

## ESTRATEGIAS CONDUCTUALES ENTRE LOS MACHOS DE UN GRUPO DE *ALOUATTA PALLIATA MEXICANA* (ISLA AGALTEPEC, VERACRUZ, MÉXICO)

Pedro Américo Duarte Dias<sup>1</sup> y Ernesto Rodríguez-Luna<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Programa de Doctorado en Etología de las Universidades Autónoma y Complutense de Madrid, España, e-mail: <pilantra24@hotmail.com>.

<sup>2</sup>Instituto de Neuroetología, Universidad Veracruzana, México.

### Introducción

Entre los primates, el patrón de agrupamiento fisión-fusión está presente en varias especies de antropoides Paleotropicales (por ejemplo, chimpancés comunes, *Pan troglodytes*, Newton-Fisher, 1999) y entre los platirrininos no monogámicos [por ejemplo, *Ateles* spp. (Chapman, 1988)] parece ser un mecanismo de adaptación relacionado con diferentes condiciones socioecológicas (Kinzey y Cunningham, 1994). Los grupos de la especie *Alouatta palliata* presentan normalmente una estructura de tipo unimacho o multimacho, con unidades sociales estables a lo largo del tiempo, exceptuando los momentos en que se producen transferencias de individuo (por ejemplo, Glander, 1992). Sin embargo, Carpenter (1964), Chivers (1969), Mittermeier (1973) y Leighton y Leighton (1982) describen la división de tropas de aulladores en subgrupos de tamaño diferente y Baldwin y Baldwin (1972) también consideran esa posibilidad. En estos estudios se interpreta la flexibilidad del agrupamiento de los individuos en tres sentidos: (a) como respuesta a necesidades de coordinación y facilitación social en grupos de grandes dimensiones, (b) como táctica de control demográfico en hábitats saturados y/o (c) como resultado de la necesidad de desarrollar una estrategia de forrajeo más eficiente. Trabajos más recientes destacan este último aspecto (por ejemplo, Chapman, 1988; Stevenson *et al.*, 1998) junto con los efectos derivados de la fragmentación del hábitat (por ejemplo, Goldsmith y Winkler, 1999), como principales agentes inductores de este fenómeno.

Los estudios citados se centraron en la determinación de la causa asociada a la emergencia de la fisión-fusión, analizando con poco detalle las consecuencias sociales últimas de ésta. Los trabajos realizados en la Isla de Ometepe, Nicaragua, han aportado en los últimos años un volumen significativo de datos en relación al patrón fisión-fusión en *Alouatta palliata* y han tratado temas de carácter social como la jerarquía social (Goldsmith y Winkler, 1999), los patrones de subagrupamiento (por ejemplo, Bezanson *et al.*, 2002) y las preferencias individuales de asociación y afiliación (por ejemplo, Winkler *et al.*, 2002). No obstante, se sigue careciendo de un marco analítico unificador de las diferentes dimensiones que encuadran la conducta social de los aulladores.

En este artículo se evalúa la influencia de este tipo de organización social en la conducta de los machos de una comunidad de aulladores de manto mexicanos (*Alouatta palliata mexicana*). Con este fin se analizaron las conductas desde una perspectiva funcionalista, intentando reconocer qué

estrategias sociales específicas contribuyen a la adaptación de los individuos a su escenario socioecológico. Los datos presentados forman parte de un proyecto desarrollado a lo largo de más de un año sobre la conducta social del mono aullador (Dias, 2002).

### Métodos

#### Lugar de estudio

Las observaciones fueron realizadas en la Isla Agaltepec (18°27' y 18°28'N, 95°02' y 95°03'E), Veracruz, México. Con 8.3 ha, es la mayor de cuatro islas de origen volcánico que se localizan en el Lago de Catemaco. El clima es cálido-húmedo con una precipitación promedio anual de 1980.1 mm, pudiendo distinguirse claramente dos estaciones, la seca, que va de febrero a mayo, y la húmeda, de junio a enero. Presenta cuatro tipos principales de asociaciones vegetales: selva media subcaducifolia, vegetación riparia, vegetación secundaria y algunas áreas de pastizal.

#### Sujetos de estudio

Como parte de un proyecto de translocación, la Universidad Veracruzana liberó entre 1988 y 1989 un total de 10 monos aulladores en la Isla Agaltepec (Rodríguez-Luna *et al.*, 1993). El gran crecimiento que ha experimentado esta población ha llevado a que sus características demográficas sean notablemente distintas a las de otras reportadas en la región (Estrada, 1982; Rodríguez-Luna *et al.*, 1996) (Tabla 1). Se estudiaron los 13 machos adultos integrados en la comunidad de la isla, que sumaba 59 individuos (34 adultos, 10 subadultos, 9 juveniles y 6 infantes). El nivel de edades variaba entre los 10 años y 10 meses y los 5 años y 5 meses para el individuo más joven. Se definieron distintas clases de parentesco entre las varias díadas de machos (13 machos, 78 díadas): hermanos por madre y padre, hermanos por madre, hermanos por padre, individuos no emparentados y parentesco indeterminado.

#### Procedimiento

Para conducir las observaciones conductuales de los machos se utilizaron diferentes métodos de muestreo y técnicas de registro. En una primera fase se realizaron observaciones *ad libitum*, en que se procedió al reconocimiento del lugar, de los sujetos de estudio y de las conductas. Con esta información se eligieron las categorías conductuales relevantes para este estudio y se diseñó el etograma. A continuación, durante el estudio piloto, se evaluó la operatividad del etograma y la fiabilidad de los registros. Finalmente para la colecta de datos sistemáticos se empleó el muestreo focal-

Tabla 1. Características sociales y demográficas de las poblaciones de *Alouatta palliata mexicana* en la región de Los Tuxtlas y en la Isla Agaltepec, Veracruz, México.

Parámetros sociales y demográficos	Los Tuxtlas (Selva extensa)	Agaltepec (Isla)
Individuos/grupo	9.1 <sup>1</sup>	59
Relación sexual M:H	1.371	0.52
Número de machos por grupo	3 <sup>1</sup>	13
Ámbito hogareño	60 ha <sup>1</sup>	8.3 ha
Movimientos de dispersión	Dispersión de machos y hembras de sus grupos de nacimiento	Salida de los machos durante la adolescencia y reentrada de los mismos cuando maduran sexualmente
Establecimiento de relaciones entre parientes	Poco probable	Posible
Patrones de agrupamiento	Grupos cohesionados	Fisión-fusión de subgrupos

<sup>1</sup>Estrada (1982) en la región de Los Tuxtlas, valores medios.

animal (Altmann, 1974), registrándose continuamente durante cinco horas por focal en turnos de mañana y tarde. Se registraron los comportamientos sociales emitidos y recibidos por cada animal. Adicionalmente y simultáneamente se realizó un muestreo de barrido con una latencia de 15 minutos entre cada registro instantáneo, apuntando cuáles animales se encontraban próximos al animal focal, considerando diferentes categorías de distancia: 1) contacto; 2) <1 metro; 3) 1-7 metros; 4) 8-15 metros; 5) mismo árbol.

#### Análisis

Para el análisis de los datos se utilizaron pruebas estadísticas no paramétricas: Mann-Whitney 'U', Wilcoxon 'Z', Kruskal-Wallis 'H' y Spearman 'r'. Los patrones de similitud y disimilitud entre las variables de asociación se valoraron mediante análisis de Cluster y de Coordinadas Principales (multidimensional scaling). Se aplicó el índice de asociación 'Twice-weight' para analizar la fuerza de las relaciones de agrupación diádicas entre los machos (Cairns y Schwager, 1987), siendo posteriormente transformado en una medida de asociación relativa (Dias, 2002). Se elaboró un índice de proximidad diádica (Dias, 2002) para analizar los datos de proximidad entre los machos. Por último, para analizar las relaciones jerárquicas entre los machos, se definió un índice de dominancia agonística considerando los individuos vencidos durante este tipo de interacciones (Dias, 2002). La linealidad de las jerarquías resultantes se estableció mediante el Índice de Linealidad de Landau (Martin y Bateson, 1993).

## Resultados y Discusión

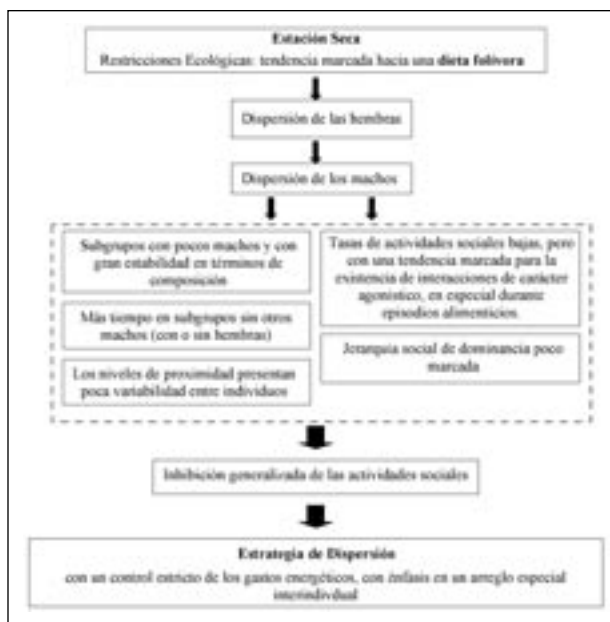
Se presentan los resultados obtenidos en este estudio en términos cuantitativos y en formato de esquemas resumen (Fig. 1 y 2). Para una consulta detallada de los análisis realizados consultar Dias (2002). Las diferencias existentes entre estaciones en correspondencia a los distintos parámetros considerados, nos llevaron a juzgar más adecuado un análisis por separado. De esta forma se pudieron definir dos estrategias distintas entre los machos de esta comunidad de acuerdo con la estación del año.

La comunidad de aulladores de Agaltepec cambió su organización social de una situación inicial en que todos los

animales se encontraban reunidos en una misma unidad, para un nuevo sistema tipo fisión-fusión. Esta transición se reflejó en la adopción de una nueva estrategia de forrajeo que permitió a los animales enfrentar sus necesidades alimenticias sin que emergiera una situación de ruptura social (Rodríguez-Luna, 2000). La permanencia de demasiados animales en un único grupo implicaría, no solamente una disminución en el éxito individual en términos de forrajeo, sino también un probable aumento en el comportamiento agonístico, resultante de un régimen de competencia intensa por el acceso a los recursos.

La estación seca en Agaltepec se puede caracterizar como una época de escasez en términos alimenticios, tanto de partes disponibles para consumo (hojas jóvenes, flores, frutos maduros), como de la calidad nutritiva de estos (Serio-Silva, 1992). Los factores que limitan el forrajeo parecen actuar como inhibidores al nivel social. Los machos pasaron más tiempo solos, y además, cuando se reunieron, lo hicieron con pocos individuos. La frecuencia con que los machos se asociaron no condicionó las distancias que mantuvieron entre sí; por otra parte, la mayor proximidad se acompañó normalmente de menor agonismo. Los subgrupos que se formaron durante la estación seca incluyeron normalmente pocos machos y fueron bastante estables a lo largo del día, pero se verificó una mayor intranquilidad en las interacciones sociales establecidas. Las tasas de comportamiento agonístico fueron altas; y tal como lo descrito para otros lugares la afiliación fue poco frecuente (Clarke *et al.*, 1998). La escasez de los alimentos se reflejó en una alta incidencia de interacciones agonísticas en contexto de forrajeo. No obstante, la jerarquía social de dominancia en este período fue poco marcada (baja linealidad), como resultado de la dispersión generalizada de los animales y de una estrategia basada en un principio de ahorro de gastos energéticos. Los animales parecen invertir lo mínimo en actividades sociales. Se pudo identificar una estrategia que definimos como de *dispersión social*.

En la estación húmeda la mayor disponibilidad de alimentos y la mayor calidad de éstos (Rodríguez-Luna, 2000), permitirá que los animales se puedan concentrar junto a los recursos preferidos. Los machos casi no estuvieron solos

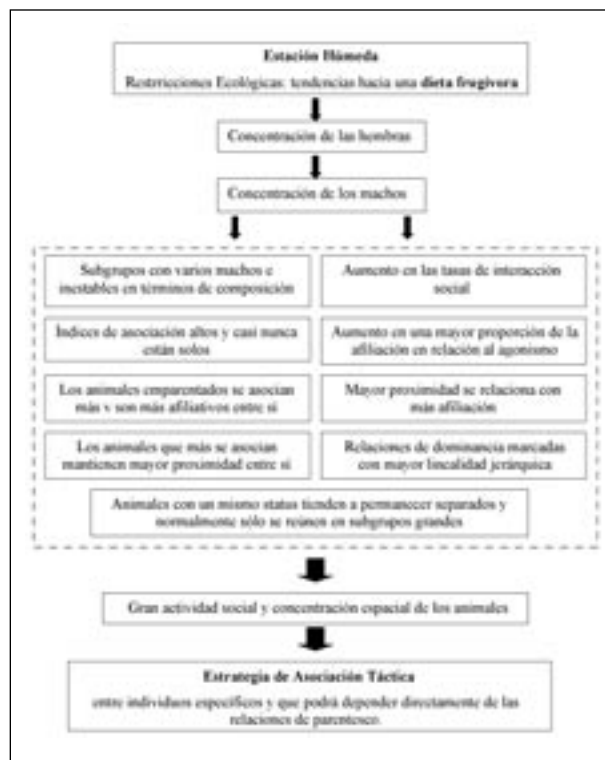


**Figura 1.** Esquema sinóptico de los resultados obtenidos durante la temporada seca, que llevaron a la definición de una estrategia social específica. Los rectángulos representados en la parte superior derivan de previsiones de los postulados base de las relaciones entre la distribución de los recursos y la distribución de hembras y machos (Trivers, 1972). El rectángulo mayor, con línea punteada, circunda los resultados obtenidos en este estudio para las diferentes variables consideradas.

y los niveles de asociación aumentaron significativamente con respecto a la estación seca. El parentesco se asumió como un factor preponderante en la determinación de las relaciones de asociación y los machos prefirieron estar junto a individuos emparentados con ellos. Por otro lado, las díadas que estuvieron más veces juntas, machos emparentados, mantuvieron mayor proximidad e interactuaron más afiliativamente. Los subgrupos formados durante esta estación presentaron una gran diversidad en términos de composición y número de machos presentes, siendo normalmente mayores que en la temporada seca. También fueron más inestables, con un flujo continuo de entrada y salida de machos. Con respecto a las interacciones establecidas, el agonismo fue menor durante este periodo y la afiliación aumentó, en especial entre parientes. La concentración de los individuos resultó en una mayor rigidez de las relaciones de dominancia entre los machos, adoptando éstos una estrategia preventiva de eventuales escaladas en la competición. Los animales con un rango jerárquico próximo permanecieron habitualmente en subgrupos diferentes y normalmente se asociaron en subgrupos de gran tamaño. Esta fluidez retroactiva en las relaciones sociales se puede interpretar como conducente a la emergencia de una *estrategia social de tipo táctico*.

## Conclusiones

Las dos estrategias estacionales que aquí se proponen, la Dispersión Social y Asociación Táctica, refuerzan la idea de que aunque esta especie presente una fisiología digestiva que limita la cantidad de energía disponible para invertir en ac-



**Figura 2.** Esquema sinóptico de los resultados obtenidos durante la temporada húmeda, que llevaron a la definición de una estrategia social específica (ver leyenda de la Figura 1).

tividades sociales, ajusta las características de su estructura social a cambios bastante marcados en el entorno. Aunque las condiciones socioecológicas enfrentadas por esta comunidad en Agaltepec son notablemente distintas a las existentes en otros lugares, nuestros resultados proponen que la plasticidad conductual asociada al mono aullador de manto, es extensible también a la estructura social.

## Agradecimientos

Se agradece el apoyo logístico de todo el personal del PAFASIT, Instituto de Neuroetología de la Universidad Veracruzana, México. Parte de este proyecto fue financiado por la 'Fundação para a Ciência e Tecnologia' del 'Ministerio para a Ciência e Tecnologia' de Portugal.

## Referencias

- Altmann, J. 1974. Observational study of behaviour: Sampling methods. *Behaviour* 49: 227-267.
- Baldwin, J. D. y Baldwin, D. I. 1972. Population density and use of space in howling monkeys (*Alouatta villosa*) in southwestern Panama. *Primates* 13: 371-379.
- Bezanson, M., Garber, P. A., Rutherford, J. y Cleveland, A. 2002. Patterns of subgrouping, social affiliation and social networks in Nicaraguan mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*). *Am. J. Phys. Anthropol.* 117(Suppl. 34): 44.
- Cairns, S. J. y Schwager, S. J. 1987. A comparison of association indices. *Anim. Behav.* 35: 1454-1469.
- Carpenter, C. R. 1964. A field study on the behaviour and social relations of howler monkeys (*Alouatta palliata*).

- En: *Naturalistic Behaviour of Nonhuman Primates*, C. R. Carpenter (ed.), pp.1-92. Pennsylvania State University Press, Pennsylvania.
- Chapman, C. A. 1988. Patterns of foraging and range use by three species of Neotropical primates. *Primates* 29: 177-194.
- Chivers, D. J. 1969. On the daily behaviour and spacing of howling monkey groups. *Folia Primatol.* 10: 48-102.
- Clarke, M. R., Glander, K. E. y Zucker, E. L. 1998. Infant-mother interactions of free-ranging mantled howlers (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. *Int. J. Primatol.* 19: 451-472.
- Dias, P. A. D. 2002. Alterações na estrutura das relações sociais num grupo de macacos uivadores de manto (*Alouatta palliata mexicana*): Estudo dos machos de uma comunidade na Ilha de Agaltepec, Município de Catemaco, Veracruz, México. Tese de Mestrado em Antropologia, Universidade Técnica de Lisboa, Lisboa.
- Estrada, A. 1982. Survey and census of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in the rain forest of "Los Tuxtlas", Veracruz, Mexico. *Am. J. Primatol.* 2: 363-372.
- Glander, K. 1992. Dispersal patterns in Costa Rican mantled howling monkeys. *Int. J. Primatol.* 13: 415-426.
- Goldsmith, S. Z. y Winkler, L. 1999. Shifting social dynamics in a group of mantled howler monkeys (*A. palliata*) on the island of Ometepe, Nicaragua. *Am. J. Phys. Anthropol.* Suppl. 28: 137.
- Kinzey, W. y Cunningham, E. P. 1994. Variability in platyrrhine social organization. *Am. J. Primatol.* 34: 185-198.
- Leighton, M. y Leighton, D. R. 1982. The relationship of size of feeding aggregate to size of food patch: Howler monkeys (*Alouatta palliata*) feeding in *Trichilia cipo* fruit trees on Barro Colorado Island. *Biotropica* 14: 81-90.
- Martin, P. y Bateson, P. 1993. *Measuring Behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Mittermeier, R. 1973. Group activity and population dynamics of the howler monkey on Barro Colorado Island. *Primates* 14: 1-19.
- Newton-Fisher, N. E. 1999. Association by male chimpanzees: A social tactic? *Behaviour* 136: 705-730.
- 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 en Neuroetología, Universidad Veracruzana, Xalapa, México.
- Rodríguez-Luna, E., García-Orduña, F. y Canales-Espinosa, D. 1993. Translocación del mono aullador, *Alouatta palliata*: Una alternativa conservacionista. En: *Estudios Primatológicos en México*, Vol. I., A. Estrada, E. Rodríguez-Luna, R. L. Wilchis, y R. Coates-Estrada (eds.), pp.129-177. Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz, México.
- Rodríguez-Luna, E., Cortés-Ortiz, L., Miller, P. y Ellis, S. 1996. Population and habitat viability assessment for the mantled howler monkey (*Alouatta palliata mexicana*). IUCN/SSC Conservation Breeding Specialist Group (CBSG), Apple Valley, MN.
- Serio-Silva, J. C. 1992. Patrón diario de actividades y hábitos alimenticios de *Alouatta palliata* en semilibertad. Tesis de Licenciatura em Biología, Universidad Veracruzana, Córdoba, México.
- Stevenson, P. R., Quiñónez, M. J. y Ahumada, J. A. 1998. Effects of fruit patch availability on feeding subgroup size and spacing patterns in four primate species at Tinigua National Park, Colombia. *Int. J. Primatol.* 19: 313-324.
- Trivers, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. In: *Sexual Selection and the Descent of Man, 1871-1971*, B. Campbell (ed.), pp.136-179. Aldine Publishing Co., Chicago.
- Winkler, L. A., Janney, E., Peter, G., Sohn, R. y Croskey, J. 2002. A comparison of fission-fusion patterns in two communities of mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*). *Am. J. Phys. Anthropol.* 117(Suppl. 34): 167.