conducta que los de la tropa del HC. Los infantes III de ambas tropas mostraron una tasa media de duración similar (Fig. 15).

6.3.1.2.3 Viaje-madre

Los infantes I de la tropa del HC dedicaron mayor tiempo a “viaje-madre” seguido de los infantes III; los infantes II no presentaron esta conducta. Los infantes II de la tropa del HF invirtieron más tiempo en “viaje-madre” seguido de los infantes I e infantes III. La tasa media de duración de esta conducta, reveló que los infantes I e infantes III de la tropa del HC, dedicaron más tiempo en “viaje-madre” que los del HF, mientras que los infantes II de la tropa de esta última condición invirtió más tiempo en esta conducta que los de la tropa del HC (Fig. 16).

6.3.1.2.4 Exploración-madre

En la tropa del HC, los infantes I dedicaron mayor tiempo en la conducta de “exploración-madre” seguida de los infantes III. En la tropa del HF, los infantes I invirtieron más tiempo en “viaje-madre” seguido de los infantes II. Los infantes II e infantes III de la tropa del HC y la del HF, respectivamente, no presentaron esta conducta. La tasa media de duración de la conducta de “exploración-madre” de los infantes de diferentes tropas, sugiere que los infantes I e infantes II de la tropa del HF invirtieron más tiempo en “exploración-madre” que los de la tropa del HC, mientras que los infantes III de la tropa de esta última condición dedicaron más tiempo a esta conducta que lo de la tropa del HF (Fig. 17).

6.3.1.2.5 Posición ventral

En la tropa del HC y en la del HF, los infantes I dedicaron más tiempo en la posición “ventral” seguida de los infantes II y por último los infantes III. La tasa media de duración de la posición “ventral” de los infantes de diferentes tropas, sugiere que las tres categorías de edad de los infantes de la tropa del HF invirtieron mayor tiempo en esta conducta que los del HC (Fig. 18).

6.3.1.2.6 Posición dorsal

En la tropa del HC, los infantes I y los infantes III dedicaron más tiempo en la posición “dorsal”, seguida de los infantes II. En la tropa del HF, los infantes II invirtieron mayor tiempo en la posición “dorsal”, seguida de los infantes I y por último los infantes III. La tasa media de duración de la posición “dorsal” de los infantes de diferentes tropas, sugiere que los infantes I e infantes III de la tropa del HC dedicaron mayor tiempo a esta conducta que los del HF, mientras que los infantes II de la tropa de esta última condición invirtió más tiempo que los del HC (Fig. 18).

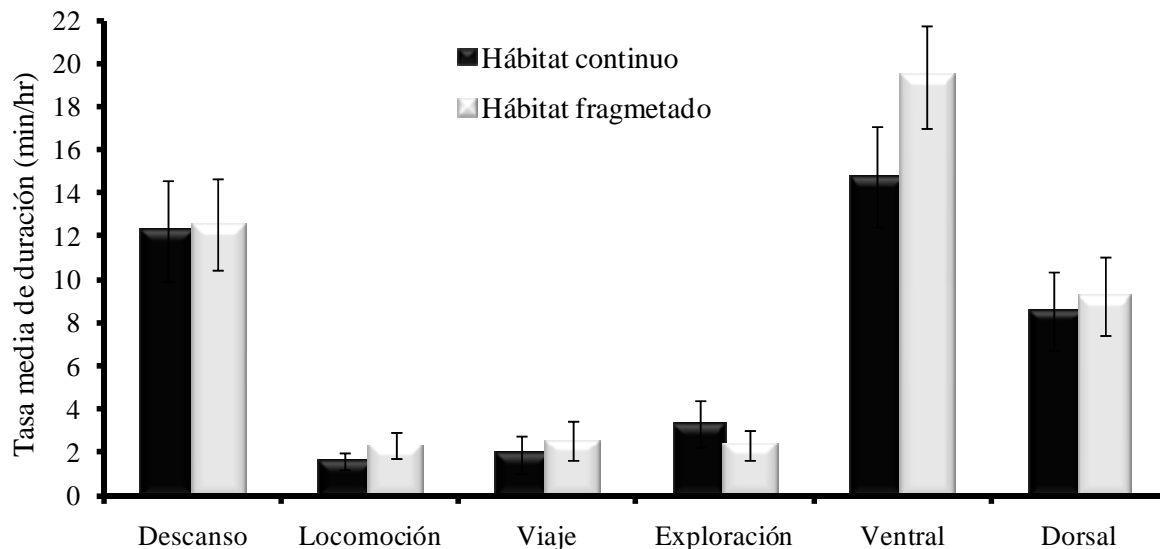


FIG. 13 Tiempo invertido en las conductas materno-infantiles por la tropa del HC y la del HF.

Las barras muestran la tasa media de duración (minutos por hora focal de observación) de las conductas de “descanso-madre”, “locomoción-madre”, “viaje-madre”, “exploración-madre”, “posición ventral” y “posición dorsal” para la tropa del HC y la del HF.

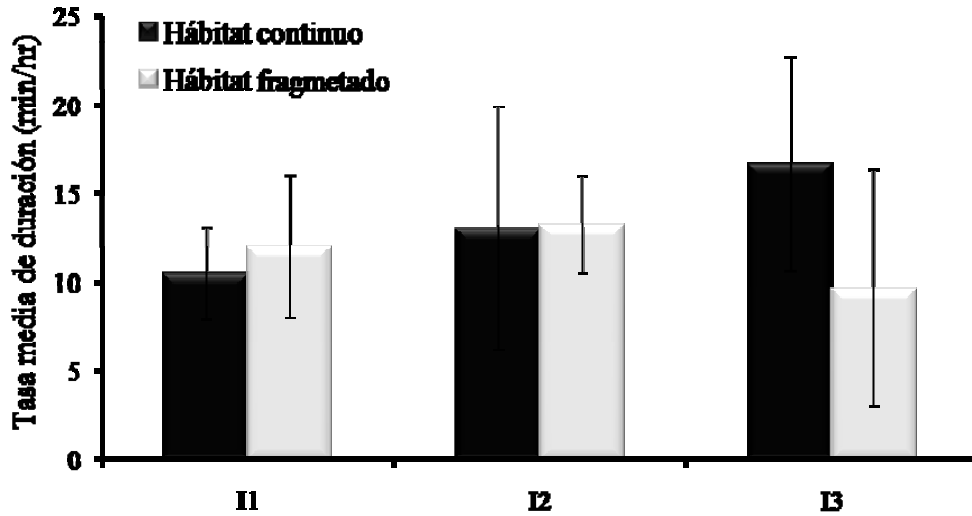


FIG. 14 Tiempo invertido en “descanso-madre” por los infantes de la tropa del HC y por aquellos de la tropa del HF. Las barras muestran la tasa media de duración (minutos por hora focal de observación) de la conducta de “descanso-madre” para los infantes I (I1), infantes II (I2) e infantes III (I3) de la tropa del HC y para los de la tropa del HF.

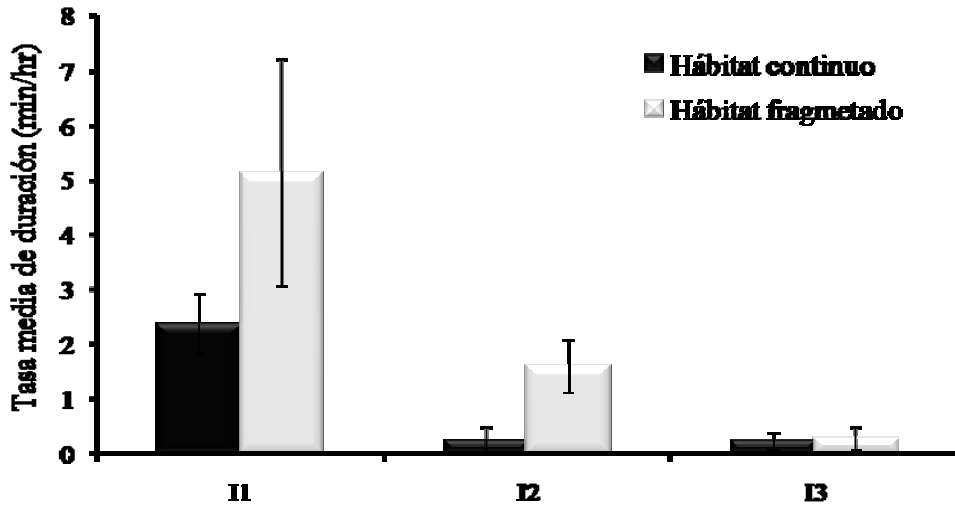


FIG. 15 Tiempo invertido en “locomoción-madre” por los infantes de la tropa del HC y por aquellos de la tropa del HF. Las barras muestran la tasa media de duración (minutos por hora focal de observación) de la conducta de “locomoción-madre” para los infantes I (I1), infantes II (I2) e infantes III (I3) de la tropa del HC y para los de la tropa del HF.

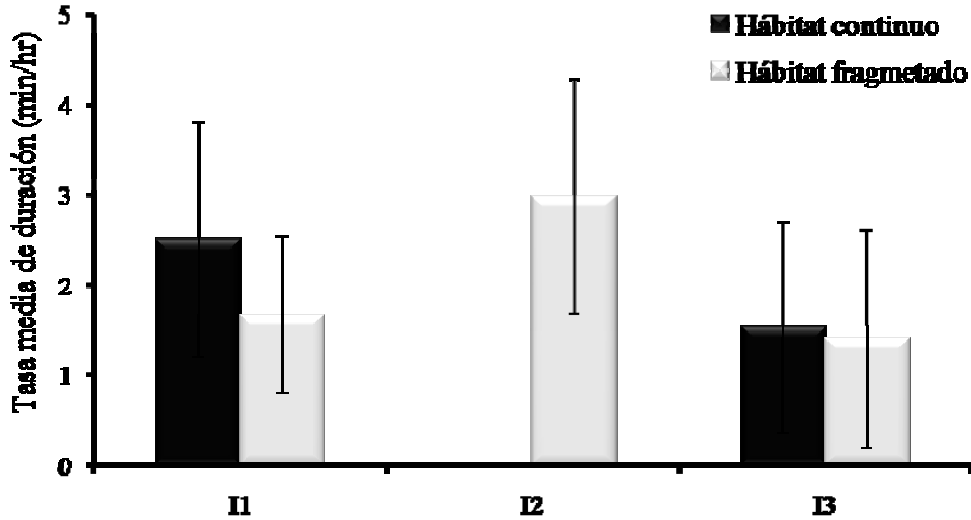


FIG. 16 Tiempo invertido en “viaje-madre” por los infantes de la tropa del HC y por aquellos de la tropa del HF. Las barras muestran la tasa media de duración (minutos por hora focal de observación) de la conducta de “viaje-madre” para los infantes I (I1), infantes II (I2) e infantes III (I3) de la tropa del HC y los de la tropa del HF.

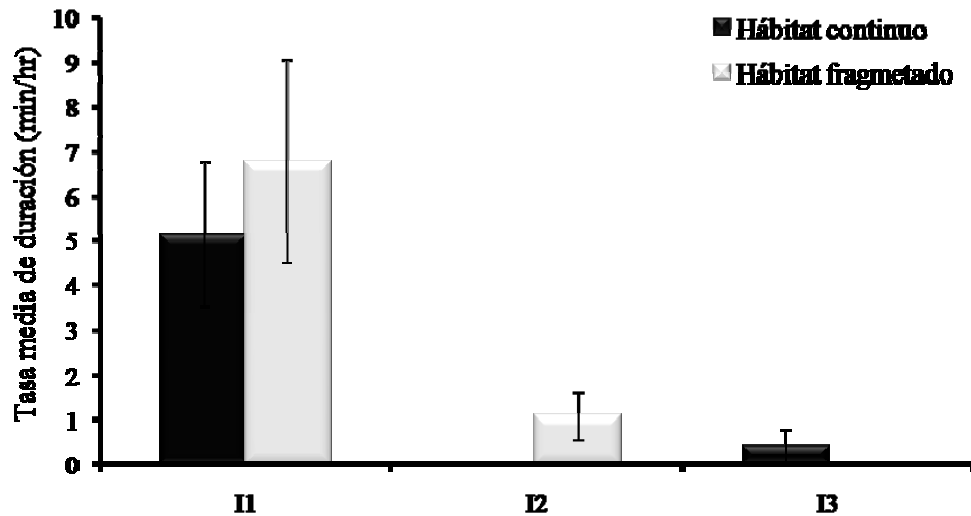


FIG. 17 Tiempo invertido en “exploración-madre” por los infantes de la tropa del HC y por aquellos de la tropa del HF. Las barras muestran la tasa media de duración (minutos por hora focal de observación) de la conducta de “viaje-madre” para los infantes I (I1), infantes II (I2) e infantes III (I3) de la tropa del HC y para los de la tropa del HF.

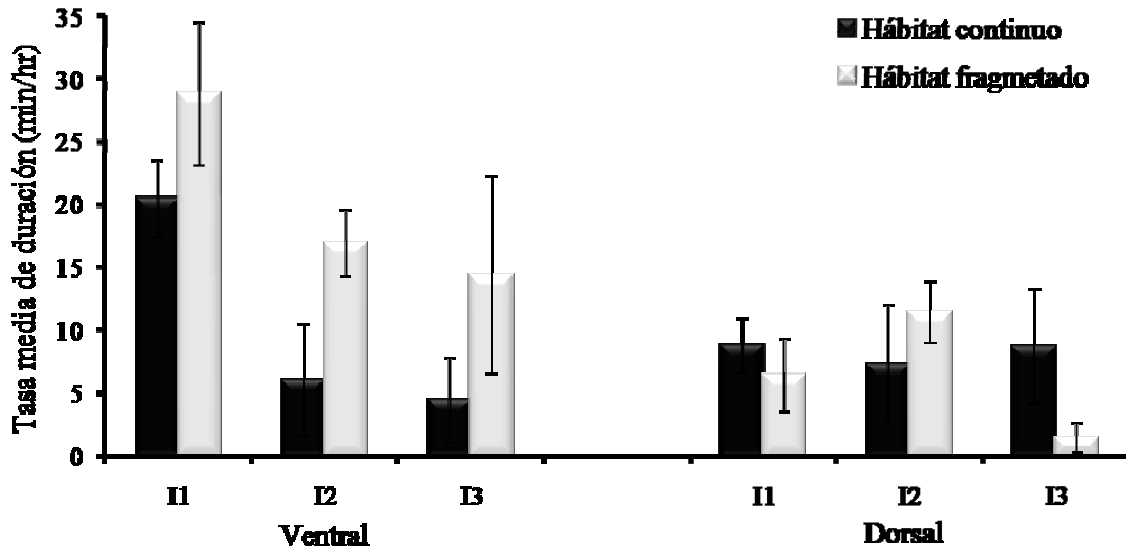


FIG. 18 Tiempo invertido en la posición “ventral” y “dorsal” por los infantes de la tropa del HC y por aquellos de la tropa del HF. Las barras muestran la tasa media de duración (minutos por hora focal de observación) de las conductas de las posición “ventral” y “dorsal” de los infantes I (I1), infantes II (I2) e infantes III (I3) de la tropa del HC y de los de la tropa del HF.

6.3.2 Interacción afiliativa: *juego social*

En esta sección describo aspectos generales del tiempo invertido en los tipos de “juego social” por los individuos jóvenes de la tropa del HC y por los de la tropa del HF. Así también, describo el tiempo dedicado a los tipos de juego social por los infantes I, infantes II, infantes III y juveniles de la tropa del HC y por aquellos de la tropa del HF.

6.3.2.1 Aspectos generales de los tipos de juego social en la tropa del hábitat continuo y en la del hábitat fragmentado

En la tropa del HC y en la del HF, el “juego de lucha” predominó sobre “juego sin contacto”. Sin embargo, el tiempo invertido en “juego de lucha” y “juego sin contacto” fue mayor en la tropa del HF que en la del HC (Fig. 19).

6.3.2.2 Tiempo invertido en los tipos de juego social por los individuos jóvenes de la tropa del hábitat continuo y por los de la tropa del hábitat fragmentado

6.3.2.2.1 Juego de lucha

Las cuatro clases de edad de los individuos jóvenes de la tropa del HC, estuvieron involucrados en el “juego de lucha”, siendo los infantes II los que invirtieron más tiempo en éste tipo de juego seguido de los juveniles, infantes III y por último los infantes I. En cambio, los infantes II, infantes III y juveniles de la tropa del HF se involucraron en el “juego de lucha”, de los cuales, los infantes III dedicaron más tiempo a éste tipo de juego seguido de los juveniles e infantes II; los infantes I no presentaron esta conducta. La tasa media de duración de “juego de lucha” de los individuos jóvenes de diferentes tropas, indicó que los infantes III y juveniles de la tropa del HF invirtieron mayor tiempo en esta conducta que los de la tropa del HC, mientras que los infantes I de la tropa de esta última condición dedicaron más tiempo a “juego de lucha” que los del HF. Los infantes II de la tropa del HC y los de la tropa del HF, mostraron una tasa media de duración similar (Fig. 20).

6.3.2.2.2 “Juego sin contacto”

Los infantes I, infantes III y juveniles de la tropa del HC, estuvieron involucrados en el “juego sin contacto”, siendo los infantes III los que dedicaron más tiempo a este tipo de juego seguido de los infantes I y juveniles; los infantes II no presentaron esta conducta. En la tropa del

HF, las cuatro clases de edad de los individuos inmaduros estuvieron involucrados en este tipo de juego, de los cuales, los infantes III invirtieron más tiempo, seguido de los infantes II, infantes I y juveniles. La tasa media de duración de “juego sin contacto” de los individuos jóvenes de diferentes tropas reveló que los juveniles de la tropa del HC invirtieron más tiempo en esta conducta que los de la tropa del HF, mientras que los infantes II e infantes III de la tropa de esta última condición dedicaron más tiempo a esta conducta que los del HC. La tasa media de duración de” juego sin contacto”, tuvo valores similares en los infantes I de la tropa del HC y la del HF (Fig. 21).

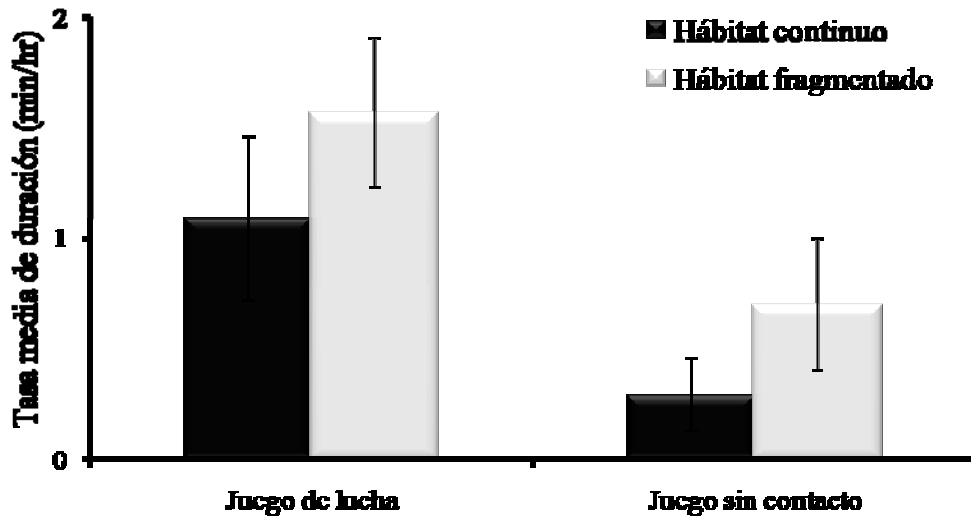


FIG. 19 Tiempo invertido en los tipos de juego social por individuos jóvenes de la tropa del HC y por aquellos de la tropa del HF. Las barras muestran la tasa media de duración (minutos por hora focal de observación) de las conductas de “juego de lucha” y “juego sin contacto” de los individuos jóvenes de la tropa del HC y de los de la tropa del HF.

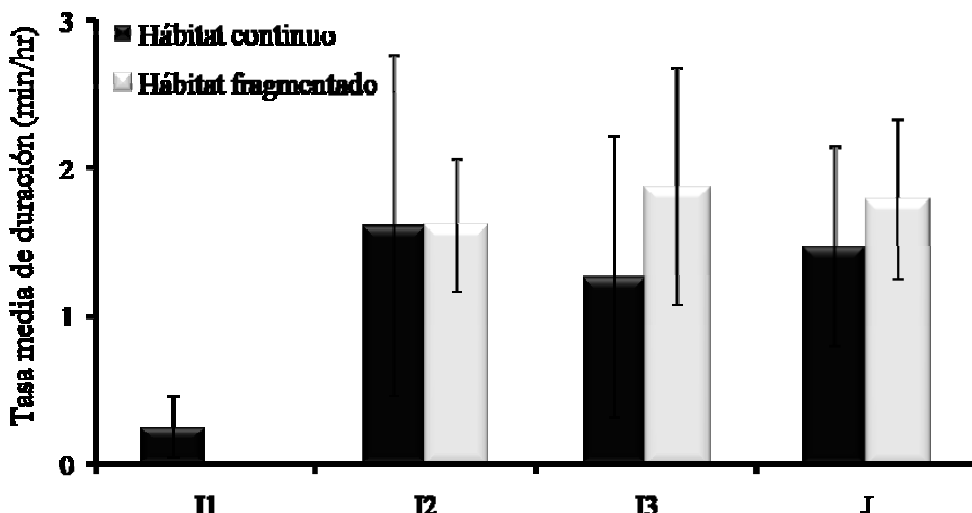


FIG. 20 Tiempo invertido en “juego de lucha” por los individuos jóvenes de la tropa del HC y por aquellos de la tropa del HF. Las barras muestran la tasa media de duración (minutos por hora focal de observación) de la conducta de “juego de lucha” para los infantes I (I1), infantes II (I2), infantes III (I3) y juveniles (J) de la tropa del HC y para los de la tropa del HF.

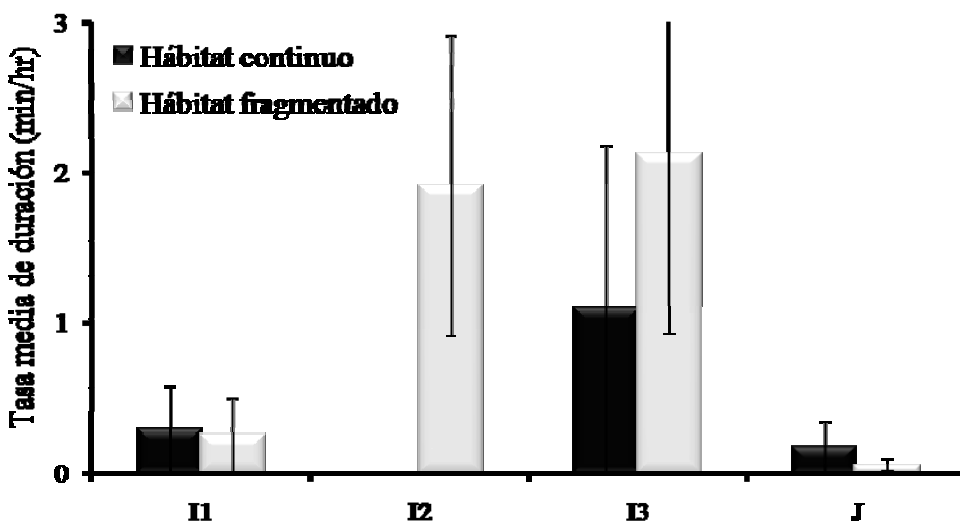


FIG. 21 Tiempo invertido a “juego sin contacto” por los individuos jóvenes de la tropa del HC y por aquellos de la tropa del HF. Las barras muestran la tasa media de duración (minutos por hora focal de observación) de la conducta de “juego sin contacto” de los infantes I (I1), infantes II (I2), infantes III (I3) y juveniles (J) de la tropa del HC y de los de la tropa del HF.

6.3.2 4 *Individuos de la tropa del hábitat continuo y del hábitat fragmentado que invirtieron tiempo en los tipos de juego social*

En la tropa del HC, se observó que todas las clases de edad/sexo existentes en la tropa se involucraron en el “juego de lucha”. Cuando los juveniles fueron individuos focales, algunos se les observó dedicar tiempo al “juego de lucha” con ciertas hembras adultas, machos adultos, otros juveniles y con los infantes I. Cuando los infantes I fueron individuos focales, solo un infante I tuvo “juego de lucha” con un determinado juvenil y con otro infante de su misma edad. Cuando los infantes II fueron individuos focales, algunos de éstos invirtieron tiempo con una hembra adulta, con un juvenil y con otro infante II. Cuando los infantes III fueron individuos focales, uno de ellos se le observó jugar con otro individuo de su misma edad (Tabla 5).

El “juego sin contacto” se observó en algunos juveniles, infantes III, infantes II e infantes I de la tropa del HC. En la tropa del HC, cuando un juvenil fue el individuo focal, se le vio jugar con otro juvenil, con un infante III y un infante II; mientras que los infantes III y los infantes I, cuando fueron individuos focales, se les vio jugar con individuos su misma clase de edad (Tabla 3).

TABLA 3. Individuos focales de la tropa del HC involucrados en el” juego sin contacto”. Los valores están expresados como tasa (minutos por hora focal de observación) y están redondeados. J: juvenil; I1: infante I; I2: infante II; I3: infante III. Valores máximos en negritas.

Individuo focal	Ramón (I1)	Crucito (I2)	Crucito (I3)	Cristian (I3)	Julio (J)
Cristal (I1)	15	0	0	0	0
Crucito (I3)	0	0	0	20	0
Rambita (J)	14	9	5		14

En la tropa del HF, todas las clases de edad/sexo existentes en la tropa estuvieron involucradas en el “juego de lucha”. Cuando los juveniles fueron individuos focales, algunos de éstos dedicaron tiempo a este tipo de juego con ciertas hembras adultas, machos adultos y otros juveniles. Cuando los infantes II fueron individuos focales, algunos de ellos dedicaron tiempo al “juego de lucha” con su madre, con ciertos juveniles, con otros infantes II e infantes III. Cuando el infante III fue individuo focal, se le observó jugar con un infante II (Tabla 6).

En la tropa del HF se observó a todas las clases de edad/sexo existentes en la tropa involucrarse en el “juego sin contacto”. Cuando los juveniles fueron individuos focales, a uno de

ellos se le observó dedicar tiempo al “juego sin contacto” con una hembra adulta y un macho adulto. Cuando el infante III y los infantes I, fueron individuos focales, algunos de ellos se involucraron en este tipo de juego con cierto infante II. Cuando los infantes II fueron individuos focales, alguno de ellos se les observó jugar con cierto infante III e infantes II (Tabla 4).

TABLA 4. Individuos focales de la tropa del HF, involucrados en la conducta de “juego sin contacto”.

Los valores están expresados como tasa (minutos por hora focal de observación) y están redondeados. HA: hembra adulta; MA: macho adulto; I1: infante I; I2: infante II; I3: infante III. Valores máximos en negritas.

Individuo focal	Luisito (I2)	Tomas (I2)	Mario (I2)	Luisito (I3)	Soledad (HA)	Julián (MA)
Mario (I1)	0	5	0	0	0	0
Luisito (I2)	0	24	29	0	0	0
Tomas (I2)	5	0	6	0	0	0
Mario (I2)	10	0	0	14	0	0
Luisito (I3)	0	0	21	0	0	0
Carlitos (J)	0	0	0	0	2	3

TABLA 5. Individuos focales de la tropa del HC involucrados en la conducta del “juego de lucha”. Los valores están expresados como tasa (minutos por hora de observación) y están redondeados. HA: hembra adulta; MA: macho adulto; J: juvenil; I1: infante I; I2: infante II; I3: infante III. Valores máximos en negritas.

Individuo focal	Ramón (I1)	Cristal (I1)	Crucito (I2)	Cristian (I3)	Cristian (J)	Crucito (J)	Rambita (J)	Julio (J)	Rambo (MA)	Pablo (MA)	Cris (HA)	Adelita (HA)	Paola (HA)	Paulina (HA)	Cruela (HA)
Cristal (I1)	10	0	0	0	3	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0
Crucito (I2)	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0
Cristian (I2)	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	57	0	0	0	0
Cristian (I3)	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Crucito (I3)	0	0	0	16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cristian (J)	25	5	0	0	0	11	13	0	0	0	57	0	8	1	0
Crucito (J)	0	2	0	0	16	0	0	0	0	0	0	0	11	0	0
Rambita (J)	0	0	0	0	9	0	0	0	11	10	0	0	0	0	0
Julio (J)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	22

TABLA 6. Individuos focales de la tropa del HF involucrados en la conducta del “juego de lucha”. Los valores están expresados como tasa (minutos por hora de observación) y están redondeados. HA: hembra adulta; MA: macho adulto; J: juvenil; I2: infante II; I3: infante III. Valores máximos en negritas.

Individuo focal	Tomas (I2)	Mario (I2)	Luisito (I2)	Luisito (I3)	Carlitos (J)	Víctor (J)	Alvarito (J)	Julián (MA)	Juancho (MA)	Maira (HA)	Soledad (HA)	Lola (HA)	Tomasa (HA)	Luisa (HA)
Tomas (I2)	0	2	2	0	6	0	6	0	0	0	0	0	6	0
Mario (I2)	10	0	1	23	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Luisito (I2)	33	30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Luisito (I3)	0	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Carlitos (J)	0	0	0	0	0	58	28	4	0	4	2	0	0	0
Víctor (J)	0	0	0	0	21	0	2	0	0	6	0	0	0	0
Alvarito (J)	0	0	0	0	47	55	0	0	8	23	6	0	0	0

6.3.3 Interacción afiliativa: conductas de “contacto” y “aproximación”

En esta sección describo aspectos generales sobre el número de eventos registrados de las conductas de “contacto” y “aproximación”, en la tropa del HC y en la del HF, así también describo la ocurrencia de dichas conductas en los individuos jóvenes de la tropa del HC y en aquellos de la tropa del HF.

6.3.3.1 Aspectos generales de las conductas de “contacto” y “aproximación” para la tropa del hábitat continuo y la del hábitat fragmentado

En la tropa del HC y en la del HF, la ocurrencia de la conducta de “aproximación” predominó sobre las conductas de “contacto”; sin embargo, la tropa del HC tuvo más eventos de la conducta de “aproximación” que la del HF, mientras que en esta última tropa se registraron más eventos de las conductas de “contacto” que en la tropa del HC (Fig. 22).

6.3.3.2 Eventos registrados de las conductas de “contacto” y “aproximación” en los individuos jóvenes de la tropa del hábitat continuo y en los de la tropa del hábitat fragmentado

6.3.3.2.1 Conductas de “contacto”

El número de eventos registrados de la conducta de “contacto” en la tropa del HC, predominó en los infantes I y juveniles sobre los infantes II e infantes III. En la tropa del HF, los infantes II mostraron más eventos de esta conducta, seguido de infantes I, infantes III y juveniles. La tasa media de ocurrencia de “contacto” de los individuos jóvenes de diferentes tropas, indicó que los juveniles de la tropa del HC tuvieron más ocurrencias de estas conductas que los del HF, mientras que los infantes II, infantes III de la tropa de esta última presentaron más eventos que los de la tropa del HC (Fig. 23).

6.3.3.2.2 Aproximación

En la tropa del HC, los infantes III tuvieron más eventos de “aproximación” seguido de los infantes II, juveniles e infantes I. En la tropa del HF, los infantes III tuvieron más eventos de esta conducta, seguido de los infantes I, infantes II y juveniles. La tasa media de ocurrencia de “aproximación” de los individuos jóvenes de diferentes tropas, indicó que los infantes II, infantes III y juveniles de la tropa del HC tuvieron más eventos de “aproximación” que los de la tropa del

HF, mientras que lo infantes I de la tropa de esta última condición tuvo más eventos que lo del HC (Fig. 23).

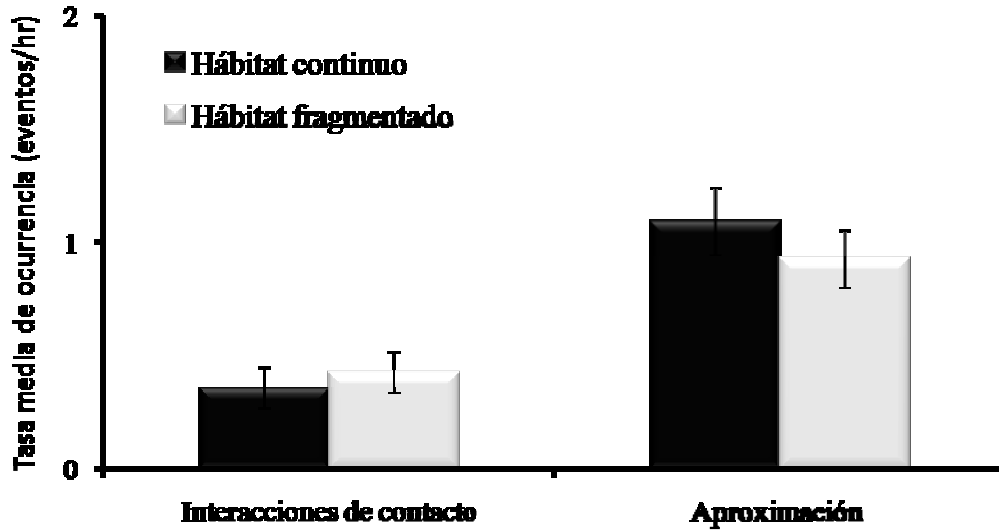


FIG. 22. Conductas de “contacto” y “aproximación” para la tropa del HC y la del HF. Las barras muestran la tasa media de ocurrencia (eventos por hora focal de observación) de las conductas de “contacto” y “aproximación”, para la tropa del HC y la del HF.

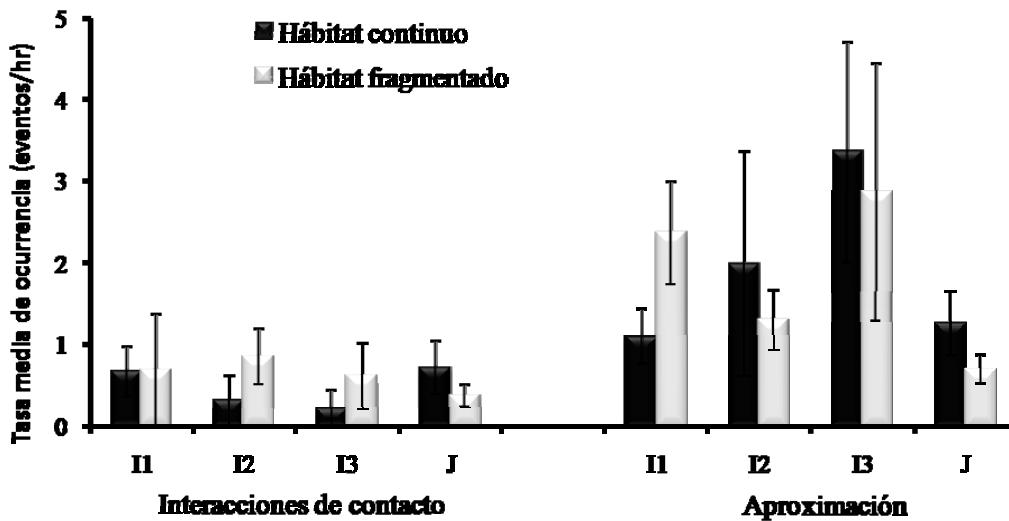


FIG. 23. Conductas de “contacto” y “aproximación” de los individuos jóvenes de la tropa del HC y de aquellos de la tropa del HF. Las barras muestran la tasa media de ocurrencia (eventos por hora focal de observación) de las conductas de “contacto” y “aproximación” de los infantes I (I1), infantes II (I2), infantes III (I3) y juveniles (J) de la tropa del HC y de los de la tropa del HF.

6.3.3 Individuos iniciadores y receptores de las conductas de “contacto” y “aproximación” para la tropa del hábitat continuo y la del hábitat fragmentado

En la tropa del HC, algunos juveniles fueron receptores de la conducta de “aproximación” de ciertos adultos de ambos sexos y de las tres clases de edad de los infantes, pero también fueron los iniciadores de la conducta de “aproximación” con infantes I e infantes III. Algunos infantes I fueron receptores de “aproximación” de determinados machos adultos, hembras adultas y otros infantes I; y fueron los iniciadores con juveniles e infantes I. Ciertos infantes II iniciaron la conducta de “aproximación” solo con determinados juveniles. Algunos infantes III fueron receptores de machos adultos, juveniles y otros infantes III, pero fueron iniciadores con determinados juveniles y otros infantes III (Tabla 7).

En relación a la conducta de “contacto”, los juveniles de la tropa del HC recibieron conductas de “contacto” de algunos individuos adultos de ambos sexos, infantes I e infantes III, e iniciaron “contacto” con ciertos infantes I. Algunos infantes I, fueron receptores de “contacto” de hembras adultas y juveniles e iniciaron “contacto” con juveniles. Algunos infantes II solo recibieron “contacto” de hembras adultas. Ciertos infantes III solo iniciaron, esta conducta, con los juveniles (Tabla 8).

En la tropa del HF, algunos juveniles fueron receptores de la conducta de “aproximación” de determinados machos adultos, hembras adultas y otros juveniles, pero iniciaron “aproximaciones” con ciertos juveniles e infantes I. Algunos infantes I recibieron dicha conducta de algunos machos adultos, hembras adultas, pero fueron los iniciadores con ciertos juveniles. Algunos infantes II fueron receptores de “aproximación” de determinados machos adultos, hembras adultas, e infantes II y también fueron los iniciadores con algunos infantes I, infantes II e infantes III. Los infantes III solamente iniciaron la conducta de “aproximación” con infantes II (Tabla 9).

En relación a la conducta de “contacto” en la tropa del HF, los juveniles recibieron e iniciaron las conductas de “contacto” con otros juveniles. Algunos infantes I solo recibieron dicha conducta de hembras adultas y juveniles. Ciertos infantes II fueron receptores de hembras adultas, infantes II e infantes III, pero fueron los iniciadores con otros infantes II. Los infantes III fueron receptores de hembras adultas e infantes II e iniciaron “contactos” con infantes II (Tabla 10).

TABLA 8. Matriz de interacciones de “contacto” para la tropa del HC. Los iniciadores se encuentran en la columna y los receptores, en las filas. Los valores están expresados como tasa (eventos por hora focal de observación) y están redondeados. HA: hembra adulta; MA: macho adulto; J: juvenil; I1: infante I; I2: infante II; I3: infante III. El valor máximo de la interacción de los individuos jóvenes con los otros miembros del grupo se representa en negritas.

	Ramón	Cristal	Adolfo	Cristal	Cristian	Crucito	Cristian	Julio	Crucito	Rambita	Rambo	Gregorio	Pepe	Cruela	Ramona	Cris
	(I1)	(I1)	(I1)	(I2)	(I2)	(I3)	(J)	(J)	(J)	(J)	(MA)	(MA)	(MA)	(HA)	(HA)	(HA)
Ramón (I1)	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	4	0	0	0
Cristal (I1)	0	0	0	0	0	0	10	0	12	0	6	0	0	0	0	0
Adolfo (I1)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0
Cristal (I2)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cristian (I2)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0
Crucito (I3)	0	0	0	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0
Cristian (J)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	0
Julio (J)	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Crucito (J)	0	0	0	18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0
Rambita (J)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0
Rambo (MA)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
Gregorio (MA)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0
Pepe (MA)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cruela (HA)	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0
Ramona (HA)	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cris (HA)	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

TABLA 9. Matriz de interacciones de “aproximación” para la tropa del HF. Los iniciadores se encuentran en la columna y los receptores, en las filas. Los valores están expresados como tasa (eventos por hora focal de observación) y están redondeados HA: hembra adulta; MA: macho adulto; J: juvenil; I1: infante I; I2: infante II; I3: infante III. El valor máximo de la interacción del individuo inmaduro con otro miembro del grupo se representa en negritas

	Mario	Tomas	Luisito	Mario	Tomas	Luisito	Luisito	Alvarito	Carlitos	Víctor	Juancho	Julián	Juan	Lola	Luisa	Tomasa	Maira
	(I1)	(I1)	(I1)	(I2)	(I2)	(I2)	(I3)	(J)	(J)	(J)	(MA)	(MA)	(MA)	(HA)	(HA)	(HA)	(HA)
Mario (I1)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tomas (I1)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0
Luisito (I1)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0
Mario (I2)	0	0	0	0	0	11	28	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
Tomas (I2)	4	0	0	4	0	3	0	0	0	0	0	0	9	8	0	0	0
Luisito (I2)	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	6	15	0	0
Luisito (I3)	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Alvarito (J)	0	4	8	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0
Carlitos (J)	0	0	8	0	0	0	0	7	0	0	0	4	0	0	4	0	4
Víctor (J)	0	0	0	0	0	0	0	0	36	0	0	0	0	0	0	4	4
Juancho (MA)	0	0	8	0	0	0	0	10	5	0	0	0	0	4	8	5	0
Julián (MA)	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0
Juan (MA)	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0
Lola (HA)	0	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	16	22	17
Luisa (HA)	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tomasa (HA)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	11	0	4
Maira (HA)	0	0	4	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	4	0	0

TABLA 10. Matriz de interacciones de “contacto” para la tropa del HF. Los iniciadores se encuentran en la columna y los receptores, en las filas. Los valores están expresados como tasa (eventos por hora focal de observación) y están redondeados. HA: hembra adulta; MA: macho adulto; J: juvenil; I1: infante I; I2: infante II; I3: infante III. El valor máximo de la interacción del individuo inmaduro con otro miembro del grupo se representa en negritas.

	Luisito (I1)	Mario (I2)	Luisito (I2)	Tomas (I2)	Luisito (I3)	Carlitos (J)	Víctor (J)	Alvarito (J)	Juan (MA)	Luisa (HA)	Lola (HA)	Tomasa (HA)	Soledad (HA)
Luisito (I1)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mario (I2)	0	0	11	0	10	0	0	0	6	0	14	0	0
Luisito (I2)	0	12	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0
Tomas (I2)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0
Luisito (I3)	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Carlitos (J)	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8
Víctor(J)	0	0	0	0	0	16	0	10	0	4	0	4	0
Alvarito (J)	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
Juan (MA)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Luisa (HA)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lola (HA)	4	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0
Tomasa (HA)	0	6	0	0	0	0	0	0	0	7	4	0	0
Soledad (HA)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

6.3.4 Interacciones agonistas

En esta sección describo los aspectos generales de las interacciones agonistas de la tropa del HC y de la del HF; así también, describo la ocurrencia de las conductas agonistas en las clases de edad de los individuos jóvenes de la tropa del HC y los de la tropa HF. También presento los individuos de la tropa del HC y los de la tropa del HF, que estuvieron involucrados en este tipo interacción.

6.3.4.1 Aspectos generales de las interacciones agonistas en la tropa del hábitat continuo y en la del hábitat fragmentado

Las interacciones agonistas se presentaron tanto en la tropa del HC como en la del HF, predominando en la tropa del segundo hábitat (Fig. 24).

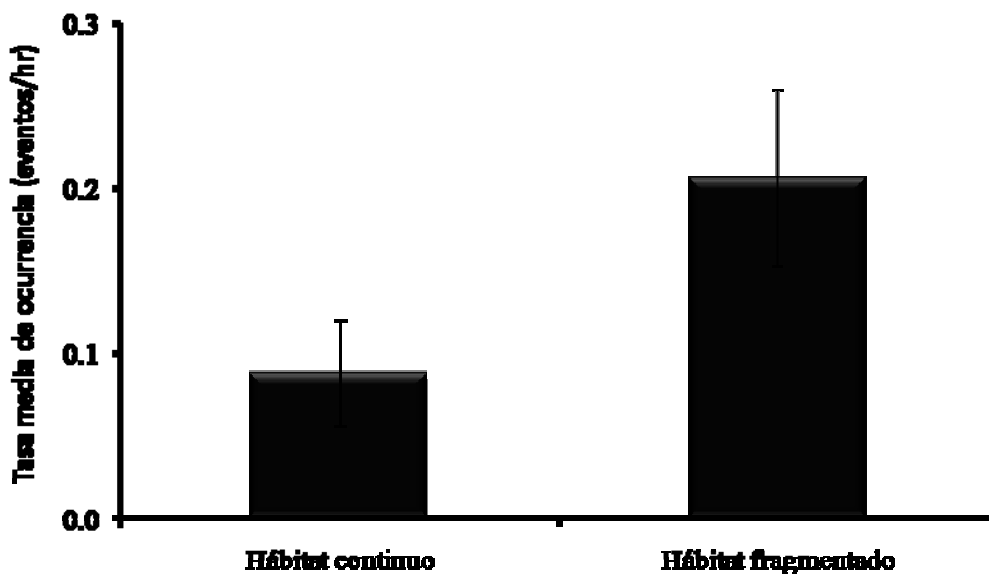


FIG. 24. Ocurrencia de las interacciones agonistas en la tropa del HC y en la del HF. Las barras muestran la tasa media de ocurrencia (eventos por hora focal de observación) de las interacciones agonistas para la tropa del HC y para la del HF.

6.3.4.2 Clases de edad/sexo involucrados en conductas agonistas en la tropa del hábitat continuo y en la del hábitat fragmentado

En la tropa del HC, las conductas agonistas estuvieron presentes en juveniles, hembras adultas y machos adultos. En el caso de la tropa del HF, los infantes II, juveniles, hembras adultas y machos adultos estuvieron involucrados en estas conductas (Tabla 11).

TABLA 11. Clases de edad/sexo involucrados en interacciones agonistas para la tropa del HC y la del HF. Los valores están expresados como la tasa promedio (eventos por hora focal de observación). Tm: tasa promedio; EE: error estándar.

	Hábitat continuo		Hábitat fragmentado	
	Tm	EE	Tm	EE
Infantes II	0	0	0.4	0.2
Juveniles	0.1	0.1	0.3	0.1
Hembras adultas	0.2	0.1	0.2	0.1
Machos adultos	0.1	0.1	0.1	0.1

6.3.4.4 Individuos iniciadores y receptores de la conducta agonista para la tropa del hábitat continuo y la del hábitat fragmentado

En la tropa del HC, principalmente los machos adultos fueron los iniciadores de las conductas agonistas hacia hembras adultas, como por ejemplo, Rambo (MA) y Gregorio (MA) iniciaron interacciones agonistas con una misma hembra adulta (Nena). Un macho adulto (Pedro) y una hembra adulta (Ramona) fueron los iniciadores de estas interacciones hacia un mismo juvenil (Rambita) (Tabla 12).

En la tropa del HF, un macho adulto, cuatro hembras adultas y juvenil iniciaron interacciones agonistas hacia otros individuos. Un juvenil (Carlitos) fue el receptor, de estas interacciones, de un macho adulto (Julián), de dos hembras adultas (Lola y Soledad) y de un juvenil (Víctor). Un infante II (Mario) fue el receptor de conductas agonistas de una hembra adulta (Maira) la cual fue su madre (Tabla 13).

TABLA 12. Matriz de interacciones agonistas para la tropa del HC. Los iniciadores están en la columna y los receptores en la fila. Los valores están expresados como tasa (eventos por hora focal de observación) y están redondeados. HA: hembra adulta; MA: macho adulto; J: juvenil. Valores máximos en negritas.

	Rambita (J)	Gregorio (MA)	Pepe (MA)	Negro (MA)	José (MA)	Pedro (MA)	Rambo (MA)	Ramona (HA)	Adelita (HA)	Cruela (HA)	Nena (HA)	Paola (HA)
Rambita (J)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gregorio (MA)	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0
Pepe (MA)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0
Negro (MA)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0
José (MA)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
Pedro (MA)	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rambo (MA)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0
Ramona (HA)	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Adelita (HA)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cruela (HA)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Nena (HA)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Paola (HA)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

TABLA 13. Matriz de interacciones agonistas para la tropa del HF. Los iniciadores están en la columna y los receptores en la fila. Los valores están expresados como tasa (eventos por hora focal de observación) y están redondeados. HA: hembra adulta; MA: macho adulto; J: juvenil; I2: infante II. Valore máximos en negritas.

	Mario (I2)	Víctor (J)	Alvarito (J)	Carlitos (J)	Julián (MA)	Lola (HA)	Maira (HA)	Soledad (HA)	Luisa (HA)	Tomasa (HA)
Mario (I2)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Víctor (J)	0	0	0	19	0	0	0	0	0	0
Alvarito (J)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Carlitos (J)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Julián (MA)	0	0	0	3	0	6	0	0	4	0
Lola (HA)	0	0	0	7	0	0	0	0	0	4
Maira (HA)	34	0	4	0	0	0	0	0	0	0
Soledad (HA)	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
Luisa (HA)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tomasa (HA)	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0

6.4 ESPACIAMIENTO INTERINDIVIDUAL

En esta sección presento el número de individuos diferentes (socios) y las clases de edad/sexo que estuvieron en los espaciamientos interindividuales con respecto a los individuos inmaduros de la tropa del HC y la del HF. Por último muestro los resultados del espaciamiento “solo” para los individuos de la tropa del HC y para aquellos de la tropa del HF.

6.4.1 Número de socios presentes en cada espaciamiento interindividual de los individuos inmaduros de la tropa del hábitat continuo y los de la tropa del hábitat fragmentado

El número promedio de socios que tuvieron los infantes I, infantes II, infantes III y juveniles de la tropa del HC y la del HF, variaron a través de los tres espaciamientos interindividuales; sin embargo, en ambas tropas, el número “socios” predominaron en el espaciamiento de “más de un metro y menor a cinco metros” para las cuatro clases de edad de individuos inmaduros (Tabla 14).

TABLA 14. Número promedio de socios que estuvieron en “contacto”, “un metro” y a “más de un metro y menor a cinco metros” (>1m<5m) de los infantes I (I1); infantes II (I2); infantes III (I3) y juveniles (J). La tropa del HC, en promedio, estuvo constituida por 17 individuos; y la tropa del HF, por 12 individuos.

	Tropa del Hábitat continuo			Tropa del hábitat fragmentado		
	Contacto	Un metro	>1m <5m	Contacto	Un metro	>1m <5m
I1	3	10	15	2	8	8
I2	1	1	2	3	9	12
I3	2	2	4	2	5	5
J	3	7	15	5	11	13

6.4.2 Espaciamiento de “contacto” para los individuos inmaduros de la tropa del hábitat continuo y para aquellos de la tropa del hábitat fragmentado

En la tropa del HC, la frecuencia en la que las diferentes clases de edad/sexo estuvieron en el espaciamiento de “contacto” difirió significativamente para los infantes I, infantes III y juveniles. Los infantes I e infantes III tuvieron con mayor frecuencia en este espaciamiento, a su madre; mientras que los juveniles, a hembras adultas (Tabla 15; Fig. 25)

En la tropa del HF, la frecuencia en la que las diferentes clases de edad/sexo estuvieron en el espaciamiento de “contacto” difirió significativamente para los infantes I, infantes II y los juveniles. Los infantes I e infantes II tuvieron con mayor frecuencia en este espaciamiento, a su madre, mientras que los juveniles tuvieron a hembras con cría (Tabla 16; Fig. 26).

6.4.3. Espaciamiento de “un metro” para los individuos inmaduros de la tropa del hábitat continuo y para aquellos de la tropa del hábitat fragmentado

En la tropa del HC, los infantes I tuvieron con mayor frecuencia en el espaciamiento de “un metro” a los juveniles que otra clase de edad/sexo; mientras que los juveniles tuvieron con mayor frecuencia a hembras con cría (Tabla 15; Fig. 25). En cambio, en la tropa del HF, los infantes I tuvieron con mayor frecuencia en éste espaciamiento, a los juveniles; los infantes II, a su madre; y los juveniles, a infantes I (Tabla 16, Fig. 26).

6.4.4 Espaciamiento de “más de un metro y menor a cinco metros” para los individuos inmaduros de la tropa del hábitat continuo y para aquellos de la tropa del hábitat fragmentado

En la tropa del HC, los infantes I y los juveniles tuvieron con mayor frecuencia en este espaciamiento, a los machos adultos que otra clase de edad/sexo y los infantes III tuvieron con mayor frecuencia a los juveniles (Tabla 15, Fig. 25). Sin embargo, en la tropa del HF, los infantes I tuvieron con mayor frecuencia, en este espaciamiento, a hembras adultas, mientras que los infantes II, infantes III y juveniles tuvieron con mayor frecuencia a machos adultos (Tabla 16, Fig. 26).

6.4.5 Espaciamiento de “Solo” para la tropa del hábitat continuo y la del hábitat fragmentado

En la tropa del HC y en la del HF los machos adultos tuvieron una alta frecuencia de registros de “solo”. Las clases de edad/sexo que mostraron eventos de éste espaciamiento, difirieron significativamente entre la tropa del HC y aquella del HF. Los juveniles de la tropa del HF tuvieron mayores eventos de “solo” que los de la tropa del HC ($X^2=73.78$, $gl=1$, $p<0.001$) y los machos adultos de la tropa de esta última condición presentaron más registros de “solo” que los de la tropa del HF ($X^2=5.94$, $gl=1$, $p=0.01$) (fig. 27).

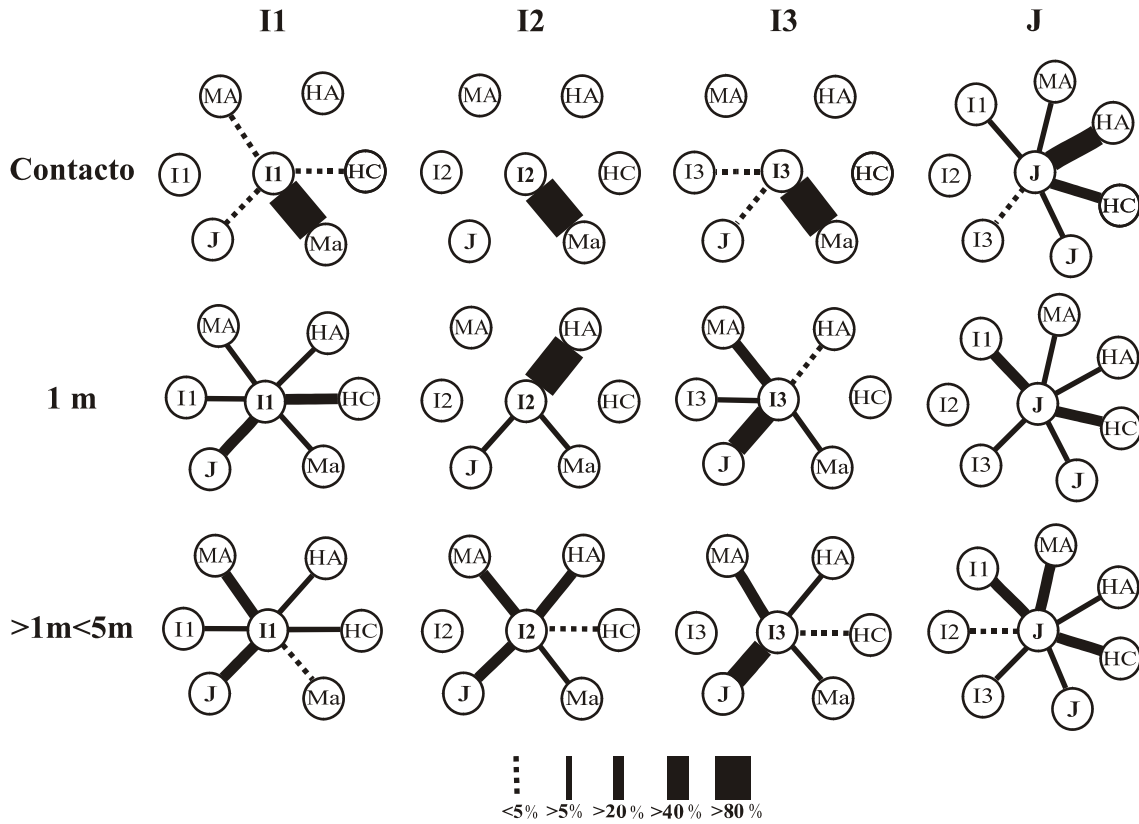


FIG. 25. Sociogramas que muestran la proporción de las clases de edad/sexo que estuvieron en “contacto”, “un metro” (1m) y “más de un metro y menor a cinco metros” (>1m<5m) de los infantes I, infantes II, infantes III y juveniles de la tropa del HC. MA: macho adulto; HA: hembra adulta; HC: hembra con cría; Ma: mamá de los infantes; J: juveniles; I1: infantes I; I2: infantes II; I3: infantes III. Cada una de las barras representa un valor de porcentaje diferente.

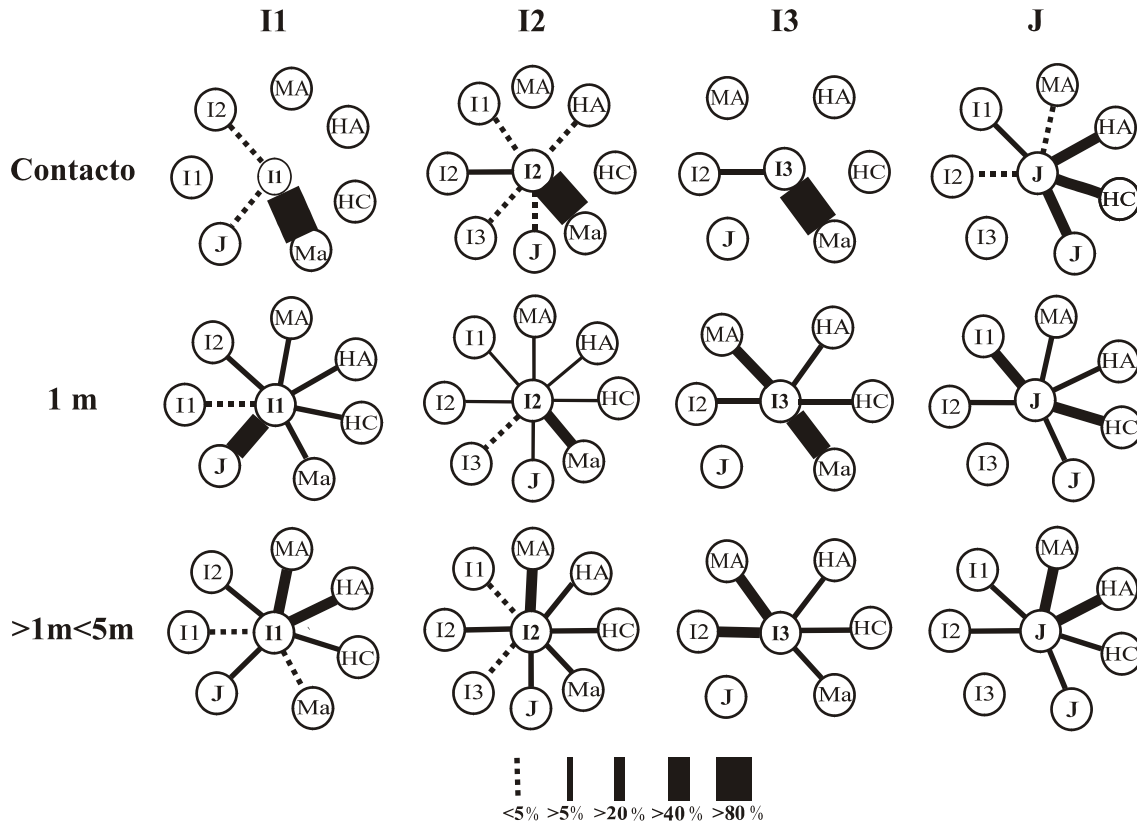


FIG. 26. Sociogramas que muestran la proporción de las clases de edad/sexo que estuvieron en “contacto”, “un metro” (1m) y “mayor a un metro y menor a cinco metros” (>1m<5m) de los infantes I, infantes II, infantes III y juveniles de la tropa del HF. MA: macho adulto; HA: hembra adulta; HC: hembra con cría; Ma: mamá de los infantes; J: juveniles; I1: infantes I; I2: infantes II; I3: infantes III. Cada una de las barras representa un valor de porcentaje diferente.

TABLA 15. Frecuencia en la que las diferentes clases de edad/sexo de la tropa del HC estuvieron en los espaciamientos de “contacto”; “un metro” y “más de un metro y menor a cinco metros” de los individuos jóvenes (I1: infante I; I2: infante II; I3: infante III; J: juvenil). MA: macho adulto; HA: hembra adulta; HC: hembra con cría; Ma: mamá. Los valores máximos se muestran en negritas.

	MA	HA	HC	I1	I2	I3	J	Ma	X ²
Contacto									
I1	5	0	4	0	0	0	6	239	1547.51** ^b
I2	0	0	0	0	0	0	0	24	^a -----
I3	0	0	0	0	0	2	2	56	358** ^b
J	5	38	21	6	0	2	4	-----	105.08** ^c
1m									
I1	34	13	45	25	0	0	55	34	110.74** ^b
I2	0	8	0	0	0	0	1	1	^a -----
I3	8	1	0	0	0	2	17	6	^a -----
J	49	43	69	55	1	17	20	-----	96.72** ^c
>1m<5m									
I1	180	46	79	51	0	0	149	10	504.95** ^b
I2	9	12	1	0	0	0	7	4	^a -----
I3	18	7	1	0	0	0	40	6	151.33** ^b
J	224	81	185	149	7	40	42	-----	392.923** ^c

^a valor de Chi-cuadrado no calculado por presentar más del 20% de frecuencias esperadas menores de cinco.

^b gl= 7

^c gl= 6

** p<0.001

TABLA 16. Frecuencia en la que las diferentes clases de edad/sexo de la tropa del HF, estuvieron en los espaciamientos de “contacto”; “un metro” y “más de un metro y menor a cinco metros” de los individuos jóvenes (I1: infante I; I2: infante II; I3: infante III; J: juvenil). MA: macho adulto; HA: hembra adulta; HC: hembra con cría; Ma: mamá. Los valores máximos se encuentran en negritas.

	MA	HA	HC	I1	I2	I3	J	Ma	X ²
Contacto									
I1	0	0	0	0	2	0	4	136	901.16** ^b
I2	0	1	0	2	9	4	2	179	1108.46** ^b
I3	0	0	0	0	4	0	0	30	^a -----
J	1	14	18	4	2	0	13	-----	43.58** ^c
1m									
I1	34	38	20	7	15	0	92	10	222.44** ^b
I2	21	29	45	15	35	3	25	98	171.66** ^b
I3	8	4	2	0	3	0	0	17	^a -----
J	30	60	80	92	25	0	46	----	131.67** ^c
>1m<5m									
I1	76	81	38	6	23	0	54	9	196.43** ^b
I2	248	146	152	23	54	16	100	68	424.71** ^b
I3	20	13	12	0	16	0	0	7	51.76** ^b
J	241	172	139	54	100	0	121	-----	311.82** ^c

^a valor de Chi-cuadrado no calculado por presentar frecuencias esperadas menores de cinco.

^b gl= 7

^c gl= 6

** p<0.001

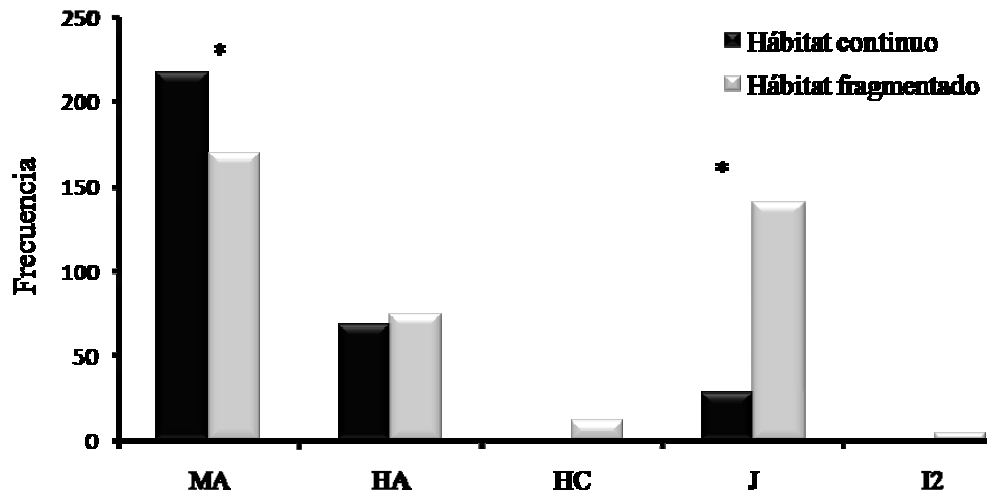


FIG. 27. Frecuencia de registros de “solo” para los individuos de la tropa del HC y para aquellos de la tropa del HF. Machos adultos (MA), hembras adultas (HA), hembras con cría (HC), juveniles (J) e infantes II (I2) *diferencias significativas con $p \leq 0.01$

6.5 DIVERSIDAD SOCIAL

En esta sección presento los resultados de la diversidad social de los individuos inmaduros de la tropa del HC y de aquellos de la tropa del HF.

6.5.1. Diversidad social para los individuos inmaduros de la tropa del hábitat continuo y para los de la tropa del hábitat fragmentado

En ambas tropas, las cuatro clases de edad de individuos jóvenes tuvieron valores de $H'/H'max$ cercano a “uno” (alta diversidad social) en los espaciamientos de “un metro” y “más de un metro y menor a cinco metro” en comparación con el espaciamiento de “contacto” en donde los valores $H'/H'max$ están próximos a “cero” (baja diversidad social) (Tabla 17).

Al comparar los valores de $H'/H'max$ de los individuos inmaduros entre tropas, se encontró que los infantes II y juveniles de la tropa del HF tuvieron una mayor diversidad social en el espaciamiento de “contacto” que los de la tropa del HC; en el caso de los infantes I e infantes III de ambas tropas tuvieron valores de $H'/H'max$ similares en el espaciamiento de “contacto”. Los infantes II, infantes III y juveniles de la tropa del HF tuvieron una mayor diversidad social en el espaciamiento de “un metro” que los de la tropa del HC. En el espaciamiento de “más de un metro y menor a cinco metros”, las cuatro categorías de edad de los individuos inmaduros de la tropa del HF mostraron una mayor diversidad social en comparación con los de la tropa del HC (Tabla 17).

Al agrupar los valores de $H'/H'max$ de cada una de las clases de edad de los infantes en los espaciamientos interindividuales, se encontró que los infantes de la tropa del HF tuvieron una mayor diversidad social en los espaciamientos de “contacto”, “un metro” y “más de un metro y menor a cinco metros” que los infantes de la tropa del HC. Al agrupar los valores de $H'/H'max$ de los tres tipos de espaciamiento interindividual se encontró que los infantes y juveniles de la tropa del HF tuvieron una mayor diversidad social que los de la tropa del HC (Tabla 18).

TABLA 17. Índice de diversidad de Shannon-Wiener para los infantes I (I1), infantes II (I2), infantes III (I3) y juveniles (J) de la tropa del HC y para los de la tropa del HF en cada uno de los espaciamentos interindividuales. Los valores que se presentan están estandarizados como el promedio de la proporción entre el índice H' y la diversidad máxima ($H'max$) ($\pm DE$)

$H'/Hmax$						
	Tropa del HC			Tropa del HF		
	<i>Contacto</i>	<i>Un metro</i>	<i>>1m<5m</i>	<i>Contacto</i>	<i>Un metro</i>	<i>>1m<5</i>
I1	0.11±0.08	0.58±0.05	0.55±0.02	0.09±0.05	0.58±0.07	0.61±0.09
I2	0±0	0.12±0.16	0.25±0.35	0.18±0.09	0.72±0.03	0.73±0.01
I3	0.1±0.06	0.43±0.09	0.38±0	0.15±0	0.55±0	0.65±0
J	0.27±0.19	0.51±0.08	0.56±0.05	0.52±0.03	0.68±0.04	0.7±0.01

TABLA 18. Índice de diversidad de Shannon-Wiener para infantes y juveniles de la tropa del HC y para aquellos del HF en los espaciamentos interindividuales. Los valores que se presentan están estandarizados como el promedio de la proporción entre el índice H' y la diversidad máxima ($H'max$). ($\pm DE$)

$H'/Hmax$ de Infantes		
	\bar{x} HC	\bar{x} HF
^a Contacto	0.07±0.07	0.13±0.08
^a 1 m	0.40±0.22	0.64±0.08
^a >1m	0.41±0.20	0.67±0.08
^{a,b} Cont-1m	0.24±0.23	0.38±0.27
^{a,c} Cont-1m->1m<5m	0.29±0.23	0.48±0.26
$H'/Hmax$ de Juveniles		
^b Cont-1m	0.38±0.18	0.60±0.10
^c Cont-1m->1m<5m	0.44±0.17	0.63±0.09

^a Los valores promedios que se muestran en los espaciamentos son resultado de la suma de los índices de diversidad de cada uno de los infantes de diferentes clases de edad.

^b Los datos de $H'/Hmax$ obtenidos en el espaciamento de "contacto" y un metro fueron agrupados

^c Los datos $H'/Hmax$ obtenidos en los espaciamentos de "contacto", "un metro" y "mayor a un metro y menor a cinco metros" fueron agrupados.

VII. DISCUSION

7.1 PATRÓN DE ACTIVIDAD GENERAL

La tropa de monos aulladores del HC y la del HF, presentaron un patrón de actividad similar. En ambas tropas, “descanso” fue la conducta que predominó, seguido de “alimentación”, “locomoción” y “viaje”. Estos resultados son consistentes con aquellos estudios realizados con *A. palliata* en Los Tuxtlas (Estrada *et al.*, 1999; Ortiz Martínez *et al.*, 1999; Serio-Silva, 1997) y en Tabasco (Muñoz *et al.*, 2002); así como con otros estudios reportados para otras especies del género *Alouatta*, como por ejemplo *A. fusca* (Chiarello, 1993), *A. pigra* (Silver *et al.*, 1998), *A. caraya* (Bravo y Sallenave, 2003; Zunino, 1989) y *A. seniculus* (de Thoisy y Richard-Hansen, 1997; Neville, 1988). Sin embargo, el tiempo invertido a cada una de las conductas varió entre tropas; estas variaciones parecen estar relacionadas con el grado de dispersión en el tiempo y espacio del recurso alimenticio (Crockett y Eisenberg, 1987; Serio-Silva, 1992) y con las variables abióticas como el clima (Chivers, 1969; Glander, 1979). En contraste con la tropa del HC, la tropa del HF invirtió menos tiempo en “descanso” y “viaje” pero dedicó más tiempo en “alimentación”. Estas variaciones entre tropas de diferentes condiciones fueron similares a las descritas por Clarke *et al.* (2002a) e Illes (2005), quienes reportaron que en un hábitat perturbado, la tropa de *A. palliata* disminuyó el tiempo invertido en “descanso” y dedicó mayor tiempo en “alimentación”; de Thoisy y Richard-Hansen (1997) reportaron que en un hábitat altamente degradado, *A. seniculus* invirtió más tiempo en “alimentación”; y en estudios realizados en hábitat fragmentados, con *A. palliata*, han encontrado una disminución en “viaje” (González-Picazo *et al.*, 2001; Juan *et al.*, 2000) y “descanso; y además un aumento en “locomoción” (González-Picazo *et al.*, 2001). En contraste con el HC, el HF consiste de una área pequeña que limita a los aulladores invertir menos tiempo en “viaje” para la búsqueda de alimento (Juan *et al.*, 2000); además en un HF, la calidad y cantidad de recursos son muy bajos (Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006b; Juan *et al.*, 2000) lo que resulta en una baja inversión de tiempo en “descanso” y mayor tiempo en “alimentación” (Chiarello, 1993; Pavelka *et al.*, 2003).

Los individuos inmaduros de ambas tropas mostraron un patrón de actividad similar a otros estudios reportados para *A. palliata* (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2007; Bezanson, 2006; Cabrera, 1993; Muñoz *et al.*, 2002) y *A. caraya* (Bicca-Marques y Calegaro-Marques, 1994b). Sin embargo, variaciones en el tiempo invertido en las conductas del patrón de actividad del

mono aullador están relacionados con la edad y el sexo de los aulladores (Bicca-Marques y Calegario-Marques, 1994b; Clarke, 1990). Los juveniles de la tropa del HC y la del HF, invirtieron mayor tiempo en “descanso” y “alimentación” que las tres clases de edad de los infantes. Lo anterior se debe a que los juveniles invierten más tiempo consumiendo alimento, ya que no son muy eficientes en el forrajeo y requieren de una gran cantidad de nutrimentos para su crecimiento (Janson y Van Schaik, 2002). Además, debido a que en la dieta de los juveniles ya predomina el material vegetal, esto los lleva a adoptar un modo de vida conservador de energía por medio del “descanso” (Baldwin y Baldwin, 1978; Milton, 1980).

En cambio, en la etapa infantil, el tiempo dedicado en “alimentación” y “descanso” fue menor en ambas tropas, debido a que todavía dependen de la leche materna. Es por esto, que el poco consumo de hojas hace a los infantes estar activos en otras conductas del patrón de actividad, las cuales son realizadas independientemente de la madre. Se ha reportado en *A. seniculus* (Mack, 1979), *A. guariba*, (Miranda *et al.*, 2005) y *Alouatta palliata* (Lyall, 1996) que a partir del segundo mes de edad realizan algunas actividades independientes. En *A. caraya* la vida independiente inicia a partir de los 4 a los 6 meses de edad (Rumiz, 1990). Los resultados reportados anteriormente son consistentes con los nuestros, ya que se observó al infante I de la tropa del HC realizar actividades independientes de su madre, como por ejemplo “alimentación”, “locomoción” y “exploración”, mientras que los infantes I de la tropa del HF dedicaron tiempo en actividades como “descanso”, locomoción” y “exploración”. Estas actividades realizadas por los infantes I de ambas tropas, ocurrieron en tasas bajas de duración en comparación con los infantes II e infantes III. Estos dos últimas clases de infantes presentan mayor habilidad motora que les permite realizar actividades independientes de la madre (Baldwin y Baldwin, 1973, 1978); es por esto que en contraste con los infantes I, los infantes II e infantes III de la tropa del HC y los de la tropa del HF reflejaron tasas altas de duración en la mayoría de las conductas del patrón de actividad. Se ha documentado que a medida que los infantes crecen, gradualmente incrementan las actividades independientes de la madre dedicando tiempo a las conductas del patrón de actividad (Baldwin y Baldwin, 1973, 1978; Bezanson, 2006; Horwich y Gebhard, 1986; Lyall, 1996). Es por esto que en algunas conductas del patrón de actividad los infantes I dedicaron menos tiempo que los infantes II y estos últimos invirtieron menos tiempo que los infantes III, siendo este patrón evidente en “alimentación” y “viaje” en la tropa del HC, mientras que en la tropa del HF fue evidente en “alimentación”, “locomoción”, “viaje” y “exploración”.

El tiempo invertido en las conductas del patrón de actividad general tuvo variaciones entre los individuos jóvenes de la tropa del HC y los de la tropa del HF. Mi predicción fue que los individuos jóvenes del HF asignaran mayor tiempo a actividades relacionadas a la búsqueda e ingestión de alimento (“locomoción”, “alimentación” y “viaje”). Los resultados de este estudio indicaron que solamente los juveniles e infantes III de la tropa del HF dedicaron mayor tiempo en “alimentación” que aquellos de la tropa del HC; y solo los infantes III de la tropa del HF invirtieron mayor tiempo en “locomoción” que los de la tropa del HC. En el HF hay una pérdida de recursos alimenticios que son importantes en la dieta de los aulladores (González-Picazo *et al.*, 2001; Juan *et al.*, 2000), además como no pueden expandir sus alternativas dietéticas, por ser un hábitat aislado y de área pequeña, están obligados a consumir otras especies de plantas que no satisfacen sus necesidades energéticas y nutricionales (Estrada *et al.*, 1999; Juan *et al.*, 2000). Es por esto que los juveniles e infantes III de la tropa del HF invirtieron más tiempo en “alimentación” y permanecieron más activos (mayor locomoción) en su búsqueda de alimento para obtener los nutrimentos necesarios para su desarrollo y crecimiento.

Sin embargo, no todos los individuos jóvenes de la tropa del HF cumplieron con la expectativa, ya que los infantes I e infantes II de la tropa del HF invirtieron menor tiempo en “alimentación” y “locomoción”, respectivamente, en comparación con los de la tropa del HC. Además, los infantes II, infantes III y juveniles de la tropa del HF invirtieron menor tiempo en “viaje” que los de la tropa del HC. La disminución de tiempo invertido en “viaje” puede ser explicado por el área pequeña (3.5 ha) que consta el HF, lo cual es una limitación importante en los desplazamientos de estos individuos dentro de su área de suministro (Asensio *et al.*, 2007; Juan *et al.*, 2000).

Otra de las conductas en donde se encontraron variaciones fue en “exploración” independiente de la madre. La “exploración” es muy importante para el desarrollo de los infantes ya que por medio de ella aprenden aspectos de su medio ambiente (Cabrera, 1993). Baldwin y Baldwin (1973) y Cabrera (1993), reportaron que en *A. palliata*, el infante III explora más independiente de la madre que el infante I y el infante II, ya que el primero presenta mayor movilidad motora que le permite explorar con mayor facilidad su entorno. En este estudio, este mismo patrón fue similar en los infantes de la tropa del HF, mientras que en la tropa del HC, el infante I y II exploró más que el infante III. Estas variaciones en la “exploración” independiente de la madre entre tropas, pueden ser explicadas por los riesgos a los que se enfrentan los

individuos inmaduros, como por ejemplo la depredación. Los individuos inmaduros son más vulnerables a la depredación debido a que son de tamaño corporal pequeño y todavía no son capaces de reconocer a sus depredadores (Janson y Van Schaik, 2002); además en un HF los aulladores son más vulnerables a la depredación (Bicca-Marques, 2003) ya que algunos depredadores de tamaño pequeño puede existir en altas densidades en los fragmentos de selva e incluso la presencia de gatos y perros domésticos que pueden potencialmente atacar a la fauna nativa (Chiarello, 2003). Es por ello que en el HF, los infantes I y II tienden a “explorar” muy poco mientras que el infante III, el cual tiene mayor movilidad motora, “explora” más el entorno que lo rodea. En cambio, en el HC a partir de los infantes I y II tienden a “explorar” independientemente de la madre y aunque los infantes III han decrecido la “exploración”, realizan otras actividades independientes de su madre como por ejemplo, “viaje” y “alimentación”.

7.2 INTERACCIONES SOCIALES

7.2.1 Interacción madre-infante

La interacción madre-infante es una de las relaciones principales e importantes para la vida de los primates (Fedigan, 1992; Strier, 2003). Los beneficios que aporta la madre a su infante son: a) introduce al infante al complejo mundo social en el cual éste debe sobrevivir (Fedigan, 1992), b) protege a los infantes de depredadores y coespecíficos (Asensio y Gómez-Marín, 2002; Clarke, 1983) y c) ayuda en el aprendizaje y procesos de socialización en el infante (Clarke, 1990; Crockett y Pope, 1993). En la tropa del HC y en la del HF, los infantes I invirtieron mayor tiempo en “locomoción en la madre” que los infantes II e infantes III. En los primeros meses de edad del infante, existe una gran dependencia de la madre para ser transportado, debido a que todavía sus movimientos son un poco torpes por lo que le es más fácil estar sujeto a la madre (Baldwin y Baldwin, 1978). En cambio, los infantes II y III gradualmente son menos dependientes de la madre para trasladarse (Baldwin y Baldwin, 1973).

Los infantes I de la tropa del HC y los de la tropa del HF invirtieron más tiempo en “exploración en la madre” que los infantes II y III, ya que estos últimos individuos por sus habilidades motoras tienden a explorar su entorno, mientras que el infante I esta limitado a su madre (Baldwin y Baldwin, 1973, 1978; Cabrera, 1993).

Estudios realizados sobre el desarrollo de los infantes en *A. palliata* (Bezanson, 2006), *A. pigra* (Baldwin y Baldwin, 1973; Horwich y Gebhard, 1986), *A. guariba* (Miranda *et al.*, 2005) y *A. seniculus* (Mack, 1979) han reportado que en las primeras etapas del infante la mayor parte del tiempo se encuentra en la “posición ventral” de la madre. Este mismo patrón fue observado en este estudio, en donde los infantes I de ambas tropas pasaron mayor tiempo en el vientre de la madre que los infantes II y III. En las primeras semanas de vida del individuo inmaduro, es muy importante encontrarse en la “posición ventral” de la madre ya que ésta le proporciona el calor necesario en esta etapa. En cambio los infantes II y III, hay menos dependencia para la termorregulación (Baldwin y Baldwin, 1973).

Por lo anterior, los resultados de este estudio sugieren que los infantes de la tropa del HC y HF presentaron un patrón similar en algunas conductas materno-infantiles (“locomoción-madre”, “exploración-madre” y posición “ventral”), sin embargo el tiempo invertido en estas conductas y en las restantes (“descanso-madre”, “viaje-madre”, “dorsal-madre”) varía entre los individuos jóvenes de diferentes condiciones. Variaciones en el desarrollo infantil pueden ocurrir entre especies, entre sexos, entre medios ambientes, entre edades y dependiendo en que estación del año nacieron (Calegario-Marques y Bicca-Marques, 1993; Clarke, 1990; Fedigan, 1992; Kowalewski y Zunino, 2004; Strier, 2003). Los infantes I de la tropa del HF dedicaron mayor tiempo a “descanso-madre”, “locomoción-madre”, “exploración-madre” y “posición ventral” que los de la tropa del HC. Los infantes II de la tropa del HF invirtieron mayor tiempo en “locomoción-madre”, “viaje-madre”, “exploración-madre”, posición “ventral” y “dorsal” en comparación con los infantes II de la tropa del HC. En contraste con el HC, en hábitat fragmentados hay cambios en la estructura de la vegetación (Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006a, b) (Turner, 1996) como por ejemplo, disminución en el número de árboles, mayor número de árboles pequeños y las distancias entre los árboles son mayores provocando espacios más abiertos (Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006a, b); dichas características en un HF dificultan el movimiento de los aulladores a través del dosel (Estrada y Coates-Estrada, 1996). Por lo tanto estas características en la vegetación, podrían explicar porque los infantes I e infantes II de la tropa del HF son transportados o realizan otras actividades en la madre (“exploración”, “descanso”, posición “dorsal” y “ventral”) por más tiempo que los del HC; esto podría ser una estrategia para evitar el riesgo de que caigan de los árboles y mueran ya sea por el golpe o por el ataque de un depredador terrestre (Di Fiore, 2002). Las caídas son más comunes entre inmaduros que entre

los individuos adultos (Glander, 1975), lo que podría explicar porque en las primeras etapas del infante (infante I e infante II) de la tropa del HF pasan la mayor parte del tiempo realizando actividades con la madre (dependientes a la madre) que los de la tropa del HC.

7.2.2- Interacciones afiliativas

El mono aullador se caracteriza por presentar patrones muy bajos de interacción social debido a la estrategia de conservación de energía que limita las interacciones afiliativas y agonistas entre los individuos (Cristobal-Azkarate *et al.*, 2004). En la tropa del HC y en la del HF, el tiempo invertido en las interacciones agonistas y en las interacciones afiliativas (“juego”, conductas de “contacto” y “aproximación”), ocurrieron en tasas muy bajas de duración en comparación con el patrón de actividad general.

El juego es una actividad que predomina en los individuos jóvenes de los primates (Smith, 1982). Los beneficios que aporta el juego en los primates no humanos son: a) mejora las habilidades motoras, b) facilita el desarrollo de las relaciones sociales (Maestripieri y Ross, 2004), c) facilita la integración de los inmigrantes a las nuevas tropas (Clarke, 1990) y d) ayuda en el desarrollo de comportamientos para las peleas intraespecíficas (Walters, 1987; Zucker y Clarke, 1992).

El juego social en el mono aullador (*A. palliata*) ha sido observado desde el infante I (Baldwin y Baldwin, 1973; Bezanson, 2006; Cabrera, 1993; Zucker y Clarke, 1992). Estudios en *A. seniculus* han reportado que los infantes inician el juego social entre las semanas 11 y 12 (Mack, 1979; Neville, 1972), y en *A. palliata* en la semana 8 (Zucker y Clarke, 1992); dichos tiempos corresponden al infante I. Los datos de este estudio revelan que también el infante I participó en los juegos sociales, sin embargo los tipos de juegos en los que estuvieron involucrados variaron entre tropas. En la tropa del HC el infante I participó en el “juego de lucha” y “juego sin contacto”, mientras que en la tropa del HF, los infantes I estuvieron involucrados solo en el “juego sin contacto”.

El juego social se incrementa en una etapa del individuo y posteriormente decrece (Brown, 1988; Nash, 1978). Zucker y Clarke (1992) y Carpenter (1934) reportaron para *A. palliata* que los infantes I presentaron menos juego social, mientras que en los infantes II e infantes III se incrementó y en los juveniles disminuyó. Este patrón fue observado en la tropa del HF en el “juego de lucha” y “juego sin contacto”, mientras que en la tropa HC, dicho patrón fue

similar en el “juego sin contacto. Este decremento en el tiempo invertido en el juego social puede deberse a que una vez que los individuos inmaduros comienzan a alimentarse de hojas y frutos, posteriormente necesitan invertir tiempo en “descanso” para procesar la fibra vegetal consumida (Baldwin y Baldwin, 1978; Milton, 1980).

El desarrollo social en los mamíferos es un proceso social, en el que no solo envuelve a la madre, sino también a otros miembros del grupo (Forster y Cords, 2005). Las interacciones proporcionan al infante experiencias y aprendizaje de comportamientos apropiados de su especie; ayudan en el desarrollo de destrezas motoras y físicas; y facilitan la interacción con individuos no emparentados (Clarke, 1990; Clarke *et al.*, 1998; Estrada, 2002). En ambas tropas se observó a los individuos inmaduros participar en interacciones afiliativas (“juego social”, “aproximación” y “contacto”) con algunas clases de edad/sexo existentes en la tropa, sin embargo el tipo de individuo con el que estuvieron involucrados en dicha interacción varió entre tropas. Las variaciones en las interacciones de los individuos inmaduros entre grupos, pueden estar influidas por la composición del grupo (Hill, 1994; Jack, 2003). En la tropa del HC y en la del HF, los infantes pudieron interactuar afiliativamente con machos adultos, hembras adultas, juveniles, siendo esto evidente en las conductas de “aproximación” y “contacto”. Sin embargo, la interacción infante-infante estuvo limitada en ambas tropas, es decir en la tropa del HC, los infantes estaban restringidos a interactuar con infantes de su misma edad. En la tropa del HF, los infantes III no podían involucrarse en alguna interacción con otro infante III, ni con otro infante I y viceversa. Es por esto, que en algunas conductas afiliativas los infantes de la tropa del HC solo interactuaron con otros infantes de su misma edad, mientras que en la tropa del HF las interacciones afiliativas fueron entre infantes I con infantes II, entre infantes II, e infantes II con infantes III.

Los juveniles se involucran en interacciones positivas con varios miembros de la tropa como con juveniles, hembras adultas, e infantes y algunas veces con machos adultos (Baldwin y Baldwin, 1978; Cabrera, 1993; Carpenter, 1964, 1965; Clarke, 1990; Clarke *et al.*, 1998). Ciertos juveniles de ambas tropas, interactuaron con individuos adultos, en el “juego de lucha”, “juego sin contacto”, “aproximación” y “contacto”, pero las interacciones con otros individuos inmaduros variaron entre tropas. En la tropa del HC, ciertos juveniles se involucraron en “aproximación” y “contacto” con algunos infantes I, infantes II e infantes III, mientras que en la tropa del HF, determinados juveniles interactuaron en dichas conductas con otros juveniles y con

algunos infantes I. Con respecto al “juego de lucha” y “juego sin contacto”, los juveniles de la tropa del HC se involucraron en el primer tipo de juego con infantes I e infantes III; y en el segundo tipo de juego con infantes II e infantes III. En la tropa del HF algunos de los juveniles se involucraron con ciertos infantes II solamente en el “juego de lucha”.

Por otro lado, la madre raramente interactúa afiliativamente con su infante; sin embargo se ha reportado que el infante II y su madre participaron en “juego de lucha” (Baldwin and Baldwin, 1978). En este estudio también encontré que los infantes II, en ambas tropas, presentaron interacciones con su madre bajo el contexto de “juego de lucha”, “aproximación” y “contacto”. También se observó al infante III de la tropa del HC presentar la conducta de “aproximación” con su madre.

Al comparar el tiempo dedicado a las conductas afiliativas entre los individuos jóvenes de diferentes tropas, espere encontrar que bajo condiciones de fragmentación, los individuos jóvenes invertirán menos tiempo en interacciones afiliativas debido a que estarán dedicando mayor tiempo a la búsqueda e ingestión de alimento en comparación con los individuos jóvenes de la tropa del HC. Se ha reportado en hábitats perturbados y fragmentados, que los aulladores presentan tasas bajas de interacciones sociales (Behie y Pavelka, 2005; Clarke *et al.*, 2002a). Sin embargo, la hipótesis no fue sustentada por todos de los individuos jóvenes de la tropa del HF, como por ejemplo los infantes III de la tropa del HF, quienes invirtieron mayor tiempo en “alimentación” y “locomoción”, también dedicaron más tiempo en la mayoría de las conductas afiliativas (“juego de lucha”, “juego sin contacto”, “contacto”) en comparación con los del HC. En cambio, la predicción planteada solamente aplicó para los juveniles del HF quienes invirtieron mayor tiempo en “alimentación” y dedicaron menos tiempo en la mayoría de todas las interacciones afiliativas (“contacto”, “aproximación” y “juego sin contacto”) en comparación con los juveniles de la tropa del HC.

7.3.3 Interacciones agonistas

Los aulladores exhiben bajos niveles de interacciones agonistas con coespecíficos (Klein, 1974). En este estudio, las interacciones agonistas predominaron en la tropa del HF en comparación con la del HC. Las tasas altas de agresión puede ser resultado de experiencias competitivas (Singh, 1965). Los juveniles de la tropa del HC estuvieron involucrados en interacciones agonistas, mientras que en la tropa del HF fueron los juveniles e infantes II. Los

juveniles de ambas tropas recibieron conductas agresivas de individuos adultos, sin embargo, los juveniles del HF tuvieron más eventos de conductas agonistas que los del HC, lo cual sugiere que por la imposibilidad de los juveniles a dispersarse en el HF por ser un hábitat aislado, los encuentros entre los adultos y juveniles en el HF son mayores. Los individuos adultos obligan a los juveniles a emigrar del grupo mediante agresiones (Cristobal-Azkarate *et al.*, 2004).

En la tropa del HF un infante II recibió conductas agresivas de su madre cuando lo forzaba a bajar de su dorso mientras ella estaba en movimiento. Las agresiones maternas son raras en primates silvestres, pero amenazas, golpes y mordidas pueden ocurrir (Nicolson, 1987).

7.4 Espaciamiento interindividual

El contacto físico es muy importante para el desarrollo de los primates debido a que el cuerpo de la madre contribuye a la termorregulación del infante y es una base segura para la exploración (Baldwin y Baldwin, 1973), es por esto que en la tropa del HC y en el HF, principalmente los infantes I estuvieron en mayor proporción en “contacto” con su madre que con otras clases de edad/sexo.

Tanto la madre como otros individuos de la tropa se encuentran a cierta distancia de los individuos inmaduros; esta distancia puede estar influida por la edad (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2007), el riesgo de depredación, disponibilidad de alimento y por las clases de edad/sexo existentes en los grupos (Fairbanks y Bird, 1978). En la tropa del HC y en la del HF, las tres clases de edad permanecieron en “contacto” con la madre, mientras que los juveniles estuvieron en “contacto” con más individuos principalmente con hembras adultas. En relación al espaciamiento de un “metro”, los infantes I del HC presentaron, en esta distancia, a los juveniles y estos últimos individuos, a hembras con crías. En la tropa del HF los infantes I tuvieron con mayor frecuencia en “un metro” a juveniles; los juveniles, a los infantes I; y los infantes II tuvieron con mayor frecuencia, en este espaciamiento, a su madre. Con respecto al espaciamiento “más de un metro y menor a cinco metros”, los infantes I y los juveniles de la tropa del HC presentaron con mayor frecuencia a machos adultos, mientras que los infantes III tuvieron en esta distancia a juveniles. En la tropa del HF, los infantes I, estuvieron en dicho espaciamiento preferentemente con hembras adultas; los infantes II, infantes III y juveniles con machos adultos.

En relación al espaciamiento de “solo”, los machos adultos y los juveniles de ambas tropas, presentaron una proporción mayor de eventos de “solo”. Los juveniles al estar alejados de

otros individuos puede ser una estrategia para reducir la competencia e incrementar el éxito de forrajeo (Ver Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2007) lo cual podría explicar porque los juveniles del HF están más tiempo solos que en el HC.

La comparación de la diversidad social de los individuos jóvenes entre tropas reveló que en contraste con la tropa del HC, en la tropa del HF, los infantes II y juveniles tuvieron un mayor diversidad social en el espaciamiento de “contacto”, “un metro” y “más de un metro y menor a cinco metros”; los infantes III mostraron una mayor diversidad en los dos últimos espaciamientos; y los infantes I tuvieron una mayor diversidad en el último espaciamiento interindividual. Al agrupar el conjunto de datos de las tres clases de edad de los infantes, se encontró que tanto los infantes como los juveniles de la tropa del HF presentaron una mayor diversidad social en el espaciamiento de “contacto” un “metro” y “más de un metro y menor a cinco metros” que los de la tropa del HC. Estas diferencias entre tropas podrían ser explicadas, de acuerdo a la hipótesis planteada, por la contracción del hábitat y los riesgos de depredación en el HF. En contraste con un el HC, el HF es de un área pequeña (3.5 ha), por lo que hay una disminución en el número de árboles (Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006a, b) lo cual restringe a los individuos a esparcirse; lo anterior provocó la congregación de los individuos en pocos arboles (algunas veces en uno o dos arboles) y por lo tanto todas las clases de edad/sexo se presentaron en un frecuencia similar en dichos espaciamientos (alta diversidad social) del individuo inmaduro. En el caso del HC, los individuos pueden ocupar una gran cantidad de árboles disponibles que les permite dispersarse y solamente determinadas clases de edad/sexo permanecieron en estos espaciamientos (baja diversidad social) de los individuos inmaduros. Por otro lado, en hábitat perturbados los individuos son más vulnerables a la depredación (Bicca-Marques, 2003). En la región de Los Tuxtlas, los depredadores potenciales de *Alouatta* existentes, son ocelotes (*Felis pardalis*), cabeza de viejo (*Eira barbara*) y boas (*Boa constrictor*) (Cristobal-Azkarate *et al.*, 2004). Esto podría explicar el porque de una mayor diversidad social en los espaciamientos “contacto” “un metro” y más de un metro y menor a un metro”, de los individuos jóvenes del HF, ya que podría funcionar como una forma de protección a los individuos inmaduros de los depredadores.

En las siguientes secciones listo las conclusiones preliminares y las limitaciones de este estudio, además presento algunas recomendaciones para dar seguimiento a este tipo de estudios.

VIII. CONCLUSIONES PRELIMINARES

Los datos obtenidos en este estudio sugieren las siguientes conclusiones de manera preliminar:

1. La edad de los individuos inmaduros y el ambiente físico en donde se desarrollan influyen en el tiempo invertido en el patrón de actividad general y de interacción social.
2. El tiempo invertido en las conductas del patrón de actividad varía entre los individuos jóvenes de la tropa del hábitat continuo y la del hábitat fragmentado.
3. El tiempo dedicado a las conductas afiliativas varía entre los individuos jóvenes de la tropa del hábitat continuo y del hábitat fragmentado; sin embargo, no hay una tendencia clara, ya que algunos individuos jóvenes del hábitat fragmentado invirtieron menos tiempo en las conductas afiliativas, mientras que otros invirtieron más tiempo en dichas conductas, en comparación con los de la tropa del hábitat continuo.
4. La interacción madre-infante en monos aulladores varía entre los infantes de la tropa del hábitat continuo y del hábitat fragmentado, predominando esta interacción en los infantes I e infantes II de la tropa del segundo tipo de hábitat.
5. Los individuos inmaduros de la tropa del hábitat fragmentado presentan una mayor diversidad de clases de edad/sexo en los espaciamientos interindividuales (“contacto”, “un metro” y “más de un metro y menor a cinco metros) que los de la tropa del hábitat continuo.
6. Las interacciones agonistas se presenta con mayor frecuencia en los juveniles de la tropa del hábitat fragmentado que en la del hábitat continuo.

IX. LIMITACIONES DE ESTE ESTUDIO

En los siguientes puntos listo las limitaciones presentadas en este trabajo de investigación:

1. En este estudio no es factible hacer una inferencia generalizada sobre los efectos de la fragmentación en la conducta social de monos aulladores debido a que el número de tropas en un hábitat continuo y en un hábitat fragmentado fue pequeño (una tropa por condición ecológica); además el periodo de estudio fue corto lo que resultó en un tamaño de muestra pequeño.
2. Los datos de éste estudio no fueron analizados con alguna prueba estadística, solo se presentaron con estadística descriptiva.
3. En las observaciones del espaciamiento interindividual no se registró simultáneamente la actividad del individuo focal y la de los individuos que se encontraron en cada una de los espaciamientos. Esta información es importante para el entendimiento de las relaciones sociales entre los individuos del grupo.

X. RECOMENDACIONES PARA DAR SEGUIMIENTO A ESTE TIPO DE ESTUDIO.

Este estudio permite hacer las siguientes recomendaciones para aquellos trabajos de investigación que surjan y den un seguimiento a este tipo de estudio.

1. Incrementar el número de tropas en hábitat continuos y en hábitat fragmentados.
2. Realizar estudios con periodos más largos de duración que permitan abarcar desde la fase inicial de los infantes hasta la fase final de la etapa juvenil.
3. Identificar a los individuos jóvenes en hábitat continuo y en fragmentado, con la finalidad de hacer un estudio a largo plazo que permita el monitoreo de estos individuos hasta la etapa adulta. De esta manera permitirá evaluar como la fragmentación influye en el desarrollo social del individuos inmaduros y cuales son su efectos en el patrón conductual en la etapa adulta.
4. Incluir en el estudio de conducta social en monos aulladores, estudios de genética que permitan examinar la relación de parentesco entre los individuos y como esta puede influir en la calidad y cantidad de interacciones sociales entre los individuos.
5. Evaluar por medio de la hormona cortisol si las tropas de aulladores en habitas fragmentado están sometidos a algún estrés fisiológico debido al deterioro y fragmentación de su hábitat y si tiene alguna influencia en la conducta social de los individuos.
6. Realizar comparaciones de la conducta social entre las dos especies de primates mexicanos del género *Alouatta*: *Alouatta palliata* y *Alouatta pigra*.

LITERATURA CITADA

- Agoramoorthy, G. y Rudran, R. (1993). Male dispersal among free-ranging red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in Venezuela. *Folia Primatologica* **61**, 92-6.
- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* **49**, 227-265.
- Altmann, S. A. (1959). Field observations on a howling monkey society. *Journal of Mammalogy* **40**, 317-330.
- Anaya-Huertas, C., Arenas-Frias, V., Mayagoitia, L. y Mondragon-Ceballos, R. (1994). Socialization patterns in a group of hand-reared spider monkeys., pp. 303-307. In J. R. Anderson, N. Herrenschildt, Roeder y B. Thierry (Eds): *Current primatology. Social development. Learning and behavior.* , Université Louis Pasteur, Strasbourg
- Aranda, M. (2000). *Huellas y otros rastros de los mamíferos grandes y medianos de México.* Instituto de Ecología A. C. Xalapa, Veracruz, México.
- Arroyo-Rodríguez, V., Mandujano, S. y Cuende-Fanton, C. (2005). Ocupación de parches de selva por monos aulladores *Alouatta palliata mexicana* en tres paisajes con diferente grado de fragmentación en Los Tuxtlas, México *Universidad y Ciencia* **2**, 23-34.
- Arroyo-Rodríguez, V. y Mandujano, S. (2006a). The importance of tropical rain forest fragments to the conservation of plant species diversity in Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* **15**, 4159-4179.
- Arroyo-Rodríguez, V. y Mandujano, S. (2006b). Forest fragmentation modifies habitat quality for *Alouatta palliata*. *International Journal of Primatology* **27**, 1079-1096.
- Arroyo-Rodríguez, V., Serio-Silva, J. C., Alamo-García, J. y Ordano, M. (2007). Exploring immature-to-mother social distances in Mexican mantled howler monkeys at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* **69**, 173-81.
- Asensio, N. y Gómez-Marín, F. (2002). Interspecific interaction and predator avoidance behavior in response to tayra (*Eira barbara*) by mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*). *Primates* **43**, 339-41.
- Asensio, N., Cristobal-Azkarate, J., Dias, P. A. D., Vea, J. J. y Rodriguez-Luna, E. (2007). Foraging habits of *Alouatta palliata mexicana* in three forest fragments. *Folia Primatologica* **78**, 141-153.
- Baldwin, J. D. y Baldwin, J. I. (1973). Interactions between adult female and infant howling monkeys (*Alouatta Palliata*). *Folia Primatologica* **20**, 27-71.

- Baldwin, J. D. y Baldwin, J. I. (1978). Exploration and play in howler monkeys (*Alouatta palliata*). *Primates* **19**, 411-422.
- Barich, J. (1997). The development of infant twin howler monkey (*Alouatta palliata mexicana*) in a free ranging group. Bachelor of arts in Anthropology. University of Washington, Seattle, Washington.
- Behie, A. M. y Pavelka, M. S. M. (2005). The short-term effects of a hurricane on the diet and activity of black howlers (*Alouatta pigra*) in Monkey River, Belize. *Folia Primatologica* **76**, 1-9.
- Bekoff, M. (1977). Socialization in mammals with emphasis on nonprimates, pp. 603-636. In S. Chevalier-Skolnikoff y F. E. Poirier (Eds): *Primate bio-social development: biological, social and ecological determinants*, Garland Publishing, INC, New York, London.
- Berman, C. M., Rasmussen, K. L. R. y Suomi, S. J. (1997). Group size, infant development and social networks in free-ranging rhesus monkeys. *Animal Behaviour* **53**, 405-421.
- Bernstein, I. S. (1964). A field study of the activities of howler monkeys. *Animal Behaviour* **12**, 92-97.
- Bezanson, M. (2006). Ontogenetic patterns of positional behavior in *Cebus capucinus* and *Alouatta palliata*. Doctor of Philosophy. University of Arizona, Arizona.
- Bicca-Marques, J. C. y Calegario-Marques, C. (1994a). Twins or adoption? *Neotropical Primates* **2**, 6-7.
- Bicca-Marques, J. C. y Calegario-Marques, C. (1994b). Activity budget and diet of *Alouatta caraya*: an age-sex analysis. *Folia Primatologica* **63**, 216-20.
- Bicca-Marques, J. C. y Calegario-Marques, C. (1994c). Exotic plant species can serve as staple food sources for wild howler populations. *Folia Primatologica* **63**, 209-11.
- Bicca-Marques, J. C. (2003). How do howler monkeys cope with habitat fragmentation?, pp. 283-303. In L. K. Marsh (Ed.): *Primates in fragments. Ecology and consevation*, Kluwer Press, New York.
- Bravo, S. P. y Sallenave, A. (2003). Foraging behavior and activity patterns of *Alouatta caraya* in the northeastern Argentinean flooded forest. *International Journal of Primatology* **24**, 825-846.

- Brockett, R. C., Horwich, R. H. y Jones, C. B. (2000). A model for the interpretation of grooming patterns applied to the Belizean black howling monkey (*Alouatta pigra*). *Primate Report* **56**, 23-32.
- Brown, S. G. (1988). Play behaviour in lowland gorillas: age differences, sex differences, and possible functions. *Primates* **29**, 219-228.
- Cabrera, G. (1993). Socialización y relación madre-infante de mono aullador (*Alouatta palliata mexicana*, Merriam, 1902) en la Isla de Agaltepec, Catemaco, Veracruz, México. Licenciada en Biología. Universidad Veracruzana, Veracruz.
- Calegario-Marques, C. y Bicca-Marques, J. C. (1993). Allomaternal care in the black howler monkey (*Alouatta caraya*). *Folia Primatologica* **61**, 104-9.
- Calegario-Marques, C. y Bicca-Marques, J. C. (1996). Emigration in a black howling monkey group. *International Journal of Primatology* **17**, 229-237.
- Carpenter, C. R. (1934). A field study of the behavior and social relations of howling monkeys (*Alouatta palliata*). *Comparative Psychological Monographs* **10**, 1-168.
- Carpenter, C. R. (1964). A field study of the behavior and social relations of howling monkeys (*Alouatta palliata*), pp. 3-92: *Naturalistic behavior of nonhuman primates*, Pennsylvania state University Press University Park.
- Carpenter, C. R. (1965). The howlers of Barro Colorado Island, pp. 250-291. In D. Vore (Ed.): *Primate behavior: field studies of monkeys and apes*, Holt, Rinehart & Winston, New York.
- Clarke, M. R. (1983). Infant killing and infant disappearance following male takeovers in a group of free-ranging howling monkeys (*Alouatta-Palliata*) in Costa Rica. *American Journal of Primatology* **5**, 241-247.
- Clarke, M. R. (1990). Behavioral development and socialization of infants in a free-ranging group of howling monkeys (*Alouatta palliata*). *Folia Primatologica* **54**, 1-15.
- Clarke, M. R., Glander, K. E. y Zucker, E. L. (1998). Infant-nonmother interactions of free-ranging mantled howlers (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. *International Journal of Primatology* **19**, 451-472.
- Clarke, M. R., Collins, D. A. y Zucker, E. L. (2002a). Responses to deforestation in a group of mantled howlers (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. *International Journal of Primatology* **23**, 365-381.

- Clarke, M. R., Crockett, C. M., Zucker, E. L. y Zaldivar, M. (2002b). Mantled howler population of Hacienda La Pacifica, Costa Rica, between 1991 and 1998: Effects of deforestation. *American Journal of Primatology* **56**, 155-163.
- Cowlshaw, G. y Dunbar, R. (2000). *Primate conservation biology*. The University of Chicago Press. Chicago and London.
- Cristobal-Azkarate, J., Dias, P. A. D. y Veá, J. J. (2004). Causes of intraspecific aggression in *Alouatta palliata mexicana*: evidence from injuries, demography, and habitat. *International Journal of Primatology* **25**, 939-953.
- Crockett, C. M. y Eisenberg, J. F. (1987). Howlers: variation in group size and demography, pp. 54-68. In B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham y T. T. Struhsaker (Eds): *Primates societies*, The University of Chicago press, Chicago.
- Crockett, C. M. y Pope, T. R. (1993). Consequences of sex differences in dispersal for juvenile red howler monkeys, pp. 105-118. In M. E. Pereira y L. A. Fairbanks (Eds): *Juvenile primates: life history, development and behavior*, Oxford University press, New York.
- Crockett, C. M. (1998). Conservation biology of the genus *Alouatta*. *International Journal of Primatology* **19**, 549-578.
- Cruz, A. C. M. S., Borda, J. T., Patiño, E. M., Gómez, L. y Zunino, G. E. (2000). Habitat fragmentation and parasitism in howler monkeys (*Alouatta caraya*). *Neotropical Primates* **8**, 146-148.
- Cuarón, A. D. (1997). Conspecific aggression and predation: costs for a solitary mantled howler monkey. *Folia Primatologica* **68**, 100-5.
- Chalmers, N. (1979). *Social behaviour in primates. Contemporary biology*. Great Britain.
- Cheney, D. L. (1992). Intragroup cohesion and intergroup hostility: the relation between grooming distribution and intergroup competition among females primates. *Behavioral Ecology* **3**, 334-345.
- Chiarello, A. G. (1993). Activity pattern of the brown howler monkey *Alouatta fusca*, Geoffroy 1812, in a forest fragment of southeastern Brazil. *Primates* **34**, 289.
- Chiarello, A. G. (1994). Diet of the brown howler monkey *Alouatta fusca* in a semi deciduous forest fragment of Southeastern Brazil. *Primates* **35**, 25-34.

- Chiarello, A. G. (2003). Primates of the Brazilian Atlantic forest: the influence of forest fragmentation on survival pp. 99-121. In L. K. Marsh (Ed.): *Primates in fragments. Ecology and conservation*, Kluwer Press, New York.
- Chivers, D. J. (1969). On the daily behaviour and spacing of howling monkey groups. *Folia Primatologica* **10**, 48-102.
- de Thoisy, B. y Richard-Hansen, C. (1997). Diet and social behaviour changes in a red howler monkey (*Alouatta seniculus*) troop in a highly degraded rain forest. *Folia Primatologica* **68**, 357-361.
- DeGama-Blanchet, H. N. y Fedigan, L. M. (2006). The effects of forest fragment age, isolation, size, habitat type, and water availability on monkey density in a tropical dry forest, pp. 165-188. In A. Estrada, P. A. Garber, M. Pavelka y L. Luecke (Eds): *New perspective in the study of mesoamerican primates. Distribution, ecology, behavior and conservation.*, Springer, New York.
- Deputte, B. L. y Quris, R. (1996). Socialization processes in primates: use of multivariate analyses .1. Application to social development of captive mangabeys. *Behavioural Processes* **36**, 135-149.
- Deputte, B. L. y Quris, R. (1997). Socialization processes in primates: use of multivariate analyses .2. Influence of sex on social development of captive rhesus monkeys. *Behavioural Processes* **40**, 85-96.
- Deputte, B. L. (2000). Primate socialization revisited: theoretical and practical issues in social ontogeny, pp. 99-157: *Advances in the Study of Behavior, Vol. 29*, Academic Press Inc, San Diego.
- Diario Oficial de la Federación. 1998. Tomo DXLII, No.16. Decreto Presidencial de la Reserva de la Biosfera "Los Tuxtlas".
- Di Fiore, A. (2002). Predator sensitive foraging in ateline primates. , pp. 242-267. In L. E. Miller (Ed.): *Eat or Be Eaten: predator sensitive foraging among primates.* , Cambridge University Press, Cambridge.
- Di Fiore, A. y Campbell, C. J. (2007). The Atelines: variation in ecology, behavior, and social organization., pp. 155-185. In C. J. Campbell, A. Fuentes, K. C. MacKinnon, M. Panger y S. K. Bearer (Eds): *Primates in Perspective* Oxford University Press, New York.

- Dirzo, R. y García, M. C. (1992). Rates of deforestation in Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Conservation Biology* **6**, 84-90.
- Dirzo, R., González-Soriano, E. y Vogt, R. C. (1997). La región de Los Tuxtlas: introducción general. In E. González-soriano, R. Dirzo y R. C. Vogt (Eds): *Historia natural de Los Tuxtlas*, UNAM y CONABIO, México.
- Domingo-Balcells, C., Rodríguez-Luna, E., Escobar-Aliaga, M. y Morales-Mávil, J. (2003). Interacciones sociales en un grupo de monos aulladores *Alouatta palliata mexicana* en cautiverio. *Neotropical Primates* **11**, 114-121.
- Duarte Días, P. A. y Rodríguez-Luna, E. (2003). Estrategias conductuales entre los machos de un grupo de *Alouatta palliata mexicana* (Isla Agaltepec, Veracruz, México). *Neotropical Primates* **11**, 159-162.
- Estrada, A. (1982). Survey and census of howler monkey (*Alouatta palliata*) in the rain forest of Los Tuxtlas, Veracruz, México. *American Journal of Primatology* **2**, 363-372.
- Estrada, A. (1984). Resource use by howler monkeys (*Alouatta Palliata*) in the rain forest of Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *International Journal of Primatology* **5**, 105-131.
- Estrada, A. y Coates-Estrada, R. (1984). Some observations on the present distribution and conservation of *Aloutta* and *Ateles* in southern Mexico. *American Journal of Primatology* **7**, 133-137.
- Estrada, A. y Coates-Estrada, R. (1988). Tropical rain forest conversion and perspectives in the conservation of wild primates (*Alouatta and Ateles*) in Mexico. *American Journal of Primatology* **14**, 315-327.
- Estrada, A. y Coates-Estrada, R. (1989). La destruccion de las selvas y la conservacion de los primates silvestres de Mexico (*Alouatta y Ateles*), pp. 211-233. In A. Estrada, López-Wilchis, R. and Coates-Estrada, R. (Ed.): *Primatología en México: Comportamiento, Ecología, Aprovechamiento, y Conservación de Primates.*, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa y Asociación Mexicana de Primatología, A.C, México D.F.
- Estrada, A. y Coates-Estrada, R. (1996). Tropical rain forest fragmentation and wild populations of primates at Los Tuxtlas, Mexico. *International Journal of Primatology* **17**, 759-783.
- Estrada, A., Juan-Solano, S., Martínez, T. O. y Coates-Estrada, R. (1999). Feeding and general activity patterns of a howler monkey (*Alouatta palliata*) troop living in a forest fragment at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* **48**, 167-183.

- Estrada, A. (2002). *Comportamiento animal. El caso de los primates*. Fondo de cultura económica.
- Estrada, A., Castellanos, L., Mendoza, A. y Pacheco, R. (2002). Población, Ecología y comportamiento de monos aulladores (*Alouatta pigra*) en Palenque, Chiapas, México. *LAKAMHA. Boletín Informativo del Museo y Zona Arqueológica de Palenque (CONACULTA-INAH)* **3**, 9-15.
- Estrada, A. (2006). Human and non-human primate co-existence in the neotropics: a preliminary view of some agricultural practices as a complement for primate conservation. *Ecological and Environmental Anthropology* **2**, 17-29.
- Estrada, A., Garber, P. A. y Pavelka, M. S. (2006). Population responses to disturbance: an introduction, pp. 117-120. In A. Estrada, P. A. Garber, M. Pavelka y L. Luecke (Eds): *New perspectives in the study of mesoamerican primates. Distribution, ecology, behavior and conservation.*, Springer, New York
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. **34**, 487-515.
- Fairbanks, L. A. y Bird, J. (1978). Ecological correlates of interindividual distance in the St. Kitts Vervet (*Cercopitlaew mthwps sabuetar*). *Primates* **19**, 605-614.
- Fedigan, L. M. (1992). Ontogeny and socialization, pp. 175-198: *Primate paradigms: sex roles and social bonds*, The University of Chicago Press, Chicago.
- Fleagle, J. G. (1999). *Primate adaptation and evolution*. Academic Press. San Diego, California.
- Forster, S. y Cords, M. (2005). Socialization of infant blue monkeys (*Cercopithecus mitis stuhlmanni*): allomaternal interactions and sex differences. *Behaviour* **142**, 869-896.
- Fragaszy, D. y Mitchell, G. (1974). Infant socialization in primates. *Journal of Human Evolution* **3**, 563-574.
- Fragaszy, D. M., Visalberghi, E. y Fedigan, L. M. (2004). *The complete capuchin: the biology of the genus cebus*. Cambridge University Press. United Kingdom.
- Galetti, M., Pedroni, F. y Morellato, L. P. C. (1994). Diet of the brown howler monkey *Alouatta fusca* in a forest fragment in southeastern Brazil. *Mammalia* **58**, 111-118.
- Glander, K. (1992). Dispersal patterns in Costa Rican mantled howling monkeys. *International Journal of Primatology* **13**, 415-436.

- Glander, K. E. (1979). Howling monkey feeding behavior and plant secondary compounds: a study of strategies, pp. 561-574. In G. G. Montgomery (Ed.): *The ecology of the arboreal folivores*, Smithsonian Institution press, Washington, D.C.
- González-Picazo, H., Estrada, A., Coates-Estrada, R. y Ortíz- Martínez, T. (2001). Consistencias y variaciones en el uso de recursos alimentarios utilizados por una tropa de monos aulladores (*Alouatta palliata*) y deterioro del hábitat en Los Tuxtlas, Veracruz, México *Universidad y Ciencia* **17**, 27-36.
- Henle, K., Lindenmayer, D. B., Margules, C. R., Saunders, D. A. y Wissel, C. (2004). Species survival in fragmented landscapes: where are we now? *Biodiversity and Conservation* **13**, 1-8.
- Henzi, S. P., Lycett, J. E. y Weingrill, T. (1997). Cohort size and the allocation of social effort by female mountain baboons. *Animal Behaviour* **54**, 1235-1243.
- Hill, D. A. (1994). Affiliative behaviour between adult males of the genus *Macaca*. *Behaviour* **130**, 293-308.
- Hinde, R. A. (1976). Interactions, relationships and social structure. *Man* **11**, 1-17.
- Horwich, R. H. y Gebhard, K. (1986). Relation of allomothering to infant age in howlers, *Alouatta pigra*, with reference to old world monkeys. , pp. 66-88. In D. M. Taub y F. A. King (Eds): *Current perspectives in primate social dynamics*, Van Nostrand Reinhold, New York.
- Horwich, R. H. y Johnson, R. D. (1986). Geographical distribution of black howler (*Alouatta pigra*) in Central America. *Primates* **27**, 53-62.
- Ibarra-Manríquez, G., Martínez-Ramos, M., Dirzo, R. y Nuñez-Farfán, J. (1997). La región de Los Tuxtlas: La vegetación, pp. 61-85. In E. González-Soriano, R. Dirzo y R. C. Vogt (Eds): *Historia natural de Los Tuxtlas*, UNAM y CONABIO, México.
- Illes, L. I. (2005). Mantled howlers monkeys (*Alouatta palliata*) in a fragmented habitat on the isle de Ometepe, Nicaragua. Master of Science in Environmental Studies. California State University, Fullerton.
- Jack, K. M. (2003). Explaining variation in affiliative relationships among male white faced capuchins (*Cebus capucinus*). *Folia Primatologica* **74**, 1-16.

- Janson, C. H. y Van Schaik, C. P. (2002). Ecological risk aversion in juvenile primates: slow and steady wins the race, pp. 57-74. In M. E. Pereira y L. A. Fairbanks (Eds): *Juvenile primates: life history, development and behavior.*, Oxford University press, New York.
- Jones, C. B. (1980). The functions of status in the mantled howler monkeys, *Alouatta palliata* Gray: intraspecific competition for group membership in a folivorous Neotropical primate. *Primates* **21**, 389-405.
- Juan, S., Ortíz-Martínez, T. J., Estrada, A. y Coates-Estrada, R. (1999). Uso de plantas como alimento por *Alouatta palliata* en un fragmento de selva en Los Tuxtlas, México. *Neotropical Primates* **7**, 8-11.
- Juan, S., Estrada, A. y 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.
- Kinzey, W. G. (1997). *New world primates ecology, evolution and behavior.* Aldine de Gruyter, Hawthorne. New York.
- Klein, L. L. (1974). Agonistic behavior in neotropical primates, pp. 77-122. In R. L. Holloway (Ed.): *Primate aggression, territoriality, and xenophobia*, Academic Press, New York.
- Kowalewski, M. y Zunino, G. E. (2004). Birth seasonality in *Alouatta caraya* in Northern Argentina. *International Journal of Primatology* **25**, 383-400.
- Kowalewski, M. M. y Zunino, G. E. (1999). Impact of deforestation on a population of *Alouatta caraya* in northern Argentina. *Folia Primatologica* **70**, 163-166.
- Laurance, W. F. (1999). Reflections on the tropical deforestation crisis. *Biological Conservation* **91**, 109-117.
- Laurance, W. F., Lovejoy, T. E., Vasconcelos, H. L., Bruna, E. M., Didham, R. K., Stouffer, P. C., Gascon, C., Bierregaard, R. O., Laurance, S. G. y Sampaio, E. (2002). Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: A 22-year investigation. *Conservation Biology* **16**, 605-618.
- Lindenmayer, D. B. y Fischer, J. (2007). Tackling the habitat fragmentation panchreston. *Trends in Ecology & Evolution* **22**, 127-132.
- Lyall, Z. (1996). The early development of behavior and independence in howler monkeys, *Alouatta palliata mexicana*. *Neotropical Primates* **4**, 4-8.

- Mack, D. (1979). Growth and development of infant red howling monkey (*Alouatta seniculus*) in a free ranging population, pp. 127-136. In J. F. Eisenberg (Ed.): *Vertebrate ecology in the Northern neotropics*, Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- MacKenzi, L. (2005). The effect of the Hurricane Iris on the social behaviour of black howlers (*Alouatta pigra*) in Monkey River, Belize. Master of Arts University of Calgary, Calgary, Alberta
- MacKinnon, K. C. (2002). Social development of wild white-faced capuchin monkeys (*Cebus capucinus*) in Costa Rica: an examination of social interactions between immatures and adult males. Doctoral Dissertation. University of California, Berkeley.
- Maestripieri, D. y Ross, S. R. (2004). Sex differences in play among western lowland gorilla (*Gorilla gorilla gorilla*) infants: implications for adult behavior and social structure. *American Journal of Physical Anthropology* **123**, 52-61.
- Magurran, A. (1988). Ecological diversity and its measurement. *Resource Conservation Fundy National Park, Alma. New Brunswick, Canada*.
- Manson, J. H., Rose, L. M., Perry, S. y Gros-Louis, J. (1999). Dynamics of female-female relationships in wild *Cebus capucinus*: data from two Costa Rican sites. *International Journal of Primatology* **20**, 679-706.
- Manson, W. A. (1963). The effects of environmental restriction on the social development of rhesus monkeys, pp. 191. In C. H. Southwick (Ed.): *Primate social behavior*, D. Van Nostrand Company, Inc., New Jersey.
- McCann, C., Williams-Guillen, K., Koontz, F., Roque, A. A., Martínez, J. C. y Koontz, C. (2003). Shade coffee plantations as wildlife refuge for mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*) in Nicaragua, pp. 321-342. In L. Marsh (Ed.): *Primates in fragments. Ecology and conservation*. , Kluwer Press, New York.
- Milton, K. (1980). *The foraging strategy of howler monkeys: a study in primates economics*. Columbia University Press. New York.
- Milton, K. (1998). Physiological ecology of howlers (*Alouatta*): energetic and digestive considerations and comparison with the *colobinae*. *International Journal of Primatology* **19**, 513-548.

- Miranda, J. M. D., Bernardi, I. P., Moro-Rios, R. F., Aguiar, L. M., Ludwig, G. y Passos, F. C. (2004). Social structure of *Alouatta guariba clamitans*: a group with a dominant female. *Neotropical Primates* **12**, 135-138.
- Miranda, J. M. D., Aguiar, L. M., Ludwig, G., Moro-Rios, R. F. y Passos, F. C. (2005). The first seven months of an infant of *Alouatta guariba* (Humboldt) (Primates, Atelidae): interactions and the development of behavioral patterns. *Revista Brasileira De Zoologia* **22**, 1191-1195.
- Mittermeier, R. A., Rylands, A. B. y Konstant, W. R. (1999). Primates of the world: an introduction. In R. M. Nowak (Ed.): *Walker's primates of the world*, The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Muñoz, D., García del Valle, Y., Franco, B., Estrada, A. y Magaña, M. (2002). Estudios del patrón de actividad general de monos aulladores (*Alouatta palliata*) en el parque Yumká, Tabasco, México. *Neotropical Primates* **10**, 11- 17.
- Muñoz, D., Estrada, A., Naranjo, E. y Ochoa, S. (2006). Foraging ecology of howler monkeys in a cacao (*Theobroma cacao*) plantation in Comalcalco, Mexico. *American Journal of Primatology* **68**, 127-42.
- Nash, L. T. (1978). The development of the mother-infant relationships in wild baboons (*Papio anubis*). *Animal Behaviour* **26**, 746-759.
- Neville, M. K. (1972). Social relations within troops of red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Folia Primatologica* **18**, 47-77.
- Neville, M. K. (1988). *The howling monkeys, genus Alouatta*. WWF. Washington, USA.
- Nicolson, N. A. (1987). Infants, mothers, and other females, pp. 330-342. In B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. Wrangham y T. T. Struhsaker (Eds): *Primates societies*, University of Chicago Press, Chicago.
- Oliveira, D. A. y Ades, C. (1998). Proximity and grooming interactions as indicators of the social organization of brown howling monkeys (*Alouatta fusca clamitans*). *Neotropical Primates* **6**, 115-117.
- Ortiz Martínez, T., Juan, S., Estrada, A. y Coates-Estrada, R. (1999). Patrones de actividad de *Alouatta palliata* en un fragmento de selva en Los Tuxtlas, México. *Neotropical Primates* **7**, 80-83.

- Pagel, M. D. y Harvey, P. H. (2002). Evolution of the juvenile period in mammals, pp. 28-37. In M. E. Pereira y L. A. Fairbanks (Eds): *Juvenile primates: life history, development and behavior*, Oxford University press, New York.
- Pavelka, M. S. M., Brusselers, O. T., Nowak, D. y Behie, A. M. (2003). Population reduction and social disorganization in *Alouatta pigra* following a hurricane. *International Journal of Primatology* **24**, 1037-1055.
- Pavelka, S. M. y Chapman, A. C. (2006). Population structure of black howlers (*Alouatta pigra*) in southern Belize and responses to hurricane Iris, pp. 143-163. In A. Estrada, P. A. Garber, M. Pavelka y L. Luecke (Eds): *New perspectives in the study of mesoamerican primates. Distribution, ecology, behavior and conservation.*, Springer, New York.
- Poirier, F. E. (1977). Introduction, pp. 1-39. In S. Chevalier-Skolnikoff y F. E. Poirier (Eds): *Primate bio-social development: biological, social and ecological determinants*, Garland Publishing, INC, New York, London.
- Pope, T. R. (2000). Reproductive success increases with degree of kinship in cooperative coalitions of female red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **48**, 253-267.
- Pozo-Montuy, G. y Serio-Silva, J. C. (2007). Movement and resource use by a group of *Alouatta pigra* in a forest fragment in Balancan, Mexico. *Primates* **48**, 102-107.
- Pusey, A. E. y Packer, C. (1987). Dispersal and Philopatry, pp. 250-266. In D. L. C. B.B Smuts, R.M. Seyfarth, R.W.Wrangham y T.T. Struhsaker (Ed.): *Primates societies*, The University of Chicago press Chicago.
- Range, F. y Noe, R. (2002). Familiarity and dominance relations among female sooty mangabeys in the Tai National Park. *American Journal of Primatology* **56**, 137-53.
- Richard, A. F. (1985). *Primates in nature*. W. H. Freeman and Company. New York.
- Rivera, A. y Calmé, S. (2006). Forest fragmentation and its effects on the feeding ecology of black howlers (*Alouatta pigra*) from the Calakmul area in Mexico., pp. 189-213. In A. Estrada, P. A. Garber, M. Pavelka y L. Luecke (Eds): *New perspectives in the study of mesoamerican primates. Distribution, ecology, behavior and conservation*, Springer, New York.

- Rudran, R. (1979). The demography and social mobility of a red howler (*Alouatta seniculus*) population in Venezuela, pp. 107-126. In J. F. Eisenberg (Ed.): *Vertebrate ecology in the Northern neotropics.*, Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Rumiz, D. I. (1990). *Alouatta caraya*: population density and demography in Northern Argentina. *American Journal of Primatology* **21**, 279-294.
- Rylands, A. B., Schneider, H., Langguth, A., Mittermeier, R. A., Groves, C. P. y Rodríguez-Luna, E. (2000). An assessment of the diversity of New World primates. *Neotropical Primates* **8**, 61-93.
- Rylands, A. B., Groves, C. P., Mittermeier, R. A., Cortés-Ortíz, L. y Hines, J. J. H. (2006). Taxonomy and distributions of mesoamerican primates, pp. 29-79. In A. Estrada, P. A. Garber, M. Pavelka y L. Luecke (Eds): *New perspective in the study of mesoamerican primates. Distribution, ecology, behavior and conservation.*, Springer, New York.
- Saunders, D. A., Hobbs, R. J. y Margules, C. R. (1991). Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* **5**, 18-32.
- Serio-Silva, J. C. (1992). Patrón diario de actividades y hábitos alimenticios de *Alouatta palliata* en semilibertad. Licenciatura. Universidad Veracruzana, Córdoba, Veracruz.
- Serio-Silva, J. C. (1997). Studies of howler monkeys (*Alouatta palliata*) translocated to a neotropical rainforest fragment. *Laboratory Primate Newsletter* **36**, 11-14.
- Serio-Silva, J. C. y Rico-Gray, V. (2000). Use of a stream as water source by a troop of Mexican howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) during extreme environmental conditions. *The southwestern naturalist* **45**, 332-333.
- Silk, J. B., Seyfarth, R. M. y Cheney, D. L. (1999). The structure of social relationships among female savanna baboons in Moremi Reserve, Botswana. *Behaviour* **136**, 679-703.
- Silver, S. C., Ostro, L. E. T., Yeager, C. P. y Horwich, R. (1998). Feeding ecology of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in northern Belize. *American Journal of Primatology* **45**, 263-279.
- Singh, S. D. (1965). The effects of human environment on the social behavior of rhesus monkeys. *Primates* **7**, 33-39.
- Smith, J. D. (1970). The systematic status of the black howler monkeys, *Alouatta pigra*, Lawrence. *Journal of Mammalogy* **51**, 358-369.

- Smith, P. K. (1982). Does play matter? Functional and evolutionary aspects of animal and human play. *Behavioral and Brain Sciences* **5**, 139-184.
- Somarriba, E., Harvey, C. A., Samper, M., Anthony, F., Gonzales, J., Slaver, C. H. y Rice, R. A. (2004). Biodiversity conservation in Neotropical coffee (*Coffea arabica*) plantations., pp. 198-226. In G. Schroth, G. Fonseca, C. Gascon, H. Vasconcelos, A. M. Izac y C. A. Harvey (Eds): *Agroforestry and conservation of biodiversity in tropical landscapes*, Island Press Inc, New York.
- Soto, M. y Gama, L. (1997). La región de Los Tuxtlas: Climas, pp. 7-23. In E. González-Soriano, R. Dirzo y R. C. Vogt (Eds): *Historia natural de Los Tuxtlas*, UNAM y CONABIO, México.
- Soto, M. (2004). El clima, pp. 195-199. In S. Guevara, J. Laborde y G. Sánchez-Ríos (Eds): *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra.*, Instituto de ecología, Unión Europea, Xalapa, Ver.
- Southwick, C. H. (1962). Patterns of intergroup social behavior in primates, with especial reference to rhesus and howling monkeys. *Annals New York Academy of Sciences* **102**, 436-454.
- Strier, K. B. (2003). *Primate behavioral ecology*. Allyn and Bacon. Boston.
- Swartz, K. B. y Rosenblum, L. A. (1981). The social context of parental behavior. A perspective in primate socialization., pp. 417-454. In D. J. Gubernick y P. H. Klopfer (Eds): *Parental care in mammals*, Plenum Press, New York, London.
- Trejo-Macías, G., Estrada, A. y Mosqueda Cabrera, M. A. (2007). Survey of helminth parasites in populations of *Alouatta palliata mexicana* and *A. pigra* in continuous and in fragmented habitat in southern Mexico. *International Journal of Primatology*.
- Treves, A. (2001). Reproductive consequences of variation in the composition of howler monkey (*Alouatta spp.*) groups. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **50**, 61-71.
- Turner, I. M. (1996). Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. . *Journal of Applied Ecology* **33**, 200-209.
- Van Belle, S. y Estrada, A. (2006). Demographic features of *Alouatta pigra* populations in extensive and fragmented forests, pp. 121-142. In A. Estrada, P. A. Garber, M. Pavelka y L. Luecke (Eds): *New perspective in the study of mesoamerican primates. Distribution, ecology, behavior and conservation.*, Springer, New York.

- Walters, J. R. (1987). Transition to adulthood, pp. 358-369. In B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham y T. T. Struhsaker (Eds): *Primate societies*, The University of Chicago press, Chicago.
- Wang, E. y Milton, K. (2003). Intragroup social relationships of male *Alouatta palliata* on Barro Colorado Island, Republic of Panama. *International Journal of Primatology* **24**, 1227-1243.
- White, F. J. y Chapman, C. A. (1994). Contrasting chimpanzees and bonobos - nearest-neighbor distances and choices. *Folia Primatologica* **63**, 181-191.
- Zucker, E. L. y Clarke, M. R. (1992). Developmental and comparative aspects of social play of mantled howling monkeys in Costa-Rica. *Behaviour* **123**, 144-171.
- Zucker, E. L. y Clarke, M. R. (1998). Agonistic and affiliative relationships of adult female howlers (*Alouatta palliata*) in Costa Rica over a 4-year period. *International Journal of Primatology* **19**, 433-449.
- Zunino, G. E. (1989). Habitat, dieta y actividad del mono aullador negro (*Alouatta caraya*) en el noreste de Argentina. *Boletín Primatológico Latinoamericano* **1**, 74-97.
- Zunino, G. E. (1996). Análisis de nacimientos en *Alouatta caraya* (primates, cebidae), en el noreste de la Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 1-10.

APÉNDICE I.

Definición operacional de las conductas que fueron registradas durante las muestras focales, y de las medidas del espaciamiento interindividual.

1-CONDUCTAS DEL PATRÓN DE ACTIVIDAD GENERAL

- ✓ **Alimentación(A):** el individuo introduce y mastica hojas o frutos, a su boca.
- ✓ **Locomoción (L):** movimientos de desplazamiento que no exceden del lugar de donde se encuentra la tropa.
- ✓ **Viaje (V):** el individuo se desplaza junto con los otros miembros de la tropa, dejando el área de árboles donde se encontraban descansando.
- ✓ **Descanso (D):** el individuo permanece inmóvil en cualquier postura corporal (sentado o acostado ventral, lateral o sobre su espalda).
- ✓ **Exploración:** El individuo manipula objetos, como hojas, ramitas, las cuales puede introducirlas a su boca

2. CONDUCTAS AFILIATIVAS

- ✓ **Aproximarse (Ap):** Cuando un mono se acerca a otro hasta pararse, sentarse o caminar a un lado de el

2.1 CONDUCTAS DE CONTACTO

- ✓ **Tocar con la boca (Tb):** Cuando un mono toca ligeramente con su boca a otro mono.
- ✓ **Tocar con la mano (Tm):** Cuando un mono toca ligeramente con su mano a otro mono.
- ✓ **Acicalamiento social (As):** Examinar la piel o el pelo de otro individuo usando las manos o la boca.

2.2 JUEGO SOCIAL

- ✓ **Juego de lucha (JR):** Intercambio rápido, de golpecitos, tirones y asimientos con mucho contacto corporal entre dos o más individuos.

2.2.1 JUEGO SIN CONTACTO

- ✓ **Juego en persecución (JP):** movimientos hacia otro individuo que está orientado y corriendo fuera de su alcance. Puede ser unidireccional o bidireccional.

- ✓ **Juego brincando (JB):** el individuo salta repetidamente sobre las ramas con otros individuos.

3- CONDUCTAS AGONISTAS

- ✓ **Pelea (Ao):** Cualquier manifestación de bofetadas, mordidas y empujones repentinos.
- ✓ **Desplazamiento (Ds):** un individuo interrumpe las actividades del individuo desplazado provocando que abandone el lugar.
- ✓ **Persecución (P):** Diferente a la forma de juego- cuando un individuo sigue a otro por distancias variables.
- ✓ **Golpe (G):** un individuo le pega a otro con la mano.

4- CONDUCTAS MATERNO-INFANTILES.

- ✓ **Posición ventral (AV):** Cuando el infante esta asido del vientre de la madre.
- ✓ **Posición dorsal (AD):** Cuando el infante esta asido de la espalda de la madre.
- ✓ **Locomoción-madre (LM):** el infante esta asido al cuerpo de la madre en desplazamiento.
- ✓ **Exploración-madre (EM):** el individuo joven manipula objetos mientras se encuentra en contacto con la madre.
- ✓ **Descanso-madre (DM):** El individuo joven permanece inmóvil en una parte del cuerpo de la madre en descanso.
- ✓ **Viaje-madre (VM):** el individuo joven esta asido al cuerpo de la madre cuando ésta se desplaza junto con los otros miembros de la tropa, dejando el área de árboles donde se encontraban descansando

MEDIDAS DE ESPACIAMIENTO INTERINDIVIDUAL

- ✓ **En contacto físico:** los individuos de la tropa se encuentran en contacto corporal
- ✓ **1 m de distancia:** los individuos de la tropa se encuentran retirados del individuo focal a una distancia que no excede de 1 metro.
- ✓ **Más de un metro y menor de 5 metros** los individuos de la tropa se encuentran alejados a una distancia mayor a 1 metro del individuo focal.

- ✓ **“Solo”**: el individuo focal se encuentra en un perímetro mayor a 5 metros de los demás miembros de la tropa, o cuando el resto de los individuos no estaban visibles con respecto al sujeto focal.

APÉNDICE II.

ANTECEDENTES SOBRE ASPECTOS GENERALES DE LA DISTRIBUCIÓN E HISTORIA NATURAL DEL GÉNERO *ALOUATTA*

1.1 PRIMATES NEOTROPICALES

Los primates es uno de los grupos de mamíferos más diversos y ocupan una variedad de regiones, que varía desde el desierto hasta la selva tropical lluviosa (Fleagle, 1999). Los primates neotropicales presentan una amplia distribución geográfica, encontrándose en la selva tropical y subtropical a través del sur de México, centro América, sur de América, sur de Brasil, al norte de Argentina y Paraguay (Mittermeier *et al.*, 1999). Los primates neotropicales están representados por las siguientes familias: Callitrichidae, Cebidae, Aotidae, Pitheciidae y Atelidae (Ver Rylands *et al.*, 2000).

1.2 PRIMATES DE MÉXICO

México cuenta con una gran diversidad de mamíferos silvestres, entre los que sobresalen por su tamaño y comportamiento, tres especies de primates: el mono aullador de manto *Alouatta palliata*, el mono aullador negro *Alouatta pigra* y el mono araña *Ateles geoffroyi*. En el caso de los monos aulladores, la especie *Alouatta palliata* se presenta al sur de Veracruz, Tabasco, Campeche, Chiapas y Oaxaca. (Estrada y Coates-Estrada, 1984). En contraste, la distribución geográfica de la especie *Alouatta pigra* se encuentra restringida al sur de México, presentándose solamente en parte del estado de Tabasco, al norte de Chiapas y en la península de Yucatán (Horwich y Johnson, 1986; Smith, 1970). Los monos araña están representados por dos subespecies: *Ateles geoffroyi vellerosus* y *Ateles geoffroyi yucatanenses*. La primera subespecie se distribuye en Veracruz, al este de San Luís Potosí y al suroeste a través de Tabasco y el istmo Tehuantepec al este de Oaxaca; la segunda subespecie se encuentra restringida en la península de Yucatán. (Rylands *et al.*, 2006)

1.3 DESCRIPCIÓN DEL GÉNERO *ALOUATTA*

A continuación doy una semblanza sobre la taxonomía y distribución del género *Alouatta*, así como aspectos generales de la historia natural del mono aullador.

1.3.1 Taxonomía y distribución

La familia Atelidae esta formada por los siguientes géneros: *Alouatta* (monos aulladores), *Ateles* (monos araña), *Lagothrix* (monos lanudos), *Brachyteles* (monos muriquis) y *Oreonax* (monos lanudos de cola amarilla) (Di Fiore y Campbell, 2007). En contraste con otros primates de nuevo mundo, el género *Alouatta* presenta una distribución muy amplia, se encuentran desde el norte de Argentina hasta América central, así también al oriente de México (Di Fiore y Campbell, 2007). El género *Alouatta* esta representado por nueve especies: *A. palliata*, *A. coibensis*, *A. pigra*, *A. seniculus*, *A. nigerrima*, *A. sara*, *A. belzebul*, *A. guariba*, *A. caraya* (Mittermeier *et al.*, 1999; Rylands *et al.*, 2000) (Tabla 1). Sin embargo, algunos autores han definido a los aulladores dentro de 6 especies: *A. palliata*, *A. pigra*, *A. seniculus*, *A. belzebul*, *A. fusca=guariba* y *A. Caraya*. (Crockett y Eisenberg, 1987; Kinzey, 1997; Neville, 1988). La especie *A. palliata* presenta tres subespecies *A. palliata palliata*, *A. palliata mexicana* y *A. palliata aequatoriales*. (Rylands *et al.*, 2006) cuya distribución se muestra en la tabla 1.

TABLA 1. Clasificación y distribución del género *Alouatta* con las subespecies de *A. palliata* (Crockett, 1998; Mittermeier *et al.*, 1999; Rylands *et al.*, 2000; Rylands *et al.*, 2006)

Género <i>Alouatta</i>	Distribución
<i>Alouatta palliata</i> (Gray 1849)	
<i>Alouatta palliata palliata</i> (Gray, 1849)	Costa rica, Honduras, Nicaragua y Panamá
<i>Alouatta palliata mexicana</i> (Merriam, 1902)	México y Guatemala
<i>Alouatta palliata aequatoriales</i> (Festa, 1093)	Colombia, Ecuador, Panamá y Perú
<i>Alouatta coibensis</i> (Thomas, 1902)	Panamá
<i>Alouatta pigra</i> (Lawrence, 1933)	México, Belice y Guatemala
<i>Alouatta seniculus</i> (Linnaeus, 1766)	Colombia, Venezuela, Ecuador, Perú, Bolivia
<i>Alouatta nigerrima</i> (Lönnerberg, 1941)	^a -----
<i>Alouatta sara</i> (Elliot, 1910)	Bolivia
<i>Alouatta belzebul</i> (Linnaeus, 1766)	Amazonia de Brasil
<i>Alouatta guariba</i> (Humboldt, 1812)	Bolivia, Brasil y Argentina
<i>Alouatta caraya</i> (Humboldt, 1812)	Bolivia, Brasil, Paraguay y Argentina

^aNo se tienen los datos de la distribución geográfica.

1.3.2 Aspectos generales de la historia natural del mono aullador

1.3.2.1 Características morfológicas

El género *Alouatta* es uno de los primates neotropicales de mayor tamaño, con un marcado dimorfismo sexual; los machos pesan en promedio 6-7 kilogramos y las hembras pesan 4-5 kilogramos (Crockett y Eisenberg, 1987). Este género, presenta una característica morfológica muy significativa, el alargamiento del hueso hioides, el cual permite emitir los “aullidos”, de los cuales estos primates derivan su nombre común. El hueso hioides es más grande en los machos que en las hembras y éste varía entre especies siendo el más grande en *Alouatta seniculus* y el pequeño en *A. palliata*. Los aullidos son escuchados muy temprano por las mañanas o también cuando se detecta alguna otra tropa o algún otro individuo externo al grupo. El aullido es emitido fuertemente por los machos adultos y también participan hembras adultas y juveniles pero con un sonido menos fuerte (Crockett y Eisenberg, 1987). Este comportamiento de vocalización funciona como un sistema de comunicación que permite el espaciamiento entre tropas, una vez que han monopolizado los recursos, para así evitar enfrentamientos directos (Estrada, 2002).

La coloración del pelaje en este género puede ser de tres tipos: café amarillento, café rojizo y negro, dicha coloración dependerá de la edad y variación individual (Mittermeier *et al.*, 1999). En el caso de *A. palliata*, el color de su pelaje es café claro con amarillo a los costados, presentándose en algunos individuos manchones de pelo rubio en distintas partes del cuerpo como la cola, la base de la espalda y el dorso de las patas (Estrada *et al.*, 2002). En algunas especies, ambos sexos presenta un misma coloración en el pelaje (*A. palliata*, *A. pigra*, *A. seniculus*, *A. belzebul*, *A. guariba guariba*), mientras que en otras presentan dicromatismo sexual, como por ejemplo en *Alouatta caraya* (hembras adultas color marrón y machos adultos color negro) y *Alouatta guariba clamitans* (hembras adultas color café y machos adultos color rojizo) (Crockett y Eisenberg, 1987).

La locomoción del mono aullador sobre los árboles es cuadrúpeda, por lo que el tamaño de sus extremidades son cortas en relación al resto del cuerpo (Estrada, 2002). Los aulladores presentan una cola prensil que es utilizada para sostenerse durante la locomoción y alimentación (Neville, 1988).

En *Alouatta palliata* es difícil identificar el sexo a una edad temprana del individuo, ya que en el caso de los machos el escroto no es evidente hasta que los testículos descienden en la

pubertad; en otras especies los testículos descienden en la infancia (*A. pigra*, *A. seniculus* y *A. caraya*) ó un poco antes de llegar a la pubertad (*A. belzebul* y *A. guariba*) (Crockett y Eisenberg, 1987).

1.3.2.2 Hábitat

El género *Alouatta* es habitante de los bosques tropicales de América, encontrándose en los siguientes tipos de hábitat: bosque pantanoso, selva alta perennifolia, selva mediana subperennifolia, selva baja inundable, selva mediana subcaducifolia, selva de galería, bosques tropicales deciduos (Aranda, 2000; Neville, 1988); además llegan a ocupar ambientes sumamente perturbados viviendo en pequeños manchones de selva (Aranda, 2000). Dicha diversidad de hábitat se debe a la alta capacidad de adaptación que presentan estos primates (Estrada, 2002). En México, los monos aulladores habitan en la selva alta perennifolia (Estrada y Coates-Estrada, 1989). La distribución del género *Alouatta* varía desde el nivel del mar hasta altitudes próximas a los 3200 m, ocupando el dosel superior y emergentes de la selva (Neville, 1988); sin embargo, en hábitat perturbados se ha observado en algunas especies de *Alouatta* a adoptar comportamientos terrestres, como locomoción, forrajeo y alimentación (Clarke *et al.*, 2002a; Pozo-Montuy y Serio-Silva, 2007); además, algunos aulladores bajan al suelo para cruzar áreas abiertas entre parches de selva (Neville, 1988.) ó para beber agua (Pozo-Montuy y Serio-Silva, 2007; Serio-Silva y Rico-Gray, 2000).

Los monos aulladores presentan cierta preferencia por determinadas especies arbóreas, por lo que diariamente recorren distancias variables en su búsqueda (Estrada, 1984). La distancia recorrida durante el viaje y el tamaño del ámbito hogareño varía intraespecies e interespecies, lo cual depende de la dispersión y densidad de los recursos, por el tamaño del grupo, tipo de hábitat y densidad poblacional (Crockett y Eisenberg, 1987; Estrada, 1984; Fleagle, 1999; Kinzey, 1997). En México, *A. palliata* viaja diariamente entre 11 a 502.88 metros y el ámbito hogareño de este género es de 60 ha (Estrada, 1984), mientras que en Panamá y Costa Rica, *A. palliata* viaja diariamente entre 104-1,261 metros y el ámbito hogareño varía entre 3-31 ha. La distancias recorridas por otras especies del género *Alouatta*, varía entre 20-840 mts para *A. seniculus* y entre 40-700 mts para *A. pigra* y presentan un ámbito hogareño de 4-25 ha para *A. seniculus*, 5.8 ha para *A. guariba* y 11-125 ha para *A. pigra* (Crockett y Eisenberg, 1987; Neville, 1988).

1.3.2.3 Dieta

Los primates del género *Alouatta* son diurnos y arbóreos. (Estrada, 2002). Su alimentación está constituida principalmente por hojas y frutos lo cual caracteriza a estos primates como folívoro- frugívoro (Kinzey, 1997). Aproximadamente el 40% del tiempo dedicado a alimentación lo pasan consumiendo hojas y otro 40% consumiendo frutos (Estrada *et al.*, 2002). En la dieta de los aulladores predominan las hojas jóvenes y frutos maduros de más de 40 especies arbóreas, también se les ha visto consumir hojas maduros, frutos verdes, flores y otros (Neville, 1988). Las familias mas representativas en su dieta son, Moraceae, Lauraceae y Leguminosae (Estrada, 1984; Neville, 1988). Los aulladores presentan una marcada preferencia por hojas y frutos de determinadas especies y diariamente ingieren cantidades variables para lograr una dieta balanceada (Estrada, 1984; Milton, 1998). La preferencia hacia las hojas jóvenes se debe al alto grado de proteína y carbohidratos, alta proporción de nutrientes digeribles y menor proporción de fibra en comparación con las hojas maduras de la misma especie; y los frutos maduros proporcionan más energía (Estrada, 1984; Milton, 1980, 1998).

1.3.2.4 Patrón de actividad general

El patrón de actividad general de los monos aulladores esta constituido por cinco actividades tales como descanso, alimentación, locomoción, viaje, e interacciones sociales. El tiempo invertido a cada una de estas actividades varía entre especies y además se encuentran influidos por la temperatura ambiental y disponibilidad del recurso, a través de las estaciones del año. Por lo anterior, entre el 56 al 80% de su tiempo es dedicado a descanso, seguido de alimentación (15.2 al 26 %), locomoción (2.4 al 18 %), viaje (3 al 14%) y por último las interacciones sociales (2.3 al 4%) (Bicca-Marques y Calegari-Marques, 1994b; Bravo y Sallenave, 2003; Crockett y Eisenberg, 1987; Chiarello, 1993; de Thoisy y Richard-Hansen, 1997; Estrada *et al.*, 1999; Muñoz *et al.*, 2002; Neville, 1988; Oliveira y Ades, 1998; Ortiz Martínez *et al.*, 1999; Serio-Silva, 1997; Silver *et al.*, 1998; Zunino, 1989). Los monos aulladores invierten la mayor parte de su tiempo en descanso debido a la necesidad de procesar grandes cantidades del fibra vegetal como resultado de una dieta rica en hojas (Milton, 1980)

Estudios sobre las distribuciones de las actividades en el periodo diurno en *Alouatta palliata* han reportando que “alimentación”, “locomoción” y “viaje” son las actividades que se presentan en las primeras horas del día (6:00 y 7:00 horas) y posteriormente decrecen entre las

8:00 y 13:00 horas, mientras que “descanso” muestra altos niveles en dicho bloque de tiempo y disminuye después de las 13:00 horas. La conducta de “alimentación” y “locomoción” vuelven a presentar un incremento después de las 16:00 horas y “viaje” vuelve a mostrar un pico entre las 15:00 y 17:00 horas. Las interacciones sociales mostraron un periodo de actividad a media mañana y otro a media tarde, después del periodo de alimentación matutino y durante el vespertino. Durante los periodos de descanso los infantes y juveniles tienen periodos breves de juego y exploración involucrando en algunas ocasiones a los adultos (Bernstein, 1964; Estrada *et al.*, 1999; Muñoz *et al.*, 2002; Ortiz Martínez *et al.*, 1999). El juego social ocurre a cualquier hora del día pero fue particularmente frecuente durante los periodos de 9:00 a 11:00 am (Altmann, 1959).

1.3.2.5 Organización social

La organización social del mono aullador está constituida por un sistema unimacho o multimacho, el cual se relaciona directamente con el tamaño grupal (Tabla 2) (Estrada, 2002). El mono aullador, *A. palliata* vive en grupos sociales permanentes, con múltiples machos residentes (≥ 3) y múltiples hembras con sus reciente descendencia (Treves, 2001). La especie *A. palliata* contiene más hembras adultas por machos adultos que en los grupos de *A. seniculus* y *A. caraya* (Crockett y Eisenberg, 1987; Rumiz, 1990)

En los sistemas multimacho del mono aullador, existe un macho dominante, machos adultos de mayor edad y subadultos (Treves, 2001). El macho dominante presenta una mayor prioridad a los recursos, dirige el movimiento grupal mediante sus vocalizaciones, su posición espacial en el grupo preferentemente es en el centro y presenta un acceso exclusivo a la hembra que tienen un alto nivel en estro, momento en el cual existe la mayor probabilidad de concebir (Neville, 1988; Wang y Milton, 2003).

En *A. palliata* no se puede distinguir una jerarquía lineal entre los machos restantes del grupo debido a que las tasas de agonismos son muy bajas y además todos tienen el acceso a las hembras en estro (Wang y Milton, 2003). En el caso de las hembras en *A. palliata*, *A. seniculus* y *A. caraya*, presentan una jerarquía social la cual se correlaciona negativamente con la edad. (Neville, 1988). Las relaciones de dominancia entre las hembras adultas varía a través del tiempo debido a la inmigración de hembras, la presencia de infantes y cambios en los machos adultos (Zucker y Clarke, 1998)

El tamaño del grupo y la composición son componentes importantes de la organización social y pueden variar interespecíficamente (Crockett y Eisenberg, 1987) (Tabla 2). El tamaño de la tropa de monos aulladores que varía entre 2 a 40 individuos (Glander, 1992)

TABLA 2. Tamaño y composición de las tropas de algunas especies del género *Alouatta*. Información obtenida de (Treves, 2001). MA: macho adulto; HA: hembra adulta; J: juvenil; I: infante

	Tamaño de la tropa (Rango)	Número de individuos (Rango)				Densidad de individuos/km ²
		MA	HA	J ^a	I ^a	
<i>Alouatta caraya</i>	5-9	1-9	1-7	0.1-0.9	0.1-0.6	0.8-280
<i>Alouatta guariba</i>	25	1-4	2-4	0.5	0.2	80.9
<i>Alouatta palliata</i>						
<i>Alouatta palliata palliata</i>	5-30	1-8	1-18	0.0-0.8	0.2-0.5	1.2- 62.7
<i>Alouatta palliata mexicana</i>	5-17	1-6	1-6	0.2-0.3	0.3-0.4	23.3-516
<i>Alouatta pigra</i>	13-17	1-3	1-3	0.2-0.5	0.2-0.5	8.1-28.8
<i>Alouatta seniculus</i>	5-36	1-4	1-7	0.3-1.1	0.2-0.5	25.6-150

^a Los valores de los juveniles e infantes están expresados como el promedio de estos individuos por hembra adulta.

El tamaño y la composición del grupo no permanecen constante a través del tiempo debido a factores demográficos como, madurez del individuo, nacimientos, muertes, la inmigración y emigración (Rudran, 1979).

La tasas de mortalidad en los aulladores varía con la edad y especialmente es alta en los infantes (Chalmers, 1979). Existen factores de mortalidad que resultan en el decline de las poblaciones de primates, como por ejemplo, infanticidio, agresiones macho-macho, (Rudran, 1979) y la destrucción del hábitat (Estrada *et al.*, 2006).

En relación a los patrones de inmigración y emigración, se ha reportado que ambos sexos del mono aullador abandonan su grupo natal en la etapa juvenil o subadulta, teniendo como resultado la inversión en una fase solitaria en el hábitat hogareño de varios grupos vecinos antes de incorporarse a un nuevo grupo estable (Glander, 1992; Rumiz, 1990) o formando asociaciones inestables con otros machos o hembras adultas, o formando nuevos grupos estables bisexuales (Calegario-Marques y Bicca-Marques, 1996; Rudran, 1979). En *A. palliata* los machos duran más tiempo en inmigrar a una tropa que las hembras adultas; los machos adultos pueden permanecer

en una fase solitaria más de 4 años mientras que las hembras más de 1 año (Glander, 1992). La dispersión de ambos sexos se ha documentado para *A. caraya* (Calegario-Marques and Bicca Marques, 1996), *A. palliata* (Glander, 1992) *A. seniculus* (Crockett y Pope, 1993; Rudran, 1979) y *A. guariba* (Miranda *et al.*, 2004). La emigración de los aulladores no es siempre voluntaria; los machos adultos y hembras adultas residentes obligan a los juveniles a salir del grupo mediante agresiones de contacto o desplazamientos agresivos (Cristobal-Azkarate *et al.*, 2004). Por otro lado se ha reportado que en *A. palliata* y *A. seniculus* que una pequeña proporción de ambos sexos no se dispersan y permanecen en sus grupos natales (Crockett y Pope, 1993).

En *A. caraya* y *A. palliata* los machos entran a nuevos grupos por encuentros agresivos derrotando al macho alfa (Calegario-Marques y Bicca-Marques, 1996; Glander, 1992). Las hembras adultas en *A. palliata* entran a grupos existentes por aparearse con un macho residente y una vez en el grupo puede alcanzar la posición alfa a través de las interacciones diádicas (Glander, 1992; Zucker y Clarke, 1998). En *A. seniculus* los machos adultos inmigran a grupos establecidos mientras que las hembras preferentemente establecen nuevos grupos con los machos solitarios que con los grupos existentes (Agoramoorthy y Rudran, 1993; Pope, 2000; Pusey y Packer, 1987).

El mono aullador en cada nacimiento tiene solo a un infante y en muy pocos casos tienen dos infantes en un nacimiento (Barich, 1997). En el caso de gemelos se ha reportado para *A. caraya*, *A. seniculus* (Bicca-Marques y Calegario-Marques, 1994a) y *A. palliata mexicana* (Barich, 1997). Los aulladores no presentan un patrón de reproducción estacional y los nacimientos pueden ocurrir durante todo el año (Crockett y Eisenberg, 1987). Sin embargo se ha documentado que para algunas especies de *Alouatta*, existe una concentración o un “pico” de nacimientos en determinado tiempo y el cual varía considerablemente entre las especies de aulladores y en los ambientes donde estos se distribuyen (Kowalewski y Zunino, 2004) y además puede estar relacionado con la precipitación, temperatura y disponibilidad de alimento (Zunino, 1996). Como por ejemplo, *A. palliata* en Costa Rica presentan una concentración de nacimientos en la temporada seca (Diciembre a Mayo); *A. seniculus* de Venezuela, entre mayo y julio; *A. pigra* de Belice, en la estación seca (entre Diciembre y Mayo); y *A. caraya* de Argentina, entre Junio y Julio. En el caso de *A. fusca* de Brazil y *A. palliata* de México presentan nacimientos través del año con concentraciones no particulares entre las estaciones (Kowalewski y Zunino, 2004).

APÉNDICE III

El número de individuos que estuvieron presentes en las tropas así como los nombres asignados a cada uno de ellos se muestran en las siguientes tablas.

TABLA 1. Tamaño y composición de la tropa del hábitat continuo durante el periodo Julio de 2005 a Junio de 2006 y el nombre de cada individuo.

Julio de 2005 a Junio de 2006			
Nombre del individuo	Edad/Sexo	Fecha en que se encontró el individuo en el grupo	Fecha ausente en el grupo
1-Negro	Macho adulto		
2-Pablo	Macho adulto		
3-Gregorio	Macho adulto		
4-Pepe	Macho adulto		
5-Pedro	Macho adulto		
6-José	Macho adulto	30/08/05 (inmigración)	
7-Rambo	Macho adulto		
8-Cruela	Hembra adulta		
9-Ramona	Hembra adulta		
10-Nena	Hembra adulta		
11-Cris	Hembra adulta		
12-Adelita	Hembra adulta	30/08/2005 (inmigración)	
13-Paulina	Hembra adulta	07/03/06 (inmigración)	
14-Paola	Hembra adulta	07/03/06 (inmigración)	
15-Julio	Juvenil		
16-Rambita	Juvenil		27/04/2006 (Proceso de emigración)
17-Cristian	Infante (> 6 meses)		
18-Crucito	Infante (> 6 meses)		
19-Ramón	Infante	06/03/2006 (nacimientos)	
20-Adolfo	Infante	06/03/2006 (nacimientos)	
21-Cristal	infante	06/03/2006 (nacimientos)	

TABLA 2. Tamaño y composición de la tropa del hábitat fragmentado durante el periodo Julio de 2005 a Junio de 2006 y el nombre de cada individuo.

Julio de 2005 a Junio de 2006			
Nombre del individuo	Edad/sexo	Fecha encontrado en el grupo	Fecha ausente en el grupo
1-Juan	Macho adulto		
2-Julián	Macho adulto		
3-Juancho	Macho adulto		
4-Tomasa	Hembra adulta		
5-Lola	Hembra adulta		
6-Luisa	Hembra adulta		
7-Maira	Hembra adulta	12/09/2005 (inmigración)	
8-Soledad	Hembra adulta	14/09/2005 (inmigración)	18/10/2005 (desaparecida)
9-Alvarito	Juvenil		20/03/2006 (Proceso de emigración)
10-Carlitos	Juvenil		20/03/2006 (Proceso de emigración)
11-Víctor	Juvenil		20/03/2006 (Proceso de emigración)
12-Luisito	Infante	12/09/2005 (nacimiento)	
13-Tomas	Infante	24/10/2005 (nacimiento)	30/03/2006 (muerte)
14-Mario	Infante	15/11/2005 (nacimiento)	

GLOSARIO

Estados: Comportamiento que tiene una duración apreciable.

Eventos: comportamientos instantáneos que no tienen una duración apreciable.

Frecuencia: número de veces que ocurre un comportamiento.

Tasa de duración: expresa la duración de la conducta por tiempo de observación.

Tasa de ocurrencia: expresa el número de eventos de la conducta por tiempo de observación..

Tasa media de duración: es la media del conjunto de datos expresados como minutos por tiempo de observación (tasa de duración).

Tasa media ocurrencia: es la media del conjunto de datos expresados como eventos por tiempo de observación (tasa de ocurrencia).