

Fonseca, G. A. B. da. 1986. Observações sobre a ecologia do mono carvoeiro ou muriqui (*Brachyteles arachnoides*) e sugestões para sua conservação. In: *A Primatologia no Brasil - 2*, M. T. de Mello (ed.), pp.177-190. Sociedade Brasileira de Primatologia, Brasília.

Fonseca, G. A. B., Rylands, A. B., Costa, C. M. R., Machado, R. B. and Leite, Y. L. R. 1994. *Livro Vermelho dos Mamíferos Brasileiros Ameaçados de Extinção*. Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte.

Galetti, M. and Pedroni, F. 1994. Seasonal diet of capuchin monkeys (*Cebus apella*) in a semideciduous forest in south-east Brazil. *J. Trop. Ecol.* 10(1): 21-39.

Galetti, M. and Chivers, D. J. 1995. Palm harvest threatens Brazil's best protected area of Atlantic Forest. *Oryx* 29: 225-226.

Galetti, M., Martuscelli, P., Olmos, F. and Aleixo, A. In press. Ecology and conservation of the jacutinga *Pipile jacutinga* in the Atlantic forest of Brazil. *Biol. Conserv.*

Hernández-Camacho, J. and Cooper, R. W. 1976. The nonhuman primates of Colombia. In: *Neotropical Primates: Field Studies and Conservation*, R. W. Thorington, Jr. and P. G. Heltne (eds.), pp. 35-69. National Academy of Sciences, Washington, D. C.

Kinzey, W. G. 1981. The titi monkeys, genus *Callicebus*. In: *Ecology and Behavior of Neotropical Primates Vol. 1*, A. F. Coimbra-Filho and R. A. Mittermeier (eds.), pp.241-276. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.

Martuscelli, P. and Olmos, F. In press. Cracid conservation in São Paulo state, southeastern Brazil. In: *Biology and Conservation of the Family Cracidae*, S. Strahl and D. M. Brooks (eds.).

Martuscelli, P., Petroni, L. and Olmos, F. 1994. Fourteen new localities for the muriqui *Brachyteles arachnoides*. *Neotropical Primates* 2(2): 16-19.

Mendes, S. L. 1989. Estudo ecológico de *Alouatta fusca* (Primates: Cebidae) na Estação Biológica de Caratinga, MG. *Rev. Nordestina Biol.* 6(2): 71-104.

Milton, K. 1984. Habitat, diet and activity patterns of free-ranging woolly spider monkeys (*Brachyteles arachnoides* E. Geoffroy, 1806). *Int. J. Primatol.* 5:491-514.

Mittermeier, R. A., Valle, C. M. C., Alves, M. C., Santos, I. B., Pinto, C. A. M., Strier, K. B., Young, A. L., Veado, E. M., Constable, I. D., Paccagnella, S. G and Lemos de Sá, R. M. 1987. Current distribution of the muriqui in the Atlantic forest region of eastern Brazil. *Primate Conservation* 8: 143-149.

Moraes, P. L. R. 1992a. Dispersão de sementes pelo mono-carvoeiro (*Brachyteles arachnoides* E. Geoffroy, 1806) no Parque Estadual de Carlos Botelho. *Rev. Inst. Florest., São Paulo* 4: 1193-1198.

Moraes, P. L. R. 1992b. Espécies utilizadas na alimentação do mono-carvoeiro (*Brachyteles arachnoides* E. Geoffroy, 1806) no Parque Estadual de Carlos Botelho. *Rev. Inst. Florest., São Paulo* 4: 1206-1208.

Müller, K.-H. and Pissinatti, A. 1995. Ecology and feeding behavior of masked titi monkeys. *Neotropical Pri-*

*mates* 3(2): 51-52.

Nunes, A. 1995. Um teste de germinação em sementes dispersas por macacos-aranha em Maracá, Roraima; Brazil. *Studies in Neotropical Fauna and Environment* 30(1): 31-36.

Van Roosmalen, M. G. M. 1985. Habitat preferences, diet, feeding strategy and social organization of the black spider monkey *Ateles paniscus paniscus* Linnaeus 1758, in Surinam. *Acta Amazonica* 15: 148-163.

Strier, K. B. 1991. Diet in one group of woolly spider monkeys (*Brachyteles arachnoides*). *Am. J. Primatol.* 23(2): 113-126.

Terborgh, J. 1983. *Five New World Primates: A Study in Comparative Ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Valladares-Padua, C., Cullen Jr., L. and Padua, S. 1995. A pole bridge to avoid primate road kills. *Neotropical Primates* 3(1): 13-15.

---

### COMPORTAMIENTO SOCIAL EN AULLADORES: EL CASO DE LA EMIGRACIÓN DE UNA HEMBRA SUB-ADULTA EN *ALOUATTA CARAYA*

Se ha dicho que en la mayoría de los primates gregarios del Viejo Mundo con más de una hembra reproductiva por grupo los machos son los que muestran una mayor tendencia a dejar la tropa natal, sin embargo en algunas especies se ha observado que ambos sexos emigran en tanto que en otras, generalmente lo hacen las hembras (Pusey y Packer, 1987). Con respecto a los primates neotropicales poco se conoce sobre los patrones de dispersión de los sexos, describiéndose en aquellas especies con estructura social polígama, dispersión de machos, tal es el caso de en *Cebus* (Robinson y Janson, 1987), *Saimiri* (Baldwin y Baldwin, 1981) y *Alouatta* (Neville *et al.*, 1988). De las especies mencionadas, *Alouatta*, también muestra dispersión de hembras (Jones, 1980; Crockett, 1984; Neville *et al.*, 1988; Calegario-Marques y Bicca-Marques, 1996).

Si bien no siempre es fácil determinar porqué un individuo emigra en un momento determinado de su vida, este tipo de conducta se puede clasificar según: a) emigración como consecuencia de comportamientos agresivos, b) emigración causada por la atracción hacia un individuo extragrupal, c) emigración causada por raptó (Pusey y Packer, 1987).

En especies que muestran dispersión regular de hembras, se ha visto que las mismas emigran después del primer estro; sin embargo, en hembras de hamadriadas (*Papio hamadryas*) este evento se produce aún en la etapa juvenil. En aulladores la dispersión se da generalmente antes del primer estro, en relación con el establecimiento de los rangos jerárquicos y es así como se ha descrito que en *Alouatta palliata*, *A. seniculus* y *A. caraya*, las hembras forman una jerarquía social en la que el rango se relaciona de manera inversa con la edad (Jones, 1980, 1983; Crockett, 1984). Si bien el mantenimiento de la jerarquía

se alcanza por medio de comportamientos pacíficos, en el establecimiento de los rangos, principalmente el que corresponde a la posición alfa, las hembras jóvenes interactúan de manera agresiva con las otras (Crockett, 1984). El comportamiento agresivo de las hembras jóvenes también puede apreciarse en lo señalado por Glander (1980) quien observó una baja supervivencia en las crías de las hembras primíparas con rango alfa, asociando esta situación a la coincidencia entre el tiempo en que tienen el primer parto (3 a 4 años de edad) y aquel en el que ellas obtienen el primer puesto en la jerarquía social, dando origen a la dispersión de las hembras juveniles que no pueden integrarse en la dinámica social de su grupo natal (Jones, 1980; Crockett, 1984; Rumiz, 1990; Clark, 1990; Calegario-Marques, 1992).

El presente trabajo describe las observaciones realizadas en aulladores negros (*Alouatta caraya*) teniendo en cuenta las relaciones sociales de las hembras observadas en condiciones naturales, considerando la desaparición de una de las sub-adultas y dando particular énfasis a las diferencias de comportamiento entre las mismas.

### Metodología

La ecología y el comportamiento social de un grupo de *Alouatta caraya* fueron estudiados en un período de 20 meses (mayo 1992/diciembre 1993) en una tropa llamada TP que habitaba en un parche de bosque semi-caducifolio de aproximadamente 10 ha, denominado Tacuaral-Pozo, situado en las márgenes del río Riachuelo en el noroeste de la provincia de Corrientes, Argentina (27° 30' S; 58° 41' O) (Figura 1). El sitio presenta un relieve suavemente ondulado con una altura de 50-60 msnm y el clima corresponde a un ambiente subtropical subhúmedo a húmedo (Zunino, 1986).

Este trabajo presenta el análisis de 8 campañas de aproximadamente 15 días de duración cada una, llevadas a cabo en las siguientes fechas: 1992, 1) mayo, 2) julio-agosto, 3) septiembre-octubre, 4) noviembre-diciembre; 1993, 5) febrero, 6) abril-mayo, 7) agosto y 8) noviembre-diciembre, totalizando 305 horas de observación. Mientras que la técnica de observación *ad libitum* fue utilizada para el grupo (total = 130 horas), la técnica animal-focal (Altmann, 1974) fue empleada para observar cada una de las hembras adultas, denominadas H1 y H2 y sub-adultas, denominadas OR y OM (total = 175 horas). Las clases de edad se consideraron según Rumiz (1990).

Los nueve comportamientos analizados se definieron de la siguiente manera:

“Juego”: interacción entre dos o más individuos que se agarran, empujan, tironean, simulan morderse, saltan unos sobre otros sin daño aparente para los involucrados, incluyéndose también las persecuciones en tal contexto (Neville *et al.*, 1988),

“Suplantación”: aproximación con o sin contacto de un individuo hacia otro que se retira del lugar que ocupaba previamente (Giudice, 1993),

“Acicalamiento” (“allogrooming”): el remitente inspecciona el pelaje del receptor aproximando a veces la boca a la piel (Giudice, 1993),

“Aproximación”: cuando un individuo se acerca a otro y permanece junto a él (Giudice, 1993),

“Evicción”: cuando un individuo se libera cauta y previsoriamente de otro,

“Cuidar a una cría de otra hembra” (“Allomaternal care”): cuando las hembras cuidan a las crías como si fueran las verdaderas madres (Calegario-Marques y Bicca-Marques, 1993),

“Amenazas”: gestos faciales o corporales previos a un posible ataque dirigidos hacia otro individuo (Giudice, 1993),

“Coalición”: alianza entre dos o más individuos que hostigan a un tercero (Giudice, 1993).

“Pelea”: acción agresiva con contacto físico, relacionada con manotazos, mordiscos y persecuciones (Giudice, 1993).

Los datos de comportamiento se analizaron a partir de las frecuencias de vecino más próximo y se consideraron en dicho análisis las conductas definidas previamente. Las frecuencias observadas fueron comparadas con las esperadas, basadas en una distribución hipotética homogénea de los valores para luego ser contrastadas utilizando la prueba chi-cuadrada con un nivel de significación del 5% (Lenher, 1979). Este análisis se realizó entre las hembras focales en el período mayo-septiembre de 1992, es decir hasta el último mes con observaciones realizadas sobre la hembra que desaparece (OM). Se calcularon los índices de asociación como el cociente de las frecuencias observadas sobre las esperadas, otorgando el valor de 1 cuando el grado de asociación coincidió con el esperado por la distribución hipotética homogénea, los valores superiores e inferiores destacan un alejamiento de esa distribución teórica, indicando afinidad y repulsión respectivamente. Por otra parte, la frecuencia absoluta de la categoría “Suplantación” fue clasificada para todas las hembras focales en una matriz cuyas filas presentan a los iniciadores y en las columnas a los receptores de las suplantaciones (Tabla 1). Por último, se compararon por la prueba chi-cuadrada, las frecuencias observadas de los comportamientos “Suplantación”, “Aproximación”, “Acicalamiento”, “Amenaza”, “Evicción” y “Juego” expresados por OR y OM (ambas hembras sub-adultas) con las esperadas a partir de una distribución teórica para la cual ambas hembras

Tabla 1. Matriz de dominancia social basada en la expresión de suplantaciones para el período mayo-septiembre de 1992.

Individuos	H1	H2	OR	OM	Total
H1	-	1	9	2	12
H2	12	-	11	3	26
OR	0	0	-	7	7
OM	0	0	3	-	3
Total	12	1	23	12	48

Los valores son dados como frecuencias absolutas. En las filas se disponen los individuos suplantadores y en las columnas a aquellos suplantados. H1, H2, OR y OM corresponden a las hembras focales.

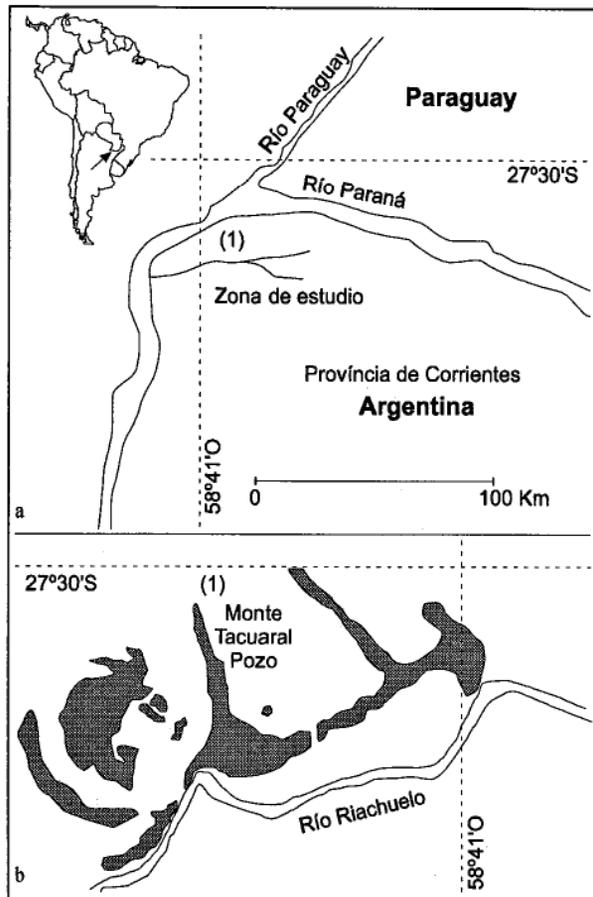


Figura 1. a) Localización geográfica regional del área de estudio. b) Monte Tacuaral-Pozo y los bosques semicaducifolios en el sitio de estudio al norte del Río Riachuelo.

expresarían en igual magnitud los comportamientos mencionados (Lehner, 1979).

## Resultados

**Cambios demográficos.** Al comienzo del estudio de la tropa (mayo 1992) estuvo compuesta por 11 individuos: 1 macho adulto, 2 hembras adultas, 2 hembras sub-adultas, 3 machos juveniles de distintas edades, 1 macho sub-adulto y 2 crías (macho y hembra). Desde mayo de 1992 hasta diciembre de 1993 los únicos cambios observados fueron una desaparición y un nacimiento. El primer caso correspondió a la hembra sub-adulta OM y ocurrió entre septiembre y octubre de 1992. El nacimiento producido en el período mayo-julio de 1993 estuvo relacionado a la hembra adulta H2. El tamaño grupal ( $N = 11$ ) se mantuvo constante durante los 20 meses en los cuales se realizó su seguimiento.

**Desarrollo de coaliciones.** En septiembre de 1992 se tuvo la oportunidad de observar dos coaliciones formadas por OR y H1 en contra de OM, iniciadas con amenazas reiteradas de OR y uniéndose de imprevisto H1 que acorraló y embistió a OM quien cayó aproximadamente tres metros quedando trabada en las ramas de un arbusto bajo. En ambos casos H2 se interpuso entre las atacantes y OM, sin observarse agresiones entre la dupla H1-OR y H2. En los días siguientes OM se mantuvo alejada del grupo, aproximándose en algunas oportunidades a H2 y

descansando junto a ella o bien intercambiando breves sesiones de acicalamiento. Se destaca que en el desarrollo de las coaliciones se plegaron en contra de OM algunos machos juveniles que nunca antes se habían observado interactuando de manera agonística con OM.

En las siguientes campañas realizadas durante 1992 (octubre-noviembre) y 1993 OM no fue vista en el área de estudio.

**Relaciones sociales.** El análisis de frecuencia de vecino más próximo entre las hembras focales para el período mayo-septiembre de 1992 muestra diferencias significativas con respecto a la distribución homogénea de valores observados ( $\chi^2 = 99.68$ ,  $gl = 5$ ,  $p < 0.05$ ). Se puede considerar una relación de afinidad entre H1-OR y H2-OM mientras que entre las hembras adultas (H1 y H2) la relación fue de tipo aleatoria y las restantes combinaciones (H1-OM, H2-OR y OR-OM) mostraron una relación de tipo repulsiva (Tabla 2). En las hembras adultas la jerarquía social fue encabezada por H2 (Tabla 2). Considerando sólo a OR y OM entre mayo y septiembre de 1992, fecha de la desaparición de OM, OR suplantó a OM más veces que a la inversa ( $\chi^2 = 7.8$ ,  $gl = 1$ ,  $p < 0.05$ ). Otras pautas marcan las diferencias de carácter entre las hembras sub-adultas: 1) OR ejecutó con más frecuencia "Amenazas" hacia las otras hembras ( $\chi^2 = 10.34$ ,  $gl = 1$ ,  $p < 0.05$ ), 2) OM fue la hembra evasiva del grupo ( $\chi^2 = 8.6$ ,  $gl = 1$ ,  $p < 0.05$ ), 3) OR ejecutó con más frecuencia que OM los comportamientos afiliativos "Acicalamiento" ( $\chi^2 = 6$ ,  $gl = 1$ ,  $p < 0.05$ ), "Allomaternal care" ( $\chi^2 = 5.44$ ,  $gl = 1$ ,  $p < 0.05$ ) y "Juego" ( $\chi^2 = 4.5$ ,  $gl = 1$ ,  $p < 0.05$ ) y 4) OR acicaló al macho adulto (MA) con más frecuencia que cualquier otra hembra ( $\chi^2 = 6.7$ ,  $gl = 3$ ,  $p < 0.05$ ). La única similitud en la conducta expresada por las hembras sub-adultas fue la frecuencia con que estuvieron más cercanas al MA ( $\chi^2 = 1.3$ ,  $gl = 1$ ,  $P > 0.05$ ). Se observó a OR amenazar a OM en las siguientes notas tomadas *ad libitum*: a) OM descansaba junto al MA cuando OR se aproximó a ellos emitiendo chillidos e intentó desplazar a OM que respondió también con vocalizaciones; al cabo de algunos minutos de vacilación, OM se retiró quedando OR junto a MA; b) OR acicalaba a MA y comenzó a gritar ante la aproximación de OM quien se alejó respondiendo con vocalizaciones.

Tabla 2. Análisis de frecuencias de vecino más próximo para las hembras focales, correspondiente al período mayo-septiembre 1992. Referencias: H1, H2, OR y OM: hembras focales. Las frecuencias esperadas fueron calculadas considerando una distribución teórica homogénea. El estadístico  $\chi^2$  corresponde a la prueba Chi-cuadrada. El Índice de Asociación se calculó como el cociente entre las frecuencias observadas y esperadas.

Pares de Hembras	Frecuencias observadas	Frecuencias esperadas	$\chi^2$	Índice de Asociación	Tipo de Relación
H1-OR	24	14.5	6.22	1.66	Afinidad*
H1-OM	1	14.5	12.57	0.07	Repulsión*
H1-H2	8	14.5	2.91	0.55	Aleatorio
H2-OM	45	14.5	64.16	3.10	Afinidad*
H2-OR	5	14.5	6.22	0.34	Repulsión*
OR-OM	4	14.5	7.6	0.28	Repulsión*
Totales	87	87			

\*  $p < 0.05$

Con el objetivo de hallar un posible recurso por el cual las hembras OR y OM compitieran, se analizaron los contextos en los cuales tomaron lugar las suplantaciones. Las suplantaciones por ocupar lugares de descanso representaron el 46% del total, en este contexto se registraron dos amenazas vocales. El 15% de las suplantaciones se observó en lugares de alimentación, registrándose sólo una amenaza de tipo vocal con movimientos de ramas. El 28% se llevó a cabo durante los desplazamientos del grupo y no se registraron comportamientos agonísticos. Finalmente, el 11% ocurrió en relación a la proximidad de un tercer individuo, en este contexto se registraron 3 amenazas vocales y 4 peleas que involucraron a las hembras subadultas.

### Discusión

¿Por qué OR y OM expresaron comportamientos agresivos entre ellas? ¿Cuál fue el recurso por el cual las mismas competían? Las observaciones indicarían que OR intentó monopolizar el acceso al macho adulto (MA) a través de las sesiones de acicalamiento a expensas de OM. Este comportamiento desarrollado por OR es similar al señalado para hembras adultas de cercopitécidos, en las cuales hembras de alta jerarquía interrumpen las sesiones de acicalamiento de hembras de menor rango, a las cuales persiguen y amenazan, reduciendo así el contacto entre éstas y los machos adultos reproductores, con la consiguiente disminución del éxito reproductivo de las mismas (O'Brien, 1991). Este comportamiento también ha sido descrito en *Cebus apella* en cautiverio (Welker *et al.*, 1990). Estas interferencias no tienen una contrapartida entre las hembras adultas de aulladores, las cuales se reproducen regularmente una vez que alcanzan la madurez sexual. Sin embargo, las restricciones para la reproducción parecen recaer sobre las hembras que se aproximan a la madurez sexual (Crockett y Eisenberg, 1987). Al respecto Calegario-Marques y Bicca-Marques (1996) observaron que el orden cronológico en la dispersión de tres hembras inmaduras de *Alouatta caraya* se asoció con el grado de madurez sexual de las mismas, siendo cada una de ellas vecina más próxima del macho adulto en los períodos previos a cada emigración. Se ha postulado que si las hembras juveniles se reprodujeran en su grupo natal, aumentaría el tamaño de la tropa afectando negativamente una estrategia de alimentación óptima para las hembras reproductivamente activas (Crockett, 1984; Crockett y Eisenberg, 1987). Así mismo, se ha señalado que algunas hembras cumplen con la función de alentar la dispersión de otras (Crockett, 1984). En el caso reportado en el presente trabajo, OR tomó esa función al alentar la dispersión de OM.

Teniendo en cuenta que en los bosques fragmentados del área de estudio el tamaño de los grupos de aulladores no es numeroso, ya que en promedio hay de 6 a 8 individuos (Rumiz, 1990) y considerando una estructura social de tipo uni-macho con un promedio de 2 hembras adultas por grupo (Rumiz, 1990), con hembras adultas que forman sub-grupos con su descendencia de distintas edades

(Zunino, 1986), la incorporación de hembras solitarias a grupos reproductivos preexistentes sería altamente improbable, infiriéndose por el análisis de vecino más próximo que los pares H1-OR y H2-OM corresponden a duplas madre-hija. Contrariamente a lo esperado, es decir con la hembra de mayor jerarquía protegiendo a su descendencia, vemos que H2 no defendió activamente a OM, limitándose a interponerse entre las hembras atacantes y OM. Tampoco fue observada participando en las disputas previas entre ambas hembras sub-adultas. Esta situación es distinta a la hallada en algunos géneros de primates del Viejo Mundo como por ejemplo *Macaca* y *Papio*, en los cuales las hembras generalmente quedan en el grupo natal aún habiendo alcanzado la madurez reproductiva (Gouzoules y Gouzoules, 1987). Una explicación sería que de esa forma tendrían la oportunidad a lo largo de sus vidas de interactuar con gran número de individuos, entre parientes y no parientes, formándose lazos sociales fuertes y duraderos que se traducen en intercambios de acicalamiento ("grooming") y formación de alianzas. Este aspecto también fue señalado para *Cebus apella*, especie en la cual los miembros de una línea materna se apoyan mutuamente en interacciones agresivas con otros miembros del grupo (Welker *et al.*, 1990; Valderrama *et al.*, 1990). Sin embargo, en hamadriadas, colobos, gorilas y chimpancés, entre los primates del Viejo Mundo y aulladores (*A. seniculus*, *A. palliata* y *A. caraya*) entre los monos de Nuevo Mundo, las hembras se dispersan y de esta forma las posibilidades de interactuar a largo plazo con otros individuos son menores con respecto a los grupos de cercopitécidos en los cuales las hembras permanecen en su grupo natal (Walters y Seyfarth, 1987). Los datos aquí presentados responderían a este modelo, donde H2, la hembra adulta de mayor jerarquía social, no desarrolló un comportamiento de defensa activo en favor de OM situación que hubiera balanceado las relaciones entre las hembras sub-adultas y pareciera evidente que esta organización social no favorecería el desarrollo de vínculos sociales entre hembras a largo plazo. El evento reportado en *Alouatta caraya* se encuadra en la emigración como consecuencia de comportamiento agresivo intrasexual, destacándose que el carácter propio, la habilidad competitiva y la capacidad para convocar aliados fueron factores que determinaron la exclusión del grupo, independientemente de la línea materna a la cual pertenecía la hembra emigrada.

### Agradecimientos

Este trabajo se llevó a cabo en el marco de una beca de CONICET (1992-1994). Agradezco al Dr. José María Gallardo, ex-director del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" por apoyar económicamente las campañas realizadas en Corrientes y al personal del Centro Argentino de Primates (CAPRIM) por la ayuda otorgada en mis estadías en dicho centro. Agradezco a la Dra. Marta Dolores Mudry por la corrección y revisión crítica del manuscrito y alentar el seguimiento de mis estudios en el comportamiento de pri-

mates.

**Aldo Mario Giudice**, Grupo de Investigación en Biología Evolutiva (GIBE), Laboratorio No. 46, Departamento de Biología, 4o. Piso, Pabellón II, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales (UBA), Ciudad Universitaria, (1428) Buenos Aires, Argentina.

### Referencias

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

Baldwin, J. D. y Baldwin, J. I. 1981. The squirrel monkeys, genus *Saimiri*. En: *Ecology and Behavior of Neotropical Primates, Vol. 1*, A. F. Coimbra-Filho y R. A. Mittermeier (eds.), pp.277-330. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.

Calegario-Marques, C. 1992. Comportamento social de um grupo de *Alouatta caraya* (Primates, Cebidae) em Alegrete, RS, Brasil. Tese de Mestrado, Universidade de Brasília, Brasília.

Calegario-Marques, C. y Bicca-Marques, J. C. 1993. Allomaternal care in the black howler monkey (*Alouatta caraya*). *Folia Primatol.* 61: 104-109.

Calegario-Marques, C. y Bicca-Marques, J. C. 1996. Emigration in a black howler monkey group. *Int. J. Primatol.* 17(2): 229-237.

Clarke, M. R. 1990. Behavioral development and socialization of infants in a free-ranging group of howling monkeys (*Alouatta palliata*). *Folia Primatol.* 54: 1-15.

Crockett, C. M. 1984. Emigration by female red howler monkeys and the case for female competition. En: *Female Primates: Studies by Women Primatologists*, M. Small (ed.), pp.159-173. Alan R. Liss, New York.

Crockett, C. M. y Eisenberg, J. F. 1987. Howlers: Variations in group size and demography. En: *Primate Societies*, B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham y T. T. Struhsaker (eds.), pp.54-68. University of Chicago Press, Chicago.

Giudice, A. M. 1993. Relaciones sociales en grupo en cautiverio de monos aulladores negros (*Alouatta caraya*). *Bol. Primatol. Lat.* 4(1): 19-23

Glander, K. E. 1980. Reproduction and population growth in free-ranging mantled howling monkeys. *Am. J. Phys. Anthropol.* 53: 25-36.

Gouzoules, S. y Gouzoules, H. 1987. Kinship. En: *Primate Societies*, B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham y T. T. Struhsaker (eds.), pp.299-305. University of Chicago Press, Chicago.

Jones, C. B. 1980. The functions of status in the mantled howler monkey *Alouatta palliata* Gray: Intraspecific competition for group membership in a folivorous neotropical primate. *Primates* 21: 389-405.

Jones, C. B. 1983. Social organization of captive black howler monkeys *Alouatta caraya*: Social competition and the use of non-damaging behavior. *Primates* 24(1): 25-39.

Lehner, P. N. 1979. *Handbook of Ethological Methods*. Garland STPM Press, New York.

Neville, M.; Glander, K. E.; Braza, F. y Rylands, A. B.

1988. The howling monkeys, genus *Alouatta*. En: *Ecology and Behavior of Neotropical Primates, Vol. 2*, R. A. Mittermeier, A.B. Rylands, A. F. Coimbra-Filho y G. A. B. da Fonseca (eds.) pp.349-453. World Wildlife Fund, Washington, D. C.

O'Brien, T. G. 1991. Female-male social interactions in wedge-capped capuchin monkeys: benefits and costs of group living. *Anim. Behav.* 41: 555-567.

Pusey, A. E. y Packer, C. 1987. Dispersal and philopatry. En: *Primate Societies*, B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham y T. T. Struhsaker (eds.), pp.250-266. University of Chicago Press, Chicago.

Robinson, J.G. y Janson, C.H. 1987. Capuchins, squirrel monkeys, and atelines: socioecological convergence with Old World Primates. En: *Primate Societies*, B. B. Smuts D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham y T. T. Struhsaker (eds.), pp.69-82. University of Chicago Press, Chicago.

Rumiz, D. I. 1990. *Alouatta caraya*: Population density and demography in northern Argentina. *Am. J. Primatol.* 21: 279-294.

Valderrama, X., Srikosamatara, S. y Robinson, J. G. 1990. Infanticide of wedge-capped capuchin monkeys, *Cebus olivaceus*. *Folia Primatol.* 54: 171-176.

Walters, J. R. y Seyfarth, R. M. Conflict and cooperation. En: *Primate Societies*, B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham y T. T. Struhsaker (eds.), pp.306-317. University of Chicago Press, Chicago.

Welker, C., Hohmann, H. y Schafer-Witt, C. 1990. Significance of kin relations and individual preferences in the social behaviour of *Cebus apella*. *Folia Primatol.* 54: 166-170.

Zunino, G. 1986. Algunos aspectos de la ecología y etología del mono aullador negro (*Alouatta caraya*) en hábitats fragmentados. Tesis de Doctorado, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.

---

## LA DENTICIÓN DE *CALLICEBUS* Y EL MORFOTIPO ANCESTRAL DE LOS PLATIRRINOS

En distintos esquemas taxonómicos el género *Callicebus* fue incluido entre los Pitheciinae (Rosenberger, 1981), con *Aotus* en la subfamilia Aotinae (Cabrera, 1958; Fleagle, 1988), o en la propia subfamilia monotípica Callicebinae (Hershkovitz, 1977; Thorington y Anderson, 1984; Tejedor, 1996a); esta disparidad denota una posición taxonómica incierta, producto de una historia evolutiva compleja y escasamente interpretada. Como propuesta alternativa se infiere que, a partir del análisis de la dentición, *Callicebus* posee numerosos caracteres primitivos retenidos desde formas ancestrales previas a la radiación que posteriormente diferenciara los grupos actuales. Es entonces cuando hallamos una solución a los problemas taxonómicos mencionados: la morfología primitiva de *Callicebus* es la causa de las dificultades de interpretación, ya que son los caracteres derivados los que indican relaciones filogenéticas; es oportuno aceptar que