



# **UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
FACULTAD DE MEDICINA  
ECOLOGÍA

**ANÁLISIS BIOACÚSTICO COMPARATIVO ENTRE MACHOS DE GRUPOS  
DE *ALOUATTA PALLIATA MEXICANA* EN UN PAISAJE FRAGMENTADO AL  
SUR DE LOS TUXTLAS, VERACRUZ**

## **TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:  
**LUCÍA DÍAZ VÁZQUEZ**

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS:**  
**DRA. ANA MARÍA SANTILLÁN DOHERTY**  
FACULTAD DE MEDICINA, UNAM

**COMITÉ TUTOR:**  
**DR. JUAN CARLOS SERIO SILVA**  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM  
**M. EN C. FRANCISCO GARCÍA ORDUÑA**  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

**MÉXICO, D.F. ENERO, 2015**



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.





# **UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

FACULTAD DE MEDICINA

ECOLOGÍA

**ANÁLISIS BIOACÚSTICO COMPARATIVO ENTRE MACHOS DE GRUPOS  
DE *ALOUATTA PALLIATA MEXICANA* EN UN PAISAJE FRAGMENTADO AL  
SUR DE LOS TUXTLAS, VERACRUZ**

## **TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**LUCÍA DÍAZ VÁZQUEZ**

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS:**

**DRA. ANA MARÍA SANTILLÁN DOHERTY  
FACULTAD DE MEDICINA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR:**

**DR. JUAN CARLOS SERIO SILVA  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM  
M. EN C. FRANCISCO GARCÍA ORDUÑA  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM**

**MÉXICO, D.F. ENERO, 2015**



Dr. Isidro Ávila Martínez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Me permito informar a usted que el Subcomité de Biología Experimental y Biomedicina del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria del día 01 de septiembre de 2014, aprobó el jurado para la presentación de su examen para obtener el grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** de la alumna **DÍAZ VÁZQUEZ LUCÍA** con número de cuenta **303677945**, con la tesis titulada "**ANÁLISIS BIOACÚSTICO COMPARATIVO ENTRE MACHOS DE *Alouatta palliata* MEXICANA EN UN PAISAJE FRAGMENTADO AL SUR DE LOS TUXTLAS, VERACRUZ**", realizada bajo la dirección de la **DRA. ANA MARÍA SANTILLÁN DOHERTY**:

Presidente: DR. ARMANDO JESÚS MARTÍNEZ CHACÓN  
Vocal: M. EN C. FERNANDO GONZÁLEZ GARCÍA  
Secretario: M. EN C. FRANCISCO GARCÍA ORDUÑA  
Suplente: M. EN C. HÉCTOR PERDOMO VELÁZQUEZ  
Suplente: DR. JUAN CARLOS SERIO SILVA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**ATENTAMENTE**  
**"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"**  
Cd. Universitaria, D.F., a 06 de enero de 2015

**DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA**  
**COORDINADORA DEL PROGRAMA**

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca recibida a partir del 06 de agosto del 2012 hasta el 31 de julio de 2014, con el número de becaria 479894/280459, en el Programa Maestría en Ciencias Biológicas en Facultad de Medicina.

A los miembros del Comité tutor: M. en C. Francisco García Orduña y Dr. Juan Carlos Serio Silva.

## **AGRADECIMIENTOS PERSONALES**

A Teresa. Gracias madre por cambiar de opinión y entenderme, gracias sobretodo por respetarme y por ser paciente con mis decisiones. A Martín, Alberto y José. Gracias por lo incondicional y por lo que aportaron a este trabajo. Muchas gracias.

A Rubén, Doña Juani y Don Simplicio. Gracias por tanta calidez humana, amor y cariño. Jamás serán suficientes las palabras para agradecerles por todo. Gracias por incluirme en su familia por todos esos meses. Gracias por contagiarme de su alegría y de sus ganas de revalorizar el entorno. Gracias por grabar recuerdos en mi memoria que se quedarán para siempre.

A Vitza Cabrera, por absolutamente todo. Sin tu participación este trabajo jamás hubiera sido posible. Gracias por no tirar la toalla jamás sino todo lo contrario. Gracias por motivarme y seguir remando conmigo aunque el paisaje fuera desalentador. Gracias por tu tiempo, tu sudor, tus risas y por compartir conmigo esta hermosa experiencia. Gracias por tus sabios consejos académicos y por enseñarme tanto. Gracias por tu arroz con leche, por soportar el viento y el verdadero calor.

A Lilia, por su amor y cariño. Gracias por ser mi pilar de tantísimas formas y lugares. Gracias por leerme desde lejos, por tu amable ayuda en lo técnico y en lo personal. Gracias por la paciencia, por tu tiempo y por ser un motivo más para seguir creciendo. Te quiero mucho.

A Óscar y Estefanía. Gracias gorditos por ayudarme para que esto quedara escrito. Gracias por compartir el gusto por la biología, de corazón muchas gracias.

A la Dra. Ana María Santillán por su ayuda, disposición y tiempo. Gracias por confiar en mi a la hora de tomar decisiones.

A los miembros del Jurado: Dr. Armando Martínez Chacón, M. en C. Francisco García Orduña, M. en C. Fernando González García, M. en C. Héctor Perdomo Velázquez y al Dr. Juan Carlos Serio Silva. Gracias por sus observaciones y comentarios. Gracias por su disposición y amabilidad.

## DEDICATORIA

A Martín, mi padre †

A Teresa, mi madre

## ÍNDICE

<b>RESUMEN</b> .....	<b>1</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>2</b>
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>3</b>
<b>ANTECEDENTES</b> .....	<b>7</b>
TRABAJOS ANTERIORES SOBRE VOCALIZACIONES EN <i>ALOUATTA</i> .....	7
ESTRUCTURA POBLACIONAL EN MONOS AULLADORES .....	9
BIOLOGÍA DE LAS VOCALIZACIONES DE LARGO ALCANCE EN <i>ALOUATTA</i> Y SUS CONTEXTOS.....	9
EFECTOS DEL HÁBITAT Y SU TRANSFORMACIÓN SOBRE LAS VOCALIZACIONES.....	11
EMOCIONES E INTERACCIONES EN LOS MONOS AULLADORES Y SUS EFECTOS SOBRE LAS VOCALIZACIONES.....	13
<b>JUSTIFICACIÓN</b> .....	<b>16</b>
<b>OBJETIVOS</b> .....	<b>17</b>
OBJETIVO GENERAL .....	17
PARTICULARES .....	17
<b>HIPÓTESIS Y PREDICCIONES</b> .....	<b>18</b>
<b>METODOLOGÍA</b> .....	<b>20</b>
ÁREA DE ESTUDIO .....	20
DESCRIPCIÓN DE VARIABLES .....	23
ORGANISMO DE ESTUDIO.....	24
PROCEDIMIENTO EN CAMPO .....	26
ANÁLISIS DE DATOS.....	30
<i>Características acústicas</i> .....	30
<i>Análisis estructural de las Vocalizaciones de Largo Alcance (VLA)</i> .....	30
<i>Definición estructural de las vocalizaciones</i> .....	30
ANÁLISIS ESTADÍSTICOS .....	36
<b>RESULTADOS</b> .....	<b>38</b>
<b>DISCUSIÓN</b> .....	<b>48</b>
<b>CONCLUSIONES</b> .....	<b>57</b>
<b>GLOSARIO</b> .....	<b>59</b>
<b>LITERATURA CITADA</b> .....	<b>60</b>
<b>APÉNDICE</b> .....	<b>72</b>
CARACTERIZACIÓN DE LOS FRAGMENTOS DE ESTUDIO .....	72

## LISTA DE FIGURAS Y CUADROS

### FIGURAS

Figura 1. Rugido y ladrido de <i>Alouatta palliata mexicana</i>	6
Figura 2. Anatomía del aparato vocal de los monos aulladores	11
Figura 3. Ubicación, tamaño y distancia de los tres fragmentos de estudio	21
Figura 4. Caracterización gráfica de los fragmentos de estudio	28
Figura 5. Estructura de un rugido	32
Figura 6. Estructura de un ladrido	33
Figura 7. Estructura de una combinación tipo 1	34
Figura 8. Estructura de una combinación tipo 2	35
Figura 9. Número de registros vocales por tipo de VLA	38
Figura 10. Distribución de la duración, la potencia promedio y la frecuencia pico para los tres grupos de aulladores en los cuatro tipos de vocalización	43
Figura 11. Distribución de la frecuencia baja, la F0 mínima y la F0 máxima para los tres grupos de aulladores en los cuatro tipos de vocalización	44
Figura 12. Comparación de la frecuencia baja entre los tres grupos de aulladores para un rugido	45
Figura 13. Densidad poblacional por grupo de monos aulladores	72
Figura 14. Número de hectáreas por grupo de monos aulladores	72
Figura 15. Número de hembras por macho por grupo de monos aulladores	73

### CUADROS

Cuadro 1. Hipótesis sobre las funciones de las VLA	8
Cuadro 2. Factores que pueden afectar las vocalizaciones de <i>Alouatta palliata</i> espectrográficamente	15
Cuadro 3. Características poblacionales de los grupos de monos aulladores	22
Cuadro 4. Variables utilizadas	23
Cuadro 5. Número total de VLA obtenidas	38
Cuadro 6. Estadística descriptiva de los parámetros acústicos	40
Cuadro 7. Valores de $F$ y $P$ para la comparación de parámetros acústicos entre tipos de VLA	41
Cuadro 8. Matriz de correlaciones entre parámetros acústicos	46

Cuadro 9. Autovalores y porcentaje de vulnerabilidad en los componentes principales	47
Cuadro 10. Valores de $F$ y $P$ para el modelo jerárquico	47

## RESUMEN

Se analizaron y compararon seis parámetros acústicos, cinco espectrales (frecuencia baja, frecuencia fundamental mínima, frecuencia fundamental máxima, frecuencia pico y potencia promedio) y uno temporal (duración) de vocalizaciones de largo alcance (ladridos, rugidos y combinaciones de ambos) emitidas por machos pertenecientes a tres grupos de *Alouatta palliata mexicana*. Los grupos de estudio viven bajo diferentes condiciones sociales, de densidad y aislamiento, al sur de la Reserva de la Biósfera de Los Tuxtlas, Veracruz. Al compararse los parámetros acústicos no hubo diferencias entre grupos para ninguno de ellos. Sin embargo, al analizar la dispersión de los datos, se encontró cierta tendencia en la que los monos aulladores del grupo A o control (vecinos internos, mayor extensión territorial y menor densidad de individuos por área) presentaron menores valores en la frecuencia más baja en comparación con los grupos de aulladores B y C (sin grupos vecinos internos, menor extensión territorial de hectáreas disponibles y mayor densidad de individuos por área). Esto podría traducirse en vocalizaciones de tono más grave. En contraste, en los machos de los grupos B y C, existe una tendencia hacia el aumento de la frecuencia más baja. A pesar del proceso de transformación del hábitat en la región, las vocalizaciones emitidas por los grupos remanentes de monos aulladores se mantienen estables a nivel estructural, independientemente de lo que sucede con el hábitat y las condiciones sociales y de densidad. Hubo diferencias entre los cuatro tipos de vocalizaciones (rugidos, ladridos y combinaciones) cuando se compararon los parámetros acústicos entre ellos a excepción de la duración de las vocalizaciones (frecuencia baja  $F = 5.65$ ,  $P = 0.001$ ; frecuencia fundamental mínima  $F = 6.44$ ,  $P = 0.001$ ; frecuencia fundamental máxima  $F = 6.44$ ,  $P = 0.001$ ; frecuencia pico  $F = 7.35$ ,  $P = 0.001$ ; potencia promedio  $F = 6.29$ ,  $P = 0.001$  y duración  $F = 0.93$ ,  $P = 0.42$ ). Para los rugidos y los ladridos, los valores de las bandas de frecuencia con mayor energía (baja, fundamental y pico) coinciden con lo propuesto por Baldwin y Baldwin (1976) en Costa Rica, por Whitehead (1987) en Panamá y por Puig-Lagunes (2011) en otra región de Los Tuxtlas, Veracruz para la misma especie de estudio: *Alouatta palliata*. El presente estudio es fundamental como referencia para investigaciones futuras sobre la estructura vocal en el género, ya que no existe mucha literatura actual que hable al respecto. Se requieren estudios futuros para saber qué sucede con las frecuencias mínimas y las bandas con mayor energía en más grupos de monos aulladores.

## ABSTRACT

We analyzed and compared six acoustic parameters; five related to the spectrum (low frequency, minimal fundamental frequency, maximal fundamental frequency, peak frequency, average power) and one temporal (length), of loud calls (barking, roaring, and combinations of both) produced by males belonging to three groups of *Alouatta palliata mexicana*. The groups studied live under different environmental conditions, density and isolation, in the south of the Reserva de la Biósfera de Los Tuxtlas, which is located in Veracruz, México. When the acoustic parameters were compared, it was found that there was no difference between any of the groups. However, the analysis of data dispersion showed that there was some leaning in which the howling monkeys from group A or control group (internal neighbors, more territorial extension, and less population density) showed lower values in the lower frequency compared with that of the groups B and C (without internal neighbors, lower number of available hectares, and greater population density). This can imply vocalizations of lower pitch. In contrast, in groups B and C there is a leaning to the increase of the lower frequency. In spite of the transformation process of the habitat in the region, the vocalizations produced by the residual groups of howling monkeys keep being stable in the structural level, regardless of the habitat, the social conditions and the population density. There were differences among the four types of vocalizations (roaring, barking, and combinations of both) when the acoustic parameters were compared with the exception of the length of the vocalization (lower frequency  $F = 5.65$ ,  $P = 0.001$ ; minimal fundamental frequency  $F = 6.44$ ,  $P = 0.001$ ; maximal fundamental frequency  $F = 6.44$ ,  $P = 0.001$ ; peak frequency  $F = 7.35$ ,  $P = 0.001$ ; average power  $F = 6.29$ ,  $P = 0.001$  and length  $F = 0.93$ ,  $P = 0.42$ ). For roaring and barking, the values of the bands with greater energy (lower, fundamental, and peak) coincide with what was proposed by Baldwin y Baldwin (1976) in Costa Rica, by Whitehead (1987) in Panamá and by Puig-Lagunes (2011) in another region of Los Tuxtlas, Veracruz for the same species: *Alouatta palliata*. This work is an important reference for future research on the vocal structure in *Alouatta*, since there isn't many papers on the subject. Future work will be required to find out the behavior in the minimal frequencies and the bands with higher energy in more groups of howling monkeys.

## INTRODUCCIÓN

La comunicación es un fenómeno biológico y la capacidad de hacerlo no es exclusiva de la especie humana. Se trata de un rasgo inherente a todo animal social que facilita la reproducción, informa sobre la identidad individual, el estado de ánimo y las intenciones. Toda especie viva desarrolla sistemas de comunicación eficaces y sofisticados indispensables para su supervivencia como individuos y como especies (Martín, 2006). El comportamiento de la comunicación, al incluir una gran proporción del repertorio conductual de las especies animales, puede convertirse en un conductor importante de muchos aspectos en su biología ya que afecta historias de vida y genes (Laiolo, 2010). La comunicación involucra de esta forma, la transmisión de una señal codificada con información que puede ser interpretada por un receptor y usada para mediar sus respuestas conductuales (Brown, 2003). Durante el desarrollo de la comunicación vocal, la información y la estructura de las señales se manifiesta en variables acústicas que forman límites entre las especies. Para descifrar estas señales, se debe entender la interacción entre los atributos acústicos dentro de la vocalización y los comportamientos que son provocados por dichos atributos (Brown, 2003).

Como en otras especies, los primates tienen manifestaciones comunicativas que informan al resto del grupo y también a los conespecíficos fuera del grupo, sobre su identidad, estado emocional y su localización. Las señales comunicativas pueden modular su uso flexible en diferentes contextos (Martín, 2006). Muchas veces involucran despliegues repetidos o ritualizados que tienen diversas funciones y permiten una comunicación efectiva a distancia (Whitehead, 1987), y son parte de una conducta natural que puede ser estudiada mediante métodos no invasivos.

Dentro de las especies de primates silvestres, los monos aulladores del género *Alouatta* son los únicos monos del Nuevo Mundo que producen coros audibles a más de 1 km de distancia, a los que se les han asignado diferentes funciones: delimitación del territorio, evadir enfrentamientos agresivos entre grupos, información de la composición del grupo, alerta, presencia de alimento y defensa de la pareja reproductiva (Altmann, 1959; Baldwin y Baldwin, 1976; Whitehead, 1987; Cornick y Markowitz, 2002; Kitchen, 2004; da Cunha y Byrne, 2006; da Cunha y Jalles-Filho, 2007; Holmann *et al.*, 2011). En *A. palliata* las hipótesis apuntan a que las Vocalizaciones de Largo Alcance (abreviado como VLA de aquí en adelante) funcionan para facilitar que grupos vecinos se eviten (Cornick y Markowitz, 2002); y específicamente, para funcionar en un sistema recíproco donde vocaliza un grupo,

otro contesta después de que el primero finalizó y posteriormente vuelve a vocalizar el primer grupo (Carpenter, 1934; Southwick, 1962; Baldwin y Baldwin, 1976; Whitehead, 1987, 1995). Sin embargo, en estudios anteriores se defiende una función más territorial (Altmann, 1959). Finalmente, se cree que las VLA pueden funcionar para resolver conflictos sin contacto físico (peleas) ni persecuciones (da Cunha y Byrne, 2006), pues si estos combates fueran comunes resultarían energéticamente costosos, e irían en contra de la estrategia de los aulladores: minimizar el gasto energético (Milton *et al.*, 1979).

Los machos alfa en *A. palliata* son el miembro grupal que más frecuentemente emite VLA y/o se aproxima al grupo en oposición en caso de un enfrentamiento intergrupal, aunque una o más de las hembras adultas o machos subordinados en el grupo pueden acompañarlo y vocalizar (Kitchen, 2006). Estas VLA tan peculiares son producidas gracias a que los machos presentan el complejo hioides-larínge agrandado a manera de caja de resonancia, lo que determina su frecuencia máxima alcanzada (Schön-Ybarra, 1988; Cornick y Markowitz, 2002). Tal compromiso anatómico, acoplado al mismo tiempo con la energía invertida en la producción de las vocalizaciones, en contraste con el estilo de vida tranquilo de los aulladores, sugiere que éstas vocalizaciones podrían desempeñar un papel importante en sus vidas.

Hay varios tipos de vocalizaciones reportadas que forman parte del repertorio vocal en el género *Alouatta*. Para *Alouatta palliata*, se han identificado desde ocho hasta 20 tipos de vocalizaciones (Altmann, 1959). Sin embargo, las principales VLA que pueden diferenciarse son descritas como ladridos y rugidos (también llamados aullidos) y las combinaciones de ambos. A diferencia del repertorio vocal de familias de monos del Nuevo Mundo, el mono aullador no contiene vocalizaciones de frecuencias altas e intermedias, más bien, presentan un rango de frecuencias bajas entre 200 y 1800 Hz, con un máximo de 6300 Hz (Baldwin y Baldwin, 1976), tienen amplitudes altas, es decir, son de volumen alto o intenso (generalmente excediendo los 90 dB) y de tono grave. Es por eso que se ha propuesto que las VLA surgieron como una adaptación para incrementar la propagación del sonido a través de la vegetación minimizando su atenuación (Mitani y Stuht, 1998).

### ***Rugidos***

Los rugidos son vocalizaciones prolongadas cuya frecuencia o nota fundamental (F0: la primera onda sinusoidal de un espectrograma o la frecuencia más baja del espectro de frecuencias) para *A. palliata* se estima en un rango de 75 a 130

Hz (Whitehead, 1995). Un rugido de *A. palliata* se define como “secuencia *legato* (la primera nota no deja de oírse hasta que se oye la siguiente) de notas con energía acústica centrada entre 400 y 500 Hz que incrementa en duración e intensidad, seguida por una nota de máxima duración e intensidad y finalmente por un *diminuendo* (disminución progresiva de la intensidad de una nota) de notas progresivamente más cortas” (Whitehead, 1987). Sin embargo, en estudios posteriores como el de Oliveira (1997) o el de de Cunha y Byrne (2006), se observó que varios rugidos no presentaban una o más de las características anteriores y se les llamó entonces variantes de rugido. Para Baldwin y Baldwin (1976), los rugidos se componen de una a cuatro sílabas exhaladas que generalmente suenan como “ah” u “oh”, separadas por inhalaciones audibles. Oliveira (1997), describe los rugidos en *A. fusca clamitans* como emisiones no interrumpidas de sonido ronco y grave que presentan una modulación de frecuencia ascendente al final, con una duración promedio de 2 a 4 segundos y con una frecuencia que va de 800 a 1900 Hz en dos armónicos. En el estudio realizado por Puig-Lagunes (2011) con *A. palliata mexicana* en Veracruz, los rugidos se concentraron en un rango de frecuencia de 220 a 2644 Hz, con presencia de inhalaciones entre ellos, fácilmente apreciados en el espectrograma.

### ***Ladridos***

Puig-Lagunes (2011), define a los ladridos como aullidos incipientes, sonidos roncros y cortos, emitidos por machos adultos, algunas veces antes, durante y después de los rugidos, otras veces presentes en notas simples o en sesiones, con duración promedio entre 60 y 500 ms lo cual depende del número de sílabas. Oliveira (1997), los define como series de pulsos graves y roncros de aproximadamente 40 a 70 ms cada uno cuya frecuencia e intensidad normalmente aumentan hasta que emiten un rugido.

Los ladridos son cortos y repetidos (Cuarón-Orozco, 2001; Méndez-Carvajal y Serio-Silva, 2011) y pueden definirse como pulsos intensos a una tasa regular de 2 a 3 emisiones por segundo. Cada ladrido tiene una frecuencia dominante entre 400 y 500 Hz y es más breve que cualquier rugido. Se compone de una, dos o tres sílabas y cada sílaba dura en promedio 220 ms (Desviación estándar = 4.9 ms, n = 20) (Whitehead, 1987 y 1995). En la Figura 1 se muestra el oscilograma y el espectrograma de un rugido de *A. palliata mexicana* seguido por un ladrido, es decir una combinación de ambas vocalizaciones.

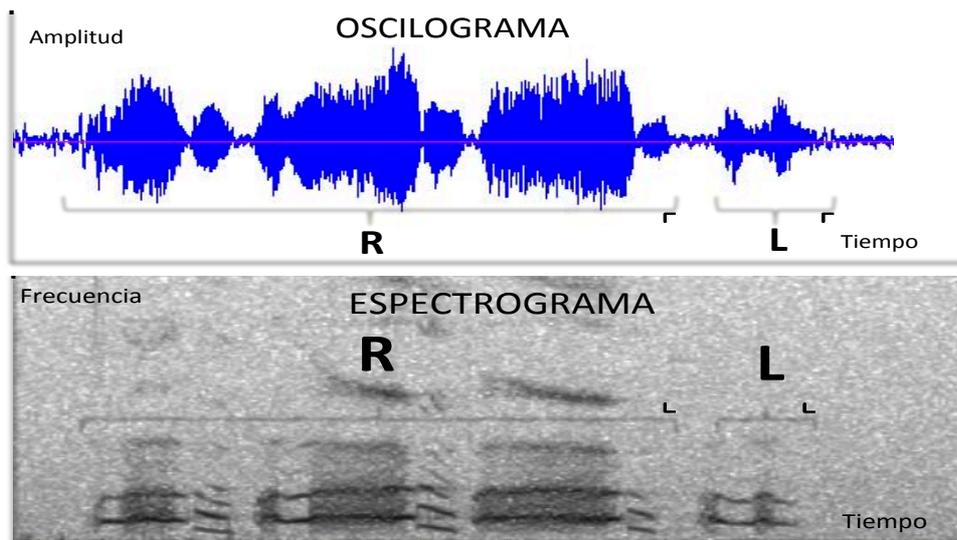


Figura. 1. Rugido y ladrido de *Alouatta palliata mexicana* grabados en el Municipio de Tatahuicapan de Juárez en Los Tuxtlas, Veracruz en marzo de 2013. En la parte superior se encuentra el oscilograma, y en la parte inferior el espectrograma. El rugido se describe con la letra R y el ladrido con la L, éste último presenta una sílaba doble.

### ***Sitio de Estudio***

En el estado de Veracruz y específicamente en la región de Los Tuxtlas, la cobertura forestal se ha reducido a menos de 20% de su extensión original como consecuencia de actividades agrícolas y ganaderas. Como resultado de estas modificaciones antrópicas, el paisaje original es hoy un mosaico de fragmentos y remanentes de selva con diferentes tamaños y formas, rodeado por áreas abiertas de pastizales (Lira-Noriega *et al.*, 2007). A pesar de estos impactos, las poblaciones de monos aulladores pueden atenuar algunas de las consecuencias negativas derivadas de la fragmentación del hábitat presentando altas tasas reproductivas, gran capacidad de colonizar fragmentos de hábitat vacíos y plasticidad en los recursos alimenticios utilizados para alimentarse (Estrada y Coates-Estrada, 1996; Pozo-Montuy, 2006; Asensio *et al.*, 2009). Es por lo anterior, que resulta interesante encontrar posibles respuestas y entender cómo es la estructura vocal de los monos aulladores inmersos en un paisaje que modifica aspectos sociodemográficos y fomenta las condiciones de aislamiento.

## ANTECEDENTES

### Trabajos anteriores sobre vocalizaciones en *Alouatta*

Son pocos los trabajos que pueden citarse sobre estudios de vocalizaciones del mono aullador para México. El trabajo de Méndez (2003), cuyo objetivo fue definir caracteres para la reconstrucción filogenética del género *Alouatta*, analizó ocho vocalizaciones bajo el mismo contexto de alarma en seis diferentes poblaciones diferentes de monos aulladores. Comparó las vocalizaciones de *Alouatta palliata mexicana* y *Alouatta pigra*. Méndez encontró diferencias con respecto a la duración y las frecuencias de las vocalizaciones. En el trabajo de González-Di Pierro (2001), se analizaron los patrones vocales de rugidos y ladridos del mono aullador negro *Alouatta pigra*, en la Reserva de la Biósfera Montes Azules y áreas adyacentes de la región Marqués de Comillas, Chiapas. González encontró que hay variación estacional en la emisión de las vocalizaciones y un pico de distribución temporal diaria entre las 5:00 y 6:00 horas. Puig-Lagunes (2011), estudió el repertorio vocal del mono aullador (*Alouatta palliata mexicana*) en la Isla de Agaltepec, Catemaco, Veracruz, México. Este autor registró 37 diferentes vocalizaciones y además de analizarlas espectralmente, las contextualizó de acuerdo a las siguientes categorías conductuales: forrajeo, locomoción, agresión, afiliativas, sexuales, inter-especie y desconocido.

Para otras regiones y países diferentes de México, se tiene el registro de una amplia cantidad de trabajos e investigaciones con VLA en *Alouatta*. Sekulic y Chivers (1986), compararon la duración de estas vocalizaciones en *A. seniculus* y *A. palliata*, encontrando que el número y la duración era diferente debido a que la primer especie tiene una mayor ampliación en el hueso hioides. En cuanto a las funciones de las VLA, pueden citarse trabajos como los de Carpenter (1934), Altmann (1959), Baldwin y Baldwin (1976), Sekulic (1982), Horwich y Gebhard (1983), Sekulic y Chivers (1986), Whitehead (1987; 1995), Chiarello (1995), Kitchen (2004), da Cunha y Byrne (2006) y da Cunha y Jalles-Filho (2007). Estos trabajos exponen las principales hipótesis para explicar la función de estas vocalizaciones, pues aún no hay un acuerdo común que establezca para su utilidad (Cuadro 1).

Cuadro 1. Hipótesis sobre las funciones de las Vocalizaciones de Largo Alcance en los monos aulladores del género *Alouatta*.

<b>Tipo de VLA</b>	<b>Hipótesis de función</b>	<b>Autor y año</b>	<b>Especie</b>
Rugidos	Amenaza en contextos de alarma o en despliegues agresivos	Carpenter, 1934; Sekulic, 1982	<i>A. palliata</i>
	Indicar ubicación	Altmann, 1959	<i>A. palliata</i>
	Evitación mutua mediante un sistema recíproco entre grupos vecinos: vocaliza un grupo, otro contesta después de que el primero finalizó, posteriormente vuelve a vocalizar el primer grupo y así sucesivamente	Southwick, 1962; Baldwin y Baldwin, 1976; Whitehead, 1987, 1995	<i>A. palliata</i>
	Evaluar oponentes en la competencia por hembras. Los coros al amanecer pueden funcionar en el espaciamento intergrupalo y también para defensa de hojas y frutos del género <i>Ficus</i>	Sekulic, 1982	<i>A. seniculus</i>
	Defensa del territorio cuando se persiguen entre ellos en los límites del ámbito hogareño	Horwich y Gebhard, 1983	<i>A. pigra</i> y <i>A. guariba clamitans</i>
	Marcar acústicamente su ámbito hogareño	Drubbel y Gautier, 1993	<i>A. seniculus</i>
	Evaluación de la fuerza de los oponentes	Chiarello, 1995	<i>A. guariba</i>
	Proporcionar información a los individuos sobre el número mínimo de machos en el grupo, lo que permite la evaluación de la capacidad de pelea	Kitchen, 2004	<i>A. pigra</i>
Ladridos	Regular el espacio entre grupos a través de la advertencia regular de ocupación de un territorio o también para reforzar la ocupación durante los enfrentamientos entre grupos, lo que quizá pueda resolver disputas sin herirse o pelearse	da Cunha y Byrne, 2006; da Cunha y Jalles Filho, 2007	<i>A. caraya</i>
	Identificación individual	Carpenter, 1934; Altmann, 1959; Baldwin y Baldwin, 1976, Whitehead, 1995	<i>A. palliata</i>
	Dar aviso de presencia a otros individuos y puede emitirse en contexto de agresión. A mayor agresión, mayor emisión de ladridos tanto en intensidad de sonido como en el número de notas	Puig-Lagunes, 2011	<i>A. palliata</i>

### **Estructura poblacional en monos aulladores**

El tamaño y la composición de grupos cambia en respuesta a la heterogeneidad ambiental (por ejemplo en el clima espacial o temporal, depredadores, compañeros, recursos alimenticios o sitios para dormir), y puede tener consecuencias importantes para la sobrevivencia y fecundidad de los organismos (Jones, 2005). La abundancia poblacional y su estructura, son atributos de calidad y predictibilidad de recursos en combinación con costos de dispersión (Jones, 2005; Dias, 2006). Esto último se encuentra asociado con las alteraciones y transformaciones del hábitat a causa de la deforestación, fragmentación, y otros efectos antropogénicos. En los monos aulladores por ejemplo, el 70% de los individuos abandonan su grupo de nacimiento.

El número de machos en un grupo depende del número de hembras adultas y de la capacidad de monopolización de las oportunidades de apareamiento por parte de cada macho (Dias, 2006), pues las hembras son un recurso limitado. Los grupos que presentan un mayor número de hembras (y más aún si están receptivas) atraerán a más competidores. Según Dias (2006), cuanto mayor sea el número de hembras receptivas simultáneamente en un grupo, menor será la probabilidad de que un solo macho pueda monopolizar la reproducción.

### **Biología de las Vocalizaciones de Largo Alcance en *Alouatta* y sus contextos**

Las VLA en algunas especies del género *Alouatta* son emitidas con mayor ocurrencia al amanecer y al atardecer (González-Di Pierro, 2001; Cornick y Markowitz, 2002; da Cunha y Jalles-Filho, 2007). En *A. palliata* y *A. caraya* se ha reportado que pueden vocalizar durante el día como resultado de perturbaciones en el ambiente gracias a lluvias torrenciales, vientos fuertes, presencia de personas o de posibles depredadores, motores, truenos y la cercanía de otros grupos de monos (Carpenter, 1934; Altmann, 1959; Baldwin y Baldwin, 1976; Horwich y Gebhard, 1983; Kitchen, 2004; da Cunha y Jalles-Filho, 2007; Puig-Lagunes, 2011). También se ha visto, que simplemente pueden vocalizar de manera espontánea a cualquier hora de día (Baldwin y Baldwin, 1976; da Cunha y Byrne, 2006).

El miembro del grupo que más frecuentemente realiza las VLA y que también se aproxima al grupo en oposición es el macho alfa (Kitchen, 2006). Los machos adultos tienen un repertorio vocal más extenso y emiten dichas vocalizaciones con mayor frecuencia de ocurrencia en comparación con las hembras adultas e inmaduros (Puig-Lagunes, 2011). Sin embargo, una o más de las hembras adultas o machos

subordinados en el grupo pueden acompañarlo aunque sus vocalizaciones no son tan resonantes como las que producen los machos alfa. Esto último podría deberse a que el hueso hioides es más pequeño en la hembra. También sucede que múltiples miembros de un grupo participan en un despliegue intergrupalo, éstos pueden hacerlo de manera unida y sincrónica, o se pueden extender en todo el ámbito hogareño y variar su participación (Kitchen, 2006). Por ejemplo, durante los coros multimacho en *A. pigra*, las contribuciones individuales son distintas porque las voces son contrarrestadas por unos segundos, es decir, se escalonan (Kitchen, 2006).

En primates, muchas de las vocalizaciones están compuestas de una frecuencia fundamental (F0: frecuencia más baja de todo el espectro de frecuencias, es decir, la frecuencia primaria) y de muchos armónicos que son múltiplo de ésta última frecuencia. Las diferencias que existen en las vocalizaciones con respecto a la frecuencia, son distintos valores en el máximo o mínimo de la F0, o diferencias en el patrón temporal en el contorno de la F0 (Le Prell y Moody, 2003). Del contorno de la F0 (máximos y mínimos) y del espectro de poder, surgirán las medidas cuantitativas de tiempo y de frecuencia que caracterizarán las vocalizaciones (Martín, 2006). La tensión y el tamaño de las cuerdas vocales determinan las características de la frecuencia fundamental (la menor frecuencia a la cual las cuerdas están oscilando). Mientras más tensión exista en las cuerdas, más alta será la tasa de oscilación y por tanto la frecuencia fundamental, y viceversa, entre más largas y delgadas estén las cuerdas, más lento oscilarán y la frecuencia fundamental será más baja (Ey *et al.*, 2007). En el siguiente esquema (Fig. 2), se muestra la anatomía del aparato vocal de los monos aulladores.

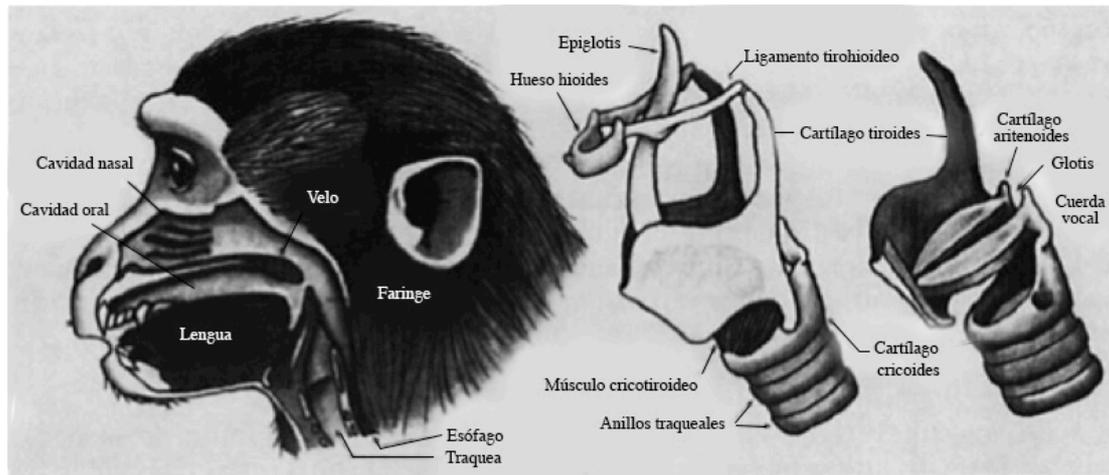


Figura 2. Anatomía del aparato vocal de los monos aulladores. Se muestran los órganos y estructuras involucradas en la producción de las vocalizaciones. Figura modificada de Fitch y Hauser (1995).

### **Efectos del hábitat y su transformación sobre las vocalizaciones**

En el proceso ecológico de fragmentación el área total se reduce dejando parches restringidos de hábitat, habitados por pequeñas poblaciones locales. El aislamiento, la pérdida y los cambios en la composición del hábitat integrado como matriz, son sólo algunos patrones de la fragmentación que pueden determinar procesos demográficos como por ejemplo: la separación de individuos, el condicionamiento del tamaño poblacional, las poblaciones endogámicas, la alteración de la distribución de clases de edades y la afectación de la dispersión y el reclutamiento (Laiolo, 2010). Diversos estudios (Rodríguez-Toledo *et al.*, 2003; Pavelka *et al.*, 2003; Van Belle y Estrada, 2005; Pozo-Montuy, 2006; Martínez-Mota *et al.*, 2007; Arroyo-Rodríguez y Dias, 2009), han servido para comprobar que la fragmentación y la perturbación del entorno afectan la calidad del hábitat de los monos aulladores provocando cambios en la distribución y estructura de sus poblaciones gracias al incremento en el número de fragmentos, la disminución de su tamaño medio y el aislamiento. Todos estos procesos promueven indirectamente diferencias en la forma en que éstos organismos se comunican entre sí. Además, se ha afirmado que éstas perturbaciones ecológicas pueden alterar también el estado fisiológico de los monos como respuesta a modificaciones en el ambiente, lo que puede traducirse en un estado de estrés en dichos primates (Martínez-Mota *et al.*, 2007).

Estudios en otras especies, como el de Laiolo y Tella (2006) con el ave *Chersophilus duponti*, demuestran que entre mayor es la conectividad entre fragmentos en el paisaje, mayor es la diversidad de llamados entre estos vertebrados. En este sentido, Smith *et al.* (2003) también observaron en la rana *Spicospina flammocaerulea* un efecto provocado por la conversión del hábitat sobre la frecuencia dominante de llamado. La quema de la matriz ocasionó cambios en el reclutamiento y en la distribución de las clases de edad, afectando las frecuencias. En un estudio realizado con gibones, Nijman (2001) observó cambios en la tasa y distribución de los llamados en zonas perturbadas contra las no perturbadas. Además, las transformaciones del hábitat (como la tala) que cambian drásticamente la estructura de la vegetación, pueden también alterar las propiedades acústicas del medio y desafiar a los sistemas de comunicación de las especies que persisten a través de la perturbación (Laiolo, 2010). En el caso del mono aullador, la perturbación al entorno por actividades humanas puede estar afectando el sistema de comunicación, provocando llamados e interpretaciones falsas para otras tropas cercanas, pues se pueden modificar las interacciones sociales, encuentros sexuales y los procesos migratorios de monos juveniles (Méndez-Carvajal y Serio-Silva, 2011).

La fragmentación por deforestación y pérdida de selva tropical en varios estados de la república como es el caso de Veracruz, ha orillado a los monos aulladores a vivir aislados o en contacto con zonas de asentamientos humanos donde los escenarios particulares del sitio y/o del paisaje que los rodea pueden amenazar su persistencia a largo plazo. A pesar de esto, se ha visto que *Alouatta palliata mexicana* tiene la capacidad para atenuar las consecuencias negativas de la fragmentación gracias a su plasticidad en la dieta folívora y su alta tasa de reproducción (Estrada y Coates-Estrada, 1996; Pozo-Montuy, 2006; Asensio *et al.*, 2009). Sin embargo, una alta densidad de estos animales no necesariamente implica un parámetro de bienestar en la población expuesta a incidencia de antropozoonosis, peligro de ataque por animales como perros o coyotes y altos niveles de estrés. Los fragmentos son cada vez más pequeños y cada vez más aislados. La conducta y estructura vocal de estos monos también podría estar alterándose en este proceso transformador.

## **Emociones e interacciones en los monos aulladores y sus efectos sobre las vocalizaciones**

La excitación fisiológica se refleja principalmente en parámetros ligados a la respiración y a la fonación como la frecuencia fundamental, amplitud y parámetros temporales como tasa y duración (Mendl *et al.*, 2010). En humanos, cuando la respiración se altera, puede causar cambios en la duración del habla, la amplitud y la frecuencia, así como en la frecuencia fundamental mediante el aumento de la presión subglótica (es decir, la presión generada por los pulmones por abajo de la laringe). Un aumento de la acción y/o la tensión de los músculos respiratorios puede inducir duraciones más largas, mayores amplitudes y frecuencias fundamentales más altas (Scherer, 1986). En estudios como los de Siebert y Parr (2003), Scheumann *et al.* (2007), Gros-Louis *et al.* (2008) y Gouzoules y Gouzoules (2000), se comprobó que un aumento en el nivel de excitación se asocia con un aumento en la duración total, duración de los elementos y tasa, contorno de la frecuencia fundamental, rango de la frecuencia fundamental, contorno de la amplitud, distribución de la energía hacia frecuencias altas, frecuencia pico o máxima y contorno de formantes. Además, un aumento en la excitación provoca vocalizaciones más ruidosas y estridentes, lo que se comparte con el humano (Scherer, 1986; Banse y Scherer, 1996). En humanos, un estado de estrés por ejemplo, puede existir una correlación entre el aumento en la frecuencia cardíaca y la tensión de los músculos del aparato fonador, lo que da como resultado el incremento en la frecuencia fundamental (Riede, 2010). Por el contrario, las emociones de baja excitación, inducen una frecuencia fundamental baja y un rango de la misma estrecho, además de una disminución en la tasa de velocidad de la voz (Scherer, 1986, 1989; Banse y Scherer, 1996).

En animales no humanos y en humanos, las señales de los estados emocionales (por ejemplo, visuales o vocales), regulan las interacciones sociales, ya que informan a los individuos acerca de las probables intenciones de los comportamientos de otros. Por lo tanto, las correspondencias vocales de las emociones tienen una función crucial en las especies sociales (Briefer, 2012). Los mecanismos de producción vocal entre los humanos y otros mamíferos son muy similares y por esta razón, se pueden esperar cambios comparables en los parámetros vocales en respuesta a los estados emocionales.

Morton (1977), propuso las reglas estructurales de motivación, donde observó que la estructura acústica de las vocalizaciones pueden predecirse a partir del contexto

de la producción. En contextos hostiles, los animales producen generalmente emisiones de baja frecuencia. Esta hipótesis ha sido probada en varias especies de primates, como por ejemplo en el chimpancé *Pan troglodytes* (Siebert y Parr, 2003), en el lemur gris *Microcebus murinus* (Scheumann *et al.*, 2007), en los capuchinos de cara blanca *Cebus capucinus* (Gros-Louis *et al.*, 2008) y en los macacos nariz blanca *Macaca spp* (Gouzoules y Gouzoules, 2000). La mayoría de estos estudios demostraron que de acuerdo con las reglas estructurales de motivación, las vocalizaciones producidas durante los encuentros agonísticos son de larga duración, presentan contornos descendentes de frecuencias y frecuencias bajas, amplios rangos de frecuencias y pocas modulaciones de frecuencia. Por el contrario, las vocalizaciones producidas durante comportamientos no agresivos o situaciones de miedo, suelen ser de corta duración, tonales (con armónicos y sin ruido espectral), con frecuencias altas y modulaciones de frecuencia.

Las frecuencias (máxima, mínima, central, pico o máxima) en una vocalización, se refieren al tono, es decir, qué tan grave o aguda es la emisión. Estudios como el de Morton (1977), demuestran que la diferencia en el tono de las vocalizaciones está asociada a cuestiones sociales de dominancia o sumisión.

Dependiendo del contexto y el emisor, las vocalizaciones animales varían en estructura y en la velocidad a la que se emiten (Manser, 2010). Así, muchas de las vocalizaciones en primates no humanos son funcionalmente referenciales, ya que los receptores pueden extraer información muy específica acerca de objetos o eventos en el entorno basada exclusiva o principalmente en las características acústicas de un llamado. En el caso de algunas vocalizaciones, la estructura acústica está fuertemente correlacionada con un objeto o evento específico como el que representa la comida en *Macaca sinica*, el repertorio de alarma en *Cercopithecus aethiops*, las vocalizaciones que modulan el espacio intergrupar y la cohesión de grupo en *Papio cynocephalus ursinus* o los chillidos que se dan en contexto agonístico en *Macaca mulatta* e informan sobre el rango del atacante y la severidad del ataque recibido (Martín, 2006). Los cambios provocados en el ambiente social pueden ser la causa de la plasticidad vocal (Rukstalis *et al.*, 2003). Al menos en primates, el uso del repertorio, el tipo de vocalizaciones y el número de veces que se producen las emisiones, depende de la dinámica social y de las relaciones sociales, las cuales influyen también en las vocalizaciones que emiten (Maestriperi y Ross, 2004).

En el siguiente cuadro (Cuadro 2) se resumen los factores que afectan las vocalizaciones espectrográficamente.

Cuadro 2. Factores que pueden afectar las vocalizaciones de *Alouatta palliata* espectrográficamente (Morton, 1977; Scherer, 1986; Banse y Scherer, 1996; Gogoleva *et al.* 2010).

<b>Factor</b>	<b>Parámetro acústico afectado</b>
Excitación fisiológica	Frecuencia fundamental (y su rango), Frecuencia pico, tasa y duración de llamados, cantidad de ruido espectral
Estrés	Frecuencia fundamental (y su rango)
Contextos hostiles y agonísticos	Frecuencias dominantes ( y sus rangos y modulaciones), duración, cantidad de ruido espectral
Conductas: dominancia vs sumisión	Frecuencia máxima, frecuencia mínima, frecuencia central y frecuencia pico

## JUSTIFICACIÓN

Debido a que la actividad vocal es parte importante en la inversión diaria de tiempo para las especies del género *Alouatta*, resulta importante entender su función, contexto y estructura, con base en las adaptaciones que los primates están experimentando al cambio en el hábitat de los Neotrópicos (Méndez-Carvajal y Serio-Silva, 2011). Con los estudios previos sobre las funciones de las vocalizaciones en *Alouatta*, queda en evidencia la flexibilidad conductual dentro del género, pues existe gran variación en la función de las VLA entre las diferentes especies. Se han elaborado estudios de interacciones vocales entre machos, hembras e infantes, análisis de sonido para estudios en sistemática (Sekulic y Chiever, 1986) y estudios de variación en las vocalizaciones para agrupar especies de *Alouatta* (Whitehead, 1987). En México, son pocos los trabajos que pueden citarse con respecto a vocalizaciones de primates, existen algunos con mono araña (Ramos-Fernández, 2005; Ordóñez-Gómez, 2010, Márquez-Arias, 2011) y algunos otros con mono aullador (Méndez, 2003; González-Di Pierro, 2001 y Puig-Lagunes, 2011), sin embargo, no existen aquellos que analicen parámetros acústicos de las vocalizaciones de mono aullador viviendo bajo diferentes condiciones sociales, de densidad y de aislamiento, en fragmentos de selva tropical. Tal conocimiento arrojará información sobre la conducta vocal, y la estructura y función de las vocalizaciones. Además, podremos contar con argumentos para determinar si las vocalizaciones pueden ser tomadas en cuenta como un indicador de bienestar en los grupos de monos. El presente trabajo representa un marco de referencia para estudios similares futuros en la misma o en otras especies y subespecies. También funcionará como herramienta comparativa para trabajos posteriores en distintas regiones de México donde *Alouatta palliata mexicana* se distribuye. Es importante explorar qué sucede en sitios donde la fragmentación ha orillado a este mono a habitar contextos diferentes, y conocer con más detalle la relación de su conducta vocal con el entorno ambiental.

## **OBJETIVOS**

### **Objetivo general**

Describir y analizar las diferencias entre tipos de vocalizaciones de largo alcance (VLA): ladridos, rugidos y combinaciones de ambas, y sus parámetros acústicos (características espectrales y temporales), en tres grupos de *Alouatta palliata mexicana* viviendo bajo distintas condiciones sociales, de densidad y aislamiento, en fragmentos de vegetación dentro del municipio de Tatahuicapan de Juárez al sur de la Reserva de la Biósfera de Los Tuxtlas, Veracruz, México.

### **Particulares**

- a) Conocer si existe diferencia en cuanto al tipo de vocalización utilizado en los tres grupos de monos aulladores.
- b) Describir y comparar las características espectrales de ladridos, rugidos y combinaciones de ambos en los diferentes grupos de estudio mediante las siguientes variables: frecuencia baja, frecuencia fundamental mínima, frecuencia fundamental máxima, frecuencia pico y potencia promedio.
- c) Describir y comparar la duración como parámetro temporal en ladridos, rugidos y combinaciones de ambas en los diferentes grupos de estudio.

## **HIPÓTESIS Y PREDICCIONES**

1) Los tipos de vocalización utilizados por los monos aulladores (aullidos, rugidos y combinaciones de ambos), variarán con respecto al tipo de fragmento, según las diferentes condiciones sociales, de aislamiento y de densidad.

1.1) La tasa de emisión de rugidos, ladridos y combinaciones será mayor en fragmentos con grupos de vecinos internos y baja densidad poblacional que en fragmentos con aislamiento total y alta densidad de individuos. Esto podría deberse a que en fragmentos con grupos vecinos internos se podrían emitir más vocalizaciones de largo alcance para regular el espacio intergrupar e indicar a los vecinos su ubicación.

1.2) La tasa de emisión de los ladridos no será significativamente diferente en las distintas condiciones sociales, de aislamiento y densidad poblacional, pues los contextos de emisión de este tipo de VLA podrían ser semejantes: intrusos, molestia, agresión hacia integrantes del mismo grupo.

2) Algunos parámetros acústicos que caracterizan los tipos de vocalizaciones, variarán con respecto al sitio o fragmento, al presentarse en diferentes condiciones sociales, de aislamiento y de densidad.

2.1) En fragmentos con grupos de vecinos internos y baja densidad poblacional, existirá un contexto de menor excitación o estrés que en fragmentos con aislamiento total y alta densidad de individuos. Así, las duraciones y frecuencias con mayor cantidad de energía (baja, fundamental y pico) en rugidos, ladridos y combinaciones de ambos serán menores en fragmentos con vecinos internos y baja densidad en comparación con fragmentos aislados y altas densidades.

2.2) En fragmentos sin grupos de vecinos internos y densidades bajas y medias, el contexto de excitación o estrés podría ser similar. De esta manera, entre éstos fragmentos no habrá diferencias significativas en cuanto a las duraciones y

frecuencias con mayor cantidad de energía (fundamental y pico), en sus rugidos, ladridos y combinaciones de ambas.

3) La potencia promedio medida en decibeles para las VLA, variará con respecto al sitio o fragmento, al presentarse en diferentes condiciones sociales, de aislamiento y de densidad.

3.1) En fragmentos con grupos de vecinos internos y baja densidad poblacional, existirá un contexto de menor excitación o estrés que en fragmentos con aislamiento total y alta densidad de individuos. Así, la potencia promedio (medida relacionada con la amplitud) en sus rugidos, ladridos y combinaciones de ambos, será menor en fragmentos con grupos de vecinos internos y baja densidad poblacional en comparación con fragmentos sin grupos de vecinos internos y con densidades bajas y medias, ya que en contextos de menor excitación o estrés, las vocalizaciones son menos intensas.

## **METODOLOGÍA**

### **Área de estudio**

El área de estudio se localiza en el municipio de Tatahuicapan de Juárez, entre los volcanes de Santa Marta (1660 m) y San Martín Pajapan (1245 m), en una de las zonas de amortiguamiento al sur de la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas (18° 26' N y 94° 55' O), al sur del estado de Veracruz, en México (Fig. 3). El clima es cálido húmedo y semicálido, con una temperatura media anual entre los 24 °C y los 26 °C. La precipitación anual oscila entre los 3000 y 4000 mm (Soto y Gama, 1997). El tipo de vegetación dominante es la selva alta perennifolia (Miranda y Hernández-X, 1963). En particular, el área de estudio abarca una superficie de 4,986 ha, de las cuales el 11% corresponde a selva alta perennifolia, distribuida en 92 fragmentos (< 1 ha a 76 ha) aislados por una matriz de tierras dedicadas principalmente a la ganadería. Debido al incremento en la actividad ganadera, la mayoría de los fragmentos actuales fueron aislados en los últimos 30 años (Guevara *et al.*, 1997). Desde el punto de vista hidrológico, la zona está limitada entre las cuencas de los ríos Pilapa y Tecuanapa, que desembocan en el Golfo de México.

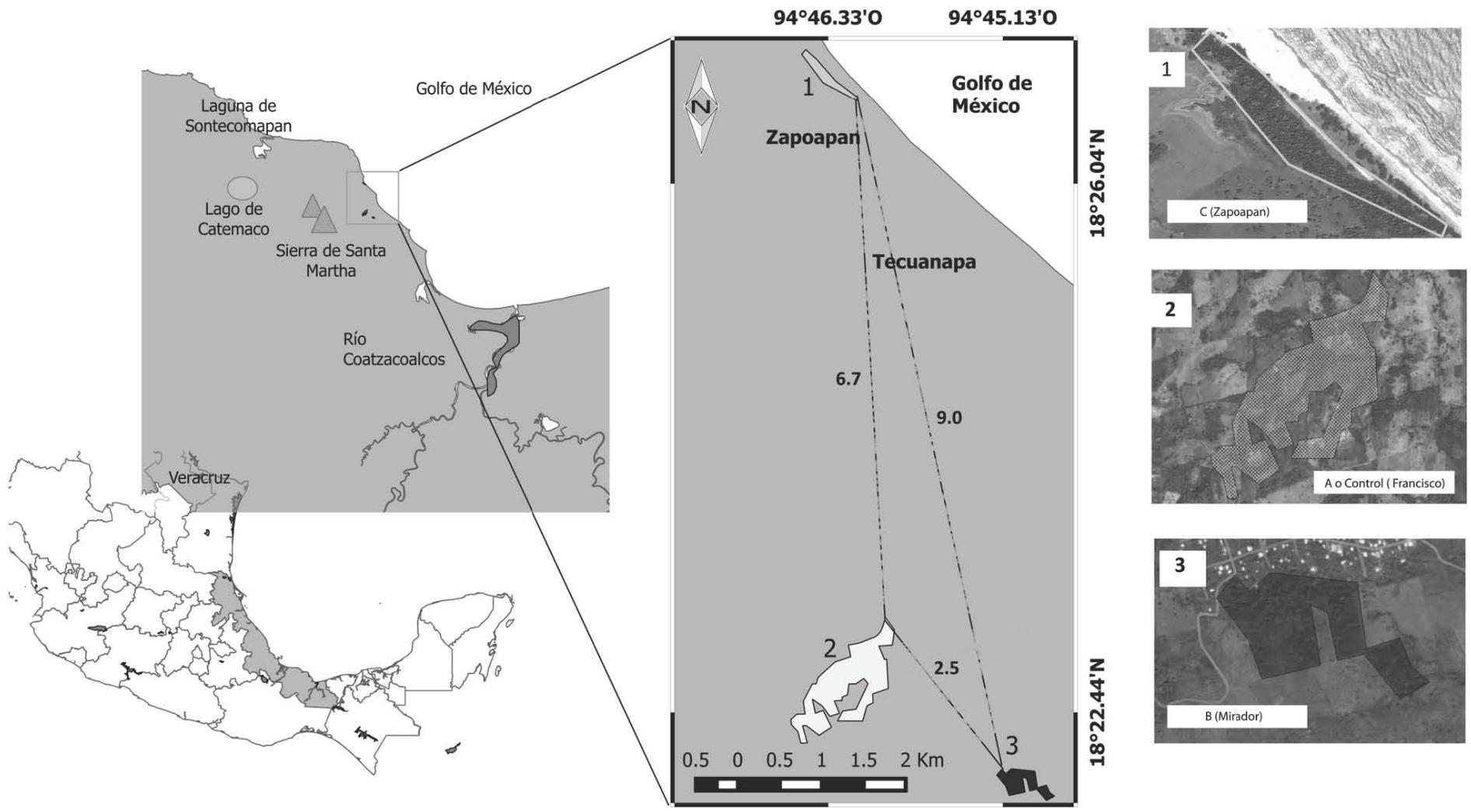


Figura 3. Ubicación, tamaño y distancia de los tres sitios de estudio en el paisaje fragmentado de la zona de Los Tuxtlas, Veracruz., México.

En el Cuadro 3 se presentan los fragmentos seleccionados en el área de estudio. Se detalla el tamaño de fragmento, tamaño de los grupos de monos aulladores dentro de los fragmentos, su composición grupal, número de hembras por macho dentro de cada grupo, densidad y finalmente, la condición de aislamiento de cada fragmento.

Cuadro 3. Características poblacionales de los grupos de monos aulladores en fragmentos seleccionados para la realización del presente estudio.

<b>Grupo</b>	<b>A o control (No. 2)</b>	<b>B (No. 3)</b>	<b>C (No. 1)</b>
<b>Nombre del fragmento</b>	Francisco	Mirador	Zapoapan
<b>Tamaño del fragmento (ha)</b>	64.9	12.3	8.2
<b>Tamaño de grupo (No. de individuos)</b>	10	14	21
<b>Composición sexual y edades en 2013</b>	MA*: 3 HA: 4 SA: 1 JUV:2	MA*: 4 HA:6 JUV: 2 CRÍAS: 2	MA*:3 HA:8 SA:3 JUV:3 CRÍAS:4
<b>Proporción macho/hembra</b>	1:1.33	1:1.5	1:2.66
<b>Densidad (ind/ha)</b>	0.15	1.13	2.55
<b>Condición de aislamiento</b>	Extenso de selva con otro grupo de monos aulladores en el mismo fragmento y también presencia de mono araña. Distancia al fragmento con monos aulladores más cercano: 1.20 km	Con monos aulladores externos. Distancia al fragmento con monos aulladores más cercano: 1.50 km	Aislados. Distancia al fragmento más cercano: 2.40 km
<b>Características generales de la vegetación</b>	Selva alta perennifolia continua con cinco potreros en el interior	Selva alta perennifolia con dos potreros en el interior	Selva baja subperennifolia, vegetación distribuida en una franja horizontal paralela a la costa

\*MA = macho adulto; HA = hembra adulta; SA = subadulto; JUV = juvenil

En el cuadro anterior podemos determinar que la extensión del fragmento Francisco es aproximadamente cinco veces más grande que la extensión de Mirador y alrededor de ocho veces más grande que la extensión de Zapoapan. Por esta situación, se tomó como grupo control al grupo de monos aulladores que está dentro de esta extensión de selva alta perennifolia.

### Descripción de variables

Las variables seleccionadas para el análisis comparativo se describen en el siguiente cuadro (Cuadro 4).

Cuadro 4. Variables utilizadas en el presente estudio.

Variables independientes	Variables dependientes
- Condición de aislamiento	Parámetros acústicos
- Condiciones sociales	Características espectrales:
-Tamaño grupal	- Frecuencia baja: mínimo valor de frecuencia de la vocalización medido en Hertz
-Proporción macho/hembra	- Frecuencia fundamental mínima (Hz): valor más bajo de la frecuencia fundamental medido en Hertz
- Condiciones de densidad poblacional	- Frecuencia fundamental máxima: valor más alto de la frecuencia fundamental medido en Hertz
	- Frecuencia pico: valor en Hertz donde ocurre el pico o máximo de potencia en la vocalización
	- Potencia promedio: valor del espectro de poder medido en decibeles promediado sobre la frecuencia *
	Característica temporal:
	Duración: tiempo en segundos desde el principio hasta el final de la vocalización

\* Potencia: cantidad de energía que contiene una señal sonora.

## **Organismo de estudio**

Los monos aulladores (género *Alouatta*) son primates del Nuevo Mundo pertenecientes a la subfamilia Atelinae, que incluye también a los monos araña (*Ateles*), los muriquis (*Brachyteles*) y los monos lanudos (*Lagothrix*, *Oreonax*).

### ***Alouatta palliata mexicana***

Descripción física. Son cuadrúpedos arbóreos. La longitud del cuerpo es de 52 a 56 cm y la cola mide de 58 a 61 cm, la cual es prensil y desnuda en la parte inferior del extremo. El peso de los machos es de 7.2 kg aproximadamente y el de las hembras es de 5.3 kg. Es notable el dimorfismo sexual por el tamaño del cuerpo (Sánchez *et al.*, 1998). Esta subespecie presenta un manto rojizo-dorado sobre el dorso que les cae por los lados, pueden presentar manchas blancas o amarillas en la cola, manos o patas. El pelaje del cuerpo es denso, la cara es oscura y está rodeada por un área con pelo más largo y denso que suele formar una barba que es más notoria en los machos (Serio-Silva y Díaz-López, 2011). El complejo hioides-laringe en *Alouatta palliata* es más pequeño que en otras especies de aulladores (Fitch y Hauser, 1995).

Distribución en México. *Alouatta palliata* comprende cinco subespecies, *A. palliata mexicana* se distribuye en los estados de Chiapas (El Ocote y Manzanillar), parte de Tabasco (municipios: Centla, Centro, Comalcalco, Cunduacán, Huimanguillo, Macuspana y Paraíso), parte de Veracruz (Uxpanapa, Sierra de Santa Marta y Volcán de San Martín Tuxtla) y Oaxaca (Los Chimalapas). La distribución llega hasta el sur de Guatemala (Cristóbal-Azkarate, 2003; Serio-Silva y Díaz-López, 2011).

Hábitat y dieta. Ocupa diferentes hábitats, como por ejemplo selva alta perennifolia, selva seca caducifolia, bosque mesófilo de montaña y pueden llegar a encontrarse en bosque ripario de mangle. *Alouatta palliata* puede llegar a vivir en vegetación de crecimiento secundario o con severa perturbación (Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2003). Se alimentan de partes vegetales como hojas jóvenes (44.2%), hojas maduras (19.4%), flores (18.2%), frutos (12.5%) y peciolo (5.7%); las diez principales familias utilizadas en la dieta de *A. Palliata* en Los Tuxtlas son: Moraceae, Lauraceae, Fabaceae, Boraginaceae, Sapotaceae, Euphorbiaceae, Annonaceae, Anacardiaceae, Burseraceae y Cecropiaceae (Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2003). Consumen frutos en la época de secas, mientras que en época de lluvias prefieren las hojas

maduras. La alta proporción de hojas que consumen estos primates limita la cantidad de energía que pueden invertir en otras actividades. Así, dedican la mayor proporción de su tiempo diurno de actividad al descanso ( $\geq 65\%$ ) y la menor a los desplazamientos y actividades sociales ( $\leq 10\%$ ). Por otro lado, los recorridos diarios son normalmente cortos ( $< 700$  m) (Dias, 2006). La dieta permanentemente folívora, periodos largos de descanso y recorridos cortos, definen una estrategia de minimización de los gastos energéticos, la cual ha sido relacionada con los regímenes de explotación de los recursos alimenticios, el tipo de interacciones sociales y su frecuencia, y las historias de vida (Glander, 1992).

Edad y Reproducción. La infancia dura alrededor de seis meses. Se consideran individuos juveniles entre los 6 y los 20 meses de edad, y subadultos entre los 30 y 48 meses. Las machos alcanzan su madurez sexual a los 42 meses, cuando llegan a la edad adulta donde el escroto se torna blanco. Las hembras llegan a la madurez a los 36 meses, y cuando están maduras sexualmente el color de sus genitales se torna rosa o blanco durante el estro. El intervalo entre nacimientos es de 22.5 meses y pueden llegar a vivir hasta 30 años y tener crías durante todo el año. El ciclo estral de las hembras dura en promedio 16 días, con un periodo de receptividad de dos a cuatro días por ciclo. El periodo de gestación varía entre 180 y 194 días (Glander, 1992). Presentan comportamiento sexual poliginándrico, es decir, que un grupo de machos comparte sexualmente a un grupo de hembras.

Estructura social y demográfica. Los grupos presentan normalmente una estructura de tipo unimacho-multihembra o multimacho-multihembra, con unidades sociales estables a lo largo del tiempo, exceptuando los momentos en que se producen transferencias de individuos (Dias y Rodríguez-Luna, 2003). Sin embargo, hay autores que describen la división de grupos de aulladores en subgrupos de tamaño diferente (Carpenter, 1934; Baldwin y Baldwin, 1976). *A. palliata* es la especie del género que presenta grupos mayores:  $14.5 \pm 4.5$  individuos y proporciones sexuales más altas: 2.3 hembras por macho (Dias, 2006). En la organización jerárquica hay un macho alfa y una hembra dominante que generalmente es la más joven de las adultas, no importando si tiene menos éxito reproductivo que el resto de las hembras adultas. El rango jerárquico disminuye conforme avanza la edad.

Dispersión. El ámbito hogareño es de 9.9 a 60 hectáreas y puede cambiar dependiendo de la distribución de los recursos disponibles. Pueden desplazarse diariamente entre 100 y 700 metros. Ambos sexos migran cuando son juveniles o subadultos. Los machos nunca entran a grupos con proporciones sexuales inferiores a 1:5, y se transfieren cuando la proporción sexual de su grupo es  $\leq 1:2$  (Clarke y Glander, 2004). Este género presenta uno de los niveles más bajos de agresión entre individuos de la misma especie. En *A. palliata* estos episodios están prácticamente restringidos a eventos migratorios. La agresión ocurre en la inmigración de machos o cuando se toma el control de grupos donde los competidores pueden herirse o incluso llegar a la muerte, y donde pueden también ocurrir infanticidios. Si un macho solitario ingresa exitosamente a un grupo, asume la posición alfa (Clarke y Glander, 1984), la cual le da la prioridad de acceso a las hembras en estro, y una jerarquía lineal ligada al tiempo en el grupo que se estableció: el macho adulto inmigrante más reciente es alfa y así sucesivamente (Critóbal-Azkarate *et al.*, 2006). Los machos emigran mientras son inmaduros y pueden pasar más de 36 meses como solitarios. Durante este tiempo, alcanzan el tamaño adulto el cual es prerequisite para poder pelear y entrar a un grupo (Glander, 1992). Los aulladores son generalmente considerados como dispersores flexibles (individuos que se dispersan fácilmente) y han sido caracterizados como especies pioneras (colonizadores). Los patrones de migración de las hembras se pueden asociar con variables ambientales (hábitat, época de lluvias) y después, con variables sociales (número de hembras en el grupo, proporción de sexos), mientras que los patrones de migración de los machos se asocian sólo con variables sociales (por ejemplo proporción de hembras y machos y edad del macho) (Clarke y Glander, 2004; Dias, 2006).

### **Procedimiento en campo**

Se seleccionaron tres fragmentos con distintos grados de continuidad de la selva alta perennifolia y selva baja subperennifolia dentro de la zona sur de la Reserva de la Biósfera de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Estos fragmentos llevan por nombre: Francisco, Mirador y Zapopan.

- 1) *Francisco*. Extenso de selva alta perennifolia con dos grupos de monos aulladores. El grupo de estudio se compone de tres machos adultos, cuatro hembras adultas, una hembra subadulto y dos juveniles. El otro grupo de

monos aulladores fue escuchado dentro del mismo fragmento pero lejos del área donde se realizaron las grabaciones. Se observó a lo lejos, que al menos estaba conformado por tres machos adultos. Además, este sitio cuenta con un grupo de mono araña de 25 individuos. La vegetación es selva alta perennifolia con cinco potreros en el interior. Fragmento con menos tráfico de gente caminando.

- 2) *Mirador*. Un grupo con cuatro machos adultos, seis hembras adultas, dos juveniles y dos crías. Este fragmento tiene a 1.50 km hacia el norte dos fragmentos con presencia de monos aulladores. La vegetación es selva alta perennifolia con dos potreros en el interior. Fragmento más cercano a un asentamiento humano (pueblo de Mirador Pilapa) y gran tráfico de gente caminando.
- 3) *Zapoapan*. Un grupo con dos machos adultos, seis hembras adultas, un juvenil y una cría. Este fragmento es el más aislado de los tres, pues está rodeado por parches deforestados, los monos aulladores más cercanos se encuentran a una distancia de 7 a 10 km lejos de ahí. La vegetación es selva baja subperennifolia que se distribuye en una franja horizontal paralela a la costa. Los asentamientos humanos están lejanos pero es un sitio popular para el uso de la playa, por lo que hay presencia regular de visitantes.

En el siguiente esquema (Fig. 4) se ilustran las características de cada grupo de monos aulladores dentro de cada fragmento.

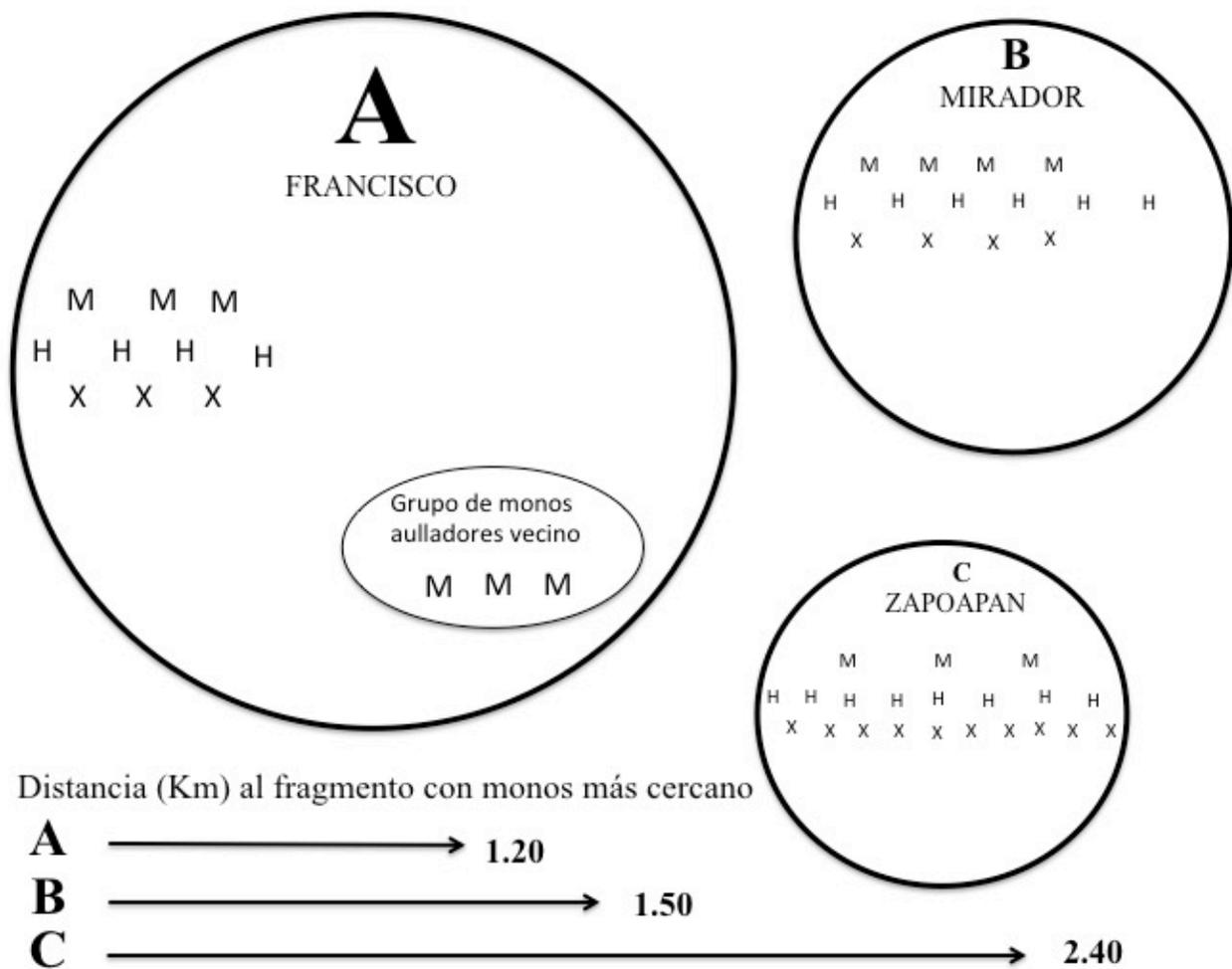


Figura 4. Caracterización de los fragmentos de estudio. El número de individuos está dado por: M = Machos adultos; H = Hembras adultas; X = juveniles y/o crías. El tamaño del círculo indica, a escala, el tamaño del fragmento. Si se toma en cuenta la distancia en kilómetros al fragmento con monos aulladores más cercano, el fragmento más aislado es el C, posteriormente el B y por último el A.

Durante marzo y abril del 2013, se registró a los grupos de monos aulladores, mediante tres observadores en campo, para conocer su desplazamiento diario y los picos de actividad vocal y conductual. Se estableció para cada grupo, la composición y el tamaño grupal. Para calcular la densidad de individuos por fragmento, primero se delimitó el perímetro de los sitios seleccionados mediante un GPSmap 60Csx Garmin, y posteriormente se calculó su superficie en hectáreas mediante el software Quantum-GIS versión 1.8.0 Lisboa. Con el programa Google Earth. Posteriormente se dividió el tamaño grupal entre el número de hectáreas para obtener la densidad final. También

se midió la distancia en kilómetros al fragmento con monos aulladores más cercano para establecer el grado de aislamiento tanto físico como audible de cada uno. Se realizó el reconocimiento individual de machos mediante marcas únicas como cicatrices y manchas en patas, manos y cola. Los registros vocales se realizaron en el periodo comprendido entre abril y junio del 2013. Durante este tiempo, se eligieron los días de muestreo al azar para cada grupo. Se registraron los rugidos, ladridos y combinaciones de los machos de cada grupo de poco antes de las 06:00 hasta las 11:00 horas para el coro matutino y de 16:30 a 19:30 horas para el coro vespertino. Esto se hizo para asegurarse de encontrar al grupo al día siguiente ya que al ocultarse el sol, los monos aulladores dejan de desplazarse hasta que sale el sol nuevamente. Se tomó un tiempo de 30 minutos de acondicionamiento para evitar que las emisiones se debieran a nuestra presencia. Por la mañana se grabó la vocalización del primer macho de cada grupo al vocalizar. Las VLA emitidas posteriormente por cualquier macho del grupo fueron grabadas con el fin comparar entre diferentes condiciones de aislamiento, condiciones sociales y de densidad. Para la grabación de las vocalizaciones, se utilizó un micrófono direccional (Sennheiser ME 67, K6/K6P) y una grabadora portátil (Marantz PMD 660). El formato de registro fue lineal en una tasa de muestreo de 44.1 kHz y a una resolución de 16 bits. El formato de grabación fue WAV. Se grabaron todas aquellas VLA emitidas por los individuos que estaban a una distancia menor a 30 metros del micrófono, debido a que es la distancia óptima reportada para medir la F0 de las vocalizaciones de mono araña (Ordóñez-Gómez, 2010, Fischer *et al.*, 2013). Para mono aullador no se ha registrado una distancia óptima, sin embargo, en estudios como el de Puig-Lagunes (2011) con *A. palliata* en Los Tuxtlas, se reporta una distancia entre 3 y 15 metros. En el presente estudio, la distancia fue calculada con un distanciómetro Leica Modelo: DXT. Se localizó al grupo de monos aulladores antes de que saliera el sol (antes de las 6:00 horas) y las grabaciones se iniciaron a partir de que el primer macho vocalizó.

Adicionalmente, se registraron el número de contestaciones por parte de otros grupos dentro o fuera del fragmento o si el grupo focal empezó a vocalizar. Se monitorearon un total de 10 días por grupo, es decir, un total de 30 días.

## **Análisis de datos**

### **Características acústicas**

Para medir las características acústicas se utilizaron oscilogramas y espectrogramas elaborados en Raven Pro 1.4 (Charif *et al.*, 2010), a partir de las grabaciones hechas en campo.

Para la obtención de mediciones fiables se seleccionaron las grabaciones de mejor calidad y se evitaron grabaciones con vocalizaciones de otros individuos o ruido de fondo (se utilizaron vocalizaciones aisladas), así como barreras físicas entre la fuente de sonido y el micrófono, para evitar la absorción de la atenuación. En este estudio nos aseguramos de que la distancia no fuera mayor de 30 metros para todas las grabaciones con el fin de homogeneizar las condiciones en los tres grupos. Las distancias variaron entre los 5 y los 30 metros, con un promedio de 17.22 metros (n = 550).

### **Análisis estructural de las Vocalizaciones de Largo Alcance (VLA)**

#### **Definición estructural de las vocalizaciones**

**Rugido:** emisión de largo alcance no interrumpida de sonido ronco y grave, compuesta de un número variable de inhalaciones y exhalaciones (1 a 10) apreciables en el espectrograma (Figura 5).

**Ladrado:** emisión de largo alcance compuesta por sonidos roncós y cortos separados por menos de un segundo, que presenta un número variable de sílabas que pueden ser sencillas o dobles (Figura 6).

**Combinación 1:** emisión de largo alcance donde se distingue primero un rugido y posteriormente un ladrado compuesto por sílabas sencillas o dobles (Figura 7).

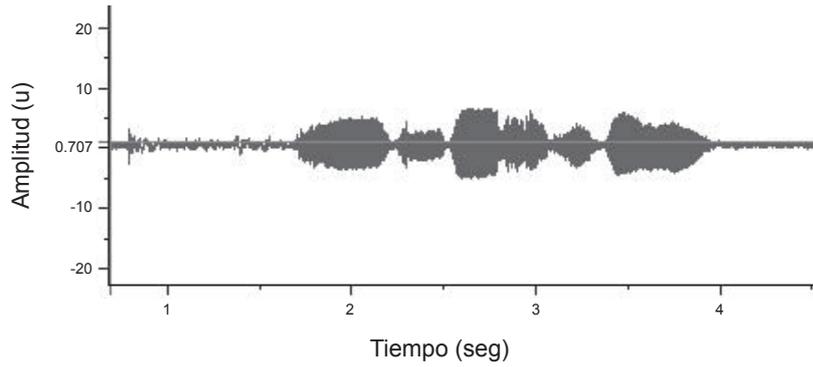
**Combinación 2:** emisión de largo alcance donde se distingue primero un ladrado compuesto por sílabas sencillas o dobles y posteriormente un rugido (Figura 8).

De cada rugido (R), ladrado (L), y combinación de ambos (C1 y C2) se analizaron cinco parámetros acústicos espectrales: frecuencia baja, frecuencia fundamental mínima, frecuencia fundamental máxima, frecuencia pico y potencia promedio, y un parámetro acústico temporal, la duración (ver definiciones en el Cuadro 4). La frecuencia fundamental en los cuatro tipos de vocalización de largo alcance es la que presentó la mayor cantidad de energía. En el espectrograma puede ubicarse fácilmente pues es la banda que más saturación de color presenta. En las figuras (5 a 8) se muestra la estructura de cada tipo de vocalización y sobre ella se

describe cómo fueron medidas las variables acústicas. Éstas últimas se analizaron mediante el programa Raven Pro 1.4 (Laboratorio de Ornitología Cornell, Nueva York). Los valores configurados en este software para el análisis de los cuatro tipos de VLA fueron los siguientes: Tipo de ventana: Hann, Tamaño de ventana: 2048 muestras (transformadas de Fourier), Ancho de banda: 31 Hertz, Sobrelape: 50%, Resolución temporal: 1024 muestras, Brillo: 60, y Contraste: 45.

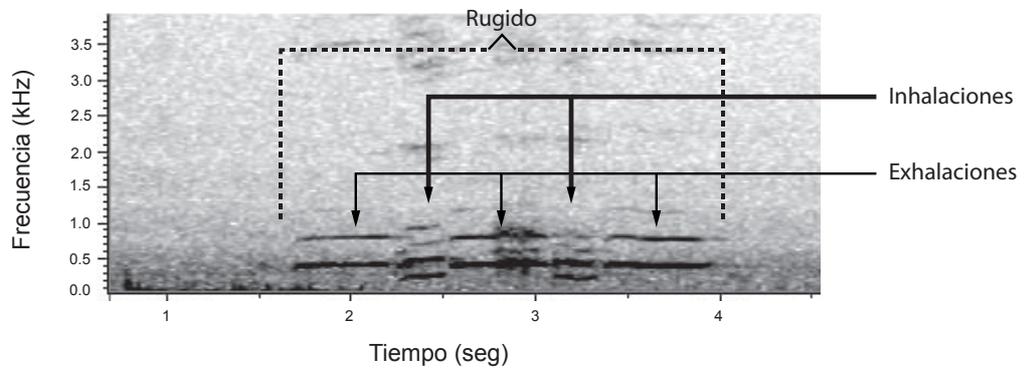
Se consideraron de 4 a 6 armónicos en cada tipo de vocalización, ya que son los que se observaron con el tipo y tamaño de ventana con los que se trabajó.

## OSCILOGRAMA



## ESPECTROGRAMA

### ESTRUCTURA



### CARACTERÍSTICAS ESPECTROGRÁFICAS

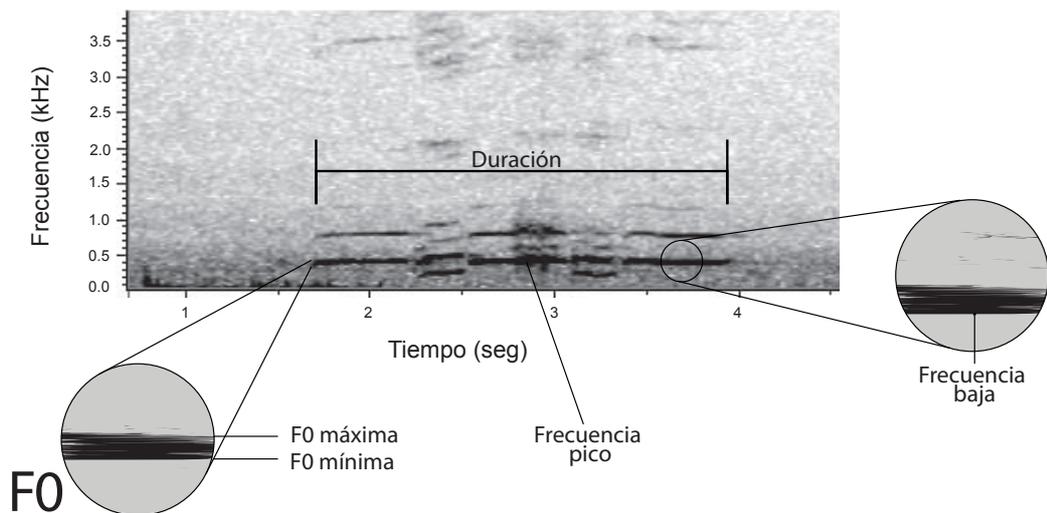
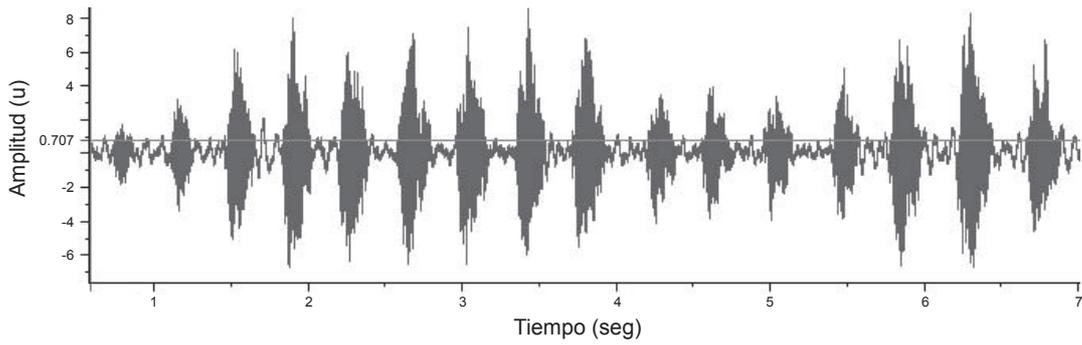


Figura 5. Estructura de un rugido de mono aullador *Alouatta palliata mexicana* en Los Tuxtlas, Veracruz representada en un oscilograma (parte superior) y en un espectrograma (parte media). Un rugido se compone de un número variable de inhalaciones y exhalaciones. Las características espectrográficas medidas se presentan en la parte inferior: duración, frecuencia baja, F0 mínima, F0 máxima y Frecuencia pico. Ver Cuadro 2 (página 27) para la definición de las variables.

## OSCILOGRAMA



## ESPECTROGRAMA

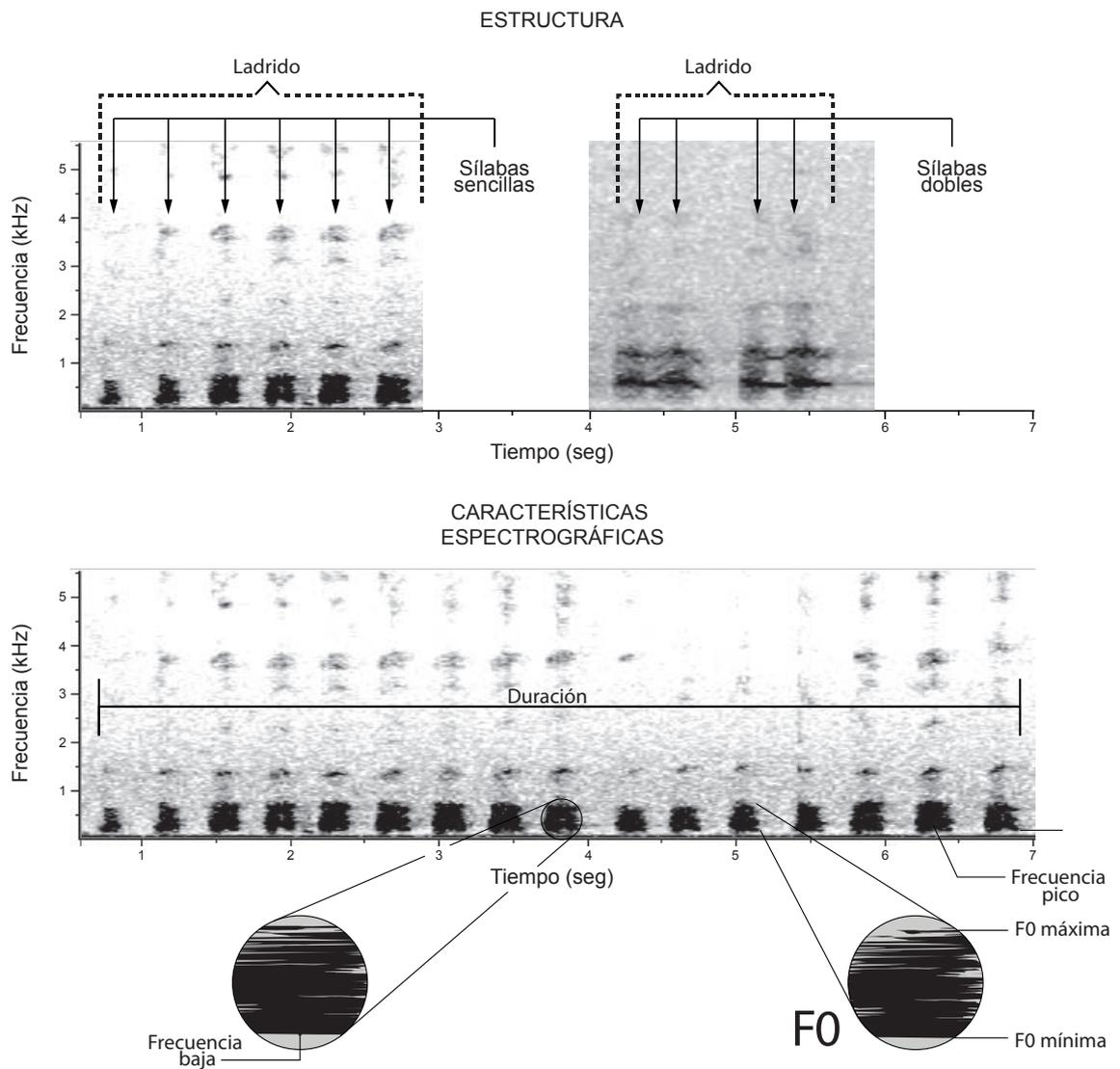
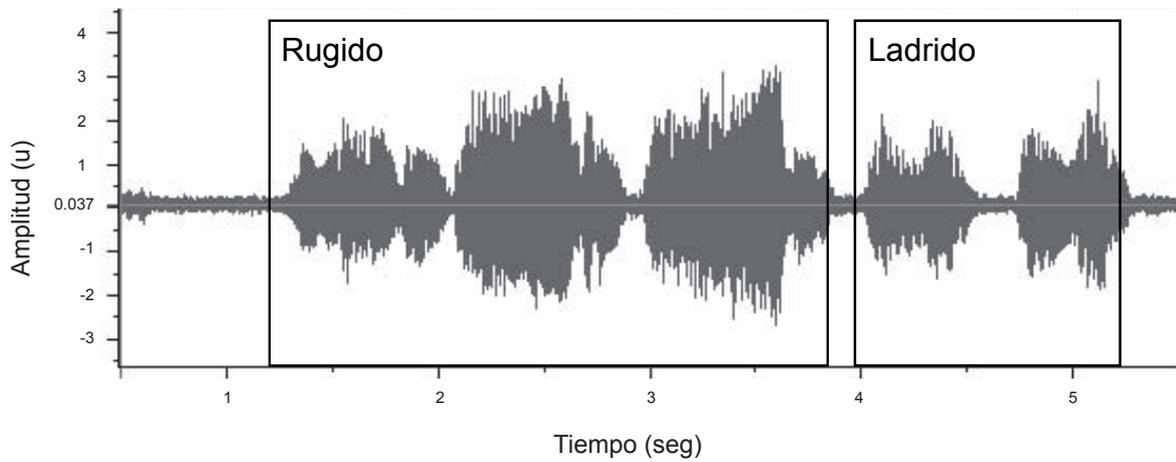


Figura 6. Estructura de un ladrido de mono aullador *Alouatta palliata mexicana* en Los Tuxtlas, Veracruz representada en un oscilograma (parte superior) y en un espectrograma (parte media). Un ladrido se compone de un número variable de notas las cuales pueden ser sencillas o dobles. Las características espectrográficas medidas se presentan en la parte inferior: duración, frecuencia baja, F0 mínima, F0 máxima y Frecuencia pico. Ver Cuadro 2 (página 27) para la definición de las variables.

## OSCILOGRAMA



## ESPECTROGRAMA

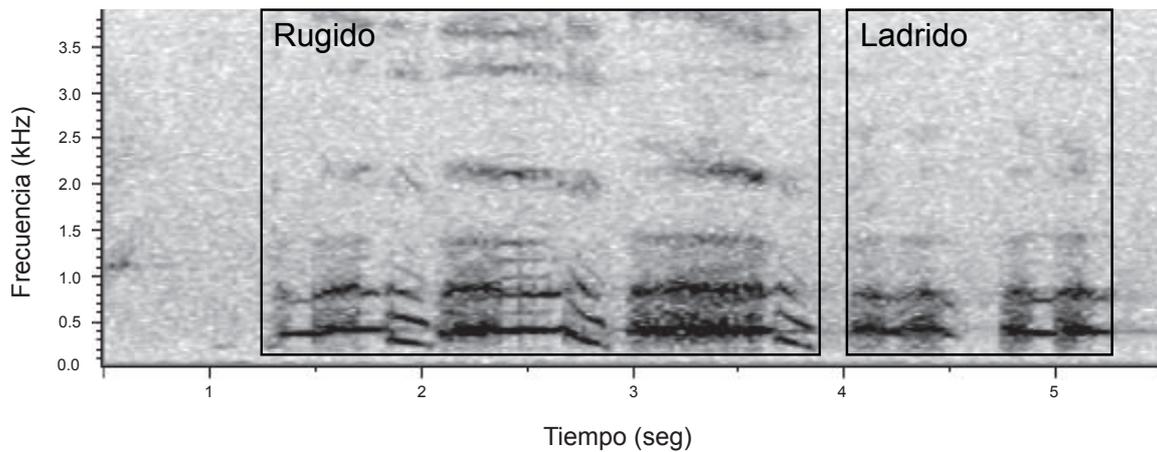
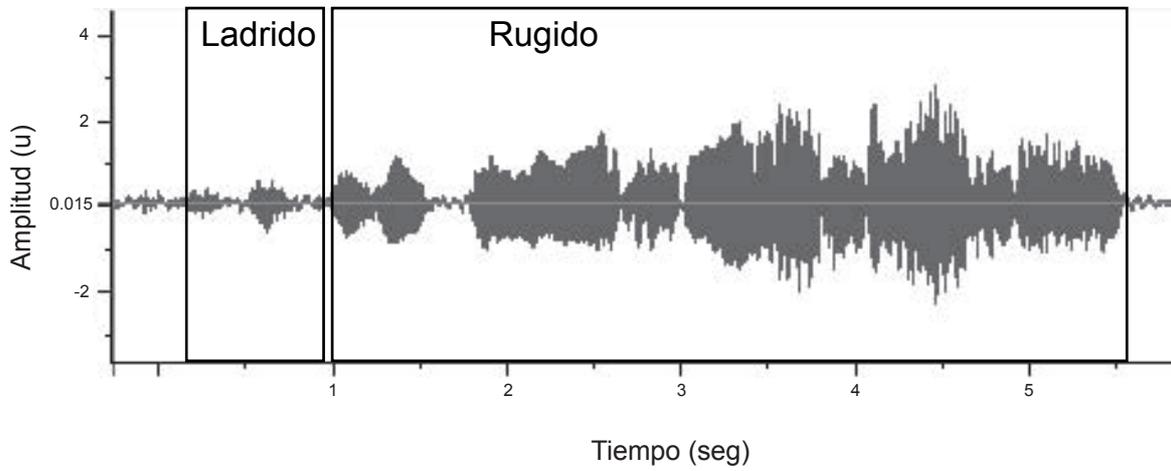


Figura 7. Estructura de una combinación de rugido y ladrido (vocalización tipo 1: C1) de mono aullador *Alouatta palliata mexicana* en Los Tuxtlas, Veracruz representada en un oscilograma (superior) y en un espectrograma (inferior). Se observa que en este tipo de vocalización primero está el rugido (compuesto por tres exhalaciones y tres inhalaciones) y luego el ladrido (compuesto por dos sílabas dobles).

## OSCILOGRAMA



## ESPECTROGRAMA

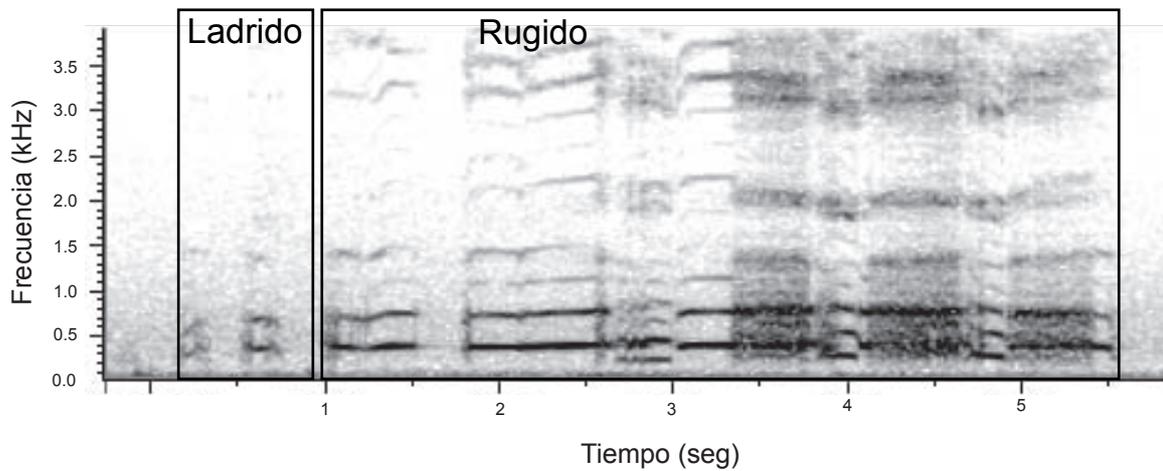


Figura 8. Estructura de una combinación de ladrido y rugido (vocalización tipo 2: C2) de mono aullador *Alouatta palliata mexicana* en Los Tuxtlas, Veracruz representada en un oscilograma (superior) y en un espectrograma (inferior). Se observa que en este tipo de vocalización primero está el ladrido (compuesto por dos sílabas sencillas) y luego el rugido (compuesto por cinco exhalaciones y tres inhalaciones).

## **Análisis estadísticos**

Se realizó un Análisis de Varianza (ANOVA) para comparar los seis parámetros acústicos en los cuatro tipos de vocalizaciones (rugidos, ladridos y combinaciones de ambos), sin tomar en cuenta los grupos de aulladores ni los días muestreados. Se comparó el total de vocalizaciones, es decir, 550.

Por otro lado, con respecto al total de días muestreados ( $n = 30$ ), se tomaron al azar ocho días para cada uno de los tres fragmentos de estudio. Se obtuvo el promedio de cada variable por día de muestreo en los cuatro tipos de vocalizaciones. Esto último se repitió para cada uno de los tres fragmentos obteniéndose promedios de los promedios jerarquizados, pues siguiendo la lógica de un modelo anidado, se analizó en primera instancia si había diferencias entre los tipos de vocalizaciones dentro de los días muestreados y posteriormente, si había contraste al comparar los grupos por cada tipo de vocalización. La siguiente ecuación describe el modelo:

$$y = G + D_{[\text{tipo de VLA}]} + VLA + G \times VLA + e$$

Donde: G = grupo; D = día; VLA = vocalización de largo alcance; e = error. Cada día de muestreo fue independiente del comportamiento vocal del día anterior, pues los días fueron asignados al azar dentro el periodo total de registro. Dentro de cada día, no existió independencia pues los individuos están en constante movimiento, la especie de estudio puede recorrer varias veces el fragmento que ocupa dependiendo de los recursos presentes (Clarke y Glander, 2004).

Se elaboró una matriz de correlaciones entre los parámetros acústicos para observar, en un primer acercamiento a los datos, la fuerza y dirección de las relaciones lineales y proporcionalidad entre parejas de variables. Posteriormente, se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA por sus siglas en inglés) con los datos obtenidos de las 6 variables medidas para las vocalizaciones de los tres grupos de monos aulladores: duración de la vocalización, frecuencia baja, frecuencia fundamental mínima, frecuencia fundamental máxima, frecuencia pico y potencia promedio. Ésta técnica de ordenación multivariada permite reducir dimensionalidad para encontrar así los parámetros acústicos que mejor explicaran la variación entre las vocalizaciones emitidas por los diferentes grupos de monos aulladores. Se analizaron

las variables que formaron los Componentes Principales (CP) y que explicaron la varianza para ver cuál de ellas aportó contraste entre grupos de monos aulladores.

Para todos los análisis estadísticos se utilizó el programa JMP 9.0 para Macintosh.

## RESULTADOS

### Análisis descriptivo

Se grabó un total de 900 minutos y 15 segundos, de los cuales se utilizaron para el análisis, 53 minutos y 32 segundos. El total de vocalizaciones para el análisis fue 550. En el siguiente cuadro (Cuadro 5) se detalla el tipo y número de vocalizaciones por grupo de monos aulladores.

Cuadro 5. Número total de Vocalizaciones de Largo Alcance obtenidas por cada grupo de monos aulladores. R = rugidos; L = ladridos; C1 = combinación tipo 1; C2 = combinación tipo 2.

Grupo/Tipo de VLA	R	L	C1	C2	Total
<b>Grupo A o control</b>	145	24	43	38	250
<b>Grupo B</b>	59	61	8	22	150
<b>Grupo C</b>	69	14	60	7	150
<b>Total</b>	273	99	111	67	550

Se registraron más vocalizaciones para el grupo A o control que para los otros dos grupos. Se registraron también más rugidos y combinaciones tipo 2 para este grupo. Los ladridos fueron más frecuentes para el grupo B y las combinaciones tipo 1 para el grupo C. Las vocalizaciones de largo alcance menos frecuentemente grabadas fueron las combinaciones tipo 2. Los rugidos, por el contrario, fueron las vocalizaciones más grabadas (Fig. 9).

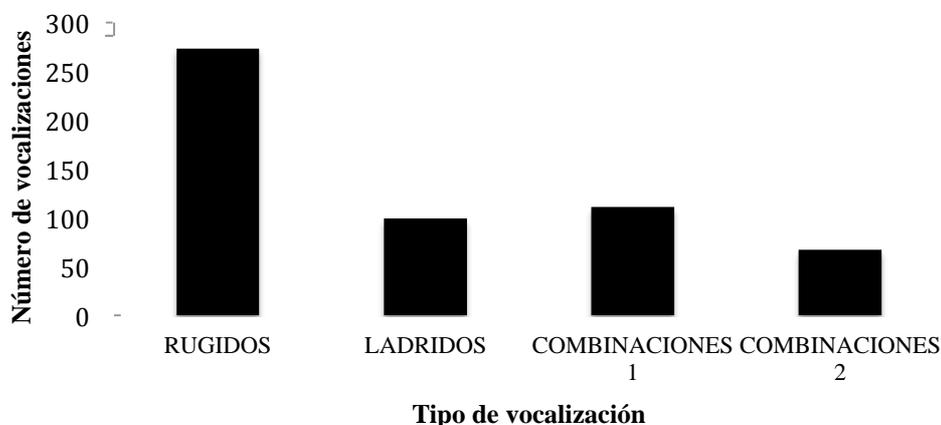


Figura 9. Número de registros vocales por tipo de vocalización de mono aullador *A. palliata mexicana* en la zona de Los Tuxtlas, Veracruz, México (n=550).

A partir de las 550 vocalizaciones se obtuvo la siguiente información:

Los **rugidos** tienen en promedio una duración de  $3.34 \pm 2.44$  segundos, una frecuencia baja promedio de  $160.92 \pm 29.99$  Hz, una frecuencia fundamental mínima promedio de  $326.69 \pm 27.91$  Hz, una frecuencia fundamental máxima promedio de  $453.58 \pm 25.76$  Hz, una frecuencia pico promedio de  $406.56 \pm 99.77$  Hz y una potencia promedio de  $75.09 \pm 7.58$  decibeles (Cuadro 6).

Los **ladridos** tienen en promedio una duración promedio de  $2.83 \pm 2.62$  segundos, una frecuencia baja promedio de  $165.07 \pm 29.39$  Hz, una frecuencia fundamental mínima promedio de  $293.60 \pm 29.39$ , una frecuencia fundamental máxima promedio de  $435.17 \pm 40.78$  Hz, una frecuencia pico promedio de  $363.30 \pm 36.68$  Hz y una potencia promedio de  $75.36 \pm 9.92$  decibeles (Cuadro 6).

Las **combinaciones tipo 1** tienen en promedio una duración de  $4.10 \pm 2.60$  segundos, una frecuencia baja promedio de  $166.64 \pm 26.29$  Hz, una frecuencia fundamental mínima promedio de  $316.95 \pm 21.96$  Hz, una frecuencia fundamental máxima promedio de  $442.37 \pm 15.38$  Hz, una frecuencia pico promedio de  $385.16 \pm 50.60$  y una potencia promedio de  $74.65 \pm 3.46$  decibeles (Cuadro 6).

Las **combinaciones tipo 2** tienen en promedio una duración de  $4.10 \pm 3.55$  segundos, una frecuencia baja promedio de  $152.46 \pm 25.90$  Hz, una frecuencia fundamental mínima promedio de  $322.99 \pm 22.85$  Hz, una frecuencia fundamental máxima promedio de  $456.72 \pm 28.49$  Hz, una frecuencia pico promedio de  $426.95 \pm 128.38$  y una potencia promedio de  $75.62 \pm 7.14$  decibeles (Cuadro 6).

Cuadro 6. Estadística descriptiva de los parámetros acústicos por tipo de vocalización (N = 550).

		<b>Duración (seg)</b>	<b>Frecuencia baja (Hz)</b>	<b>F0 mínima (Hz)</b>	<b>F0 máxima (Hz)</b>	<b>Frecuencia pico (Hz)</b>	<b>Potencia promedio (db)</b>
<b>Rugidos (n = 273)</b>	Promedio	3.3	160.9	326.6	453.5	406.5	75.0
	Desviación estándar	2.4	29.9	27.9	25.7	99.7	7.5
<b>Ladridos (n = 99)</b>	Promedio	2.8	165.0	293.6	435.1	363.3	75.3
	Desviación estándar	2.6	35.4	29.3	40.7	36.6	9.9
<b>Combinación tipo 1 (n = 111)</b>	Promedio	4.1	166.6	316.9	442.3	385.1	74.6
	Desviación estándar	2.6	26.2	21.9	15.3	50.6	3.4
<b>Combinación tipo 2 (n = 67)</b>	Promedio	4.1	152.4	322.9	456.7	426.9	75.6
	Desviación estándar	3.5	25.9	22.8	28.4	128.3	7.1

Al compararse los parámetros acústicos entre los cuatro tipos de vocalizaciones (N total = 550), sin tomar en cuenta el grupo de aulladores ni los días muestreados, se encontraron diferencias en las frecuencias (baja, F0 mínima, F0 máxima y pico), y en la potencia promedio. Para la duración no se encontraron diferencias (Cuadro 7).

Cuadro 7. Valores de *F* y *P* para la comparación de los parámetros acústicos entre los cuatro tipo de vocalizaciones: rugidos, ladridos y combinaciones de ambos. En negritas se muestran los resultados significativos.

N =550 VLA	Duración (seg)	Frecuencia baja (Hz)	F0 mínima (Hz)	F0 máxima (Hz)	Frecuencia pico (Hz)	Potencia promedio (db)
F	0.934	5.652	6.440	6.444	7.351	6.297
P sig.	0.428	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>

En los siguientes gráficos (figuras 10 y 11) se muestra la deistribución de los parámetros acústicos analizados (frecuencias, duración y potencia promedio) en cada grupo de monos aulladores y en cada tipo de vocalización (rugidos, ladridos, combinaciones tipo 1 y combinaciones tipo 2).

Si observamos la gráfica **a** de la duración, observamos una distribución de datos similar para los tres grupos de aulladores, si acaso vemos que para el grupo A los valores fueron poco más altos en comparación con los grupos de aulladores B y C.

Las gráficas **a** de la potencia promedio, la F0 mínima y la F0 máxima, nos indican que el promedio más bajo se registró en el grupo de aulladores A, en seguida en el grupo C y al último en el grupo de aulladores B.

En la gráfica **a** de la frecuencia pico puede apreciarse una distribución similar para los tres grupos de aulladores. Se puede ver que el promedio es ligeramente menor en el grupo C.

Para la frecuencia baja, se observa en la gráfica **a** que el promedio en el grupo de aulladores A es menor que en el grupo C y menor también que en el grupo B. En éste último grupo, el promedio de la frecuencia baja es menor que en el grupo C. Lo anterior también se puede observar en la figura 12, donde se muestra la comparación de la frecuencia baja medida en Hertz en el espectrograma de un rugido del grupo de monos aulladores A, un rugido del grupo B y un rugido del C. Se puede ver

claramente que este parámetro es menor en el grupo A en comparación con los grupos de aulladores B y C.

Al contrastar los parámetros acústicos contra los tipos de vocalización (gráficas **b** de todos los parámetros), se puede observar que existen diferencias en las frecuencias (baja, F0 mínima, F0 máxima y pico) y en la potencia promedio, sobre todo si observamos la distribución de dichos parámetros en los rugidos. Sin embargo, al analizar la gráfica **b** de la duración, notamos que las distribuciones se traslapan, pues no existen diferencias entre ellas. Se observa en todas las gráficas **b**, que para todos los parámetros acústicos a excepción de la duración, la distribución fue similar, es decir, el tipo de vocalización C1 presentó la distribución con los valores más bajos, posteriormente los ladridos, a continuación las C2 y por último, con distribuciones hacia valores más altos, los rugidos.

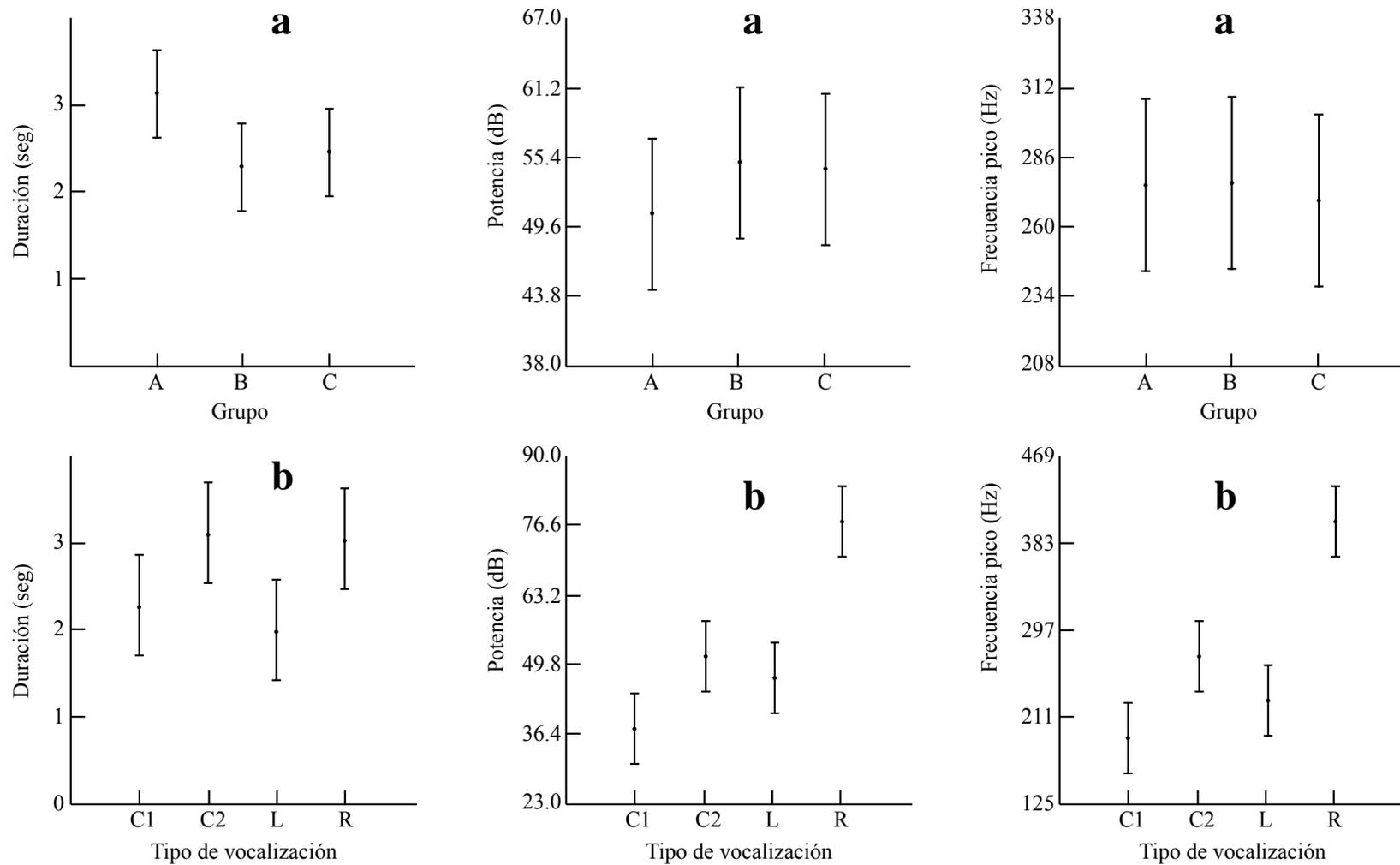


Figura 10. Distribución de los parámetros acústicos en los tres grupos de monos aulladores y en los cuatro tipos de vocalización para el total de las vocalizaciones. Las gráficas **a** muestran de izquierda a derecha: cómo se distribuyó la duración, la potencia y la frecuencia pico en las vocalizaciones, y las gráficas **b** cómo se distribuyeron los mismos parámetros en los cuatro tipos de vocalización.

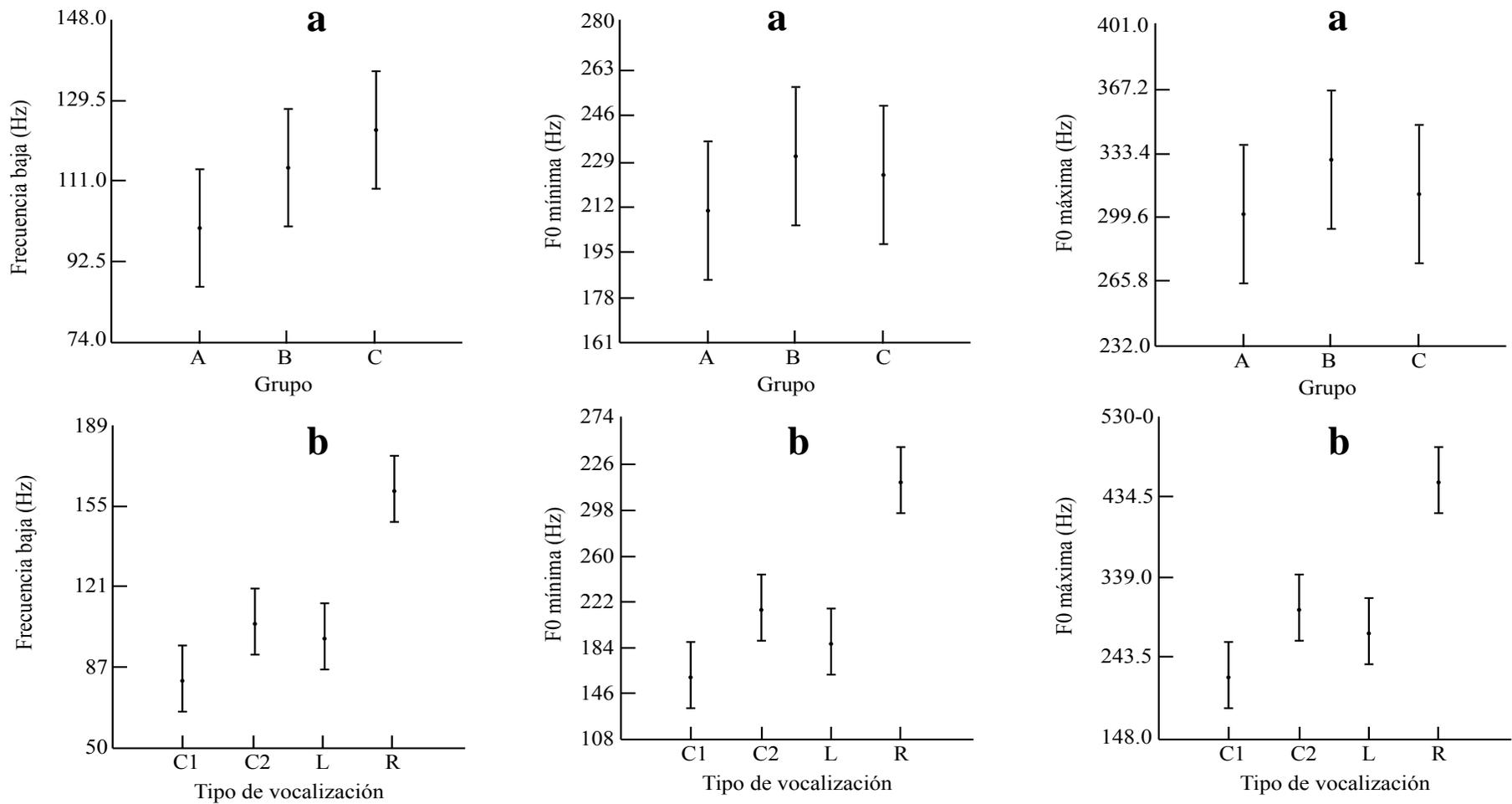


Figura 11. Distribución de los parámetros acústicos en los tres grupos de monos aulladores y en los cuatro tipos de vocalización para el total de las vocalizaciones. Las gráficas **a** muestran de izquierda a derecha: cómo se distribuyó la frecuencia baja, la F0 mínima y la F0 máxima en las vocalizaciones, y las gráficas **b** cómo se distribuyeron los mismos parámetros en los cuatro tipos de vocalización.

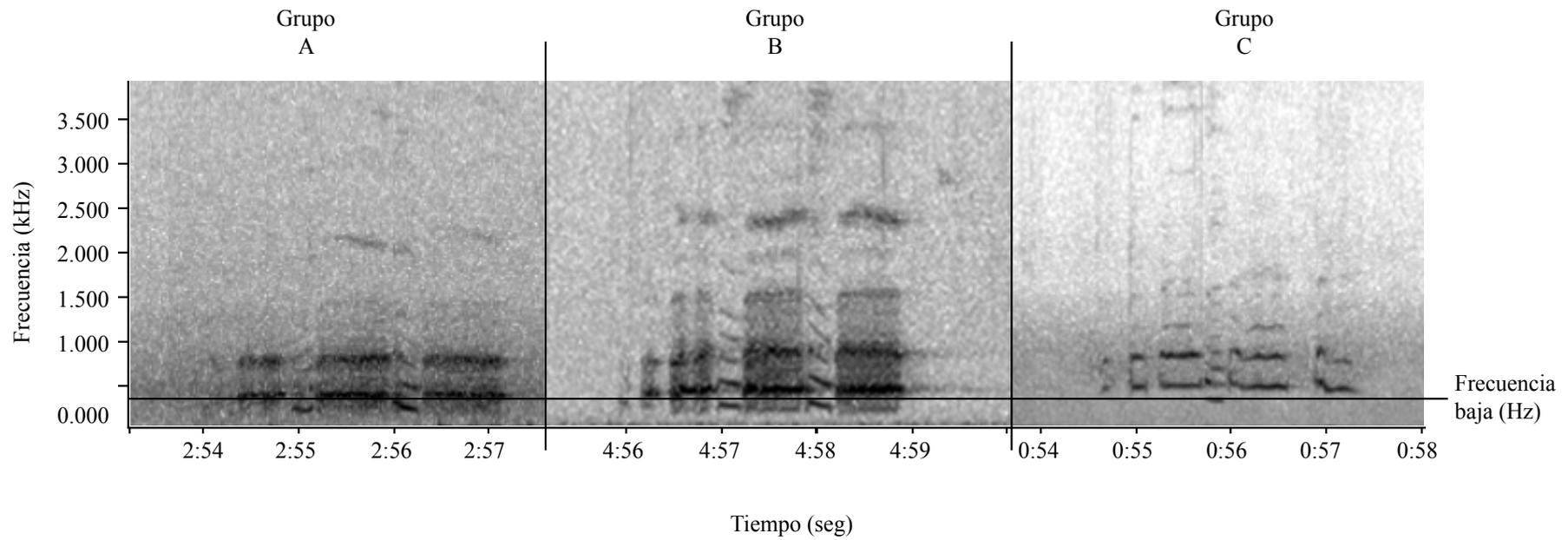


Figura 12. Comparación de la frecuencia baja (Hz) en un rugido del grupo A, un rugido del grupo B y un rugido del grupo C. La línea sobre los espectrogramas indica la frecuencia baja medida sobre las exhalaciones de los rugidos. Se puede observar que la frecuencia baja es menor en el grupo de monos aulladores A, posteriormente en el grupo de aulladores B y por último en el grupo de aulladores C.

Para el análisis estadístico se utilizaron ocho días de los 10 días muestreados por cada uno de los tres grupos de aulladores, y se obtuvo la siguiente matriz de correlaciones para las variables de respuesta (Cuadro 8).

Cuadro 8. Matriz de correlaciones entre los parámetros acústicos.

	<b>Duración (seg)</b>	<b>Frecuencia baja (Hz)</b>	<b>F0 min (Hz)</b>	<b>F0 max (Hz)</b>	<b>Frecuencia pico (Hz)</b>
<b>Frecuencia baja (Hz)</b>	0.5623				
<b>F0 min (Hz)</b>	0.6041	0.9618			
<b>F0 max (Hz)</b>	0.6156	0.9606	0.9952		
<b>Frecuencia pico (Hz)</b>	0.6006	0.9475	0.9839	0.9846	
<b>Potencia promedio (db)</b>	0.6301	0.9508	0.9787	0.9830	0.9644

De la matriz de correlaciones pueden destacarse la correlaciones fuertes positivas entre frecuencia fundamental mínima y la potencia promedio ( $r = 0.97$ ), y entre la frecuencia pico y la potencia promedio ( $r = 0.96$ ).

El Análisis de Componentes Principales (ACP) con las 6 variables mostró que el Componente Principal 1 (CP1) representa el 88.43 % de la variabilidad de los datos y el Componente Principal 2 (CP2) el 9.69 %. El CP1 lo integran las variables: frecuencia baja, frecuencia fundamental mínima, frecuencia fundamental máxima, frecuencia pico y potencia promedio. El CP2 está conformado por la duración (Cuadro 9).

Cuadro 9. Autovalores y porcentaje de variabilidad de los datos en CP1 y CP2 del Análisis de Componentes Principales con los 6 parámetros acústicos analizados en el mono aullador *Alouatta palliata mexicana*.

<b>Parámetros acústicos</b>	<b>CP 1</b>	<b>CP 2</b>
Duración	0.68799	<b>0.72553</b>
Frecuencia baja	<b>0.96593</b>	-0.14540
Frecuencia fundamental mínima	<b>0.98991</b>	-0.10553
Frecuencia fundamental máxima	<b>0.99212</b>	-0.09137
Frecuencia pico	<b>0.98219</b>	-0.10298
Potencia promedio	<b>0.98539</b>	-0.06338
<b>Autovalor</b>	5.3062	0.5816
<b>% varianza explicada</b>	88.437	9.694
<b>% varianza acumulada</b>	88.437	98.132

En referencia al modelo jerárquico, cuando se analizó la interacción entre grupos de monos aulladores y tipo de vocalización (Grupo  $\times$  tipo de VLA) no hubo contraste para ninguno de los componentes principales. En el anidamiento de tipo de vocalización dentro de día ( $D_{[\text{tipo de VLA}]}$ ), tampoco hubo contraste en ninguno de los dos componentes principales. Finalmente, al comparar entre grupos de monos aulladores no se encontraron diferencias significativas (Cuadro 10).

Cuadro 10. Valores de  $F$  y  $P$  para el modelo jerárquico en cada nivel de análisis: grupo, tipo de vocalización dentro de día y la interacción de grupo y tipo de vocalización. CP = Componente Principal; gl = grados de libertad.

	<b>CP</b>	<b>gl</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
<b>Grupo</b>	CP 1	2	0.0410	0.9599
	CP 2	2	2.2318	0.1163
<b>Día [Tipo de VLA]</b>	CP 1	28	0.7614	0.7828
	CP 2	28	1.2863	0.2060
<b>Grupo <math>\times</math> Tipo de VLA</b>	CP 1	6	1.6607	0.1468
	CP 2	6	1.1370	0.3524

## DISCUSIÓN

### Análisis descriptivo

Se encontraron diferencias significativas para los cuatro tipos de vocalizaciones emitidas por los machos (rugidos, ladridos y combinaciones), al comparar la frecuencia baja ( $F = 5.652$ ,  $P = 0.001$ ), la frecuencia fundamental mínima ( $F = 6.440$ ,  $P = 0.001$ ), la frecuencia fundamental máxima ( $F = 6.444$ ,  $P = 0.001$ ), la frecuencia pico ( $F = 7.351$ ,  $P = 0.001$ ) y la potencia promedio ( $F = 6.297$ ,  $P = 0.001$ ). Para la duración, no se encontraron diferencias significativas ( $F = 0.934$ ,  $P = 0.428$ ). Los rugidos presentaron valores mayores de potencia promedio, frecuencia baja, frecuencia fundamental mínima, frecuencia fundamental máxima y frecuencia pico (Figuras 10 y 11, gráficas **b**). Esto último es consistente con lo que reporta la literatura anterior sobre vocalizaciones en el género *Alouatta* (Carpenter, 1934; Altmann, 1959; Baldwin y Baldwin, 1976, Whitehead, 1995), pues este tipo de vocalización tiene más intensidad y energía que los ladridos y las combinaciones de ambos. Los valores de frecuencia baja y la cantidad de decibeles para las VLA del conjunto de monos aulladores al sur de la reserva de Los Tuxtlas corresponden a lo encontrado por Baldwin y Baldwin (1976) para *Alouatta palliata* en Panamá (200 a 1800 Hz y 90 dB o más respectivamente). Para los rugidos, los valores alrededor de los cuales se concentran las frecuencias corresponden a lo que Whitehead (1987) reportó para *Alouatta palliata* en Costa Rica (entre 200 y 1800 Hz con energía acústica concentrada entre los 400 y los 500 Hz). Los valores de frecuencias y la duración de los rugidos encontrados en este estudio, difieren de lo reportado por Oliveira (1997) para *Alouatta fusca*. Finalmente, los valores de frecuencia baja corresponden a lo que encontró Puig-Lagunes (2011) para *Alouatta palliata* en Los Tuxtlas, Veracruz. En el caso de los ladridos, las frecuencias también corresponden con lo reportado por Whitehead (1987 y 1995). Los valores de la duración coinciden con los resultados de Puig-Lagunes (2011) y la tasa de emisiones coincide con lo que reporta Cuarón-Orozco (2011) en su estudio con *Alouatta pigra* en Chiapas, México.

A pesar de lo anterior, es indispensable llegar a un consenso para definir operativamente lo que significa un llamado o vocalización de largo alcance (no exclusivos de primates), pues la bibliografía implicada tiene diferentes aproximaciones. Hay trabajos en los que definen estas emisiones por lo que representan o por la función subyacente. Wich y Nunn (2002), afirman que las

vocalizaciones de largo alcance se refieren a la distancia a la cual tales emisiones se transmiten, ya que funcionan en la comunicación extragrupal entre machos y tienen un efecto de contagio en donde se contestan unos a otros. Para *Alouatta* son definidas por las frecuencias y amplitudes mínimas y máximas alcanzadas, y/o por el tono grave que las caracteriza. Sin embargo, queda en evidencia la necesidad de definir las con parámetros acústicos específicos en donde sea explícito a partir de qué valores (frecuencias, amplitudes, intensidades, duraciones, elementos) se habla de una vocalización de largo alcance y su contexto de utilización para su correcta identificación en un futuro.

En este trabajo se encontró que el tipo de vocalización más común fue el rugido, posteriormente la combinación que primero tiene un rugido, después el ladrido y por último la combinación que primero tiene un ladrido. Lo reportado en el trabajo de Puig-Lagunes (2011) para otra zona de la Reserva de la Biósfera de Los Tuxtlas con la misma especie de mono aullador, coincide al considerar los rugidos como el tipo de vocalización más común. Lo mismo sucede con lo reportado por González-Di Pierro (2001), pues indicó que los rugidos son las vocalizaciones más frecuentes para el mono aullador negro *A. pigra* en la Reserva de la Biósfera Montes Azules y áreas adyacentes de la región Marqués de Comillas, Chiapas. Podría ser lógico pensar que en zonas donde hay presencia de grupos vecinos, y donde los grupos son multimacho, los rugidos sean el tipo de vocalización más frecuente, pues con ellos intentan mediar el espacio intergrupalo otorgando constantes señales de ocupación para evitar enfrentamientos (da Cunha y Jalles-Filho, 2007). Así, el que los rugidos hayan predominado sobre los ladridos es común, pues la comunicación entre grupos quizá puede tener prioridad sobre la comunicación intragrupal, ya que los ladridos se emiten en dinámicas internas a menos de que se combinen con los rugidos como en las C1 y las C2, donde también responderían a un contexto intergrupalo para comunicar entre vecinos a largas distancias. Finalmente, como afirman Maestripieri y Ross (2004), el uso del repertorio, el tipo de vocalizaciones y el número de veces que se producen las emisiones, depende de la dinámica social y de las relaciones sociales.

Los machos del grupo de monos aulladores del fragmento más grande (A o control), emitieron un mayor número de vocalizaciones en total. Además, éstos machos emitieron un mayor número de rugidos con respecto a los otros dos grupos de monos aulladores. Quizá este comportamiento vocal pueda deberse a que este grupo presenta vecinos internos, y posiblemente la comunicación a larga distancia sea

necesaria en mayor medida con respecto al fragmento B, donde el grupo tiene vecinos externos lejanos y los recursos como espacio, alimento o hembras sólo están en disputa entre miembros del mismo grupo, pues están aislados físicamente. Auditivamente, no se encuentran aislados, pues existe al menos un grupo de aulladores que contesta a sus vocalizaciones. Es probable sin embargo, que al menos por algunos años no se hayan enfrentado, y así no resulte tan necesario que los machos den aviso a otros machos de su posición relativa. Sucede lo mismo con el fragmento que está aislado por completo (C), pues no posee vecinos ni internos ni externos y la comunicación intergrupala resulta menos frecuente. Podríamos preguntarnos por qué los machos de este último grupo siguen vocalizando si tomamos en cuenta que este tipo de vocalizaciones sirve para evitación mutua entre grupos (Carpenter, 1934; Southwick, 1962; Baldwin y Baldwin, 1976; Whitehead, 1987, 1995), sugiriendo que la primera función es la comunicación intergrupala. La respuesta a tal pregunta podría explicarse evolutivamente, pues se trata de una conducta vocal estable a través del tiempo, inherente a los aulladores, que se sigue presentando a pesar de que los grupos de monos estén aislados. Sabemos además que éstas vocalizaciones pueden emitirse por muchas razones, entre ellas funcionar como respuesta a amenazas (ruido o depredadores) o incluso emitirse de manera espontánea. Quizá el grupo de monos aulladores distribuido en C, esté vocalizando por éstas últimas razones. Posiblemente la importancia de vocalizar radique en qué tan frecuentemente lo hacen o a qué hora del día, y no tanto en que lo hagan *per se*. Este grupo de aulladores, curiosamente es el que presenta mayor número de hembras y parece tener éxito reproductivo, pues lo conforman 21 individuos. Quizá la situación de aislamiento o el tamaño de grupo estén causando esta mejor adecuación con respecto a los otros dos grupos de aulladores.

Los ladridos fueron más comunes en los machos del grupo de aulladores B. Es posible que esto se deba a que presenta mayor número de machos y quizá la competencia intragrupal y la necesidad de comunicarse entre ellos sea mayor que en los otros dos grupos, pues como sabemos, los ladridos responden a una dinámica más interna (Baldwin y Baldwin, 1976) que los otros tipos de vocalizaciones de largo alcance, y pueden servir para la identificación individual cuando no hay contacto visual (Carpenter, 1934; Altmann, 1959; Baldwin y Baldwin, 1976, Whitehead, 1995). También pueden funcionar para dar aviso de presencia a otros individuos en contextos agresivos (Puig-Lagunes, 2011).

En la matriz de correlaciones entre las variables analizadas (Cuadro 7), podemos observar que todas fueron positivas. En general, cuando incrementa la frecuencia baja, lo hacen también la frecuencia fundamental mínima, la frecuencia fundamental máxima, la frecuencia pico y la potencia promedio. Si incrementa la frecuencia pico o la frecuencia fundamental mínima, la potencia promedio incrementa, y si disminuye cualquiera de éstas, la potencia promedio también lo hace de manera proporcional. Si tomamos en cuenta que la frecuencia pico es aquella en donde la frecuencia fundamental tiene más energía y la potencia es una media de la cantidad de energía en una vocalización, resulta lógico pensar que si aumenta una lo va a hacer la otra y al contrario, si una disminuye lo hará también la otra variable. Según Gogoleva *et al.* (2010), la distribución de la energía en el espectrograma es, junto con otros parámetros, un indicador de emociones y bienestar. Así, la variación de las frecuencias más importantes en una vocalización como la pico, la fundamental y la más baja detectada, se podrían asociar a estados de ánimo, niveles de excitación o estrés. En los primates no humanos el resultado puede ser el mismo, en el caso de los monos aulladores se podrían asociar a cambios en los niveles de excitación y reflejarse además en un estado de estrés en donde se altera el equilibrio del organismo por perturbaciones ecológicas y sociales (Wingfield, 2005).

Con respecto a la primera hipótesis “*La tasa de emisión de rugidos, ladridos y combinaciones será mayor en fragmentos con vecinos internos y baja densidad poblacional que en fragmentos con aislamiento total y alta densidad de individuos. Esto podría deberse a que en fragmentos con vecinos internos se podrían emitir más vocalizaciones de largo alcance para regular el espacio intergrupos e indicar a los vecinos su ubicación*”, puede decirse que se cumplió únicamente lo predicho para los ladridos, pues al analizar esa parte del modelo jerárquico, no se encontraron diferencias significativas con respecto al grupo de monos aulladores. Para los rugidos no se cumplió lo predicho, pues tampoco se encontraron diferencias significativas con respecto al grupo. Al no encontrarse diferencias en ningún tipo de vocalización al comparar por sitio o grupo de monos aulladores (CP1  $F = 0.410$ ,  $P = 0.959$ ; CP2  $F = 2.231$ ,  $P = 0.116$ ), es probable que la elección del tipo de vocalización a emitir sea independiente del contexto social, del grado de aislamiento y la densidad de individuos. Aunque el grupo de aulladores A cuenta con vecinos internos y el grupo B

con vecinos externos, no existe diferencia en la emisión del tipo de vocalización con respecto al grupo C, que es aquel que no presenta vecinos de ningún tipo. La explicación podría ser que la decisión de qué tipo de vocalización emitir se sigue manteniendo a pesar del proceso de fragmentación en Los Tuxtlas y es posible que dependa del contexto y la dinámica social específica de cada grupo.

Tampoco se cumplió la primera parte de la segunda hipótesis planteada “*En fragmentos con vecinos internos y baja densidad poblacional, existirá un contexto de menor excitación o estrés que en fragmentos con aislamiento total y alta densidad de individuos. Así, las duraciones y frecuencias con mayor cantidad de energía (baja, fundamental y pico) en rugidos, ladridos y combinaciones de ambos serán menores en fragmentos con vecinos internos y baja densidad en comparación con fragmentos aislados y altas densidades*”. La duración de las vocalizaciones de largo alcance y las frecuencias baja, fundamental y pico no fueron significativamente diferentes entre los tres grupos. Sin embargo, al observar los gráficos **a** de la frecuencia baja, la F0 mínima y la F0 máxima (Figura 11), podemos notar que al menos el valor promedio fue inferior para el grupo de aulladores A con respecto a los otros dos grupos, a pesar de que no fue un resultado estadísticamente significativo. Es probable entonces, que el grupo de aulladores con vecinos internos, mayor cantidad de hectáreas por individuo, menor tamaño grupal y hembras más limitadas: 1.1 hembras por macho (poco menos de la mitad de lo reportado por Clarke y Glander (2004): 2.3 hembras por macho), presente menor excitación emocional o estrés entre sus individuos, pues la extensión de hectáreas disponibles y la densidad baja de individuos en el fragmento podría acercarse a la descripción de una dinámica común en grupos de esta especie. Por otro lado, en los grupos de monos aulladores B y C el límite mínimo de la frecuencia baja fue más alto, lo que se asociaría a vocalizaciones más agudas. En el grupo B las hembras son igualmente limitadas que en el grupo A, hubo vecinos que les contestaron fuera del fragmento y la densidad de individuos es intermedia igual que el tamaño grupal. En el grupo C las hembras no son un factor limitante, pero tiene el tamaño grupal más grande en el área más pequeña, por lo que su densidad es alta. Además, son los monos más aislados pues no tienen vecinos internos ni externos que les contesten o a los cuales contestar.

La segunda parte de la hipótesis *“En fragmentos sin vecinos internos y densidades bajas y medias, el contexto de excitación o estrés podría ser similar. De esta manera, entre éstos fragmentos no habrá diferencias significativas en cuanto a las duraciones y frecuencias con mayor cantidad de energía (fundamental y pico), en sus rugidos, ladridos y combinaciones de ambas”*, se cumplió, ya que no se encontraron diferencias entre fragmentos sin vecinos internos y densidades bajas y medias. Con referencia a la duración, podemos inferir que se trata de un parámetro temporal independiente del contexto social, del aislamiento y de la densidad en los grupos de aulladores. A pesar de esto, como se observa en la gráfica **a** (Figura 10), existe cierta tendencia en el grupo A a presentar en sus vocalizaciones duraciones más largas en comparación con los otros dos grupos de aulladores. Posiblemente con una mayor cantidad de datos esto último se podría corroborar. Recordemos que el grupo de aulladores A es el único grupo que presenta un grupo de conespecíficos vecino, y quizá las vocalizaciones de mayor duración subrayen con mayor ímpetu la posición relativa de los individuos y funcionen más eficientemente en la regulación del espacio.

La tercera hipótesis *“En fragmentos con vecinos internos y baja densidad poblacional, existirá un contexto de menor excitación o estrés que en fragmentos con aislamiento total y alta densidad de individuos. Así, la potencia promedio en sus rugidos, ladridos y combinaciones de ambos, será menor en fragmentos con vecinos internos y baja densidad poblacional en comparación con fragmentos sin vecinos internos y con densidades bajas y medias, ya que en contextos de menor excitación o estrés, las vocalizaciones son menos intensas”*, no se cumplió. No se encontraron diferencias en la potencia promedio en los cuatro tipos de vocalizaciones. Sin embargo, al observar la gráfica **a** de la distribución de la potencia en los tres grupos de monos aulladores (Figura 10), podemos observar que el promedio y los valores en general de esta variable fueron menores en el grupo de aulladores A en comparación con los grupos B y C, a pesar de que no hubo diferencias estadísticas. Es posible que en el fragmento A, donde probablemente haya menor excitación o estrés en los individuos, las vocalizaciones sean de menor intensidad como encontraron Sluijter y van Heuven (1996) en un estudio realizado con personas. Estos autores afirman que los sonidos más fuertes presentan mayor cantidad de estrés. No obstante, aquí no podemos corroborarlo. Otro resultado interesante hallado por estos mismos autores, es que la energía en bandas de frecuencia baja, añaden poco a la sonoridad percibida,

mientras que la contribución de las bandas más altas es mayor. En este sentido, quizá los monos aulladores de los grupos B y C estén vocalizando con mayor sonoridad, haciendo un esfuerzo extra por ser escuchados debido a su situación de aislamiento.

Si se hubiera encontrado diferencia estadística en los parámetros acústicos se podría haber asociado, como afirma Manser (2010), a diferencias en los estados de excitación del emisor. El estado emocional del emisor causa cambios en la tensión muscular y en la actividad del aparato vocal impactando en los parámetros acústicos de la vocalización (Briefer, 2012). Se sabe que las variables relacionadas con el tono, como diferencia en la frecuencia mínima o fundamental y su rango, pueden ser mejores indicadoras para señalar emociones fuertes en los niveles de activación/excitación (Scherer, 1986; Gobl y Chasaide, 2003). El ser humano cuando canta, sube la frecuencia mínima o fundamental y aumenta la energía radiada (Fitch y Hauser, 1995). Esto mismo podría suceder en las VLA de los monos aulladores en general. Sin embargo, en los grupos B y C podrían estar radiando más energía de lo que normalmente radiarían, lo que representaría un esfuerzo mayor al vocalizar. Esto último se traduciría en un mayor gasto energético y al mismo tiempo en una estrategia desfavorable debido a que los monos aulladores son ahorradores máximos de energía gracias a su lento metabolismo en la dieta mayormente folívora (Dias, 2006).

En relación con las condiciones sociales se puede decir que las hembras son un factor social de poco peso en el caso de este estudio con vocalizaciones, pues su proporción por macho fue diferente. La densidad de individuos por hectárea (implicado el tamaño grupal) por ejemplo, sí podría ser un factor de peso porque fue muy diferente entre los tres grupos de monos aulladores. El área disponible, por otro lado, podría ser una limitante. La cercanía con los asentamientos humanos, como el caso del grupo B donde existe un poblado en el límite del fragmento, o el sitio donde se distribuye el grupo C, donde existen recurrentes vistas de gente que acude la playa local, también puede ser un factor de peso a considerar en la conducta y la estructura vocal de los aulladores.

### **Hábitat y vocalizaciones**

La reducción del número de grupos de monos aulladores en la zona de Los Tuxtlas, Veracruz gracias a la fragmentación y al aumento de fragmentos aislados cada vez

más pequeños (Martínez-Mota *et al.*, 2007), es un hecho inminente. Es posible que las vocalizaciones de largo alcance, al no presentar diferencias significativas en los parámetros acústicos analizados, no sean un fuerte indicador de bienestar en la población, es decir, que a pesar del proceso de transformación del hábitat en la región, las vocalizaciones emitidas por los grupos remanentes de monos aulladores se mantienen relativamente estables a nivel estructural, independientemente de lo que sucede con el hábitat y las condiciones sociales y de densidad. Sin embargo, con referencia a la atenuación de las vocalizaciones, es probable que si se trabaja con la dispersión de las VLA, seguramente la cantidad de decibeles cambiaría si se cuantificaran dentro del fragmento, en la periferia o fuera del fragmento. Puede ser también, que las vocalizaciones informen acerca de atributos intrínsecos de los individuos como el tamaño, la calidad del emisor y la habilidad de competir como proponen Ey *et al.* (2007). La hipótesis más aceptada acerca de la función de las VLA, se refiere a la evitación mutua entre grupos de aulladores utilizándose para competir contra otros grupos a distancia, evitando disputas o peleas físicas (Carpenter, 1934; Southwick, 1962; Baldwin y Baldwin, 1976; Whitehead, 1987, 1995). En este sentido, los monos no necesitan contacto visual para permanecer apartados gracias a las señales vocales de posición relativa, y poder regular así el uso del espacio entre conoespecíficos, pues cuando un grupo de aulladores escucha las VLA de otro grupo vecino, puede detenerse y contestar las emisiones, o bien, dirigirse hacia otra dirección (Southwick, 1962). Así, es probable que la función siga manteniéndose a través del tiempo, pues sabemos que vocalizar ha sido una estrategia estable, no obstante, al mermarse cada vez más el número de grupos de aulladores dentro de los fragmentos de hábitat, se estaría comprometiendo su función principal, pues el número de grupos vecinos se reduciría hasta su posible extinción en un futuro. Como se observó en este estudio, hubo mayor número de emisiones en el grupo de aulladores A (presencia de grupo vecino), a pesar de que las diferencias no fueran significativas al compararse la tasa de emisión. Es de considerarse que si se analiza un mayor número de fragmentos con un número variable de grupos en el interior, quizá la tasa de emisión se modificaría dependiendo del número de grupos.

A pesar de lo anterior, hay ciertas tendencias encontradas en el presente estudio que podrían arrojar mayor cantidad de información si se continúa con esta línea de trabajo y se analiza una mayor cantidad de grupos de aulladores. Sería interesante conocer qué está sucediendo con la frecuencia baja en las vocalizaciones,

pues posiblemente con mayor cantidad de registros grabados se obtendrían diferencias en las vocalizaciones como la variación en el tono. Es probable que a lo largo del tiempo y con el proceso de fragmentación, los grupos de aulladores empiecen a vocalizar con el límite mínimo cada vez más alto hasta que el mensaje deje de transmitirse correctamente o se degrade más rápido, pues según Hauser (1993), las características físicas del hábitat pueden tener efecto selectivo directo sobre la estructura de la señal acústica optimizándola para asegurar su propagación a través del medio. Si los aulladores vocalizaran a frecuencias más altas en fragmentos de menor calidad y tamaño, sus vocalizaciones podrían ser entonces más susceptibles a degradación. En el género *Macaca*, por ejemplo, se ha encontrado variación en el tono vocal que puede atribuirse a diferencias en el hábitat (Fitch y Hauser, 1995). En áreas con vegetación más densa, los animales tienden a emitir señales de baja frecuencia y en áreas donde la vegetación no es tan densa los animales vocalizan a frecuencias más altas (Hauser, 1993). Quizá este pueda ser el rumbo, fragmentos más pequeños, menos vegetación y vocalizaciones más agudas.

Es importante mencionar que aunque en este estudio se observó que no hubo contraste en los parámetros acústicos medidos en las vocalizaciones de tres diferentes grupos de aulladores, (aunque con una cierta tendencia a diferir en la frecuencia baja), la intervención antropogénica, a largo plazo, puede generar problemas a nivel poblacional mediante la reducción de la supervivencia individual limitando la conectividad de poblaciones y la habilidad que tienen los organismos para resistir la degradación ambiental (Laiolo, 2010). En aves como *Chersophilus duponti* por ejemplo, cuando se reduce la competencia entre machos y las interacciones entre individuos, las actividades diarias vocales disminuyen (Laiolo y Tella, 2006). También, en *Alouatta pigra* (mono aullador negro), se observó una disminución en el esfuerzo vocal diario gracias a cambios en el hábitat provocados por huracanes (Pavelka *et al.*, 2003).

## CONCLUSIONES

- No se encontraron diferencias en cuanto al tipo de vocalización utilizado en los tres grupos de monos aulladores, es decir, todos los machos en los tres grupos de aulladores emitieron los mismos tipos de vocalizaciones (rugidos, ladridos y combinaciones de ambos). La emisión del tipo de vocalización probablemente sea independiente del contexto social, del grado de aislamiento y la densidad de individuos en los grupos.
- No se encontraron diferencias en los parámetros acústicos medidos (duración, frecuencia baja, frecuencia fundamental mínima, frecuencia fundamental máxima, frecuencia pico y potencia promedio) en las vocalizaciones de largo alcance en los machos de los tres grupos de monos aulladores analizados.
- La duración es un parámetro temporal que parece ser independiente del contexto social, de la situación de aislamiento y de la densidad en los grupos de monos aulladores, o su variación responde a otra causa, pues no fue diferente al compararla entre grupos ni entre tipo de vocalizaciones. A pesar de esto, se observó cierta tendencia en las vocalizaciones a ser más largas en los machos del grupo A, único con un grupo vecino en el interior del fragmento donde quizá sea más importante dar a conocer la posición relativa de los individuos para regular el espacio.
- Se examinaron parámetros vocales importantes que contribuirán a una mejor definición operativa de los tipos de vocalizaciones de largo alcance en el mono aullador de manto.
- Las frecuencias más importantes y los decibeles medidos en los tipos de vocalizaciones de largo alcance coinciden con lo reportado por otros autores como Baldwin y Balwin (1976) y Whitehead (1987) para la misma especie en otros países: rangos de frecuencias entre 200 y 1800 Hz con energía acústica concentrada entre los 400 y los 500 Hz y 90 dB o más.
- El tipo de vocalización con más registros en este estudio fue el rugido, lo que coincide con lo reportado por Puig-Lagunes (2011) para la misma especie en otra región de Los Tuxtlas, Veracruz.
- Los machos del grupo de aulladores A, obtuvo mayor cantidad de vocalizaciones registradas en total en comparación con los otros dos grupo

de aulladores. Quizá esto se deba a la presencia de un grupo vecino dentro del mismo fragmento.

- La hipótesis de función más aceptada hasta el momento para las VLA en el género *Alouatta* (evitación entre grupos e información de la posición relativa de aulladores para evitar peleas o disputas), no es contradictoria con lo que se observó en este trabajo. La conducta vocal posiblemente sea una característica estable a través del tiempo e inherente a los monos aulladores, pues a pesar del proceso de fragmentación, se sigue presentando sin cambios significativos en algunos parámetros acústicos. Sin embargo, se encontraron algunas tendencias como el aumento de la frecuencia baja en fragmentos con peores situaciones de aislamiento, donde probablemente podrían estar vocalizando con mayor sonoridad para ser escuchados.
- La fragmentación y la perturbación del entorno afectan la calidad del hábitat de los monos aulladores provocando cambios en la distribución y estructura de sus poblaciones gracias al incremento en el número de fragmentos, la disminución de su tamaño medio y el aislamiento. Es probable que a largo plazo esto merme las poblaciones y por supuesto afecte la conducta vocal de estos animales, modificando algunos parámetros acústicos como las frecuencias con mayor cantidad de energía: baja, fundamental y pico.
- Se requieren estudios futuros para saber qué sucede con las frecuencias mínimas, duración y las frecuencias con mayor cantidad de energía en más grupos de monos aulladores en el sur de Los Tuxtlas, Veracruz. Sería interesante conocer los parámetros acústicos de las vocalizaciones en unos años para ver su evolución a la par del proceso de fragmentación y el aumento de las actividades humanas.
- Fue importante analizar la estructura vocal de los monos aulladores en diferentes condiciones sociales, situaciones de aislamiento y de densidad, pues servirá como referencia para futuros estudios con vocalizaciones de largo alcance en poblaciones del mismo sitio, en diferentes estados, o en otros países donde el género *Alouatta* se distribuye.

## GLOSARIO

**Armónico:** frecuencia o frecuencias producto de la resonancia del sonido que se producen al pasar el sonido por el tracto vocal cuya frecuencia es un múltiplo de la frecuencia fundamental.

**Espectrograma:** gráfica que muestra las variaciones de la frecuencia (eje vertical) e intensidad (escala de colores) a lo largo del tiempo (eje horizontal). Sirve para medir la sonoridad, duración, las pausas, los acentos, el ritmo, la estructura formántica y la intensidad.

**Frecuencia fundamental (F0) :** la primera onda sinusoidal. Frecuencia producida por las cuerdas vocales.

**Frecuencia de onda:** número de ciclos por segundo.

**Intensidad sonora:** cantidad de energía acústica que contiene un sonido. Nos permite distinguir si un sonido es fuerte o débil.

**Tono:** característica acústica determinada por la frecuencia de las ondas sonoras, permite distinguir entre sonidos graves, agudos o medios. Se mide en ciclos por segundo o Hertz (Hz).

### Abreviaciones y unidades

F0 –frecuencia o nota fundamental

VLA – vocalizaciones de largo alcance

Hz – Hertz

ms – milisegundos

dB – decibeles

## LITERATURA CITADA

- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49:227-267.
- Altmann, S. A. 1959. Field Observations on a Howling Monkey Society. *J Mammal* 40:17-330.
- Arroyo-Rodríguez, V. y Mandujano, S. 2003. Comparación de la estructura vegetal entre fragmentos desocupados y ocupados por *Alouatta palliata mexicana* en el sureste de México. *Neotrop Primates* 11:168-171.
- Arroyo-Rodríguez, V. y Dias, P. A. D. 2009. Effects of habitat fragmentation and disturbance on howler monkeys: A review. *Am J Primatol* 71:1-16.
- Asensio, N. Arroyo-Rodríguez, V. Dunn, J. y Cristóbal-Azkarate, J. 2009. Conservation value of landscape supplementation for howler monkeys living in forest patches. *Biotrop* 41:768-773.
- Bachorowski, J. A., Smoski, M. J. y Owren, M. J. 2001. The acoustic features of human laughter. *J Acoust Soc Am* 110:1581-1597.
- Baldwin, J. D. y Baldwin, J. I. 1976. Vocalizations of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in southwestern Panama. *Folia Primatol* 26:81-108.
- Banse, R. y Scherer, K. 1996. Acoustic profiles in vocal emotion expression. *J Person Soc Psycho* 10:614-636.
- Becker, M. L., Buder, E. H. y Ward, J. P. 2003. Spectrographic description of vocalizations in captive *Otolemur garnettii*. *Int J Primatol* 24:415-446.
- Bolinger, D. L. 1964. Intonation across languages. Pp 471-524. En: Greenberg, J. H., Ferguson, C. A. y Moravcsik, E. A. (eds.). *Universals of Human Language*. Vol. 2. Phonology. Stanford University Press, Stanford, California.
- Bonilla-Sánchez, Y. M., Pozo-Montuy, G. y Serio-Silva, J. C. 2011. Demografía y evaluación del hábitat del mono aullador negro *Alouatta pigra* en playas de Catazaja, Chiapas. Pp 189-206. En: Grama-Campillo, L. M., Pozo-Montuy, G., Contreras-Sánchez, W. M. y Arriaga-Weiss, S. L (eds.). *Perspectivas en primatología mexicana*. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, Villahermosa.
- Bradbury, J. W. Y Vehrencamp, S. L. 2011. *Principles of animal communication*. Sunderland, M. A. Sinauer Associates, Canadá. 697 pp.

- Briefer, E. F. 2012. Vocal expression of emotions in mammals: mechanisms of production and evidence. *J Zoology* 288:1-20.
- Brown, C. H. 2003. Ecological and physiological constraints for primate vocal. Pp 3-20. En: Ghazanfar, A. A. (ed.). Primate audition: ethology and neurobiology. CRC Press, Nueva Jersey.
- Carpenter, C. R. 1934. A field study of the behavior and social relations of howling monkeys *Alouatta palliata*. *Comp Psycho Monographs* 10:1-138.
- Carrera-Sánchez, E. 1993. Etograma del mono aullador (*Alouatta palliata mexicana* Merriam, 1902) en la Isla de Agaltepec, Lago de Catemaco, Veracruz. Tesis de Licenciatura, Universidad Veracruzana, Xalapa.
- Carrera-Sánchez, E., Medel-Palacios, G. y Rodríguez-Luna, E. 2003. Estudio poblacional de monos aulladores (*Alouatta palliata mexicana*) en la Isla Agaltepec, Veracruz, México. *Neotrop Primates* 11:176-180.
- Cornick, L. A. y Markowitz, H. 2002. Diurnal vocal patterns of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) at Lamanai, Belize *J Mammal* 83:159-166.
- Clarke, M. R. y Glander, K. E. 1984. Female reproductive succes in a group of free-ranging howling monkeys (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. Pp 111-126. En: Small, M. F. y Liss, A. R. (eds.). Female primates: studies by women primatologist. Alan R. Liss, New York.
- Clarke, M. R. y Glander, K. E. 2004. Adult migration patterns of the mantled howlers of La Pacífica. *Am J Primatol* 62:87 (Abstract).
- Cristóbal-Azkarate, J., Chavira, R., Boeck, L., Rodríguez-Luna, E. y Veà, J. 2006. Testosterone levels of free-ranging resident mantled howler monkey males in relation to the number and density of solitary males: a test of the challenge hypothesis. *Horm Behav* 49:261-267.
- Cuarón-Orozco, A. D. 2001. Determinantes ambientales de la abundancia de vertebrados terrestres en la región Lacandona: Primera fase. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Pp 15-16. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. R062.
- Chapman C. A. y Pavelka, M. S. M. 2005. Group size in folivorous primates: ecological constraints and the possible influence of social factors. *Primates* 46:1-9.
- Charif, R. A., Waack, A. M. y Strickman, L. M. 2010. Manual de usuarios Raven Pro 1.4. Laboratorio de Ornitología de Cornell, Ithaca, Nueva York.

- Chiarello, A. G. 1995. Role of loud calls in brown howler monkeys, *Alouatta fusca*. *Am J Primatol* 36:213-222.
- da Cunha, R. G. T. y Byrne, R. W. 2006. Roars of black howler monkeys (*Alouatta caraya*) evidence for a function in inter-group spacing. *Behaviour* 143:1169-1199.
- da Cunha, R. G. T. y Byrne, R. W. 2009. The Use of Vocal Communication in Keeping the Spatial Cohesion of Groups: Intentionality and Specific Functions. *South American Primates. Developments in Primatology: Progress and Prospects III*:341-363.
- da Cunha, R. G. T. y Jalles-Filho, E. 2007. The Roaring of Southern Brown Howler Monkeys (*Alouatta guariba clamitans*) as a Mechanism of Active Defence of Borders. *Folia Primatol* 78:259-271.
- Dias, P. A. D. 2006. Relaciones sociales entre machos *Alouatta palliata* en Los Tuxtlas, México: variaciones en función de factores sociodemográficos y ecológicos. Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Madrid, Madrid.
- Dias, P. A. D. y Rodríguez-Luna, E. 2003. Estrategias conductuales entre los machos de un grupo de *Alouatta palliata mexicana* en la Isla de Agaltepec, Veracruz, México. *Neotrop Primates* 11:159-161.
- Dias, P. A. D. y Rodríguez-Luna, E. 2005. Organización espacial y dominancia social en machos *Alouatta palliata* en la Isla de Agaltepec, Veracruz, México. Pp 45-53. *Universidad y Ciencia, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, Villahermosa*.
- Drayton, J. M., Hunt, J., Brooks, R. y Jnnions, M. D. 2007. Sounds different: inbreeding depression in sexually selected traits in the cricket *Teleogryllus commodus*. *J Evol Biol* 20:1138-1147.
- Drubbel, R. V. y Gautier, J. P. 1993. On the occurrence of nocturnal and diurnal loud calls, differing in structure and duration, in red howlers (*Alouatta seniculus*) of French Guyana. *Folia Primatologica* 60:195-209.
- Dunbar, R. I. M. 2000. Male mating strategies: a modeling approach. Pp 259-268. En: Kappeler, P. M. (ed.). *Primate males: causes and consequences of variation in group composition*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Estrada, A. y Coates-Estrada, R. 1996. Tropical rain forest fragmentation and wild populations of primates at Los Tuxtlas. *Int J Primatol* 5:759-783.

- Estrada, A., Juan-Solano, A., Ortiz-Martínez, T. 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. *Am J Primatol* 48:167-183.
- Ey, E., Pfefferle, D. y Fischer, J. 2007. Do age and sex related variations reliably reflect body size in nonhuman primate vocalization? A review. *Primates* 48:253-267.
- Ey, E., Rahn C., Hammerschmidt K. y Fischer, J. 2009. Wild female olive baboons adapt their grunt vocalizations to environmental conditions. *Ethology* 115:493-503.
- Fichtel, C., Hammerschmidt, K. y Jürgens, U. 2001. On the vocal expression of emotion. A multi-parametric analysis of different states of aversion in the squirrel monkey. *Behaviour* 138:97-116.
- Fischer, J., Hammerschmidt, K., Cheney, D. L. y Seyfarth, R. M. 2001. Acoustic features of female chacma baboon barks. *Ethology* 107:33-54.
- Fischer, J., Noser, R. y Hammerschmidt, K. 2013. Bioacoustic field research: a primer to acoustic analyses and playback experiments with primates. *Am J Primatol* 75:643-663.
- Fitch, W. T. y Hauser, M. D. 1995. Vocal production in nonhuman primates: acoustics, physiology, and functional constraints on “honest” advertisement. *Am J Primatol* 37:191-219.
- Glander, K. E. 1992. Dispersal patterns in Costa Rica mantled howling monkeys. *Int J Primatol* 13:415-436.
- Gobl, C. y Ní Chasaide, A. N. 2003. The role of voice quality incommunicating emotion, mood and attitude. *Speech Commun* 40:189-212.
- Gogoleva, S., Svetlana, S., Volodin, I., Volodina, E., Kharlamova, A. y Trut, L. N. 2010. Sign and strength of emotional arousal: vocal correlates of positive and negative attitudes to humans in silver foxes (*Vulpes vulpes*). *Behaviour* 147:1713-1736.
- González-Di Pierro, A. M. 2001. Patrones de vocalizaciones del mono saraguato maya *Alouatta pigra*. Tesis de Licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia.
- Gouzoules, H. y Gouzoules, S. 1989. Design features and developmental modification of pigtail macaque, *Macaca nemestrina*, agonistic screams. *Anim Behav* 37:383-401.

- Gouzoules, H. y Gouzoules, S. 2000. Agonistic screams differ among four species of macaques: the significance of motivation-structural rules. *Anim Behav* 59:501-512.
- Gonzoules S., Gouzoules, H. y Marler, P. 1984. Rhesus monkey (*Macaca mulatta*) screams: Representational signaling in the recruitment of agonistic aid. *Anim Behav* 32:182-193.
- Gros-Louis, J., Perry, S., Fichtel, C., Wikberg, E., Gilkenson, H., Wofsy, S. y Fuentes, A. 2008. Vocal repertoire of *Cebus capucinus*: acoustic structure, context, and usage. *Int J Primatol* 29:641-670.
- Guevara, S., Laborde, J. D., Liesenfeld, D. y Barrera, O. 1997. Potrerros y ganadería. Pp 43-58. En: González-Soriano, E., Dirzo, R. y Vogt, R. C. (eds.). Historia natural de Los Tuxtlas. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Guevara, S. S., Laborde, J. D. y Sánchez-Ríos, G. 2004. La fragmentación. Pp 111-134. En: Guevara, S. S., Laborde, J. D. y Sánchez-Ríos, G. (eds.). Los Tuxtlas: el paisaje de la sierra. Instituto de Ecología, A. C. y Unión Europea, Xalapa.
- Hammerschmidt, K. y Jürgens, U. 2007. Acoustical correlates of affective prosody. *J Voice* 21:531-540.
- Hauser, M. D. 1993. The evolution of nonhuman primate vocalizations: effects of phylogeny, body weight, and social context. *Am Nat* 142(3):528-542.
- Hile, A. G., Plummer, T. K. y Striedter, G. F. 2000. Male vocal imitation produces call convergence during pair bonding in budgerigars, *Melopsittacus undulatus*. *Anim Behav* 6:1209-1218.
- Holmann, I., Agostini, I. y Di Bitetti, M. 2011. Roaring Behavior of Two Syntopic Howler Species (*Alouatta caraya* and *A. guariba clamitans*): Evidence Supports the Mate Defense Hypothesis. *Int J Primatol* 33:338-355.
- Horwich, R. H. y Gebhard, K. 1983. Roaring Rhythms in Black Howler Monkeys (*Alouatta pigra*) of Belize. *Primates* 24:290-296.
- Janik, V. M. 2000. Whistle matching in wild Bottlenose Dolphins (*Tursiops truncatus*). *Science* 289:1355-1357.
- Jones, C. B. 1980. The functions of status in the mantled howler monkeys (*Alouatta palliata* Gray): intraspecific competition for group membership in a floivorous Neotropical primate. *Primates* 21:389-405.

- Jones, C. B. 2005. Introduction to intraindividual variation of primate behavior. Pp 1-15. En: Tuttle, R. H. (ed.). Behavioural flexibility in primates: causes and consequences. University of Chicago, Chicago, Illinois.
- Jones, C. B. 2005. The costs and benefits of behavioural flexibility to inclusive fitness: dispersal as an option in heterogeneous regimes. Pp 17-29. En: Tuttle, R. H. (ed.). Behavioural flexibility in primates: causes and consequences. University of Chicago, Chicago, Illinois.
- Jones, C. B. 2005. Male primates: "time-minimizers" in heterogeneous regimes. Pp 61-78. En: Tuttle, R. H. (ed.). Behavioural flexibility in primates: causes and consequences. University of Chicago, Chicago, Illinois.
- Jones, C. B. y Van Cantfort, T. E. 2007. Multimodal communication by male mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*) in sexual context: a descriptive analysis. *Folia Primatol* 78:166-185.
- Kalin, N. H., Shelton, S. E. y Snowdon, C. T. 1992. Affiliative vocalizations in infant rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *J Compar Psychol* 106:254-261.
- Kitchen, D. M. 2004. Alpha male black howler monkeys responses to loud calls: effect of numeric odds, male companion behaviour and reproduction investment. *Anim Behav* 67:125-139.
- Kitchen, D. M. 2006. Experimental test of female black howler monkey (*Alouatta pigra*) responses to loud calls from potentially infanticidal males: effects of numeric odds, vulnerable offspring, and companion behavior. *Am J Phys Antropol* 131:73-83.
- Laborde, J. D. 2004. La reserva de la biósfera. Pp 271-279. En: Guevara, S. S., Laborde, J. D. y Sánchez-Ríos, G. (eds.). Los Tuxtlas: el paisaje de la sierra. Instituto de Ecología, A. C. y Unión Europea, Xalapa.
- Laiolo, P. 2010. The emerging significance of bioacoustics in animal species conservation. *Biol Cons* 143:1635-1645.
- Laiolo, P. y Tella, J. 2006. Landscape bioacoustics allow detection of the effects of habitat patchiness on population structure. *Ecology* 87:1203-1214.
- Laukka, P. 2004. Vocal expression of emotion. Discrete-emotions and dimensional accounts. Acta Universitatis Upsaliensis. Comprehensive summaries of Uppsala dissertations from the Faculty of Social Sciences, Uppsala. 80 pp.
- Le Prell, C. G. y Moody, D. B. 2003. Psychophysical and perceptual studies of primate communication calls. Pp 61-80. En: Ghazanfar, A. A. (ed.). Primate

- audition: ethology and neurobiology. CRC Press, Princeton University, New Jersey.
- Lira-Noriega, A., Guevara, S., Laborde, J. y Sánchez-Ríos, G. 2007. Composición florística en potreros de Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Acta Botánica Mexicana* 080:59-87.
- Macedonia, J. M. 1993. The vocal repertoire of the ringtailed lemur (*Lemur catta*). *Folia Primatol* 61:186-217.
- Maciej, P., Fischer, J. y K. Hammerschmidt. 2011. Transmission characteristics of primate vocalizations: implications for acoustic analyses. *Plos one* 6(8): e 23015.
- Maestriperi, 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. *Am J Phys Anthropol* 123:52-61.
- Mandujano, S., Escobedo-Morales, L. A., Palacios-Silva, R., Arroyo-Rodríguez, V. y Rodríguez-Toledo, E. 2005. A metapopulation approach to conserving the howler monkey in a highly fragmented landscape in Los Tuxtlas, México. Pp 513-538. En: Estrada, A., Garber, P. A., Pavelka, M. S. M. y Luecke, L. (eds.). *New perspectives in the study of Mesoamerican primates: distribution, ecology, behavior, and conservation*. Springer, New York.
- Manser, M. B. 2010. The generation of functionally referential and motivational vocal signals in mammals. Pp 477-486. En: Brudzynski, S. M. (Ed.). *Hand book of mammalian vocalization an integrative neuroscience approach*. Academic Press. London.
- Márquez-Arias, A. 2011. Análisis de las vocalizaciones asociadas a la afiliación y al juego social en monos araña (*Ateles geoffroyi*) en dos condiciones de cautiverio. Tesis de Maestría. Facultad de Medicina, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F.
- Martín, M. 2006. Aspectos lingüísticos en las vocalizaciones de los primates. *Anuario de psicología* 1,2:121-139. Universidad de Barcelona, Barcelona.
- Martin, P. y Bateson, P. 1993. *Measuring Behaviour: an introductory guide*. Cambridge University Press, Cambridge. 222 pp.
- Martínez-Mota, R., Valdespino, C., Sánchez-Ramos, M y Serio-Silva, J. C. 2007. Effects of forest fragmentation on the physiological stress response of black howler monkeys. *Anim Conser* 10:374-379.

- Méndez, M. G. 2003. Variación vocal en dos especies simpátricas de monos aulladores (género *Alouatta*) y el uso de caracteres morfológicos para la reconstrucción filogenética. Tesis de Posgrado en Ciencias (Sistemática), Instituto de Ecología, A. C, Xalapa.
- Méndez-Carvajal, P. G. y Serio-Silva, J. C. 2011. Daybreak chorus and bark analysis for two species of howler monkeys *Alouatta coibensis* and *Alouatta palliata*: Ateliade, in Republic of Panama. Pp 187-204. En: Grama-Campillo, L. M., Pozo-Montuy, G., Contreras-Sánchez, W. M. y Arriaga-Weiss, S. L (eds.). *Perspectivas en primatología mexicana*. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, Villahermosa.
- Mendl, M., Burman, O. H. P. y Paul, E. S. 2010. An integrative and functional framework for the study of animal emotion and mood. *Proc R Soc Lond Ser B* 277:2895-2904.
- Milton, K., Casey, T. M. y Casey, K. K. 1979. The basal metabolism of mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*). *J Mammal* 60:373-376.
- Miranda, F., y E. Hernández-X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Bolet Soc Bot Méx* 28:29-179.
- Mitani, J. C. y Nishida, T. 1993. Contexts and social correlates of long-distances calling by male chimpanzees. *Anim Behav* 45:735-746.
- Mitani, J. C. y Stuht, J. 1998. The Evolution of Nonhuman Primate Loud Calls: Acoustic Adaptation for Long-distance Transmission. *Primates* 39:171-182.
- Morton, E. S. 1977. On the occurrence and significance of motivation-structural rules in some bird and mammal sounds. *Am Nat* 111:855-869.
- Nijman, V. 2001. Effects of behavioural changes due to habitat disturbance on density estimation of rain forest vertebrates, as illustrated by gibbons (Primates: *Hylobatidae*). Pp 217-225. En: Hillegers, P. J. M. y Iongh, H. H. (eds.). *The balance between biodiversity conservation and sustainable use of tropical rain forest*. Tropenbos, Wageningen.
- Nowicki, S. 1989: Vocal plasticity in captive black-capped chickadees: the acoustic basis and rate of call convergence. *Anim Behav* 37:64-73.
- Oliveira, D. G. A. 1997. Vocalizações de longo alcance do bugio *Alouatta fusca clamitans* na área do Parque Estadual da Cantareira São Paulo, SP. Tese de Mestrado em Psicologia (Psicologia Experimental). Instituto de Psicologia, USP, Sao Paulo.

- Ordóñez-Gómez, J. D. 2010. Identificación y descripción conductual y sonográfica de las vocalizaciones emitidas por *Ateles geoffroyi* en dos poblaciones con diferentes condiciones de cautiverio. Tesis de Maestría. Facultad de Medicina, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F.
- Owren, M. J. y Rendall, D. 2001. Sound on the rebound: Bringing form and function back to the forefront in understanding nonhuman primate vocal signals. *Evol Anthropol* 10:58-71.
- Panksepp, J. y Burgdorf, J. 2003. 'Laughing' rats and the evolutionary antecedents of human joy? *Physiol Behav* 79:533-547.
- Pavelka, M. S. M., Brusselers, O. T., Nowak, D., Behie, A. M. 2003. Population reduction and social disorganizations in *Alouatta pigra* following a hurricane. *Int J Primatol* 24(5):1037-1055.
- Peters, G. 2002. Purring and similar vocalizations in mammals. *Mamm Rev* 32:245-271.
- Pozo-Montuy, G. 2006. Efecto del uso de suelo, sobre la configuración del paisaje, la distribución y la abundancia del mono aullador negro (*Alouatta pigra*) en el municipio de Balancán, Tabasco. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, A. C., Xalapa.
- Puig-Lagunes, A. A. 2011. Repertorio vocal del mono aullador (*Alouatta palliata mexicana*) en la Isla de Agaltepec, Catemaco, Veracruz, México. Tesis de Maestría. Instituto de Neuroetología, Universidad Veracruzana, Xalapa.
- Quinn, G. P. y Keough, M. J. 2002. Experimental design and data analysis for biologist. Cambridge University Press, Nueva York. 537 pp.
- Ramos-Fernández, G. 2005. Vocal communication in a fission-fusion society: do spider monkeys stay in touch with close associates?. *Int J Primatol* 26:1077-1092.
- Riede, T. 2010. Elasticity and stress relaxation of rhesus monkey (*Macaca mulatta*) vocal folds. *J Exp Biol* 213:2924-2932.
- Rodríguez-Toledo, E. M, Mandujano, S. y García-Orduña, F. 2003. Relationship between characteristics of forest fragments and howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) in southern Veracruz. Pp 79-97. En: Marsh, L. K. (ed.). *Primates in fragments: ecology and conservation*, Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York.

- Ross, M. D., Owren, M. J. y Zimmermann, E. 2009. Reconstructing the evolution of laughter in great apes and humans. *Curr Biol* 19(13):1106-1111.
- Rukstalis, M., Fite, J. E. y French, J. A. 2003. Social Change Affects Vocal Structure in a Callitrichid Primate (*Callithrix kuhlii*). *Ethology* 109:327-340.
- Sánchez, O., Pineda, M. A., Benitez, H., González, B. y Berlanda, H. 1998. Guía de identificación par a las aves y mamíferos silvestres de mayor comercio en México protegidos por la CITES. SEMARNAT y CONABIO. México, D. F.
- Scherer, K. 1986. Vocal affect expression: A review and a model for future research. *Psychological Bulletin* 99:143-165.
- Scherer, K. 1989. Vocal correlates of emotional arousal and affective disturbance. Pp 165-197. En: Wagner, H. y Manstead, A. (eds.). *Handbook of Psychophysiology: Emotion and social behavior*. Wiley, London.
- Scheumann, M., Zimmermann, E. y Deichsel, G. 2007. Context-specific calls signal infants' needs in a strepsirrhine primate, the gray mouse lemur (*Microcebus murinus*). *Dev Psychobiol* 49:708-718.
- Schön-Ybarra, M. A. 1988. Morphological adaptations for loud phonations in the vocal organ of howling monkeys. *Primate Report* 22:19-24.
- Sekulic, R. 1982. The Function of Howling in Red Howler Monkeys (*Alouatta seniculus*). *Behaviour* 81:38-54.
- Sekulic, R. 1983. The effect of female call on male howling in red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Int J Primatol* 4:38-54.
- Sekulic, R. y Chivers, D. J. 1986. The significance of call duration in howler monkeys. *Int J Primatol* 7:1-8.
- Senf, M. J. 2009. Interspecific and integroup interactions of mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*) in primary versus secondary forest at El Zota Biological Field Station, Costa Rica. Tesis de Maestría. Iowa State University, Iowa.
- Serio-Silva, J. C. y Rico-Gray, V. 2002. Interacting effects of forest fragmentation and howler monkey foraging on germination and dispersal of fig seeds. *Oryx* 36:266-271.
- Serio-Silva, J. C. y Díaz-López, H. M. 2011. Los monos saraguatos y araña: un recurso que debemos conservar. Pp 257-271. En: López-Hernández, E. S. *Educación ambiental para la conservación de la biodiversidad*. Bases de

- información para la sierra de Tabasco. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, Villahermosa.
- Siebert, E. R. y Parr, L. A. 2003. A structural and contextual analysis of chimpanzee screams. *Ann NY Acad Sci* 1000:104-109.
- Slabbekoorn, H. y Peet, M. 2003. Birds sing at higher pitch in urban noise. *Nature* (424):267.
- Sluifster, A. M. C. y van Heuven, V. J. 1996. Spectral balance as an acoustic correlate of linguistic stress. *J Acoust Soc Am* 100(4):2471-2485.
- Smith, M. J., Smith, J. D., Roberts, T., Hammond, J. y Davis, R. A. 2003. Intraspecific variation in the advertisement call of the sunset frog *Spicospina flammocaerulea* (Anura: Myobatrachidae): a frog with a limited geographic distribution. *J Herpetol* 37:285-291.
- Soto, M. y L. Gama. 1997. Climas. Pp 7-23. En: González-Soriano, E., Dirzo, R. y Vogt, R. C. (eds). Historia Natural de Los Tuxtlas. Universidad Nacional Autónoma de México-CONABIO, México D.F.
- Southwick, C. H. 1962. Patterns of intergroup social behavior in primates, with special reference to rhesus and howling monkeys. *Annals of the New York Academy of Sciences* 102:436-454.
- Titze, I. R. 1994. Principles of voice production. Englewood Cliffs. Prentice Hall, New Jersey. 354 pp.
- van Belle, S. y Estrada, A. 2005. Cambios demográficos en poblaciones del mono aullador negro (*Alouatta pigra*) como consecuencia de la fragmentación del hábitat. *Universidad y Ciencia* 002:1-9.
- van Schalik, C. P., Pandit, S. A. y Vogel, E. R. 2004. A model for within-group coalitionary aggression among males. *Behav Ecol Sociobiol* 57:101-109.
- Weiss, D. J. y Hauser, M. D. 2002. Perception of harmonics in the combination long call of cotontop tamarins, *Saguinus oedipus*. *Anim Behav* 64:415-426.
- Whitehead, J. M. 1987. Vocally mediated reciprocity between neighbouring groups of mantled howling monkeys, *Alouatta palliata palliate*. *Anim Behav* 35:1615-1627.
- Whitehead, J. M. 1995. Vox Alouattinae: a preliminary survey of the acoustic characteristics of long-distance calls of howling monkeys. *Int J Primatol* 16:121-144.

- Wich, S. A. y Nunn, C. L. 2002. Do male “loud calls” function in mate defense? A comparative study of long-distance calls and primates. *Behav Ecol Sociobiol* 52:474-484.
- Wingfield, J. 2005. The concept of allostasis: coping with a capricious environment. *J Mammal* 86: 248-254.
- Zahavi, A. 1982. The pattern of vocal signals and the information they convey. *Behaviour* 80:1-8.

## APÉNDICE

### Caracterización de los fragmentos de estudio

En los siguientes gráficos (figuras 13 a 15) se comparan los grupos en cuanto a densidad de individuos por hectárea, hectáreas disponibles de hábitat por grupo y número de hembras por macho.

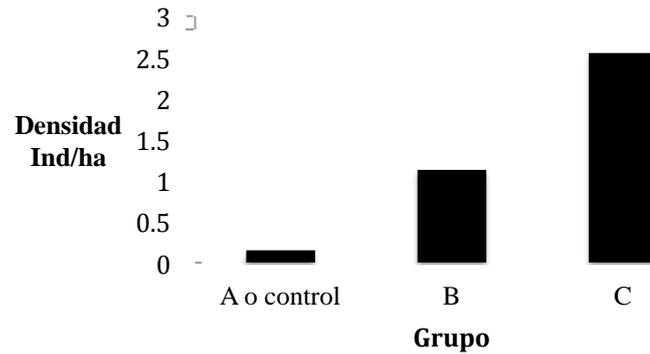


Figura 13. Densidad poblacional por grupo de monos aulladores

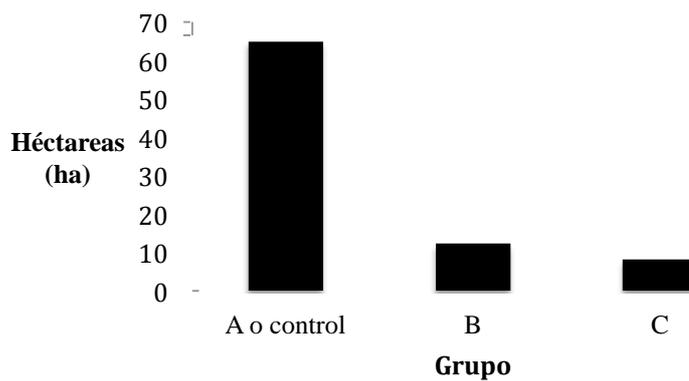


Figura 14. Número de hectáreas por grupo de monos aulladores

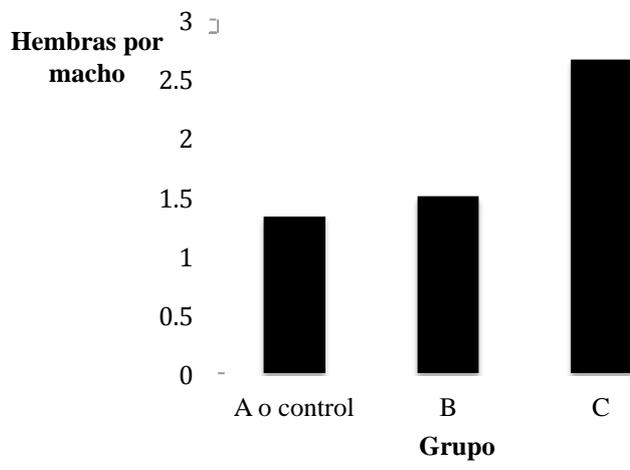


Figura 15. Número de hembras por macho por grupo de monos aulladores