

a668900

PS
T/448

UNIVERSIDAD AUTONOMA DE MADRID

PROGRAMA DE DOCTORADO:

Comportamiento animal y humano: Una perspectiva etológica

Trabajo de investigación en comportamiento de los primates I y II

Análisis del juego social en el mono aullador (*Alouatta palliata*) bajo diferentes condiciones socioambientales

TESIS

PARA OBTENER EL GRADO DE

DOCTOR EN PSICOLOGÍA

PRESENTA:

Norberto Asensio Herrero

DIRECTOR

Joaquim Veá Baro

Reg ϕ 28542

UAM
UNIVERSIDAD AUTONOMA
DE MADRID
BIBLIOTECA DE
PSICOLOGÍA

30 a

UNIVERSIDAD AUTONOMA MADRID
REGISTRO GENERAL
Entrada 01 Nº. 200300007414
25/04/03 11:38:11

Durango, Bizkaia, Abril 2003





A mis padres y mi hermana



AGRADECIMIENTOS

En primer lugar he de agradecer a mis profesores y compañeros del grupo de etología de la facultad de psicología del País Vasco: Edu, Joserra, Larraitz, Arantxa, Iñaki, Leonor, Aurora, Luis, Iñaki, Iñigo, Isidro, Idoia, Jaione, y especialmente Garikoitz, amigos que me estimularon a comenzar este estudio, danoi eskarrikasko. Los primeros bocetos sobre la metodología e ideas de esta tesis fueron gracias a Paco, Mirjam, Juan Carlos y Alberto. Agradezco la acogida de Ernesto al Instituto de Neuroetología, así como a todos los sus componentes: Pancho, Goche, Laura T, Laura E, Manuel, Guadalupe, Edith, Fito, Pepe, Jorge, Raul, Gil. Gracias a los taxónomos botánicos Adrián Garrido, Gustavo Carmona y Santiago Sinaca que me introdujeron en el mundo de la identificación de las plantas tropicales. También a la familia Carrera-Sánchez de Xalapa, por cuidarme tanto. Como no, agradezco los consejos y la compañía de los sabios coates que compartieron vida en Catemaco: Arturo, Cesar, Sonia, Eli, Susana, Catarina, Pedro, Jurgi, Uma, Aitziber, Liliana, Fanny, Panzón, Lalo, Tonny, Miguel, Federico, Loredana, Chiara, Silvia, Mathias. En particular, agradezco la ayuda y la amistad de Juan y su familia, durante mi estancia en Catemaco y trabajo en la isla Agaltepec. También quiero agradecer a Joaquim su interés por dirigir esta tesis. De Playa Escondida agradezco la ayuda y compañía de Raul, Lolo y Rodolfo; y de Arroyo Liza a Andrea, Arcadio, Elpidia y la familia Bello Pucheta. De mi etapa de oficina, gracias a Alba, Marina, Guillen, Bibiana, Beatriz, Lara, Sira, Tomás y especialmente las correcciones y comentarios de Sandra, Sonia, Juan Ibeas y Virginia. Este trabajo es posible gracias a una beca concedida por el Departamento de Educación, Universidades e Investigación de Eusko Jaurlaritza.

Quizás no debí dejar esta parte para el último momento, seis años dan para ver muchas caras que tuvieron que ver con este trabajo. Con certeza olvidaré poner nombres que deberían estar en estas líneas. Ésta es la única parte del trabajo en la que me puedo permitir no ser metódico, así que espero podáis disculparme si no me acorde de vuestros nombres. Gracias a todos.





Le haghaidh an craic

“Por pasar el rato”: Dicho gaélico para explicar los comportamientos que no tienen un propósito serio



SUMARIO

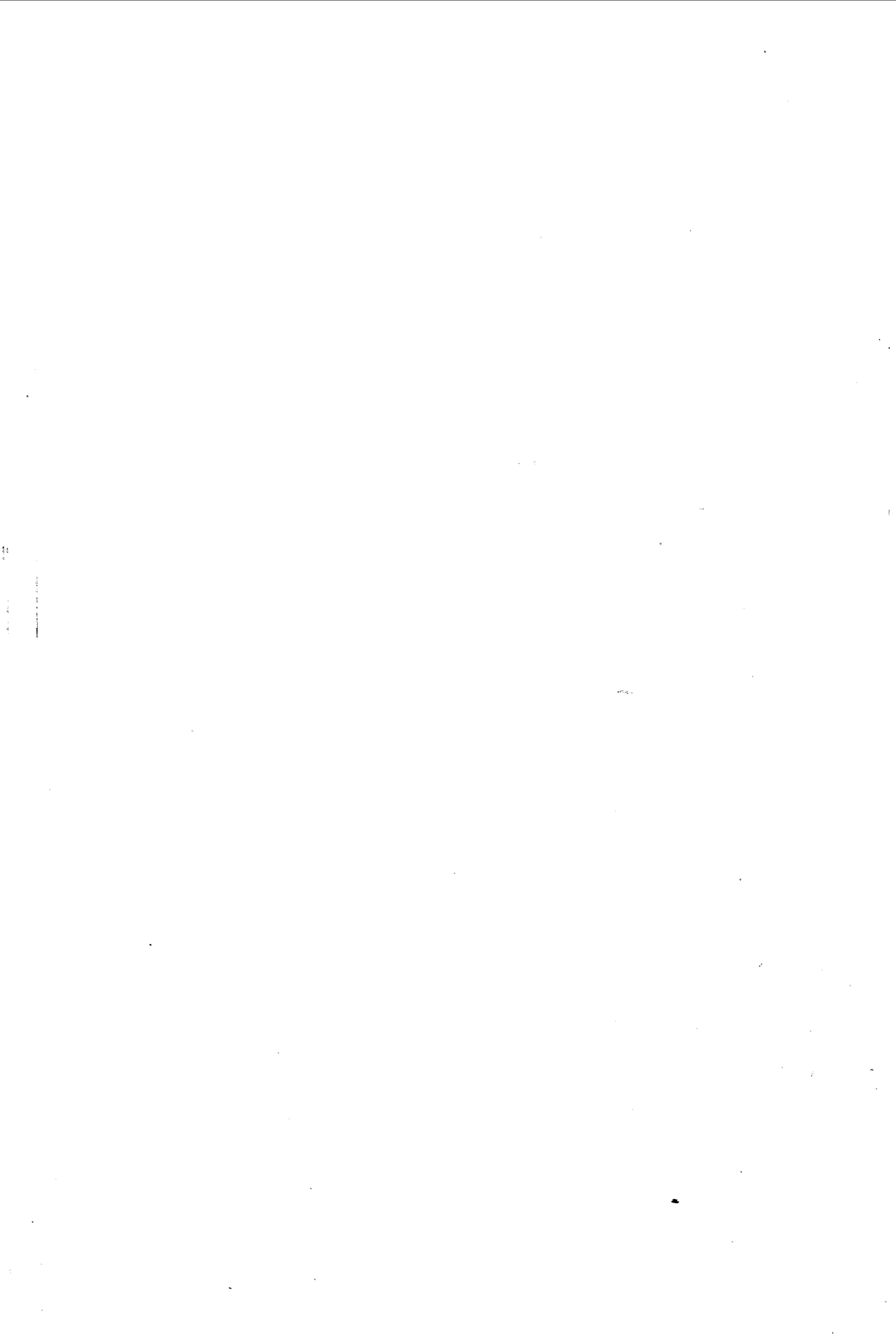
I. INTRODUCCIÓN	1
I.1. DEFINIENDO EL JUEGO	5
I.1.1. CARACTERÍSTICAS ESTRUCTURALES DEL JUEGO	7
I.1.1.1. SEÑALES DE JUEGO	9
I.1.2. CARACTERÍSTICAS CAUSALES DEL JUEGO	10
I.1.3. CARACTERÍSTICAS FUNCIONALES	12
I.1.4. DEFINICIONES TEÓRICAS DE JUEGO	13
I.1.5. DEFINICIÓN OPERACIONAL	15
I.1.5.1. TIPOS DE JUEGO	16
I.1.5.2. EL JUEGO COMO UNA CATEGORÍA NATURAL DE COMPORTAMIENTO	18
I.2. FUNCIÓN, BENEFICIO Y SIGNIFICADO BIOLÓGICO DEL JUEGO	19
I.2.1. EL JUEGO DESARROLLA HABILIDADES FÍSICAS	21
I.2.2. EL JUEGO DESARROLLA VÍNCULOS SOCIALES	23
I.2.3. EL JUEGO DESARROLLA HABILIDADES COGNITIVAS	26
I.2.4. EL JUEGO PROMUEVE LA FLEXIBILIDAD DEL COMPORTAMIENTO	27
I.2.5. EL JUEGO COMO UN COMPORTAMIENTO SIN PROPÓSITO	28
I.3. FACTORES SOCIALES Y ECOLÓGICOS EN EL JUEGO	29
I.3.1. FACTORES ECOLÓGICOS	31
I.3.1.1. ALIMENTACIÓN	31

I.3.1.2. DEPREDACIÓN	34
I.3.1.3. TIPO DE HÁBITAT	36
I.3.1.3.1. JUEGO EN CAUTIVIDAD	37
I.3.1.3.2. FRAGMENTACIÓN	39
I.3.1.4. PATRONES DE ACTIVIDAD	40
I.3.2. FACTORES SOCIALES	42
I.3.2.1. DEMOGRAFÍA, COMPOSICIÓN DEL GRUPO Y ESTRUCTURA SOCIAL	42
I.3.2.2. EDAD	46
I.3.2.3. SEXO	48
I.4. EL JUEGO EN EL MONO AULLADOR <i>ALOUATTA PALLIATA</i>	50
I.4.1. CARACTERÍSTICAS GENERALES	50
I.4.2. DEPREDACIÓN	52
I.4.3. DIETA	53
I.4.4. COMPORTAMIENTO Y ESTRUCTURA SOCIAL	55
I.4.5. FRAGMENTACIÓN	58
I.4.6. JUEGO	59
I.4.6.1. DESARROLLO	61
I.4.6.2. FUNCIÓN	63
I.4.6.3. VARIABLES QUE INFLUYEN EL JUEGO EN <i>ALOUATTA</i>	64
II. OBJETIVOS	68
III. METODOLOGÍA	72
III.1. LUGARES Y SUJETOS DE ESTUDIO	74
III.1.1. PLAYA ESCONDIDA (PLA)	76
III.1.2. ISLA AGALTEPEC (AGA)	76

III.1.3. ARROYO LIZA (LIZ)	77
III.2. MUESTREO	78
III.2.1. MUESTREO DE COMPORTAMIENTO	78
III.2.2. MUESTREO DEL HÁBITAT	81
III.2.3. ESTADÍSTICA	82
IV. RESULTADOS	84
IV.1. RESULTADOS ECOLÓGICOS	86
IV.1.1. HÁBITAT	86
IV.1.2. PATRÓN DE ACTIVIDAD	87
IV.1.3. DIETA	90
IV.1.4. FORMAS DE VIDA CONSUMIDAS Y DIVERSIDAD EN LA DIETA	96
IV.1.5. CONSUMO DE ESPECIES VEGETALES NO ARBÓREAS	98
IV.1.6. PARTES VEGETALES CONSUMIDAS	100
IV.2. RESULTADOS DE JUEGO	102
IV.2. 1. TIEMPO Y FRECUENCIA DE JUEGO ENTRE LUGARES DE ESTUDIO	102
IV.2.2. TIEMPO Y FRECUENCIA DE JUEGO CONSIDERANDO LA EDAD Y EL SEXO	103
IV.2.3. COMPAÑEROS DE JUEGO, JUGADORES Y JUEGOS EN EL GRUPO	105
IV.2.4. PREFERENCIAS DE JUEGO SEGÚN LA EDAD Y EL SEXO	107
IV.2.5. TAMAÑO DE GRUPO DE JUEGO	108
IV.3. CORRELACIONES ENTRE LAS VARIABLES DEL PATRÓN	

DE ACTIVIDAD Y LA DIETA Y LAS DEL JUEGO	109
V DISCUSIÓN	111
V.1. LOS TRES LUGARES DE ESTUDIO TIENEN DIFERENCIAS PARTICULARES	116
V.2. EL HÁBITAT Y LA DEMOGRAFÍA MODELAN EL PATRÓN DE ACTIVIDAD Y LA DIETA DE CADA LUGAR	118
V.2.1. DIFERENCIAS EN EL PATRÓN DE ACTIVIDAD	118
V.2.2. DIFERENCIAS EN LA DIETA	121
V.3. CANTIDAD DE JUEGO Y COMPOSICIÓN DEL GRUPO	128
V.4. PREFERENCIAS Y POSIBLES CAUSAS Y FUNCIONES DEL JUEGO SEGÚN LAS CARACTERÍSTICAS SOCIOECOLÓGICAS	131
V.5. EL COMPORTAMIENTO DE FORRAJEО NO CORRELACIONÓ CON EL JUEGO SOCIAL	140
VI. CONCLUSIÓN	144
VII. LITERATURA CITADA	151

I. INTRODUCCIÓN



INTRODUCCIÓN

El modelo biológico predice que la función de los comportamientos realizados por los seres vivos es la de adecuarse al máximo a las características del medio físico y social en el que vivimos; en otras palabras: vivir más y tener más descendencia (*fitness* biológico). Sin embargo, en algunos comportamientos no parece existir una inmediatez clara en su significado biológico. El estudio del juego en los animales presenta este problema (Fagen, 1981). A pesar de que desde diversos ámbitos de las ciencias del comportamiento se defiende la función del juego en el desarrollo, la organización social y la cognición, su estudio plantea tantos problemas teóricos que hace difícil encontrar una verificación empírica evidente (Loizos, 1967). La dificultad de su estudio comienza al no existir un consenso para aceptar una definición única, existiendo una variabilidad amplia en lo que se ha llamado juego (Smith, 1978). Aún así, existen algunas características del juego que generalmente son aceptadas como criterio para identificarlo, por ejemplo su plasticidad, variabilidad y ausencia de una meta específica (Bekoff y Byers, 1998). Además, al menos de una manera intuitiva reconocemos el juego y los investigadores del comportamiento animal realizan estudios científicos sobre sus diferentes aspectos.

Las variables sociales de demografía y composición de grupo parecen afectar al juego al proporcionar más o menos posibilidades para relacionarse, ya que los grupos grandes tienen potencialmente un mayor

número de jugadores (Owens, 1975; Cheney, 1978). Por otro lado, el juego es particularmente característico de animales jóvenes, que son además un estímulo para el juego de los adultos (Mitchell, 1979), por lo que los grupos que tienen un número elevado de individuos inmaduros, teóricamente presentarán más juego frente a grupos que no. Así mismo, no existen dudas en que la expresión del juego se ve afectada por las condiciones ecológicas en las que el animal vive (Zucker y Clarke, 1992). Está empíricamente demostrado que el juego es un comportamiento costoso y que los animales que están bajo estrés por hambre, peligro, daño o enfermedad presentan menos juego e incluso llegan a suprimir totalmente este comportamiento (Fagen, 1981; Martin, 1981; Sommer y Mendoza-Granados, 1995). Ya que la disponibilidad y búsqueda de alimento son factores clave en la supervivencia de las especies, los animales que no vivan en un hábitat con disponibilidad y variabilidad de alimento suficiente, tendrán que dedicar más tiempo y energía a preocuparse por buscarlo o pasaran hambre y en cualquiera de los dos casos jugarán menos (Baldwin y Baldwin, 1976; Lee, 1984). Esto sugiere la posibilidad de formular la hipótesis de que a través del efecto de la ecología sobre el juego que presenta un animal podríamos estudiar la calidad de su ambiente (Zucker y Clarke, 1992; Sommer y Mendoza-Granados, 1995).

Con el propósito de contrastar esta hipótesis, estudiamos las variables de la conducta del forrajeo y del juego en el mono aullador *Alouatta*

INTRODUCCIÓN

palliata. El mono aullador es una especie de primate folívoro-frugívora que depende de su capacidad para ahorrar energía por falta de un estómago especializado para alimentarse de materia vegetal (Milton y McBee, 1983). La relación potencial entre el juego y las relaciones del ambiente en monos aulladores aún no ha sido estudiada. Observamos el juego de tres grupos de aulladores en libertad mediante 900 horas de muestreo focal en los Tuxtlas, sudeste mexicano, un área donde los aulladores se encuentran en diferentes parches de vegetación debido a la fragmentación de su hábitat natural (Estrada y Coates-Estrada, 1996). Estudiamos la disponibilidad de recursos y comparamos las variables de la dieta y los patrones de actividad para cada lugar con el tiempo dedicado al juego. Los resultados nos permitirán discutir en qué manera las diferencias encontradas en el juego entre grupos son debidas a factores ecológicos y sociales y discutir algunas hipótesis adscritas a las funciones del juego

I.1. DEFINIENDO EL JUEGO

Uno de los primeros pasos de un estudio sobre el comportamiento es dar una definición clara, concreta e inequívoca de las conductas que van a ser estudiados (Martin y Bateson, 1986). Así, para entender el juego es esencial una definición disponible para el máximo número de especies. Un inventario de comportamiento puede ser descrito mediante dos patrones generales: patrones fácilmente reconocibles, los cuales a

menudo son actos motores (correr, morder, saltar) o secuencias de movimiento que tienen una meta específica (definición funcional, p.e.: atacar, evitar, cazar, etc.) (Poole, 1973).

Martin y Bateson (1986) dividen la descripción del comportamiento a partir de su estructura y sus consecuencias. La estructura es la forma física u organización temporal del comportamiento, la conducta se describe con referencia a la postura y a los movimientos del sujeto. Las consecuencias son los efectos del comportamiento del sujeto sobre el medio, sobre otros individuos o sobre sí mismo. En este caso, el comportamiento se puede describir sin referencia a cómo se consiguen los efectos. Fagen (1981) especifica aún más y divide las consecuencias en causa y función, la causa nos dice el efecto de la conducta y la función su sentido adaptativo biológico.

Históricamente se pueden identificar dos diferentes aproximaciones al estudio del juego (Smith 1978; Fagen 1981): la funcionalista y la estructuralista; con diferentes nociones del juego y diferentes definiciones. Desde la perspectiva funcionalista el juego se define como una continua manipulación o experimentación con objetos; con el entorno, con su propio cuerpo y/o con otros organismos. Esta experimentación tiende a desarrollar y perfeccionar modelos adaptativos que responden al ambiente social y físico. La aproximación estructuralista, sin embargo, define el juego como un comportamiento

INTRODUCCIÓN

exagerado o discrepante, activo, diverso, marcado por combinaciones únicas y nuevas de elementos motores, y que carece aparentemente de consecuencias inmediatas. Los funcionalistas estudian las causas del juego, incluidos sus mecanismos fisiológicos y su posible significado adaptativo; mientras que los estructuralistas se interesan por la forma y la apariencia del juego.

Es complicado definir el juego con cualquiera de las diferentes formas de clasificar la conducta por la dificultad de encontrar una causa y una función biológica en este comportamiento. Si tomamos un diccionario y buscamos la palabra jugar en el sentido inglés de "play" y no "game", encontraremos muchas definiciones diferentes que no serán científicamente satisfactorias. La extensión del uso del término juego en su sentido coloquial hace más difícil el problema de encontrar una definición clara de esta conducta. Sin embargo, a pesar de las dificultades de su estudio, el juego ha sido definido en muchos estudios de comportamiento. Una revisión del juego en la literatura científica nos muestra una considerable variabilidad en lo que ha sido llamado juego, y aunque no existe una definición única podemos tomar en consideración algunas características estructurales y causales aceptadas por muchos autores.

I.1.1. CARACTERÍSTICAS ESTRUCTURALES DEL JUEGO

Una definición según la estructura tiene en cuenta la forma del comportamiento, es decir, las características físicas que hacen claramente distinguible a un comportamiento de otro. De esta manera, reconoceríamos el juego por la presencia de ciertos actos, la ausencia de otros, su forma única, orientación, duración o intensidad. De manera más particular, podemos reunir las siguientes características estructurales del juego teniendo en cuenta varios autores (Beach, 1945; Loizos, 1967; Smith, 1978; Fagen, 1981; Burghardt, 1984; Linaza, 1996):

1. Existen señales específicas de juego como la "cara de juego" en muchos mamíferos o "mover la cola" en los cánidos. Además de estas señales que suelen acompañar al juego, hay una variedad de movimientos acrobáticos locomotores inusuales y formas particulares de rotación del cuerpo y sus partes (saltar, rodar, patear, etc.)
2. Los elementos del comportamiento en el juego están tomados de una variedad de contextos, estos elementos están mezclados, reemplazados y/o omitidos de modo irregular. Por ejemplo, la conducta lúdica toma patrones de la conducta agonística con luchas y persecuciones, pero estas suceden de una manera desordenada y recíproca, omitiéndose elementos agonísticos como las agresiones y las amenazas.

3. El juego puede ser reconocido por sus exagerados movimientos. Las secuencias de juego son siempre una colección de actividades interrumpidas, extravagantes, ineconómicas, torpes y fragmentadas, sin el orden y la eficiencia de los comportamientos adultos.

I.1.1.1. SEÑALES DE JUEGO

Hay una serie de movimientos locomotores-rotacionales que suelen aparecer durante el juego de forma exagerada, acrobática y desordenada: saltar, rodar, flexionar el cuello, patear, etc. (Smith, 1978; Fagen, 1981). Otras señales más específicas del juego aparecen cuando éste es compartido entre dos o más jugadores, como la “cara de juego” en los primates, el “arco de juego” en los carnívoros o “mover la cola” en los cánidos (Altmann, 1962; Pellis y Pellis, 1996; Bekoff y Byers, 1998). En muchas especies de mamíferos durante el juego los animales presentan la boca abierta con los dientes cubiertos o parcialmente cubiertos, es lo que se ha definido como “cara de juego” (Altmann, 1962). Se ha postulado que la “cara de juego” ha evolucionado por una inhibición ritual del mordisco (Poole, 1978). Otra señal que se da durante el juego social de varias especies de mamíferos es la “sacudida de la cabeza” (movimientos repentinos de la cabeza en un plano horizontal) (Fagen, 1981). Muchos primates, durante el juego emiten vocalizaciones características que se asemejan a la risa humana, éstas consisten en una serie de elementos sonoros cortos y rítmicos que

denotan una actividad respiratoria alta (Van Lawick-Goodall, 1967; Baldwin y Baldwin, 1976b; Fagen, 1981; Masataka y Kohda, 1988; Kipper y Todt, 2002). Tanto la función de la “cara de juego” como la de “sacudida de la cabeza” y las vocalizaciones de juego no han sido determinadas. Loizos (1967) explica que es posible que representen una mayor intensidad del juego. También se defiende su función como señales de comunicación, informando al otro animal que su aproximación es para jugar y que no es agresiva (Bekoff, 1972; Fagen, 1981). Así mismo la mayoría de los investigadores defienden que pueden servir para estimular y mantener el juego (Bekoff, 1972; Poole, 1978; Fagen, 1981). Estas señales pueden ser un indicador para el observador humano de que el juego está sucediendo. Sin embargo, aunque son características, tales señales no se dan siempre a lo largo del comportamiento de juego, por lo que su presencia o ausencia no son el criterio definitivo para reconocer el juego (Fagen, 1981).

I.1.2. CARACTERÍSTICAS CAUSALES DEL JUEGO

La definición del juego según su la causa incluye contextos, situaciones, efectos del comportamiento a estudiar y estímulos inhibidores o desencadenantes (tanto externos como internos). Es decir, una definición por causa indica cuáles son las consecuencias del comportamiento sobre el medio, sobre otros individuos o sobre el individuo ejecutor del comportamiento. A continuación se detallan

INTRODUCCIÓN

varias características del juego según su causa (Beach, 1945; Loizos, 1967; Smith, 1978; Fagen, 1981; Linaza, 1996):

1. El juego es una actividad libre, no condicionada por refuerzos o acontecimientos externos. Parece que la meta del juego sería él en sí mismo, al contrario que otras conductas, las cuales son una herramienta para alcanzar un objetivo concreto.
2. Las secuencias de juego pueden ser interrumpidas por comportamientos de prioridad más alta como la huida de depredadores o la alimentación. El juego ocupa una posición baja dentro de la jerarquía de tipos de comportamiento, y se da sólo cuando la necesidad esencial del animal está saciada, y no en situaciones de estrés.
3. El juego aparenta ser agradable a los participantes y parece ser ésta la razón de una motivación específica para que éste suceda. El juego lleva consigo un elemento emocional asociado al placer, aunque no es posible definir operacionalmente los elementos placenteros del juego.
4. Los animales que tienen una antigüedad evolutiva más reciente tienden a jugar más. En general, los primates y carnívoros juegan más que el resto de los órdenes de mamíferos.

5. Elementos no conespecíficos, como objetos o organismos vivos o muertos, pueden sustituir un compañero conespecífico en el juego.

6. El juego se da característicamente en animales inmaduros, aunque los animales adultos también juegan, particularmente con individuos jóvenes, especialmente en un contexto maternofilial.

7. Las secuencias de juego ocurren en situaciones diferentes de los comportamientos de no juego que tienen los mismos actos, o ocurren como resultado de diferentes estímulos que son normalmente inadecuados para provocar estos actos. Esto quiere decir que el juego puede ser provocado por estímulos externos no específicos.

8. En una secuencia de juego, el mismo comportamiento puede ser dirigido alrededor de diferentes estímulos. Sin embargo, los animales también pueden volver repetidamente a la misma fuente del estímulo.

I.1.3. CARACTERÍSTICAS FUNCIONALES

Una clasificación funcional del juego se entiende en el sentido de efecto biológico adaptativo. Con sólo nombrar "juego", entenderíamos una serie de movimientos que tendrían un objetivo funcional específico para el organismo que lo realizara (Smith, 1982). Esto quiere decir que la misma función es la manera de identificarlo; para una clasificación

INTRODUCCIÓN

funcional de juego es necesario jugar a algo. Por ejemplo podemos hablar de juego sexual o juego maternal, de esta manera el juego lo identificaríamos según si el objetivo de este comportamiento es con fines de cortejo o con fines de cuidado de las crías. Para Gross (1898), uno de los pioneros del estudio del juego, el juego se concibe como un modo de ejercitar o practicar los instintos antes de que estos estén completamente desarrollados. Fagen (1974) define el juego combinando su estructura y función: es un acto improvisado, con variaciones de habilidades motoras y comunicativas separadas del contexto, en el que estas acciones próximas incrementan el éxito reproductor. Por otro lado, el juego parece un fin en sí mismo, mientras que las conductas "serias" constituyen un medio para lograr un objetivo determinado. En este sentido, el juego consiste en una acción vuelta sobre sí misma que obtiene satisfacción en su propia ejecución (Linaza, 1996). Desgraciadamente, el valor adaptativo funcional del juego no es tan obvio como lo es el de alimentación, agresión o reproducción y es por lo tanto difícil determinar las ventajas que la selección natural habría dado a la capacidad para jugar. Por todo esto, una definición según la función no suele ser común en los estudios del comportamiento de juego. De hecho, la definición del juego incluye a menudo su carácter no funcional, o la apariencia de no tener propósito (Owens, 1975; Pool y Fish, 1975; Fagen, 1981).

I.1.4. DEFINICIONES TEÓRICAS DE JUEGO

Las clasificaciones según la estructura, la causa y la función forman el material necesario para construir definiciones teóricas del comportamiento. De esta manera, una definición teórica del juego trata de abordar una visión universal del problema. Desde las ciencias del comportamiento se han dado muchas definiciones para el juego, de entre ellas mostramos las de algunos autores:

Bekoff (1972) lo define como toda actividad motora que se presenta post-natalmente y parece no tener propósito, en la cual patrones motores de otros contextos pueden a menudo ser usados en formas modificadas y secuencias temporales alteradas. Fagen (1981) nos dice que el juego es un comportamiento activo, orientado, cuya estructura es altamente variable, la cual aparentemente carece de un propósito inmediato y la que es a menudo acompañada por patrones de señales específicas. Muller-Schwarze (1978) describe el juego como una representación compuesta de comportamientos estereotipados adultos dispuestos en una manera desordenada. Esta representación se da bajo una activación moderada y sus diferentes secuencias no cumplen sus funciones usuales. Owens (1975) nos da una definición similar: el juego es compuesto de patrones de comportamientos de otros contextos funcionales pero carentes de finalidad biológica. Poole and Fish (1975) defienden que el juego es un comportamiento que aparenta no tener función, cuyos movimientos son energéticos y exagerados.

I.1.5. DEFINICIÓN OPERACIONAL

Los problemas en la semántica de la definición teórica para el juego han causado bastante confusión incitando a un gran número de investigadores a abandonar sus intentos de formular una definición teórica y proponer una definición práctica y operativa, defendiendo que es más importante determinar su función que desarrollar una definición exacta.

El juego tiene características generales compartidas en todos los mamíferos, pero aún así, cada especie juega diferente, ya que cada especie tiene diferente morfología y estructura social (Smith, 1982). Teniendo en cuenta esto, cada estudio del juego en una especie puede tener su propia manera particular de identificarlo. Al mismo tiempo, muchas definiciones sobre estudios de juego no son largas y complicadas, y se basan en un conocimiento tautológico del juego de una determinada especie, sacrificando descripciones detalladas sobre su estructura, causa o consideraciones teóricas:

Marriott (1988) define el juego de los monos *rhesus* *Macaca mulatta* como una actividad energética no agresiva que incluye luchas y persecuciones. Los Baldwin (1974) describen el juego social en los monos ardilla (*Saimiri spp*) como las interacciones sociales que incluyen

lucha, caza, morder fingidamente, saltar sobre el compañero, tirar de la cola, carga, saltos exagerados y otros comportamientos relacionados. Bramblett (1978) define el juego de los monos verdes (*Cercopithecus aethiops*) como un comportamiento que incluye saltar sobre otro, luchar, agarrar, besar, abrazar, perseguir, montar, tirar, esconderse y buscar. Loy (1970) describe el juego social en macacos *rhesus* como interacciones entre animales que incluyen uno o más de los siguientes patrones motores: luchar, perseguir, empujar, besar, huir, dar palmadas, y saltar sobre otro mono.

Si pretendemos identificar el juego de esta manera, no estamos considerando únicamente lo literal de la descripción, nos hemos de ayudar de un conocimiento intuitivo de los movimientos de la especie que observamos. Como explica Linaza (1996): “para distinguir el juego nos basamos en una serie de propiedades o de características que percibimos en los sujetos que juegan, aunque no seamos capaces de expresarlas verbalmente”.

I.1.5.1. TIPOS DE JUEGO

El juego es una categoría de comportamiento heterogénea que puede dividirse en varios tipos con sus supuestas bases causales y funcionales (Burghardt, 1984). Quizás dividiendo el juego en subcategorías podríamos tener unidades más apropiadas para su análisis (Bekof y

INTRODUCCIÓN

Byers, 1998). Por lo general, el estudio del juego en animales no humanos está dividido en tres tipos generales: juego solitario, juego con objeto y juego social. Pero no todas las especies que juegan tienen en su patrón de juego las 3 categorías, por ejemplo, el juego con objeto es raro en roedores mientras que es común en carnívoros (Fagen, 1981).

La forma de juego solitario (también llamado locomotor-exploratorio) consiste en ejercicios locomotores y rotacionales en un tono muscular relajado: el animal salta, gira sobre sí mismo, rueda, patina, corre, se abalanza hacia delante y hacia atrás, todo ello en una manera repetida y desordenada (Fagen, 1987). El juego con objeto consiste en interacciones con un objeto manipulándolo, estirándolo, empujándolo, masticándolo, etc. (Baldwin y Baldwin, 1978; Fagen, 1987). El juego social es el orientado hacia otros miembros del grupo, y a menudo implica contacto físico entre ellos. Es un tipo de juego común en todos los mamíferos sociales (Fagen, 1987; Smith, 1984). La forma más típica de juego social es el juego de lucha y el juego de persecución, también llamado "juego rudo y desordenado", éste consiste en cazas, luchas y golpes en un contexto no agonístico (Pellegrini, 1987). Al contrario que la lucha agonística, este tipo de juego social no supone un conflicto de disputa sobre un recurso ni es el resultado de un cambio en el estado de dominancia. A veces existen dificultades en separar los tipos de juego. Por ejemplo, el juego social puede estar englobando simultáneamente

elementos locomotores que a su vez son compartidos con el juego con objeto.

I.1.5.2. EL JUEGO COMO UNA CATEGORÍA NATURAL DE COMPORTAMIENTO

El juego existe en la medida que es un concepto humano. Hay una consistencia interobservador en reconocer cuándo un animal está jugando (Loizos, 1967). Los observadores humanos pueden reconocer el juego animal correctamente, concordando incluso sin entrenamiento previo si un animal está jugando o no (Smith 1978). Los visitantes del Zoo pueden reconocer el juego de animales que jamás habían visto (Fagen 1981). Tal vez por esto, algunos autores en sus trabajos no dan una definición del juego dando por sentado que el juego es una inequívoca unidad de comportamiento natural distinguible sólo con nombrarla, al igual que pueden serlo comer o descansar (Chalmers, 1980). El caso es que el juego como tal, aparenta ser una unidad discreta de comportamiento como describíamos anteriormente, es decir, algo distinguible dentro del flujo de movimiento del que se compone éste. Chalmers sostiene que en el caso del juego, estamos obligados a usar un criterio tautológico definiendo el juego como "algo que aparece como juego para el observador humano". Sin embargo, aunque desde este punto de vista es fácil decidir si existe juego en una especie, lo que no es siempre tan claro para un observador es si todas las partes

INTRODUCCIÓN

envueltas en el juego están jugando, quién es el que inicia el juego, cuando termina un juego y comienza otro o qué tipo de juego es el observado (Bramblett, 1978).

1.2. FUNCIÓN, BENEFICIO Y SIGNIFICADO BIOLÓGICO DEL JUEGO

Los costos del juego están bien definidos (caídas, depredación, tiempo y energía), pero sus beneficios, incluyendo los más intuitivos, no lo están (Bekoff y Byers, 1992). Como norma general, los biólogos asumen que un animal realizará una acción únicamente si sus costes no superan los beneficios de ésta. Por lo tanto, si el juego es un comportamiento costoso, es lógico esperar que tenga importantes beneficios. Además, el sentido biológico adaptativo de un comportamiento se vuelve más evidente cuando su magnitud y distribución a lo largo de diferentes especies es considerable. Por ejemplo, ya que el juego es característico a lo largo de las especies de mamíferos, es razonable plantear su valor adaptativo en la evolución de este taxón, y por lo tanto, ha de haber tenido una presión selectiva a lo largo del tiempo (Burghardt, 1984). Burghardt conecta los orígenes del juego con la transición evolutiva de los ectotermos (animales de sangre fría) a los endotermos (animales de sangre caliente), y los costos y beneficios del ejercicio físico. Como explica el mismo autor: "el comportamiento de cuidado de las crías (ligado a la endotermia) deterioró los patrones de comportamiento precociales (patrones de comportamiento comunes en los ectotermos

que les permiten poder sobrevivir nada más nacer sin necesidad del cuidado de los padres) e incrementó la habilidad para acumular energía en forma de lípidos, en lugar de invertirla en crecimiento como es el caso de los reptiles. Todo esto llevó a una reestructuración de los procesos del desarrollo en los endotermos, donde surgió el juego como una actividad de consumo de energía sobrante". Byers (1984) añade que el entrenamiento motor es la función ancestral más plausible para el juego, por lo que el juego locomotor rotacional fue la primera clase de juego seguido del juego social. Las hipótesis sobre la filogenia del juego son aún más complicadas de "testar" que las de su función o su causa. Por el momento, los orígenes y presiones selectivas del juego animal están por determinar (Smith, 1984).

El juego cubre un amplio rango de patrones de comportamiento, en este aspecto no ha de ser diferente a la alimentación, la lucha o la cópula, términos que engloban también una variedad de diferentes patrones de movimiento (Fagen, 1981). Sin embargo, al contrario que juego, la alimentación, la lucha y la copula responden a funciones biológicas diferenciadas. El significado adaptativo biológico del juego no es algo que se da por obvio, de hecho ya hemos comentado que el juego ha llegado a definirse como no funcional por la dificultad de hallársele un propósito evidente (Owens, 1975; Pool y Fish, 1975; Fagen, 1981). Altmann (1998) intentó demostrar una relación entre el *fitness* biológico y el juego social en babuinos jóvenes. Asumiendo que los individuos más

INTRODUCCIÓN

vigorosos y más saludables deberían tener más minutos y más frecuencia de juego como resultado de una buena salud física, el juego podría ser además un buen indicador del *fitness* biológico. Este autor no obtuvo ningún tipo de correlación significativa del juego y las variables del *fitness* de reproducción y supervivencia. Aún así, los beneficios del juego en las especies animales son defendidos por muchos autores adjudicándosele múltiples funciones y beneficios (Smith, 1982; 1984).

No hay una única función adscrita al comportamiento de juego, más bien el juego afecta al mismo tiempo varios aspectos del desarrollo. Si se probara empíricamente alguno de los supuestos beneficios del juego el juego dejaría de estar en un segundo plano en los estudios del comportamiento animal (Fagen, 1981). En general podemos dividir las funciones del juego en 4 apartados complementarios:

1. El juego desarrolla habilidades físicas
2. El juego desarrolla vínculos sociales
3. El juego desarrolla y mantiene habilidades cognitivas
4. El juego promueve la flexibilidad conductual

1.2.1. EL JUEGO DESARROLLA HABILIDADES FÍSICAS

Ya que el juego es característico de animales jóvenes, a menudo se considera un comportamiento importante para el desarrollo (Brownlee,

1954; Chalmers, 1980; Smith, 1982; 1984). El juego es un mecanismo para que los animales jóvenes eduquen las habilidades necesarias para la vida adulta (Smith, 1982; Byers y Walker, 1994). A través del juego los animales entrenan su fuerza, su resistencia, su coordinación y comportamientos y habilidades motoras útiles para la vida futura. Esto ha de ser especialmente importante en primates, los cuales tienen un largo período de adolescencia (Fagen, 1992). Durante el período de crecimiento los primates aprenden mediante la experiencia un gran número de comportamientos útiles para el ambiente físico y social en el que viven (Box, 1984). Fontaine (1994) demostró que en el juego de 5 monos arbóreos (*Alouatta palliata*, *Ateles geoffroyi*, *Cacajao calvus*, *Cebus capucinus* y *Saimiri boliviensis*) se presentaba una alta frecuencia de posturas y movimientos que ayudan a mejorar la flexibilidad física, es decir, la capacidad y la libertad de movimiento de las articulaciones. De la misma manera, las carreras de los potros (*Equus caballus*) parecen facilitar el desarrollo de la flexibilidad motriz en los caballos adultos (Fagen y Georgen, 1977). Los autores Walker y Byers (1991) documentaron una relación positiva entre el tiempo de juego y la modificación de fibra muscular y formación de sinapsis cerebelares en la ontogenia de 3 especies de mamíferos (ratón, rata y gato). La práctica es generalmente vista como la función primaria del juego (Smith, 1984), pero aún no ha sido probado que los animales que juegan más son más eficientes en su desarrollo físico (Loizos, 1966).

1.2.2. EL JUEGO DESARROLLA VÍNCULOS SOCIALES

La vida en grupo es una estrategia de adaptación importante para los animales sociales, ya que una interacción positiva con los demás es clave en la supervivencia de las especies gregarias (Wrangham, 1986). Es en este punto donde el juego debería dar su mayor producto, ayudando a fortalecer las relaciones entre individuos (Owens, 1975; Smith, 1978). El juego es una herramienta social que posibilita al individuo aprender del comportamiento de los otros y permite ordenar y practicar patrones de comunicación social, favoreciendo las respuestas óptimas (Cheney, 1978). El juego facilita y mantiene la integración a través del continuo contacto con los otros miembros, reforzando relaciones amigables o lazos afiliativos entre individuos del grupo (Eibl-Eibesfeldt, 1982). Chevalier-Skolnikoff (1973) observó que según el joven *Macaca artoides* iba aprendiendo como desenvolverse en el conjunto de comunicación y reglas sociales de su grupo, la cantidad de juego descendía, lo que explicaría una relación entre desarrollo social y cantidad de juego. Los Baldwin (1978) sugieren que el juego aporta experiencias sociales mediante las cuales el joven puede desarrollar patrones de interacción social complejos. Pellis e Iwaniuk (2000) estudiaron el juego en adultos de primates adultos de 71 especies y mostraron que existía menos juego social en especies que tenían sistemas sociales rígidos como los cercopitecidos, por el contrario especies con estructuras sociales más dinámicas como los chimpancés

(*Pan spp*) o los monos araña (*Ateles spp*) presentaban más juego. A partir de esto, los autores sugieren que el juego ha de suceder más en situaciones de incertidumbre social frente a situaciones donde las respuestas están más jerarquizadas y por lo tanto previsibles, lo que apoya la hipótesis de que el juego sirve como herramienta de valoración social. Por ejemplo, tanto los babuinos hamadrias (*Papio hamadrias*) como los uakaris (*Cacajao calvus*) pueden formar tropas de más de 100 individuos, sin embargo, mientras que el juego entre babuinos adultos es muy raro, los uakaris adultos juegan regularmente (Fontaine, 1991). Las tropas de babuinos hamadrias están compuestas de subgrupos altamente unidos con relaciones estructuradas intra e intergrupales (Kummer, 1995). Aunque poco se sabe sobre la vida social de los uakaris, esta especie posee una composición flexible, con variabilidad en sus interacciones sociales (Fontaine, 1981). La hipótesis de valoración social del juego nos dice que el juego puede servir a los participantes para obtener un conocimiento detallado de los individuos con los que se juega, permitiendo medir fuerzas, deficiencias o capacidades y reconocerse individualmente (Fagen, 1974, Pellis e Iwaniuk, 2000).

Los adultos raramente juegan entre ellos, tal vez en parte porque sus relaciones sociales están ya establecidas (Pellis e Iwaniuk, 1999). Así cuando los adultos juegan, usualmente lo hacen con individuos inmaduros. Esto sugiere que el juego social actúa como un papel integrante en animales jóvenes, dándoles a conocer su lugar en la

INTRODUCCIÓN

jerarquía social (Carpenter, 1934). El juego repetido, posibilita día a día que los compañeros de juego se mantengan en la familiaridad del grupo y los vínculos habituales, que persistirán mas allá de la infancia, serán reforzados más adelante mediante otros procesos sociales (p.e.: el espulgamiento o *grooming* en muchas especies de primates) (Seyfarth y Cheney, 1984). Otra explicación complementaria para el juego en adultos, consiste en la función de facilitar el cortejo, haciendo más familiar las relaciones entre parejas procreadoras potenciales, que de otra manera, podrían ser de carácter agresivo (Smith, 1978; Fagen, 1981; Pellis e Iwainuk, 1999). Un análisis comparativo del juego en primates adultos apoya esta hipótesis, las especies de primates en las que machos y hembras conviven normalmente no muestran tanto juego durante el cortejo como las especies en las que la familiaridad entre machos y hembras es menor (Pellis y Iwaniuk, 1999). Los mismos autores defienden que el valor del juego durante el cortejo ha posibilitado la retención de este patrón de comportamiento juvenil dentro del período adulto.

La ausencia de ciertos aspectos en la socialización de un animal es atribuida a la inmadurez. Se supone que la socialización de un animal termina al final de la etapa adolescente y el juego puede ayudar a que sea completa (Mitchell, 1979). Sin embargo, las relaciones sociales de los individuos no parece que queden incompletas sin el comportamiento de juego (Bekoff, 1972).

I.2.3. EL JUEGO DESARROLLA HABILIDADES COGNITIVAS

Como por lo general el ambiente donde nace el animal es el lugar donde va a vivir durante toda su vida, es necesario aprender del entorno cuanto antes (Box, 1984). Los primeros aprendizajes de los animales son para satisfacer las necesidades primarias de alimento, reproducción y mantenimiento. Sin embargo hay elementos en el repertorio conductual que no satisfacen estas necesidades primarias, los animales tienden a investigar y explorar el entorno por razones cognitivas (Campbell, 1966; Suomi y Harlow, 1970; Baldwin y Baldwin, 1974). Según este razonamiento, la experiencia provista por el juego es asimilada por el cerebro ayudando a conocer y predecir los cambios de los eventos en el hábitat en que vive el animal. Cuando ratas criadas en completo aislamiento fueron observadas en un paisaje abierto, presentaron hiperactividad y lentitud a la hora de hacer discriminaciones que previamente habían aprendido. El juego permite a los jugadores descubrir cómo interactuar con los elementos del ambiente (Poirier y Smith, 1974). Los chimpancés que crecieron en condiciones en las que no tenían acceso a ningún objeto no consiguieron aprender a utilizar palos como instrumentos cuando alcanzaron la edad adulta (Birch, 1945). Unido a esto, existe la teoría de que el juego ayuda a mantener una estimulación sensorial óptima (Baldwin y Baldwin, 1977). Según estos autores, el juego produce nuevas y variadas secuencias de

actividad que son más estimulantes que los comportamientos rutinarios, predecibles y poco novedosos. El juego podría mantener un nivel de estimulación medio, que es el adecuado para un aprendizaje eficiente. Sin embargo, un animal que no juegue puede obtener una estimulación neuronal adecuada a través de otros comportamientos como buscar alimento o explorar el entorno.

I.2.4. EL JUEGO PROMUEVE LA FLEXIBILIDAD DEL COMPORTAMIENTO

La base de la flexibilidad es la habilidad para ajustarse a nuevas situaciones. El juego es planteado en este contexto como una posible base de la variabilidad en el comportamiento, ya que a través del juego podrían surgir nuevos comportamientos beneficiosos para adaptarse a la novedad y al cambio (Fagen, 1987; Burton y Bick, 1971). Ratas criadas en ambientes enriquecidos donde el juego ocurre más a menudo, respondieron mejor a situaciones nuevas, mientras que las ratas criadas en un contexto no propio para el juego desarrollaron ansiedad y falta de flexibilidad (Hinde, 1966). El juego podría influir en el desarrollo en un nivel más básico, es decir, en vez de tener funciones específicas en el desarrollo físico, social y cognitivo como es defendido clásicamente, actuaría como motor en la variabilidad en el comportamiento (Humpreys y Einon, 1981). Sin embargo, no existe apenas evidencia de una relación

directa entre el juego y la capacidad para adaptarse a nuevos ambientes o cambios (Box, 1991).

I.2.5. EL JUEGO COMO UN COMPORTAMIENTO SIN PROPÓSITO

A pesar de los beneficios adscritos al juego, no existe ninguna evidencia empírica que soporte las hipótesis de que el juego sea beneficioso para alguna especie (Loizos, 1967). A menudo, el juego aparece y desaparece del comportamiento de un animal sin una causa aparente, y la única evidencia constatada es que tiene costes de tiempo y energía (Martin, 1981; Bekoff y Byers, 1992). Lo cierto es que en algunos ambientes el juego social no aparenta ser esencial para la supervivencia de las especies, sin juego la vida continua, tal vez en un estilo social más calmado, pero no en una manera incompatible con la supervivencia (Baldwin y Baldwin, 1977). Por otro lado, un animal que no juegue, al buscar alimento, viajar, o explorar el entorno puede obtener suficiente ejercicio, desarrollo muscular y un adecuado desarrollo neural. Es decir, el juego no tiene porque tener el monopolio en el aprendizaje. Loizos (1967) hace notar que aún no ha sido probado que los animales que no juegan o juegan menos son menos eficientes en su vida adulta que los que lo hacen más regularmente. Desgraciadamente, los estudios que han intentado suprimir el juego del repertorio de conducta del animal han errado en dar conclusiones acertadas por tener el efecto secundario de deprimir el comportamiento social en su globalidad (Bekoff, 1972;

Thor y Holloway, 1982; Martin y Caro, 1985). Bekoff (1972) explica que no hay demostración empírica de la suposición general que defiende el juego como un ingrediente necesario de los patrones normales de socialización.

I.3. FACTORES SOCIALES Y ECOLÓGICOS EN EL JUEGO

A pesar de las dificultades para definir el juego o buscarle una función biológica concreta, lo que es evidente es que los animales juegan (sea cual sea su definición) y que esta actividad tiene costes en términos de tiempo y energía (Martin, 1981; Miller y Byers, 1991; Bekoff y Byers, 1992). El comportamiento es una forma de adaptación al contexto en el que vivieron y viven actualmente los organismos, un compromiso entre el medio físico y otras variables como el desarrollo, la genética, la percepción o la cognición (Box, 1984). Individuos de diferente género, edad y especie, viviendo en entornos distintos, resuelven problemas que son una integración de las condiciones de su ambiente físico y social.

Es difícil determinar todas las relaciones entre la ecología y el comportamiento, ya que todos los factores están entremezclados y es imposible encontrar relaciones lineales entre ellos. Sin embargo, nos podemos acercar al análisis de estas relaciones tomando en consideración la importancia que tienen algunos factores sobre otros, especialmente los que están directamente ligados a la supervivencia

inmediata, como la alimentación o la defensa ante los depredadores (Caro, 1987).

Podemos dividir las variables que influyen en el juego en ecológicas y sociales. Las variables ecológicas se refieren a las características del ambiente en el que vive un organismo y las relaciones directas con él, como conseguir alimento o huir de un depredador. Las variables sociales se refieren a la demografía, composición de grupo, estructura social y las características individuales como la edad y el sexo. De esta manera, el comportamiento de juego tiene relación con una larga lista de variables físicas (alimento, hábitat, clima, refugio, etc.) y sociales (desarrollo, sexo, experiencia, relaciones interindividuales, personalidad, etc.). Estas variables pueden limitar o favorecer el juego y de esta manera se puede averiguar más sobre las relaciones de este comportamiento y los factores físicos y sociales. La literatura existente indica un amplio grado de variabilidad en el juego a través de diferentes hábitats y es razonable asumir que el juego está entre esos comportamientos que cambian su frecuencia debido a las características físicas y sociales de cada lugar (Zucker y Clarke, 1992).

El grado en que la cantidad de juego varía en función de las variables sociales y ecológicas no es conocido en detalle, pero si existen algunos datos evidentes, ya que el juego tiene costes en términos de tiempo, energía y supervivencia (exposición a depredadores y heridas) (Caro,

INTRODUCCIÓN

1987; Harcourt, 1991; Miller y Byers, 1991; Bekoff y Byers, 1992). Los ambientes naturales no siempre permiten a los animales disponer del tiempo libre para jugar. Hambre, sed, termorregulación, huida de peligros y otras actividades prioritarias para la supervivencia toman todo el tiempo, la energía y la atención del animal cuando se presentan. Este punto de vista es compatible con la hipótesis de que el juego sucede cuando hay un excedente de energía, es decir cuando existe una energía sobrante disponible (Beach, 1945). El juego tiende a desaparecer cuando los animales están en condiciones adversas, por lo que el nivel de juego puede usarse como indicador de la calidad del ambiente (Merrick, 1977; Fagen, 1981; Sommer y Mendoza-Granados, 1995; Enomoto, 1990). Esto indica que ha de existir un mecanismo para suprimir el juego en situaciones desfavorables. Cuando los costes del juego son excesivos la selección natural los hace desaparecer del repertorio de conducta. Por ejemplo, estudios experimentales muestran un declinar del juego en respuesta a alimento impredecible (Altmann, 1959; Loizos, 1967; Loy, 1970; Southwick, 1970; Balwin y Baldwin, 1974; 1978; Lee, 1984; Chamove y Anderson, 1988). El conocimiento sobre los costos del juego nos permite inferir más sobre los posibles beneficios del juego (Harcourt, 1991).

I.3.1. FACTORES ECOLÓGICOS

I.3.1.1. ALIMENTACIÓN

Todos los animales necesitan energía para mantener los procesos metabólicos básicos, para regular las funciones corporales esenciales y para mantener su crecimiento, desarrollo y reproducción. Por esto, las estrategias de forrajeo son clave en la rutina de las actividades diarias, en el comportamiento social, y en la dinámica de las poblaciones (Lee, 1988). La teoría de alimentación óptima predice que los animales intentarán que la energía obtenida por unidad de tiempo sea la máxima (maximización de la tasa de obtención de energía neta) o que la energía obtenida por unidad de energía empleada sea la máxima (maximización de la eficiencia en la obtención de energía) (Stephens y Krebs, 1986). Por otro lado, la teoría de selección sexual predice que las hembras dedicarán un tiempo considerable a forrajear ya que su producción de descendencia depende directamente de la cantidad y cualidad del alimento obtenido, mientras que los machos deberán invertir primeramente en la obtención de pareja sexual (Clutton-Brock y Parker, 1992). Por lo tanto, los machos minimizarán el tiempo que han de dedicar a forrajear ya que ellos tienen que alimentarse mínimamente para mantener sus objetivos.

Las estrategias de forrajeo pueden resumirse en las variables de ámbito vital o hogareño (*home range*), composición de la dieta y los patrones de actividad (el porcentaje de tiempo utilizado en alimentarse, moverse y descansar). La alimentación usualmente toma preferencia sobre otras

INTRODUCCIÓN

actividades como el descanso, la locomoción, el acicalamiento (espulgamiento o *grooming*) o el juego (Malik y Southwick, 1988). Estudios de campo y de laboratorio han demostrado que una gran proporción de interacciones agresivas suceden como resultado de la competición por el alimento (Chalmers, 1968; Southwick, 1970). En cuanto a su efecto sobre el juego, éste decrece en cuanto la disponibilidad de alimento va siendo menor (Altmann, 1959; Loizos, 1967; Loy, 1970; Southwick, 1970; Balwin y Baldwin, 1974; Lee, 1984; Chamove y Anderson, 1988). La cantidad de juego de los animales es variable en función de la capacidad que tengan para encontrar comida y de la abundancia, calidad y distribución del alimento. El alimento se reparte a lo largo del tiempo y del espacio, no estando disponible ni en un mismo lugar, ni en un mismo momento (Milton, 1980). Los animales tienen que buscar y esperar para conseguir comida. Si la disponibilidad de alimento es mayor, el área de forrajeo diaria será menor ya que el animal no tendrá que viajar lejos para asegurarse suficiente comida y consecuentemente al pasar menos tiempo forrajeando quedará más tiempo para otras actividades como el juego (DeVore y Hall, 1965; Altmann y Altmann, 1970). El juego en los primates es particularmente sensible a cambios en la calidad de la dieta (Baldwin y Baldwin, 1976; Lee, 1984) y se vuelve raro o desaparece bajo condiciones de restricciones de energía (Martin, 1981; Bekoff y Byers, 1992):

Cuando los monos ardilla (*Saimiri sciureus*) fueron estudiados en condiciones controladas forzándolos a pasar largos períodos de tiempo en condiciones de dificultad de encontrar comida, el juego descendió considerablemente (Baldwin y Baldwin, 1976). Una de las razones de que jugaran más los *Cebus apella* que los *Cebus albifrons* en cautividad fue que los primeros no tenían ninguna restricción de comida (Visalberghi y Guidi, 1998). El juego de los monos verdes (*Cercopithecus aethiops*) se reduce en condiciones de baja energía por restricción de comida (Lee, 1984). En chimpancés el juego apenas sucede cuando se están alimentando, y cuando esta actividad termina se vuelve más frecuente (Markus y Croft, 1995). Loy (1970) observó que el juego se reducía en monos *rhesus* cuando las provisiones de comida eran repentinamente restringidas. Richard (1974) encontró resultados similares para lémures (*Propithecus verreauxi*). Los langures (*Presbytis entellus*) que vivían en un hábitat rico en recursos de alimentación jugaron mucho más frecuentemente que langures que vivían en un hábitat pobre (Sommer y Mendoza-Granados, 1995). Altmann (1998) determinó una relación positiva entre la calidad de la dieta y el tiempo y la frecuencia del juego social en babuinos.

I.3.1.2. DEPRDACIÓN

A pesar de que la depredación directa raramente es observada por el ojo humano (tal vez por que la mayoría de los predadores de primates evitan

INTRODUCCIÓN

al hombre), la defensa ante los depredadores es clave en la organización social y evolución de los animales sociales (Anderson, 1986). Los requerimientos antidepredatorios afectan a muchos aspectos del comportamiento, desde el cuidado parental a la selección del ámbito vital y a los patrones de actividad. Como ya hemos citado, el comportamiento de juego desaparecerá ante una situación de amenaza de depredación para pasar a actividades como la vigilancia, la defensa o la huida para evitar ser devorado. Es predecible que un animal se dedique a jugar más en períodos de baja presión depredadora. La forma y la frecuencia en tiempo y en espacio de un comportamiento como el juego, que se apodera de la atención de los animales y que hace de los animales jugadores un foco para los predadores, hay que tenerlas en cuenta a la hora de su expresión (Fagen, 1981). Alrededor de un 80% de los osos Marinos juveniles (*Arctocephalus australis*) fueron depredados por leones Marinos (*Otaria byronia*) mientras jugaban (Harcourt, 1991). Caro (1987) anota que una de las razones por la cual las hembras de guepardo (*Acinonyx jubatus*) fallaron al cazar su presa fue la actividad de juego llamativa de sus cachorros que la acompañaban. El riesgo de ser atacado por un depredador difiere enormemente entre especies. A la larga, este riesgo sopesado con los beneficios potenciales del juego, debe haber influido sobre la evolución de este comportamiento (Harcourt, 1991).

Conocemos relativamente poco sobre las causas de mortalidad de las poblaciones de primates en hábitat natural. Además de los depredadores, las epidemias pueden causar grandes incrementos en las tasas de mortalidad (Box, 1981). Los monos aulladores (*Alouatta palliata*) están sujetos a la parasitación de la mosca barrenadora (*Alouattamyia baeri*) que le produce daños en su salud e incluso la muerte (Milton, 1996). En la medida que la enfermedad afecta la condición física del animal, la expresión del juego desaparecerá (Fagen, 1981).

I.3.1.3. TIPO DE HÁBITAT

El entorno afecta a los patrones de juego al comienzo de la vida de un animal y será reforzado por la estructura social presente (Smith, 1978). Una especie animal juega diferente de otra por pertenecer a diferentes nichos ecológicos (Fagen, 1981). Ya que el juego es muchas veces citado como una conducta integradora del comportamiento en especies sociales (Owens, 1975; Cheney, 1978; Eibl-Eibesfeldt, 1982), en primates debería esperarse una variación entre especies terrestres que requieren una organización social más estricta y especies arbóreas que poseen estructuras sociales más laxas (Sussman, 1977). Como ya citamos anteriormente, Pellis e Iwaniuk (2000) estudiaron el juego en primates adultos de 71 especies diferentes y mostraron que existía menos juego social en especies que tenían sistemas sociales rígidos

INTRODUCCIÓN

como los cercopitecidos, por el contrario especies con estructuras sociales más dinámicas como los chimpancés o los monos araña presentaban más juego. Baldwin (1986) sugirió que los monos arbóreos han de jugar de una manera más cautelosa que los monos terrestres, pues en un contexto arbóreo las caídas son más peligrosas, aunque algunas especies pueden compensar este peligro usando sus colas como soporte durante el juego. Baldwin propone además que el juego en primates arbóreos podría verse afectado por la estacionalidad, en la medida en que el follaje mayor de la estación húmeda provee más seguridad a la hora de amortiguar la caída que en la estación seca, donde la cantidad de hojas es menor. El juego ha sido menos observado entre babuinos infantiles y juveniles (*Papio ursinus*) de un barranco en un desierto que babuinos de un área pantanosa (Hamilton *et al*, 1978). Estos autores explican esta diferencia por existir en este último lugar gran variedad de objetos de juego, como grandes cocoteros, que eran preferidos por los babuinos. Berger (1979) examinó varios aspectos del juego en poblaciones de borrego cimarrón (*Ovis canadensis*) que usaban 3 hábitats diferentes: zona de montaña, zona semiárida y zona desértica. En este último hábitat, cuando los borregos jugaban hacían contacto con un cacto lleno de espinas (*Opuntia spp*). Este contacto aparentemente doloroso, parecía ser la causa de que el juego de los borregos decreciera.

1.3.1.3.1. JUEGO EN CAUTIVIDAD

Es probable que los animales cautivos jueguen más de lo que cabría esperarse. Algunos investigadores sostienen que la forma y la función del juego en cautividad deben de ser similares a los del juego en animales silvestres (Maple y Zucker, 1978). Los estudios en situaciones de cautiverio dan la oportunidad para ver el comportamiento de los animales en ambientes experimentales controlados. En cautividad, donde la comida es disponible al momento, donde no existen depredadores y donde hay pocos estímulos en los que el animal ocupe su tiempo, el juego debe darse más frecuentemente que en libertad, donde éste comportamiento se vuelve muchas veces incompatible con las actividades inmediatas de buscar comida, cuidado de las crías o escapar de un depredador (Chalmers, 1980). Además, algunos autores sugieren que la cautividad y su consecuente falta de predadores y alimento siempre disponible podrían alargar el período juvenil (neotenia) que se vería expresado en el juego (Goodall, 1986; Bloomsith, 1989; Enomoto, 1990).

Ya hemos citado estudios de cautiverio de restricción de comida y juego donde éste decrece en cuanto el alimento va siendo más escaso (Altmann, 1959; Loizos, 1967; Loy, 1970; Southwick, 1970; Balwin y Baldwin, 1974; Lee, 1981; Chamove y Anderson, 1988). El autor Wood (1997) demostró que chimpancés cautivos cuando se encontraron en un ambiente estimulante jugaron más tiempo, con más frecuencia y existió

INTRODUCCIÓN

más juego en adultos. La expresión del juego puede ser un índice de bienestar para animales cautivos (Hinde, 1966; Maté, 1999). Las funciones del juego son mejor entendidas cuando los trabajos de laboratorio y campo se juntan para estudiar en qué condiciones el juego es más probable.

I.3.1.3.2. FRAGMENTACIÓN

Los bosques tropicales que originalmente ocupaban una gran extensión en Centroamérica, han perdido gran parte de su vegetación original en los últimos años debido a las actividades agrícolas y ganaderas, la extracción de madera y el crecimiento demográfico, quedando aisladas muchas especies de animales silvestres (Whitmore, 1997). La fragmentación conlleva un empobrecimiento de la diversidad vegetal debido a la imposibilidad de procesos básicos como la polinización y la dispersión de las semillas (Gason *et al*, 2000). Las especies de animales aisladas corren mayor riesgo de desaparecer si no son capaces de adaptarse a la reducción del área, diversidad y riqueza de su hábitat natural (Chivers, 1991).

En un ambiente perturbado por la fragmentación, la clave para la supervivencia es la habilidad para explotar los recursos existentes: qué comer y cómo encontrar la comida para sobrevivir en un hábitat cambiante donde muchos ingredientes de la alimentación típica no

están disponibles (Box, 1991). Habitar un área depende principalmente de los recursos de alimento que contiene (Napier & Napier, 1985). La fragmentación afecta al juego en la medida en que reduce el espacio y la disponibilidad de recursos. El tamaño de grupo en primates decrece a medida que el tamaño del área donde viven los animales se hace más pequeño (Eisenberg *et al*, 1972), por lo que la fragmentación influye directamente en la demografía de individuos y por lo tanto en la disponibilidad del número de jugadores potenciales en el grupo para que se presente el juego.

I.3.1.4. PATRONES DE ACTIVIDAD

La cantidad de tiempo y energía de que dispone un organismo para realizar sus actividades es limitada, las actividades predominantes quitan el tiempo y la energía para realizar otras (Williamson y Dunbar, 1999). Los patrones de actividad nos indican a qué dedican el tiempo los animales y cómo lo distribuyen. Hay especies que son activas durante el día (diurnas) y otras activas durante la noche (nocturnas). Por lo general, la mayor parte del tiempo es usado para moverse, alimentarse y descansar. Así, los patrones de actividad en los animales pueden seguir ciclos predecibles de locomoción, alimentación y descanso entremezclándose con actividades sociales (Richard, 1985). Las actividades sociales se ven restringidas en la medida que las actividades primarias ocupan más o menos tiempo.

INTRODUCCIÓN

Se asume que el tiempo del patrón de actividad se puede traducir en presupuestos de energía que afectan a componentes del *fitness* como el crecimiento, la fecundidad y la supervivencia (Blanckenhorn, 1991; Lemon, 1991; Isbell y Young, 1993; Altmann, 1998; Williamson y Dunbar, 1999). Ya que el tiempo dedicado a cada patrón de actividad puede medirse fácilmente, éste es un dato valioso cuando investigamos las consecuencias del comportamiento de forrajeo sobre los componentes del *fitness* (Parker, 1992). En este sentido, el tiempo que es dedicado a alimentarse es clave en las actividades de los primates:

En un estudio sobre chimpancés y orangutanes se observó que los chimpancés pasaban el 55% de su tiempo viajando y alimentándose, mientras que los orangutanes, primates menos sociales y más solitarios, utilizaban un 79% (Galdikas *et al*, 1981). Estos autores sugieren que existe una relación inversa entre los requisitos sociales y los nutricionales, a más tiempo forrajeando sucederán menos actividades sociales. Loy (1970) encontró que el juego y el descanso de los monos *rhesus* disminuían cuando el tiempo dedicado a alimentarse aumentaba. En épocas de escasez el tiempo dedicado a alimentarse es mayor y el resto de las actividades ocupan menos atención al animal. Cuanto más tiempo es dedicado a alimentarse y/o menor comida es obtenida por las actividades de forrajeo, es más probable que el juego y otras actividades sociales ocupen menos tiempo. Así mismo, existe la posibilidad de que en condiciones de restricción de alimento, los breves episodios que los

animales dedican a interacciones sociales tengan la forma de agonismo como resultado de una situación que promueve el conflicto por recursos limitados (Oates, 1986; Andrews y Rosenblum, 1988).

I.3.2. FACTORES SOCIALES

I.3.2.1. DEMOGRAFÍA, COMPOSICIÓN DEL GRUPO Y ESTRUCTURA SOCIAL

La demografía afecta la expresión del comportamiento de juego dando más o menos posibilidades para relacionarse (Owens, 1975; Cheney, 1978; Baldwin, 1986; Zucker y Clarke, 1992). Los grupos mayores potencialmente poseen mayor número de jugadores y normalmente más clases sociales diferentes (individuos clasificados según la edad y el sexo: p.e.: machos adultos, hembras adultas e individuos jóvenes) con los que poder jugar. Además, teniendo en cuenta que los animales inmaduros juegan más y son un estímulo para el juego de los adultos (Mitchell, 1979; Fagen, 1981; Box, 1984), la proporción del grupo perteneciente a individuos inmaduros es un factor crítico en los posibles juegos. Pequeños grupos con pocos individuos de la misma edad, quitan al joven la oportunidad para experimentar el juego social, al contrario que grupos grandes, donde existen potencialmente más disponibilidad de jugadores.

INTRODUCCIÓN

El juego del mono ardilla (*Saimiri spp*) aumentó ampliamente en la medida que el tamaño de grupo aumentaba (Humpreys, 1985). La ausencia de machos adultos en un grupo de chimpancés no permitió a los demás miembros jugar con este tipo de jugador, no dejando opción a jugar con este representante social (Markus y Croft, 1995). En especies de langures (*Presbytis johnii*), cuando los grupos son pequeños el juego entre adultos y juveniles es más frecuente que cuando los grupos son grandes y hay mayor número de juveniles (Poirier, 1970). Maté (1999) encontró que tanto individuos inmaduros como maduros de mangabey gris (*Cercocebus atys lunulatus*) en cautividad jugaron más cuando existían más representantes sociales por edad y sexo. En las sociedades de primates organizadas en matrilineas, un mono joven tendrá parientes cercanos jóvenes y viejos disponibles como compañeros de juego (Loy, 1970). En muchos primates, los animales jóvenes juegan más con sus familiares, tal vez porque este hecho podría reforzar los vínculos de parentesco, especialmente entre madres y crías (Southwick *et al*, 1965; Goodall, 1968; Fedigan, 1972; Owens, 1975; Cheney, 1978). Los individuos de especies que crían estacionalmente siempre tendrán compañeros de juego de la misma edad disponibles para jugar.

La variabilidad de compañeros potenciales para jugar se representa a través del "Dilema del Arlequín" (Fagen, 1981): jugar o no jugar con un compañero cuya preferencia de juego es diferente a la propia. Aunque parece lógico predecir, tal como hemos visto, que a mayor tamaño de

grupo se va a incrementar el número de jugadores, existen también resultados contrarios a esta hipótesis:

Biben (1989) mostró que el juego de los monos ardilla (*Saimiri sciureus*) en cautiverio no cambió significativamente al variar el número de individuos disponibles, lo que indico una persistencia del juego al jugar entre sí individuos que bajo circunstancias de mayor disponibilidad de compañeros no habrían jugado. Es decir, como explica el mismo autor, la oportunidad de juego es más importante que quien se tenga para jugar. Cuando en grupos de lémures (*Prophitecus spp*) hay pocos juveniles, estos juegan más con adultos (Sussman, 1977). Lewis (2000) probó no existir correlación significativa entre el tamaño de grupo y la cantidad de juego social para 7 especies de primates (*Pan troglodytes*, *Hylobates syndactylus*, *Macaca sylvanus*, *Cercopithecus diana*, *Cercopithecus hamlyni*, *Saguinus midas* y *Lemur catta*). El mismo autor relacionó el juego con tamaño de neocórtex y obtuvo una correlación significativa. Es decir, las especies de primates que más juego social tenían, poseían también un tamaño de neocórtex mas grande, por lo que el autor formula la hipótesis de que el juego requiere un nivel alto de capacidad cognitiva. Este resultado sugiere una estrecha relación entre el aprendizaje, la complejidad social y los hábitos de juego.

El grado de migración de los animales influye directamente en la composición y demografía de las especies de animales (Waterman,

INTRODUCCIÓN

1989). Por ejemplo, muchas especies de primates dejan su grupo natal al alcanzar la edad de madurez sexual, como consecuencia de comportamientos agresivos y/o como resultado de una atracción por individuos externos de otro sexo (Chalmers, 1979; Dunbar, 1988). En algunas especies este comportamiento migratorio está basado en el sexo, mientras que en otras los dos sexos emigran. La migración marca el final de la etapa inmadura de muchas especies de primates; una etapa difícil para los individuos que siendo solitarios, son más vulnerables a la predación, al hambre y las agresiones de individuos de otros grupos (Glander, 1992; Cuarón, 1997). Los individuos solitarios o periféricos, al estar en un momento de dispersión, tendrán dificultades para jugar con nuevos individuos hasta no estar totalmente integrados en un nuevo grupo social.

Las especies gregarias precisan de mecanismos de cohesión social que minimicen las consecuencias negativas de la vida en grupo: compartir espacio y recursos (Seyfarth y Cheney, 1984). Los individuos de un grupo social tienen una serie de normas ritualizadas para acceder a los recursos en lugar de resolver su acceso de una manera agresiva. A este orden social se le llama jerarquía de dominancia o rango de dominancia (Wrangham, 1986). Ya que dentro de las posibles funciones del juego se incluye la posibilidad de que sirva para comparar y probar las capacidades sociales del compañero de juego (Fagen, 1974), éste puede servir para adquirir un rango de dominancia (Poirier y Smith, 1974;

Cheney, 1978). De esta manera, los animales de bajo rango que creen vínculos con animales de alto rango mediante el juego, podrían obtener algunos beneficios como un acceso diferencial a los recursos escasos, o incluso para la adquisición de un rango mejor (Varley y Simmes, 1966). Los infantes de babuino (*Papio spp*) que tienen una progenitora de alto rango juegan más y son preferidos como compañeros de juego (Cheney, 1978), similares resultados se han encontrado en *Macaca fuscata* y mono verde (*Cecrophitecus aethiops*) (French, 1981). Al parecer, las hembras de alto rango podrían ser más permisivas con sus crías dejándoles jugar más frecuentemente que las hembras de bajo rango (Baldwin, 1986), pero Zucker y Clarke (1992) fallaron al buscar esta diferencia en monos aulladores *Alouatta palliata*. De igual modo, los Baldwin (1974) observaron que grupos de monos ardilla que no jugaron, formaron relaciones de dominancia normales. Por otro lado, Biben (1989) argumenta el rango jerárquico podría tener una influencia negativa en el juego, ya que, un individuo con alto rango tiende a tomar el papel de dominante y este hecho hace que no sea elegido como compañero de juego.

1.3.2.2. EDAD

El juego es un comportamiento característico de los animales jóvenes (Fagen, 1981). La edad afecta directamente a la cantidad de juego, el juego comienza en la infancia y alcanza su mayor expresión en la etapa

INTRODUCCIÓN

juvenil, después desciende en frecuencia y tiempo según el animal se va haciendo maduro, aunque el juego permanece también en la vida adulta (Mitchell, 1979; Fagen, 1981). Podemos explicar este hecho a través de las funciones que se le adscriben al juego. Si el juego ha sido seleccionado para desarrollar las habilidades físicas necesarias en la vida adulta (Brownlee, 1949), es lógico que sea un comportamiento que suceda especialmente durante las primeras etapas de vida. Por otro lado, si consideramos el juego como un comportamiento que sirve para integrarse socialmente (Cheney, 1978), los individuos jóvenes jugarían más por estar en una etapa del desarrollo en la que necesitan conocer su lugar en el grupo y los adultos expresarían menos este comportamiento por haber establecido sus relaciones sociales a lo largo de la infancia. Otra razón compatible con las anteriores es que, según la edad va aumentando, los animales van perdiendo habilidad para encontrar en el juego la novedad y el estímulo (Baldwin y Baldwin, 1977). Además, los estímulos identificados como juego para un animal joven, pueden ser interpretados como un ataque para un adulto, convirtiendo el juego entre individuos adultos en un comportamiento potencialmente peligroso y por lo tanto menos frecuente (Levy, 1980). Como ya hemos citado en el apartado de funciones del juego, el valor del juego como instrumento de valoración social y facilitación del cortejo puede haber posibilitado que continuara éste en el repertorio de los animales adultos (Pellis y Iwaniuk, 1999; 2000).

A pesar de que los factores que afectan la elección de un compañero de juego no los entendemos en su totalidad, cuando existe variedad y cantidad de compañeros de juego el individuo tiende a jugar con los que tienen una talla y una fuerza comparable (Owens, 1975; Baldwin y Baldwin, 1977;1978; Smith, 1978), lo que coincide generalmente con el mismo grupo de edad. De esta manera, el juego es menos peligroso y se pueden experimentar las mismas habilidades. Si una de las funciones del juego es dar a los inmaduros la posibilidad de aprender sobre las cualidades de su ambiente social, el juego con animales en el mismo estado de desarrollo puede proveer las oportunidades para realizar comparaciones sociales y para experimentar habilidades similares (Baldwin y Baldwin, 1977; Cheney, 1978; Chalmers, 1980; Walters, 1987; Deng y Zhao, 1990; Fontaine, 1994). Por otro lado, el juego de los adultos sucede especialmente con individuos jóvenes (Goodall, 1968; Wemmer y Fleming, 1974; Stevenson, 1978; Fagen, 1981). Este hecho parece deberse a que los progenitores ayudan a su descendencia a obtener los beneficios del juego, particularmente cuando no hay otros compañeros de juego más adecuados como otros individuos inmaduros. Por otro lado, los animales adultos pueden manipular a los animales jóvenes a través del juego (Smith, 1982). Además, los animales jóvenes son siempre una fuente de estímulo para los animales adultos (Fagen, 1981, Box, 1984).

I.3.2.3. SEXO

INTRODUCCIÓN

Tanto machos como hembras juegan; por lo general las hembras prefieren actividades tranquilas y los machos activas (Baldwin y Baldwin, 1977; Müller-Schwarze, 1978; Deng y Zhao, 1990). Los machos suelen jugar mas tiempo y más rudamente que las hembras de la misma edad y dejan de jugar a una edad más tardía. Los machos son más grandes y poseen más fuerza; sólo este hecho debería crear diferencias en la forma de jugar (Chalmers, 1980). Los juegos de lucha entre machos jóvenes pueden estar relacionados con una preparación para la competición reproductiva (Owens, 1975; Jolly, 1985). Por otro lado, el juego de las hembras tal vez tenga relación con la oportunidad de practicar comportamientos maternos antes del período reproductor, por esto el juego femenino puede de ser más tranquilo (Cheney, 1970; Bramblett, 1978). Las hembras jóvenes, una vez se convierten en madres, tienen menos tiempo y energía metabólica para jugar (Fagen, 1981). Las hembras suelen tener el papel más importante en el cuidado de las crías, los machos por otro lado pueden tener más años de adolescencia, más energía y más tiempo para jugar. En primates, parece existir esta tendencia hacia un juego más vigoroso en los machos (Fagen, 1992), aunque ha sido imposible establecer esta diferencia en especies como chimpancés (Markus y Croft, 1995) o monos verdes (Lee, 1984). Así mismo, cuando los primates adultos juegan con sus crías, la intensidad del juego varía en función del sexo: las hembras dirigen

conductas de cuidado y atención mientras que los machos juegan de una manera más ruda.

Poco es sabido sobre la relación entre las hormonas y el juego. Experimentos en laboratorio sugieren que las diferencias sexuales en el juego son controladas por niveles hormonales, relacionándose un nivel alto de testosterona con un juego más activo si ésta es aplicada prenatalmente (Goy y Phoenix, 1971). Al parecer, la naturaleza de las hormonas prenatales actúa en la organización del sistema nervioso central haciendo al animal sensible a estímulos particulares, activando o desactivando una motivación para el comportamiento de juego. Las hienas manchadas (*Crocuta crocuta*) tienen un sistema social donde las hembras dominan a los machos y tienen niveles de andrógenos más grandes que estos (Pedersen *et al*, 1990). Ésta parece ser la razón de que los juveniles de hienas hembra sean marcadamente más juguetonas que los machos. Todo esto sugiere que las hormonas toman un papel determinante en el juego aún por comprender.

I.4. EL JUEGO EN EL MONO AULLADOR *ALOUATTA PALLIATA*

I.4.1. CARACTERÍSTICAS GENERALES

El mono aullador (*Alouatta spp*) es una especie que ha tenido un foco de interés ecológico, etológico y antropológico desde los principios de la primatología (Carpenter, 1934; Neville *et al*, 1988). Los aulladores se

INTRODUCCIÓN

encuentran entre los primates neotropicales más grandes. La especie *Alouatta palliata* de la subfamilia Atelinae (Cebidae) es una de las 9 especies reconocidas del género junto con *A.pigra*, *A.belcebul*, *A.fusca*, *A.caraya*, *A.seniculus*, *A.coibensis*, *A.coibensis* y *A.arctoides* (Rylands et



al., 1995). La distribución del género ocurre desde el sur de México (18°N) al norte de Argentina (27°S) (Crockett y Eisenberg, 1986), habitando desde el nivel del mar hasta

los 1100m de altitud. El mono aullador de manto *Alouatta palliata*, mono zambo o saraguato habita desde el sudeste mexicano (Estados de Veracruz, Campeche, Chiapas, Oaxaca y Tabasco) a través de Centroamérica hasta el sudeste Ecuatoriano (Rylands et al, 1995). Los aulladores son primates arbóreos que habitan el dosel medio alto y que presentan el mayor rango de hábitats naturales entre los primates neotropicales: bosques mesófilos, bosques tropicales perennifolios, bosques tropicales caducifolios, bosques secundarios y manglares (Neville et al, 1988).

La gestación dura alrededor de seis meses y normalmente nace una cría por parto. Las características sexuales secundarias aparecen entre los meses 30 y 50 y sólo en este momento es posible distinguir el sexo a simple vista. Los machos alcanzan la madurez sexual a los 42 meses,

mientras que las hembras inician su actividad sexual alrededor de los 36 meses (Glander, 1980). Los saraguatos son sexualmente dimórficos en cuanto a su tamaño corporal, siendo mayores los machos que las hembras. El peso corporal varía entre los 7 kilos para las hembras y los 8 para los machos (Crockett y Eisenberg, 1986, Neville *et al*, 1998). Las características morfológicas destacables de los aulladores son su cola prensil y su enorme hueso hioides que actúa como resonador y amplificador de las vocalizaciones, causa del nombre de este género de primates. Estas vocalizaciones son emitidas frecuentemente por la mañana temprano o a últimas horas del día y parecen tener la función delimitar los territorios de los grupos de una manera no agresiva (Baldwin y Baldwin, 1976; Sekulic, 1986; Mather, 1995). *Alouatta palliata* se diferencia de las otras especies de aullador por su coloración café claro en el pelaje de sus costados (Rylands *et al*, 1995), es por esto llamado "mono de manto" o "saraguato".

I.4.2. DEPRDACIÓN

Los depredadores de los primates arbóreos han sido descritos anecdóticamente en varias especies de monos neotropicales (Anderson, 1986). Entre los depredadores identificados para el género *Alouatta* se encuentra el águila arpía, *Harpia harpyja* (Peres, 1990; Sherman 1991), el águila monera, *Morphus guianensis* (Julliot, 1994), el jaguar, *Panthera onca* (Peetz *et al.*, 1992; Cuarón, 1997), el ocelote, *Felis pardalis*

INTRODUCCIÓN

(Carpenter, 1934; Braza, 1978), la boa constrictor, *Boa constrictor* (Chapman, 1986), anaconda, *Eunectes Marínus* (Heymann, 1987). El tayra, *Eira barbara*, se reconoce como un posible depredador de los monos de manto (Philips, 1995; Asensio *et al*, 2002), aunque no ha sido observada ninguna depredación exitosa por este mustélido a aulladores. En ocasiones, los aulladores están sometidos a la parasitación de la mosca barrenadora (*Alouattamyia baeri*) que le produce daños en su salud e incluso la muerte (Milton, 1996).

I.4.3. DIETA



El régimen alimentario de los aulladores está esencialmente compuesto de partes vegetales de especies de árboles: hojas jóvenes y frutos maduros complementándose con hojas maduras, frutos inmaduros, peciolas y flores (Milton, 1980; Glander, 1981; Estrada y Coates-Estrada, 1986; Neville *et al*, 1988; Julliot y Sabatier, 1993). Ocasionalmente pueden comer materia animal de insectos contenidos en los frutos maduros, como es el caso de árboles del género *Ficus* (Moraceae), aunque la presencia ocasional de insectos en los contenidos estomacales es atribuida a la ingestión accidental (Crocket y Eisenberg, 1986).

Otras formas no arbóreas como lianas, enredadera y plantas epífitas no son regularmente consumidas por los saraguatos y ocupan normalmente porcentajes bajos del tiempo de alimentación (Neville *et al*, 1988), aunque algunos estudios demuestran la importancia de estas formas de vida en la alimentación de los aulladores (Carmona *et al*, 1999, Gonzalez, 2000). Su dieta vegetariana es muy diversa y variada, sin embargo, existen preferencias por familias de árboles como las leguminosas (Mimosacea, Fabaceae y Caesalpiniaceae), Sapotaceas, Lauraceas y Moraceas (Neville *et al*, 1988). Gaulin (1982) destaca la influencia del género *ficus* (Moraceae) en la distribución y densidad de *Alouatta palliata* destacando la importancia de estos en su dieta. Por tener un consumo de frutos alto, los monos aulladores son reconocidos como importantes dispersores de semillas (Estrada y Coates-Estrada, 1984; Julliot, 1995).

La variabilidad en la dieta del género *Alouatta* está bien documentada (Chapman y Chapman, 1990). Estrada y Coates-Estrada (1984) a lo largo de un estudio de 883 horas reportan el uso de 120 árboles de 27 especies diferentes en la dieta de los aulladores en Los Tuxtlas, México. Los frutos maduros constituyeron un 41% del tiempo de alimentación y las hojas jóvenes un 39%. En La Pacifica (Costa Rica), Glander (1981) con 2071 horas de observación encontró que los monos pasaron el 44.2% del tiempo de alimentación comiendo hojas jóvenes, 12.5%

INTRODUCCIÓN

comiendo frutos, 18.2% comiendo flores y 5.7% comiendo peciolos. Carpenter (1934: 7 meses) obtuvo 55 especies de árboles diferentes para la alimentación de los monos aulladores-en Barro Colorado (Panama). En el mismo lugar, Milton (1980) con 1020 horas de observación reportó 109 especies de árboles en la dieta.

En contraste con los colobineos del viejo mundo, que poseen un sistema digestivo grande con compartimentos separados para la fermentación bacteriana de grandes cantidades de materia vegetal, los aulladores no tienen un tracto digestivo especializado para consumir fibra (Kinzey, 1997). Por esto, los monos aulladores tienen que complementar la falta de un estomago especializado con largas siestas que permiten procesar el alimento vegetal adecuadamente. El mono aullador es por tanto considerado una especie folívora comportamental (Milton, 1980).

1.4.4. COMPORTAMIENTO Y ESTRUCTURA SOCIAL

Existen varios estilos de organización social para *A.palliata* incluido el patrón de fusión-fisión (Kinzey y Cunningham, 1994; Winkler *et al*, 2002). Aunque normalmente el tipo de organización social de *A. palliata* es definido como un sistema unimacho o multimacho (Crocket y Eisenberg, 1986). Por lo general, los monos aulladores no se caracterizan por tener relaciones de dominancia estrictas, ni por

resolver el acceso a los recursos de manera agresiva (Altmann, 1959; Bernstein, 1964; García, 2001).



Tanto machos como hembras pueden formar jerarquías basadas en el acceso al alimento y los lugares de descanso, que varían dinámicamente a lo largo del tiempo (Zucker y Clarke, 1998; Jones, 2000). Los machos inmigrantes permanecen en el grupo si adquieren

dominancia sobre los machos adultos residentes, por lo que en general este patrón de inmigración provoca que los machos jóvenes sean los dominantes (Glander, 1992). Los aulladores son una de las especies de monos que presentan mayor tolerancia social y raramente presentan comportamientos agresivos (Young, 1983). Aún así, han sido descritos casos de infanticidio en *A.palliata* por parte de machos inmigrantes (Bartlett *et al*, 1993). El tamaño del grupo puede variar de los 3 a los 44 individuos siendo la media de 15 a 19 monos (Carpenter, 1934; Neville *et al*, 1988; Eisenberg, 1989). La disponibilidad del alimento y el tamaño de área parecen determinar el tamaño de los grupos de monos aulladores (Estrada y Coates-Estrada, 1994; García-Orduña, 1995).

INTRODUCCIÓN

Debido a las características de conservación de la energía, el mono aullador por lo general tiene un estilo de vida tranquilo, socialmente poco activo (Nagy y Milton, 1979). El repertorio locomotor y postural de los aulladores esta asociado a la locomoción cuadrúpeda moviéndose por encima de las ramas principalmente en el estrato medio y alto del bosque (Carpenter, 1934; Altmann, 1959). Las actividades de los aulladores suceden durante el día siguiendo un patrón predecible de locomoción, alimentación y descanso (Neville *et al.*, 1988). El tiempo dedicado al descanso es el que tiene porcentajes de tiempo más altos, seguido de la alimentación y la locomoción dedicando poco tiempo a las actividades sociales (García-Chiarello, 1993; Bicca-Marques, 1994; Estrada *et al.*, 1999). Los monos aulladores son viajeros energéticamente restringidos por su dieta vegetariana baja en energía y viajan exclusivamente para alcanzar las fuentes de alimento (Milton, 1980).

Las crías de los aulladores son dependientes del cuidado y la protección de sus madres hasta los 6 meses (Glander, 1989). Una vez el infante alcanza los 6 meses de edad comienza a moverse con más libertad y sin tanta dependencia. La migración se presenta en los dos sexos al adquirir la madurez sexual. De esta manera los grupos de monos aulladores están formados por individuos inmigrantes no emparentados (Crocket y Eisenberg, 1987). Son los machos los que se dispersan antes que las hembras. Las machos pueden permanecer solitarios durante 4 años, mientras que las hembras no sobrepasan el año (Glander, 1992).

I.4.5. FRAGMENTACIÓN

Las especies de primates tienen una gran flexibilidad enfrentándose a cambios en el ambiente gracias a su adaptación genética, variabilidad en la conducta y en su dieta (Box, 1984; 1991; Chapman y Chapman, 1990). Para los monos aulladores *Alouatta palliata*, la fragmentación del hábitat es un serio problema para probar sus capacidades de adaptación en varios lugares de los neotrópicos (Rodríguez-Luna *et al*, 1996). Estrada y Coates-Estrada (1994) dieron una estimación de los requerimientos de área para un grupo de 10 monos aulladores en 30-60 ha de bosque tropical. Sin embargo, otros estudios muestran que los monos pueden vivir en áreas más reducidas (García-Orduña, 1995; Estrada y Coates-Estrada 1996; Estrada *et al* 1999; Gómez-Marín *et al*, 2001). Parece que los monos aulladores pueden adaptarse adecuadamente a áreas reducidas gracias a su variabilidad en la dieta (Crocket and Eisenberg 1986; Chapman and Chapman, 1990, Chivers, 1991), pero su ecología y comportamiento son aún pobremente entendidos cuando se enfrentan al aislamiento y la fragmentación (Kinzey, 1997; Vea y Cristobal, 2003). La fragmentación debe afectar a los aulladores en términos de energía en el crecimiento, la reproducción y las actividades de alimentación (García-Chiarello, 1993). Un mejor entendimiento de la fragmentación del paisaje y sus efectos en la ecología, puede darnos las claves para crear estrategias de conservación

adecuadas que puedan controlar estos efectos y promover el futuro de la biota tropical (Saunders *et al*, 1996).

I.4.6. JUEGO



En primates no humanos el juego aparenta ser uniforme en líneas generales: ejercicios locomotores-rotacionales, persecuciones recíprocas, saltos, asimientos, luchas no agonísticas y bocas abiertas y relajadas o “caras de juego” en todas las especies (Fagen, 1992). Un juego social y solitario elaborado caracteriza todas las especies de primates. Sin embargo, a pesar de que el juego a través de los primates posee una uniformidad y un lenguaje muy similar en términos de comunicación, cada juego es específico de cada especie (Fagen, 1981). No parece existir una tasa de juego uniespecífica, pues según el lugar el juego cambia incluso en la misma especie (Baldwin y Baldwin, 1974; Marriot, 1988). La morfología, la organización social y el hábitat deben ser las razones que hacen que el juego varíe al comparar diferentes especies (Box, 1984).

Hay pocos estudios sobre juego en primates del Nuevo Mundo (familias Cebidae y Callithricidae) en comparación con el número de estudios con

monos del Viejo Mundo (familias Cercopithicidae y Pongidae) careciendo de estudios detallados en la mayoría de las especies (Fagen, 1992). En el mono aullador (*Alouatta spp*) el juego ha sido estudiado especialmente dentro de estudios sobre desarrollo y ontogenia en infantes y juveniles en las especies *A. palliata*, *A. seniculus*, *A. caraya* y *A. pigra*. Por lo general los estudios han dado poca información cuantitativa, no habiendo información detallada sobre juego en adultos. Sólo dos estudios publicados tratan extensamente sobre juego en aulladores de la especie *A. palliata* (Baldwin y Baldwin, 1978; Zucker y Clarke, 1992).

Históricamente, Carpenter (1934) en el primer estudio de campo de monos aulladores, ya hace referencia al juego y a sus posibles funciones. Altmann (1959) estudia el desarrollo los 5 primeros meses del infante incluyendo la exploración y el juego, al igual que Bernstein (1964). Richard (1970) incluye el juego de los aulladores en una categoría general de "interacción" que comprende el 0.35% de sus actividades. Neville (1972), en Venezuela, da algunas referencias sobre el juego de los aulladores rojos *Alouatta seniculus*. En Costa Rica, Glander (1975) incluye el juego dentro de las actividades sociales de los aulladores. Los Baldwin (1978) reportan un estudio de 10 meses sobre la exploración y el juego en los primeros meses de vida de los aulladores de manto. Bolin (1981) incluye el juego dentro de su estudio sobre las relaciones entre machos e infantes aulladores negros *Alouatta pigra*. Jones (1983) compara el juego de *Alouatta palliata* en cautiverio con el

INTRODUCCIÓN

que realiza en libertad. Zucker y Clarke (1992) realizan un estudio sobre el desarrollo del juego en infantes y juveniles y discuten el efecto de las variables sociales y físicas sobre su expresión.

1.4.6.1. DESARROLLO

Tabla I. Desarrollo del juego durante el primer año de vida en *Alouatta palliata* (Baldwin y Baldwin, 1978)

<i>Infante 1</i>	0-3 meses	El infante gatea pasivamente sobre la madre mientras ella esta activa, pero descansa o explora táctil o vocalmente el pelo o cabeza de la madre mientras esta inactiva. La coordinación es pobre, especialmente fuera de la madre. La exploración es de tipo locomotor, limitándose prácticamente a moverse alrededor del cuerpo de la madre, aunque pueden suceder períodos de juego social o de manipulación de la vegetación.
<i>Infante 2</i>	3-6 meses	Es mucho más activo y coordinado y pasa más tiempo explorando fuera de la madre, pero aún sus movimientos son torpes tropezando a menudo. La mayoría del tiempo que pasa fuera de la madre lo dedica a la exploración no social, aunque a veces se interesa por otros individuos que normalmente son tolerantes cuando el infante trepa sobre ellos. El infante puede colgarse de la cola y balancearse a 10m de su madre.
<i>Infante 3</i>	6-12 meses	Pasa más tiempo moviéndose independientemente. Frecuentemente juega a luchar con otros infantes a menudo colgándose de la cola y persiguiéndose en juego social.

Carpenter (1934) observa que el juego en *Alouatta palliata* aumenta a lo largo de las 3 primeras etapas del infante hasta llegar a una cota máxima en la edad juvenil (12-20 meses), esto es confirmado por otros estudios (Baldwin y Baldwin 1978; Clarke, 1990; Zucker y Clarke, 1992) y similares resultados han sido observados para *Alouatta seniculus* (Neville, 1972; Mack, 1979). A partir del año de edad el juego tiende a

decrecer a lo largo de la etapa juvenil según la dependencia a comer materia vegetal va siendo mayor (Baldwin y Baldwin, 1978). Los Baldwin (1978) describen el desarrollo de la exploración y el juego en aulladores de manto a lo largo del primer año de vida (tabla I).

El juego social y el solitario son comunes en el juego de los aulladores inmaduros, el juego con objeto no ha sido observado. Ocasionalmente, durante el juego social vigoroso el animal puede “sacudir la cabeza” en la manera que se quitan el agua los perros, moviendo la cabeza repentinamente en un plano horizontal (Baldwin y Baldwin, 1978). Así mismo, durante el juego social de los aulladores también presentan la “cara de juego” y vocalizaciones características. Entre los cébidos de tamaño grande, sólo los monos aulladores producen vocalizaciones de juego (Masataka y Kohda, 1988) que se caracterizan por un ronroneo rítmico de bajo volumen (Baldwin y Baldwin, 1976b).

La vida social de los aulladores no es tan activa como la de otros primates y esto se refleja en el tiempo que dedican a las actividades sociales entre las que se encuentra el juego. La información cuantitativa sobre el juego en aulladores es dispersa y escasa, aunque el juego puede suceder durante toda su vida (Zucker y Clarke, 1992; García, 2001). Bernstein (1964) encontró que los monos jóvenes pasaron el 3% de su tiempo jugando. Richard (1970) incluye el juego de los aulladores en una categoría general de “interacción” que comprende el 0.35% de sus

actividades. Neville (1972) en Venezuela indica que los juegos en los jóvenes pueden durar al menos 30 minutos en aulladores rojos *Alouatta seniculus*. Bolin (1981), en su estudio sobre las relaciones entre machos e infantes aulladores negros *Alouatta pigra*, encuentra un 22.6% de juego en las interacciones sociales estudiadas. Datos *ad libitum* muestran que el tiempo dedicado al juego por machos adultos es de un 0.11% del tiempo de observación frente a 5.79% de los inmaduros, aunque nunca se observó juego entre machos (Zucker y Clarke, 1992). El mismo estudio mostró que un 93% los animales inmaduros prefieren jugar con otros inmaduros. García (2001) encontró que el juego entre machos constituye un 9.3% de las interacciones sociales observadas y que la edad de los adultos no era un factor determinante para que sucediera más juego. No parece existir un patrón de desarrollo en cuanto a la estructura del comportamiento de juego en aulladores; animales jóvenes y adultos juegan de la misma manera (Baldwin y Badlwin, 1978; Zucker y Clarke, 1992).

I.4.6.2. FUNCIÓN

Las funciones que se le atribuyen al juego de *Alouatta* son referidas a la cohesión y a la integración social. A través del juego, los aulladores jóvenes obtienen experiencias sociales (destrezas sociales, roles, comportamiento sexual, comportamiento maternal, agresión controlada y otras) que facilitan su integración y establecimiento de relaciones

sociales positivas con los demás individuos del grupo (Carpenter, 1934; Altmann 1959; Baldwin, 1977). Esto resulta paradójico ya que los individuos inmaduros cuando adquieren la madurez sexual dejan su grupo natal (Baldwin, 1986). García (2001) añade que el juego entre machos adultos en particular, además del establecimiento y la manutención de lazos sociales, es una manera de medir y testar capacidades físicas entre individuos.

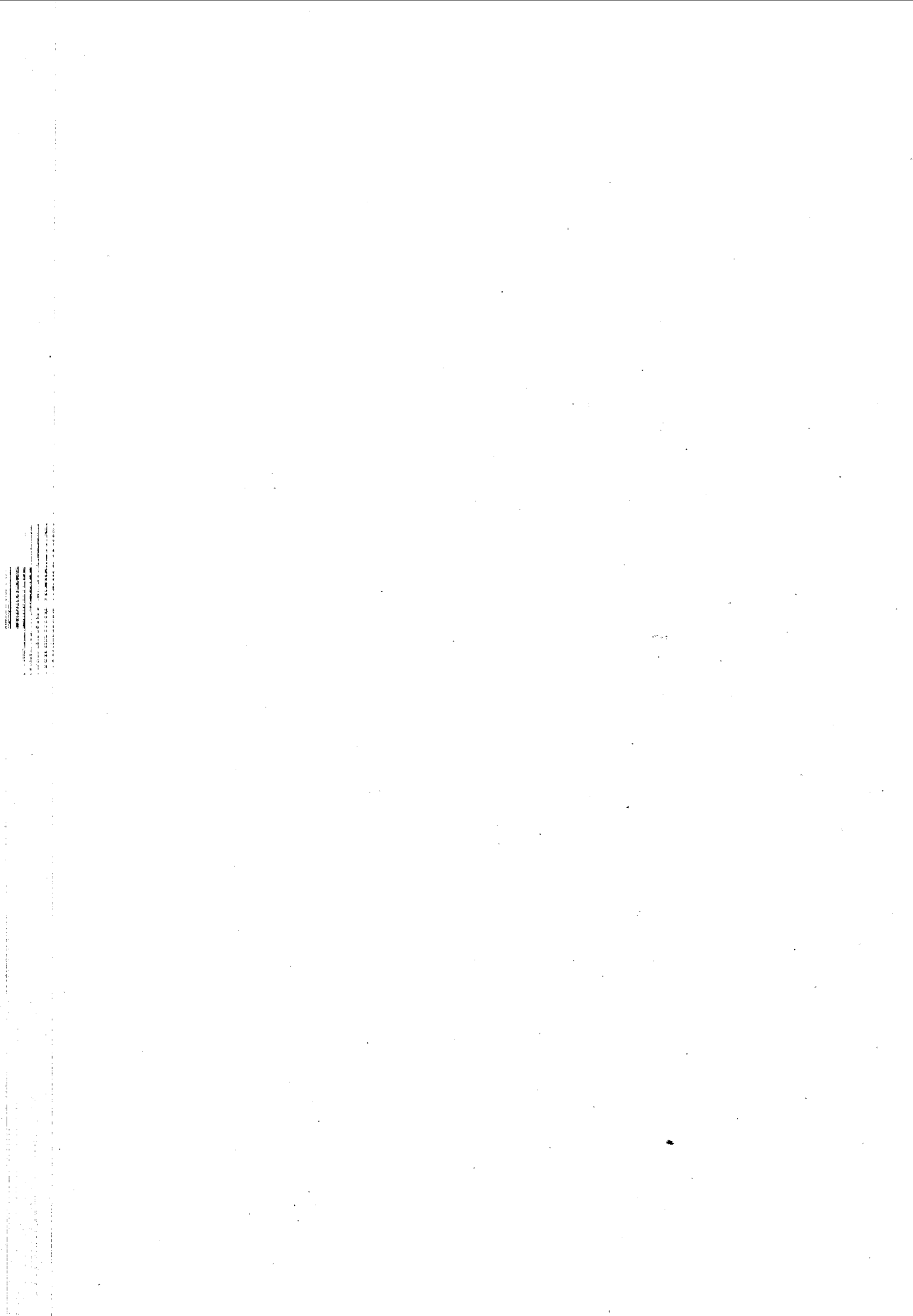
I.4.6.3. VARIABLES QUE INFLUYEN EL JUEGO EN *ALOUATTA*

Los infantes juegan mientras sus madres descansan o se alimentan (Carpenter, 1934). Altmann (1959) apunta que el juego se ve afectado por la búsqueda de alimento y la defensa de los depredadores. Sólo cuando el mono está libre del estrés que le produce la posible depredación o la falta de comida jugará. Baldwin (1986) también describe algunos tipos de especialización que han desarrollado los aulladores en respuesta a las condiciones ecológicas que pueden facilitar o impedir el juego. De estas especializaciones las más importantes son la dieta, el tipo de vida arbórea, el tamaño de grupo y la restricción maternal por relaciones de dominancia estrictas.

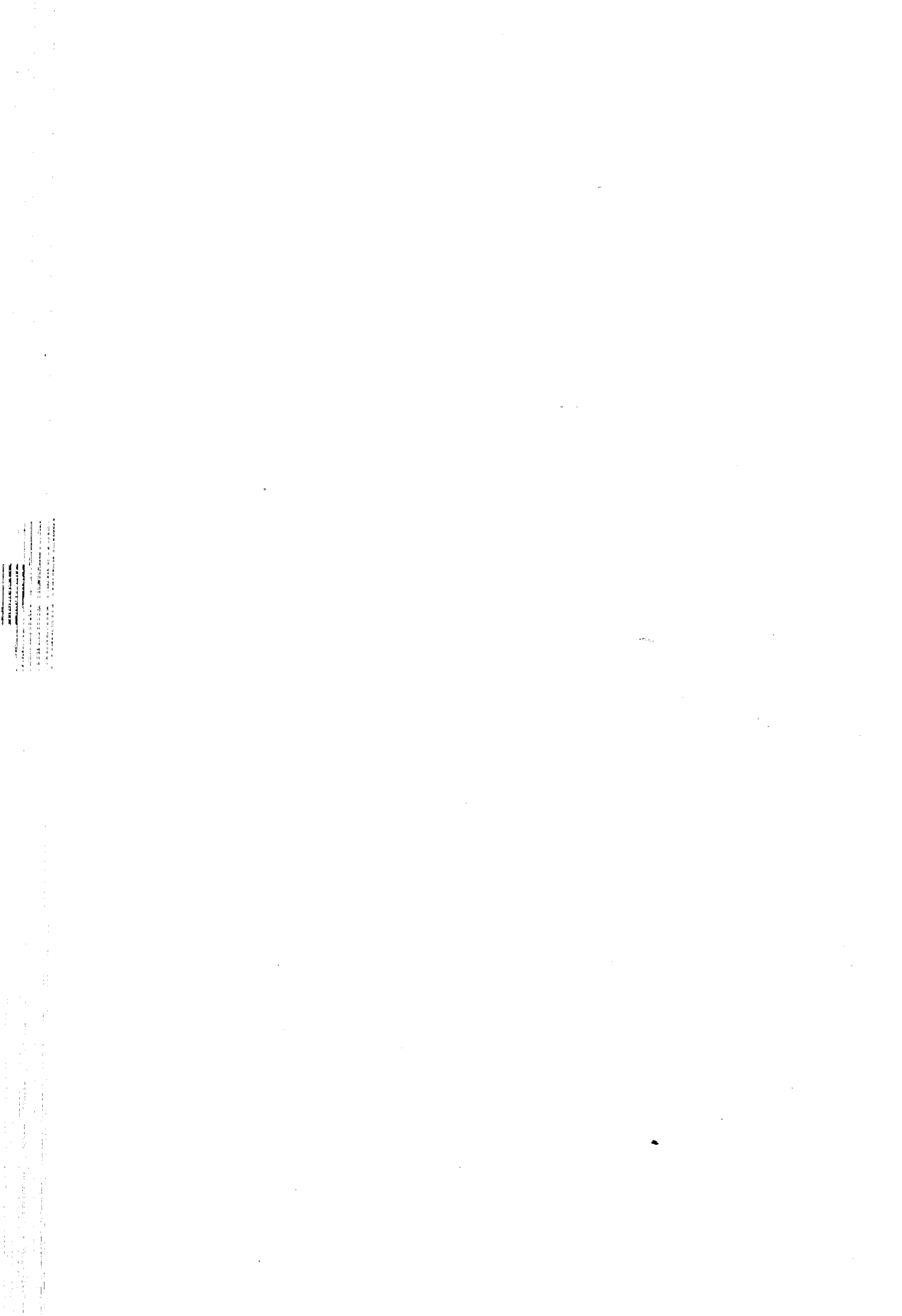
El juego va desapareciendo con la edad según el aullador va dependiendo más del consumo de materia vegetal y necesita pasar más tiempo descansando después de alimentarse. De esta manera, puede

INTRODUCCIÓN

conservar la energía necesaria para otras actividades como la locomoción (Baldwin y Baldwin, 1978; Milton, 1980). Glander (1975) explicó las diferencias en el comportamiento de juego por los cambios en la composición de grupo y demografía, grupos mayores presentaron más juego. Jones (1983) encuentra que el juego de *Alouatta palliata* en cautiverio presenta una tasa 10 veces mayor de lo observado en libertad. Baldwin (1986) sugirió que las hembras de un rango jerárquico alto deberían permitir jugar más a sus crías que hembras de rango bajo y que estas serían elegidas en mayor medida como compañeras de juego. Zucker y Clarke (1992) consideraron esta hipótesis pero no observaron ningún efecto de esta variable sobre el juego o las preferencias de compañero de juego. Los mismos autores argumentan que siendo el juego un comportamiento dinámico dependiente de las variables sociales y ecológicas, el impacto en los procesos sociales por los cambios en el hábitat de deforestación puede ser notado por cambios en este comportamiento. Aunque otras categorías de comportamiento social (como la agresión o el espulgamiento) son también sensibles a las variables citadas, estos comportamientos son relativamente escasos en los aulladores y los cambios en las variables del juego deberían ser la mejor manera de comparar efectos en la calidad del hábitat sobre estos primates.

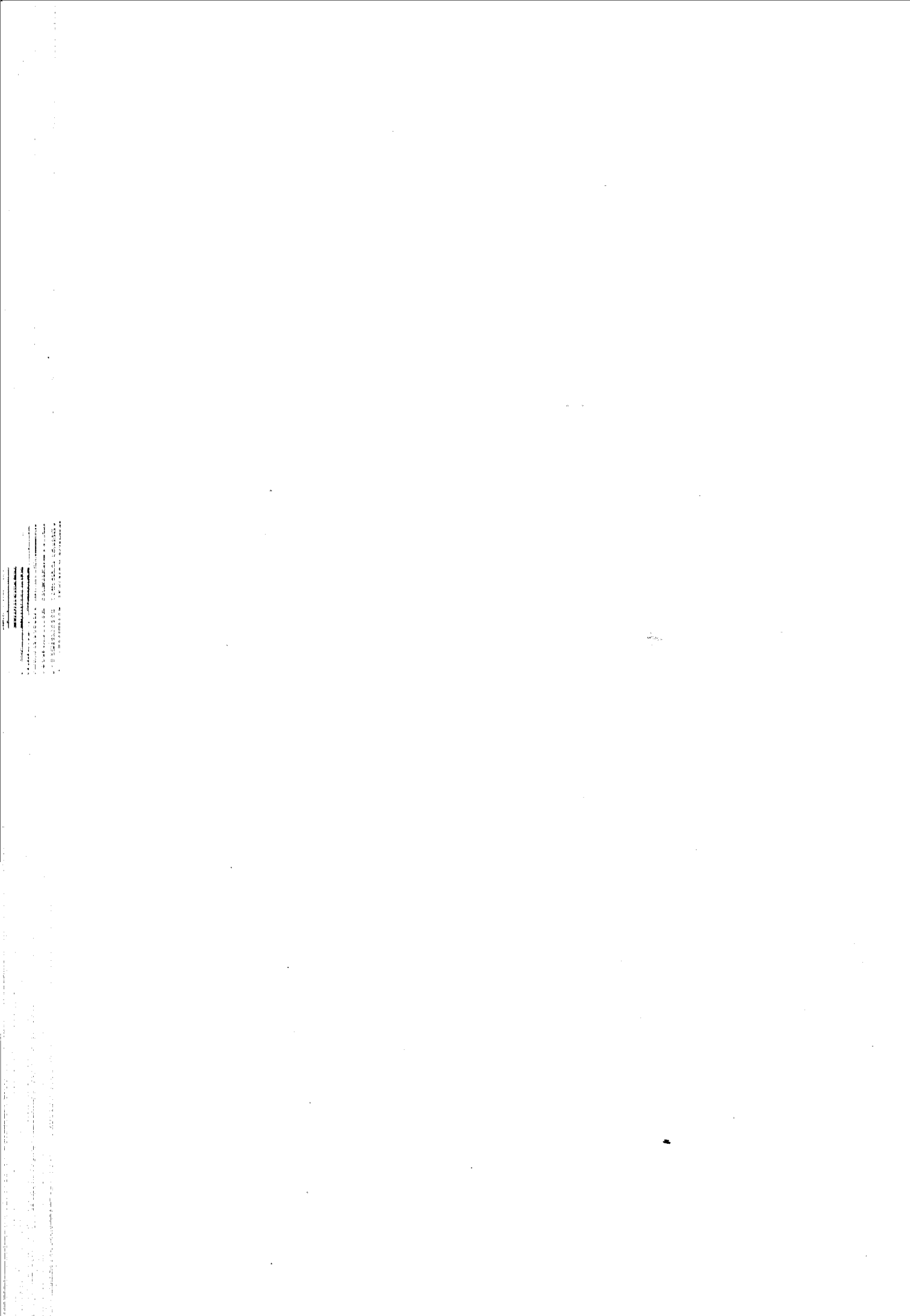


II. OBJETIVOS

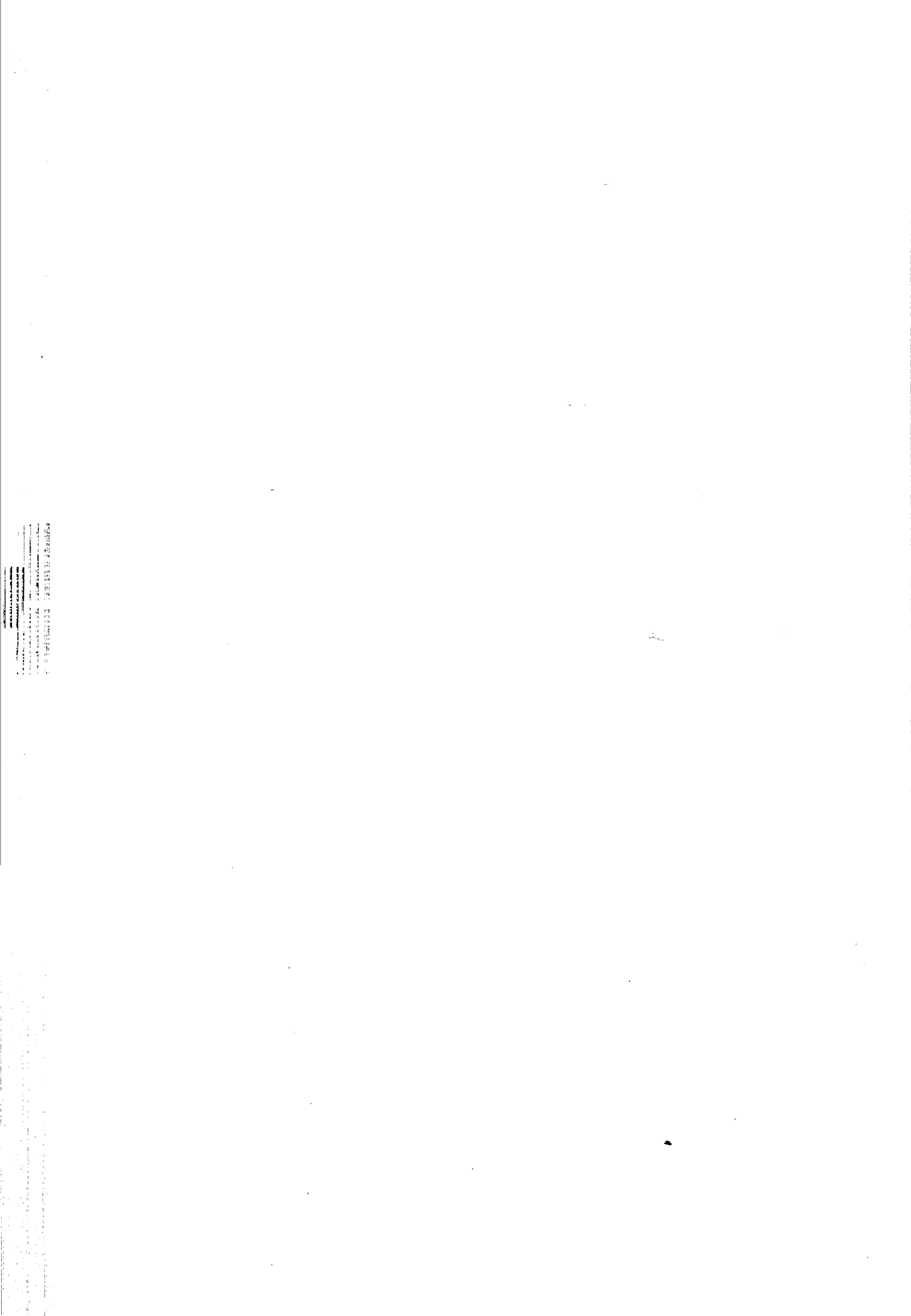


OBJETIVOS

Ante la evidencia empírica de que los animales con falta de alimento juegan menos, la especie de mono aullador *Alouatta palliata* ofrece una oportunidad única para estudiar el impacto de la ecología en el comportamiento y especialmente en el juego. La necesidad de este primate para conservar energía necesaria para viajar y forrajear influye directamente en el tiempo disponible para un comportamiento tan energéticamente costoso como el juego. Dada la poca información de juego en el género *Alouatta*, nuestro objetivo es general: explicar las diferencias que podamos encontrar en el juego de aulladores de 3 diferentes lugares por las características sociales (sexo, edad, demografía y composición de grupo) y/o ecológicas (patrón de actividad, dieta y hábitat) de cada lugar. Si en algún lugar los monos están sufriendo la falta o la dificultad de encontrar alimento, el tiempo dedicado a las variables relacionadas con el forrajeo debería correlacionarse negativamente con el tiempo y la frecuencia de juego. Si no encontramos esta relación, los monos se encontrarían en condiciones ecológicas adecuadas para sobrevivir y las diferencias resultantes en el juego serían debidas directamente a los factores sociales de cada lugar.



III. METODOLOGÍA



III.1. LUGARES Y SUJETOS DE ESTUDIO

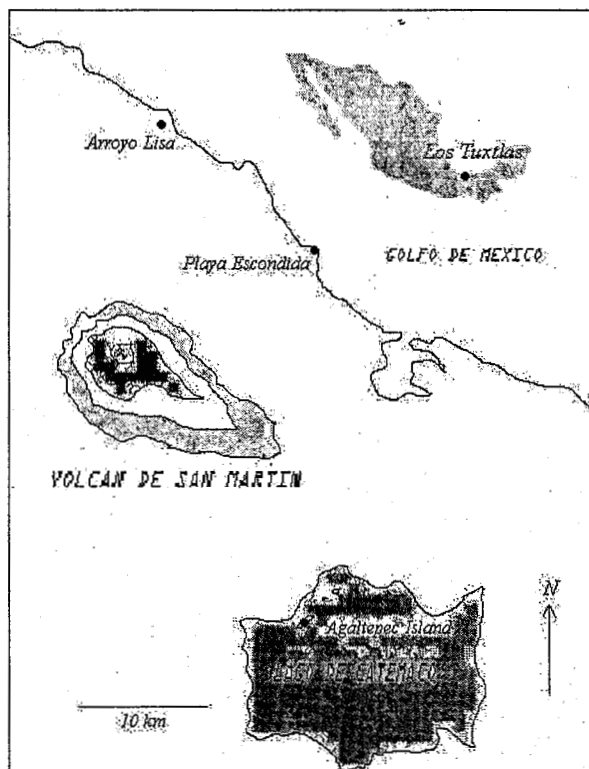


Fig 1. Lugares de estudio.

La región de Los Tuxtlas ($18^{\circ}15'N$ y $95^{\circ}00'O$) del sudeste veracruzano (México) es la zona de bosque tropical perennifolio más septentrional del continente americano, aquí muchos grupos de monos aulladores se encuentran en pequeños fragmentos de vegetación debido a la fragmentación del hábitat en los últimos 40 años (Coates-Estrada, 1988; García-Orduña, 1995; 1996). En esta región *A. palliata* se distribuye en el Volcán San Martín Tuxtla y en la Sierra de Santa Marta de forma fragmentada (García-Orduña, 1996). Estrada y Coates-Estrada (1984) estimaron para un grupo de 10 aulladores en Los Tuxtlas un ámbito hogareño de 60 ha. Aún así existen grupos que ocupan áreas más

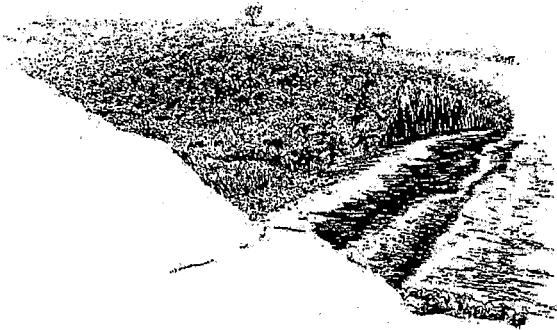
pequeñas y por otro lado muchos manchones de selva de áreas grandes no contienen grupos de saraguatos (García-Orduña, 1995;1996; Gómez-Marín y Asensio, 1997).

El trabajo de campo se realizó en tres lugares diferentes de esta región (Fig. 1), en el sudeste veracruzano (México). El clima es templado y húmedo, la temperatura anual es de 24-26°C y la media de precipitación anual de 3000-4000 mm, distribuida estacionalmente, con un período de relativa sequedad dentre Marzo y Abril (Soto y Gama, 1997). El suelo es de origen volcánico con rocas del pliocuaternario (Martín del Pozzo, 1997) y la vegetación principal es bosque tropical siempreverde (Gómez-Pompa, 1977). Los tres fragmentos de selva elegidos tienen características propias: Playa Escondida, en la costa del golfo de México; la isla Agaltepec ubicada en el lago de Catemaco y Arroyo Liza cerca de la costa.

III.1.1. PLAYA ESCONDIDA (PLA)

Playa Escondida (PLA) (18°27'-18°36'N y 95°03'-95°03'30"O) ocupa alrededor de 56 ha de bosque tropical junto a la costa del Golfo de México entre 0 y 150 metros sobre el nivel del mar. El grupo de estudio contenía un grupo cohesionado de 7 individuos: 2 machos adultos, 2 hembras adultas, 2 juveniles y un infante (Clasificación según Clarke, 1990). La vegetación del fragmento es de bosque tropical alto con

algunos parches de vegetación secundaria. El dosel ronda los 20-25 metros. Los monos pueden emigrar a otros parches de vegetación de



áreas mayores. En ocasiones, coatíes (*Nasua narica*) comieron del mismo árbol al mismo tiempo que lo hacían los aulladores, sólo una vez se

observó una agresión directa de este grupo de monos a un coatí joven (Asensio y Gómez-Marín, 1997). Como posibles depredadores de este grupo de estudio existen el ocelote (*Felix pardalis*) (comunicación de la gente local), el jaguarundi (*Felix jagoarundi*) y la boa constrictor (*Boa constrictor*) (obs. del autor). Un grupo del mustélido tayra (*Eira barbara*) fue observando amenazando a este grupo (Asensio y Gómez-Marín, 2002). Los individuos de este grupo se encuentran regularmente parasitados por la mosca barrenadora (*Alouattamyia baeri*) (Gómez-Marín y Asensio, 1997).

III.1.2. ISLA AGALTEPEC (AGA)

Agaltepec (AGA) (18° 27' - 18° 28' N y 95° 02' - 95° 3' O) es una isla con un área de 8.3 ha localizada en el lago de Catemaco a 360-390m sobre el nivel del mar. Esta isla consiste en un bosque tropical con áreas de vegetación secundaria donde el dosel arbóreo ronda los 15-20m. En el momento del estudio, la isla contenía 59 animales (19 machos adultos,

21 hembras adultas, 11 Juveniles, 8 infantes) que mantenían una estructura social de fusión-fisión (Dias, 2002), una densidad de 7.1

individuos por hectárea.



Al ser una isla los animales no tienen posibilidad de emigrar a

otros grupos por una barrera de 800 metros de agua. No existen depredadores ni mamíferos competidores para los aulladores en este lugar. Este grupo es producto de un proyecto de reintroducción dirigido por la Universidad Veracruzana en el año 1989 cuando se introdujeron 6 individuos adultos en la isla y desde entonces se estudian regularmente (Rodríguez-Luna *et al*, 1993).

III.1.3. ARROYO LIZA (LIZ)



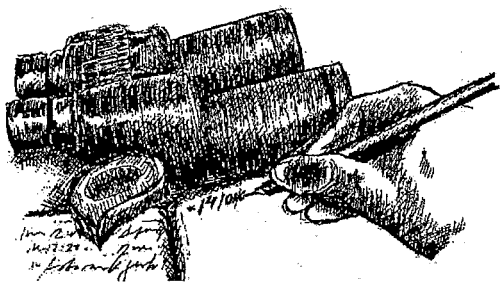
Arroyo Liza (LIZ) ($18^{\circ}41'16''N$ y $95^{\circ}11'12'' O$) consiste en un fragmento de bosque tropical de 1.3 ha cercano del pueblo con el mismo nombre ubicado a 60-

100m sobre el nivel del mar. Puede ser considerado como un bosque de vegetación secundaria en estado avanzado. Está rodeado por pastos de cultivo y ganadero y aparentemente ha subsistido gracias a la presencia de agua para el ganado. El dosel medio es bajo, entre 10 y 15 metros de

altura. Al comenzar el registro el grupo estaba compuesto de 6 monos aulladores: un macho adulto, 4 hembras adultas y un juvenil. Sobre la mitad del muestreo una de las hembras, madre del individuo joven, desapareció sin que pudiéramos determinar la causa. Los animales tienen la posibilidad de migrar a través de las cercas vivas y alambrados a otros fragmentos de selva (obs. del autor). El grupo más cercano de aulladores está aproximadamente a 4 kilómetros. Es posible la presencia de un depredador para los monos: el Puma *Felix concolor* (comunicación de la gente local). Desde el año 1998 se ha observado el estado de los monos de este lugar periódicamente (Gómez-Marín *et al*, 2001).

III.2. MUESTREO

III.2.1. MUESTREO DE COMPORTAMIENTO



Recogimos los datos entre Agosto de 1997 y Junio de 1998 en PLA y en AGA, en LIZ la colecta fue desde Agosto de 2000 a Junio de 2001. A lo largo de 11 meses colectamos la dieta, los patrones de actividad y el juego social mediante muestreo focal y muestreo de comportamiento en cada lugar (Altmann, 1972). Los individuos fueron divididos en machos

adultos, hembras adultas e individuos jóvenes o inmaduros (entre 6 y 20 meses).

Tabla II. Definiciones de las categorías de conducta estudiadas	
REPOSO	Conducta en la que el animal permanece estático, como dormir.
LOCOMOCIÓN	Movimientos que implican cambio de lugar, como moverse de un árbol a otro.
ALIMENTACIÓN	Conductas de búsqueda, manipulación e ingestión de alimento
<i>Árbol</i>	Planta leñosa con tronco y copa bien definidos mayor de 5-6 metros.
<i>Arbusto</i>	Planta leñosa menor de 5 metros, que produce sus ramas o brotes de la base o cerca de la base del tronco
<i>Liana</i>	Planta trepadora de tallo leñoso y de diámetro mayor a la enredadera.
<i>Enredadera</i>	Planta trepadora de tallo carnoso.
<i>Epífita</i>	Planta no trepadora que vive sobre los árboles
<i>Herbácea</i>	Planta carnosa inferior a 1.5-2 metros.
JUEGO SOCIAL	Conducta de carácter no agresivo realizada entre dos o más individuos donde estos se persiguen y luchan desordenadamente presentando a menudo señales específicas de "cara de juego", "sacudida de la cabeza" y vocalizaciones características.
<i>Compañeros de juego</i>	Nº de individuos con los que jugó el individuo focal
<i>Jugadores</i>	Nº total de individuos que jugaron
<i>Tamaño de grupo de juego</i>	Nº de individuos que participaron en un mismo juego
<i>Juegos en el grupo</i>	Nº de juegos observables alrededor del grupo del focal
<i>Preferencia de juego</i>	Asociación de una pareja de jugadores en función del sexo y la edad

Las sesiones de observación fueron de 5 horas alternando mañanas y tardes, registrando el tiempo (minutos) dedicado a cada patrón de actividad dividido en locomoción, alimentación, descanso y juego social. (Tabla II). Al comienzo de cada sesión de observación se elegía un individuo focal aleatoriamente (alternando machos, hembras y jóvenes). Los aulladores eran identificados individualmente por sus marcas

naturales (pigmentación en las palmas y los pies, cola y algunas veces cicatrices). La mayoría de las observaciones fueron realizadas a simple vista y cuando fue preciso usamos unos prismáticos *Nikon 10x50*.

Dentro de la alimentación, anotamos el tipo de forma de vida consumida (árbol, arbusto, herbácea, liana, enredadera o epífita) y la parte vegetal (fruto maduro, fruto inmaduro, hojas jóvenes, hojas maduras, brotes, flores o peciolo). Dentro de cada episodio de juego, se anotó por sesión su tiempo (en segundos), frecuencia y el número y clase de individuos (según la edad y el sexo) con quien jugó el focal. También colectamos el total de episodios de juego visibles que ocurrieron alrededor del individuo focal, el número total de participantes y el tamaño de los grupos de juego por cada sesión de observación.



Registramos 900 horas (180 sesiones de observación) entre los 3 lugares de estudio, 300 horas para cada lugar (60 sesiones). Definimos el juego social como la conducta de

carácter no agresivo realizada entre dos o más individuos donde estos se persiguen y luchan desordenadamente con empujones, patadas, agarres, mordiscos y elementos relacionados, a menudo en una posición frente a frente, presentando a menudo señales específicas como la "cara

de juego”, la “sacudida de la cabeza” y vocalizaciones características descritas por los Baldwin (1976b).

III.2.2. MUESTREO DEL HÁBITAT

Estimamos el ámbito hogareño (área vital o de campeo) teniendo en cuenta los árboles del borde del área de cada lugar que utilizaron los monos a lo largo del estudio y el área usada fue calculada por el polígono convexo mínimo (Mohr, 1947). Identificamos los árboles de más de 10 cm de DAP (diámetro a la altura del pecho) dentro del área de campeo de cada lugar, ya que normalmente es el diámetro mínimo de los árboles donde se alimentan los monos. Estudiamos 500m² en cada lugar, *via* 10 transectos de 2x25m, para estimar la presencia de formas vegetales no arbóreas (enredaderas, lianas y epifitas). La identificación taxonómica se hizo mediante literatura de flora tropical (Penninton, 1968; Ibarra y Wendt, 1992; Hietz y Hietz-Seifert, 1994; Ibarra y Sinaca, 1995; Ibarra *et al*, 1997), herbarios (Instituto de Ecología de Xalapa y Estación Biológica de Los Tuxtlas, Ver. México) y cuando fue preciso especialistas en taxonomía botánica tropical (Adrián Garrido, Gustavo Carmona y Santiago Sinaca). El índice de Shannon se utilizó para evaluar diferencias en la diversidad entre lugares en hábitat y dieta, para este propósito utilizamos el programa informático *biodap* (Magurran, 1988), que incluye al calcular la diversidad, un análisis de *student-t* para comparar índices.

II.2.3. ESTADÍSTICA

Primeramente se obtuvieron los tiempos y frecuencias totales de las variables estudiadas para cada sesión de observación. Para estudiar las diferencias en el tiempo de juego, patrón de actividad y consumo de especies no arbóreas utilizamos un ANOVA de Friedman y su análisis *post-hoc*. Las diferencias en la frecuencia de juego y número de especies vegetales entre lugares fueron testadas mediante el ANOVA de Kruskal Wallis (KW) y la *U* de Mann-Whitney. Utilizamos la correlación de rango de Spearman (r_s) para determinar relaciones entre el tiempo de locomoción y el número de especies consumidas, y también para relacionar las frecuencias de juego con los patrones de actividad y dieta. Usamos el momento producto de correlación de Pearson (r) para estudiar la relación entre los tiempos de los patrones de actividad y el de dedicado al juego. Realizamos el test de *Chi Square* (χ^2) observado-esperado, para determinar preferencias por el tipo de compañero de juego según la edad y el sexo (considerando la disponibilidad de machos, hembras e individuos inmaduros en cada lugar), este análisis se hizo considerando sólo diadas por combinación de los 3 representantes sociales (machos adultos, hembras adultas e individuos jóvenes). El índice de correlación de *Kendall Tau* se utilizó para estudiar el orden de consumo de partes vegetales entre lugares. Realizamos un análisis sólo en LIZ mediante una *t* de *student* para muestras

dependientes para comparar el tiempo de juego del individuo joven de este lugar, antes y después de que desapareciera su madre, así mismo se utilizó la *U* de Mann-Whitney para la frecuencia antes y después.

IV. RESULTADOS

IV.1. RESULTADOS ECOLÓGICOS

IV.1.1. HÁBITAT

La tropa de estudio de PLA se movió en un área vital de 14,7 ha, los grupos de AGA y LIZ ocuparon el área de su fragmento (8.3 y 1.3 ha respectivamente). Con relación a la diversidad arbórea (tabla III), para PLA obtuvimos 3022 árboles de 125 especies, un índice de Shannon (H') de 4,4 y un 0,84 de equitatividad (E). Esta diversidad en árboles fue mayor que la de LIZ ($t=5.21$, $p<0.001$) ($H'=3.66$, $E=0.83$) con 517 individuos de 80 especies y la de AGA ($t=19.9$, $p<0.001$) ($H'=3.2$, $E=0.77$), con 1413 individuos de 60 especies. De igual manera la diversidad de LIZ fue mayor que la de AGA ($t=7.66$, $p<0.001$). Encontramos 12 especies de árboles compartidas por los 3 lugares (*Bursera simaruba*, *Cecropia obtusifolia*, *Crataeva tapia*, *Cupania glabra*, *Dendropanax arboreus*, *Erythrina folkersii*, *Eugenia capuli*, *Ficus lundelii*, *Ficus maxima*, *Ficus yoponensis*, *Guarea glabra* y *Nectandra salicifolia*) (tabla VI).

Con relación a las formas de vida vegetal no arbóreas (Tabla III) (muestra de 500m² de lianas, enredaderas y plantas epífitas), AGA obtuvo la mayor diversidad ($H'=3.47$, $E=0.88$), con 189 individuos de 51 especies diferentes, comparándola con la de LIZ ($t=5.18$, $p<0.001$) y la de PLA ($t=5.94$, $p<0.001$). LIZ presentó 112 individuos de 30 especies

($H'=2.89$, $E=0.85$) y PLA 264 individuos de 42 especies ($H'=2.89$, $E=0.77$). Entre PLA y LIZ no se hallaron diferencias en la diversidad de este tipo de plantas. Encontramos 8 especies de individuos no arbóreos en común para los 3 lugares de estudio: *Cissus gosityphyfolia*, *Ipomoea batatas*, *Mascagnia baccinifolia*, *Paullinia clavijera*, *Philodendron radiatum*, *Philodendron scandens*, *Serjania mexicana* y *Syngonium podophyllum* (tabla VI).

Tabla III. Diversidad vegetal. 1.- Índice de Shannon, 2.- Índice de equitatividad

	Árboles				Enredaderas, lianas y epífitas (500m ²)			
	Número de individuos	Número de especies	H'	E^2	Número de individuos	Número de especies	H'	E^2
Playa Escondida (14,7 ha)	3022	125	4,4	0,84	264	42	2,89	0,77
Arroyo Liza (1,3 ha)	517	80	3,66	0,83	112	30	2,89	0,85
Isla Agaltepec (8,3 ha)	1413	60	3,2	0,77	189	51	3,47	0,88

IV.1.2. PATRÓN DE ACTIVIDAD

En relación con el patrón de actividad entre lugares (tabla IV), encontramos diferencias significativas en el tiempo del descanso ($F=9.38$, $p<0.0001$) y la locomoción ($F=16.8$, $p<0.0001$) entre lugares. Los aulladores de AGA dedicaron menos tiempo a descansar (54,95%) que en LIZ (69,15%) (*post-hoc*, $p<0.0001$) y PLA (61,36%) (*post-hoc*, $p<0.05$). La locomoción fue menor para LIZ (6,17%) que para AGA (14,35%) (*post-hoc*, $p<0.0001$) y PLA (10,96%) (*post-hoc*, $p<0.001$), y mayor en AGA que en PLA (*post-hoc*, $p<0.05$).

RESULTADOS

Tabla IV. Patrón de actividad en % de tiempo de observación entre lugares de estudio.

	<i>Arroyo Liza</i>	<i>Isla Agaltepec</i>	<i>Playa Escondida</i>
Reposo	69,15%	55,10%	61,36%
Locomoción	6,27%	14,34%	10,96%
Alimentación	24,19%	29,00%	25,92%
Juego	0,35%	1,56%	1,75%

Considerando el patrón de actividad para cada lugar de estudio según la edad y sexo (tabla V), para PLA el ANOVA de Friedman nos muestra diferencias en el tiempo de reposo ($F=3.90$, $p<0.05$). El análisis *post-hoc* nos indica que los machos dedicaron más tiempo a descansar que las hembras ($p<0.05$) y que los individuos inmaduros ($p<0.05$) de este lugar. No se hallaron diferencias significativas entre hembras e inmaduros en PLA en el tiempo de reposo. También obtuvimos para PLA diferencias en el tiempo de alimentación ($F=3.34$, $p<0.05$), siendo mayor el tiempo que dedicaron las hembras a alimentarse que el de los machos ($p<0.05$), no encontrando diferencias significativas entre hembras e inmaduros, ni entre inmaduros y machos. En la categoría de locomoción no se hallaron diferencias significativas para PLA entre las diferentes clases de individuo por edad y sexo.

En lo referente a AGA, las diferencias según el ANOVA sucedieron en el reposo ($F=5.84$, $p<0.005$) y en la locomoción ($F=4.4$, $p<0.05$), no en el tiempo de alimentación. El análisis *post-hoc* nos indica que los machos dedicaron más tiempo a descansar que los inmaduros ($p<0.005$), no habiendo diferencias entre las demás combinaciones. Así mismo los machos de AGA dedicaron menos tiempo a la locomoción que las

hembras (*post-hoc*, $p < 0.05$) e inmaduros (*post-hoc*, $p < 0.005$), entre hembras e inmaduros no se obtuvieron diferencias significativas. En LIZ no se encontraron diferencias significativas entre machos, hembras e inmaduros en el patrón de actividad.

Tabla V. Patrón de actividad en % de tiempo de observación según edad y sexo (*Friedman Anova significativo)			
Playa Escondida	Machos	Hembras*	Inmaduros*
Reposo (R)*	70,60%	56,07%	57,42%
Locomoción (L)	7,37%	11,44%	14,08%
Alimentación (A)*	21,62%	31,63%	24,50%
Juego (J)*	0,40%	0,86%	4,00%
Isla Agaltepec			
R*	63,00%	56,36%	45,49%
L*	10,10%	15,96%	16,98%
A	26,07%	26,91%	34,02%
J*	0,84%	0,76%	3,08%
Arroyo Liza			
R	70,26%	70,74%	67,31%
L	6,18%	6,59%	5,74%
A	23,17%	22,74%	26,35%
J*	0,44%	0,43%	0,19%

Comparando los patrones de actividad de las clases de individuo según la edad y el sexo entre lugares (tabla V), no encontramos diferencias significativas entre machos de diferentes lugares. Al estudiar el patrón entre hembras de distintos lugares encontramos diferencias en el reposo ($F=7.35$, $p < 0.005$) y en la locomoción ($F=7.59$, $p < 0.0005$). Las hembras de LIZ descansaron más tiempo que las de PLA (*post-hoc*, $p < 0.01$) y que las de AGA (*post-hoc*, $p < 0.01$). No hubo diferencias en el tiempo de descanso entre las hembras de PLA y AGA. De igual manera, las hembras de LIZ dedicaron menos tiempo a moverse que las de AGA (*post-hoc*, $p < 0.0005$), no obteniendo diferencias significativas entre las demás combinaciones de hembras por lugar. En cuanto a los individuos

RESULTADOS

inmaduros (jóvenes), las diferencias se hallaron en el reposo ($F=7.35$, $p<0.005$) y en la locomoción ($F=9.05$, $p<0.0005$). El análisis *post-hoc* muestra que los jóvenes de LIZ dedicaron más tiempo al descanso que los de AGA ($p<0.005$) y los de PLA ($p<0.05$), no existiendo diferencias significativas entre los jóvenes de AGA y PLA. De la misma manera, el tiempo de locomoción fue menor en el joven de LIZ que en los jóvenes de PLA (*post-hoc* $p<0.0005$) y que en los de AGA (*post-hoc*, $p<0.0005$).

IV.1.3. DIETA.

Tabla VI. Especies vegetales disponibles y consumidas (Las especies consumidas están en negrita). Las especies vegetales no arbóreas pertenecen a un un muestreo de 500m²)

Familia	Especies	Forma de vida	Número de individuos			% de tiempo de alimentación		
			PLA	LIZ	AGA	PLA	LIZ	AGA
Actinidiaceae	<i>Saurau yasicae</i>	Árbol	32					
Amaranthaceae	<i>Chamissoa altissima</i>	Liana		3	5			
	<i>Iresine celosia</i>	Herbácea						0,08
	<i>Lagrezia monosperma</i>	Liana			1			
Anacardiaceae	<i>Astronium graveolens</i>	Árbol			41			4,94
	<i>Mangifera indica</i>	Árbol	3					
	<i>Spondias mombin</i>	Árbol			41			2,06
	<i>Spondias radlkoferi</i>	Árbol	52	4	5	0,49	5,83	0,36
	<i>Tapirira mexicana</i>	Árbol	1			0,91		
Annonaceae	<i>Anona reticulata</i>	Árbol			2			
	<i>Cymbopetalum baillonii</i>	Árbol	41	4				
	<i>Malmea depressa</i>	Árbol	1					
	<i>Rollinia mucosa</i>	Árbol	49	11		2,85	0,05	
Apocynaceae	<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	Árbol	30	2				
	<i>Fonsteronia viridenses</i>	Liana	3			1,43		
	<i>Plumertia rubra</i>	Árbol			69			
	<i>Prestonia guatemalensis</i>	Enredadera	1					
	<i>Prestonia mexicana</i>	Enredadera			2			1,3
	<i>Stemadennia donnell-smithi</i>	Árbol	41	9	4			0,11
Aquifoliaceae	<i>Ilex quercetorum</i>	Árbol	1					
	<i>Ilex valeri</i>	Árbol		1				
Araceae	<i>Anthurium bombacifolium</i>	Epífita	3					
	<i>Anthurium elestandalifoli</i>	Epífita	1					
	<i>Anthurium flexile</i>	Epífita	3	2				
	<i>Anthurium schlechtendalii</i>	Epífita			1			
	<i>Monstera acuminata</i>	Enredadera	18					
	<i>Monstera tuberculata</i>	Enredadera	39	1		0,44		
	<i>Philodendron chiapensis</i>	Enredadera		4		0,23		
	<i>Philodendron einacolaterum</i>	Enredadera	5	4				
	<i>Philodendron guatemalensis</i>	Enredadera	25					

ANÁLISIS DEL JUEGO SOCIAL EN AULLADORES

	<i>Philodendron radiatum</i>	Enredadera	4	1	3	0,99	
	<i>Philodendron sagittifolium</i>	Enredadera	1	6			
	<i>Philodendron scandens</i>	Enredadera	34	3	10	0,53	0,63
	<i>Philodendron tripartitum</i>	Enredadera	5				
	<i>Rodosphata wirlandi</i>	Enredadera	4				
	<i>Syngonium chiapensis</i>	Enredadera		9	3	0,02	0,55
	<i>Syngonium podophyllum</i>	Enredadera	49	25	12	0,05	2,41
Araliaceae	<i>Dendropanax arboreus</i>	Árbol	122	16	81	0,09	0,92
	<i>Didinopanax morototoni</i>	Árbol		3			
	<i>Oreopanax obtusifolius</i>	Árbol	3				
Arecaceae	<i>Cocos nucifera</i>	Árbol	6				
	<i>Desmoncus cuasilarius</i>	Epífita	1				
	<i>Scheelea liebmanii</i>	Epífita			1		
Aristolochiaceae	<i>Aristolochia ovalifolia</i>	Liana	1			0,04	
Asteraceae	<i>Eupatorium morifolium</i>	Arbusto					0,11
	<i>Mikania aromatica</i>	Liana	2		1		
Bignoneaceae	<i>Amphitecna apiculata</i>	Árbol	1				
	<i>Cydistia potosina</i>	Liana	1				
	<i>Mansoa hymenaea</i>	Liana	3				
	<i>Paragonia pyramidata</i>	Liana	3				
	<i>Phitecoctenium crucigerum</i>	Liana		1	12		0,19
	<i>Amphilobium paniculatum</i>	Liana			1		
Bombacaceae	<i>Ceiba aesculifolia</i>	Árbol			44		
	<i>Ceiba pentandra</i>	Árbol	4				
	<i>Ochroma pyramidale</i>	Árbol	2				
	<i>Pachira acuatica</i>	Árbol			41		0,84
	<i>Quararibea funebris</i>	Árbol	71				
	<i>Quararibea yunckeri</i>	Árbol	3	5			
Boraginaceae	<i>Cordia alliodora</i>	Árbol	58	1		1,25	2,06
	<i>Cordia dodecandra</i>	Árbol	12	8	9	0,15	2,34
	<i>Cordia megalantha</i>	Árbol	10	3			
	<i>Cordia stellifera</i>	Árbol	14	2			
	<i>Rochefortia lundellii</i>	Árbol	12	2			
	<i>Tournefortia hirsutissima</i>	Liana		1			0,46
Bromeliaceae	<i>Acmea brachiata</i>	Epífita	1	1			
	<i>Tillandsia juncae</i>	Epífita			3		
	<i>Tillandsia usneoides</i>	Epífita			3		
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i>	Árbol	73	33	327	0,04	0,72 5,61
	<i>Protium copal</i>	Árbol			118		0,73
Cactaceae	<i>Ephipilum caerolum</i>	Epífita	1		2		
	<i>Ephipilum punilum</i>	Epífita		1			
	<i>Selencereus corniflorus</i>	Epífita			1		
	<i>Selencereus testudo</i>	Epífita	2		1		
Caesalpiniaceae	<i>Cynometra retusa</i>	Árbol	8			0,89	
	<i>Machaerium falciforme</i>	Liana			7		0,04
Capparidaceae	<i>Crataeva tapia</i>	Árbol	28	3	1		
Caricaceae	<i>Carica papaya</i>	Árbol		2			
	<i>Jacaratia dolichaula</i>	Árbol	3				
Cecropiaceae	<i>Cecropia obtusifolia</i>	Árbol	263	4	5	4,84	0,94
Celastraceae	<i>Maitenus chipe</i>	Árbol	1				
Chrysobalanaceae	<i>Couepia polyandra</i>	Árbol	13				
	<i>Hirtella triandra</i>	Árbol		1			1,83
	<i>Cochlospermum vitifolium</i>	Árbol			2		
Compositae	<i>Sinclairia discolor</i>	Liana			1		
	<i>Tuxila pitieri</i>	Liana			1		
	<i>Verbezina crocata</i>	Liana	1				
Convulvulaceae	<i>Ipomoea batatas</i>	Liana	4	2	3		1,11
	<i>Ipomoea batatoides</i>	Liana			3	0,04	0,04
	<i>Ipomoea philomega</i>	Liana	9			0,84	
	<i>Mitremia tuberosa</i>	Liana	1		4		

RESULTADOS

Cucurbitaceae	<i>Melotria pendula</i>	Liana			1		
	<i>Momordica charantia</i>	Enredadera			1		
	<i>Psiguria triphila</i>	Enredadera	2		2		2,98
Dioscoriaceae	<i>Dioscoria compositae</i>	Liana	3				
	<i>Dioscoria convolvulacea</i>	Liana			2		
Ebenaceae	<i>Diospyros digyna</i>	Tree	148		4		7,79
	<i>Diospyros veraecrucis</i>	Tree			21		
Euphorbiaceae	<i>Adelia barbinervis</i>	Tree	5				
	<i>Achornea latifolia</i>	Tree	11	2			
	<i>Croton pyramidale</i>	Tree	12	1			
	<i>Croton schiedanus</i>	Tree	88	17			0,02
	<i>Dalechampia heteromorpha</i>	Enredadera			1		
	<i>Omphalea oleifera</i>	Tree	68	7			0,46
	<i>Sapindus saponaria</i>	Tree	7	7			
	<i>Sapium lateriflorum</i>	Tree	50	7			0,13
	<i>Sapium nitidum</i>	Tree	30	62			
	<i>Tetorichidium rotundatum</i>	Tree	6	8			
Fabaceae	<i>Tragia bailloniana</i>	Liana			1		
	<i>Andira galeotiana</i>	Árbol			52		4,62
	<i>Bigna villosissima</i>	Liana			2		
	<i>Centrosema virginianum</i>	Liana			1		
	<i>Dalbergia glomerata</i>	Árbol	24				
	<i>Diphysa macrophyla</i>	Árbol			20		
	<i>Dussia mexicana</i>	Árbol	3	1			0,39
	<i>Erythrina folkersii</i>	Árbol	4	1	4		
	<i>Gliricidia sepium</i>	Árbol		11	83		2,92
	<i>Lonchocarpus castilloi</i>	Árbol	2				
	<i>Lonchocarpus cruentus</i>	Árbol	1		34		1,93
	<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>	Árbol	9	2			
	<i>Lonchocarpus unifoliatus</i>	Árbol	1				
	<i>Pterocarpus rohrii</i>	Árbol	43				4,92
<i>Rynchosia minima</i>	Liana			13		4,68	
Flacourtiaceae	<i>Lunania mexicana</i>	Árbol	1				
	<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	Árbol	33	11			
Gutiferae	<i>Calophyllum brasiliense</i>	Árbol	2				0,25
	<i>Rheedia edulis</i>	Árbol	162				1,25
Hippocrateaceae	<i>Hippocratea celastroides</i>	Liana	1	2			
	<i>Salacia megistophyla</i>	Liana		1			
Icacinaceae	<i>Mappia racemosa</i>	Árbol	6				
Lauraceae	<i>Licaria capitata</i>	Árbol	10	1			
	<i>Licaria velutina</i>	Árbol	2				
	<i>Nectandra ambigens</i>	Árbol	8				
	<i>Nectandra hitua</i>	Árbol	62				
	<i>Nectandra lundelli</i>	Árbol	4	7	51		0,05 0,04
	<i>Nectandra rubiflora</i>	Árbol	8				
	<i>Nectandra salicifolia</i>	Árbol	48	5	2		
	<i>Ocotea rubiflora</i>	Árbol		3			
	<i>Persea americana</i>	Árbol	2	1			
Malphygiaceae	<i>Barnipterosis cornifolia</i>	Liana			1		
	<i>Malphygia coutierii</i>	Arbusto					0,29
	<i>Mascagnia vacciniifolia</i>	Liana	1	1	1		0,76
Malvaceae	<i>Hampea nutricia</i>	Árbol	17	14			
	<i>Malvabiscus arboreus</i>	Arbusto					0,57
	<i>Robinsonela mirandae</i>	Árbol	33	3			0,11
Marcgraviaceae	<i>Marcgravia mexicana</i>	Liana			1		
	<i>Sourobea loczi</i>	Epífita	6	3			0,46 0,37
Melastomataceae	<i>Conostegia xalapensis</i>	Árbol	7	1			
Meliaceae	<i>Cedrela odorata</i>	Árbol			13		
	<i>Guarea bijuga</i>	Árbol	2				
	<i>Guarea glabra</i>	Árbol	21	2	5		0,06 0,44

ANÁLISIS DEL JUEGO SOCIAL EN AULLADORES

	<i>Guarea grandifolia</i>	Árbol	32	1				
	<i>Trichillia havanensis</i>	Árbol					18	
	<i>Trichillia martiana</i>	Árbol		2				
Menispermaceae	<i>Cissampelos pareira</i>	Enredadera					13	2,08
Mimosaceae	<i>Acacia cornijera</i>	Árbol		10	1			
	<i>Albizia purpusii</i>	Árbol	25	3	1	0,34	2,96	1,95
	<i>Cajoba arborea</i>	Árbol	5					
	<i>Delonix regia</i>	Árbol	7			0,02		
	<i>Inga acrocephala</i>	Árbol	14	6		1,56	7,73	
	<i>Inga paterno</i>	Árbol	3			0,13		
	<i>Inga pavoniana</i>	Árbol	4	2				
	<i>Inga punctata</i>	Árbol	1					
	<i>Inga quaternata</i>	Árbol	2					
	<i>Inga vera</i>	Árbol			6			0,65
	<i>Pithecellobium hymeneaeifolium</i>	Árbol	1					
	<i>Zacatecas tetragona</i>	Árbol			1			0,25
Monimiaceae	<i>Siparuna andina</i>	Árbol	1	3				
Moraceae	<i>Brosimum allicastrum</i>	Árbol	81		17	5,66		0,52
	<i>Brosimum lactenses</i>	Árbol		3			2,8	
	<i>Castilla elastica</i>	Árbol		4			0,49	
	<i>Clarisa biflora</i>	Árbol	19					
	<i>Clorophora tinctoria</i>	Árbol			21			1,03
	<i>Ficus aurea</i>	Árbol		1				
	<i>Ficus cotinifolia</i>	Árbol			24			6,47
	<i>Ficus jimenezee</i>	Árbol	9			0,89		
	<i>Ficus lundelii</i>	Árbol	23	2	2	5,09	29,8	0,5
	<i>Ficus maxima</i>	Árbol	1	1	12	0,17	5,9	0,48
	<i>Ficus obtusifolia</i>	Árbol	11		14	6,34		0,71
	<i>Ficus perforata</i>	Árbol	18			24,31		
	<i>Ficus petenensis</i>	Árbol	27	3		3,87	4,91	
	<i>Ficus traquelosisa</i>	Árbol			1			
	<i>Ficus trigonata</i>	Árbol	6		9	12,74		8,02
	<i>Ficus tuerqueimii</i>	Árbol	3		21			13,94
	<i>Ficus yoponensis</i>	Árbol	13	6	3	1,29	11,2	0,59
	<i>Poulsenia armata</i>	Árbol	99	4		1,33	1,74	
	<i>Pseudolmedia oxyphylaria</i>	Árbol	122	1		0,65	0,51	
	<i>Trophis chorizanta</i>	Árbol		1				
	<i>Trophis mexicana</i>	Árbol	2	3			0,19	
	<i>Trophis racemosa</i>	Árbol			12			0,17
Myrsinaceae	<i>Paratesis psychotrioides</i>	Árbol		6				
Myrtaceae	<i>Eugenia acapulcensis</i>	Árbol	45	1		1,84	9,46	
	<i>Eugenia aeruginea</i>	Árbol	6					
	<i>Eugenia capuli</i>	Árbol	1	3	2			
	<i>Eugenia mexicana</i>	Árbol	3					
	<i>Pimenta dioica</i>	Árbol	20	1				
Nyctaginaceae	<i>Neea psychotrioides</i>	Árbol	47			0,27		
	<i>Pisonia aculeata</i>	Liana		5	9		0,23	0,08
Pasifloraceae	<i>Pasiflora coriacea</i>	Enredadera			1			
Phitolacaceae	<i>Rivina humilis</i>	Herbacea						3,3
	<i>Trychostigma octandrum</i>	Liana	1					
Piperaceae	<i>Piper amalago</i>	Árbol	11		2			
	<i>Piper auritum</i>	Árbol		6				
	<i>Piper sanctum</i>	Árbol	3					
Polygonaceae	<i>Coccoloba barbadensis</i>	Árbol			3			
	<i>Coccoloba hondurensis</i>	Árbol	22	4			2,55	
	<i>Coccoloba matudae</i>	Árbol	15	2		0,04	0,42	
Polypodiaceae	<i>Lygodium heterodoxum</i>	Enredadera	1	3				
	<i>Microgramma nitida</i>	Enredadera	7	2				
	<i>Polypodium furfuraceum</i>	Liana			1			
Ranunculaceae	<i>Clematis dioica</i>	Liana			2			

RESULTADOS

	<i>Hyperbaena mexicana</i>	Árbol	2					
Rubiaceae	<i>Genipa americana</i>	Árbol	4				0,15	
	<i>Posoqueria latifolia</i>	Árbol	32	2				
	<i>Psychotria chiapensis</i>	Árbol	6	7				
	<i>Psychotria flava</i>	Árbol	1	3				
	<i>Randia albonervia</i>	Árbol			45			
	<i>Rondeletia galeotti</i>	Árbol	15					
Rutaceae	<i>Citrus sinensis</i>	Árbol	4	3				
	<i>Zantoxylum caribeum</i>	Árbol		16	5			0,04
	<i>Zantoxylum kellermanii</i>	Árbol	11		2			0,17
Sapindaceae	<i>Allophytus camptostachis</i>	Árbol	2					
	<i>Cardiospermum alicacabum</i>	Liana			1			
	<i>Cupania belicensis</i>	Árbol	2					
	<i>Cupania dentata</i>	Árbol			3			0,04
	<i>Cupania glabra</i>	Árbol	12	6	4			
	<i>Paullinia clavijera</i>	Liana	2	2	14			1,01
	<i>Paullinia schiedana</i>	Liana			2			0,13
	<i>Paullinia tomentosa</i>	Liana	2		1			
	<i>Serjania goniocarpa</i>	Liana			9		0,04	0,15
	<i>Serjania mexicana</i>	Liana	7	2	5		0,76	1,07
Sapotaceae	<i>Chrisophyllum venezolense</i>	Árbol			1			
	<i>Chrisophyllum mexicanum</i>	Árbol	8		12			
	<i>Manilkara zapota</i>	Árbol			1			
	<i>Pouteria campechiana</i>	Árbol	21				1,8	
	<i>Pouteria durlandii</i>	Árbol	100				0,11	
	<i>Pouteria rhynchocarpa</i>	Árbol	2	5				
	<i>Pouteria sapota</i>	Árbol	15					
	<i>Pouteria sp1</i>	Árbol	9					
	<i>Pouteria sp2</i>	Árbol	3					
	<i>Sideroxylon capiri</i>	Árbol			19			4,31
	<i>Sideroxylon portoricense</i>	Árbol	19					
Smilacaceae	<i>Smilax aristolochifolia</i>	Liana		11	1			
	<i>Smilax molix</i>	Liana			1			
	<i>Smilax rogei</i>	Liana			1			
Solanaceae	<i>Cestrum nocturnum</i>	Árbol			7			
	<i>Cestrum oblongifolium</i>	Árbol		77				
	<i>Cestrum racemosum</i>	Árbol			1			
	<i>Juanulloa mexicana</i>	Epífita	1				0,02	
Tiliaceae	<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	Árbol	11					
	<i>Heliocarpus donnell-smithii</i>	Árbol	8		12			0,94
	<i>Mortoniendron guatemalense</i>	Árbol	10					
	<i>Trinchospermum galeotti</i>	Árbol		6				
Ulmaceae	<i>Guazuma ulmifolia</i>	Árbol			9			
	<i>Trema micrantha</i>	Árbol		4				
Urticaceae	<i>Laportea mexicana</i>	Árbol			1			
	<i>Myriocarpa heterostacha</i>	Árbol			34			0,8
	<i>Myriocarpa longipes</i>	Árbol	7	18				
Verbenaceae	<i>Aegiphilla castaricensis</i>	Árbol			1			
	<i>Citaxylum pterocladum</i>	Árbol			1			
	<i>Cornutia hexangulare</i>	Árbol			1			
	<i>Petrea volubilis</i>	Liana			7			
Violaceae	<i>Orthion oblanceolatum</i>	Árbol	118					
Vitaceae	<i>Cissus bimorfolia</i>	Liana			1			
	<i>Cissus gonyphyfolia</i>	Liana	4	11	2		0,15	0,16
	<i>Cissus microcarpha</i>	Liana	1					0,71
	<i>Cissus sicyoides</i>	Enredadera			1			0,02
	<i>Vitis tiliifolia</i>	Liana	2	12			0,21	2,2
								9,28

ANÁLISIS DEL JUEGO SOCIAL EN AULLADORES

Los aulladores estudiados consumieron un total de 99 especies vegetales pertenecientes a 41 familias: 66 especies árboles y 33 especies no arbóreas (tablas VI y VII). En AGA los aulladores usaron 56 especies diferentes de 28 familias: 32 árboles, 3 arbustos, 2 herbáceas, 8 enredaderas y 11 lianas. En LIZ consumieron 35 especies de 20 familias: 26 árboles, 2 enredaderas, 6 lianas y una epífita. En PLA las especies utilizadas fueron 49 de 28 familias: 36 árboles, 4 enredaderas, 7 lianas y 2 epífitas.

Tabla VII. Porcentaje de tiempo dedicado al consumo de familias vegetales

<i>Playa Escondida</i>	%	<i>Isla Agaltepec</i>	%	<i>Arroyo Liza</i>	%
Moraceae	62,34%	Moraceae	32,29%	Moraceae	57,59%
Ebenaceae	7,79%	Fabaceae	14,09%	Mimosaceae	10,69%
Fabaceae	4,92%	Vitaceae	9,97%	Myrtaceae	9,46%
Cecropiaceae	4,84%	Anacardiaceae	7,34%	Anacardiaceae	5,83%
Annonaceae	2,85%	Burseraceae	6,31%	Boraginaceae	4,86%
Mimosaceae	2,05%	Sapotaceae	4,30%	Polygonaceae	2,96%
Sapotaceae	1,90%	Araceae	3,58%	Vitaceae	2,36%
Myrtaceae	1,84%	Phytolacaceae	3,29%	Chrysobalanaceae	1,83%
Araceae	1,67%	Cucurbitaceae	2,97%	Malphygiaceae	0,76%
Guttiferae	1,50%	Mimosaceae	2,83%	Sapindaceae	0,76%
Apocynaceae	1,48%	Sapindaceae	2,40%	Burseraceae	0,72%
Anacardiaceae	1,39%	Menispermaceae	2,07%	Euphorbiaceae	0,49%
Boraginaceae	1,39%	Apocynaceae	1,41%	Meliaceae	0,44%
Caesalpiniaceae	0,89%	Convulvulaceae	1,14%	Fabaceae	0,39%
Convulvulaceae	0,89%	Cecropiaceae	0,93%	Marcgraviaceae	0,37%
Araliaceae	0,53%	Tiliaceae	0,93%	Nyctaginaceae	0,23%
Marcgraviaceae	0,46%	Araliaceae	0,91%	Araliaceae	0,09%
Vitaceae	0,36%	Bombacaceae	0,84%	Araceae	0,07%
Nyctaginaceae	0,27%	Urticaceae	0,80%	Annonaceae	0,05%
Rubiaceae	0,15%	Malvaceae	0,57%	Lauraceae	0,05%
Euphorbiaceae	0,13%	Malphygiaceae	0,29%		
Malvaceae	0,11%	Rutaceae	0,21%		
Meliaceae	0,06%	Bignoneaceae	0,19%		
Aristolochiaceae	0,04%	Compositae	0,11%		
Burseraceae	0,04%	Amaranthaceae	0,08%		
Polygonaceae	0,04%	Nyctaginaceae	0,08%		
Sapindaceae	0,04%	Caesalpiniaceae	0,04%		
Solanaceae	0,02%	Lauraceae	0,04%		

RESULTADOS

Las especies consumidas más importantes en los tres lugares forman parte de las familias Moraceae, Anacardiaceae y dos familias de leguminosas (Fabaceae y Mimosaceae). Sólo 8 especies en la dieta fueron compartidas en los tres lugares: 6 árboles (*Dendropanax arboreus*, *Bursera simaruba*, *Albizia purpuzii*, *Ficus lundelii*, *Ficus maxima* y *Ficus yoponensis*) y dos lianas (*Cissus gosityphyfolia* y *Vitis tilifolia*). La familia moraceae (tabla VII) y especialmente el género *Ficus* (tabla VI) fue la especie de planta más consumida en los tres lugares. Otras familias y géneros, aunque también compartidas por los tres lugares, no fueron tan evidentes en la dieta. En PLA el consumo de *Ficus* fue el 54.7% del tiempo dedicado a alimentación, 51.9 % en LIZ y 30.7% en AGA. Debemos destacar el consumo alto de familias de enredaderas y lianas en la dieta de AGA (Vitaceae: 9.97%, Araceae: 3.58% y Cucurbitaceae: 2.97%).

IV.1.4. FORMAS DE VIDA CONSUMIDAS Y DIVERSIDAD EN LA DIETA

El índice de diversidad en la dieta en AGA fue 3.27 y 0.81 de equitatividad, mayor que en PLA (H' : 2.83, E : 0.73) ($t=18.96$, $p<0.001$) y en LIZ (H' : 2.56, E : 0.72) ($t=30.63$, $p<0.001$) (tabla VII). A su vez, la dieta en PLA fue más diversa que la de LIZ ($t=10.82$, $p<0.001$).

Tabla VII. Formas de vida consumidas y diversidad en la dieta

	Árboles	Arbustos	Herbáceas	Enredaderas	Lianas	Epífitas	Total	Media de especies por sesión	Tiempo de alimentación (min)	H'	E
Playa Escondida	36	0	0	4	7	2	49	3,55	4734	2,83	0,73
Arroyo Liza	26	0	0	2	6	1	35	4	4322	2,56	0,72
Isla Agaltepec	32	3	2	8	11	0	56	6,52	5258	3,27	0,81

Encontramos diferencias significativas en el número de especies consumidas por sesión de observación entre lugares ($KW=16.83$, $df=2$, $p<0.001$). Los monos de AGA consumieron mayor cantidad de especies de plantas por sesión (6.5) que en PLA (3.55) ($U=1103.5$, $p<0.001$) y en LIZ (4) ($U=982$, $p<0.0001$), no habiendo diferencias significativas entre PLA y LIZ.

Tabla IX. N° de especies consumidas por sesión de observación según la edad y el sexo (media por sesión). *Significativo según Anova Kruskal Wallis

	Machos	Hembras*	Inmaduros*
Playa Escondida	3,4	4,3	4,3
Isla Agaltepec*	4,5	6,65	8,4
Arroyo Liza	3,65	3,35	3,65

Se obtuvieron correlaciones significativas similares para los tres lugares de estudio entre el tiempo de locomoción y las especies consumidas por sesión de observación: PLA ($r_s=0.67$, $n=60$, $p<0.0001$), AL ($r_s=0.6$, $n=60$, $p<0.0001$) y AI ($r_s=0.6$, $n=60$, $p<0.0001$).

Analizando las diferencias en el número de diferentes especies vegetales consumidas según la edad y el sexo (Tabla IX), encontramos diferencias dentro de AGA ($KW=11.16$, $df=2$, $p<0.005$) y no en los otros dos lugares.

RESULTADOS

En AGA los inmaduros consumieron más especies diferentes que los machos ($U=79$, $p<0.005$), no hubo diferencias significativas entre las demás combinaciones. Si consideramos las diferencias entre lugares según la edad y el sexo encontramos que hay diferencias entre hembras de distintos lugares ($KW=10.18$, $df=2$, $p<0.01$) y entre inmaduros ($KW=17.41$, $df=2$, $p<0.001$). Las hembras de AGA consumieron de más especies que las de PLA ($U=130$, $p<0.05$) y que las de LIZ ($U=94$, $p<0.005$), no habiendo diferencias entre hembras de PLA y LIZ. De igual manera, los inmaduros de AGA consumieron mayor número de especies que los de PLA ($U=67$, $p<0.0005$) y el individuo de LIZ ($U=48.5$, $p<0.00005$), no habiendo diferencias entre jóvenes de PLA y LIZ.

IV.1.5. CONSUMO DE ESPECIES VEGETALES NO ARBÓREAS

Tabla X. Uso de plantas no arbóreas (arbustos, herbáceas, enredaderas, lianas y epífitas)			
	<i>Media por sesión (min)</i>	<i>Tiempo total (min)</i>	<i>% de alimentación</i>
<i>Playa Escondida</i>	3,8	228	4,82%
<i>Arroyo Lisa</i>	3,65	219	5,07%
<i>Isla Agaltepec</i>	29,15	1749	33,26%

Encontramos diferencias en el tiempo de alimentación de especies vegetales no arbóreas al comparar los aulladores de los 3 lugares de estudio ($F=35.47$, $p<0.0001$) (tabla X). Los aulladores de AGA (33.26% del tiempo de alimentación) consumieron más tiempo de este tipo de especies que los de PLA (4.82%) ($t=6.07$, $p<0.0001$) y que los de LIZ (5.07%) ($t=6.13$, $p<0.0001$). Destacamos que dos lianas fueron parte de las primeras 10 especies más consumidas en la dieta de los monos de

AGA: *vitis tilifolia* (9,28% del tiempo de alimentación) y *Rynchosia minima* (4,68%) (tabla VI).

Tabla XI. Consumo de plantas no arbóreas según sexo y edad (media de minutos por sesión). *Significativo según Friedman ANOVA			
	Machos*	Hembras*	Inmaduros*
<i>Playa Escondida</i>	4,1	3,7	3,6
<i>Isla Agaltepec*</i>	15,75	28,45	43,25
<i>Arroyo Liza</i>	3,65	3,35	3,65

Analizando en detalle el tiempo dedicado a comer formas no arbóreas según la edad y el sexo (tabla XI), observamos que los representantes sociales de AGA tienen tiempos mayores que los de PLA y LIZ. A su vez, dentro de AGA hubo diferencias entre machos, hembras e inmaduros. Estadísticamente existieron diferencias entre machos ($F=3,71$, $df=2$, $p<0.05$), hembras ($F=13,04$, $df=2$, $p<0.001$) e individuos jóvenes ($F=27.2$; $df=2$; $p<0.0001$) de distintos lugares de estudio. En todos los lugares fueron los individuos de AGA los que dedicaron más tiempo al consumo de estas formas de vida: Los machos de AGA consumieron más que los de PLA (*post-hoc* $p<0.05$) y que los de LIZ (*post-hoc* $p<0.05$); las hembras de AGA más que las de PLA (*post-hoc* $p<0.0001$) y LIZ (*post-hoc* $p<0.0001$); y los inmaduros de AGA más que los de PLA (*post-hoc* $p<0.0001$) y los de LIZ (*post-hoc* $p<0.0001$). Así mismo, sólo dentro de AGA existieron diferencias entre machos, hembras e inmaduros en el tiempo dedicado al consumo de formas de vida no arbóreas ($F=4.22$; $df=2$, $p<0.05$). Los jóvenes de AGA dedicaron más tiempo que los machos al consumo de estas formas de vida (*post-hoc* $p<0.05$). Sólo las hembras y los individuos jóvenes de AGA comieron formas de vida

RESULTADOS

vegetal que precisaban bajar al dosel inferior (arbustos: *Eupatorium morifolium*, *Malphygia coutierii* y *Malvabiscus arboreus*) o al suelo (herbáceas: *Iresine celosia* y *Rivinia humilís*), los machos nunca las consumieron.

IV.1.6. PARTES VEGETALES CONSUMIDAS

Tabla XII. Partes vegetales consumidas en % de tiempo de alimentación

	<i>Playa Escondida</i>	<i>Arroyo Liza</i>	<i>Isla Agaltepec</i>
<i>Frutos maduros</i>	45,7%	40%	15,27%
<i>Hojas jóvenes</i>	32,55%	33,52%	48,45%
<i>Frutos inmaduros</i>	11,64%	11,18%	6,08%
<i>Brotos</i>	5,07%	8,87%	6,51%
<i>Hojas maduras</i>	4,38%	3,13%	8,61%
<i>Flores</i>	0,17%	2,13%	5,32%
<i>Peciolos</i>	0,48%	1,17%	9,76%

En los 3 lugares los monos consumieron con mayores porcentajes frutos maduros y hojas jóvenes (Tabla XII). En PLA y en LIZ el orden de preferencia fue muy similar, mientras que en AGA fue diferente. El orden en el consumo de partes vegetales consumidas en AGA no correlacionó significativamente con el de PLA ($\tau=0.33$, $p=0.45$) ni con el de LIZ ($\tau=0.23$, $p=0,29$). En AGA las partes vegetales más consumidas fueron las hojas jóvenes (48.45%), después los frutos maduros (15.27%), peciolos (9.76%), hojas maduras (8.61%), brotes (6.51%), frutos inmaduros (6.08%) y flores (5.32%) (tabla VIII). LIZ y PLA tuvieron similares porcentajes e igual orden de preferencia ($\tau=0.91$, $p<0.005$): Frutos maduros (40% en AL y 45.7% en PE), hojas jóvenes (33.52% y 32.55%), frutos inmaduros (11.18% y 11.64%), brotes (8.87%

y 5.07%), hojas maduras (3.13% y 4.38%), flores (2.13% y 0.17%) y peciolo (1.17% y 0.48%).

Tabla XIII. Partes vegetales consumidas en % de alimentación según edad y sexo

<i>Playa Escondida</i>			
	Machos	Hembras	Inmaduros
<i>Frutos maduros</i>	58,01%	45,48%	36,86%
<i>Hojas jóvenes</i>	25,12%	28,18%	42,85%
<i>Frutos inmaduros</i>	8,78%	14,51%	10,37%
<i>Brotes</i>	1,39%	7,10%	5,80%
<i>Hojas maduras</i>	6,24%	3,89%	3,54%
<i>Flores</i>	0,08%	0,37%	0,00%
<i>Peciolo</i>	0,39%	0,47%	0,58%
<i>Isla Agaltepec</i>			
<i>Frutos maduros</i>	17,44%	6,25%	11,74%
<i>Hojas jóvenes</i>	48,13%	72,26%	63,71%
<i>Frutos inmaduros</i>	1,64%	6,67%	0,77%
<i>Brotes</i>	4,59%	4,82%	6,10%
<i>Hojas maduras</i>	5,57%	7,02%	5,64%
<i>Flores</i>	3,54%	0,54%	8,20%
<i>Peciolo</i>	19,08%	2,44%	3,84%
<i>Arroyo Liza</i>			
<i>Frutos maduros</i>	34,05%	36,25%	45,30%
<i>Hojas jóvenes</i>	35,67%	30,66%	36,45%
<i>Frutos inmaduros</i>	11,20%	19,88%	2,90%
<i>Brotes</i>	9,58%	8,42%	9,20%
<i>Hojas maduras</i>	2,51%	4,18%	2,84%
<i>Flores</i>	4,72%	0,54%	2,01%
<i>Peciolo</i>	2,28%	0,07%	1,31%

Teniendo en cuenta este orden en función de la clase por edad y sexo sólo encontramos diferencias en AGA (tabla XIII). Es decir en AGA, las hembras, los machos y los jóvenes consumieron con diferentes porcentajes de tiempo cada una de las partes vegetales estudiadas, mientras que en PLA y en LIZ el orden de porcentajes fue similar. Estadísticamente, el índice de *Kendall tau* nos revela que sólo en AGA, el orden en los porcentajes de partes vegetales consumidas no correlacionaron entre los representantes sociales (Entre machos y

hembras, $\tau=0.24$, $p=0.45$; entre machos e inmaduros, $\tau=0.33$, $p=0.29$; entre hembras e inmaduros, $\tau=0.14$, $p=0.65$). En PLA el orden fue el mismo para todas las clases correlacionando significativamente (Entre machos y hembras, $\tau=0.9$, $p<0.005$; entre machos e inmaduros, $\tau=0.8$, $p<0.05$; entre hembras e inmaduros, $\tau=0.90$, $p<0.005$) y lo mismo sucedió en LIZ (Entre machos y hembras, $\tau=0.81$, $p<0.05$; entre machos e inmaduros, $\tau=0.71$, $p<0.05$; entre hembras e inmaduros, $\tau=0.90$, $p<0.005$).

IV.2. RESULTADOS DE JUEGO

IV.2.1. TIEMPO Y FRECUENCIA DE JUEGO ENTRE LUGARES DE ESTUDIO

Tabla XIV. Tiempo y frecuencia de juego en los lugares de estudio

	Tiempo total (seg)	Media por sesión	Frecuencia total	Media de frecuencia por sesión	% del tiempo de observación
<i>Playa Escondida</i>	18908	315,1	118	1,97	1,75%
<i>Isla Agaltepec</i>	16834	280,6	143	2,38	1,56%
<i>Arroyo Liza</i>	3785	63,1	57	0,95	0,35%

Se encontraron diferencias en el tiempo dedicado a jugar entre los 3 lugares de estudio teniendo en cuenta la suma de todas las clases por edad y sexo ($F=5.91$, $p<0.001$) (tabla XIV). El tiempo de juego fue menor en LIZ (3785 segundos totales, 0.35% del tiempo de observación) que en PLA (*post-hoc*, $p<0.0001$) (16834 seg. y 1.56%) y AGA (*post-hoc*, $p<0.001$)

(18908 seg. y 1.75%), entre PLA y AGA no hubo diferencias significativas en el tiempo dedicado a jugar.

El ANOVA de Kruskal-Wallis reveló diferencias en el juego con acuerdo a la frecuencia ($KW=6.67$, $df=2$, $p<0.05$). La frecuencia de juego en LIZ (57 encuentros de juego, 0.95 por sesión) fue menor que en PLA (118 y 1.97) ($U=1503$, $p<0.001$) y AGA (143 y 2.38) ($U=1344$, $p<0.05$). No se encontraron diferencias significativas en el tiempo y la frecuencia entre PLA y AGA considerando los juegos totales realizados por machos, hembras e inmaduros.

IV.2.2. TIEMPO Y FRECUENCIA DE JUEGO CONSIDERANDO LA EDAD Y EL SEXO

Tabla XV. Tiempo y frecuencia de juego en relación de la edad y sexo (1: Significativo según Friedman ANOVA, 2: Significativo según Kruskal Wallis ANOVA)

		Tiempo total (seg)	Tiempo medio por sesión	Frecuencia total	Media de frecuencia por sesión
Playa Escondida ^{1,2}	Machos	1425	71,3	10	0,5
	Hembras	3080	154,0	12	0,6
	Inmaduros	14403	720,2	96	4,8
Isla Agaltepec ^{1,2}	Machos	3020	151,0	25	1,25
	Hembras	2740	137,0	27	1,35
	Inmaduros	11074	553,7	91	4,55
Arroyo Liza ²	Machos	1565	78,3	16	0,8
	Hembras	1550	77,5	30	1,5
	Inmaduros	670	33,5	11	0,55

Encontramos diferencias en el tiempo de juego de acuerdo a la edad y el sexo de los participantes (Tabla XV) en AGA ($F=5.4$, $p<0.01$) y PLA ($F=10.67$, $p<0.001$). No las encontramos en LIZ, donde no existieron

RESULTADOS

diferencias estadísticamente significativas entre machos, hembras e individuos jóvenes. Los aulladores jóvenes en AGA pasaron más tiempo jugando que los machos (*post-hoc*, $p < 0.05$) y las hembras ($t = 2.44$, $p < 0.05$) del mismo lugar, no encontrándose diferencias entre machos y hembras. De la misma manera, en PLA los jóvenes jugaron más que los machos (*post-hoc*, $p < 0.001$) y las hembras (*post-hoc*, $p < 0.005$) y no se encontraron diferencias entre machos y hembras.

Con relación a la frecuencia de juego por edad y sexo (tabla XV), todos los lugares presentaron diferencias significativas. En PLA y en AGA los individuos inmaduros jugaron más que los adultos mientras que en LIZ las hembras jugaron con más frecuencia que el macho y que el joven de este lugar. En PLA ($KW = 26.81$, $df = 2$, $p < 0.0001$), los jóvenes jugaron con más frecuencia (96 juegos) que los machos (10) ($U = 49$, $p < 0.001$) y que las hembras (12) ($U = 53$, $p < 0.001$). También en AGA ($KW = 6.72$, $df = 2$, $p < 0.05$), los jóvenes (91) jugaron más que los machos (25) ($U = 115.5$, $p < 0.05$) y que las hembras (27) ($U = 98$, $p < 0.01$). Finalmente, en LIZ ($KW = 10.91$, $df = 2$, $p < 0.005$) las hembras fueron las que jugaron con más frecuencia (30) que los machos (16) ($U = 108.5$, $p < 0.05$) y que los jóvenes (11) ($U = 103$, $p < 0.01$).

Comparando lugares, obtuvimos diferencias en el tiempo que dedicaron a jugar los jóvenes ($F = 6.81$, $p < 0.005$) y no en el de los animales adultos machos y hembras (tabla XI). El juego juvenil en LIZ fue menor que en

PLA (*post-hoc*, $p < 0.001$) y en AGA (*post-hoc*, $p < 0.005$), no habiendo diferencias en el tiempo dedicado a jugar entre jóvenes de PLA y AGA.

Con relación a la frecuencia de juego por edad y sexo entre lugares, encontramos diferencias entre machos ($KW=8.67$, $df=2$, $p < 0.05$) y entre jóvenes ($KW=18.87$, $df=2$, $p < 0.0001$). El juego de los machos en AGA fue más frecuente que en PLA ($U=122$, $p < 0.05$) y que en LIZ ($U=120.5$, $p < 0.05$). Los jóvenes en LIZ jugaron con menor frecuencia que en PLA ($U=52$, $p < 0.0005$) y que en AGA ($U=71$, $p < 0.0005$), no hallando diferencias significativas entre estos dos últimos lugares en el juego juvenil.

La *t* de Student para muestras dependientes no presentó diferencias significativas entre el tiempo de juego del inmaduro de LIZ antes y después de la desaparición de su madre del grupo. Así mismo, la *U* de Mann Whitney no mostró diferencias en la frecuencia de juego.

IV.2.3. COMPAÑEROS DE JUEGO, JUGADORES Y JUEGOS EN EL GRUPO

Tabla XVI. Frecuencia de compañeros de juego, jugadores y juegos en el grupo por sesión de observación (1: media por sesión de observación)

	Compañeros de juego ¹	Jugadores ¹	Grupos de juego ¹
Playa Escondida	1,31	3,9	6,55
Isla Agaltepec	1,75	7,3	7,99
Arroyo Liza	0,95	1,9	4,45

No se obtuvieron diferencias significativas en el número de compañeros de juego por sesión entre lugares (Tabla XII). Con relación al número de jugadores (tabla XII), existieron diferencias entre lugares ($KW=51.81$, $df=2$, $p<0.0001$). Hubo más jugadores por sesión en AGA (7.3 de media por sesión) que en PLA (3.9) ($U=1047$, $p<0.0001$) y LIZ (1.9) ($U=598.5$, $p<0.0001$), al mismo tiempo que el número de jugadores en PLA fue mayor que en LIZ ($U=951.5$, $p<0.0001$). Hubo diferencias significativas en el total de juegos que se produjeron en el grupo entre lugares ($KW=34.18$, $df=2$, $p<0.0001$). Existieron menos juegos en LIZ que en PLA ($U=984.5$, $p<0.0001$) y que en AGA ($U=806$, $p<0.0001$); entre PLA y AGA no se obtuvieron diferencias significativas.

Tabla XVIII. Compañeros de juego según la edad y el sexo (media por sesión de observación). * Significativo según Kruskal Wallis ANOVA

	Machos*	Hembras	Inmaduros*
<i>Playa Escondida*</i>	0,6	1,05	2,3
<i>Isla Agaltepec</i>	1,5	1,05	2,7
<i>Arroyo Liza*</i>	0,7	1,55	0,55

Al comparar el número de compañeros de juego por sesión de observación según la edad y el sexo, encontramos diferencias en PLA ($KW=19.06$, $df=2$, $p<0.0005$) y en LIZ ($KW=9.78$, $df=2$, $p<0.01$), no en AGA (tabla XVIII). Los inmaduros de PLA tuvieron mas compañeros de juego por sesión que las hembras ($U=112$, $p<0.01$) y que los machos ($U=71$, $p<0.0005$), no habiendo diferencias significativas entre machos y hembras de este lugar. En LIZ, fueron las hembras las que tuvieron mas compañeros de juego que el macho adulto presente ($U=125$, $p<0.05$) y

que el individuo joven ($U=107$, $p<0.05$), no habiendo diferencias significativas entre el macho y el joven.

Si comparamos el número de compañeros de juego entre lugares según la edad y el sexo, encontramos diferencias entre machos ($KW=7.68$, $df=2$, $p<0.05$) y entre inmaduros ($KW=7.55$, $df=2$, $p<0.05$). No hubo diferencias en el número de compañeros de juego entre hembras de diferentes lugares. Los machos de AGA tuvieron más frecuencia de compañeros de juego por sesión que los de PLA ($U=96$, $p<0.05$), no se obtuvieron diferencias significativas en las demás combinaciones por lugar para los machos. El joven de LIZ tuvo menos compañeros de juego que los jóvenes de AGA ($U=75$, $p<0.001$) y que de PLA ($U=68$, $p<0.0005$), no habiendo diferencias significativas en esta variables entre jóvenes de AGA y PLA.

IV.2.4. PREFERENCIAS DE JUEGO SEGÚN LA EDAD Y EL SEXO

Tabla XIX. Frecuencias de preferencia por compañero de juego según la edad y el sexo			
	Frecuencias de preferencia por		
	Machos	Hembras	Inmaduros
Machos de AGA	37 (25,8%)	64 (44,3%)	42 (29,37%)
Machos de PLA	0	4 (11,1%)	32 (88,9%)
Machos de LIZ	0	21 (100%)	0
Hembras de AGA	64 (32%)	61 (30,5%)	75 (37,5%)
Hembras de PLA	4 (2,7%)	7 (4,8%)	135 (92,5%)
Hembras de LIZ	21 (17,5%)	69 (57,5%)	30 (25%)
Inmaduros de AGA	42 (13,6%)	75 (24,4%)	191 (62%)
Inmaduros de PLA	32 (8,6%)	135 (36,3%)	205 (55,4%)
Inmaduros de LIZ	6 (16%)	30 (84%)	0

Se dieron todas las posibilidades de combinación por sexo y edad en el juego social de AGA, en PLA los machos no jugaron entre si y en LIZ, debido a que la composición del grupo no lo permitía, no hubo juego entre machos ni entre inmaduros (Tabla XIX). El test de χ^2 *esperado-observado* nos muestra diferencias en las preferencias de los machos de PLA ($\chi^2=27.33$, $df=2$, $p<0.0001$): los machos jugaron 32 veces con jóvenes, 4 con hembras y ninguna vez con otros machos (tabla XII). El macho de LIZ presentó también diferencias en sus preferencias ($\chi^2=4.94$, $df=1$, $p<0.05$): sólo jugó con hembras (21 veces), nunca lo hizo con el otro individuo joven disponible. Sólo las hembras de PLA, presentaron diferencias en la preferencia de compañero de juego según edad y sexo ($\chi^2=106.1$, $df=2$, $p<0.0001$), 135 veces con jóvenes, 7 con otras hembras y 4 veces con machos. Las hembras de LIZ y AGA no presentaron ninguna preferencia por el tipo de compañero de juego. Las preferencias de los jóvenes por el tipo de compañero de juego fueron significativas en PLA ($\chi^2=140.1$, $df=2$, $p<0.0001$) y en LIZ ($\chi^2=7.5$, $df=2$, $p<0.05$). Los jóvenes en PLA prefirieron jugar con otros inmaduros (205), después con hembras (135) y finalmente con machos (32). En AGA, los jóvenes jugaron primeramente con otros inmaduros (191), después con hembras (75) y con machos (42). El joven de LIZ jugó más frecuentemente con hembras (30) que con el macho adulto (6).

IV.2.5. TAMAÑO DE GRUPO DE JUEGO

La mayor parte de los grupos de juego fueron diadas para todos los lugares estudiados (tabla XX). Todos los lugares tuvieron el mismo orden en el número de participantes en el juego yendo desde 2 a 5 participantes, llegando a 6 jugadores al mismo tiempo en la tropa de PLA.

	<i>Playa Escondida</i>	<i>Isla Agaltepec</i>	<i>Arroyo Liza</i>
<i>Dos</i>	67,09%	73,58%	56,8%
<i>Tres</i>	26,02%	20,75%	28%
<i>Cuatro</i>	5,10%	4,61%	12%
<i>Cinco</i>	1,53%	1,05%	3,2%
<i>Seis</i>	0,26%	0%	0%

IV.3. CORRELACIONES ENTRE LAS VARIABLES DEL PATRÓN DE ACTIVIDAD Y LA DIETA Y LAS DEL JUEGO

No se obtuvieron correlaciones entre las variables de juego y las variables de la dieta y patrón de actividad para PLA y AGA. En LIZ, considerando todos los individuos por edad y sexo, encontramos correlaciones significativas entre el tiempo de locomoción y 3 variables del juego: El tiempo de locomoción correlacionó positivamente con el tiempo de juego ($r=0.28$, $n=60$, $p<0.05$), la frecuencia de juego ($r_s=0.33$, $n=60$, $p<0.01$) y el número de compañeros de juego ($r_s=0.30$, $n=60$, $p<0.01$).

V. DISCUSIÓN

La manifestación del juego está directamente condicionada por las actividades de supervivencia entre las que se encuentra el comportamiento de forrajeo (Lee, 1988; Blanckenhorn, 1991; Lemon, 1991). Teniendo presente la evidencia de que animales con escasez de alimento o dificultad por conseguirlo, deberían presentar menos juego (Loy, 1970; Martin, 1981; Bekoff y Byers, 1992), una meta de este estudio es explicar el efecto de la ecología en el juego mediante las variables del patrón de actividad y la dieta. Como especie de estudio, elegimos al mono aullador (*Alouatta palliata*), ya que se caracteriza por depender de una dieta baja en calorías (Nagy y Milton, 1979). De igual modo, elegimos tres grupos de aulladores con características sociológicas lo más diferenciadas posible en la región veracruzana de Los Tuxtlas (México). De esta forma, previamente nos queríamos asegurar la existencia de diferencias en la dieta y el patrón de actividad como consecuencia de tratarse de lugares muy dispares, y que estas variables del comportamiento alimentario tendrían consecuencias sobre el juego de los aulladores en cada uno de los lugares de estudio.

Hallamos diferencias al comparar el patrón de actividad, dieta y juego entre los diferentes lugares. Los resultados obtenidos en el patrón general de actividad y la dieta se explican por diferencias ecológicas y demográficas de cada área estudiada. En particular, AGA comparándolo con PLA y LIZ, presentó resultados que nos hacen considerar una conducta de forrajeo más activa por parte de los aulladores en este lugar

expresada en:

- Porcentajes de tiempo más altos dedicados a la locomoción y más bajos al reposo.
- Mayor número de especies consumidas y mayor diversidad en la dieta.
- Mayor número y tiempo en el consumo de especies vegetales no arbóreas.
- Dieta de carácter más folívora que frugívora.
- Diferencias en el forrajeo entre machos, hembras e inmaduros.

Sin embargo, en ninguno de los lugares de estudio, la actividad de forrajeo expresada en las variables de patrón de actividad y dieta, influyeron de una manera clara en el comportamiento de juego. Considerando que si existiera una verdadera restricción de alimento y/o dificultades para conseguir éste, se hubiera reflejado en la cantidad de juego, hemos de concluir que los monos están bien adaptados a las condiciones ecológicas de cada lugar de estudio. Después de este argumento, la pregunta es hasta que punto el comportamiento de juego ha de ser sensible a los cambios en las variables de la dieta y a que se deben las diferencias de juego encontradas entre lugares.

Las diferencias en la cantidad de juego son explicables en parte por la composición según la edad y el sexo de los grupos estudiados,

concretamente por el hecho de que en LIZ no existiera más que un individuo inmaduro. La demografía no pareció ser tan importante en la expresión del juego pues el tiempo dedicado a jugar entre adultos no fue significativamente diferente, y las diferencias de tamaño entre grupos de estudio sí fueron claras.

Existe la posibilidad de que las diferencias encontradas en el juego se puedan explicar por las diferentes funciones que tendría el juego en la vida social de cada lugar, en la que una parte esencial es asegurarse el alimento con el mínimo costo energético. El razonamiento anterior parece paradójico por la falta de correlación hallada entre el juego y comportamiento alimentario. Sin embargo, AGA presenta resultados que muestran una competencia no agresiva por el alimento. Este hecho nos hace pensar que el juego puede estar tomando un papel importante en la alimentación de dos maneras: minimizando las tensiones entre individuos producidas por esta competición de manera afiliativa y creando órdenes jerárquicos de acceso a los recursos alimentarios. El tiempo dedicado al juego superior a lo esperado entre los animales adultos de AGA nos ayuda a plantear la anterior hipótesis. Sin embargo, para explicar este resultado tan elevado en el juego entre adultos de AGA, antes hemos de considerar razones demográficas (número elevado de individuos adultos en el grupo) e hipótesis relacionadas con la imposibilidad de dispersión en AGA (familiaridad, parentesco y retención del período juvenil), la valoración social, las relaciones afiliativas y la

estimulación neuronal del juego.

El no encontrar una relación entre el forrajeo y el juego puede ser debido a que este comportamiento tenga diferentes funciones sin cambiar su cantidad y su forma, por lo que sería difícil haber encontrado relaciones significativas en base únicamente a características generales de tiempo y frecuencia. De lo contrario, tendríamos que concluir que el juego social es insensible a diferencias en la dieta y el patrón de actividad. Por otra parte, la variabilidad en la dieta y la tolerancia social de esta especie de primate, podrían ser suficientes para que existieran estrategias no agresivas de acceso a los recursos, sin que tomara parte en éstas el juego social. La información previa sobre el juego en *Alouatta*, así como las relaciones entre las estrategias de forrajeo y este comportamiento es dispersa y escasa, por lo que son necesarios más estudios para contrastar los resultados obtenidos e hipótesis planteadas.

IV.1. LOS TRES LUGARES DE ESTUDIO TIENEN DIFERENCIAS PARTICULARES

Nuestro primer problema fue caracterizar el hábitat de los lugares de estudio. Medir el hábitat es siempre difícil, nosotros lo estimamos a partir de la caracterización de la vegetación en cada lugar. Aún así, incluso sin considerar un análisis metódico de las variables-indicadoras del hábitat, es obvio que cada lugar de estudio tiene características

DISCUSIÓN

distintas en superficie, paisaje y vegetación. Contemplar estas diferencias de hábitat era nuestro propósito, pues nos interesaba estudiar el comportamiento de juego del aullador en lugares ecológicamente bien diferenciados. En PLA, siendo el lugar de mayor superficie, el área vital que utilizaron fue la más extensa de los tres lugares seleccionados (14,7 ha), y como es lógico, es la que obtuvo mayor número de especies vegetales y diversidad, además de poseer árboles más grandes y mejor estado de conservación. Este lugar de estudio es el que se asemeja más a las condiciones de un grupo de aulladores en un hábitat continuo: es un grupo de carácter cohesivo, que convive con otros grupos de aulladores y donde es posible la migración de sus individuos hacia otras unidades sociales de aulladores. Los otros dos lugares de estudio, además de tamaño reducido (1,3 y 8,4 ha), son casos excepcionales de hábitat fragmentado y aislamiento para los aulladores, incluso en la región de Los Tuxtlas. AGA es un lugar pequeño y con alta densidad de aulladores, superior a los márgenes normales para el tamaño de un grupo establecidos por varios autores (Carpenter, 1934; Crockett y Eisenberg, 1987; Neville *et al*, 1989). Esto ha dado lugar a que sea un grupo social variable, con las características típicas de una organización social de fusión-fisión (Dias, 2002), que aunque descrita, no es la más común en la especie *Alouatta palliata* (Kinzey y Cunninhan, 1994). En AGA (8,4 ha), la migración que por naturaleza corresponde a los individuos de esta especie es prácticamente imposible por ser una isla. Este hecho influye en varios

aspectos de la vida social de los aulladores en este lugar. LIZ es un lugar tan pequeño en área (1.3 ha) que parece insuficiente para garantizar la supervivencia de un grupo de aulladores. El grupo estaba relativamente aislado e integrado por cuatro hembras adultas y únicamente por un macho adulto y un individuo joven. A pesar de la pequeña superficie de LIZ, este fragmento tiene una diversidad vegetal considerable. Por su parte, AGA tiene alta densidad de especies no arbóreas (lianas, enredaderas y epífitas) en comparación con los otros dos lugares. Hemos de tomar en cuenta estas características específicas de cada lugar a la hora de interpretar los resultados obtenidos en el patrón de actividad, la dieta y el juego.

IV.2. EL HÁBITAT Y LA DEMOGRAFÍA MODELAN EL PATRÓN DE ACTIVIDAD Y LA DIETA DE CADA LUGAR

IV.2.1. DIFERENCIAS EN EL PATRÓN DE ACTIVIDAD

Los períodos de reposo largos seguidos de porcentajes de tiempo menores destinados a la locomoción y a la alimentación obtenidos en este trabajo en los tres lugares observados, coinciden con otros estudios sobre el patrón de actividad del *A.palliata* (Carpenter, 1932; Milton, 1980; Estrada y Coates-Estrada, 1984; 1986; Neville *et al*, 1988; Bicca-Marques, 1994; Serio-Silva, 1996; Estrada, 1999; González, 2000; Pérez, 2001). Aún así, encontramos diferencias significativas en la dinámica de

DISCUSIÓN.

reparto del tiempo del patrón de actividad entre los lugares estudiados. El tiempo dedicado a la locomoción en LIZ fue significativamente menor que en los otros dos lugares de estudio. Esto se explica por el hecho de que LIZ al tener un área tan reducida, los recursos de alimento se encuentran cerca unos de otros y los animales no tienen que hacer viajes largos. Los monos aulladores viajan fundamentalmente con el propósito de buscar comida (Milton, 1980) y nuestros resultados muestran que en los tres lugares el tiempo de locomoción correlacionó positivamente con el número de especies consumidas. Otro resultado significativo es el de un menor tiempo de reposo en los aulladores de AGA. El razonamiento anterior no es válido en este caso, pues deberíamos esperar que al ser también un lugar de área pequeña, el porcentaje de descanso fuera alto. La densidad alta de monos puede estar causando una competición intragrupal por los recursos, reduciendo el tiempo que dedican a descansar. Completaremos estos resultados globales si estudiamos el tiempo dedicado a cada variable del patrón de actividad según la clase de individuo por edad y sexo.

En PLA y en AGA los machos dedicaron más tiempo a descansar que las hembras e infantes, mientras que en LIZ no hubo diferencias en el patrón de actividad entre sus representantes sociales por edad y sexo. Por otro lado, entre machos de los distintos lugares no se observaron diferencias en ninguna de las variables del patrón de actividad. Fue al comparar el patrón de actividad de las hembras y los animales jóvenes

de los distintos lugares cuando encontramos diferencias significativas. En LIZ, las hembras y el único joven dedicaron menos tiempo a moverse y más a descansar que sus respectivos representantes sociales en los otros dos lugares de estudio. La teoría de selección sexual (Clutton-Brock y Parker, 1992) predice que las hembras deben maximizar su tiempo y su energía utilizada para conseguir alimento, mientras que los machos deben maximizar su tiempo y energía para obtener pareja sexual. Así, los machos pueden forrajear mínimamente para sostener los objetivos de su actividad, mientras que las hembras al precisar más energía por los costos de lactancia, ovulación, embarazo, transporte y cuidado de las crías, dedican más tiempo a alimentarse o a moverse para procurar alimento en los lugares donde esto fuera preciso. Los machos pueden tomar un patrón similar cualquiera sean las circunstancias, pues no tienen los requerimientos energéticos de las hembras. Los resultados de PLA y AGA cumplen con estas diferencias teóricas entre machos y hembras, considerando sus resultados en el patrón de actividad. Al tener PLA una superficie más grande, los recursos están más distanciados entre sí y las hembras han de viajar y moverse más para optimizar su dieta. Sin embargo este razonamiento no es válido para las hembras de AGA, pues éste es un lugar pequeño si lo comparamos con PLA; por consiguiente hemos de buscar la explicación en la alta densidad de monos de esta isla, que estaría causando una fuerte competición por el alimento expresada en una búsqueda más activa de éste que en las otras áreas de estudio. En LIZ no se

encuentran estas diferencias entre sexos en el patrón de actividad a causa de que su reducida superficie y la falta de oferta en la alimentación pudo borrar las diferencias que de otra manera existirían en el patrón entre machos, hembras e inmaduros. El patrón de los jóvenes de PLA y AGA no es tan fácil de explicar al no conocer su sexo, pero el que tengan un patrón similar a las hembras nos puede indicar la influencia de éstas en su comportamiento general de actividad. Los jóvenes aulladores aún están asociados a la actividad de sus madres, es decir a hacer las mismas cosas que hacen ellas (seguirlas, comer lo que comen, etc.) hasta adquirir la madurez y por lo tanto, total independencia (Glander, 1981; Peça, 2001). Además, el comportamiento de forrajeo de los jóvenes aún no es tan eficaz como el de los adultos y deben pasar más tiempo para aprender a optimizarlo (Boinski y Fragaszy, 1989; Treves, 1996). Al comparar los diferentes lugares, las hembras e infantes fueron las más sensibles a variar su patrón de actividad, debido principalmente a la distancia necesaria para desplazarse de un lugar a otro con el objeto de alimentarse, situación que se da PLA, y debido a la competencia intragrupal por el alimento, que es el caso de AGA. Estudiando los resultados obtenidos en la dieta podremos completar este razonamiento.

IV.2.2. DIFERENCIAS EN LA DIETA

Los monos aulladores comieron de 99 especies vegetales diferentes de

41 familias en el conjunto de los tres lugares de estudio y tuvieron 6 especies en común en su dieta. AGA fue el lugar de mayor diversidad en la dieta (56 especies), seguido de PLA (49 especies) y LIZ (35 especies). AGA tuvo mayor frecuencia de especies vegetales consumidas por sesión, debido en parte a un porcentaje considerablemente mayor en la ingestión de especies no arbóreas (33,26%), que dieron variabilidad a su dieta tanto en tiempo como en frecuencia diaria. En otros estudios sobre dieta en AGA, también se obtuvieron porcentajes altos en el consumo de lianas y enredaderas (23,3% del tiempo de alimentación) (González, 2000; Pérez, 2001). Carmona *et al* (1999) también observaron que los monos aulladores de AGA consumían un número considerable de especies no arbóreas comparándolo con otros estudios de dieta en esta especie. Al parecer, según ha pasado el tiempo y la tropa de este lugar ha aumentado de tamaño, se ha incrementado el consumo de estas formas de vida vegetal por los aulladores. En este lugar los monos se están alimentando de especies vegetales que en otros estudios sobre dieta en *Alouatta* tienen porcentajes de consumo bajos como lianas, enredaderas y plantas epífitas (Milton, 1980; Glander, 1981; Julliot, 1993; Estrada *et al*, 1999), o son muy raros (arbustos y herbáceas).

Los aulladores en los tres lugares tuvieron una especial preferencia por las especies de la familia de las moráceas, al igual que en otros estudios de aulladores en los neotrópicos (Milton, 1980; Estrada, 1993; Serio-Silva, 1993; González, 2000; Pérez, 2001). La calidad nutricional alta de

las especies de esta familia, su bajo contenido en compuestos secundarios y la disponibilidad de sus frutos a lo largo del ciclo anual hacen que esta familia sea clave en la dieta de los aulladores (Ibarra y Wendt, 1992; Serio-Silva *et al*, 2002). Mitchell *et al* (2002) obtuvieron que el 30% de los árboles de un fragmento de selva de menos de 2 hectáreas eran del género *Ficus*, y este resultado sobre este género de plantas puede ser la clave de que los aulladores puedan habitar áreas reducidas. La disponibilidad de árboles de este género es común en los 3 lugares de estudio. Otras familias comunes en la dieta de los aulladores como las leguminosas (Fabaceae y Mimosaceae) y anacardiáceas también estuvieron representadas en las dietas de los tres lugares, en diferentes porcentajes pero con evidente presencia.

La base principal de la alimentación del mono aullador la obtiene de los árboles (Neville *et al*, 1988), esto concuerda con nuestras observaciones realizadas en PLA y LIZ. Los porcentajes altos de consumo de plantas no arbóreas en AGA no son debidos a una preferencia especial por este tipo de forma de vida vegetal, sino a una necesidad de alimentarse de formas no arbóreas, compensada por una alta diversidad de lianas, enredaderas y epifitas existente en este lugar. Las formas vegetales no arbóreas son fuentes de alimento inusuales en los aulladores y por lo tanto de libre acceso. Así, es lógico que en un lugar donde la competencia por el alimento puede ser alta como en AGA, estas formas biológicas sean más consumidas.

En cuanto a la diversidad en la dieta fue menor en LIZ que en los otros dos lugares. Al tener LIZ una superficie muy reducida, los recursos potenciales son menores, sin embargo la flora existente parece ser suficientemente alta en diversidad y cantidad para que el grupo lleve a cabo de manera normal sus actividades vitales.

Las hojas jóvenes y los frutos maduros fueron los principales componentes de la dieta de los monos estudiados complementándose con hojas maduras, frutos inmaduros, peciolo y flores. En AGA el consumo de hojas jóvenes fue mayor, mientras que en LIZ y PLA fue el de frutos maduros. Dada la variabilidad en la dieta folívoro-frugívora de los aulladores (Neville *et al*, 1988), este resultado puede ser casual. Sin embargo, como ya hemos indicado, es posible que el notable incremento de la tropa de monos aulladores en AGA y la consecuente competencia intragrupal les haya hecho pasar de una dieta de carácter frugívora a una más folívora (Serio-Silva, 1996; González, 2000; Pérez, 2001). Las hojas tiernas son una fuente de alimento de libre acceso, disponible a lo largo de todo el año. Los frutos son estacionales y están agrupados en parches, por lo tanto son limitados, valiosos y monopolizables (Milton, 1980). El consumo mayor de hojas tiernas frente a frutos maduros en AGA comparándolo con los otros dos lugares, debe tener relación con que los frutos son rápidamente consumidos y la alta densidad de individuos en este lugar hace que no estén disponibles para todo el

DISCUSIÓN.

grupo en un mismo momento. Además, sólo en AGA, el orden de preferencia de consumo de partes vegetales entre machos, hembras e inmaduros fue diferente, lo que junto con los resultados obtenidos en los tipos de forma vegetal consumida, nos hace pensar en diferentes especies en la dieta dependiendo de la edad y el sexo.

Comparando el número de especies consumidas por sesión en cada lugar según el sexo y la edad, encontramos únicamente diferencias en AGA, donde las hembras y especialmente los animales jóvenes consumieron más especies diferentes por sesión que los machos. De igual manera, las hembras e inmaduros de AGA tuvieron mayor frecuencia de especies consumidas que hembras e inmaduros de otros lugares de estudio. Con la frecuencia de consumo de plantas no arbóreas sucede algo similar, aunque los machos también ofrecen diferencias. Observamos que tanto machos, hembras y jóvenes de AGA tienen resultados más altos que sus respectivos representantes sociales en PLA y LIZ en el consumo de esta clase de plantas. Dentro de AGA, son las hembras y los jóvenes los que dedican más tiempo al consumo de este tipo de forma de vida vegetal. Por lo general, vemos una necesidad de conseguir alimento más importante en AGA, especialmente en las hembras e inmaduros de este lugar. Los mamíferos hembras pueden seleccionar si es preciso, una dieta diferente a la de los machos, de alta calidad que requiera una búsqueda extra (Clutton-Brock y Parker, 1992). Puede estar sucediendo una división de los nichos de

alimentación entre machos y hembras, para así reducir una posible competencia intersexual por el alimento (Galdikas *et al*, 1981), ya que arbustos y herbáceas requieren bajar al estrato inferior de la selva e incluso al suelo y los machos de AGA nunca bajaron al suelo. Hemos de mencionar que esto puede ser facilitado por no existir depredadores terrestres en AGA, lo que posibilita la exploración de este nicho por las hembras y jóvenes aulladores en este lugar. En cualquier caso, sólo las hembras e inmaduros en AGA comieron arbustos y herbáceas, ningún macho de AGA las consumió. Sería interesante clarificar mediante un análisis de nutrición si las hembras de aulladores seleccionan especies particulares para incrementar sus requerimientos energéticos durante la reproducción.

Al igual que las hembras, los jóvenes de AGA también tuvieron frecuencias altas de consumo diario de especies vegetales en comparación con los jóvenes de otros lugares y con los machos del mismo lugar de estudio. Las razones que planteamos para este último resultado son las mismas que para los resultados hallados en el patrón de actividad: su asociación a la actividad de sus progenitoras y su forrajeo aún no eficiente. Además, la actividad juvenil está asociada al desarrollo de la exploración independiente, considerada una fase importante para adquisición de habilidades en el forrajeo (Treves, 1996), lo que da pie a que los jóvenes se interesen por nuevas especies vegetales. Por otro lado la exploración independiente de los primates

DISCUSIÓN

puede ocurrir antes en grupos donde no existen depredadores y donde las relaciones genéticas entre machos y crías son elevadas, prediciendo que el infanticidio sea poco común (Anderson, 1986). Peça (2001) no observó agresión física a los individuos inmaduros por parte de los machos en AGA. La misma autora sugiere que el modelo social de este lugar puede ser ventajoso para las crías, por la imposibilidad de dispersión de sus individuos; ya que los machos inmigrantes son fuente de agresividad y muerte de los individuos inmaduros en esta especie (Bartlett *et al*, 1993). Son necesarios mas estudios detallados en *Alouatta* que revelen diferencias en la dieta según la edad y el sexo para comparar estos resultados.

Teniendo en cuenta las diferencias obtenidas en el patrón, en la frecuencia de diferentes plantas consumidas por sesión, en el consumo de plantas no arbóreas y en el consumo de diferentes partes vegetales de los monos al comparar los lugares de estudio, es importante resaltar que estos primates pueden crear estrategias de competencia por la comida que no son de carácter agresivo, sino de búsqueda intensiva por nuevos o inusuales recursos, como es posible que ocurra en la tropa de AGA. Esta estrategia de acceso al alimento puede crear relaciones sociales diferentes a las que existen en PLA y LIZ, en las que el comportamiento de juego social puede estar tomando parte, como vamos a ver en el siguiente apartado.

IV.3. CANTIDAD DE JUEGO Y COMPOSICIÓN DEL GRUPO

Como resultado de nuestras observaciones al comparar los tres grupos, obtuvimos diferencias en el tiempo y la frecuencia del juego social. En particular, los monos de LIZ jugaron menos que en los otros lugares. Teniendo en cuenta la cantidad de juego según la edad y el sexo, vemos que este resultado es debido a que el único individuo inmaduro jugó menos tiempo y con menos frecuencia que los inmaduros de AGA y PLA, ya que entre individuos adultos no hubo diferencias en el tiempo de juego. Además, el juego juvenil fue mayor en tiempo y frecuencia en PLA y en AGA que el juego adulto, mientras que en LIZ no hubo diferencias en el tiempo de juego comparando machos, hembras y jóvenes. En cuanto a la frecuencia de juego en LIZ, paradójicamente, fue más elevada en las hembras que en el único joven. Este resultado de juego infantil tan reducido en LIZ se puede explicar por existir una preferencia de juego entre individuos con el mismo estado de desarrollo para así practicar similares habilidades (Baldwin y Baldwin, 1977; Cheney, 1978; Chalmers, 1980; Walters, 1987; Deng y Zhao, 1990; Fontaine, 1994). Al no existir otros animales inmaduros en el grupo de LIZ, la dedicación al juego por este joven no fue tan elevada en tiempo y frecuencia como el de los inmaduros de AGA y PLA, y tampoco fue mayor que la cantidad de juego de los machos y hembras del propio LIZ. Esta circunstancia nos sugiere la importancia de que exista al menos otro individuo joven en un grupo de aulladores para que el juego juvenil se produzca durante

más tiempo y con más frecuencia. Por otro lado, a diferencia de lo que señala Mitchell (1979), la cantidad de juego de los adultos no parece estar influida por el número de individuos jóvenes en un grupo. Existe la posibilidad de que el juego en solitario sea sustituto del juego social (Meder, 1989), hecho que no observamos en LIZ, pero que tampoco hubiésemos podido apreciar con la metodología utilizada. El juego está asociado a los animales jóvenes y a su relación con el desarrollo físico y social (Brownlee, 1954; Chalmers, 1980; Smith, 1982; 1984), por lo que esta presencia tan baja del juego juvenil en LIZ es inusual. Suomi (1974) muestra como los macacos que crecieron en un ambiente social rico, con mucha variedad de individuos de diferentes edades y sexos, eran más eficientes socialmente que individuos criados únicamente con sus progenitores. Otros autores han observado que los patrones normales de socialización pueden darse sin juego (Loizos, 1966; Bekoff, 1972). Es decir, la cantidad de juego social del joven de LIZ podría ser la adecuada para convivir en su grupo de nacimiento. La pregunta que debemos hacernos ahora es si aulladores jóvenes que juegan más, tendrían más facilidades a la hora de entrar en grupos sociales diferentes al de su origen o a la hora de formar nuevas unidades sociales. Será interesante observar el comportamiento de este individuo joven de LIZ que presentó menos juego del esperado y la de los jóvenes de los otros lugares de estudio con mayor cantidad de juego, durante su vida adulta.

No hubo diferencias en el tiempo dedicado al juego comparando adultos

de diferentes lugares. La demografía puede explicar por que existen más número de jugadores y de juegos totales en el grupo en AGA y menos en los otros lugares. A más individuos se manifiesta más juego en el grupo, pero esto, que debería tener un efecto de estimulación para todos los individuos de AGA, no supone que los individuos focales estudiados aquí jueguen más tiempo ni con más compañeros de juego. Este resultado indica que el tiempo de juego diario de un individuo adulto en un grupo grande (donde existen más juegos y hay más jugadores), no parece variar significativamente del de un individuo en un grupo pequeño (donde suceden menos juegos y hay menos jugadores disponibles). Aunque resulte contrario a lo argumentado por Marriot (1988), podría existir una tasa específica para el juego de los adultos aulladores. La única diferencia encontrada en la cantidad de juego entre adultos de distintos lugares se dio entre machos: los machos de AGA tuvieron mayores frecuencias de juego que los machos de otros lugares. Esta frecuencia alta de juego entre machos puede estar relacionada con la imposibilidad que tienen los animales de AGA para emigrar. Los individuos adultos en AGA no han pasado la etapa de migración que por naturaleza corresponde a esta especie, esta etapa de dispersión puede ser especialmente difícil y larga para los machos aulladores (Glander, 1992; Cuarón, 1997). Tal vez, este hecho haga que los machos de AGA conserven su comportamiento juvenil de juego al faltarles la etapa migratoria. Goodall (1986) explica que los chimpancés en cautiverio conservan conductas características de la etapa juvenil como el juego.

El tiempo de juego no varió en individuos adultos al compararlo según su sexo en ningún lugar. Por lo tanto, en nuestros resultados no se cumple el patrón de que los machos jueguen más tiempo que las hembras (Baldwin y Baldwin, 1977; Fagen, 1981; Deng y Zhao, 1990). En cuanto a la frecuencia de juego, sólo las hembras de LIZ jugaron con más frecuencia que los machos y el joven de este lugar. Para entender mejor estos resultados, hemos de ver como se distribuye esta cantidad de juego social según el individuo focal juegue con machos, hembras o jóvenes.

Los grupos de juego fueron muy similares en los tres lugares, siendo la diada el tamaño más frecuente. La cantidad de individuos en un grupo de aulladores no parece influir para que jueguen más individuos al mismo tiempo. La vida arbórea de los aulladores puede ser el motivo de que no se hallen grupos de juego más numerosos en los lugares donde hay más individuos, como es el caso de AGA. El juego arbóreo ofrece un peligro extra por suceder en un dosel medio alto, más individuos participando en un mismo juego ofrecen más peso sobre las ramas y más posibilidades de caída para los jugadores (Baldwin, 1986).

IV.4. PREFERENCIAS Y POSIBLES CAUSAS Y FUNCIONES DEL JUEGO SEGÚN LAS CARACTERÍSTICAS SOCIOECOLÓGICAS.

Se dieron todas las posibilidades de combinación por sexo y edad en el juego social de AGA, en PLA los machos no jugaron entre sí, y en LIZ, no hubo juego entre machos ni entre inmaduros, debido a que la composición del grupo no lo permitía. Lo común es que los individuos adultos jueguen con individuos inmaduros, pues estos son siempre una fuente de estímulo y preferencia de interacción para los adultos (Southwick *et al*, 1965; Fedigan, 1972; Goodall, 1968; Owens, 1975; Cheney, 1978; Fagen, 1981, Box, 1984). Este razonamiento corresponde a las funciones adscritas sobre las funciones del juego y la integración social de los aulladores jóvenes en el grupo (Carpenter, 1934). Por otro lado, los individuos inmaduros juegan preferentemente con otros inmaduros. Los jóvenes eligen como compañero de juego a otros de su misma edad siempre que esto sea posible, de esta manera pueden "testar" habilidades similares con el mínimo daño (Owens, 1975; Baldwin y Baldwin, 1977;1978; Smith, 1978). A este patrón descrito para la distribución del juego social sólo respondería PLA donde individuos adultos jugaron principalmente con inmaduros y a su vez estos, jugaron principalmente con otros inmaduros.

En LIZ, durante nuestra observación focal, el único macho existente sólo jugó con hembras, éstas no mostraron ninguna preferencia por jugar con el macho, otras hembras o el individuo joven. De forma significativa, el individuo joven jugó más con las hembras que con el macho. En este lugar, las preferencias vinieron marcadas por la cantidad baja de juego

del individuo joven tanto en tiempo como en frecuencia, y la composición de grupo poco variada (Un macho, 4 hembras y un joven). Las hembras en LIZ jugaron más con hembras y los machos cuando jugaron lo hicieron con éstas. Como hemos sugerido anteriormente, el juego de los aulladores jóvenes parece depender de la presencia de otros jóvenes en el grupo.

En AGA, a la hora de elegir un compañero de juego, no hubo preferencias significativas de edad y sexo por parte de los machos, hembras o inmaduros. Por lo general, el juego de los primates adultos aparece puntualmente con individuos jóvenes (Fagen, 1992). Sin embargo, en este lugar, donde la oferta para que se formaran combinaciones por edad y sexo era amplia, el juego entre adultos fue mayor de lo esperado. Comparándolo con PLA, donde el juego entre adultos fue bajo (4% para los machos y 11% para las hembras), acorde con la literatura sobre el juego (Smith, 1978; Mitchell, 1979; Fagen, 1981), en AGA observamos entre adultos porcentajes de juego muy altos (70.6% para los machos y 62.5% para las hembras). Una primera interpretación de este resultado es que la variabilidad disponible de compañeros de juego adultos hace que a menudo exista la posibilidad de que dos individuos compartan la misma predisposición por el juego. Esta oferta de jugadores disponibles no la encontramos en PLA ni en LIZ. Así mismo, algunas características derivadas de la imposibilidad de dispersión pueden estar permitiendo más juego adulto en AGA:

familiaridad, parentesco y alargamiento del período juvenil (expresada en la retención de un comportamiento de juego, común en animales jóvenes).

Los individuos adultos que juegan entre sí en AGA, casi con seguridad jugaron juntos cuando eran jóvenes, esta familiaridad puede tener el efecto de facilitar el juego entre adultos de este lugar. Mientras que en los otros dos lugares, los adultos son con alta probabilidad, individuos inmigrantes que no crecieron en la misma tropa residente, lo que podría dar dificultades para entablar relaciones de juego entre ellos. Así mismo, las relaciones de parentesco en AGA son más estrechas que en grupos normales de *Alouatta* formados por individuos inmigrantes como ocurre en LIZ y PLA. Por lo tanto, el juego entre los adultos de este lugar podría estar fortaleciendo los vínculos de parentesco (Southwick *et al*, 1965; Goodall, 1968; Fedigan, 1972; Owens, 1975; Cheney, 1978).

Como ya hemos indicado anteriormente, la imposibilidad de dispersión en la isla podría estar favoreciendo la retención de caracteres juveniles que se reflejaría en el juego entre animales adultos. La conducta de juego entre adultos de AGA, en condiciones normales de vida solitaria hacia la integración o formación de otros grupos, no se daría con la misma libertad. Algunos autores sugieren que la cautividad con la consiguiente disponibilidad de alimento y ausencia de depredadores a ella asociada, podría alargar la neotenia expresada en el juego (Goodall,

1986; Bloomsmith, 1989; Enomoto, 1990), un efecto similar podría estar influyendo en que se juegue más entre los adultos de AGA. Según García (2001), la edad de los machos aulladores adultos de AGA no tuvo influencia en la frecuencia de juego, lo cual sugiere que al menos en este lugar el juego en el *Alouatta palliata* se da a lo largo de todo su período adulto. Sería interesante observar si se dan situaciones de juego en el momento en que un individuo intenta entrar en un grupo y en ese caso, estudiar si este comportamiento facilita la entrada.

El grupo de AGA presenta las cualidades de una estructura social de fusión-fisión, donde la composición del grupo se modifica a lo largo del día de una manera variable (Dias, 2002). Por otro lado, nuestros resultados sugieren una competición por el alimento en AGA expresada en:

- Porcentajes más altos en la locomoción y más bajos en el reposo.
- Mayor número de especies consumidas y mayor diversidad en la dieta.
- Mayor número y tiempo en el consumo de especies vegetales no arbóreas.
- Dieta de carácter más folívora que frugívora.
- Diferencias en el forrajeo entre machos, hembras e inmaduros.

Estas dos características de fragmentación del grupo y competencia por el alimento, pueden estar causando nuevas necesidades de relacionarse expresadas a través del juego social de dos maneras complementarias: minimizando las tensiones entre individuos producidas por esta competición de manera afiliativa y creando órdenes jerárquicos de acceso a los recursos alimentarios.

Los primates son especies gregarias que precisan de un mecanismo de cohesión social que minimice las consecuencias negativas de la vida en grupo: compartir espacio y recursos (Wrangham, 1986). El espulgamiento o *grooming* es considerado la base de las relaciones sociales en las especies de primates (Seyfarth y Cheney, 1984; Wrangham, 1986; Vea *et al*, 1999). El *grooming* en el *Alouatta* es raro o está ausente (Jones, 1979; Chiarello, 1995) y tal vez el juego complete su función cuando fuera necesario fortalecer las relaciones entre individuos. García (2001) sugiere que la alta densidad de monos en AGA ha provocado una cantidad de juego considerable entre machos adultos con el objetivo de fomentar la unidad en el grupo mediante relaciones afiliativas. El que todos los individuos del mismo grupo de AGA no estén en contacto visual ni físico durante períodos de tiempo largos, puede estar provocando un estado de continuo reconocimiento interindividual. Como explica Dias (2002): “para un animal que viva en una población en la que exista una organización social de tipo fusión-fisión, la preocupación de hacer una valoración estratégica de los costos y

beneficios de permanecer en un determinado subgrupo es una necesidad constante". La mayoría de los primates poseen una organización social que les permite relaciones sociales con contacto diario entre sus miembros (Jolly, 1985). Sin embargo, algunos primates como los chimpancés y monos araña (Symington, 1990) pueden fragmentar su unidad social en subgrupos para forrajear y descansar, de esta manera muchos miembros del grupo sólo se encuentran ocasionalmente (fusión-fisión). La teoría de valoración social del juego explica que el juego puede servir a los participantes para obtener un conocimiento detallado de los individuos con los que se juega, permitiendo medir fuerzas, deficiencias o capacidades y reconocerse individualmente (Fagen, 1974, Pellis e Iwaniuk, 2000). Los adultos raramente juegan entre ellos, en parte porque sus relaciones sociales ya están establecidas (Pellis e Iwaniuk, 1999; 2000), por lo que hemos de sugerir que el juego entre adultos en AGA es debido a una necesidad social de relacionarse entre ellos. Si el juego sirve como herramienta de valoración social en individuos adultos, la considerable frecuencia de juego entre adultos podría ser el resultado de esta necesidad social en AGA. En este lugar, el uso del juego podría estar asociado con el grado de incertidumbre en las relaciones sociales y en la frecuencia reducida de encontrar conespecíficos. Estos períodos en que los animales adultos permanecen sin verse pueden estar a su vez relacionados con "picos" de estimulación (Baldwin y Badwin, 1976). El estado de estímulos complejos y nuevos que produce el juego puede estar sujeto a la

habitación, y las nuevas oportunidades para jugar después de períodos sin contacto visual ni físico parecen crear una predisposición especial para que suceda nuevamente este comportamiento entre adultos. Un efecto similar ha sido observado en monos ardilla (Baldwin y Baldwin, 1976) y en langures (Sommer y Mendoza-Granados, 1995). Muchas veces, en AGA, cuando dos subgrupos se encontraban, existían muchos episodios de juego (obs. del autor). En grupos unidos como en PLA, los individuos raramente se dividen en subgrupos, por lo que los adultos encuentran más estimulante el juego con jóvenes que con otros individuos adultos.

Una gran proporción de las interacciones agresivas sucede como resultado de situaciones que promueven el conflicto por recursos limitados (Chalmers, 1968; Southwick, 1970; Andrews y Rosenblum, 1988). Teniendo en cuenta la presión por el alimento y el espacio en AGA, el juego puede tener el papel de resolver este conflicto de una manera sutil y no agresiva, estableciendo un orden jerárquico para acceder a los recursos alimentarios. Por lo general, los monos aulladores no se caracterizan por tener relaciones de dominancia estrictas, ni por resolver el acceso a los recursos de manera agresiva (Altmann, 1959; Bernstein, 1964), aunque otros autores defienden que tanto machos como hembras pueden formar jerarquías basadas en el acceso al alimento y los lugares de descanso (Jones, 1978; Zucker y Clarke, 1998). En cualquier caso, los monos aulladores poseen como principal

DISCUSIÓN

estrategia evitar situaciones tensas que sean energéticamente costosas, por eso, las interacciones agonísticas se resuelven rápidamente con el mínimo contacto físico (García, 2001), y el juego puede ser un sustituto adecuado al comportamiento agresivo. Los machos de AGA no presentaron relaciones de dominancia estrictas en estudios recientes que se realizaron en períodos cercanos a este trabajo (García, 2001; Dias, 2002). En cuanto a las hembras, aún no ha sido realizado un estudio sistemático sobre sus relaciones jerárquicas en AGA, pero por lo general interactúan afiliativamente entre ellas (Zucker y Clarke, 1998, Kovacovsky, 2002). Metodológicamente, las relaciones de dominancia en los estudios de aulladores, están basadas en las relaciones espaciales de los individuos, siendo la expresión agonística más frecuente la de suplantación (un individuo se acerca a otro y éste se aparta para dejarle su lugar) (Zucker y Clarke, 1986; 1998). Las agresiones espontáneas y duraderas son muy raras en aulladores (Young, 1983; Zucker y Clarke, 1998). Los resultados obtenidos en la dieta y el patrón de actividad en AGA apuntan a una necesidad social de regular el acceso a los recursos de alimento. Esta manera "tradicional" de desplazamientos espaciales aparenta no ser suficiente para acceder a los recursos, y el juego puede estar ayudando a este acceso, simulando luchas no agonísticas para conseguir el alimento. Además de sus funciones clásicas como elemento de desarrollo juvenil, integración y cohesión social, el juego podría ayudar a resolver conflictos procedentes de la alta densidad de individuos (escasez de alimento y uso del espacio).

IV.5. EL COMPORTAMIENTO DE FORRAJEO NO CORRELACIONO CON EL JUEGO SOCIAL

No obtuvimos evidencia estadística de que las variables ecológicas que observamos (patrón de actividad y dieta) correlacionaran de algún modo con el juego en PLA o en AGA. Especialmente nos sorprende no encontrarlo con la actividad de las hembras de PLA, ya que fueron las que tuvieron diferencias más evidentes en el patrón, hecho que nos hace considerar su "preocupación" por un forrajeo eficiente. En LIZ, el tiempo de locomoción correlacionó positivamente con el tiempo de juego ($r=0.28$, $n=60$, $p<0.05$), la frecuencia de juego ($r_s=0.33$, $n=60$, $p<0.01$) y el número de compañeros de juego ($r_s=0.30$, $n=60$, $p<0.01$). Este resultado, aunque estadísticamente débil, puede indicar una activación del juego unida a la locomoción de los animales en este lugar, pero no da ninguna evidencia de la existencia de correlación entre el comportamiento de forrajeo en LIZ y el juego. Por lo tanto, hemos de concluir que el comportamiento de forrajeo no correlacionó con las variables del juego en ninguno de los grupos estudiados. Las diferencias en el patrón de alimentación comparando los tres lugares, aunque evidentes, no son suficientemente importantes para que debido a ellas el juego varíe. Considerando este resultado, las diferencias observadas en el juego social podrían estar unidas a las funciones que cumple éste en cada lugar, en vez de a las restricciones de alimento. Aunque

paradójicamente, el comportamiento alimentario forma parte de la realidad social de cada lugar.

Considerando que el juego social en su forma general en el *Alouatta palliata*, no tiene un patrón de desarrollo (Baldwin y Baldwin, 1978; Zucker y Clarke, 1992), el que no encontráramos una relación entre el forrajeo y el juego puede ser debido a que este comportamiento tenga diferentes funciones sin cambiar su cantidad y su forma general. De esta manera, sería difícil encontrar relaciones significativas entre patrón de actividad y juego, en base únicamente a características generales de tiempo y frecuencia. Es decir, si el juego puede tomar un papel resolutivo en las estrategias de alimentación, éste no tiene por que desaparecer tan evidentemente del repertorio de conducta al variar el alimento disponible, mientras que la restricción de comida no sea límite.

De todas formas, dada esta falta de correlación estadística entre las variables de forrajeo y el juego, la opción más lógica es decidir que el juego social no adquiere un papel en la resolución de conflictos relacionados con el forrajeo como propusimos en el punto anterior. Por lo tanto, el carácter tolerante de la especie *Alouatta palliata* aparenta ser suficiente para que las diferentes estrategias de forrajeo entre lugares (especialmente en AGA) se den de una manera ordenada y no agresiva, sin un comportamiento extra que ayude a minimizar tensiones y/o crear jerarquías de acceso a los recursos de alimento. Lo realmente

interesante sería determinar el punto de inflexión en el cual, la falta de alimento hace disminuir la cantidad de juego, situación a la que parece que no se ha llegado en ninguno de los 3 lugares de estudio.

VI. CONCLUSIÓN

CONCLUSIÓN.

En ninguno de los lugares de estudio fue posible establecer una relación del juego con las variables del comportamiento alimentario. Las diferencias en la cantidad de juego pueden explicarse por la composición según la edad y el sexo de los grupos estudiados; concretamente por el hecho de que en LIZ no existiera más que un individuo inmaduro. Por lo que concluimos que para que se produzca el juego en aulladores jóvenes es importante la presencia de otros jóvenes. La demografía no pareció ser importante en la manifestación del juego. A pesar de que las diferencias en el número de adultos entre grupos de estudio sí fueron claras, el tiempo dedicado a jugar entre adultos fue similar en todos ellos. Además, es probable que si hubiera habido un individuo joven más en LIZ, no hubiésemos encontrado diferencias en la cantidad total de juego juvenil entre los distintos grupos. No hubo diferencias en el tiempo dedicado al juego entre adultos, pero sí en la manera en que distribuyeron este tiempo en función de las preferencias de juego según los representantes sociales, sexo y edad (Machos, hembras y jóvenes). De esta manera, lo que sí puede explicar la demografía son los porcentajes altos de juego entre animales adultos en AGA, a más animales adultos más posibilidades de que dos individuos quieran jugar entre sí. Sugerimos que existen variables relacionadas con la imposibilidad de dispersión en AGA (familiaridad, parentesco y retención del período juvenil) que afectarían positivamente al juego. Por otro lado, también planteamos la posibilidad de que el juego entre adultos tenga funciones de cohesión, valoración social e incluso la posibilidad de que

pueda resolver conflictos relacionados con el alimento, minimizando las tensiones entre individuos y creando órdenes jerárquicos de acceso a los recursos alimentarios de manera afiliativa. Sin embargo, ninguna hipótesis es concluyente. Todo apunta a que el carácter tolerante y la variabilidad en la dieta del aullador sean suficientes para que el acceso a los alimentos se de una manera ordenada y sin agresiones físicas. La información previa sobre el juego en el *Alouatta palliata* es dispersa y escasa, especialmente en adultos, y el conocimiento sobre las relaciones entre las estrategias de forrajeo y el juego son inexistentes no sólo en esta especie de primate, sino en muchas otras. Por lo tanto, consideramos que este trabajo sobre el juego y la ecología puede servir de base a futuros estudios donde se profundicen los resultados e hipótesis planteados aquí.

La disponibilidad de alimento es un concepto relativo mientras no se llegue a límites extremos de restricción de alimento. Es decir, lugares grandes tienen gran oferta de alimento, pero los desplazamientos son largos; y lugares pequeños tienen menos oferta, pero la energía necesaria para alcanzarlos es menor. Por otro lado, grupos aislados pueden tener la ventaja de no competir por el alimento con otros grupos. El comportamiento alimentario observado no parece responder a las teorías del forrajeo óptimo, puesto que la motivación de un animal para alcanzar un recurso determinado puede estar basada en factores como la preferencia, el carácter o el azar. Si añadimos a esta relatividad del

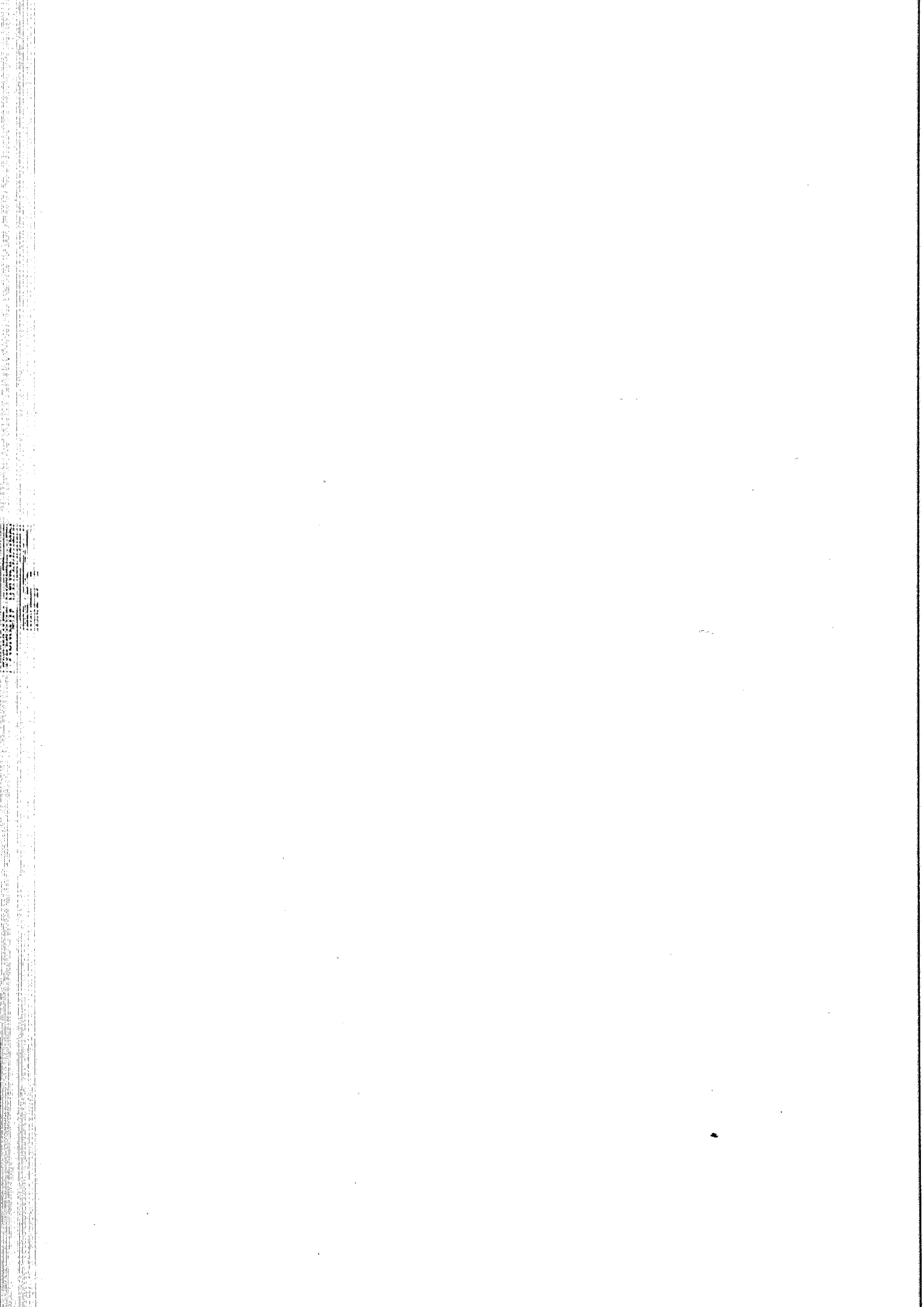
CONCLUSIÓN.

comportamiento alimentario, el hecho de que en situaciones de necesidad, los aulladores pueden consumir formas de vida vegetal nuevas así como ampliar los nichos de alimentación, es difícil determinar en que punto los aulladores se encontrarían en condiciones ecológicas límite. Los grupos de monos estudiados no tienen una restricción de comida tal que se vea reflejada en la cantidad de juego desarrollado para ninguno de sus representantes sociales. Los tres grupos de aulladores se adaptan de formas diferentes al hábitat del que disponen, todas compatibles con un modo de vida adecuado. Por lo tanto, es difícil establecer empíricamente que constituiría un hábitat "normal" para un grupo de aulladores, más bien defendemos la existencia de un margen de posibilidades ecológicas. En todo caso, el estudio del juego social nos ha servido para confirmar que en ninguno de los lugares de estudio los grupos de aulladores están en una situación límite de falta de alimento. Por lo tanto, proponemos una consideración especial para el juego al realizar estudios sobre el estado ecológico de las poblaciones de aulladores silvestres.

Continua siendo prudente argumentar que no existe una función definitiva para el juego, más bien parece que se juega por el hecho de jugar. Aún así, considerando la multifuncionalidad del juego y algunas sugerencias de los resultados obtenidos, queremos plantear la posibilidad de que el juego pueda tener diferentes funciones dependiendo de las condiciones socioecológicas (con quien y en que

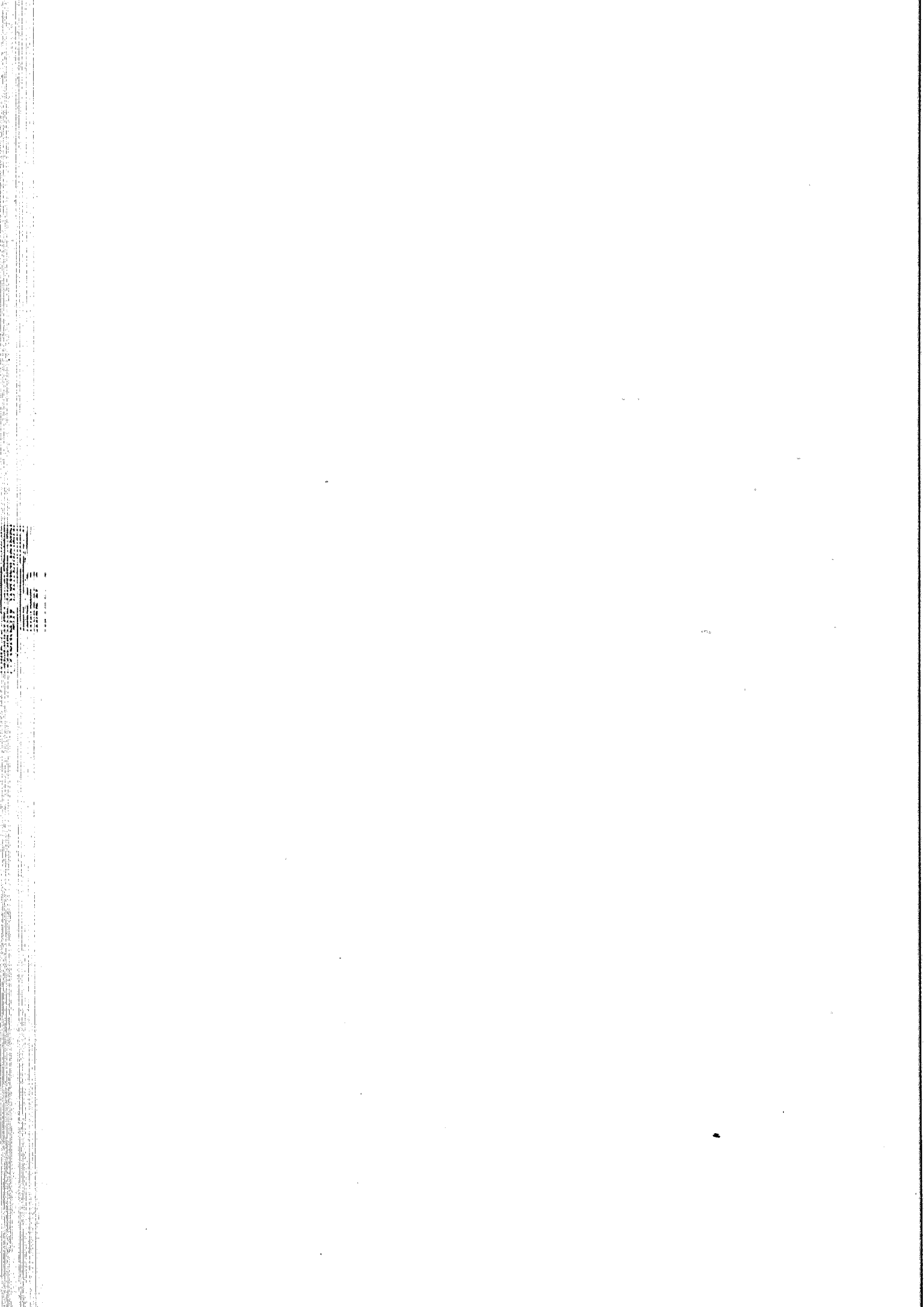
contexto se juegue) conservando su estructura general, tiempo y frecuencia. Tal vez, la manera en la que podríamos determinar cual es la función del juego en cada situación, sería mediante una metodología detallada de todos los matices estructurales e intensidades de este comportamiento, así como el contexto en el que sucede. De lo contrario, habríamos de concluir que la función del juego no se puede determinar mediante la observación directa, ya que su función depende de la motivación interna de los jugadores en cada situación, sin que cambie la forma externa de este comportamiento. Tal vez, por este mismo hecho, es tan difícil determinar una función específica en el juego. En cualquier caso, teniendo en cuenta los problemas teóricos y metodológicos del juego en aulladores, futuros estudios revelarán si es posible determinar empíricamente las funciones del juego en cada contexto social y ecológico.

VII. LITERATURA CITADA

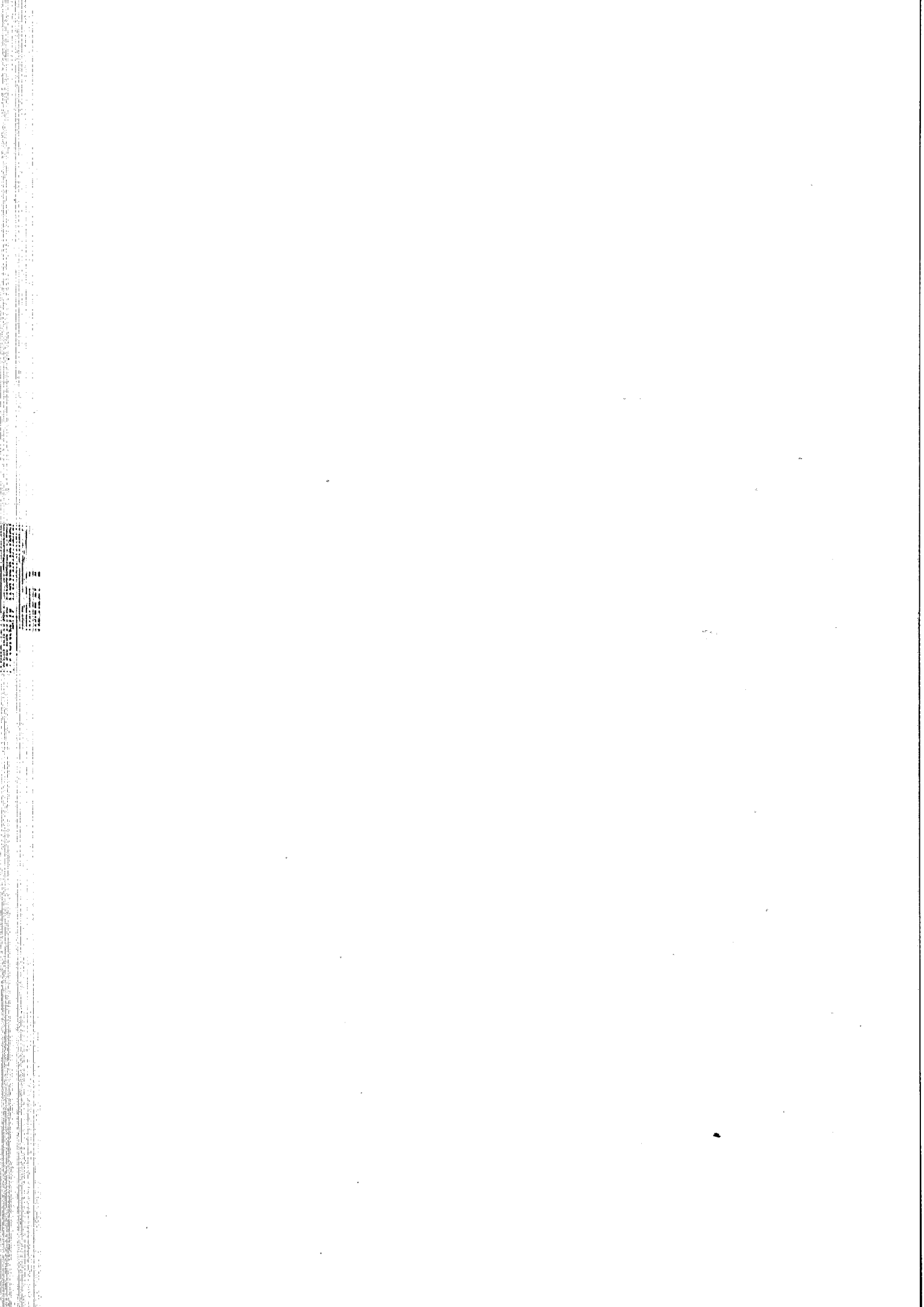


LITERATURA

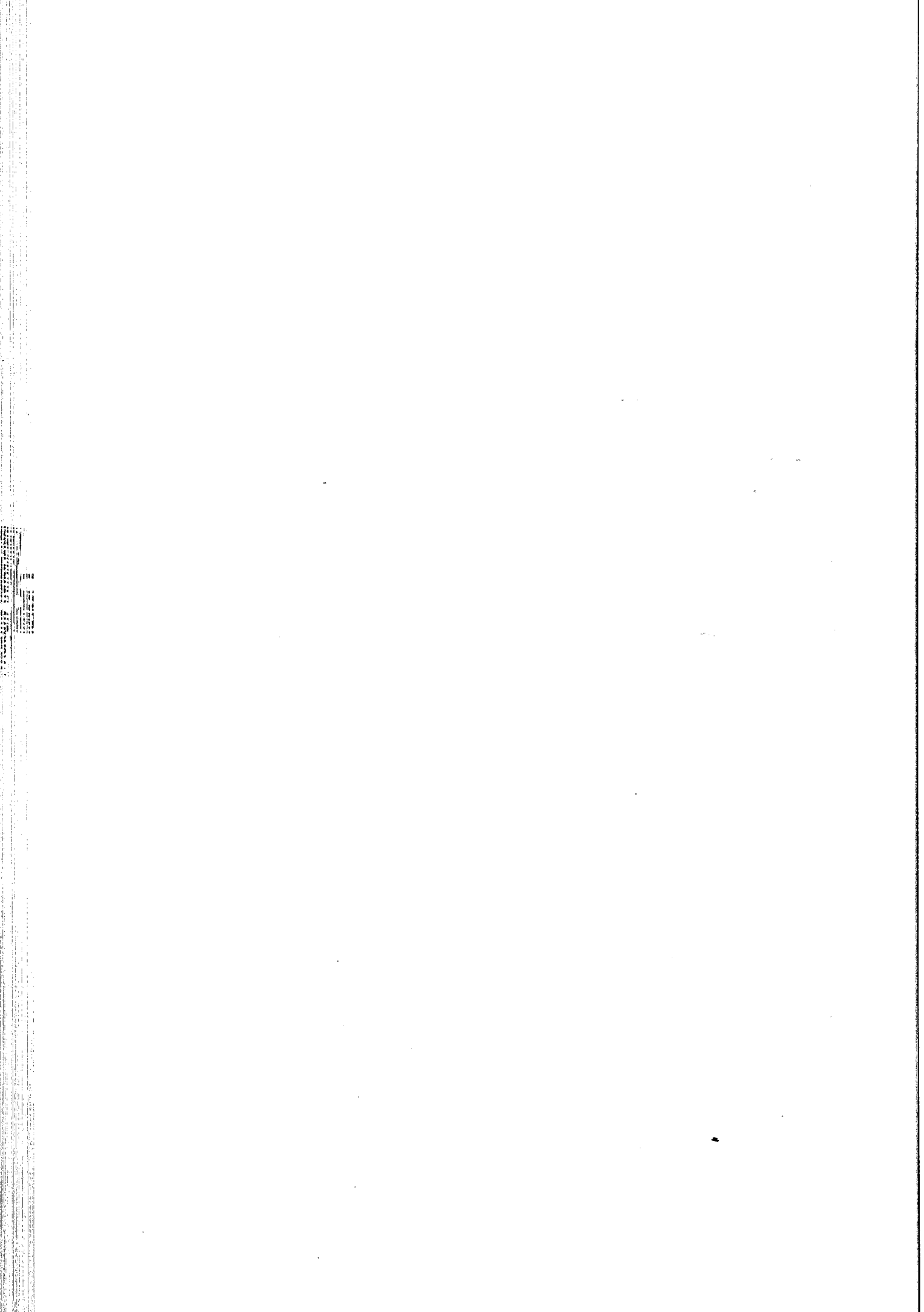
- Altmann SA. 1959. Field observations on a howling monkey society. *J Mammal* 40:317-330.
- Altmann SA. 1962. A field study of the sociobiology of the rhesus monkeys, *Macaca mulata*. *Ann N Y Acad Sci* 102:338-435.
- Altmann SA y Altmann J. 1970. Baboon ecology. *Bibl Primatol* 12:1-220.
- Altmann J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behavior* 49:227-330.
- Altmann SA. 1998. From food to *fitness*. En: Altmann SA, ed. Foraging for survival: Yearling baboons in Africa. Chicago: University of Chicago Press: p 273-310.
- Anderson CM. 1986. Predation and primate evolution. *Primates* 27:15-39.
- Andrews MW y Rosenblum LA. 1988. Relationship between foraging and affiliative social referencing in primates. En: Fa JE and Southwick CH, eds. Ecology and behavior of food-enhanced primate groups. New York: Alan R. Liss, Inc. p 247-268.
- Asensio N y Gómez-Marín F. 1997. Relaciones interespecíficas de un grupo de monos aulladores *Alouatta palliata* en un fragmento de selva. VI congreso nacional de Primatología: México DF.
- Asensio N y Gómez-Marín F. 2002. Interspecific interaction and predator avoidance behavior in response to tayra (*Eira barbara*) by mantled howler monkeys. *Primates* 43(4):339-341.
- Baldwin JD y Baldwin JI. 1974. Exploration and social play in squirrel monkeys (*Saimiri spp*). *Am Zool* 14:303-15.
- Baldwin JD y Baldwin JI. 1976. Effects of food ecology on social play: a laboratory simulation. *Z Tierpsychol* 40:1-14.
- Baldwin JD y Baldwin JI. 1976b. Vocalizations of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in southwestern Panama. *Folia Primatol* 26:81-108.



- Baldwin JD y Baldwin JI. 1977. The role of the learning phenomena in the ontogeny of exploration and play. En: Chevalier-Skolnikoff S y Poirier FE, eds. Biosocial development in primates: A handbook. New York: Garland Publishing Co. p 343-406.
- Baldwin JD y Baldwin JI. 1978. Exploration and Play in Howler Monkeys (*Alouatta palliata*). Primates 19:411-422.
- Baldwin JD. 1986. Behavior in infancy: Exploration and play. En: Mitchell G y Erwin J, eds. Comparative primate biology, vol. 2, part a: Behavior, conservation, and ecology. New York: Aln R. Liss. p 295-326.
- Bartlett TQ, Sussman RW y Cheverud JM. 1993. Infant killing in primates: A review of observed cases with specific reference to the sexual selection hypothesis. Am Anthropol 95(4): 958-990.
- Beach FA. 1945. Current concepts of play in mammals. Am Nat 79:412-434.
- Bekoff M. 1972. The development of social interaction, play, and metacommunication in mammals: an ethological perspective. Q Rev Biol 47:412.
- Bekoff M y Byers J. 1992. Time, energy and play. Anim Behav 44:981-982.
- Bekoff M y Byers J, 1998. Animal play: Evolutionary, comparative and ecological perspectives. Cambridge: Cambridge University Press.
- Berger J. 1979. Social ontogeny and behavioural diversity: consequences for Bighorn sheep *Ovis canadensis* inhabiting desert and mountain environments. J Zool 188:251-266.
- Bernstein IS. 1964. A field study of the activities of howler monkeys. Anim Behav 12:92-97.
- Biben M. 1989. Effects of social environment on play in squirrel monkeys: Resolving Harlequin's dilemma. Ethology 81(1): 72-82.



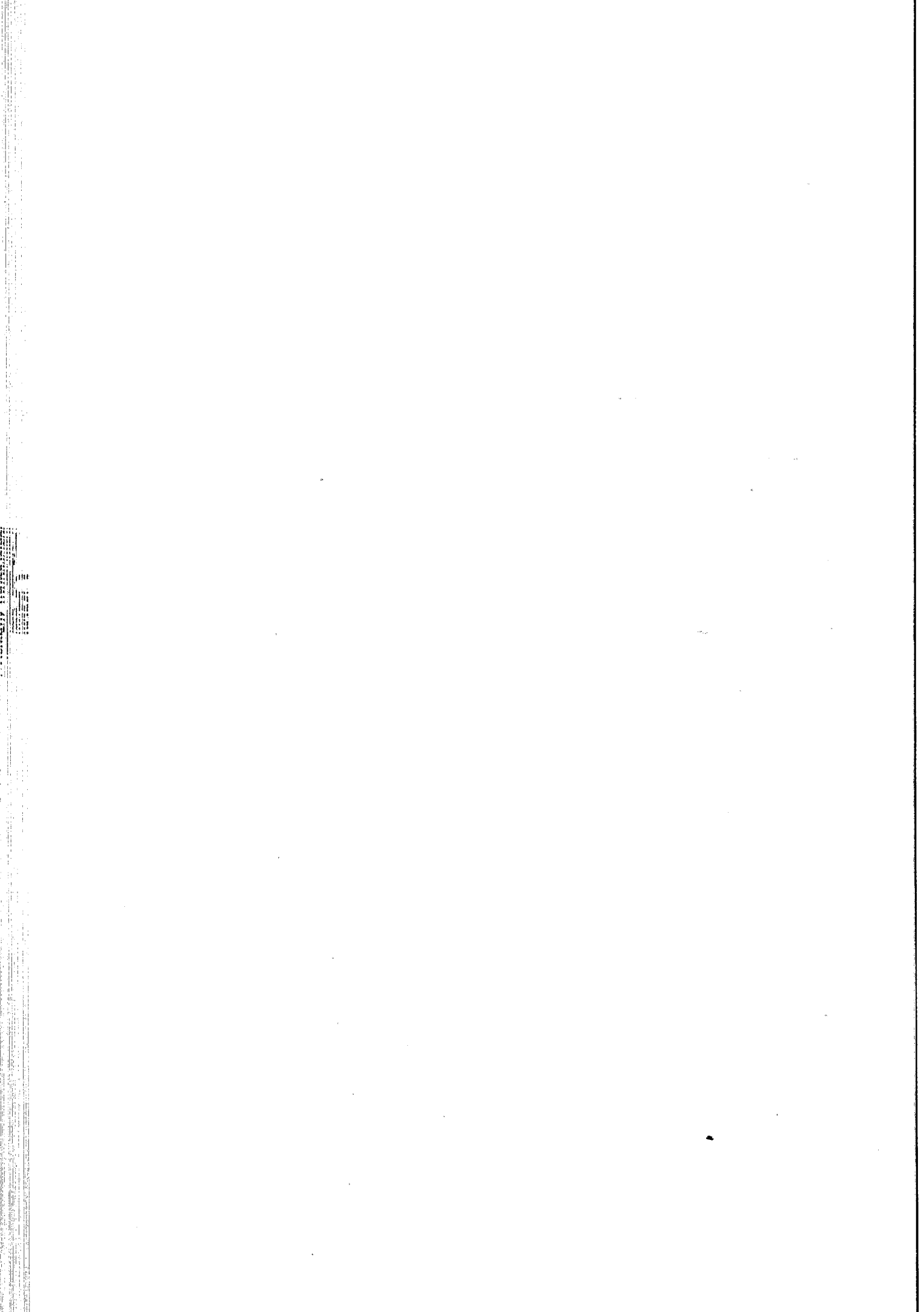
- Bicca-Marques JC y Calegario-Marques C. 1994. Activity budget and diet of *Alouatta caraya*: an age-sex analysis. *Folia Primatol* 63:216-20.
- Birch H. 1945 The relation of previous experience to insightful problem solving. *J Comp Psychol* 38: 367-383.
- Blanckenhorn WU. 1991. Fitness consequences of foraging success in water striders, *Gerris remigis*. *Behav Ecol* 2:46-55.
- Boinski S y Fragaszy DM. 1989. The ontogeny of foraging in squirrel monkeys, *Saimiri oerstedii*. *Anim Behav* 37(3):415-428.
- Bloomsmith MA. 1989 Interactions between adult male and immature captive chimpanzees: implications of housing chimpanzees. *Am J Primatol* (supl 1): 93-99.
- Bolin I. 1981. Male parental behavior in black howler monkeys (*Alouatta palliata pigra*) in Belize and Guatemala. *Primates* 22:349-360.
- Box H. 1984. Primate behaviour and social ecology. Gran Bretaña: Cambridge.
- Box H. 1991. Primate responses to environmental change. London: Chapman and Hall.
- Bramblett C. 1978. Sex differences in the acquisition of play among juvenile vervet monkeys. En: Smith E, ed. *Social play in primates*. London: Academic Press. p 33-48.
- Braza F. 1978. El araguato rojo (*Alouatta seniculus*). Doñana Acta Vertebrata 7-5:1-175.
- Burghardt GM. 1984. On the origins of play. En: Smith PK, ed. *Play in animals and humans*. Oxford.: Basic Blackwell. p 5-41.
- Burton FD y Bick MJA. 1971. A drift in time can define a deme: the implication of tradition drift in primate societies for hominid evolution. *J Hum Evol* 1:53-59.



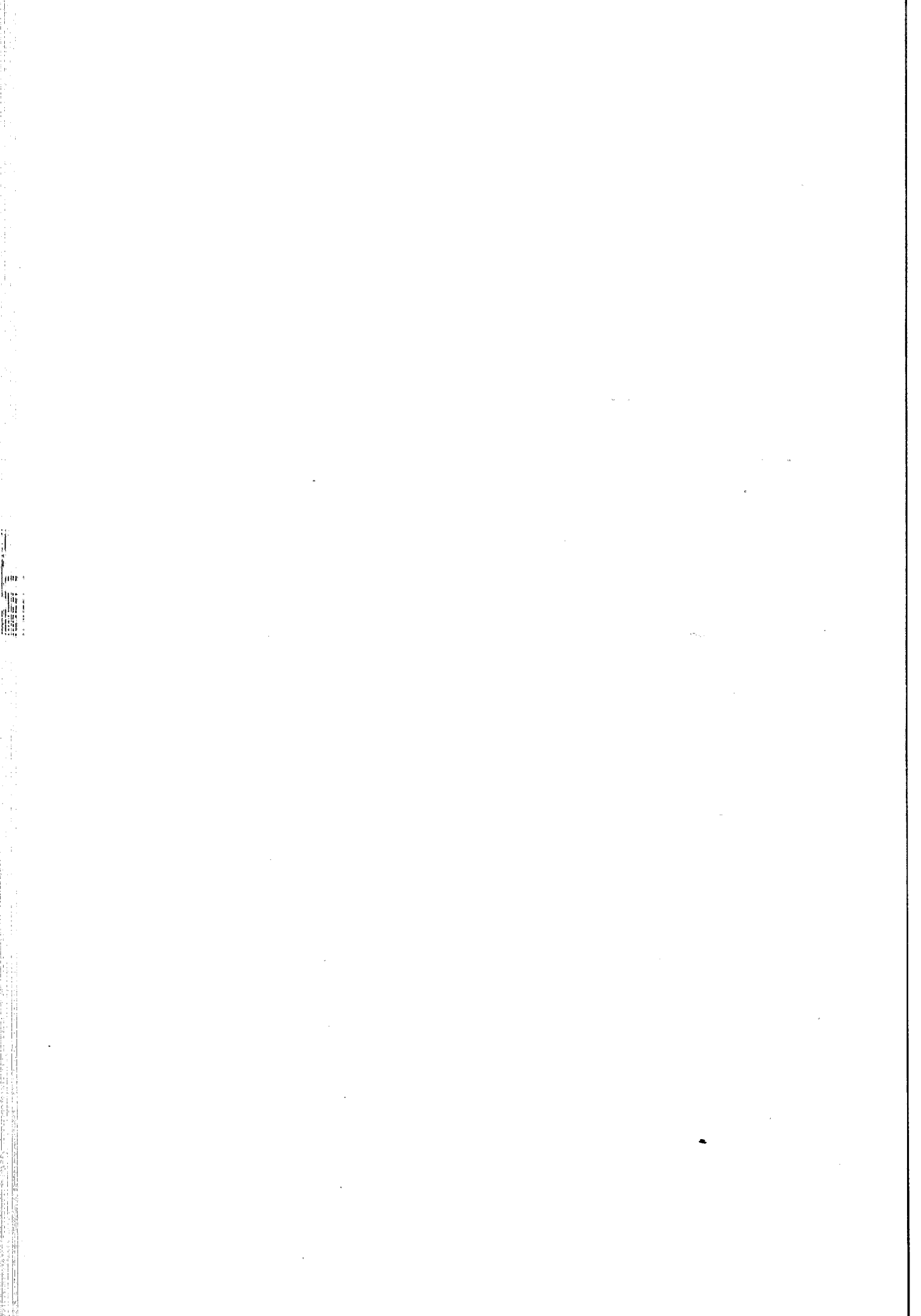
- Byers J. 1984. Play in ungulates. En: Smith PK, ed. Play in animals and humans. Oxford.: Basic Blackwell. p 43-65.
- Byers J y Walker, C. 1994. Refining the motor training hypothesis for the evolution of play. Am Nat 146:25-40.
- Campbell BG. 1966. Human evolution: An introduction to man's adaptations. Chicago: Aldine.
- Carmona G, Gómez-Marín F, Asensio N y Rodríguez-Luna E. 1999. Forrajeo de lianas, enredaderas, epífitas y parásitas por *Alouatta palliata* en tres sitios de la región de Los Tuxtlas, Veracruz. VII Simposio Nacional de Primatología. Catemaco, Veracruz, México.
- Caro TM. 1987. Indirect costs of play: cheetah cubs reduce maternal hunting success. Anim Behav 35:295-297.
- Carpenter C. 1934. The howlers of Barro Colorado island. Comp Psych Mon 10:1-168.
- Chalmers N. 1980. The ontogeny of play in feral olive baboons (*Papio anubis*). Anim Behav 28:570-585.
- Chamove AS y Anderson JR. 1988. Impact of feeding-practices on growth and behavior of stump-tailed macaques (*Macaca arctoides*). En: Fa JE y Southwick CH, eds. Ecology and behavior of food-enhanced primate groups. New York: Alan R. Liss. Inc. p 231-246.
- Chapman C y Chapman L. 1990. Dietary variability in primate populations. Primates 31:121-128.
- Chapman CA. 1986. Boa constrictor predation and group response in white-faced cebus monkeys. Biotrop 18:171-172.
- Cheney DL. 1978. The play partners of immature baboons. Anim Behav 26:1038-1050.

LITERATURA

- Chevalier-Skolnikoff S. 1973. Visual and tactile communication in *Macaca arctoides* and its ontogenic development. *Am J phys Anthropol* 38:515-518.
- Chiarello AG. 1995. Grooming in brown howler monkeys, *Alouatta fusca*. *Am J Primatol* 34(1):73-81.
- Chivers DJ. 1991. Species differences in tolerance to environmental change. En: Box HO, ed. *Primate Ecology and Conservation*. New York: Chapman and Hall. p 5-38.
- Clarke MR. 1990. Behavioral development and socialization of infants in a free-ranging group of howling monkeys (*Alouatta palliata*). *Folia Primatol* 54:1-15.
- Clarke MR y Zucker E. 1994. Survey of the howling monkey population at La Pacifica: A seven-year follow-up. *Int J Primatol* 15:61-73.
- Clutton-Brock TH y Parker GA. 1992. Potential reproductive rates and the operation of sexual selection. *Q rev Biol* 67: 437-455.
- Crockett C y Eisenberg J. 1987. Howlers: Variations in group size and demography. En: Smuts B, Cheney D, Seyfarth R, Wrangham R y Strushsaker T, eds. *Primate societies*. Chicago and London: The University of Chicago Press. p 54-68.
- Cuaron AD. 1997. Conspecific aggression and predation: costs for a solitary mantled howler monkey. *Folia Primatol* 68:100-105.
- Defler TR. 1980. Notes on interactions between the tayra (*Eira barbara*) and the white fronted capuchin (*Cebus albifrons*). *J Mammal* 61:156.
- Deng Z y Zhao Q. 1990. Play development in the early stage of infants in *Macaca tibetana*. *Prim Rep* 26:75-80.

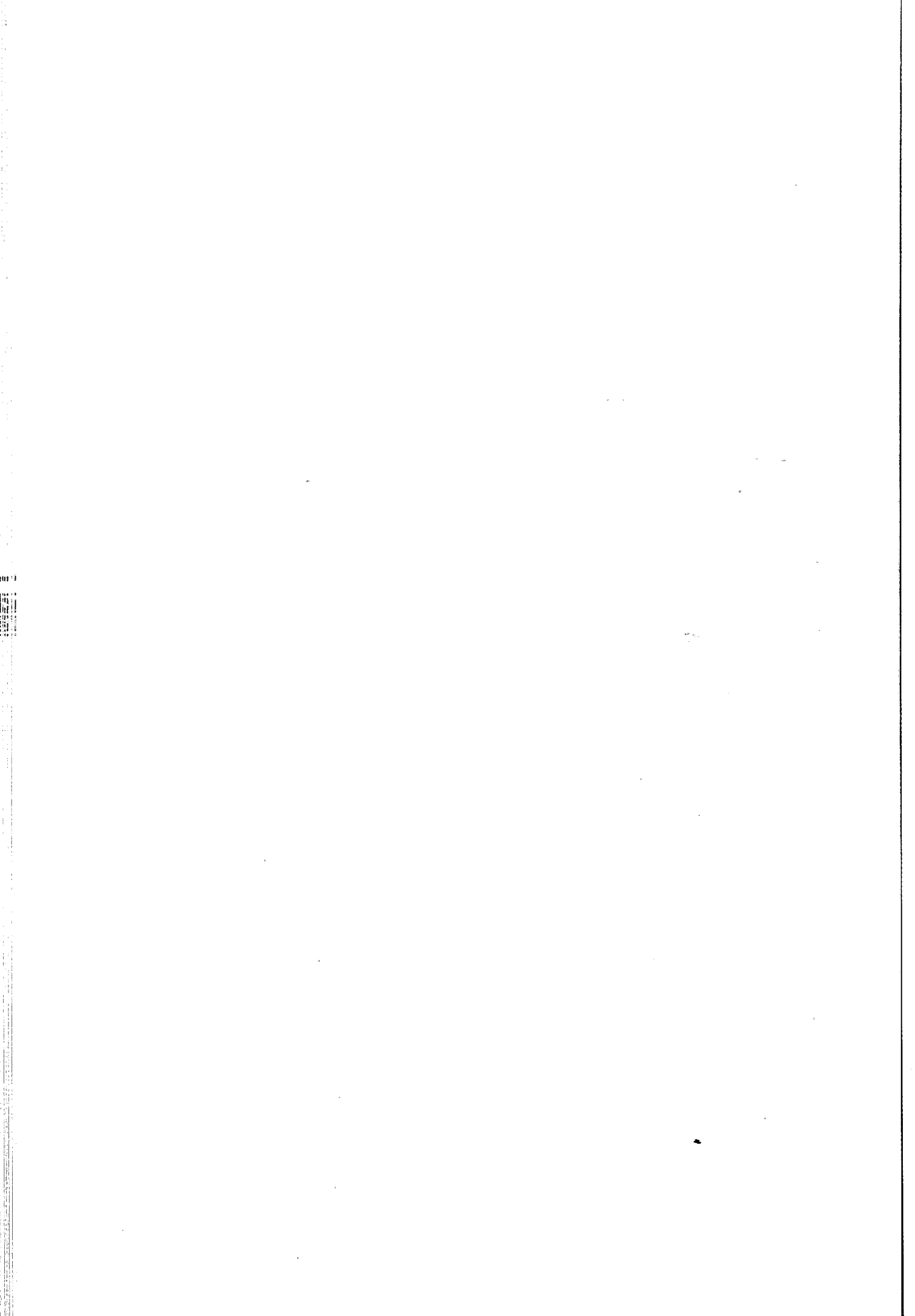


- Devore I y Hall KRL. 1965. Baboon ecology. En: Devore I, ed. Primate behavior. Field studies of monkeys and apes. New York: Holt Rinehart and Winston. p 20-52.
- Dias PA. 2002. Alterações na estrutura das relações sociais num grupo de macacos uivadores de manto (*Alouatta palliata*): Estudo dos machos de uma comunidade na ilha de Agaltepec, municipio de Catemaco, Veracruz, México. Lisboa: Dissertação de mestrado em ciencias antropológicas, ISCSP.
- Dunbar RIM. 1988. Primate social systems. Ithaca, New York: Cornell University Press.
- Eibl-Eibesfeldt I. 1982. The flexibility and affective autonomy of play. Beh Brain Sc 5:160-172.
- Eisenberg J, Muckenhirn R y Rudran R. 1972. The relation between ecology and social structure in primates. Science 176:863-874.
- Enomoto T. 1990. Social play and sexual behavior of the bonobo (*Pan paniscus*) with special reference to flexibility. Primates 31:469-480.
- Estrada A y Coates-Estrada R. 1984. Fruit eating and seed dispersal by howling monkeys (*Alouatta palliata*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. Am J Prim 6:77-91.
- Estrada A y Coates-Estrada R. 1986. Use of leaf resources by howling monkeys (*Alouatta palliata*) an leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. Am J Prim 10:51-66.
- Estrada A y Coates-Estrada R. 1994. La contracción y fragmentación de las selvas y las poblaciones de primates silvestres: El caso de Los Tuxtlas, Veracruz. La ciencia y el hombre, Rev Univ Ver 18:45-70.
- Estrada A y Coates-Estrada R. 1996. Tropical rainforest fragmentation and wild populations of primates at Los Tuxtlas. Int J Primatol 17:759-783.



LITERATURA

- Estrada A, Juan-Solano S, Ortiz Martinez 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 Prim* 48:167-83.
- Fedigan, LM. 1972. Social and solitary play in a colony of vervet monkeys (*C. aethiops*). *Primates* 13: 347-364.
- Fagen R. 1974. Selective and evolutionary aspects of animal play. *Am Nat* 108:850-858.
- Fagen R. y Georgen T. 1977. Play behaviour and exercise in young ponies (*Equus caballus*). *Behav Ecol Sociobiol.* 2: 267-269.
- Fagen R. 1981. Animal play behavior. New York & Oxford: Oxford University Press.
- Fagen R. 1987. Play, games, and innovation: Sociobiological findings and unanswered questions. En: Crawford C, Smith M y Krebs D, eds. *Sociobiology and psychology*. New Jersey: Lea.
- Fagen R. 1992. Primate juveniles and primate play. En: Pereira M y Fairbanks L, eds. *Juvenile primates*. Oxford: p 182-196.
- Fontaine P. 1981. The uakaris, genus *Cacajao*. En: Coimbra-Filho A. y Mittermeir R. (eds). *Ecology and behaviour of neotropical primates*, Vol. 1. Acad. Brasileira de Ciências, rio de Janeiro. p 443-492.
- Fontaine P. 1994. Play as physical flexibility training in five ceboids primates. *J Comp Psychol* 108: 203-212.
- French J. 1981. Individual differences in play in *Macaca fuscata*: The role of maternal status and proximity. *Int J Primatol* 2: 237-246.
- Galdikas B, Biruté MF y Teleki G. 1981. Variations in subsistence activities of female and male pongids: New perspectives on the origins of hominid labour division. *Current Anthropology*, The Wenner Foundation for Anthropological Research 22: 241-256.



- García, S. 2001. Macacos uivadores. Lisboa: ISCSP.
- García-Chiarello A. 1993. Activity pattern of the brown howler monkey *Alouatta fusca*, GEOFFROY 1912, in a forest fragment of southeastern Brazil. *Primates* 34:289-293.
- García-Orduña F. 1996. Distribución y abundancia del mono aullador (*Alouatta palliata*) y el mono araña (*Ateles geoffroyi*) en fragmentos de selva del municipio de San Pedro Soteapan, Veracruz. Tesis de licenciatura. Xalapa (México): Universidad Veracruzana.
- García-Orduña F. 1995. Fragmentación del hábitat y demografía de primates en la región de Los Tuxtlas. En: Rodríguez-Luna E, Cortes-Ortiz L, y Martínez-Contreras J, eds. Estudios primatológicos en México. Vol II. Xalapa, Ver. México: Biblioteca de la Universidad Veracruzana. p 61-80.
- Gason C, Williamson GB, y Fonseca AB. 2000. Receding forest edges and vanishing reserves. *Science* 288:1356-1358.
- Gaulin SJK y Gaulin CK. 1982. Behavioral ecology of *Alouatta seniculus* in Andean cloud forest. *Int J Primatol* 3:1-32.
- Glander KE. 1975. Habitat description and resource utilization: A preliminary report on mantled howling monkey ecology. En: Tuttle RH, ed. Socioecology and psychology of primates. The Hague: Mouton. p 37-57.
- Glander KE. 1978. The feeding of howling monkeys and plant secondary compounds: a study of strategies. En: Montgomery GG, ed. The ecology of arboreal folivores. Washington: Smithsonian Institution. p 561-574.
- Glander KE. 1981. Feeding patterns in mantled howling monkeys. En: Kamil AC y Sargent TD, eds. Foraging behavior: Ecological, ethological, and psychological approaches. New York: Garland Press. p 231-257.



- Glander KE. 1989. Reproduction and population growth in free-ranging mantled howling monkeys. *Am J Phys Anthropol* 53:25-36.
- Glander KE. 1992. Dispersal patterns in Costa Rican mantled howling monkeys. *Int J Primatol* 13:411-436.
- Goy RW y Phoenix CH. 1971. The effects of testosterone propionate administered before birth of the development of behavior in genetic females *rhesus* monkeys. *Ucla Forum in Medical Sciences* 15:193-201.
- Gómez-Marín F y Asensio N. 1997. Ecoetología de grupos de *Alouatta palliata mexicana* en un fragmento de selva en Los Tuxtlas. VI Simposio Nacional de Primatología, México, D.F.
- Gómez-Marín F, Veá JJ, Rodríguez-Luna E, García-Orduña F, Canales-Espinosa D, Escobar M, y Asensio N. 2001. Food resources and the survival of a group of howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) in disturbed and restricted habitat at Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Neotrop Prim* 9:60-67.
- Gómez-Pompa A. 1997. Ecología de la vegetación del estado de Veracruz. México: CECSA-INIREB.
- González A. 2000. Preferencias alimentarias de monos aulladores *Alouatta palliata mexicana* en la isla Agaltepec (Lago de Catemaco, Ver.). Tesis de licenciatura. Córdoba, Ver.: Universidad Veracruzana.
- Goodall J. 1968. Behaviour of free ranging chimpanzees of the Gombe Stream area. *Anim Behav Monogr* 3: 161-311.
- Goodall J. 1986. The chimpanzees of Gombe. *Patterns of Behavior*. The Belknap Press of Harvard University Press.
- Groos, K. 1898. *The play of animals*. New York: Appleton.
- Hamilton WJ, Buskirk RE, y Buskirk WH. 1978. Environmental determinants of object manipulation by chacma baboons (*Papio ursinus*) in two southern african environments. *J Hum Ev* 7:205-216.

0000

- Harcourt R. 1991. Survivorship costs of play in the South American fur seal. *Anim Behav* 42:509-511.
- Heymann EW. 1987. A field observation of predation on a monstached taMarín (*Saguinus mystax*) by an anaconda. *Int J Primatol* 8:193-195.
- Hietz P y Hietz-Seifert U. 1994. Epífitas de Veracruz. Guía ilustrada para las regiones de Xalapa y Los Tuxtlas, Veracruz. Xalapa, Ver. México: Instituto de Ecología, A.C.
- Hinde RA. 1966. *Animal behaviour*. McGraw-Hill: New York.
- Holl KD. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotrop* 31:229-242.
- Humphreys A y Einon D. 1981. Play as a reinforcer for maze-learning in juvenile rats. *Anim Behav* 29:259-270.
- Ibarra G y Wendt T. 1992. El género *Ficus*, subgénero *Pharmacosycea* (Moraceae) en Veracruz, México. *Bol Soc Bot Mex* 52:3-29.
- Ibarra G, Martin R, Angeles G, Sinaca S y Sinaca MA. 1997. Useful plants of the Los Tuxtlas rain forest (Veracruz, Mexico): Considerations of their market potential. *Econ Bot* 51(4):362-76.
- Ibarra G y Sinaca S. 1995. Lista florística comentada de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Ver. México. *Rev Biol Trop* 43(1-3):75-115.
- Isbell LA y Young TP. 1993. Social and ecological influences on activity budgets of vervet monkeys, and their implications for group living. *Behav Ecol Sociobiol* 32(6): 377-385.
- Jolly A. 1985. *The evolution of primate behavior*. New York: Macmillan Publishing.



- Jones CB. 1979. Grooming in the mantled howler monkey, *Alouatta palliata* Gray. *Primates* 20: 289-292.
- Jones CB. 1983. Social organization of captive black howler monkeys (*Alouatta caraya*): Social competition and the use of non-damaging behavior. *Primates* 24:25-39.
- Jones CB. 2000. *Alouatta palliata* politics: Empirical and theoretical aspects of power. *Primate report* 56:3-21.
- Julliot C y Sabatier D. 1993. Diet of the red howler monkey (*Alouatta seniculus*) in French Guiana. *Int J Primatol* 14:527-550.
- Julliot C. 1994. Predation of a Young Spider Monkey (*Ateles paniscus*) by a Crested Eagle (*Morphnues guianensis*). *Folia Primatol* 63:75-77.
- Julliot C. 1995. Seed dispersal by red howling monkeys (*Alouatta seniculus*) in the tropical rain forest of French Guiana. *Int J Primatol* 17(2):239-258.
- Kipper S y Todt D. 2002. The use of vocal signals in the social play of Barbary Macaques. *Primates* 43(1):3-17.
- Kinzey W. 1997. *New world primates: ecology, evolution and behavior*. New York: Aldine de Gruyter.
- Kinzey W y Cunningham EP. 1994. Variability in platyrrhine social organization. *Am J Primatol* 34(2):185-198.
- Kovacovsky S. 2002. Proximity patterns of adult female mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*): Evidence for female-bonding. *Am J Primatol*: 24-25.
- Kummer H. 1995. *In quest of the Sacred Baboon. A Scientist's journey*. Princeton: Princeton Univ. Press.
- Lee PC. 1984. Ecological constraints on the social development of vervet monkeys. *Behavior* 91:245-262.

1000

- Lemon WC. 1991. *Fitness consequences of foraging behaviour in the zebra finch* Nature (London) 352: 153-155.
- Levy JS. 1980. Play behavior and its decline during development in *rhesus* monkeys (*Macaca mulatta*). Dissert Abs Inter 40:4695-4695.
- Lewis KP. 2000. A comparative study of primate play behaviour: Implications for the study of cognition. *Folia Primatol* 71:417-421.
- Linaza JL. 1996. El juego y los deportes como instrumentos pedagógicos en la Enseñanza Secundaria Obligatoria. *Aula de innovación educativa* 52-53:31-35.
- Loizos C. 1967. Play behaviour in higher primates: a review. En: Morris D, ed. *Primate ethology*. Chicago: Aldine.
- Loy J. 1970. Behavioral responses in free ranging *rhesus* monkeys to food shortages. *Am J phys Anth* 33:263-272.
- Mack D. 1979. Growth and development of infant red howling monkeys (*Alouatta seniculus*) in a free-ranging population. En: Eisenberg J, ed. *Vertebrate ecology in the northern Neotropics*. Washington: Smithsonian Institution. p 127-136.
- Magurran, A. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. USA: Croom Helm.
- Malik I y Southwick CH. 1988. Feeding behavior and activity patterns of *rhesus* monkeys (*Macaca mulatta*) at Tughlagabad, India. En: Fa JE y Southwick CH, eds. *Ecology and behavior of food-enhanced primate groups*. New York: Alan R. Liss, Inc. p 95-111.
- Maple T y Zucker E. 1978. Play behavior in captive great apes. En: Smith EO, ed. *Social play in primates*. London.: Academic Press. p 113-142.
- Markus N y Croft D. 1995. Play behaviour and its effects on social development of common chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Primates* 36:213-225.

LITERATURA

- Marriott BM. 1988. Time budgets of *rhesus* monkeys (*Macaca mulatta*) in forest habitat in Nepal and on Cayo Santiago. En: Fa JE y Southwick CH, eds. Ecology and behavior of food-enhanced primate groups. New York: Alan R. Liss, Inc. p 125-149.
- Martin P. 1981. The energy cost of play: Definition and estimation. *Anim Behav* 30:294-295.
- Martin P y Bateson P. 1986. La medición de la conducta. Madrid: Alianza Universidad.
- Martín del Pozzo AL. 1997. Geología. En: Vogt.R, González-Soriano E, y Dirzo R, eds. Historia natural de Los Tuxtlas. Mexico: UNAM. p 7-23.
- Masataka N y Kohda M. 1988. Primate play vocalizations and their functional significance. *Folia Primatol* 50(1-2):152-6.
- Maté, C. 1999. Caracterización del juego social de los mangabeys grises (*Cercocebus atys lunulatus*) en cautividad. Tesis de doctorado. Barcelona: Universidad de Barcelona.
- Mather J. 1995. Vox Alouattinae: A preliminary survey of the acoustic characteristics of long-distance calls of howling monkeys. *Int J Primatol* 16:121-144.
- Meder A. 1990. Sex differences in the behaviour of immature captive lowland gorillas. *Primates* 31(1): 51-63.
- Merrick NJ. 1977. Social grooming and play behavior of a captive group of chimpanzees. *Primates* 18:215-224.
- Miller M. Y Byers J. 1991. Energetic cost of locomotor play in pronghorn fawns. *Anim Behav* 41:1007-1013.
- Milton K. 1980. The foraging strategy of howler monkeys. New York: Columbia University Press.

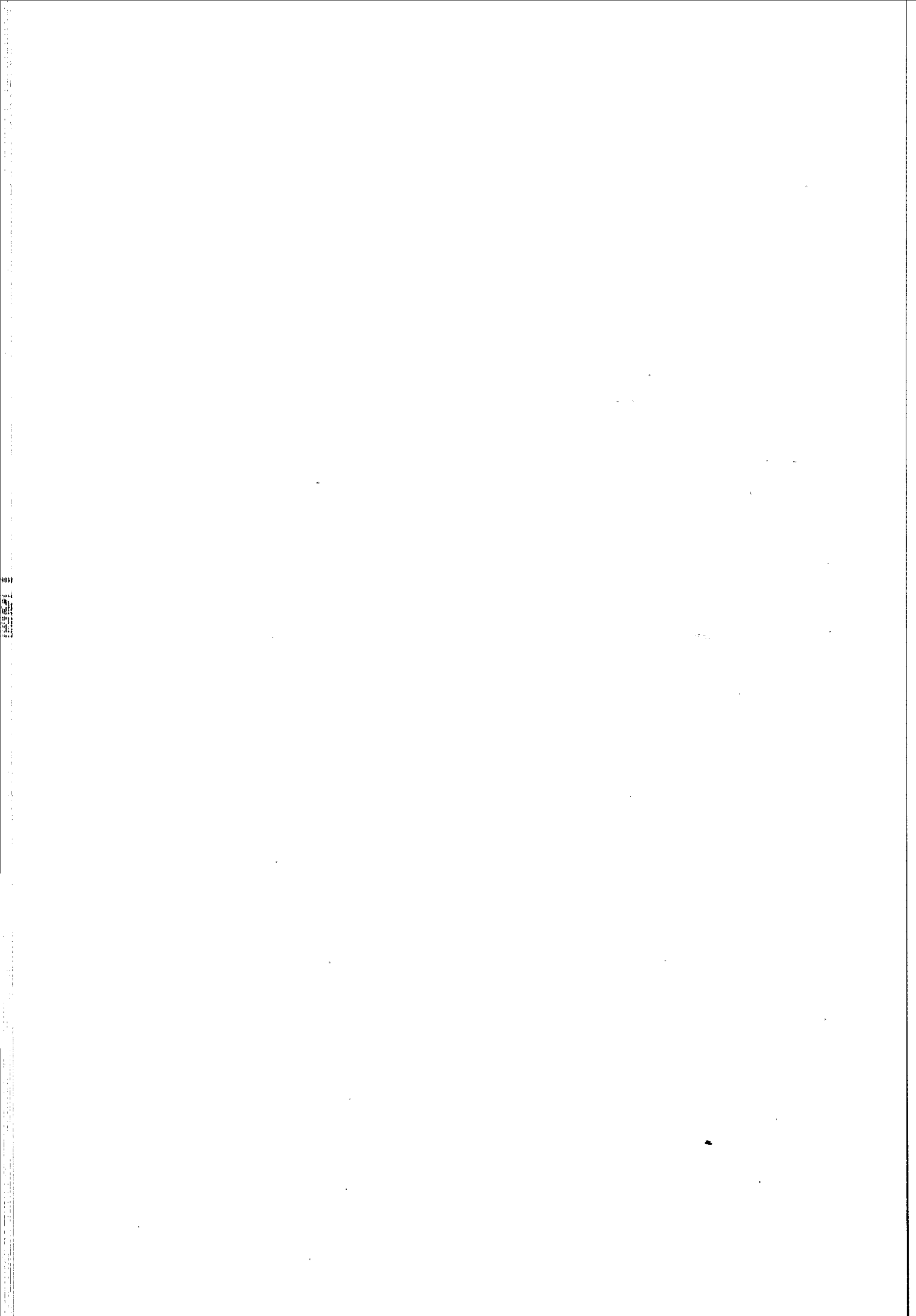
0114

- Milton K y McBee RH. 1983. Rates of fermentative digestion in the howler monkey, *Alouatta palliata* (primates: ceboidea). *Comp Biochem Physiol A* 74:29-31.
- Milton K. 1996. Effects of bot fly (*Alouattamyia baeri*) parasitism on a free-ranging howler monkeys (*Alouatta palliata*) population in Panama. *J Zool* 239:39-63.
- Mitchell G. 1979. The development of play. En: Mitchell G, ed. Behavioral sex differences in nonhuman primates. New York: Van Nostrand Reinhold. p 49-69.
- Mitchell K, Floyd J, y Winkler L. 2002. Adaptive strategies and resource utilization of the mantled howling monkey (*Alouatta palliata*). *Am J Phys Anthropol Supl* 34: 44.
- Mohr L. 1947. Table of equivalent populations of North American mammals. *Amer Midland Nat* 37:223-249.
- Müller-Schwarze D. 1978. Evolution of play behaviour. Stroudsburg: Dowden, Hutchinson & Ross.
- Napier JR y Napier PH. 1985. The natural history of the primates. London: British Museum.
- Neville MK. 1972. Social relations within troops of red howler monkeys. *Folia Primatol* 18:47-77.
- Neville MK, Glander KE, Braza F, y Rylands AB. 1988. The howling monkeys, genus *Alouatta*. En: Mittermeier RA and Rylands AB, eds. Ecology and behavior of neotropical primates. Vol. 2. Washington D.C.: Fonseca. WWF. p 349-453
- Oates JF. 1986. Food distribution and foraging behavior. En: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RW, Wrangham RW, y Strushsaker TT, eds. Primate societies. Chicago: University of Chicago Press. p 197-209.
- Owens N. 1975. Social play behaviour in free-living baboons, *Papio anubis*. *Anim Behav* 23:387-408.

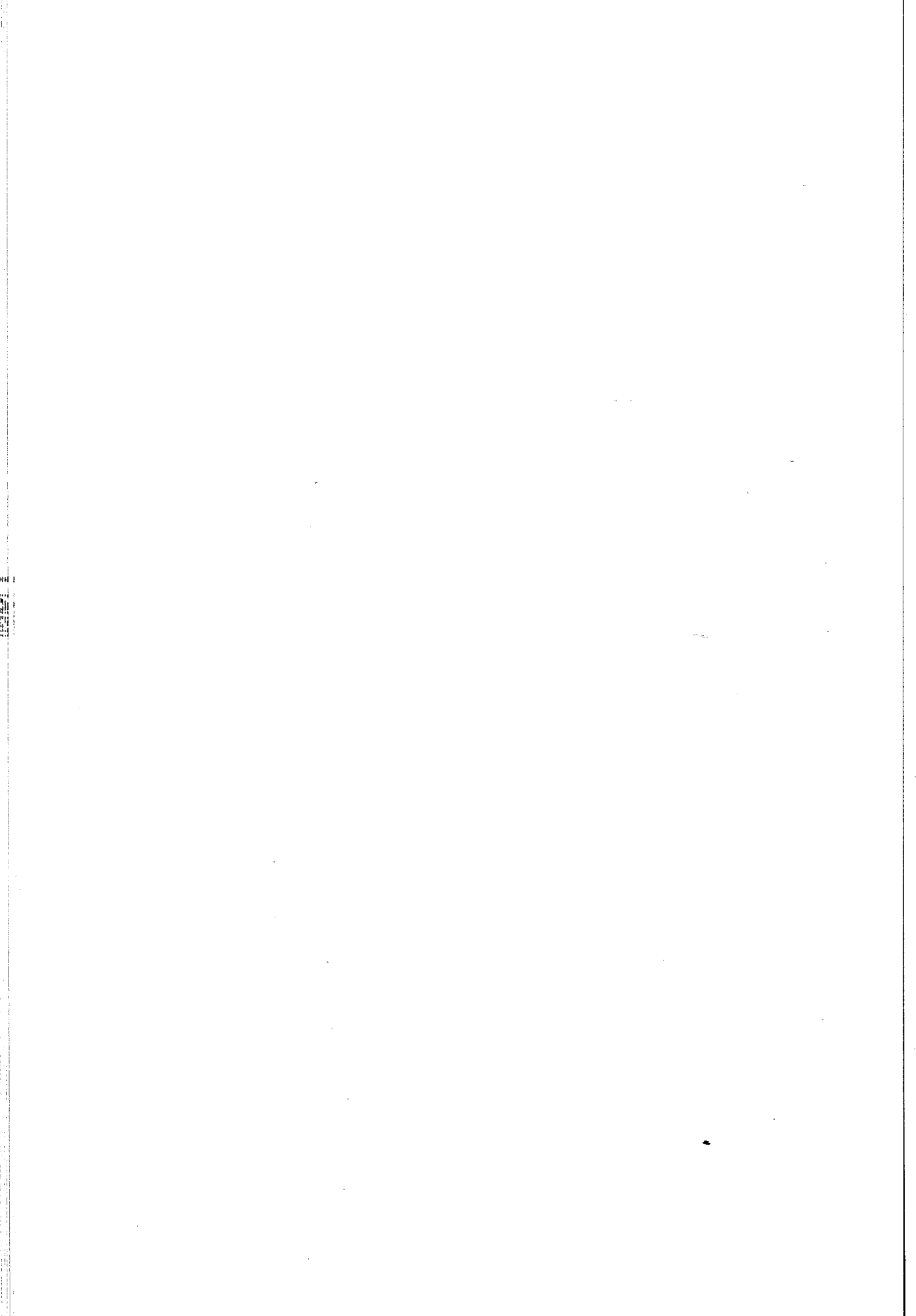


LITERATURA

- Pedersen JM, Glickman SE, Frank LG y Beach FA. 1990. Sex differences in the play behavior of immature spotted hyenas, *Crocuta crocuta*. *Hormon Behav* 24:403-20.
- Peetz A, Norconk MA, y Kinzey WG. 1992. Predation by jaguar on howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in Venezuela. *Am J Primatol* 28:223-228.
- Pellegrini A. 1989. What is a category? The case of rough and tumble play. *Ethol and Sociobiol* 10:331-341.
- Pellis S y Pellis V. 1996. On knowing it's only play: The role of play signals in play fighting. *Aggres Violent Behav* 1:249-268.
- Pellis S y Iwaniuk N. 1999. The problem of adult play fighting: A comparative analysis of play and courtship in primates. *Ethology* 105:783-806.
- Pellis S y Iwaniuk N. 2000. Adult-adult play in primates: Comparative analyses of its origin, distribution and evolution. *Ethology* 106:1083-1104.
- Penninton T y Sarukhan J. 1968. Árboles trópicos de México. México city: Inst. Nac. Invest. Forest., SAG.
- Peres CA. 1990. A Harpy Eagle successfully captures and adult male red howler monkey. *Wilson Bull* 102:560-561.
- Pérez C. 2000. Patrón de ocupación espacial en un grupo de monos aulladores (*Alouatta palliata mexicana*), en la isla Agaltepec, Lago de Catemaco, Veracruz. Tesis de licenciatura. Córdoba: Universidad Veracruzana.
- Peça CA. 2001. Relação macho adulto-cría em macaco uivador de manto (*Alouatta palliata mexicana* Merriam) na ilha Agaltepec. Tesis de licenciatura. Lisboa: Facultad de Ciencias de Universidad.
- Phillips K. 1995. Differing Responses to a Predator (*Eyra barbara*) by *Alouatta* and *Cebus*. *Neotrop Primates* 3:45-46.

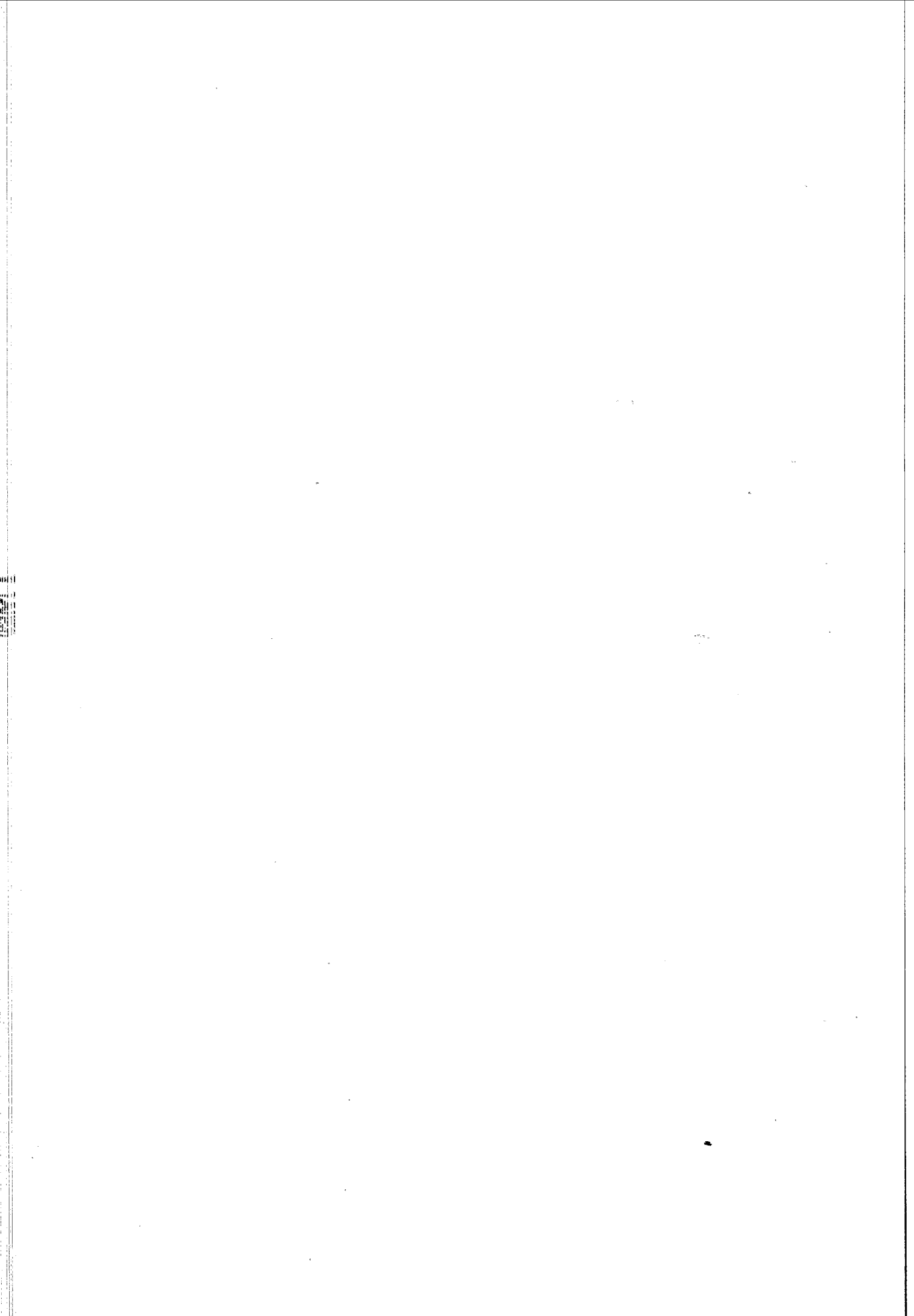


- Poirier FE. 1970. The Nilgiri langur (*Presbytis jhoni*) of South India. En: Rosenblun LA, ed. Primate behavior, Vol. I. Developments in field and laboratory research. New York: Academic Press. p 251-383.
- Poirier FE y Smith EO. 1974. Socializing functions of primate play. Am Zool 14: 275-287.
- Poole TB. 1973. Cine film and computer analysis of rapid sequences of behaviour. Med Biol Illus 23:170-175.
- Poole TB y Fish J. 1975. An investigation of playful behavior in *Rattus norvegicus* and *Mus musculus*. J Zool Lond 175:61-71.
- Poole TB. 1978. An analysis of social play in polecats (Mustelidae) with comments on the form and evolutionary history of the open mouth face. Anim Behav 26:36-49.
- Richard A. 1970. A comparative study of the activity patterns and behavior of *Alouatta villosa* and *Ateles geoffroyi*. Folia Primatol 23:241-263.
- Richard A. 1974. Intra-specific variation in the social organization and ecology of *Propithecus verreauxi*. Folia Primatol 22:178-207.
- Rodríguez-Luna E, García-Orduña F, y Canales-Espinosa D. 1993. Traslocación del mono aullador (*Alouatta palliata*): Una alternativa conservacionista. En: Rodríguez-Luna EL-WaC-ER, ed. Estudios primatológicos en México. Veracruz, México.: Biblioteca Universidad Veracruzana. p 129-177.
- Rodríguez-Luna E, Cortés-Ortiz L, Ellis S, y McCabce EM. 1996. Population and habitat viability assessment for the mantled howler monkey (*Alouatta palliata mexicana*). IUCN/SSC Conservation Breeding Specialist Group (CBSG), Apple Valley, MN.
- Rylans AB, Mittermeier RA, y Rodríguez-Luna E. 1995. A species list for the New World primates (Platyrrhini): distribution by country, endemism and conservation status according to the Mace-Land system. Neotrop Primates 3:113-160.

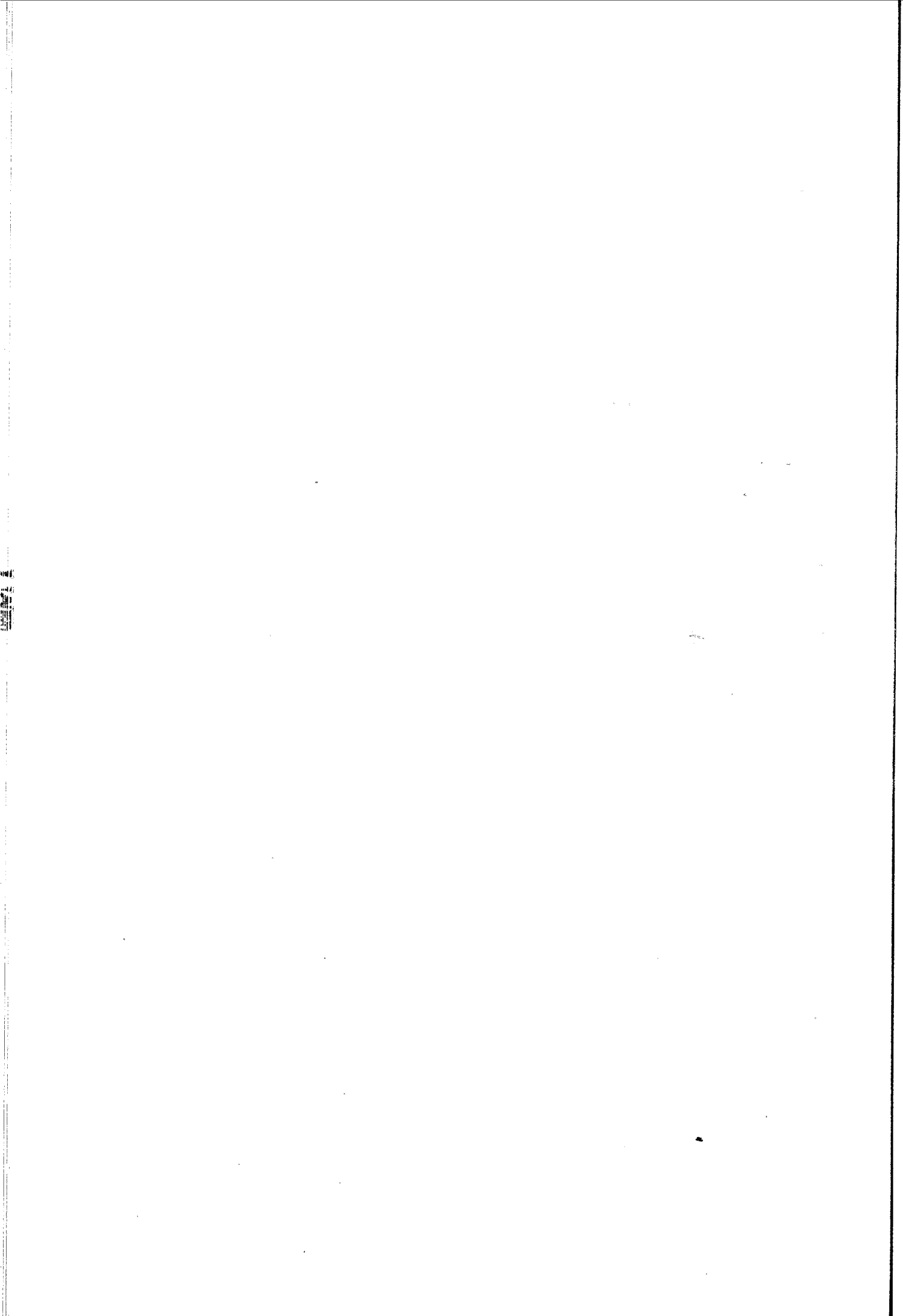


LITERATURA

- Saunders DA, Hobbs CR, y Margules CR. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conserv Biol* 5:18-27.
- Sekulic R y Chivers DJ. 1986. The significance of call duration in howler monkeys. *Int J Primatol* 7:23-33.
- Serio-Silva JC. 1993. Habitat use by howler monkeys (*Alouatta palliata*) in a forest fragment in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Am J Primatol* 30(4): 347.
- Serio-Silva JC. 1996. Calidad de alimento consumido por *Alouatta palliata* en condiciones de semilibertad. Tesis de maestria. Instituto de Neuroetologia. UV. Veracruz, Mexico.
- Serio-Silva JC, Rico-Gray V, Hernández-Salazar, LT, Espinosa-Gómez R. 2002. The role of *Ficus* (Moraceae) in diet and nutrition of a troop of Mexican howler monkeys, *Alouatta palliata mexicana*, released on an island in southern Veracruz, Mexico. *J Trop Ecol* 18(6): 913-928.
- Seyfarth RW y Cheney DL. 1984. Grooming, alliances, and reciprocal altruism in vervet monkeys. *Nature* 308:541-543.
- Sherman PT. 1991. Harpy Eagle Predation on a Red Howler Monkey. *Folia Primatol* 56:53-56.
- Silver SC, Ostro LE, Yeager CP, y Horwich R. 1998. Feeding ecology of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in northern Belize. *Am J Primatol* 45:263-79.
- Smith P. 1978. A historical view of the study of play: statement of the problem. En: *Social play in primates*. London: Academic Press, Inc. p 1-32.
- Smith P. 1982. Does play matter? Functional and evolutionary aspects of animal and human play. *Behav Brain Sci* 5:139-184.
- Smith P. 1984. *Play in animals and humans*. Oxford: Basil Blackwell, Inc.

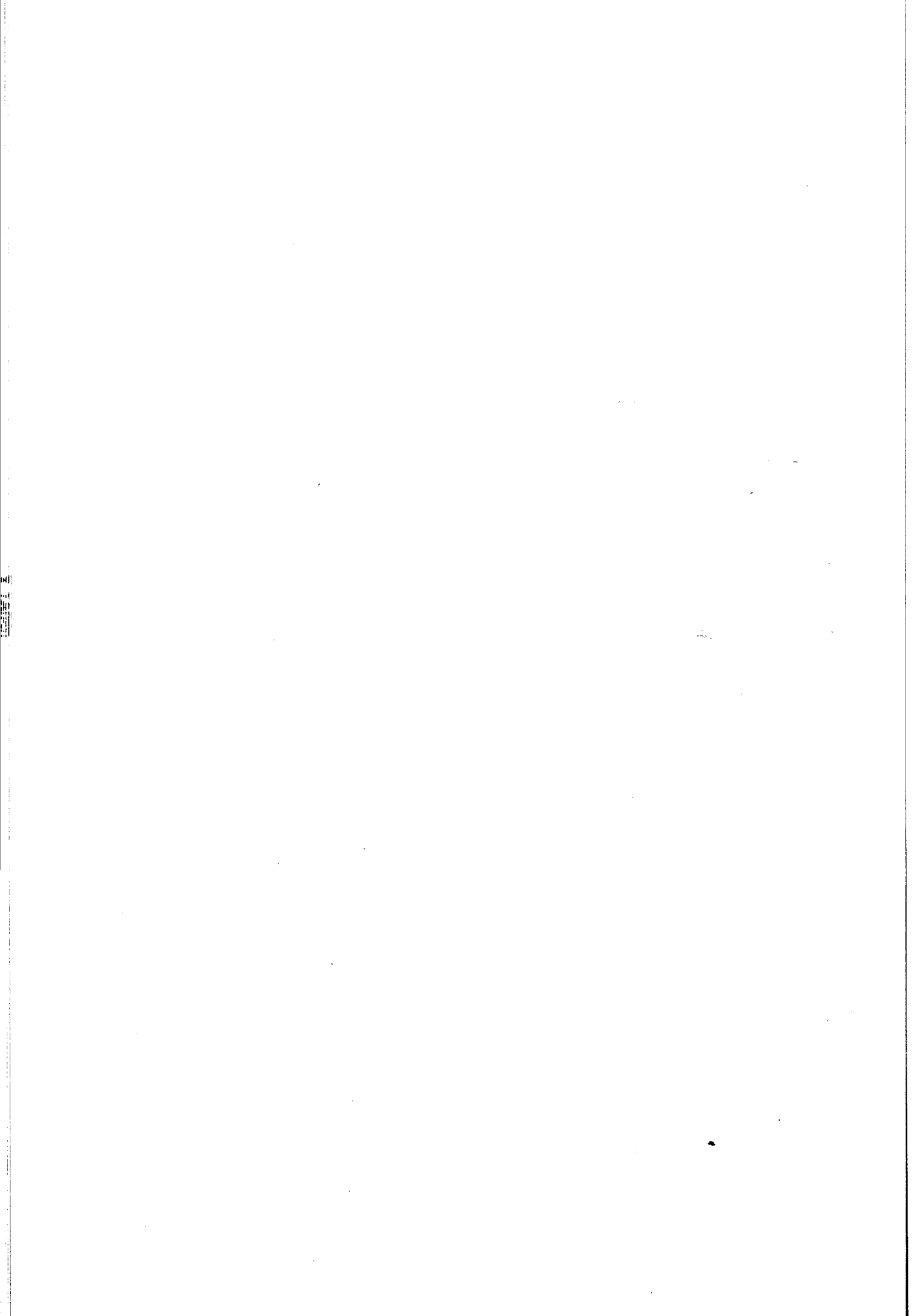


- Sommer V y Mendoza-Granados. 1995. Play as indicator of habitat quality: a field study of langur monkey (*Presbytis entellus*). *Ethology* 99:177-192.
- Soto M y Gama L. 1997. Geología. In: Vogt.R, González-Soriano E, y Dirzo R, eds. *Historia natural de Los Tuxtlas*. Mexico: UNAM. p 7-23.
- Southwick CH, Beg MA, Siddiqi MR. 1965. *Rhesus* monkeys in North India. En: DeVore I. Ed, *Primate Behaviour. Field studies in monkeys and apes*. New York: Holt, Rinehart and Winston. p 111-159.
- Southwick CH. 1967. An experimental study of intragroup agonistic behavior in *rhesus* monkeys (*Macaca mulatta*). *Behavior* 28:182-209.
- Suomi SJ y Harlow HF. 1970. *Monkeys at play. Natural history*, New York 80:72-75.
- Suomi SJ. 1974. Social interactions of monkeys reared with mothers and peers. *Primates* 15: 311-319.
- Stephens D. y Krebs J. 1986. *Foraging theory*. Princeton: Princeton University Press.
- Stevenson MF. The ontogeny of playful behaviour in family groups of the common marmoset. En: Rothe H, Wolters HJ, Hearn JP. Eds, *Recent advances in primatology, vol 1: Behaviour*. New York: Academic Press. p 123-149.
- Sussman R. 1977. Socialization, social structure, and ecology of two sympatric species of Lemur. En: Chevalier-Skolnikoff S y Poirier FE, eds. *Primate biosocial development*. New York: Garland Publishing Co. p 515-528.
- Symington MM. 1990. Fission-fusion social organization in *Ateles* and *Pan*. *Int J Primatol* 11(1):47-61.
- Thor D y Holloway W. 1982. Social memory of the male laboratory rat. *J comp Psychol* 96:1000-1006.



LITERATURA

- Treves A. 1996. A preliminary analysis of the timing of infant exploration in relation to social structure in 17 primate species. *Folia Primatol* 67:152-6.
- Van Lawick-Goodall J. 1967. Mother-offspring relationships in free-ranging chimpanzees. En: Moris D, ed. *Primate ethology*. Chicago: Aldine. p 287-346.
- Varley M y Symmes D. 1966. The hierarchy of dominance in a group of macaques. *Behaviour* 27:54-75.
- Vea JJ, Pérez A, Baldellou M y Alea V. 1999. Cost-benefit analysis of allogrooming behaviour in *Cercocebus torquatus lunulatus*. *Behaviour* 136: 243-256.
- Vea JJ y Cristobal J. 2003. Socioecología de *Alouatta palliata* en hábitat fragmentado: implicaciones para la conservación. En, Martínez-Contreras J y Vea J.J, eds. *Primates: evolución, cultura y diversidad*. México: Ediciones del Centro de Estudios Lombardo Toledano
- Visalberghi E y Guidi C. 1998. Play behaviour in young tufted capuchin monkeys. *Folia Primatol* 69:419-22.
- Walker C y Byers JA. 1991 Heritability of locomotor play in house mice, *Mus domesticus*. *Anim Behav* 42:891-898.
- Walters JR. 1987. Transition to adulthood. En: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RW, Wrangham RW, y Strushsaker TT, eds. *Primate societies*. Chicago: University of Chicago Press. p 358-369.
- Washburn SL. 1973. Primate field studies and social science. En: Nader L y Maretzki T, eds. *Cultural illness and health. Essays in adaptation*. Washington: Am Anthropol Assoc. p 128-134.
- Waterman TH. 1989. *Animal navigation*. New York: Freeman.
- Wemmer C y Fleming MJ. 1974. Ontogeny of playful contact in a social mongoose, the meerkat, *Suricata suricatta*. *Am Zool* 14:415-426.



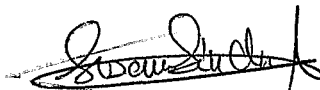
- Whitmore TC. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. En: Laurence W.F. y Bierregaard JrRO, eds. Tropical forest remnants. Chicago: The University of Chicago Press. p 2-28.
- Williamson DK. y Dunbar R. 1999. Energetics, time budgets and group size. En: Lee PC, ed. Comparative primate socioecology. Cambridge: Cambridge Univ Press. p 320-338.
- Winkler LA, Jannery 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 Primatol (Supl 34): 167.
- Wood W. 1997. Changes in grooming and play behavior across three levels of environmental complexity in an intensively housed group of zoo chimpanzees (*Pan troglodytes*). Am J Primatol 42:156.
- Wrangham RW. 1986. Evolution of social structure. En: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RW, Wrangham RW, y Strushsaker TT, eds. Primate societies. Chicago: University of Chicago Press. p 282-296.
- Young OP. 1983. An example of "apparent" dominance-submission behavior between adult male howler monkeys (*Alouatta palliata*). Primates 24(2):283-287.
- Zucker E y Clarke MR. 1986. Male-male interactions in a group of mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. Am J Phys Anthropol 10:443.
- Zucker E y Clarke MR. 1992. Developmental and comparative aspects of social play of mantled howling monkeys in Costa Rica. Behavior 123:144-175.
- Zucker E y Clarke MR. 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.

REUNIDÓ EN EL DÍA DE LA FECHA, EL TRIBUNAL QUE SUSCRIBE ACORDÓ CONCEDER
A LA PRESENTE TESIS DOCTORAL LA CALIFICACIÓN DE SOBRESALIENTE CUM LAUDE
MADRID, 10 - JULIO - 2003

EL PRESIDENTE,



EL SECRETARIO,



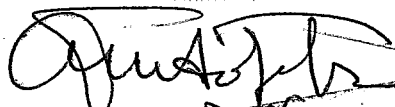
FDO.:

FDO.:

PRIMER VOCAL

SEGUNDO VOCAL

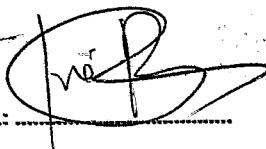
TERCER VOCAL



FDO.:

F. Pelaez

FDO.:



FDO.:



CARLES RIBA