

of the infants – milk formula, whether the amount of milk is determined by the keeper or by the infant, starting time of solid food, and so on – may cause different patterns of weight development. For example, the curves of weight development published by Pook (1978) and Tardif *et al.* (1993) for *Saguinus oedipus* increase more slowly than ours, but the values found by Rohrhuber (1987) agree with our data. In addition, Tardif *et al.* (1993) presented weights for *Callithrix jacchus* which are lower than those we found. The values published by Kingston (1975) coincide with our findings.

Michael Schröpel, Zoologischer Garten Magdeburg, Am Vogelgesang 12, D-39124 Magdeburg, Germany. E-mail: <callithrix@aol.com>.

References

- Hershkovitz, P. 1977. *Living New World Monkeys (Platyrrhini), with an Introduction to Primates, Vol. 1*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Kingston, W. R. 1975. The breeding of endangered species of marmosets and tamarins. In: *Breeding Endangered Species in Captivity*, R. D. Martin (ed.), pp.213-222. Academic Press, London.
- Kirkwood, J. K. 1985. Patterns of growth in primates. *J. Zool., Lond.* 205: 123-136.
- Pook, A. G. 1978. Some notes on the re-introduction into groups of six hand-reared marmosets of different species. In: *Biology and Behaviour of Marmosets*, H. Rothe, H. J. Wolters and J. P. Hearn (eds.), pp.155-159. Eigenverlag Hartmut Rothe, Göttingen.
- Rohrhuber, B. 1987. Hand-rearing and reintegration of cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus oedipus*). *Prim. Rep.* 18: 49-54.
- Schröpel, M. 1982. Erfolgreiche Reintegration handaufgezogener Husarenaffen (*Erythrocebus patas*) in den Sozialverband. *Felis* 1: 26-30.
- Schröpel, M. 1988a. Einige Daten zum Geburtsverhalten und zur Handaufzucht von Lisztäffchen (*Saguinus oedipus oedipus*). *Felis* 6: 45-57.
- Schröpel, M. 1988b. Zum Anteil der Eltern am Tragen der Jungen bei Zwergseidenäffchen (*Cebuella pygmaea*) und Weißbüscheläffchen (*Callithrix jacchus*). *Felis* 6: 59-64.
- Schröpel, M. 1989. Geburtsgewichte von Krallenaffen (Callitrichidae). *Felis* 7: 44-46.
- Tardif, S. D., Harrison, M. L. and Simek, M. A. 1993. Communal infant care in marmosets and tamarins: Relation to energetics, ecology, and social organization. In: *Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour, and Ecology*, A. B. Rylands (ed.), pp.220-234. Oxford University Press, Oxford.
- Yamamoto, M. E. 1993. From dependence to sexual maturity: The behavioural ontogeny of Callitrichidae. In: *Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour, and Ecology*, A. B. Rylands (ed.), pp.235-254. Oxford University Press, Oxford.

INTERACCIONES SOCIALES EN UN GRUPO DE MONOS AUILLADORES *ALOUATTA PALLIATA MEXICANA* EN CAUTIVERIO

Cristina Domingo-Balcells, Ernesto Rodríguez-Luna
Mateo Escobar-Aliaga, Jorge Morales-Mávila

Introducción

Son escasos los estudios que abordan las interacciones sociales intragrupal y la jerarquía de dominancia en los monos aulladores de manto *Alouatta palliata* (Jones, 1980; Domínguez-Domínguez, 1994; Zucker y Clarke, 1998). Una posible razón es la dificultad de registrar eventos puntuales tales como las agresiones directas o la direccionalidad de las interacciones sociales entre los miembros del grupo, particularmente en libertad. No obstante, el agonismo entre machos puede ser severo, siendo a menudo estimado a partir de heridas, cicatrices o mutilaciones (Crockett y Pope, 1988). Las invasiones de machos, las muertes por ataques recibidos durante la lucha con otros machos y los infanticidios asociados, han sido reportados para *A. palliata* (Clarke, 1983). El factor de competición en estos casos está relacionado con el aspecto reproductivo, aunque a un nivel intragrupal es el acceso al alimento el principal factor de competición en los grupos de primates (Van Schaik, 1989).

Como primates básicamente folívoros, los monos aulladores consumen recursos no monopolizables de los que obtienen energía limitada (Milton, 1980). Debido a ello los modelos sociales de Wrangham (1980) y Van Schaik (1989) predicen que el principal tipo de competición esperada sería indirecta (*scramble competition*), ya que los individuos no pueden excluir agresivamente a otros de los recursos. La obtención de recursos tendería a ser igualitaria y todos los sujetos serían afectados igualmente por la escasez de recursos, por lo que las jerarquías se prevén débiles y la tasa agonística muy baja. Por el contrario, la competición directa (*contest competition*) es aquella en la que la distribución de recursos permite que algunos animales accedan a ellos excluyendo a otros. Los individuos dominantes obtienen más recursos. En la mayoría de situaciones naturales se produce una combinación de ambos tipos de competición, pudiéndose estimar separadamente (Van Hooff y Van Schaik, 1992).

Wrangham (1980) postuló que a menudo son los parientes los aliados más fiables a largo plazo en el seno de los grupos sociales de primates, de manera que habría una tendencia a permanecer en la sociedad natal o al menos migrar en conjunto con los parientes. Por ello, estos modelos sociales se basaron en especies de primates con grupos formados por hembras emparentadas. La excepcionalidad de los monos aulladores de manto radica en el hecho de que no sólo los machos que alcanzan la madurez sexual emigran de los grupos originales, sino que también las hembras abandonan el grupo individualmente y se incorporan a otros grupos sólo cuando pueden convertirse en dominantes de los inte-

grantes de su misma clase de sexo y edad (Zucker y Clarke, 1998). En consecuencia, las predicciones de los modelos de competición intragrupal se han de tomar con precaución para *A. palliata* y el estudio social ha de ser convenientemente contextualizado.

En este trabajo se controló la disponibilidad de los recursos para un grupo de monos aulladores, potenciando el componente de competición directa por la acumulación de fruta en comederos. Las condiciones de cautiverio permitieron la observación directa de las interacciones afiliativas y agonísticas y su direccionalidad en cada día. Se determinó la jerarquía de dominancia del grupo y se analizaron las interacciones sociales entre sus miembros. Se evaluó también la relación de asociación entre los individuos del grupo y el método para su determinación.

Metodología

Sujetos, lugar de estudio y colecta de datos

El grupo de estudio constó de un macho adulto (MA), un macho subadulto (MSA), una hembra adulta (HA), una hembra adulta-vieja (HA+), una hembra juvenil de más edad (HJ+) y una hembra juvenil de menos edad (HJ). La edad aproximada de los individuos se determinó en función de la dentición. Todos los individuos formaban parte de un grupo socialmente establecido en libertad, aunque se desconocía su historia de formación y parentesco entre sus miembros. El grupo se capturó el 25 de marzo de 2002 en Cascajal del Río (Acayucan, Veracruz, México), dentro del marco de un programa de translocación de esta especie realizado por el Parque de Flora y Fauna Silvestre Tropical (PAFFASIT) y auspiciado por la Universidad Veracruzana (Xalapa, Veracruz, México).

El estudio se realizó en instalaciones del PAFFASIT, localizadas en la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas, en el municipio de Catemaco, Veracruz. El encierro consta de una base de hormigón de forma rectangular con diez jaulas de 2x3 m, paredes de malla metálica y techo de lámina de zinc. Para permitir la exposición de los animales al sol, se anexó una jaula de igual tamaño, pero sin cubierta de lámina. Todas las jaulas están interconectadas por puertas y troncos lisos para facilitar la locomoción de los animales. Los troncos conforman un entramado permanente en el interior de todo el hábitculo a una altura aproximada de un metro y medio desde el suelo, para que los animales puedan desplazarse y descansar. El aprovisionamiento de alimento constaba de fruta cultivada (melón, papaya, piña y plátano) y de alimento silvestre colectado diariamente (ramas frescas con y sin frutos) de distintas especies reportadas dentro de

la dieta del mono aullador (Rodríguez-Luna *et al.*, 2003). El alimento se suministraba diariamente a las 09:00 h, antes de lo cual se retiraba el alimento sobrante del día anterior. La fruta cultivada se situaba en cuatro comederos equidistantes y las ramas frescas de árboles silvestres se situaron en una posición central, formando una cama de follaje, por donde podían desplazarse los animales y realizar el forrajeo.

Inmediatamente después de la captura los animales fueron sometidos a las condiciones de cautiverio del estudio. El grupo demoró ocho días en empezar a consumir el alimento novedoso (fruta cultivada). Tras este periodo todos los individuos se alimentaron de la fruta situada en los comederos y aceptaron la presencia del observador en el interior del encierro sin alterar aparentemente su conducta. El muestreo sistemático inició el ocho de abril de 2002 y se registraron un total de 180 horas de observación repartidas en 36 días de muestreo, en sesiones de mañana y tarde, de cinco horas cada una. El horario de muestreo abarcaba de 09:00 a 14:00 h para las sesiones de mañana y de 14:00 a 19:00 h para las de tarde. Se utilizó el método de muestreo focal-animado (Altmann, 1974; Martin y Bateson, 1991), muestreando cada individuo durante media hora. Se registró cada individuo en orden rotatorio en cada sesión, para balancear los efectos de horario. Se registraron todos los eventos de agonismo (mordida, empujón, desplazamiento, amenaza) y afiliación (juego, caricia, acalamiento, abrazo), según la definición dada en el etograma de la especie de Carrera-Sánchez (1993), en los cuales estaba involucrado el animal-focal.

Complementariamente al registro focal-animado, cada cinco minutos se realizó un muestreo instantáneo (Altmann, 1974; Martin y Bateson, 1991), en el que se anotaron los individuos que se encontraban en las cercanías del animal-focal. Se registraba el nombre del individuo, la actividad que realizaba y la distancia al animal-focal medida como: *contacto* (contacto corporal entre el animal-focal y otro individuo), *1 brazo* (distancia no superior a un brazo de mono aullador de longitud) y *2 brazos* (distancia entre uno y dos brazos de longitud). Los individuos que se hallaban a mayor distancia no se registraban como animales cercanos, ya que en esa situación la interacción directa entre los individuos es difícil. El empleo de indicadores de distancia basados en la longitud del brazo de los monos aulladores permite medir mediante una extrapolación sencilla la distancia, incluso cuando el observador está lejos de los animales. Se prefirió este método a la medición de proximidad en metros usada en otros estudios (por ejemplo, < 1 m para *Alouatta palliata* en libertad [Zucker y Clarke, 1998]; < 5 m para *Cercocebus torquatus* [Range y Noë, 2002]).

Tabla 1. Número de agresiones emitidas por cada individuo y su tasa (número de agresiones por hora observación del individuo). Se presenta el total del grupo y la media junto a la desviación estándar. MA = macho adulto, MSA = macho subadulto, HA = hembra adulta, HJ+ = hembra juvenil de más edad, HA+ = hembra adulta-vieja, HJ = hembra juvenil de menos edad.

	MA	MSA	HA	HJ+	HA+	HJ	Total	Media	SD
Nº agresiones	17	34	7	25	9	0	92	15.33	12.56
Tasa agresión	0.64	1.23	0.26	0.91	0.34	0	0.564	0.563	0.45

Análisis de datos

Se calculó la tasa de agonismo como el número de eventos agonísticos emitidos por hora de observación del individuo y del grupo. Se realizaron sociogramas en función del número y dirección de las interacciones sociales ocurridas durante el estudio para cada día (pareja de individuos).

La jerarquía de dominancia del grupo se determinó en función de la dirección de los eventos agonísticos entre los individuos siguiendo el método de Landau (Landau, 1951). A partir del número de eventos emitidos y recibidos por cada individuo, se realizó una matriz de dominancia, donde las filas corresponden al emisor de la agresión y las columnas al receptor. La dominancia se establece en función de la direccionalidad de la agresión bastando un solo evento de agresión en la dirección A-B para determinar que A domina a B. A esta dominancia se le da un valor de 1. Si A nunca domina a B se da el valor de 0 y si entre A y B hay bidireccionalidad se le da valor de 0.5 (Appleby, 1983). Siguiendo esto se genera una matriz de direccionalidad. La suma de los valores de dominancia de cada individuo da el rango jerárquico, cuanto mayor es el valor mayor rango de dominancia presenta el individuo en el grupo.

Para calcular la linealidad de la jerarquía se aplicó el índice de Landau h (Landau, 1951) y el coeficiente de Kendall K (Kendall, 1962). El índice de Landau se obtiene con la siguiente ecuación: $h = 12/(n^3 - n) \sum [S_i - 1/2(n - 1)]^2$,

Tabla 2. Matriz de interacciones agonísticas entre días. En las filas el individuo emisor, en las columnas el individuo receptor. MA = macho adulto, MSA = macho subadulto, HA = hembra adulta, HJ+ = hembra juvenil de más edad, HA+ = hembra adulta-vejeja, HJ = hembra juvenil de menos edad.

	MA	MSA	HA	HJ+	HA+	HJ
MA		2	7	1	5	2
MSA	0		8	3	16	7
HA	0	0		3	2	2
HJ+	0	0	8		1	16
HA+	0	0	0	5		4
HJ	0	0	0	0	0	

Tabla 3. Matriz de direccionalidad de las interacciones agonísticas. Ver texto para mayor explicación. Rango = rango de dominancia en función de la suma, en este caso no existen empates en el rango. La matriz se ha ordenado de manera que bajo la diagonal queden el mayor número de ceros. MA = macho adulto, MSA = macho subadulto, HA = hembra adulta, HJ+ = hembra juvenil de más edad, HA+ = hembra adulta-vejeja, HJ = hembra juvenil de menos edad.

	MA	MSA	HA	HJ+	HA+	HJ	Suma	Rango
MA		1	1	1	1	1	5	1
MSA	0		1	1	1	1	4	2
HA	0	0		0.5	1	1	2.5	3
HJ+	0	0	0.5		0.5	1	2	4
HA+	0	0	0	0.5		1	1.5	5
HJ	0	0	0	0	0		0	6

donde n es el número de individuos y S_i la suma de los valores de la fila correspondiente a cada individuo en la tabla de dominancia (Tabla 3). El coeficiente de Kendall se calcula: $K = 1 - d/\max d$, donde d es el número de tríadas circulares: $d = n(n - 1)(2n - 1)/12 - 1/2 \sum (S_i)^2$, y donde $\max d$ es el número de tríadas circulares máximo para un tamaño de grupo determinado. En nuestro estudio, con un número par de individuos ($n = 6$), la fórmula es: $\max d = 1/24 (n^3 - 4n)$. Presentamos ambos índices pese a que se prefiere h para un número par de individuos, debido a que hay subestimación del número de posibles tríadas circulares y resulta en $K < h$.

Además, calculamos los índices de linealidad mejorados por De Vries (1995), que evitan sesgos cuando hay días bidireccionales (nuestro caso). El índice mejorado h' se calcula: $h' = h + 6/n^3 - n * u$, donde u es el número de relaciones desconocidas. El coeficiente de Kendall mejorado se obtiene substituyendo d por d' , siendo $d' = d - 0.25$.

La asociación entre los miembros del grupo suele inferirse a partir de datos de proximidad relativa, usada como indicador (Crockett y Eisenberg, 1987). En nuestro estudio valoramos la proximidad en función de tres parámetros: contacto corporal, distancia de un brazo de longitud y distancia de dos brazos de longitud. Para decidir cual de ellos era el mejor indicador de asociación se calculó el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H), que determinó la selectividad en cuanto a las parejas potenciales con las que un individuo podía hallarse en proximidad. El índice se presenta en función de la diversidad máxima, que depende del número de individuos del grupo y estandariza los resultados para poder compararlos con otros estudios (Range y Noë, 2002). Una vez decidido el indicador de proximidad más selectivo se calcularon los índices de asociación diádicos (Lehner, 1979; Martin y Bateson, 1991) con la fórmula $T_{AB} / (T_A + T_B + T_{AB})$, donde T_{AB} es el tiempo en que los individuos A y B se encontraron en proximidad selectiva del tiempo de observación de A sin B, de B sin A y de A con B. Se representó un sociograma de asociación y se calculó la correlación de Spearman entre el número de afiliaciones entre los miembros de cada día (en ambas direcciones) y su índice de asociación basado en proximidad.

Resultados

Las tasas individuales de agonismo fueron bajas (intervalo 0 - 1.23), con una tasa media para el grupo de 0.56 (Tabla 1). La mayor parte de interacciones agonísticas entre los individuos del grupo ocurrieron en un contexto de alimentación, particularmente relacionadas con los comederos donde se presentaba la fruta cultivada. Durante la alimentación se produjeron el 75% de los eventos agonísticos (53.26% durante la alimentación de fruta y 22.83% durante la alimentación de hojas silvestres), el 17% durante periodos de descanso y el 7% en relación con episodios de juego. El tipo de interacción afiliativa más común fue el juego (73.03%); el abrazo representó el 6.96% de las inter-

acciones afiliativas, así como la caricia (6.96%) y el acicalamiento sólo se presentó el 2.61% de las ocasiones. No hubo diferencias significativas entre mañana y tarde en cuanto a interacciones afiliativas o agonísticas.

La Tabla 2 presenta la matriz de agonismo y la Tabla 3 la matriz de direccionalidad asociada, a partir de la cual se calculó la linealidad de la jerarquía de dominancia. Los resultados fueron los siguientes: $h = 0.914$, $p = 0.044$ y $h' = 0.971$, $p' = 0.032$ (índice de linealidad de Landau y mejorado de De Vries) y $K = 0.906$, $p < 0.05$, $K' = 0.937$, $p' < 0.05$ (coeficiente de Kendall y mejorado de De Vries). Según Martín y Bateson (1991) y Lehner (1979), se considera lineal una jerarquía con índice de Landau superior a 0.9, por lo que encontramos que la jerarquía de dominancia en nuestro grupo de estudio es lineal: $MA > MSA > HA > HJ+ > HA+ > HJ$ (Tabla 3).

Se suele considerar separadamente el rango para hembras y machos, ya que las hembras compiten básicamente por el alimento, mientras que los machos compiten además por el derecho de apareamiento (Van Hooff y Van Schaik, 1992). Por este motivo calculamos también los índices de linealidad sólo para las hembras. El resultado fue poco lineal: $h = 0.70$, $p > 0.05$ y $h' = 0.90$, $p' > 0.05$, $K = 0.625$, $p > 0.05$ y $K' = 0.75$, $p' > 0.05$. La hembra más joven y pequeña se halla al final de la jerarquía, pero las otras tres hembras forman una tríada circular con reversiones agonísticas (Figura 1). Los machos al dominar a todas las hembras son los que interaccionaron agresivamente con más individuos. El macho subadulto es el que emitió más conductas agonísticas, seguido por la hembra joven de más edad. La hembra más joven HJ es la que recibió mayor número de agresiones, principalmente de HJ+, y nunca emitió agresión hacia ningún otro individuo (Figura 1). El macho dominante interaccionó preferentemente con la hembra alpha, que fue objeto del mayor número de sus acciones agonísticas y afiliativas (exceptuando el juego) (Figuras 1 y 3).

El análisis de las distancias interindividuales demostró que cuando dos individuos se hallaban en descanso toleraban mayor contacto corporal (21.07% del tiempo), mientras que cuando ambos se alimentaban estaban en contacto únicamente el 0.94%. El 47.86% del tiempo en que los individuos se hallaban descansando se encontraban a una distancia de un brazo y el 30.73% a dos brazos. La distancia durante la alimentación fue de uno y dos brazos de longitud (45.79% en cada caso).

El índice de diversidad para los parámetros de proximidad registrados arrojó que el contacto corporal era el mejor índice de asociación por la elevada selectividad que los individuos mostraban en su permanencia en contacto con otros individuos (Tabla 4). El macho alpha y la hembra alpha estaban altamente asociados. La hembra alpha, además, se hallaba asociada a la hembra vieja HA+ y la hembra joven de más edad HJ+, de forma que los miembros de la tríada circular presentan altos índices de asociación entre ellas. El macho subadulto pasó más tiempo en contacto con la

hembra más joven HJ, existiendo elevada asociación entre los tres miembros más jóvenes del grupo (Figura 2).

El sociograma de interacciones afiliativas (excluyendo el juego), muestra que MSA fue el más activo, emitiendo

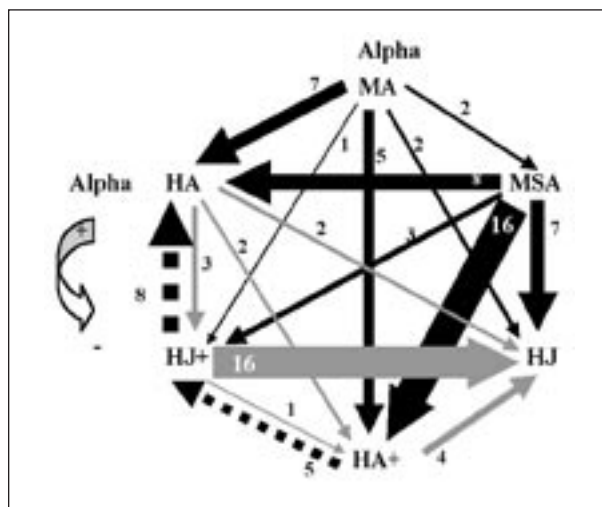


Figura 1. Sociograma de interacciones agonísticas en el grupo. El macho dominante y la hembra de más alto rango se han representado como alpha. En dirección contraria a las agujas del reloj, comenzando por la hembra alpha se han ordenado las hembras por rango jerárquico. Las flechas parten del individuo emisor de la agresión y la punta llega al receptor de la misma. El grosor de la flecha es proporcional al número de eventos agonísticos entre los miembros de la diada y el número indica el número total de eventos. En negro se presentan las interacciones agonísticas emitidas por los machos y en gris las de hembras. En línea discontinua se presentan las reversiones en las agresiones, en contra del rango jerárquico obtenido. La tríada circular HA, HJ+, HA+, se presenta en la esquina inferior izquierda. Ver texto para mayor explicación.

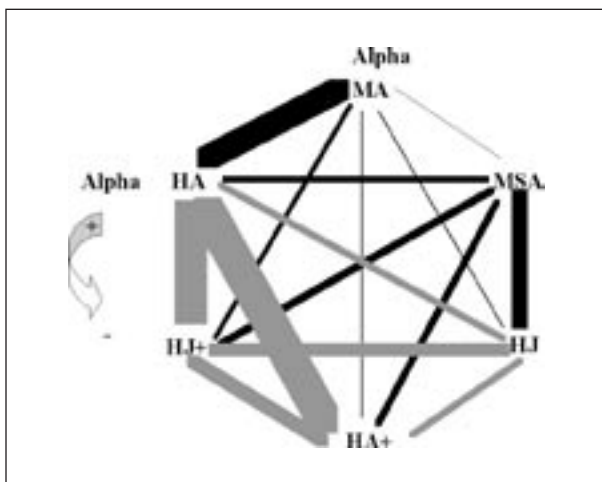


Figura 2. Sociograma de asociación entre individuos. El macho dominante y la hembra de más alto rango se han representado como alpha. En dirección contraria a las agujas del reloj, comenzando por la hembra alpha se han ordenado las hembras por rango jerárquico. El grosor de las líneas es proporcional al valor del índice de asociación en las diadas (ver texto). El macho alpha sólo se halla altamente asociado con la hembra alpha. Existe elevada asociación entre la tríada circular. Las asociaciones entre hembras se han marcado en gris.

afiliación hacia todos los demás individuos, incluso hacia el macho alpha, siendo la afiliación muy recíproca entre ellos. El macho alpha emitió afiliación preferentemente hacia la hembra alpha, la cual emitió y recibió afiliación recíprocamente con la HA+, y recibió el máximo de afiliación de HJ+ y MSA (Figura 3).

El cálculo de la correlación de Spearman entre el índice de asociación y el número de afiliaciones de cada día (en ambas direcciones), indicó que ambos parámetros estaban correlacionados positivamente ($r_s = 0.602$, $p < 0.02$, $n = 15$). Es decir, que los individuos que permanecían más tiempo en contacto eran los que interactuaban más afiliativamente. La correlación es negativa, pero no significativa, entre emisión y recepción de afiliación ($r_s = 0.48$, $p > 0.05$). Tampoco hubo correlación significativa entre el rango del individuo y la cantidad de afiliación emitida o recibida, ni con la emisión o recepción de agresión.

Discusión

La tasa de agonismo media del grupo de estudio (0.56) fue mayor a la reportada por Zucker y Clarke (1998) para

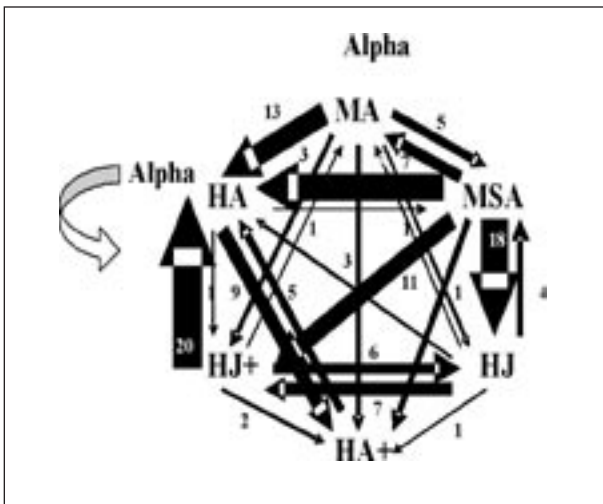


Figura 3. Sociograma de afiliación entre individuos. El macho dominante y la hembra de más alto rango se han representado como alpha. En dirección contraria a las agujas del reloj, comenzando por la hembra alpha se han ordenado las hembras por rango jerárquico. El grosor de las líneas es proporcional al número de interacciones afiliativas.

Alouatta palliata en un estudio durante cuatro años en Costa Rica (tasa media 0.38, intervalo anual 0.24 - 0.51). Esto puede ser debido a que: a) el estudio de Costa Rica sólo consideraba a las hembras del grupo y, como muestra este estudio, son los machos los que interactúan más agonísticamente (Figura 1), b) las condiciones de cautiverio aumentan la tasa agonística por restricción espacial, c) registrar en condiciones de libertad subestima la tasa real por la dificultad de registrar todos los eventos, d) el componente de competición directa (*contest competition*) fue superior en nuestro estudio debido a la forma de administrar el alimento de forma agregada (fruta cultivada en comederos). Adicionalmente, en Costa Rica se manejaron tasas anuales sin diferenciar estacionalidad en la agregación y disponibilidad de los recursos.

Probablemente, la plasticidad conductual de esta especie también incluye variaciones estacionales en los componentes de competición intragrupal relacionados con la disponibilidad de alimento en el entorno. La competición directa mediante agresión debe variar con la dinámica fenológica de las especies vegetales presentes en el ámbito hogareño del grupo, al igual que varían los patrones de actividad, forrajeo y distribución espacial en relación con el alimento, especialmente los frutos (Rodríguez-Luna, 2000; Rodríguez-Luna *et al.*, 2003; Serio-Silva, 1992), ya que, a pesar de ser ampliamente generalistas y folívoros, los monos aulladores son selectivos en su elección del alimento (Milton, 1980). Apoyando este razonamiento, observamos que el mayor número de eventos agonísticos tuvieron lugar durante la alimentación, principalmente en relación con los comederos donde se concentraba la fruta.

Wrangham (1980) y Van Schaik (1989) predijeron jerarquías de dominancia para hembras de primates según el tipo de competición intragrupal. Para los monos aulladores las jerarquías serían poco lineales, aunque consideraron a *A. palliata* como un caso particular. Zucker y Clarke (1998) reportaron una jerarquía dinámica a lo largo de cuatro años para las hembras, sin correlación rango-edad, pero con una tendencia a que las hembras dominantes sean las jóvenes recién inmigradas. Sus datos apoyan parcialmente las predicciones de los modelos sociales de Wrangham (1980) y Van Schaik (1989), ya que en ciertos momentos la jerarquía es poco lineal, pero existen periodos donde existe estabilidad y linealidad en la jerarquía de dominancia de las hembras.

Tabla 4. Índice de diversidad de Shannon-Wiener para la proximidad con otros individuos medida como contacto, distancia de uno o dos brazos. Se presenta el valor estandarizado como la proporción entre el índice H y la diversidad máxima para un grupo de tamaño seis. También se muestra la media y su desviación estándar. El índice varía entre 0 = máxima selección de pareja y 1 = máxima diversidad. * = Valores inferiores a 0.4, que fueron considerados selectivos. MA = macho adulto, MSA = macho subadulto, HA = hembra adulta, HJ+ = hembra juvenil de más edad, HA+ = hembra adulta-vieja, HJ = hembra juvenil de menos edad.

	H/Hmax						Media	SD
	MA	MSA	HA	HJ+	HA+	HJ		
Contacto	0.23*	0.38*	0.33*	0.37*	0.39*	0.26*	0.33*	0.656
1 Brazo	0.47	0.38*	0.48	0.46	0.46	0.48	0.45	0.039
2 Brazos	0.48	0.48	0.47	0.47	0.45	0.48	0.47	0.013

Para nuestro grupo de estudio, considerando machos y hembras, la jerarquía fue altamente lineal, situando a los machos dominando sobre las hembras y básicamente los individuos adultos sobre los no-adultos. La jerarquía entre hembras fue poco lineal debido a una tríada circular formada por las dos hembras adultas y la juvenil de más edad, próxima a la madurez sexual. Las reversiones en la dominancia entre las hembras podrían ser consecuencia de las características de los miembros del grupo, principalmente edad, madurez sexual e historia de formación del grupo en cuanto a migraciones y parentesco. Por tanto, la conducta social intragrupal debe ser convenientemente contextualizada para poder interpretar las interacciones entre los individuos de los grupos y sus relaciones de asociación y dominio.

El patrón de migración de los aulladores resultaría en grupos con adultos no emparentados. La jerarquía de dominancia reportada muestra una tendencia a que los inmigrantes recientes dominen sobre los más viejos residentes (Jones, 1980; Zucker y Clarke, 1998). La jerarquía de dominancia de nuestro grupo de estudio posiblemente variaría en un estudio a más largo plazo, debido a que en cautiverio no sería posible la migración de los individuos jóvenes MSA y HJ+. Es posible que se establecieran nuevos individuos alpha con un aumento de agonismo durante el periodo intermedio, consecuencia del balance de fuerzas entre los individuos alpha y los jóvenes adultos. De hecho, durante el estudio estos individuos ya estaban presentando las mayores tasas de agonismo.

En cuanto a la afiliación, la conducta afiliativa de acicalamiento, tan importante entre monos del Viejo Mundo (Jones, 1980; Neville *et al.*, 1988), fue un evento poco común entre aulladores (2.61% de las afiliaciones en el grupo). Incluso en una especie del mismo género como *A. seniculus*, el acicalamiento es más común que en *A. palliata*, lo cual puede tener que ver con las diferencias entre ambas especies en cuanto a patrones de competición entre hembras, ya que las de *A. palliata* no forman alianzas por parentesco en los grupos (Sánchez-Villagra *et al.*, 1998).

El juego fue la conducta afiliativa más importante, con más del 70% del tiempo dedicado a interacciones afiliativas en el grupo. En nuestro estudio el individuo socialmente más activo fue el macho subadulto, emitiendo afiliación y agresión hacia el resto de individuos en la mayor proporción. Nunca se registró agresión de este macho hacia el macho alpha, pero sí un elevado porcentaje de afiliaciones, incluyendo el juego. Todos los individuos del grupo participaron activamente en los episodios de juego, a veces colectivamente. Durante el desarrollo de los aulladores, la cantidad de tiempo invertido, la intensidad y la complejidad del juego varía, pero se considera que tiene un lugar predominante en su historia vital (Carpenter, 1965). Junto con el macho joven, las dos hembras jóvenes participaron en el juego en la mayor proporción, lo que demuestra la importancia social de este tipo de afiliación durante el desarrollo y vida social de los monos aulladores. Jugando no sólo practican activamente las capacidades

perceptivas-motoras, que son necesarias para su futuro ajuste y sobrevivencia en el entorno del bosque tropical, sino que también aprenden el comportamiento social complejo que caracteriza su vida en grupos compactos (Crockett y Eisenberg, 1987).

La hembra joven de mayor edad (HJ+) fue también muy activa socialmente, pero interactuando de distinta forma que el macho subadulto. HJ+ presentó la segunda mayor tasa de agonismo (tras MSA), siendo el principal recipiente de sus agresiones la hembra más joven de menor rango. La presencia de reversiones en la jerarquía donde estaba involucrada HJ+ indica la inconsistencia de la dominancia entre las hembras de mono aullador predicha en los modelos sociales de Wrangham (1980) y Van Schaik (1989), y a su vez apoyan la hipótesis de que HJ+ se hallaba en el proceso de aumentar de rango en su grupo natal, lo que se vería favorecido posiblemente por la avanzada edad de las dos hembras adultas. Ambos factores no son contradictorios, pero sin más datos no es posible dar una explicación totalmente satisfactoria para la tríada circular del grupo de estudio.

La mejor medida de asociación en función de distancias interindividuales para monos aulladores en condiciones de cautiverio, se debe calcular con base en el tiempo en que dos individuos permanecen en contacto corporal, por ser el indicador de proximidad más selectivo. Es necesario establecer previamente el mejor indicador de asociación por proximidad en cada caso particular y no usar distancias arbitrarias que quizás no aporten la información requerida. El índice de asociación tuvo una correlación positiva con el número de interacciones afiliativas en las díadas, esto último además aporta direccionalidad, por lo que se sugiere una combinación de ambos parámetros para el establecimiento de relaciones entre los miembros de los grupos.

En nuestro estudio, los individuos que permanecían más tiempo en contacto eran los que interactuaban más afiliativamente. Esto no fue consecuencia de la mayor proximidad entre ellos, como muestra el caso de HJ+ y HA+, donde la elevada cercanía entre ellas no se correspondía con un gran número de interacciones afiliativas (Figuras 2 y 3). El registro de proximidad no fue direccional por la imposibilidad de registrar el responsable de la misma en todos los casos. Inferimos que el responsable de la proximidad en las díadas correspondería al emisor del mayor número de afiliaciones en cada díada. Por ejemplo, la responsable de la proximidad entre HA y HJ+ podría ser HJ+, ya que es ésta la que emite el grueso de las interacciones afiliativas en esa díada. La responsabilidad entre HA y HA+ sería más recíproca (Figuras 2 y 3). La elevada asociación entre HJ+ y HA+ no sería debida a una asociación real entre ellas, sino sería una consecuencia indirecta de la asociación de ambas con la tercera hembra (con la hembra alpha HA). En otras palabras HJ+ y HA+ se hallan en contacto corporal a menudo no porque exista un vínculo intenso entre ellas sino porque ambas "quieren estar con la HA". En cuanto a

los machos, el macho alpha sólo presenta elevado número de afiliación con la hembra alpha y esto coincide con el mayor tiempo que pasan en contacto, pero no presenta elevada asociación con las hembras HJ+ y HA+, por lo que se deduce que cuando se acerca el macho a la hembra alpha las otras se alejan.

La composición del grupo de estudio en cuanto a clases de sexo-edad y el análisis de las interacciones sociales y distancias interindividuales, nos hacen plantearnos los siguientes puntos: 1) el grupo no presentaba adultos jóvenes, por lo que no existe la posibilidad de inmigraciones recientes en el grupo y los individuos dominantes son los adultos MA y HA; 2) por tanto, es probable que los individuos jóvenes del grupo fueran parientes de los individuos adultos; 3) la elevada afiliación y/o asociación entre individuos jóvenes y adultos, quizás tengan que ver con relaciones de parentesco materno o paterno-filiales; 4) los individuos jóvenes que están cercanos a la madurez sexual son los más activos socialmente, tanto afiliativa como agonísticamente, lo que puede estar indicando el establecimiento de su estatus social en el seno del grupo; 5) la jerarquía de dominancia entre las hembras del grupo no es lineal a consecuencia de bidireccionalidad en el agonismo entre HA, HJ+ y HA+, lo que puede indicar inconsistencia en la jerarquía de las hembras o un proceso de cambio en ésta; 6) existen efectos de asociación ficticios debido al análisis diádico de las distancias interindividuales, entre HA+ y HJ+, que podrían deberse a parentesco desconocido por los autores (por ejemplo, que HJ+ es hija de HA y HA de HA+), o bien a una asociación con la hembra alpha por parte de ambas hembras por otras razones desconocidas; y 7) existe una relación especial entre el macho alpha y la hembra alpha.

En conclusión, la elevada plasticidad conductual reportada para la especie *A. palliata* (Chapman, 1988; Neville *et al.*, 1988; Milton, 1998; Crockett y Eisenberg, 1987) incluiría los aspectos de competición intragrupal por el alimento, en función de la disponibilidad de los recursos y su agregación en el ámbito hogareño de los grupos. La jerarquía de dominancia sería, por tanto, dinámica, en relación con la composición de sexo y edad y la historia de los individuos del grupo en cuanto a origen y migraciones. Para determinar asociaciones entre los miembros del grupo se recomienda el uso de distancias interindividuales conjuntamente con interacciones sociales, que aportan direccionalidad entre las relaciones diádicas y permiten interpretar la distribución espacial de los individuos unos respecto a otros. La proximidad por sí sola puede dar efectos de asociación entre individuos no realmente asociados. En cada caso, se recomienda evaluar previamente el mejor indicador de asociación en función de la proximidad realizando una prueba de diversidad.

Agradecimientos: Agradecemos al M. C. Domingo Canales, M. V. Z. Javier Hermida y Sres. Antonio Jáuregui e hijo por su labor en la captura de los animales. Agradecemos a SEMARNAT y PROFEPA por la autorización y supervisión del proceso de captura y transporte. Agradec-

emos al personal del PAFFASIT su trabajo de mantenimiento de las instalaciones de cautiverio y aprovisionamiento de los animales. Y a la Dra. Liliana Cortés y la Dra. Mariella Superina por sus comentarios en la revisión de este artículo.

Cristina Domingo-Balcells, Ernesto Rodríguez-Luna, Mateo Escobar-Aliaga y Jorge Morales-Mávil, Instituto de Neuroetología, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz, México. E-mail: <aloma_cris@hotmail.com>.

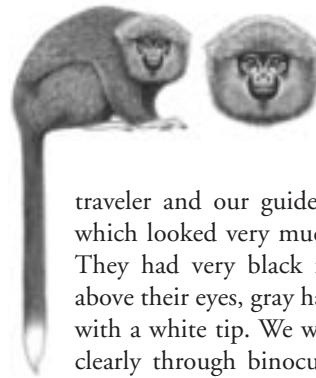
Referencias

- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: Sampling methods. *Behavior* 49: 227-267.
- Appleby, M. C. 1983. The probability of linearity in hierarchies. *Anim. Behav.* 31: 600-608.
- Carpenter, C. R. 1965. Howler monkeys of Barro Colorado Island. En: *Primate Behavior: Field Studies of Monkeys and Apes*, I. De Vore (ed.), pp.250-291. Holt, Rinehart and Winston, Inc., New York.
- 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, Facultad de Biología Xalapa-Equez, Universidad Veracruzana, Veracruz.
- Chapman, C. 1988. Patterns of foraging and range use by three species of Neotropical primates. *Primates* 29: 177-194.
- Clarke, M. R. 1983. Infant-killing and infant disappearance following male takeovers in a group of free-ranging howling monkeys (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. *Am. J. Primatol.* 5: 241-247.
- Crockett, C. M. y Eisenberg, J. F. 1987. Howlers: Variation 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. The University of Chicago Press, Chicago.
- Crockett, C. M. y Pope, T. 1988. Inferring patterns of aggression from red howler monkey injuries. *Am. J. Primatol.* 15: 289-308.
- De Vries, H. 1995. An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. *Anim. Behav.* 50: 1375-1389.
- Domínguez-Domínguez, L. E. 1994. Preferencias alimenticias y comportamiento agonístico de *Alouatta palliata* en condiciones de cautiverio. *La Ciencia y el Hombre* 18: 105-125.
- 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.
- Kendall, M. G. 1962. *Rank Correlation Methods*. 3rd edition. Charles Griffin, London.
- Landau, H. G. 1951. On dominance relations and the structure of animal societies: I. Effect of inherent characteristics. *Bull. Math. Biophys.* 13: 1-19.
- Lehner, P. N. 1979. *Handbook of Ethological Methods*. Garland STPM, New York.

- Martin, P. y Bateson, P. 1991. *La Medición del Comportamiento*. Alianza Editorial, Madrid.
- Milton, K. 1980. *The Foraging Strategy of Howler Monkeys. A Study in Primate Economics*. Columbia University Press, Washington, DC.
- Milton, K. 1998. Physiological ecology of howlers (*Alouatta*): Energetic and digestive considerations and comparison with the Colobinae. *Int. J. Primatol.* 19: 513-548.
- Neville, M. K., 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, DC.
- Range, F. y Nöe, R. 2002. Familiarity and dominance relations among female sooty mangabeys in the Taï National Park. *Am. J. Primatol.* 56: 137-153.
- Rodríguez-Luna, E. 2000. Cambios en la estrategia de forrajeo del mono aullador (*Alouatta palliata mexicana*): Estudio de una población en un fragmento de selva. Tesis de maestría, Instituto de Neuroetología, Universidad Veracruzana, Veracruz.
- Rodríguez-Luna, E., Domínguez-Domínguez, L. E., Morales-Mávil, J. E. y Martínez-Morales, M. 2003. Foraging strategy changes in an *Alouatta palliata mexicana* troop released on an island. En: *Primates in Fragments: Ecology and Conservation*, L. K. Marsh (ed.), pp.229-250. Kluwer Academic / Plenum Publishers, New York.
- Sánchez-Villagra, M. R., Pope, T. R. y Salas, V. 1998. Relation of intergroup variation in allogrooming to group social structure and ectoparasite loads in red howlers (*Alouatta seniculus*). *Int. J. Primatol.* 19: 473-491.
- Serio Silva, J. C. 1992. Patrón diario de actividades y hábitos alimenticios de *Alouatta palliata* en semilibertad. Tesis de licenciatura, Facultad de Biología, Zona Córdoba, Universidad Veracruzana, Veracruz.
- Van Hooff, J. A. R. A. M. y Van Schaik, C. P. 1992. Cooperation in competition: The ecology of primate bonds. En: *Coalitions and Alliances in Humans and Other Animals*, A. H. Harcourt y F. B. M. de Waal (eds.), pp.357-389. Oxford University Press, Oxford.
- Van Schaik, C. P. 1989. The ecology of social relationships amongst female primates. En: *Comparative Socioecology: The Behavioural Ecology of Humans and Other Mammals*, V. Standen y R. A. Foley (eds.), pp.195-218. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Wrangham, R. W. 1980. An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour* 75: 262-300.
- Zucker, E. L. y Clarke, M. R. 1998. Agonistic and affiliative relationships of adult female howlers (*Alouatta palliata*) in Costa Rica over a 4-year period. *Int. J. Primatol.* 19(3): 433-449.

NEWS

A POSSIBLE FIELD SIGHTING OF *CALLICEBUS BERNHARDI* IN NORTHERN MATO GROSSO



During a birdwatching trip to the Alta Floresta area of Mato Grosso, Brazil, in October 2003, our small group (myself, a fellow traveler and our guide) sighted two titi monkeys which looked very much like *Callicebus bernhardi*. They had very black faces with red beards, gray above their eyes, gray hands and feet, and a gray tail with a white tip. We were able to see the monkeys clearly through binoculars, but none of us had a camera along.

We made the sighting in a 50 ha reserve adjoining the Floresta Amazonica Hotel in Alta Floresta, about five minutes from the airport. We were birding along a dirt road which runs parallel to the property, and sighted the monkeys at the edge of the reserve forest. The area around the reserve is developed with housing.

Doug Trent, our guide, has worked in Brazil for over 20 years, and had the chart of titi monkeys from Van Roosmalen *et al.* (2002). We compared the monkeys that we had seen to the chart, and *Callicebus bernhardi* was the only one which looked like them. Doug Trent knew that *C. bernhardi* had not been reported from the Alta Floresta area. The owner of the hotel, Vitoria da Riva Carvalho – who is also the director of the reserve – told us that she knew there were titis in the reserve, but not which species. Further surveys of the fauna there are needed.

Carole Stepp, 10363 Glenbarr Avenue, Los Angeles, CA 90064, USA. E-mail: <2stepps@comcast.net>. Doug Trent may be contacted at <FocusTours@aol.com>.

Reference

- Van Roosmalen, M. G. M., Van Roosmalen, T. and Mittermeier, R. A. 2002. A taxonomic review of the titi monkeys, genus *Callicebus* Thomas, 1903, with the description of two new species, *Callicebus bernhardi* and *Callicebus stephennashi*, from Brazilian Amazonia. *Neotrop. Primates* 10(Suppl.): 1-52.

THE BLACK LION TAMARIN ECOLOGICAL STATION

An Ecological Station of 5,500 ha was created by Presidential Decree on 16 July, 2002, for, and with the name of, the Black Lion Tamarin, *Leontopithecus chrysopygus*. Located in the far west of the state of São Paulo, the Pontal do Paranapanema – just west and north of the Morro do