







Tesis Doctoral en Ciencias Naturales  
Universidad Nacional de La Plata  
Facultad de Ciencias Naturales y Museo

**Influencia de factores socio-ecológicos en el agrupamiento  
para el descanso nocturno y la selección y uso de sitios  
dormideros del mono carayá (*Alouatta caraya*)**

Brividoro Melina V.

Directora: Dra. Oklander Luciana I.

Co-director: Dr. Ferrari Ricardo H.

-La Plata, 2018-

*A Lorenzo, Roque, Fiorella, Victoria y Agó,  
los amores de mi vida.*

## Agradecimientos

Quiero empezar agradeciendo a mi familia, a mi pequeña y gran familia: Ariel y Lorenzo. Porque siempre estuvieron conmigo, apoyándome en todo y haciendo lo imposible para que pueda realizar mis sueños. Gracias por darle alegría a mis días. Gracias Ariel por la paciencia. Los amo! Y también gracias a Mex y Ciro, por aportar más amor a la familia.

También quiero agradecerles a Luciana, Jorgelina y Coco, mis hermanas y hermano, que desde la época de la facultad hacen lo posible para que yo pueda hacer lo que más me gusta. Gracias por la compañía, las charlas, las peleas, los abrazos... Gracias por todo, los amo. Y Jor, gracias por el aguante con la pasada de datos! Sos una genia.

A mi papá y mamá, que hicieron posible que estudie y siga mi vocación, gracias!!

Gracias a La Tana y Meky que me dieron la primera oportunidad de trabajar con los monos y descubrir que esa era mi vocación. Gracias por hacerme conocer Piñalito y a los gordinis! Y gracias por la amistad que nació en aquellas épocas y que aún perdura.

También gracias a las moneras de la oficina de Iguazú, por los mates y las charlas de catarsis tan necesarias en esta etapa!

Quiero agradecer de manera más que especial a la Señora Romy. Gracias por todo, por tanto... por hacerme sentir parte de tu hogar, por dejarme estar con Mora, por bancarme, por lucharla conmigo siempre, y por estar presente en todos los momentos. La verdad que no sé qué hubiese sido de esta etapa de mi vida sin vos señora! Sos una autentica monera!.

A las amigas de siempre, Vero y Malu, que más allá de las distancias que nos separan siempre me hicieron sentir acompañada. Gracias!

También agradecerle a toda la gente que conocí en el transcurso de este trabajo, que me ayudo e hicieron muy placentera mi estadía en la EBCo: a Viri (Viridiana Gonzalez) y Patry (Patricia Fernandez) gracias por los mates, las charlas, y las salidas al campo! A Baroncho, Chupali y Ezequiel por la ayuda en el trabajo y los ricos asados! A Mariana y Sol por los lindos ratos y mates compartidos! A Ali, Guichi, María y Jorge gracias por la compañía y los buenos ratos compartidos. A todos los que colaboraron como asistentes en el proyecto: Luciana Ramos, Yohanna Noelia Rodríguez, Sabrina Van Remortere, M. Laura Gelin, Dario Fergnani, y Fede Hurtado. A ellos muchas gracias! Porque además de ayudarme en la toma de datos y análisis de muestras, me hicieron pasar momento muy lindos!. A Vanessa Bustamante Manrique quiero agradecerle especialmente el haber estado 6 meses trabajando codo a codo conmigo, por ponerle buena onda a todos los momentos y brindarme su amistad, Gracias Vane!.

Quiero agradecerles a mis directores de Beca y Tesis, que hicieron posible que desarrolle el presente trabajo: Gabriel Zunino gracias por dirigirme en la primer etapa de la beca y de la tesis. Luciana Oklander y Ricardo Ferrari gracias por los aportes y tiempo

invertido en el proceso de elaboración de esta tesis. Martín Kowalewski gracias codirigirme en la segunda etapa de beca y por tantas cosas en las que me ayudaste sin tener la obligación de hacerlo, desde las charlas y debates sobre el proyecto, hasta la corrección de la tesis, gracias!

Gracias a la Dra. Marina Ponzio y a la Lic. Verónica Cantarelli (Cátedra de Fisiología Humana- INICSA-CONICET- Facultad de Ciencias Médicas, Universidad Nacional de Córdoba) quienes desarrollaron los análisis de los extractos para medir los niveles de cortisol. También agradezco a la Dra. L. Oklander quien llevo a cabo los análisis genéticos.

Agradezco a la FCNyM (UNLP) y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por permitirme desarrollar este proyecto de doctorado. Gracias a la Estación Biológica Corrientes (EBCo) y al Instituto de Biología Subtropical (Nodo Iguazú) por brindarme lugar de trabajo en las diferentes etapas de la beca.

Por último y no menos importante, le agradezco a los monos, que me permitieron vivir esta etapa hermosa de mi vida y me dejaron compartir su vida, días y noches junto a ellos que no voy a olvidar nunca. Gracias Alicia, Sena, Tacuaral y Caravana!

En fin, gracias a todos!.

# Índice

<i>Agradecimientos</i> .....	1
<i>Resumen</i> .....	6
<i>Abstract</i> .....	9
<b>CAPÍTULO I</b> .....	11
INTRODUCCIÓN.....	11
1. Antecedentes.....	11
1.1. Los períodos de descanso nocturno y su relación con el sueño.....	11
1.1.1. El sueño: Estados y función.....	12
1.1.2. Importancia de los sitios dormideros en relación al descanso nocturno.....	13
1.2. Hipótesis propuestas relacionadas al uso y selección de sitios dormideros en primates no humanos.....	14
1.2.1. Hipótesis relacionadas con factores sociales.....	15
1.2.1.1. Hipótesis social.....	15
1.2.1.2. Hipótesis de defensa del área de acción.....	16
1.2.1.3. Hipótesis relacionada al estrés .....	16
1.2.1.4. Hipótesis de las relaciones de parentesco .....	17
1.2.2. Hipótesis relacionadas con factores ecológicos y ambientales.....	17
1.2.2.1. Hipótesis de depredación.....	17
1.2.2.2. Hipótesis de parasitismo.....	18
1.2.2.3. Hipótesis de confort.....	19
1.2.2.1. Hipótesis de proximidad al sitio de alimentación.....	19
1.2.2.1. Hipótesis climática y de termorregulación.....	20
1.3. El género <i>Alouatta</i> .....	23
1.3.1. Distribución geográfica y filogenia.....	23
1.3.2. Características ecológicas y comportamentales de los monos aulladores.....	24
1.4. Especie estudiada: El mono aullador negro y dorado ( <i>Alouatta caraya</i> ).....	27
1.4.1. Distribución geográfica.....	27
1.4.2. Características de la especie.....	28
1.4.2.1. Características fisiológicas.....	28
1.4.2.2. Características comportamentales.....	28
1.4.2.3. Estatus de conservación.....	30
1.4.3. La especie <i>Alouatta caraya</i> como modelo de estudio.....	31
1.5. Objetivos y organización general de la Tesis.....	32
1.5.1. Objetivo general y objetivos específicos.....	32
1.5.2. Organización general de la Tesis.....	33

<b>CAPÍTULO II</b> .....	35
<b>METODOLOGÍA GENERAL</b> .....	35
<b>2. Materiales y Métodos</b> .....	35
2.1. Sitio de estudio.....	35
2.1.1. Datos meteorológicos del sitio.....	39
2.1.2. Registro de datos meteorológicos en el sitio de estudio.....	40
2.1.3. Horario de salida y puesta del sol.....	41
2.1.4. Sistema de sendas para seguimiento.....	41
2.2. Grupos de estudio.....	41
2.2.1. Clasificación de los individuos de los grupos en estudio.....	43
2.2.2. Composición de los grupos en estudio.....	44
2.3. Definiciones generales.....	44
2.4. Período de recolección de datos en el campo.....	47
2.5. Registro de datos comportamentales.....	48
2.5.1. Técnicas utilizadas para el registro de datos comportamentale.....	48
2.5.2. Registro de datos comportamentales en el sitio dormidero y árbol dormidero.....	49
2.5.2.1. Registro de datos diurnos y nocturnos en los sitios dormideros.....	54
2.5.3. Posturas corporales adoptadas durante el descanso nocturno.....	56
2.5.4 Datos comportamentales fuera del sitio dormidero.....	58
2.6. Registro de datos de los sitios y árboles dormideros.....	59
2.6.1. Registro de los sitios dormideros.....	59
2.6.2 Registro de los datos estructurales de árboles dormideros.....	65
2.6.3 Registro de los patrones de uso de árboles dormideros.....	65
2.7. Estructura de la vegetación.....	67
2.8. Estudio de fenología.....	67
2.9. Muestras de heces para tres tipos de análisis.....	68
2.9.1. Análisis parasitológicos.....	68
2.9.2. Análisis genéticos .....	71
2.9.3. Análisis de metabolitos de cortisol.....	73
2.9.3.1. Procedimiento para el dosaje de los extractos.....	76
2.10. Análisis de datos.....	77
2.10.1. Análisis estadísticos.....	77
2.10.2. Análisis de Redes Sociales.....	79
2.10.3. Índices de asociación.....	80
2.11. Nota ética.....	83

<b>CAPÍTULO III</b> .....	84
<b>FACTORES SOCIALES, HORMONALES Y GENÉTICOS RELACIONADOS A LOS PERÍODOS DE DESCANSO NOCTURNO EN PRIMATES</b> .....	84
3. Estudio de los factores sociales, hormonales y genéticos en relación al uso y selección de árboles dormideros y de los patrones de agrupamiento nocturno.....	84
3.1. Introducción.....	84
3.1.1 Objetivos específicos .....	87
3.2. Hipótesis social (H.1).....	87
3.2.1. Resultados para la H.1.....	88
3.3. Hipótesis de defensa del área de acción (H.2).....	108
3.3.1. Resultados para la H.2.....	109
3.4. Hipótesis relacionada al estrés (H.3).....	115
3.4.1. Resultados para la H.3.....	115
3.5. Hipótesis de las relaciones de parentesco (H.4).....	118
3.5.1. Resultados para la H.4.....	118
3.6. Discusión.....	125
3.6.1. Discusión hipótesis social (H.1).....	127
3.6.2. Discusión hipótesis de defensa del área de acción (H.2).....	129
3.6.3. Discusión hipótesis relacionada al estrés (H.3).....	131
3.6.4. Discusión hipótesis de las relaciones de parentesco (H.4).....	132
3.7. Conclusión.....	135
<b>CAPÍTULO IV</b> .....	136
<b>FACTORES ECOLÓGICOS Y AMBIENTALES RELACIONADOS A LOS PERÍODOS DE DESCANSO NOCTURNO EN PRIMATES</b> .....	136
4. Estudios de los factores ecológicos y ambientales en relación al uso y selección de los árboles dormideros (AD) y sitios dormideros (SD) y a los patrones de agrupamiento nocturno.....	136
4.1. Introducción.....	136
4.1.1. Objetivos específicos.....	140
4.2. Hipótesis de depredación (H.5).....	140
4.2.1. Resultados para la H 5.....	141
4.3. Hipótesis de parasitismo (H. 6).....	150
4.3.1. Resultados para la H. 6.....	151
4.4. Hipótesis de confort (H. 7).....	159
4.4.1. Resultados para la H.7.....	159
4.5. Hipótesis de proximidad al sitio de alimentación (H.8).....	163
4.5.1. Resultados para la H. 8.....	163
4.6. Hipótesis climática y de termorregulación (H.9).....	171
4.6.1. Resultados para la H. 9.....	172

4.7. Discusión.....	187
4.7.1. Discusión hipótesis de depredación (H. 5).....	189
4.7.2. Discusión hipótesis de parasitismo (H. 6).....	193
4.7.3. Discusión hipótesis de confort (H. 7).....	196
4.7.4. Discusión hipótesis de proximidad al sitio de alimentación (H. 8).....	197
4.7.5. Discusión hipótesis climática y de termorregulación (H. 9).....	199
4.8. Conclusión.....	202
<b>CAPITULO V.....</b>	<b>204</b>
CONCLUSIONES GENERALES Y FUTURAS LÍNEAS DE INVESTIGACIÓN.....	204
5. Conclusiones generales.....	204
5.1. Principales conclusiones sobre el patrón de uso y selección de los árboles dormideros.....	205
5.2. Principales conclusiones sobre el patrón de uso y selección de los sitios dormideros.....	209
5.3. Principales conclusiones sobre los patrones de agrupamiento nocturno.....	213
5.4. Comparaciones de nuestros resultados con estudios en primates Platirrinos.....	217
5.5. Futuras líneas de investigación.....	219
<b>ANEXO.....</b>	<b>221</b>
Anexo 1: Resultados del estudio de vegetación .....	221
Anexo 2: Resultados de los análisis parasitológicos.....	224
Anexo 3: Resultados de los análisis genéticos.....	226
Anexo 3.1: Resultados de los análisis de paternidad .....	226
Anexo 3.2: Resultados de los análisis de parentesco.....	229
Anexo 4: Resultados de los análisis de metabolitos de cortisol.....	235
Anexo 5: Resultados de los análisis de redes sociales.....	237
<b>Referencias Bibliográficas .....</b>	<b>244</b>

## Resumen

El descanso nocturno y la selección de los sitios utilizados para tal fin son considerados un aspecto importante de la biología y ecología de los primates no humanos. Durante el descanso nocturno se produce el sueño que es un estado en el cual suceden cambios a nivel neuronal que afectan el desarrollo de los individuos. Los estudios relacionados al descanso nocturno en primates no humanos que abarcan simultáneamente el análisis de varios factores son escasos. El presente trabajo de tesis doctoral explora los distintos factores que afectan el agrupamiento nocturno, y los patrones de uso y selección de árboles y sitios dormideros utilizados para el descanso nocturno en una población de monos aulladores negros y dorados (*Alouatta caraya*), a través del análisis de nueve hipótesis no mutuamente excluyentes (H. social, H. de defensa del área de acción, H. relacionada al estrés, H. de las relaciones de parentesco, H. de depredación, H. de parasitismo, H. de confort, H. de proximidad al sitio de alimentación, y H. climática y de termorregulación). Los aulladores son primates que se agrupan en árboles dormideros para descansar (el área en el que se ubican dichos árboles es conocido como “sitio dormidero”). Estudiamos cuatro grupos sociales de monos aulladores negros y dorados en estado silvestre durante un año (junio 2012-julio 2013) que habitan en fragmentos de bosque en galería ubicados en la localidad de San Cayetano (27° 30'S, 58°41'W), Corrientes, Argentina. Registramos datos comportamentales, geográficos, meteorológicos, de estructura de la vegetación, características de los árboles y de los sitios dormideros utilizados, y fenología. Además, recolectamos muestras de heces para estudios parasitológicos (N = 451), genéticos (N = 29) y hormonales (N = 497). Los individuos permanecieron en los sitios dormideros en promedio 13 horas, de las cuales 10 horas eran dedicadas al descanso. El ingreso al sitio dormidero ocurrió antes de que anochezca y se retiraron del mismo cuando ya había amanecido. La formación de más de un grupo cohesivo para descansar durante la noche fue el patrón predominante y la composición de dichos grupos se vio afectada por factores sociales y genéticos. Las condiciones climáticas se relacionaron con cantidad de individuos en los grupos formados para el descanso nocturno, la cantidad de partes del cuerpo de cada individuo que quedan cubiertas y la cobertura de la copa de los árboles seleccionados. Las horquetas gruesas horizontales fueron las estructuras más frecuentemente utilizadas para descansar. Los árboles dormideros utilizados más frecuentemente fueron de las especies timbó

(*Enterolobium contortosiliquum*), ficus (*Ficus luschnathiana*), espina corona (*Gleditsia amorphoides*) y guabiyú (*Myrcianthes pungens*). Los árboles y sitios dormideros fueron utilizados según un patrón cambiante en el que el cambio noche tras noche de árbol o sitio utilizado es más frecuente que el uso repetido. Los individuos seleccionaron los árboles de mayor tamaño entre los disponibles como árboles dormideros. Los eventos de defecación ocurrieron en similar proporción desde árboles dormideros y no dormideros, pero la altura de defecación en los árboles dormideros fue menor que la altura utilizada para descansar por las noches. Los cuatro grupos estudiados presentaron similitudes en la prevalencia y riqueza de las especies de parásitos intestinales, lo que se asocia con la similitud encontrada en las estrategias antiparasitarias relacionadas al uso de los árboles dormideros. La proporción y frecuencia de uso de los sitios dormideros ubicados en las áreas de uso compartido fue mayor que la de los ubicados en áreas de uso exclusivo. Los sitios dormideros fueron utilizados como sitios de alimentación o se encontraban muy cerca de ellos. Toda la información mencionada anteriormente sugiere que los aulladores negros y dorados presentan estrategias que: favorecen las relaciones sociales afiliativas entre individuos en contextos nocturnos y la defensa de los recursos, facilitan el agrupamientos entre individuos emparentados, disminuyen el riesgo de depredación al que están expuestos y, las oportunidades de contagio con parásitos intestinales, aumentan el confort durante el descanso, facilitan el consumo de recursos alimenticios y, disminuyen la exposición a condiciones climáticas adversas. El presente trabajo aporta información novedosa que puede ser utilizada en el desarrollo de planes de manejo de primates en estado silvestre en ambientes conservados o alterados y de primates en cautiverio. Los comportamientos relacionados al descanso nocturno mostraron estar sujetos al efecto de más de un factor actuando simultáneamente y al resultado de la interacción de los mismos. La modificación del ambiente provocada por la acción del hombre reduce la disponibilidad de recursos potencialmente utilizables por las poblaciones de monos. Esta alteración afecta negativamente al desarrollo de todas las estrategias comportamentales exhibidas por los monos, incluidas aquellas relacionadas al descanso nocturno, pudiendo provocar la desaparición o reducción de las poblaciones implicadas.

## Abstract

Sleep and the selection of sleeping sites are considered important aspects of the biology and ecology of non-human primates. Sleeping behavior is a condition in which neuronal changes take place and this occurrence affect the development of individuals. Researches related to this topic are scarce. The present study / PhD dissertation explores the different factors that affects nocturnal grouping and the patterns of use and selection of sleeping sites and related trees in a population of black and gold howler monkeys (*Alouatta caraya*) through the analysis of nine non-mutually exclusive hypotheses (social, home range defense, stress, kinship, predation, parasitism, comfort, feeding site, and climatic and thermoregulation). Howler monkeys are primates that usually grouped on sleeping trees (the area in which these trees are located is known as sleeping site). We studied four socials groups of howler monkeys living in gallery forest fragments next to San Cayetano (27 ° 30 'S-58 ° 41' W), Corrientes, Argentina, during one year (June 2012-July 2013). We collected data on behavior, vegetation structure, phenology and characteristics of sleeping trees and sites, and also reordered geographical and meteorological data of the study site. We collected fecal samples for parasitology (N = 451), genetics (N = 29) and hormone analysis (N = 497). Individuals remained in the sleeping sites in average 13 hours, of which 10 were dedicated to sleep. The entry to sleeping site was before dusk and the output was after dawn. Formation of several sleeping groups was the predominant pattern and their composition was affected by social and genetic factors. Climatic conditions were related with the number of individuals in sleeping groups, the quantity of body parts exposed and the crown size of sleeping tree selected. Horizontal large forks were the structures more frequently used for sleep. The sleeping tree species more used were timbó (*Enterolobium contortosiliquum*), ficus (*Ficus luschnathiana*), espina corona (*Gleditsia amorphoides*) y guabiyú (*Myrcianthes pungens*). Results showed a changing pattern of use of sleeping tress and sites, with individuals using a different sleeping tree or site on consecutive nights. From the trees available in the area, monkeys selected large trees for sleep. Defecations events occurred in similar proportions on sleeping and non-sleeping trees, but at sleeping trees the height of defecation was lower than height used for sleeping at nights. Studied groups exhibited similar prevalence and richness of intestinal parasites, what is associated with the similarity in the observed strategies related to use of sleeping trees. Proportion and frequency of use of sleeping sites located in overlapped areas were greater than sleeping sites located in core areas. Sleeping sites

were also used as feeding sites or they were close to a feeding site. Results from the present dissertation suggests that howler monkeys presents strategies that favor the social affiliative relationships between individuals in nocturnal context, promotes defense of resources, facilitates the grouping of individuals genetically related, reduce to predation risk, reduce the chances of parasitic infections, increase comfort, facilitates food consumption and reduce exposure to adverse weather conditions. This research provides original information that can be used in the development of management plans for primates in the wild in preserved or altered environments and for primates in captivity. Nocturnal sleeping behaviors were related to the effect of more than one factor acting simultaneously and to the result of their interaction. Human environmental disturbance reduces the availability of resources potentially exploitable by monkey populations. This alteration negatively affects all behavioral strategies developed by monkeys, including those related to nocturnal sleep, and may lead to the disappearance or reduction of the populations involved.

# ***CAPÍTULO I***

## ***Introducción***

---

### **1. Antecedentes**

#### **1.1. Los períodos de descanso nocturno y su relación con el sueño**

En el presente trabajo se pretende comprender los patrones de descanso nocturno, analizando particularmente la selección y uso de los sitios y árboles en los cuales descansan por las noches y el patrón agrupamiento nocturno en una población de *Alouatta caraya*, a la vez que se pretende explorar los factores que están afectando dicho patrones.

Los períodos de descanso nocturno han sido descriptos como un factor importante en la salud, ecología y comportamiento de todos los mamíferos (Anderson 1998, 2000). Parte de la importancia que se le atribuye a los períodos de descanso nocturno radica en que durante los mismos se produce el sueño. El sueño se define como un estado en el cual se produce una disminución de la conciencia acompañada por reducción de la reactividad ante estímulos externos y relajación muscular (Vassalli y Dijk 2009). El sueño cumple funciones vitales para el desarrollo de los organismos, ya que en él se producen la consolidación de la memoria y el crecimiento del tejido cerebral, permitiendo satisfacer óptimamente las demandas cognitivas de cada especie y de cada etapa del desarrollo de los organismos (Nunn *et al.* 2009).

Las investigaciones relacionadas a los períodos de descanso nocturno y a los sitios utilizados para tal fin, comienzan a tener un rol destacado entre los estudios de la ecología del comportamiento siendo cada vez más los que se focalizan en dichos aspectos (Anderson 1998, Di Bitetti *et al.* 2000, Kowaleswi y Zunino 2005, Brotcorne *et al.* 2014). El análisis de los períodos de descanso nocturno en especies de primates no humanos permite explorar aspectos del comportamiento antes desconocidos y que tienen un importante papel en la supervivencia de los individuos (Nunn *et al.* 2009). Además, este tipo de trabajos en primates no humanos nos permiten estudiar y conocer las bases biológicas de los hábitos relacionados al sueño humano (Nunn *et al.* 2009, Vassalli y Dijk 2009).

Los períodos de descanso nocturno han sido objeto de estudio desde dos perspectivas diferentes, una fisiológica y otra ecológica y/o comportamental. Los estudios abordados desde una perspectiva fisiológica comenzaron a desarrollarse en la década del 50 y analizaban las características del sueño principalmente en dos especies: el humano [*Homo sapiens sapiens*] y el gato [*Felis silvestris catus*] (Bert *et al.* 1970). En la de década del 60 comenzaron a considerarse a los primates no-humanos en las investigaciones [*Pan sp* (Adey 1963), *Macaca mulata* (Weitzman *et al.* 1965, Bert *et al.* 1970); *Papio papio* (Bert *et al.* 1970); *Macaca nemestrina* (Reite *et al.* 1965), entre otros]. Los estudios abordados desde una perspectiva ecológica y comportamental comenzaron también en los años 50 en primates no-humanos y son diversos en cuanto a las hipótesis testeadas y a las especies estudiadas. En la Tabla 1.1 se mencionan algunos de los estudios realizados en primates no humanos sobre el uso y selección de sitios dormideros (SD) y árboles dormideros (AD) y se detallan las hipótesis testeadas en cada uno de ellos.

### **1.1.1. El sueño: Estados y función**

La importancia del sueño radica en que durante él se producen grandes cambios en el metabolismo cerebral y en la actividad neuronal (Siegel 2005, Capellini *et al.* 2010).

El sueño se compone de dos estados (REM: *rapid-eyemovement* y NREM: *non rapid-eyemovement*) con funciones distintas y fisiológicamente diferentes entre sí que se alternan de manera cíclica durante un ciclo de sueño (Siegel 2005, Capellini *et al.* 2008 a y b, McNamara *et al.* 2010).

En los individuos que no han alcanzado la edad adulta, el sueño sirve para mantener y/o establecer conexiones cerebrales. En individuos adultos ha sido relacionado con el desarrollo cognitivo, con favorecer el alcance de los estados de alerta al despertar y con la conservación de energía y la recuperación del sistema nervioso (Siegel 2005). Por lo tanto, el sueño podría tener efectos positivos sobre el éxito reproductivo y supervivencia de los individuos (Siegel 2005). La falta de sueño afecta negativamente los estados de alerta que se producen durante los períodos de vigilia. La privación del sueño se relaciona con alteraciones en los comportamientos de vigilancia, lo que tiene un efecto negativo sobre la supervivencia de los individuos, ya que aumenta el riesgo de depredación (Gauthier-Clerc *et al.* 2000; Capellini *et al.* 2010). La falta de sueño a largo plazo genera

lesiones en la piel, cambios abruptos en la temperatura corporal, alteraciones en los patrones de alimentación y hasta la muerte (Siegel 2005, Capellini *et al.* 2010).

### **1.1.2. Importancia de los sitios dormideros en relación al descanso nocturno en primates no humanos**

Los primates diurnos descansan por las noches en áreas específicas de su área de acción llamadas “sitios dormideros” (SD) (Reichard 1998, Di Bitetti *et al.* 2000, Brotcorne *et al.* 2014). La elección y los patrones de uso de los SD son de gran importancia, ya que afectan directamente la supervivencia de los individuos (Reichard 1998).

Existen diversas pautas comportamentales que permitirían balancear los costos/beneficios asociados a los períodos de descanso nocturno (Hamilton 1982). Así, se espera que los patrones de uso de los sitios dormideros difieran entre ambientes con diferentes características ecológicas, ya que las presiones selectivas a las que tendrán que hacer frente los individuos serán distintas (Reichard 1998, Franklin *et al.* 2007, Phoonjampa *et al.* 2010). La presión de depredación es un ejemplo de estas diferencias.

En monos tití (*Callithrix* sp) que habitaban en un parque municipal en Minas Gerais, Brazil, se observó que seleccionan determinados SD como estrategia para reducir el riesgo de depredación en ambientes con alta densidad de depredadores (Duarte y Young 2011). En cambio, en ambientes donde no existen depredadores, estos primates utilizan los SD según patrones que responden a una estrategia para optimizar el forrajeo (Mendes Pontes y Soares 2005). Las diferencias en las condiciones climáticas existentes en distintas regiones o a lo largo del año en una misma región también pueden afectar los patrones de uso de los SD como se observó en otras especies de primates [*Papio papio*] (Anderson y Mc Grew 1984).

Las características sociales y biológicas propias de cada especie también afectan los patrones de uso de los SD. Así, el parentesco entre los individuos, las clases de edad y sexo, el estado reproductivo y la jerarquía de dominancia influyen en las características de los grupos formados para descansar durante la noche (Anderson 1998). La formación de grupos para el descanso nocturno ha sido reportada en varias especies de primates diurnos, incluyendo la especie en estudio: mono carayá o aullador negro y dorado [*Alouatta caraya*] (Kowalewski y Zunino 2005), mono aullador de manto [*Alouatta*

*palliata*] (Chivers 1969), mono aullador rojo [*Alouatta seniculus*] (Gaulin y Gaulin 1982), babuinos [*Papio cynocephalus*] (Hausfater y Meade 1982), macacos [*Macaca mulata* y *Macaca fuscata*] (Takahashi 1997, Wada *et al.* 2007), gibón de manos blancas [*Hylobates lar*] (Reichard 1998), cai [*Cebus apella nigrinus*] (Di Bitetti *et al.* 2000), chimpancé común [*Pan troglodites*] (Ogawa *et al.* 2007).

El estudio del comportamiento en contextos nocturnos permite ampliar el conocimiento acerca de la dinámica social intergrupala más allá de los aspectos diurnos que generalmente son investigados, permitiendo describir con mayor exactitud las características sociales de la especie en estudio (Anderson 1984; Takahashi 1997).

## **1.2. Hipótesis propuestas relacionadas al uso y selección de sitios dormideros en primates no humanos**

En muchas especies de primates Catarrinos y Platyrrinos se han llevado a cabo estudios acerca de los comportamientos relacionados al descanso nocturno y al uso y selección de los SD (Tabla 1.1). Estos estudios desarrollan diversas hipótesis no mutuamente excluyentes (H) para explicar la influencia de varios factores en los patrones de uso y selección de los SD, así como también para comprender los comportamientos asociados a los períodos de descanso nocturno. Dichos estudios comprenden factores sociales como: la composición de los grupos, el estado reproductivo de los individuos, las jerarquías de dominancia, las interacciones afiliativas entre individuos, la presencia y ubicación relativa de grupos vecinos, las relaciones genéticas y de parentesco entre individuos, como así también la organización espacial de los individuos en los SD.

## **1.2.1 Hipótesis relacionadas con factores sociales**

El estudio de las hipótesis relacionadas con factores sociales abarca el análisis de varios factores incluidos en cuatro hipótesis no mutuamente excluyentes: H. social, la H. de defensa del área de acción, la H. relacionada al estrés y la H. de relaciones de parentesco.

### **1.2.1.1. Hipótesis Social**

Esta hipótesis postula que los factores sociales determinan los patrones de agrupamiento para el descanso nocturno en los SD. Los períodos de descanso nocturno son utilizados para aumentar la cohesión de los individuos de un grupo y su afinidad social (Anderson 1984). A su vez, los AD que componen los SD tendrán determinadas características estructurales (grosor de ramas, ancho de copa, entre otras características) que permitirá el agrupamiento de más de un individuos en la misma rama (Anderson 1984, Di Bitetti *et al.* 2000). La posibilidad de que varios individuos se agrupen durante los períodos de descanso nocturno facilitaría la interacción social, es por esto que los SD y el agrupamiento de los individuos al anochecer son reconocidos como un ámbito que propicia las interacciones sociales como el juego y el acicalamiento (Anderson 1984, Di Bitetti *et al.* 2000, Kowaleswi y Zunino 2005, Brotcorne *et al.* 2014). Los patrones de agrupamiento nocturno observados entre los individuos en los AD reflejarían preferencias sociales entre ellos dadas por distintos factores tales como por la afiliación y/o tolerancia espacial, la formación de parejas reproductivas, entre otras (Di Bitetti *et al.* 2000).

### **1.2.1.2. Hipótesis de defensa del área de acción**

También se conoce como hipótesis de evasión de competencia inter-grupo (Brotcorne *et al.* 2014). Esta hipótesis postula que la ubicación geográfica y la presencia de grupos vecinos afecta el uso y selección de los SD de dos posibles modos, dependiendo del grado de agresividad de la especie: 1) en especies muy agresivas (en las que los conflictos entre grupos de conespecíficos pueden ser muy graves provocando daños severos en los individuos involucrados) se espera que para evitar la competencia y reducir el riesgo de encontrarse con otros grupos, los individuos utilicen SD que se ubiquen en áreas de uso exclusivo dentro de su área de acción (Von Hippel 1998, Li *et al.* 2006, Smith *et al.* 2007, Phoonjampa *et al.* 2010, Albert *et al.* 2011) o 2) en especies con bajo grado de agresión se espera que los grupos utilicen SD ubicados cerca de los límites de las áreas de acción, dentro de las áreas compartidas con grupos vecinos, para facilitar la detección de otros grupos y optimizar la defensa de los recursos (Day y Elwood 1999, Teichroeb *et al.* 2012).

### **1.2.1.3. Hipótesis relacionada al estrés**

La competencia intra-grupal por la posición en los grupos formados para el descanso nocturno fue observada en varias especies de primates, entre los que se encuentran los monos aulladores [*Alouatta seniculus* (Gaulin y Gaulin 1982); *Alouatta caraya* (Kowalewski y Zunino 2005); *Nilgiri langur* y *Hanuman langur* (Ramakrishnan y Coss 2001)] Los individuos están expuestos a situaciones de estrés producto de la posición menos favorable en los grupos para dormir (Anderson 1984, Creel 2001).

Los glucocorticoides, como el cortisol, son hormonas que se relacionan directamente con las respuestas a factores estresantes. El aumento en los niveles de cortisol es, entre otras cosas, un reflejo de la exposición de los individuos ante situaciones de estrés (Sapolsky *et al.* 2000). Las respuestas fisiológicas ante eventos estresantes implican un aumento en los niveles de glucocorticoides, como el cortisol, lo que facilita la identificación de los factores de estrés tanto sociales como ecológicos al que está sometido un individuo (Creel 2001, Abbott *et al.* 2003, Behie *et al.* 2010, Michel *et al.* 2011). Según lo anteriormente expuesto y, considerando que las diferentes posiciones ocupadas por los individuos en los grupos formados para el descanso nocturno representan distintos niveles de exposición a factores estresantes (depredación, aislamiento social, exposición a condiciones climáticas adversas), se esperaría que los

niveles más altos de metabolitos de cortisol presentes en las heces se relacionen con el estrés causado por las posiciones menos favorables en los grupos formados para el descanso nocturno.

#### **1.2.1.4. Hipótesis de las relaciones de parentesco**

Esta hipótesis propone que los grupos formados para dormir estarán compuestos por individuos emparentados entre sí (Anderson y Mc Grew 1984, Takahashi 1997). Las relaciones de parentesco entre los individuos influirían en la formación de los grupos para el descanso nocturno, integrando el mismo grupo para descansar durante la noche individuos emparentados genéticamente, demostrando que tienen la capacidad de discriminar entre parientes y no parientes (Eberle y Kappeler 2006).

#### **1.2.2. Hipótesis relacionadas con factores ecológicos y ambientales**

Por otro lado, el estudio de los factores ecológicos como la presión de depredación, el riesgo de contagio de parásitos intestinales, las características estructurales de las especies de los AD, la disponibilidad de los recursos alimenticios (distribución espacial y fenología) y de los factores ambientales como las condiciones climáticas, traen aparejado el análisis de otra serie de hipótesis llamadas: H. de depredación, H. de parasitismo, la H. confort y riesgo de accidente, H. de proximidad al sitio de alimentación, y H. de termorregulación y climática que serán descriptas a continuación:

##### **1.2.2.1. Hipótesis de depredación**

Esta hipótesis propone que el riesgo de depredación es la principal presión de selección que modela los patrones de uso de los SD (Liu y Zhao 2004, Fan y Jiang 2008, Reichard 1998). Las estrategias anti-depredadoras relacionadas al uso de los SD consisten en: 1) evitar que los depredadores encuentren los SD utilizándolos según un patrón cambiante evitando repetir el mismo sitio en noches consecutivas y/o 2) aumentar las probabilidades de escapar ante un ataque gracias a la familiaridad y al conocimiento del sitio dados por el uso repetido del mismo SD (Chivers 1969, Anderson 1984, 1998, 2000, Kappeler 1998, Reichard 1998, Boinski *et al.* 2000, Di Bitetti *et al.* 2000, Liu y Zhao

2004, Li *et al.* 2006, Ogawa *et al.* 2007, Smith *et al.* 2007, Qihai *et al.* 2009, Samson y Hunt 2012). Las estrategias anti-depredadoras desarrolladas (comportamientos que afectan la probabilidad de ser atacados o capturados por un depredador) podrían aumentar la probabilidad de supervivencia y de reproducción de los individuos lo que repercute directamente en el *fitness* de los mismos (Lind y Cresswell 2005).

En la revisión realizada por Di Fiore (2002) se describen a los eventos de depredación en atelinos como extremadamente raros. Los registros de ataques de depredadores dirigidos a individuos adultos son escasos, esto podría deberse a que estos primates presentan un tamaño corporal grande que dificultaría la captura por parte del depredador (Di Fiore 2002). Los juveniles o individuos de menor tamaño que los adultos son más vulnerables de ser atacados por depredadores aéreos mientras que los individuos maduros probablemente sean más vulnerables ante depredadores terrestres, como los felinos (puma y/o yaguareté). Además, las serpientes constrictoras de gran tamaño son consideradas depredadores de primates de gran tamaño (Reichard 1998, Di Fiore 2002). Los primates han desarrollado diferentes comportamientos (emisión de vocalizaciones, agrupamiento de individuos, mover y romper ramas, entre otros) que son exhibidos ante la presencia de depredadores con el fin de alarmar a otros individuos y de alejar a los depredadores (Di Fiore 2002, Gi-da-Costa 2007). Todos estos despliegues han sido observados durante las horas del día, especialmente durante los eventos de alimentación (Di Fiore 2002). En conclusión, el estudio de los patrones de uso y selección de SD y AD y de agrupamiento nocturno debe considerar diferentes aspectos sobre la ecología y biología de la especie estudiada (presencia de depredadores nocturnos en el área, tipo de depredación “aérea vs terrestre”, tamaño corporal de los individuos, entre otras) (Boinski *et al.* 2000).

#### **1.2.2.2. Hipótesis de parasitismo**

Los primates que viven en grupos sociales tienen mayor probabilidad de contagiarse con parásitos que aquellos animales que viven de manera solitaria, representado un costo asociado a la vida en grupo (Stoner *et al.* 2005). Se espera que los animales que viven en grupos sociales desarrollen estrategias que contribuyan a contrarrestar estos costos (Hausfater y Meade 1982). La probabilidad de contagio relacionada a la vida en grupo puede verse aumentada en ambientes fragmentados ya que las áreas son utilizadas de manera repetida por los individuos provocando una mayor

exposición al contagio de parásitos (Reichard 1998; Gillespie *et al.* 2005, Kowalewski y Zunino 2005, Kowalewski y Gillespie 2009). En los aulladores se han reportado diversos comportamientos relacionados a disminuir el riesgo de contagio con huevos o larvas de parásitos intestinales (*A. seniculus* Braza *et al.* 1981, Gilbert 1997, *A. palliata* Stuart *et al.* 1990, *A. caraya* Kowalewski y Zunino 2005). Estos comportamientos incluyen el uso de un sitio particular desde el que defecan todos los individuos del grupo (“bosteaderos”), defecar desde ramas más bajas que las utilizadas para otras actividades como alimentación, desplazamientos y descanso y defecar en sitios que no presenten vegetación debajo.

La hipótesis de parasitismo propone que el patrón de uso de los AD estará influenciado por el riesgo de infestación parasitaria (parásitos gastrointestinales específicamente) por contacto con las heces acumuladas las cuales representan el foco de contagio. Se espera observar un patrón cambiante en el uso de los AD pertenecientes a uno o más SD con el fin de reducir la re-contaminación del sitio de descanso (Hausfater y Meade 1982, Gilbert 1997, Anderson 1998, Von Hippel 1998, Kowalewski y Zunino 2005, Li *et al.* 2006).

### **1.2.2.3. Hipótesis de confort**

Esta hipótesis postula que los árboles para descansar durante la noche serán seleccionados según las posibilidades de adoptar posturas corporales relajadas. Los AD deberán tener características estructurales (por ejemplo: ramas y/o horquetas gruesas horizontales) que permitan la relajación corporal durante el descanso nocturno (Anderson y Mc Grew 1984, Von Hippel 1998). Anderson (1984) propone que los sitios elegidos para descansar deberían permitir el descanso sin interrupciones.

### **1.2.2.4. Hipótesis de proximidad al sitio de alimentación**

Esta hipótesis postula que los primates seleccionan sus SD de manera de poder acceder a los alimentos que cubran los requerimientos nutricionales de los individuos luego de los periodos de descanso. Por este motivo se espera que los SD estén cercanos de los sitios de alimentación que ofrezcan recursos con mayor cantidad de macronutrientes y energía metabolizable, es decir, recursos de buena calidad para ser utilizados antes o después de los períodos de descanso (Chapman 1989, Chapman *et al.*

1989, Heymann 1995, Day y Elwood 1999, Smith et al. 2007, Li *et al.* 2010, Phoonjampa *et al.* 2010, Albert et al. 2011, Barnet *et al.* 2012, Teichroeb *et al.* 2012).

#### **1.2.2.5. Hipótesis climática y de termorregulación**

Esta hipótesis postula que los monos seleccionarán AD que les permitan protegerse de las condiciones climáticas adversas (lluvias, vientos fuertes y heladas) (Caine *et al.* 1992, Di Bitetti *et al.* 2000). El patrón de agrupamiento en los SD es propuesto como un comportamiento en respuesta a las condiciones climáticas. La cantidad de individuos agrupados y el contacto corporal entre ellos pueden relacionarse con la temperatura, las lluvias y los vientos (Gaulin y Gaulin 1982, Anderson 1984). La postura corporal que adoptan los individuos en los AD permitiría conservar el calor corporal y reducir la pérdida de energía por la noche (Anderson 1984, Reichard 1998).

Tabla 1.1. Estudios de uso y selección de sitios y árboles dormideros realizados en primates y las hipótesis testeadas en cada uno de ellos.											
Especie	Hipótesis Propuestas									Período	Referencia
	DepI	DepII	Soc	Par	Alim	Conf	Clim	Def.	Otras		
<b>Platirrinos</b>											
<i>Alouatta caraya</i>	X		X	X	X		X			1994-1995	Kowalewski y Zunino 2005
<i>C. m. ouakary</i>	X				X	X(^)			X (1)	2006-2008	Barnet <i>et al.</i> 2012
<i>Callithrix jacchus</i>	X				X					1988	Mendes Pontes y Soares 2005
<i>Callithrix penicillata</i>	X									2009	Duarte y Young 2011
<i>C. apella nigrilus</i>		X	X			X				1997-1998	Di Bitetti <i>et al.</i> 2000
<i>L. rosalia</i>	X									1995-2003	Franklin <i>et al.</i> 2007
<i>Saguinus labiatus (C)</i>	X						X			?	Caine <i>et al.</i> 1992
<i>Saguinus midas midas</i>	X				X			X		1996	Day y Elwood 1999
<i>S. mystax, S. fuscicollis</i>	X	X			X					1990	Heymann 1995
<b>Catarrinos</b>											
<i>Colobus guereza</i>	X				X	X		X	X (2)	1992	Von Hippel 1998
<i>Hoolock tianxing</i>	X									2010-2011 2013-2014	Fei <i>et al.</i> 2017
<i>Hylobates albibarbis</i>	X				X	X				2005	Cheyne <i>et al.</i> 2012
<i>H. lar</i>	X			X	X	X	X			1989-1997	Reichard 1998
<i>H. pileatus</i>	X				X			X		2006-2009	Phoonjampa <i>et al.</i> 2010
<i>Macaca fascicularis</i>	X		X		X					2013	Brotcorne <i>et al.</i> 2014
<i>M.fuscata</i>			X				X			1993	Takahashi 1997
<i>M. leonina</i>	X				X					2009-2010	Albert <i>et al.</i> 2011
<i>Nomascus nasutus</i>	X				X		X	X		2008-2009	Fei <i>et al.</i> 2012
<i>Nasalis larvatus</i>		X								2005-2006	Matsuda <i>et al.</i> 2008
<i>Pan troglodytes verus</i>	X									2007-2009	Stewart y Pruett 2013
<i>Papio sp</i>	X		X		X					DF	Hamilton 1982
<i>P. papio</i>	X		X				X			1978-1979	Anderson y McGrew 1984
<i>R. bieti</i>	X				X		X			2001	Cui <i>et al.</i> 2006

**Tabla 1.1.** Estudios de uso y selección de sitios y árboles dormideros realizados en primates y las hipótesis testeadas en cada uno de ellos. (cont)

Dep. I: Hipótesis de depredación: estrategias relacionadas al uso y selección de AD y SD para evitar el ataque de depredadores. Dep. II: Hipótesis de depredación: basada en la familiaridad y conocimiento del SD que facilita un escape ante los ataques de los depredadores. Soc.: Hipótesis social: uso de AD que facilitan las interacciones sociales entre individuos. Par.: Hipótesis de Parasitismo: uso de los SD y AD como estrategia para reducir la probabilidad de contagio de parásitos intestinales. Alim.: Hipótesis de alimentación: selección de SD afectada por la disponibilidad y distribución de los recursos alimenticios. Conf.: Hipótesis de Riesgo y confort: Los AD utilizados no se deben deteriorar con facilidad (riesgo) y deberán posibilitar que los individuos adopten posiciones cómodas y estables (confort). (^)Algunos autores consideran al confort como la disminución de molestias durante la noche y proponen que se evitará utilizar AD con insectos o AD con frutas que podrían atraer a organismos que se alimentan de ellas. Clim.: Hipótesis de termorregulación y climática: las condiciones climáticas afectan los patrones de agrupamiento en los AD los que serán seleccionados según las probabilidades de protección ante condiciones climáticas extremas que ofrezcan. Def.: Hipótesis de defensa del área de acción: el uso y ubicación de los SD como estrategia para la defensa de los recursos. Otras: otras hipótesis (1) Enfermedades: uso de los AD como estrategia para reducir el contagio de enfermedades (2) Influencia de la fase lunar en el uso y selección de AD. (?) Dato faltante. (C) Estudios realizados con animales en cautiverio. DF: dato faltante.

---

### 1.3. El género *Alouatta*

#### 1.3.1. Distribución geográfica y filogenia

Actualmente se reconocen 16 familias de primates no-humanos con 71 géneros y 657 especies y subespecies (Rylands y Mittermeier 2009). Cinco familias tienen su distribución en la zona del Neo-Trópico. Una de éstas es la Familia Atelidae que contiene a la subfamilia Atelinae que incluye a los monos aulladores (*Alouatta sp.*), los monos araña (*Ateles sp.*), los monos lanudos (*Lagothrix sp.*) y los muriquis (*Brachyteles sp.*) (Di Fiore y Campbell 2007, Rylands y Mittermeier 2009).

Los estudios genéticos y morfológicos reconocen actualmente 9 especies dentro del género *Alouatta*: *A. palliata*, *A. pigra*, *A. seniculus*, *A. arctoidea*, *A. sara*, *A. macconnelli*, *A. guariba*, *A. belzebul*, *A. caraya* (Cortés-Ortiz *et al.* 2015). Además de estas 9 especies existen 3 posibles especies más (*A. nigerrima*, *A. ululata*, *A. discolor*) que requieren estudios genéticos y morfológicos adicionales para poder determinar si serán consideradas como especies (Rylands y Mittermeier 2009, Cortés-Ortiz *et al.* 2015). Tres de las especies mencionadas poseen subespecies, *A. palliata* tiene cinco subespecies (*A. p. mexicana*, *A. p. palliata*, *A. p. coibensis*, *A. p. trabeata* y *A. p. aequatorialis*), *A. seniculus* tiene tres (*A. s. seniculus*, *A. s. juara* y *A. s. puruensis*), y *A. guariba* tiene dos (*A. g. guariba* y *A. g. clamitans*). Además, se encuentra bajo revisión la posibilidad de la especie *A. pigra* posea dos subespecies (*A. p. pigra* y *A. p. luctuosa*) (Cortés-Ortiz *et al.* 2015).

Los monos aulladores tienen una distribución muy amplia, se los encuentra desde el Sur de Veracruz (México) hasta Rio Grande do Sul (Brasil) (Rylands 1988, Hirsh *et al.* 1991, Cortés-Ortiz *et al.* 2015). Se los divide en dos grandes grupos según su distribución geográfica: los aulladores Mesoamericanos y los aulladores Sudamericanos. Los aulladores Mesoamericanos (*A. pigra* y *A. palliata*) se distribuye por México, Belice, Guatemala, Colombia, Costa Rica, Ecuador, Honduras, Nicaragua, Panamá y Perú. El grupo de aulladores Sudamericanos (*A. seniculus*, *A. arctoidea*, *A. sara*, *A. macconnelli*, *A. guariba*, *A. belzebul*, *A. caraya*) se distribuyen en Argentina, Guayana francesa, Guyana, Surinam, Bolivia, Colombia, Venezuela, Ecuador, Perú, Brasil y en Paraguay (Fernandez-Duque *et al.* 2008 [IUCN], Cortés -Ortiz *et al.* 2015).

### **1.3.2. Características ecológicas y comportamentales de los monos aulladores**

Los monos aulladores ocupan una gran diversidad de hábitats, se los encuentra en un amplio gradiente ambiental, que incluye hábitats con dosel perenne a bosques altamente deciduos. Algunas especies subsisten en fragmentos de bosques o en zonas con actividad agrícola (Crockett 1998, Di Fiore y Campbell 2007, Di Fiore *et al.* 2011).

Al igual que todos los Atelinos, los monos aulladores poseen una cola muscular fuerte y prensil que utilizan para la locomoción o de soporte en posiciones de alimentación o descanso. El tamaño corporal de los aulladores varía desde 5.6 kg (macho adulto de *A. seniculus*) a 11.3 kg (macho adulto de *A. pigra*) (Di Fiore y Campbell 2007). Las hembras adultas pesan en promedio 4.3 kg (Rumiz 1990, Bicca-Marques y Calegari-Marques 1998, Di Fiore y Campbell 2007). Los machos de todas las especies de aulladores son más grandes que las hembras y poseen una caja de resonancia (modificación del hueso hioides) para amplificar los aullidos (Kelemen y Sade 1960). *A. caraya* y *A. guariba* además presentan dicromatismo sexual, donde el pelaje de las hembras adultas es diferente al de los machos adultos. En *A. caraya* esta diferencia de coloración es más conspicua que en *A. guariba* (Di Fiore y Campbell 2007, Garber *et al.* 2015).

Los monos aulladores se caracterizan por emitir cantos o aullidos los que, generalmente, son producidos al amanecer (Chivers 1969, Eisenberg *et al.* 1972, Holzmann *et al.* 2012).

Presentan una dieta compuesta por hojas, flores y frutos. Muestran gran variabilidad en el porcentaje de los ítems consumidos dependiendo de las condiciones ambientales lo que se refleja en una proporción de la ingesta de hoja nuevas, hojas maduras, flores, frutos maduros y frutos inmaduros consumidos mensualmente (Eisenberg *et al.* 1972, Crockett 1998, Fernández 2014, Dias y Rangel-Negrín 2015, Garber *et al.* 2015, Zunino *et al.* 2017). El porcentaje de frutos (maduros e inmaduros), hojas (viejas o nuevas) y flores consumidas en el año varía para cada especie y para cada región en la que habitan (Garber *et al.* 2015). Los monos aulladores exhiben estrategias de forrajeo basadas en maximizar la mejor “mezcla de macronutrientes” sin demostrar preferencia por algún alimento en especial (Fernández 2014). Este tipo de dieta garantiza una nutrición balanceada de la que obtienen las cantidades necesarias de nutrientes y energía (Fernández 2014, Righini 2017). El tiempo que dedican los individuos a forrajear

no necesariamente se relaciona con la cantidad de nutrientes ingeridos. Actualmente los estudios sobre ecología nutricional analizan la dieta de los primates desde una perspectiva innovadora, haciendo hincapié en la relación entre los metabolitos presentes en la plantas y los patrones de forrajeo que exhiben las diferentes especies de primates entre los que se incluyen los monos aulladores (Fernández 2014, Garber *et al.* 2015, Righini 2017).

El tamaño del área de acción o *home range* está relacionado inversamente con la densidad poblacional, por lo general cuando la densidad de grupos de aulladores de la misma especie es alta, el tamaño del área de acción es pequeño (Barbisan-Fortes *et al.* 2015). El tamaño del área de acción debe garantizar los recursos para cubrir los requerimientos nutricionales de los grupos para permitir su supervivencia (Barbisan-Fortes *et al.* 2015). Los aulladores presentan un uso diferencial de las áreas que componen su área de acción, siendo alguna de ellas utilizadas más frecuentemente que lo esperado. Las áreas utilizadas más frecuentemente son llamadas “áreas centrales o *core areas*” (Chivers 1969, Crockett 1998, Barbisan-Fortes *et al.* 2015). Las áreas centrales han sido relacionadas al uso y selección de los SD ya que se postula que allí se encuentran los SD “preferidos”, es decir aquellos que utilizan más frecuentemente (Chivers 1969, Barbisan-Fortes *et al.* 2015). El tamaño del área de acción puede variar dependiendo de la especie y del sitio de estudio. Áreas de acción de tamaños grandes se han registrado en *A. pigra* (125 ha, Crockett 1998) y en *A. seniculus* (182 ha, Palacios y Rodríguez 2001). *Alouatta caraya* representa un ejemplo de la variación en el tamaño del área de acción inter-poblacional. Se ha registrado un área de acción de 5 ha en un ambiente fragmentado de bosque en galería en la Provincia de Corrientes, Argentina (Raño *et al.* 2016) mientras que la misma especie presentó un área de acción de 112 ha en un ambiente continuo del Bosque Atlántico en la Provincia de Misiones, Argentina viviendo en simpatria con la especie *Alouatta guariba* (Agostini *et al.* 2010 a).

La estructura social de los aulladores se basa principalmente en grupos cohesivos que pueden estar compuestos por un solo macho adulto (sistema uni-macho) o por más de un macho adulto (sistema multi-macho) (Di Fiore y Campbell 2007). El número de individuos que conforman los grupos es variable dentro y entre las especies de aulladores, por ejemplo, en el mono aullador negro (*A. palliata*) se han registrado grupos conformados por dos individuos y grupos formados hasta por 40 individuos, aunque en general los grupos están compuestos por un promedio de 3 machos adultos y 5 hembras adultas por grupo (Di Fiore y Campbell 2007, Van Belle *et al.* 2008) mientras que en otras especies de aulladores como el mono aullador rojo (*A. seniculus*), el mono aullador

negro y dorado (*A. caraya*) y el mono aullador marrón (*A. guariba*) los grupos están formados por 10-15 individuos y en general tienen un solo macho adulto (Di Fiore y Campbell 2007, Van Belle *et al.* 2008, Agostini *et al.* 2010 b).

Cuando los individuos de ambos sexos alcanzan la madurez sexual pueden permanecer en su grupo en el grupo natal o abandonar (evento conocido como “dispersión”) (Di Fiore y Campbell 2007). Los individuos dispersantes pueden formar nuevos grupos o pueden sumarse a grupos ya existentes (Di Fiore y Campbell 2007). La dispersión de individuos macho y/o hembras es característica del género *Alouatta* (Rumiz 1990; Di Fiore y Campbell 2007) y presenta variabilidad intra e inter-específica. En *A. palliata* machos y hembras dispersan de sus grupos natales antes de su primera reproducción, y ambos sexos son capaces de incorporarse a grupos ya formados (Di Fiore y Campbell 2007). En *A. seniculus* la dispersión por parte de las hembras es mayor que por parte de los machos, y esta diferencia se debe a que las hembras de mayor edad expulsan a las hembras más jóvenes del grupo. Las hembras dispersantes generalmente forman nuevos grupos sociales con otros individuos dispersantes ya que es baja la posibilidad de sumarse a grupos ya establecidos (Di Fiore y Campbell 2007).

La dominancia entre machos presenta diferencias entre las especies de aulladores y dentro de una misma especie. En *A. palliata* se encontraron diferencias del tipo intra-específicas ya que las poblaciones que habitan en La Pacífica (Costa Rica) presentan una dominancia lineal entre machos adultos basada en suplantaciones, mientras que en las poblaciones que habitan en la Isla de Barro Colorado (Panamá) no se observaron clases de dominancia de ningún tipo y solo se registró la existencia de un único macho dominante en el grupo (Van Belle *et al.* 2008). Con respecto a las diferencias entre las especies de aulladores observamos que las poblaciones de *A. pigra* que habitan en el Parque Nacional Palenque (México) no presentan jerarquías entre los machos adultos en contraposición a lo reportado para en *A. palliata* (Costa Rica) (Van Belle *et al.* 2008, Van Belle *et al.* 2009).

## 1.4. Especie estudiada: El mono aullador negro y dorado (*Alouatta caraya*)

### 1.4.1. Distribución geográfica

La distribución de *Alouatta caraya* se extiende desde Paraguay, Brasil, Bolivia hasta el Noreste de Argentina (Rumiz 1990, Crockett 1998, Agostini *et al.* 2012) (Fig. II). Dentro de Argentina la especie se encuentra en las provincias de Misiones, Corrientes, Chaco, Formosa, y Santa Fé. La densidad estimada para la Argentina varía desde 280-330 ind/km<sup>2</sup> en las selvas de inundación sobre el Río Paraná medio en la Provincia de Chaco a menos de un individuo por km<sup>2</sup> en la provincia de Misiones (Agostini *et al.* 2012).

La especie es parapátrica con *A. sara* al oeste, con *A. macconnelli* y *A. belzebul* al norte, y con *A. guariba* al Este (Cortés-Ortiz *et al.* 2015). En Argentina *A. caraya* se encuentra viviendo en simpatria con *A. guariba clamitans* en la provincia de Misiones en los remanentes del Bosque Atlántico. *A. caraya* es la especie que alcanza la distribución más austral de todas las especies de aulladores (Crockett 1998, Ascunce *et al.* 2006).

Fig. II:



Fig. II. Distribución geográfica de *Alouatta caraya*. (Fernandez-Duque *et al.* 2008).

## **1.4.2. Características de la especie**

### **1.4.2.1 Características fisiológicas**

La especie *Alouatta caraya* presenta un dimorfismo y dicromatismo sexual marcado (Fig. I2 a y b). Los individuos de ambos sexos nacen con el pelo de color dorado pero en los machos, a medida que crecen, va cambiando de dorado a negro, mientras que en las hembras el pelaje permanece dorado durante toda su vida (Fig. I2 a-d). Una vez que alcanzan la edad adulta los machos presentan una coloración anaranjada en la zona de los testículos (Di Fiore y Campbell 2007, Garber *et al.* 2015).

El período de gestación reportado para los monos aulladores negros y dorados tienen una duración de 6 meses y, el destete de las crías se da aproximadamente a los 7-12 meses de edad (Kowalewski y Zunino 2004, Pavé *et al.* 2012). Existen diferencias en la estacionalidad de los nacimientos que se relacionan con la variabilidad en la disponibilidad de alimentos en los distintos ambientes (Rumis 1990, Kowalewski y Zunino 2004, Pavé *et al.* 2012).

La dieta de *A. caraya* está compuesta por estructuras foliares (hojas maduras e inmaduras, y brotes), flores y frutos (Bravo y Sallenave 2003, Fernández 2014, Zunino *et al.* 2017). Las diferentes estructuras consumidas mencionadas anteriormente son ingeridas en cantidades distintas a lo largo del año, más allá de su disponibilidad (Fernández 2014, Garber *et al.* 2015, Zunino *et al.* 2017). Los aulladores negros y dorados regulan su dieta en base a la ingesta de proteína por sobre el consumo de energía no proteica (lípidos e hidratos de carbono) (Fernández 2014).

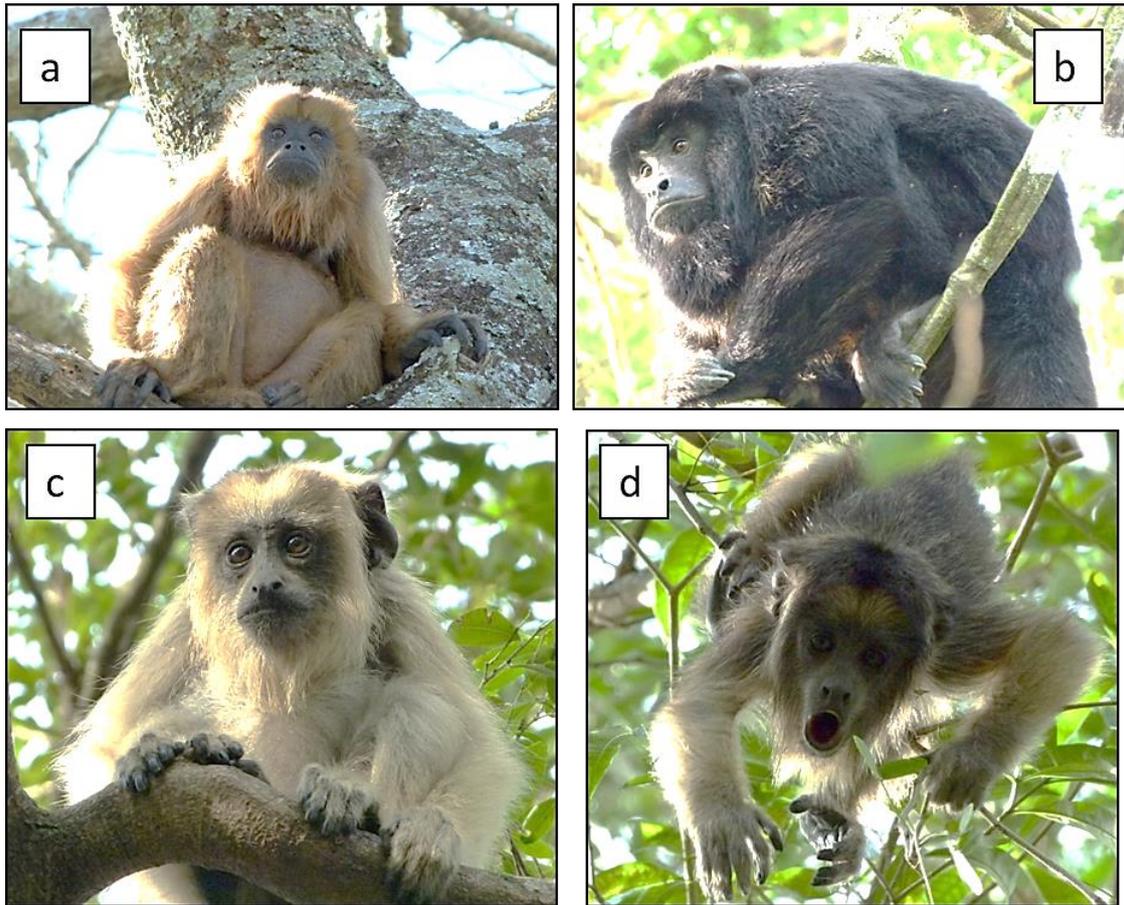
### **1.4.2.2. Características comportamentales**

Los monos aulladores negros y dorados son primates sociales y diurnos, que durante las noches se agrupan en SD para descansar en los árboles (árboles dormideros) (Gaulin y Gaulin 1982, Kowalewski y Zunino 2005). Los grupos sociales de *A. caraya* tienen un tamaño de 3-15 individuos, con uno o más machos adultos, varias hembras adultas (generalmente dos hembras adultas por cada macho adulto) e individuos infantiles o juveniles. Pueden observarse individuos solitarios de ambos sexos que han dispersado de sus grupos natales y que pueden sumarse a grupos ya establecidos (Rumiz 1990,

Zunino *et al.* 2007). En ambientes continuos los eventos de dispersión son similares para ambos sexos, mientras que en ambientes fragmentados los eventos de dispersión son más frecuentes en los machos que en las hembras (Oklander *et al.* 2010). Esta diferencia en los patrones de dispersión se relaciona directamente con la pérdida de diversidad genética provocada por la disminución de la capacidad de dispersión que tienen los individuos que viven en ambientes fragmentados (Oklander *et al.* 2010). La llegada de un nuevo macho a un grupo genera cambios en la dinámica del grupo aumentando los conflictos entre machos, situación que se asocia con los eventos de infanticidio (Pavé *et al.* 2012). La desaparición de infantes y juveniles ha sido registrada en grupos de aulladores en los que se había incorporado un macho nuevo (Rumiz 1990, Aguiar *et al.* 2005, Pavé *et al.* 2012).

La organización social de los grupos está relacionada al tamaño de los fragmentos en los que habitan, en fragmentos grandes los grupos tienden a tener más cantidad de individuos y a ser multi-macho, mientras que los grupos que habitan fragmentos pequeños poseen menor cantidad de individuos y generalmente son del tipo uni-macho (Zunino *et al.* 2007, Oklander *et al.* 2010). La dominancia entre machos ha sido descrita como una jerarquía lineal basada en interacciones agonísticas (Oklander *et al.* 2014). En los grupos multi-macho, los machos centrales o dominantes resultan ser los padres de todas las crías nacidas de las hembras de su grupo, obteniendo así el mayor éxito reproductivo entre los machos residentes (Oklander *et al.* 2014). Este patrón se dio incluso cuando todos los machos del grupo (dominantes y subordinados) y otros no pertenecientes al grupo también habían copulado con las hembras residentes, evidenciando que los machos dominantes monopolizan la paternidad durante el tiempo en el que ellos permanecen en lo alto de la jerarquía (Oklander *et al.* 2014).

**Fig. I2:**



**Fig. I2.** Individuos de diferentes clases de edad y sexo de la especie *Alouatta caraya*: (a) Hembra adulta. (b) Macho adulto. (c) Hembra juvenil. (d) Macho juvenil.

#### **1.4.2.3. Estatus de conservación**

La categoría de conservación en la que se ubica *A. caraya* a nivel Nacional es Vulnerable (VU, Agostini *et al.* 2012) lo que representa que la especie corre un riesgo moderado de extinguirse en estado silvestre. Esta especie está clasificada como de Preocupación Menor según la IUCN (Fernandez-Duque *et al.* 2008) y en el CITES (Apéndice II) como especie con bajo riesgo de extinción.

### 1.4.3. La especie *Alouatta caraya* como modelo de estudio

Los aulladores negros y dorados son primates arbóreos que viven en grupos sociales que, por las noches, utilizan determinados árboles para descansar (Kowalewski y Zunino 2005). El hecho de que esta especie utilice árboles y/o sitios específicos de su área de acción para descansar durante la noche hace que sea un buen modelo para testear las hipótesis planteadas en relación al uso y selección de AD y SD y de los patrones de agrupamiento nocturno. La estructura social (caracterizada por las interacciones sociales afiliativas/agonísticas entre individuos y por las relaciones establecidas entre los mismos) de los aulladores permite estudiar el efecto de los factores sociales que influyen en los patrones de agrupamiento nocturno y en los patrones de uso y selección de los AD (Kowalewski 2007). *Alouatta caraya* no es considerada una especie territorial ya que la emisión de aullidos no demostró estar relacionada a la disponibilidad de recursos ni a la ubicación espacial de los mismos, en cambio sí demostró poseer estrategias para la defensa de las hembras (Holzmann *et al.* 2012). La frecuencia de encuentros intergrupales presentada por los grupos estudiados el análisis de la relación entre el uso, selección y distribución de los SD y la dinámica establecida entre los grupos de conoespecíficos que habitan el mismo sitio. A su vez, los patrones de forrajeo presentados por la especie, permiten testear cómo la distribución y disponibilidad de recursos alimenticios influye en los patrones de uso y distribución de los SD (Kowalewski y Zunino 2005). Todos los individuos estudiados en esta tesis presentan características naturales y/o marcas artificiales que los hacen fácilmente identificables (caravanas, tobilleras y cortes) permitiendo el registro de datos a nivel individual durante el seguimiento diurno y durante las observaciones realizadas en los SD al amanecer y al anochecer. El reconocimiento de los individuos en contexto de SD no es frecuente en los estudios realizados con primates en libertad. Los registros a nivel individual permiten examinar nuevos factores, como las relaciones genéticas, los niveles hormonales, las relaciones sociales, entre otros; en el estudio de los comportamientos relacionados a los períodos de descanso nocturno (Anderson 1984, Reichard 1998).

La población de aulladores elegida para realizar este estudio vive en estado silvestre en los fragmentos de bosques ubicados alrededor de la Estación Biológica Corrientes (EBCo) y Parque Provincial San Cayetano (27° 30'S, 58°41'W). La mayoría de los grupos sociales estudiados en esta tesis están habituados a su seguimiento ya que han sido objeto de estudio de investigaciones desarrolladas anteriormente (Delgado 2005,

Oklander *et al.* 2010, Raño 2010, Pavé *et al.* 2015). El hecho de que los grupos estén habituados facilita el registro de datos y la colecta de muestras.

El sitio de estudio fue elegido en base a la posibilidad que ofrece de visualizar y de seguir a los individuos sin perderlos de vista durante largos periodos de tiempo. Esto es posible gracias a las características de la vegetación que posee amplias regiones de sotobosque despejado y al sistema de sendas abiertas que permiten desplazarse fácilmente por el área.

## **1.5. Objetivos y organización general de la Tesis**

### **1.5.1. Objetivo general y objetivos específicos**

#### **1.5.1.1. Objetivo general:**

El objetivo general de esta tesis es comprender las implicancias biológicas y los factores que afectan los patrones de uso y selección de los árboles y sitios dormideros y de los patrones de agrupamiento nocturno en una población de *Alouatta caraya* en estado silvestre.

#### **1.5.1.2. Los objetivos específicos planteados son:**

- Describir los patrones de agrupamiento nocturno en *Alouatta caraya*,
- Describir los patrones de uso y selección de los árboles dormideros y de sitios dormideros,
- Identificar la relación que existe entre los factores sociales (composición de los grupos en estudio e interacciones sociales entre individuos) y los patrones de agrupamiento nocturno,
- Analizar cómo la presencia de grupos vecinos afecta los patrones de uso, selección y distribución de los sitios dormideros,
- Explorar la relación entre los patrones de agrupamiento nocturno y los niveles de hormonas del estrés (cortisol) presentados por los individuos,
- Analizar la relación entre el grado de parentesco de los individuos de un mismo grupo social y los patrones de agrupamiento nocturno,

- Evaluar cómo influyen los factores ecológicos (riesgo de depredación, riesgo de parasitismo, y distribución y disponibilidad de recursos alimenticios) en los patrones de agrupamiento nocturno, distribución, selección y uso de los árboles y sitios dormideros,
- Examinar el efecto de los factores ambientales sobre el agrupamiento nocturno y la selección de árboles dormideros,
- Evaluar cómo influyen las características estructurales de los árboles y del hábitat en la selección de los árboles dormideros.

### **1.5.2. Organización general de la Tesis**

Esta tesis se divide en 2 ejes principales. El primer eje abarca el estudio de los factores sociales como las interacciones sociales entre individuos de un mismo grupo y las relaciones entre grupos vecinos; de las relaciones genéticas y de parentesco entre individuos y de los niveles hormonales en relación al uso y selección de los SD y AD y a los patrones de agrupamiento nocturno que en ellos se dan (Capítulo III). Para esta sección utilizamos los datos obtenidos durante los seguimientos diurnos de los cuatro grupos estudiados, los datos obtenidos de las observaciones realizadas en los SD, los resultados obtenidos de los análisis genéticos y los resultados de los análisis de los niveles de metabolitos de cortisol en heces.

El segundo eje hace hincapié en los factores ecológicos y ambientales (Capítulo IV) sobre los patrones de selección y uso de los AD y SD y sobre el agrupamiento para el descanso nocturno analizando el efecto de la presión de depredación, el riesgo de infestación parasitaria, las condiciones climáticas, las características estructurales de las especies de los AD y la disponibilidad de los recursos alimenticios. Para esta sección utilizamos los datos obtenidos en relación a los patrones de uso de los SD y los AD registrados durante el período de estudio, las características estructurales de los AD, y los datos registrados en contextos de descanso nocturno (cantidad de grupos formados en los AD, su ubicación, posiciones corporales adoptadas por los individuos, entre otras) como así también las actividades realizadas por los individuos en los SD. También utilizamos, en este segundo eje, los resultados obtenidos a partir de los análisis parasitológicos, del estudio de vegetación y del registro de las condiciones meteorológicas.

Ambos ejes están relacionados a través del Capítulo II en el que se describe toda la metodología utilizada, los grupos estudiados, las características del sitio de estudio y los análisis de laboratorio realizados (genéticos, hormonales y parasitológicos). Además, en el Capítulo II se detalla los test estadísticos utilizados y el análisis de redes sociales empleado para explorar los factores sociales que afectan los patrones de agrupamiento nocturno.

El Capítulo V está destinado a la discusión y las conclusiones generales sobre los resultados obtenidos en el total del trabajo y la comparación con otras especies de primates. Además, en este Capítulo se delinean las futuras líneas de investigación que se desprenden de los resultados obtenidos.

# ***CAPÍTULO II***

## ***Metodología general***

---

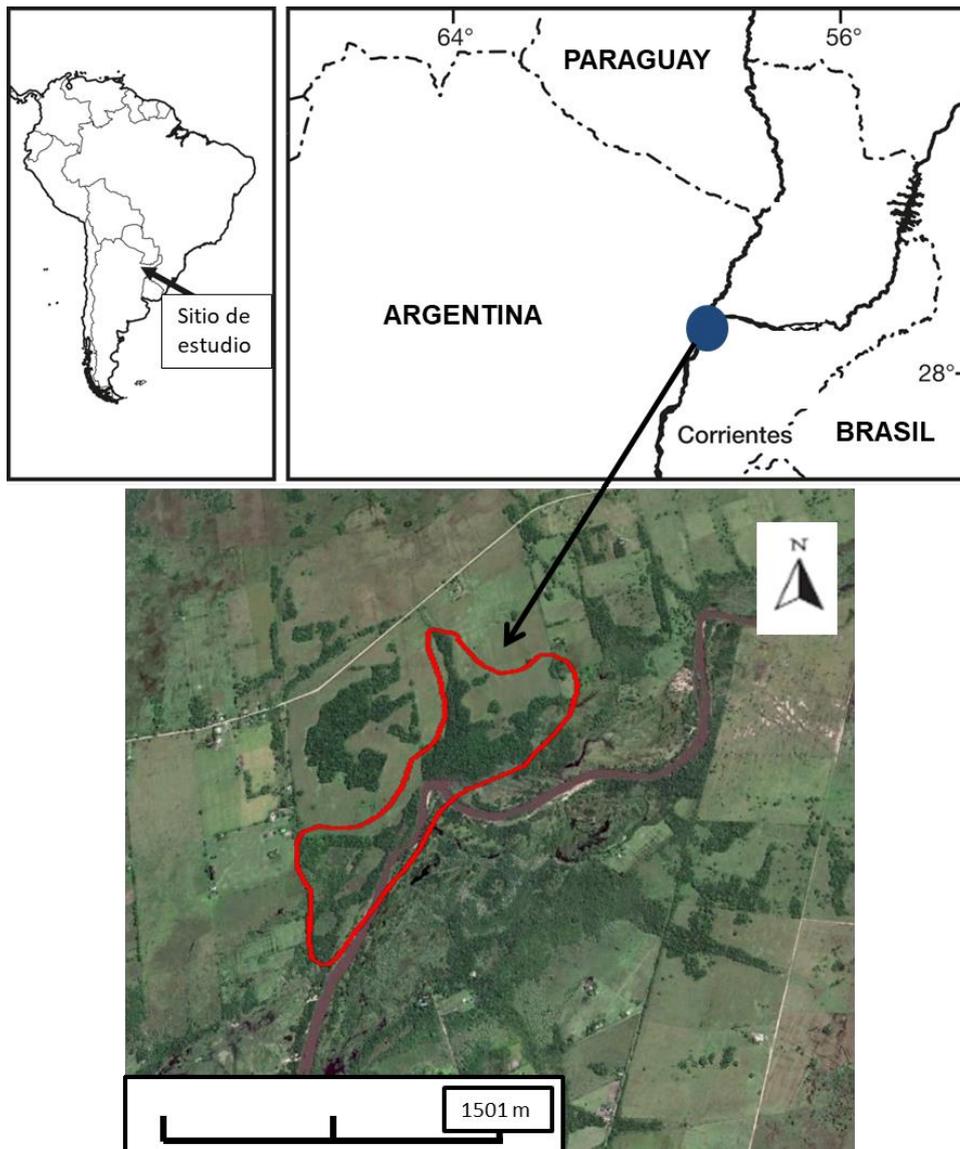
### **2. Materiales y Métodos**

#### **2.1. Sitio de estudio**

Este trabajo se realizó en un área de bosque semidecidual en galería fragmentado ubicado en la localidad de San Cayetano (27° 30'S, 58°41'W), en los alrededores de la Estación Biológica Corrientes (EBCo) y Parque Provincial San Cayetano, Provincia de Corrientes, Argentina (Fig. II1).

En el área de estudio se reconocen siete fragmentos de bosques que tienen una superficie promedio de  $6.59 \pm 6.2$  ha (Tabla 2.1 y Fig. 2.2) y que se distribuyen en el borde del Río Riachuelo, un río tributario del Río Paraná (Zunino *et al.* 1985). Cinco de esos fragmentos están habitados por los cuatro grupos de monos aulladores estudiados (Fragmentos 1 – 5) (Tabla 2.2 y Fig. II2 y II3). Durante los seguimientos diarios registramos la posición geográfica del grupo (cada 10 minutos) mediante la toma de puntos con un GPS y/o utilizando el sistema de sendas (ver sección 2.1.4). El registro y mapeo de los movimientos diarios de los grupos nos permite conocer las áreas de acción, áreas de uso exclusivo y áreas de superposición para cada grupo en estudio (ver sección 2.5.4).

**Fig. III:**



**Fig. III.** Ubicación del sitio de estudio. Con un círculo azul se marca la localización del sitio de estudio ( $27^{\circ} 30' S$ ,  $58^{\circ} 41' W$ ) en la Provincia de Corrientes, Argentina. Con rojo se marca el área de estudio compuesta por los fragmentos de bosque en los que habitan los cuatro grupos estudiados.

**Tabla 2.1.** Fragmentos presentes en el área de estudio y su superficie expresada en hectáreas.

FRAGMENTO	SUPERFICIE (ha)
1	0.6
2	3.6
3	19.3
4	7.5
5	9.1
6	1.5
7	17.2
<b>PROMEDIO</b>	6.5
<b>SD (<math>\pm</math>)</b>	6.2

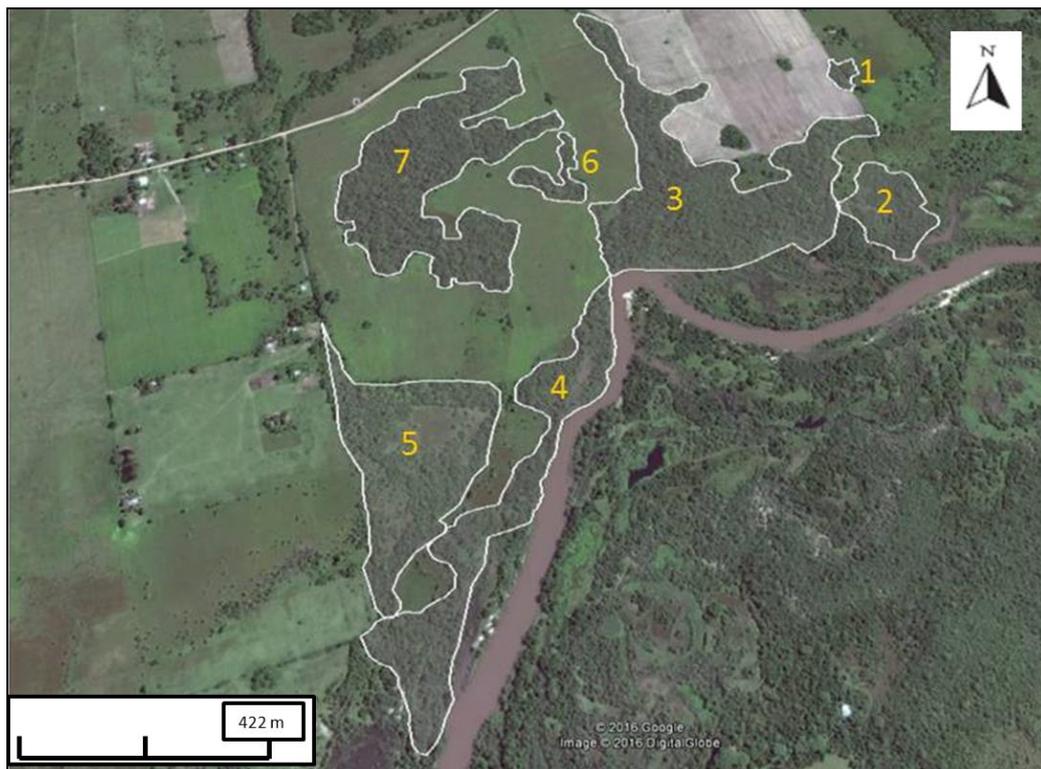
El área en su conjunto es utilizada para ganadería y plantaciones de sorgo. La actividad agrícola-ganadera en el área de estudio provocó una disminución en el ambiente disponible para los monos aulladores, se estima que entre los años 1993 y 1995 esta disminución fue de un 32% (Zunino *et al.*1985, Kowalewski y Zunino 1999).

**Tabla 2.2.** Área de acción de los grupos en estudio y fragmentos de bosques que ocupan.

GRUPO	Área de acción (ha)	Fragmentos	Área ocupada en cada fragmento (ha)
GA	9.3	3	2.4
		4	6.14
		5	0.8
GCN	7.8	3	7.8
GT	7.1	1	0.5
		2	1.5
		3	5.0
GS	5.6	3	5.6

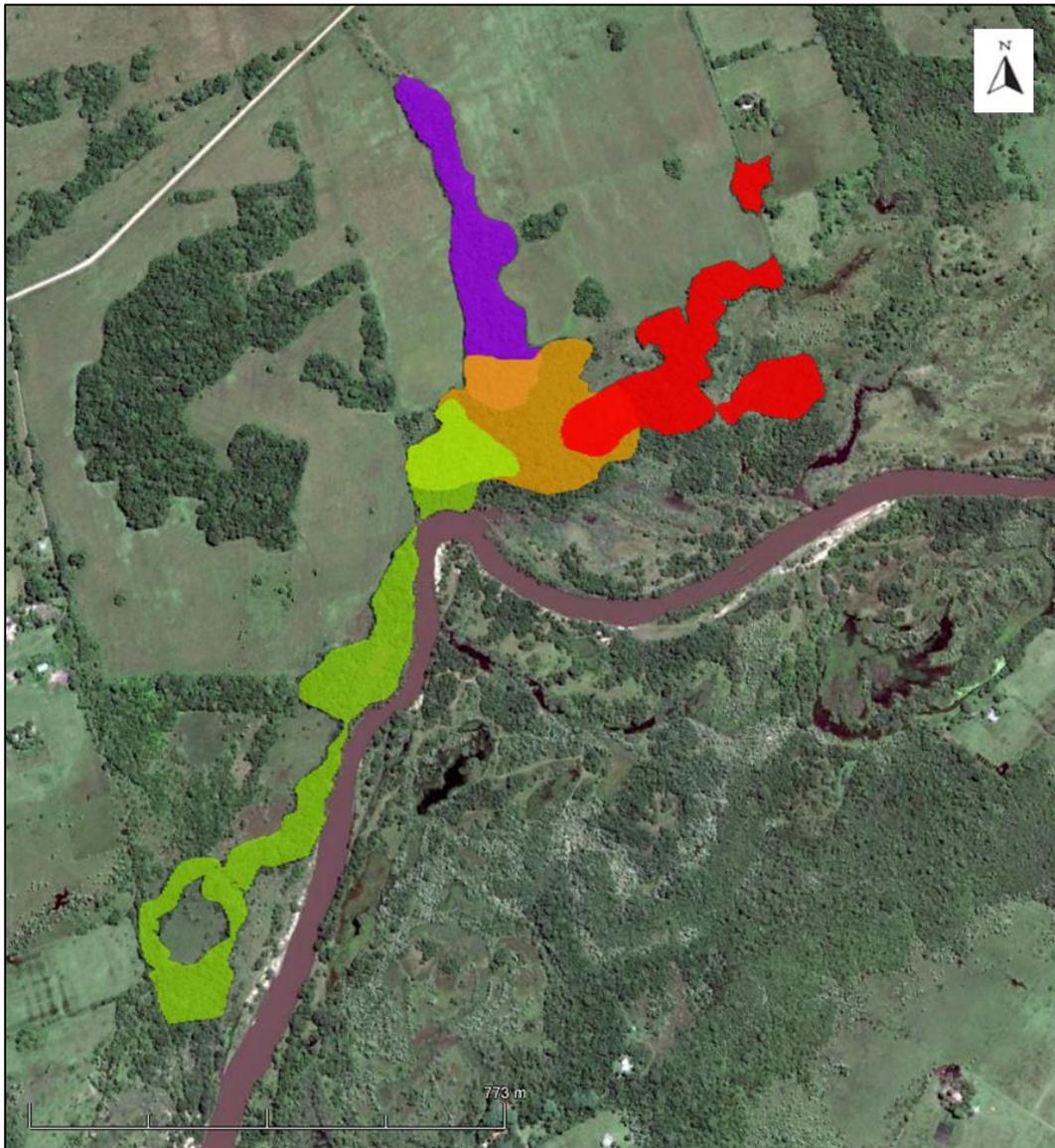
**Tabla 2.2.** Área de acción: tamaño del área de acción de cada grupo. Fragmentos: fragmentos que ocupan total o parcialmente. Área ocupada en cada fragmento: Superficie del área de acción que se encuentra en cada fragmento.

**Fig. II2:**



**Fig. II2.** Fragmentos de bosque existentes en el área de estudio. Los fragmentos 1-5 están habitados por los grupos de monos estudiados. Los fragmentos 6 y 7 están ocupados por grupos de monos que no fueron estudiados en esta Tesis.

**Fig. II3:**



**Fig. II3.** Foto aérea del área de estudio donde se indican los fragmentos de bosque en los que habitan los 4 grupos estudiados y sus respectivas áreas de acción. a) GA en color verde, b) GCN en color naranja, c) GT en color rojo, d) GS en color violeta.

### 2.1.1. Datos meteorológicos del sitio

El clima es subtropical, con un promedio anual de temperatura de 21.6 °C y un promedio anual de precipitación de 1215 mm. Las lluvias son uniformes durante todo el año aunque presentan una leve disminución en el invierno, por lo que no es posible marcar claramente una época lluviosa y una seca (Zunino 1996, Zunino *et al.*2007). Los vientos son leves registrándose un promedio anual de  $9.3 \pm 1.3$  km/h, la máxima velocidad registrada para el período de estudio fue de 10.8 km/h y la mínima fue de 3.5 km/h. Los datos meteorológicos reportados en esta tesis para caracterizar el sitio de estudio fueron obtenidos de la Estación Aero Corrientes (871660 SARC, Latitud: -27.45°/Longitud: -58.76), ubicada a 15 km del sitio de estudio a partir de los datos provistos para los años 1973-2014 (Servicio Meteorológico Nacional, <http://www.smn.gov.ar>).

El promedio de temperatura anual registrado en el sitio de estudio entre Junio del 2012 y Julio del 2013 fue de 20.3 ( $\pm 5.61$  DE) °C, y el promedio anual de precipitaciones es de 3.42 ( $\pm 11.06$  DE) mm. Las variaciones de la temperatura ambiental a lo largo del año permiten delimitar 4 estaciones:

1) El verano es la época con las mayores temperaturas máximas registradas. Durante el período de estudio se registraron temperaturas de hasta 38.7 °C en el sitio de estudio. Esta estación incluye los meses de diciembre, enero y febrero. La temperatura media fue de 26.11 ( $\pm 2.9$  DE) °C, la máxima fue en promedio 33.6 ( $\pm 3.24$  DE) °C y la mínima fue en promedio 21.03 ( $\pm 2.73$  DE) °C. El promedio de precipitaciones fue de 4.8 ( $\pm 15.9$  DE) mm y el día 7 de enero 2013 se registró la mayor precipitación de todo el mes y del año de estudio, que fue de 92.96 mm;

2) El invierno es la época con las menores temperaturas mínimas registradas (2°C) e incluye los meses de junio, julio y agosto. En esta estación pueden registrarse heladas. La temperatura media fue de 14.75 ( $\pm 4.2$  DE) °C, la máxima fue en promedio 22.5 ( $\pm 5.2$  DE) °C y la mínima fue en promedio 12.5 ( $\pm 5.1$  DE) °C. El promedio de precipitaciones fue de 1.51 ( $\pm 6.18$  DE) mm y el 12 de agosto se registró la mayor precipitación que fue de 56.9 mm;

3) La primavera es una de época de transición ya que se pasa de los meses con menores temperaturas a los de mayores temperaturas. Esta estación incluye a los meses de septiembre, octubre y noviembre. La temperatura media fue de 21.16 ( $\pm$  3.06 DE) °C, la máxima fue en promedio 31.2 ( $\pm$  4.17 DE) °C y la mínima fue en promedio 19.42 ( $\pm$  4.07 DE) °C. El promedio de precipitaciones fue de 3.24 ( $\pm$  11.61 DE) mm y el día 12 de octubre 2012 se registró la mayor precipitación que fue de 88.9 mm;

4) El otoño es otra estación de transición que pasa de los meses con mayores temperaturas a los meses con menores temperaturas. Incluye a los meses de abril-mayo-junio. La temperatura media de esta estación fue de 18.77 ( $\pm$  4.54 DE) °C, la máxima fue en promedio 26.93 ( $\pm$  4.55 DE) °C y la mínima fue en promedio 17.6 ( $\pm$  3.7 DE) °C. El promedio de precipitaciones fue de 6.10 ( $\pm$  14.02 DE) mm y el día 13 de marzo 2013 se registró la mayor precipitación que fue de 71.88 mm.

### **2.1.2. Registro de datos meteorológicos en el sitio de estudio**

Durante todos los días de estudio, por la mañana y por la tarde, se registraron la temperatura y humedad ambiental. Los registros de estos datos comenzaban al atardecer, cuando al menos un individuo entraba al SD y se extendían hasta que todos los individuos se acomodaban en el SD, momento en el cual se suspendía el registro hasta el día siguiente. Por la mañana se comenzaba el registro de datos meteorológicos antes de que los individuos comiencen sus actividades diarias, mientras permanecían en el SD y se finalizaba cuando todos los individuos se retiraban del SD (Takahashi 1997). Estos datos eran medidos con una estación meteorológica portátil *Sinometer* Ws1050. También se registró la presencia de lluvias durante el día y la noche por observación directa del fenómeno.

Cabe aclarar que, antes de comenzar con la toma de datos meteorológicos, se corroboró que no existiera diferencias entre los datos registrados a la altura en la que descansan los individuos (8 m aproximadamente) y la altura en la que era colocada la estación meteorológica (2 m aproximadamente).

### **2.1.3. Horario de salida y puesta del sol**

El horario de salida y puesta del sol para todos los días de muestreo ha sido obtenido de la Estación Aero Corrientes (871660 SARC, Latitud: -27.45°/Longitud: -58.76) del Servicio Meteorológico Nacional. Esta información permite conocer la duración de los días y su variación a través de las estaciones. Además, los horarios de salida y puesta de sol permiten comprender mejor los patrones de uso de los SD por parte de los grupos en estudio. Para el año de muestreo (Julio 2012-Junio 2013) la duración promedio del día en invierno fue de 10:42 hs ( $\pm$  25 minutos), en otoño fue de 11:33 hs ( $\pm$  45 minutos), en primavera fue de 12:40 hs ( $\pm$  40 minutos) y en verano fue de 13:35 hs ( $\pm$  25 minutos).

### **2.1.4. Sistema de sendas para seguimiento**

Parte del sitio de estudio presenta un sistema de sendas que divide al bosque en cuadrados de 20 x 20 metros. Las sendas poseen una orientación determinada y, según esta se nombran con una letra (orientación norte-sur) o un número (orientación este-oeste). Este sistema permite reconocer rápidamente la ubicación espacial relativa del grupo en estudio y de determinados árboles (árboles dormideros, árboles utilizados frecuentemente para alimentación, etc.), agilizando la toma de datos y la búsqueda y el seguimiento de los grupos e individuos. En los fragmentos donde no existía el sistema de sendas descrito anteriormente, procedimos a despejar las sendas mínimas necesarias para el seguimiento de los grupos, procurando realizar el menor impacto posible sobre la vegetación.

## **2.2. Grupos de estudio**

Para este estudio se seleccionaron 4 grupos de monos aulladores negros y dorados (*A. caraya*) que habitan en los fragmentos de bosque en galería que bordean al Río Riachuelo.

Los individuos que componen cada uno de los grupos fueron identificados por marcas naturales (cicatrices, patrones de coloración, etc.) (Fig. II4 a) y/o artificiales (caravanas, cortes y tobilleras) (Fig. II4 b-d). Estas últimas fueron colocadas en el marco

de otros proyectos de investigación realizados con anterioridad que no formaron parte del presente trabajo. Los procedimientos que se siguieron para la captura y marcado de los individuos se describen en Kowalewski (2007) y Oklander (2006). Las marcas artificiales estaban presentes sólo en individuos adultos y sub-adultos, por lo que los individuos más jóvenes fueron reconocidos solamente por marcas naturales. A cada grupo de monos y a cada individuo de los grupos se le otorgó un nombre para facilitar la toma de datos a campo.

**Fig. II4:**



**Fig. II4.** Marcas artificiales y naturales utilizadas para el reconocimiento de los individuos: a) Hembra adulta con un corte natural en la parte superior y un corte artificial en la parte inferior, ambos en la oreja derecha, b) Hembra adulta con una caravana en la oreja derecha, b) Hembra adulta con un corte artificial en la oreja derecha y c) Macho adulto con caravana en la oreja derecha y un corte artificial en la oreja izquierda.

### 2.2.1. Clasificación de los individuos de los grupos en estudio

Para clasificar a los individuos en las distintas clases de edad y sexo se siguieron los criterios propuestos por Rumiz (1990) y Kowalewski (2007):

**Adultos:** hembras desde los 4-5 años o desde el primer parto, y en machos luego de los 5 años de edad. Los adultos son individuos reproductivamente maduros. Los machos presentan mayor tamaño que las hembras, con pelaje de color negro en la mayor parte del cuerpo y anaranjado alrededor del escroto, con desarrollo total de genitales y caracteres sexuales secundarios. Las hembras presentan pelaje dorado con la espalda más oscura y grisácea. Los labios de la vulva son gruesos y están irregularmente pigmentados, con crías y/o desarrollo mamario y pezones conspicuos que indican que han amamantado.

**Sub-adultos:** hembras desde los 3 años de edad hasta 4-5 años y en machos desde los 4 años de edad hasta 5 años en machos. Los sub-adultos son individuos no reproductivos. Los machos sub-adultos son más pequeños que los machos adultos, teniendo aproximadamente el tamaño de una hembra adulta. Su pelaje es negro parduzco y, la coloración de los testículos es menos contrastantes que en los adultos. Las hembras son de tamaño similar o menor a las hembras adultas. Presentan cierta tendencia a participar en sesiones de juego a diferencia de las hembras adultas y, no poseen pigmentación en la vulva.

**Juveniles:** hembras de 1 a 3 años de edad y machos de 1 a 4 años de edad. Los juveniles ya han sido destetados y no son cargados por los padres. El pelaje es dorado tanto en machos como en hembras, aunque en los machos se observa un oscurecimiento gradual mientras que las hembras permanecen de color dorado. Esta categoría suelen subdividirse en tres categorías más dependiendo de su tamaño, repertorio de comportamientos e independencia respecto de la madre u otros individuos adultos (Balcells y Veà Baró 2009).

**Infantes:** individuos de ambos sexos de hasta 1 año de edad. Tanto machos como hembras infantes poseen un pelaje de color pardo muy claro. Presentan gran dependencia de la madre para el transporte y la alimentación. Esta categoría puede dividirse en tres según características comportamentales, características morfológicas y el grado de dependencia con la madre (Balcells y Veà Baró 2009).

### 2.2.2. Composición de los grupos en estudio

Para este estudio se seleccionaron cuatro grupos de aulladores negros y dorados que habitan en los alrededores de la Estación Biológica Corrientes y el Parque Provincial San Cayetano.

La composición de los grupos sociales estudiados presentó variaciones a lo largo de período de estudio, el detalle de los cambios observados en cada grupo se describe en la Tabla 2.3.

**Tabla 2.3.** Composición de los grupos estudiados.

GRUPO	MAD	HAD	MSAD	HSAD	MJUV	HJUV	INF/CR
GA	2 (-1)	4	0	0	2	2 (-2)	4 (+4, -1)
GCN	2 (-1)	2	0	0	1	1 (-1)	0 (+2)
GT	1	2	0	2	0	0	0 (+4, -1)
GS	2	2	0	0	1	1	2 (+2)

Con (+) y (-) se indica la cantidad de individuos que nacieron y los que desaparecieron respectivamente a lo largo del estudio. Macho Adulto (MAD). Hembra Adulta (HAD). Sub-Adultos (SAD). Juveniles (JUV). Infantes (INF). Crías (CR).

### 2.3. Definiciones generales

**Área de acción:** Es el área recorrida por un grupo durante sus actividades diarias que puede presentar variaciones en su forma y tamaño a lo largo del tiempo (Burt 1943, Chivers 1969). En la revisión realizada por Powell (2000), se menciona que la existencia de áreas de acción está relacionada con la capacidad de los animales de crear mapas cognitivos que les permite conocer la ubicación de los recursos y las rutas seguras que los guían a dichos recursos. Entonces, el área de acción puede ser interpretada como la integración de diferentes mapas, cada uno perteneciente a un recurso y que contiene las rutas seguras que les permite recorrerlos (rutas de alimentación, rutas de viajes, etc.). Este conocimiento aumenta la capacidad de maniobrar y de moverse con más eficiencia en el área, a la vez que reduce el riesgo de depredación al que están expuestos los individuos (Stamps 1995).

**Área de uso exclusivo:** Es el área de uso prioritario de un grupo de individuos cuyo tamaño puede ser igual o menor al del área de acción. Cuando el área de uso exclusivo abarca solo una parte del área de acción también se llama “área núcleo ó *core area*” y, corresponde a las áreas donde generalmente se ubican los SD (Chivers 1969; Powell 2000). El área de uso exclusivo es defendida presencialmente o a través de marcas de olor, vocalizaciones u otro tipo de exhibiciones (Powell 2000). La defensa del área de uso exclusivo está dirigida a individuos de la misma especie, y existen diferencias relacionadas a si son uno o más los individuos que defienden (parejas reproductivas, grupos de individuos emparentados, etc.) y si lo hacen dirigido a congéneres del mismo sexo o no. La defensa del área de acción se asocia a la existencia de recursos limitantes, como disponibilidad de alimentos, parejas reproductivas, o estructuras (huecos) utilizadas como nidos (Powell 2000). Los comportamientos de defensa no son una característica propia de una especie, pueden variar dentro de la misma especie a lo largo del área de distribución en la que se encuentra o pueden variar de acuerdo a la variación en la disponibilidad del recurso que se defiende (Rogers 1987, Wolff 1993).

**Área de superposición o de uso compartido:** Se refiere a un área dentro del área de acción de un grupo que es utilizada también por otro/s grupos (Smith *et al.*2007, Phoonjampa *et al.*2010, Albert *et al.*2011).

**Árbol dormidero (AD):** Árbol en el que uno ó más individuos descansan durante la noche (Reichard 1998, Albert *et al.*2011, Brotcorne *et al.*2014).

**Sitio dormidero (SD):** Área particular dentro del área de acción de un grupo donde se ubica el ó los AD para descansar durante la noche. Un SD puede contener uno o más AD que son utilizados simultáneamente por todos o la mayoría de los individuos residentes durante la noche (Reichard 1998, Di Bitetti *et al.*2000, Brotcorne *et al.*2014).

**Sitio dormidero re-utilizado:** SD que fue utilizado por el mismo grupo de monos en más de una noche, consecutiva o no (Reichard 1998, Albert *et al.*2011, Brotcorne *et al.*2014).

**Sitio dormidero preferido:** Uno o más SD utilizados más frecuentemente que otros por un grupo de monos (Reichard 1998, Albert *et al.*2011, Brotcorne *et al.* 2014).

**Lugar para dormir en el árbol dormidero:** Ubicación espacial que ocupa un individuo o un grupo formado para el descanso nocturno en el AD (Reichard 1998, Albert *et al.*2011) (Fig. II5).

**Comportamientos pre-sueño ó Hábitos de sueño:** Conjunto de patrones comportamentales asociados con la elección de los AD, con el ingreso de los individuos al AD y con la ocupación de los lugares para dormir en dichos árboles (Albert *et al.*2011).

**Comportamientos post-sueño:** Conjunto de patrones comportamentales relacionados a la salida de los individuos desde los AD en los cuales descansaron durante la noche y a al comienzo de las actividades diarias fuera del SD.

**Postura de sueño:** Se refiere a la postura corporal adoptada por los individuos durante el descanso nocturno (Reichard 1998, Albert *et al.*2011).

**Agrupamiento:** Se refiere a dos o más individuos que mantienen contacto corporal entre sí, mientras descansan por la noche en el AD (Takahashi 1997).

**Grupo formado para el descanso nocturno:** Cuando todos los individuos forman un único y cohesivo grupo (manteniendo contacto físico entre ellos) (Takahashi 1997). Se considera *subgrupo* cuando hay más de un grupo formado para el descanso nocturno. Los subgrupos pueden contener a un individuo (que descansa aislado sin mantener contacto físico con otros) o a dos o más individuos (en contacto físico) (Savagian y Fernandez-Duque 2016), pero nunca contienen a la totalidad de los individuos.

**Tamaño del grupo para dormir:** Cantidad de individuos que conforman un grupo para dormir (Takahashi 1997).

**Composición del grupo formado para dormir:** Identificación de los individuos que integran un grupo formado para el descanso nocturno.

**Sitio de alimentación:** Sitio en el cual la mayoría de los individuos de un mismo grupo social se alimentan durante el mismo evento de alimentación (Mende Pontes y Soares 2005).

#### **2.4. Período de recolección de datos en el campo**

Para la obtención de datos en el campo se contó con la colaboración de uno o más asistentes quienes fueron entrenados en la toma de datos para reducir al máximo la variabilidad interindividual en las observaciones.

En junio 2012 se comenzó con el registro de datos sistemático continuándose ininterrumpidamente durante todos los meses hasta junio 2013. En este período se registraron los datos relacionados a la ecología y comportamiento de los cuatro grupos de monos estudiados (ver sección 2.7 y 2.9), se colectaron datos ambientales (registros de temperatura y humedad) y se obtuvieron las muestras de heces que fueron analizadas posteriormente.

Se estudiaron (no simultáneamente) a cada grupo de monos en promedio 3.36 días consecutivos ( $\pm 0.08$  DE) equivalentes a 38,89 horas ( $\pm 1.41$  DE) por mes, durante 12 meses (Tabla 2.4). En el último día de seguimiento el registro de datos se finalizaba cuando todos los individuos abandonaban el AD/SD y comenzaban con las actividades diarias.

Tabla 2.4. Días de seguimiento de cada grupo en estudio (GT, GS, GCN, GA).								
MES	GT		GS		GCN		GA	
	N° Días	Horas	N° Días	Horas	N° Días	Horas	N° Días	Horas
Junio-12	3.5	35,83	4	42,16	3	32	-	-
Julio-12	3.5	32,66	3	28,33	3	32	3	29,5
Agosto-12	3.5	28	4	33,5	3.5	33,33	2.5	23,16
Septiembre-12	3.5	36,5	3.5	37,83	3.5	31,16	3	36,33
Octubre-12	3	39,83	3.5	38,33	3.5	39,16	3.5	39,83
Noviembre-12	3	38	3	42,33	3.5	42	2.5	40,16
Diciembre-12	3	28,33	3	36,66	3	43,16	3.5	39,83
Enero-13	3.5	43,5	3.5	43,16	3.5	44,33	3.5	41,5
Febrero-13	3.5	44,83	3.5	41,16	3.5	44,33	3.5+1*	32,83
Marzo-13	3.5	39,66	3.5	39,33	3.5	39	3	37,16
Abril-13	3.5	36,66	3.5	37,5	3.5	47,83	3	31,5
Mayo-13	3.5	36	3.5	36,66	3.5	33,83	3.5	35,66
Junio-13	3.5	33,16	3.5	33,5	3.5	35,83	3.5	34,33
<b>TOTAL</b>	<b>44</b>	<b>472,96</b>	<b>45</b>	<b>490,45</b>	<b>44</b>	<b>497,96</b>	<b>39</b>	<b>421,79</b>
<b>Promedio DE</b>	<b>3,38</b> <b>0,22</b>	<b>36,38</b> <b>5,06</b>	<b>3,46</b> <b>0,32</b>	<b>37,73</b> <b>4,2</b>	<b>3,38</b> <b>0,22</b>	<b>38,3</b> <b>5,65</b>	<b>3,25</b> <b>0,54</b>	<b>35,15</b> <b>5,3</b>

\*Día aislado. Se considera porque se registró un SD pero al día siguiente se suspendió el seguimiento por condiciones meteorológicas. GT: grupo *Tacuara*, GS: grupo *Sena*, GCN: grupo *Caravana Naranja*, GA: grupo *Alicia*.

## 2.5. Registro de datos comportamentales

### 2.5.1. Técnicas utilizadas para el registro de datos comportamentales

En este trabajo utilizamos tres técnicas de muestreo propuestas en Altmann (1974):

- 1) **TÉCNICA AD-LIBITUM**: Registro no sistemático de eventos o pautas de comportamiento utilizado para observaciones informales. Generalmente esta técnica se emplea para registrar eventos de acicalamiento social, peleas entre individuos o cópulas. Los datos registrados con esta técnica deben tratarse para su análisis de manera adecuada ya que el registro oportunista puede no ser equilibrado para todos los comportamientos ni para todos individuos del grupo.

**2) TÉCNICA MUESTREO INSTANTÁNEO DE BARRIDO ó *scan sampling*:**

Registro sistemático de “estados” y no de eventos a diferencia de la técnica *ad-libitum*. Esta técnica es utilizada para obtener datos de una gran número de individuos de un grupo a partir de observar a cada uno de ellos en un orden. La observación y el registro (*scan*) deben realizarse en un período acotado de tiempo, así de cada *scan* se considera que representa una muestra simultánea de las actividades de todos los individuos observados. Para el presente trabajo determinamos que los puntos de muestreo se realicen cada 10 minutos y cada uno tenga una duración de 3 minutos. Durante esos tres minutos (duración del *scan*), un asistente de campo y yo, observábamos a todos los individuos del grupo en estudio e identificábamos los comportamientos de cada uno de ellos.

**3) TÉCNICA SUB-GRUPO FOCAL:** En esta técnica la unidad de muestreo es un conjunto de individuos, los cuales deben poder observarse continuamente durante el período de tiempo que dure la toma de datos. Esta técnica se utiliza para registrar todas las actividades y/o interacciones, y la duración o cantidad de tiempo que duran dichas actividades e interacciones. En este trabajo utilizamos esta técnica para registrar las actividades e interacciones de todos los individuos del grupo mientras se encontraban en el SD ya que en este contexto todos podían ser observados simultáneamente.

Los comportamientos registrados durante las observaciones diurnas y nocturnas con las técnicas descritas anteriormente fueron definidos antes de comenzar con el trabajo de campo (Tabla 2.5).

**2.5.2. Registro de datos comportamentales en el sitio dormidero (SD) y árbol dormidero (AD)**

El registro de datos comportamentales se realizó con la ayuda de un asistente de campo.

La noche anterior al primer día de seguimiento localizábamos el grupo que sería seguido al día siguiente. Una vez ubicado el grupo comenzábamos con el registro de datos utilizando la técnica de barrido hasta la llegada al SD/AD donde utilizábamos la técnica sub-grupo focal. Los comportamientos registrados aproximadamente una hora antes de

que los individuos ingresen al SD/AD fueron considerados como comportamientos pre-descanso nocturno (Reichard 1998, Phoonjampa *et al.*2010). Continuábamos con el registro de datos hasta que todos los individuos del grupo entraban al SD/AD y se disponían en el/los grupos para dormir. Al día siguiente, antes de que amanezca y mientras todos los individuos permanecían en los grupos formados para el descanso nocturno en el/los SD/AD, comenzábamos con el registro de datos comportamentales con la técnica subgrupo focal y con el registro de datos meteorológicos (ver sección 2.1.2). Entre los comportamientos pre y post-descanso registrados se encontraban los eventos de alimentación (detallando la identidad de los individuos, la distancia aproximada recorrida desde el SD hasta el sitio de alimentación y viceversa, la especie del árbol consumido y el ítem) y eventos de defecación (detallando el soporte, la identidad de los individuos, la distancia recorrida desde el lugar para dormir y el lugar para defecar y la altura desde la cual defecaban).

Cuando todos los individuos se encontraba en el SD/AD registrábamos: la fecha, la hora en la que comenzaban las observaciones, la cantidad de grupos/subgrupos formados para el descanso nocturno, el tamaño del grupo/subgrupo, la composición de los mismos, el lugar para dormir (ubicación en el AD), la altura a la que se encontraban el individuo/grupo, y el AD y SD que estaba siendo utilizado. De cada comportamiento observado en el SD/AD (Tabla 2.5) registrábamos la duración (hora de inicio-hora final), la altura y el sustrato (especie del árbol) en la que se encontraba y la identidad del individuos (si era una interacción detallábamos la identidad de todos los individuos involucrados).

Cuando el/los individuos estaban descansando registrábamos la posición que ocupaba en el grupo formado para dormir y la postura de sueño adoptada por cada individuo. Cuando dos o más individuos descansaban manteniendo contacto entre sí, detallábamos las partes del cuerpo que estaban “cubiertas” (ya sea por otras partes del cuerpo del mismo individuo o por el cuerpo del individuo que descansa a su lado) y las partes del cuerpo “descubiertas” (sin cobertura de ningún tipo, expuestas al medio ambiente). Previamente al comienzo de los registros a campo y con el fin de lograr una descripción detallada de la postura corporal adoptada durante el descanso, realizamos una división del cuerpo en (Fig. II5):

A) Tronco:

- 1) Miembros anteriores: Se dividen en brazo (parte anterior), codo (parte media) y mano (parte posterior) derechos e izquierdos.

2) Miembros posteriores: Se dividen en pata (parte anterior), rodilla (parte media) y pie (parte posterior) derechos e izquierdos.

3) Lomo o espalda: Corresponde a la región corporal dorsal que se divide en base de la cola (mitad posterior del lomo) y base de la nuca (mitad anterior del lomo).

4) Frente o Vientre: Corresponde a la región ventral del cuerpo, que se divide en pecho (parte anterior) y panza (parte posterior).

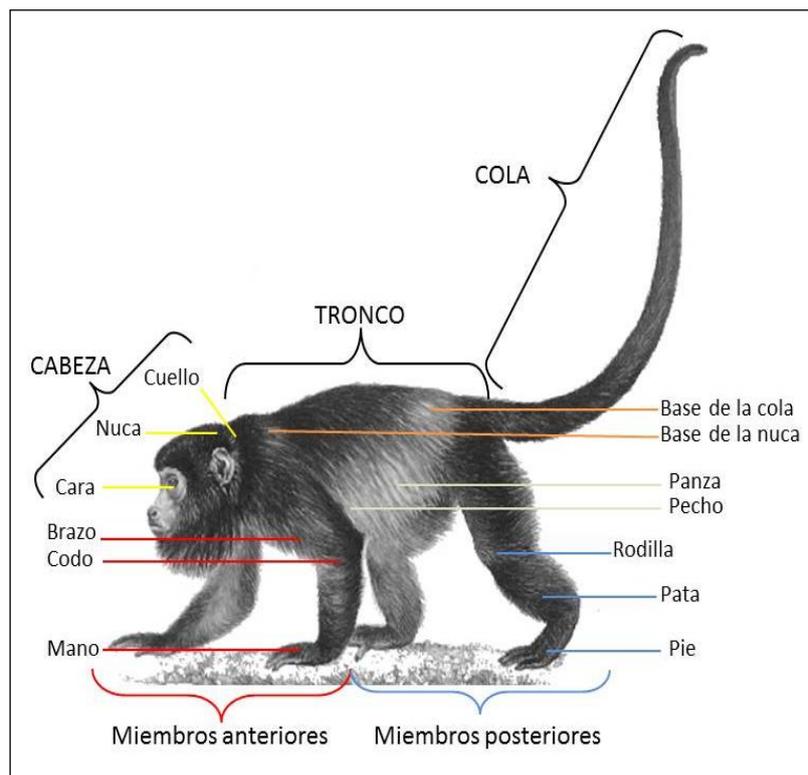
5) Flancos: Corresponden a los laterales del cuerpo y se dividen en derecho e izquierdo.

B) Cabeza: Corresponde al extremo anterior del cuerpo que se divide en cara (parte anterior), nuca (parte posterior que limita con la base de la nuca) y cuello (parte que une la cabeza con el tronco).

C) Cola.

En el caso de los individuos más jóvenes se detalló si estaban descansando en contacto con algún individuo adulto y que partes del cuerpo del adulto estaban cubiertas por el individuo joven y viceversa.

**Fig. II5:**

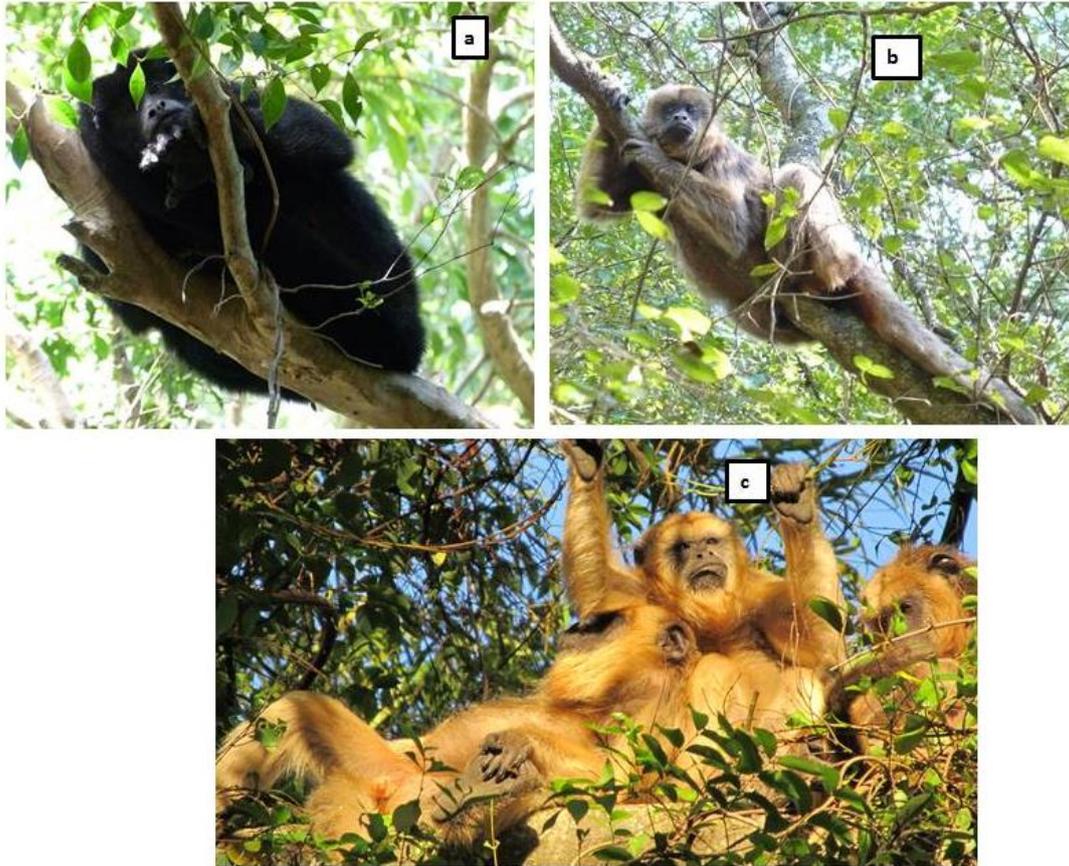


**Fig. II5.** Regiones del cuerpo de un individuo utilizadas en la descripción de las posturas corporales.

<b>Tabla 2.5.</b> Descripción de las categorías comportamentales registradas.	
<b>Comportamiento</b>	<b>Descripción</b>
Reposo	Estado en el que el individuo no realiza ninguna actividad. Las posiciones corporales que puede adoptar el individuo en estado de reposo son sentado cuando el individuo esta sobre sus miembros posteriores flexionados o recostado cuando el individuo se encontrara apoyado sobre algunos de sus flancos o sobre el vientre. Utilizamos el término “reposo” para referirnos a los individuos que están inactivos (con los ojos abiertos o cerrados) fuera del SD, para diferenciarlo del término “descanso” que es utilizado cuando los individuos están inactivos pero se encuentran en el SD (Fig. II6 a-c)
Descanso	Estado de reposo en contexto de SD en el que el individuo permanece con los ojos cerrados. Las posturas corporales adoptadas para el descanso se describen en la sección 2.5.2.
Alimentación	Manipulación e ingesta de alguna parte vegetal. Se detalla la especie de la planta y el ítem consumido: hoja (nueva-madura), fruto (maduro-inmaduro), brote, pimpollo, peciolo, flor y corteza.
Observando	En posición de sentado, parado o en movimiento (mv-sc), el individuo mira fijamente hacia un punto o mueve la cabeza hacia los costados barriendo con la mirada una zona en particular.
Desplazamiento	Cambio de la ubicación de un individuo, traslado de un lugar a otro.
Juego	Actividad realizada por uno (juego individual) o más individuos (juego social). En el juego individual se observa a un individuo correr y/o trepar generalmente de manera repetitiva realizando el mismo recorrido varias veces. El juego social es una actividad afiliativa en la que se observa a dos o más individuos correrse, morderse, y darse golpes con las manos. Ningún individuo se retira de la interacción. Esta actividad va acompañada de vocalizaciones características y de señales pre-juego que indican que se trata de un juego y no de otra interacción.
Aullar	Vocalización de larga distancia. Puede involucrar a uno o más individuos. Se realiza estando parados sobre sus cuatro patas y/o moviéndose de un lugar a otro.
Vocalizar (voc)	Se utilizaba este término para vocalizaciones diferentes al aullido. Se detallaba el contexto en el que se realizaban (alimentación, juego, susto, etc.). El “berrinche” y los “gruñidos” son vocalizaciones hechas por uno o más individuos en contextos de tensión, como por ejemplo, durante la formación de grupos para descansar durante la noche.
Orinar/defecar	Se describe el sustrato y la altura en la que el individuo se colocaba para orinar/defecar. Se detallaba si las heces hacían contacto con vegetación al caer.

<b>Tabla 2.5.</b> Descripción de las categorías comportamentales registradas (cont.)	
<b>Comportamiento</b>	<b>Descripción</b>
Sexuales	Cópula: Se registraba la identidad de los individuos que copulaban y hora de inicio y finalización, además el sustrato y la ubicación geográfica. Inspección de genitales: La hembra o el macho toca con las manos o la boca los genitales del otro individuo.
Acicalamiento	Uno o más individuos inspeccionan detalladamente el pelaje de otro. El individuo que realiza el acicalamiento manipula el pelaje del otro separándolo con las manos y quitando suciedad y/o ectoparásitos con las manos y/o boca. Se registra la hora de inicio y finalización y partes del cuerpo con la que se realiza (boca, miembro anterior derecho o izquierdo) y partes en las que se recibe. Una vez finalizada la sesión de acicalamiento se registraba la posición relativa y actividad de los individuos. Se consideran sesiones independientes cuando la interrupción del acicalamiento fue de al menos 5 minutos (Sánchez-Villagra <i>et al.</i> 1998).
Marcar	Frotación del cuello sobre alguna parte de un árbol, generalmente una rama. Esta actividad es realizada solo por los machos.
Tomar agua	Ingesta de agua que es recogida por el individuo con las manos o directamente con la boca. Se especificaba de donde se obtenía el agua (hueco de tronco, charco, río, etc.)
Amamantar	Situación en la que una cría o infante se acercaba a una hembra adulta y se colocaba en el área de donde se ubican los pezones. No se sabe efectivamente si había ingesta de leche.
Encuentro	Situación en que dos o más grupos se encuentran distanciados por menos 50 m o menos y pueden mantener contacto visual (Kowalewski 2007, Holzmann <i>et al.</i> 2012). Los individuos de los grupos que participan en el encuentro pueden desarrollar interacciones agresivas como vocalizaciones (aullidos), persecuciones o agresiones físicas o, pueden interactuar de manera pacífica intercambiando eventos de acicalamiento, cópulas o juego entre ellos (Kowalewski 2007; Genusso <i>et al.</i> 2018 en prensa). Se registraba la hora de inicio y finalización del encuentro, la ubicación de los grupos según referencias de las sendas, la distancia entre los grupos y el tipo de participación de cada uno de los individuos de los grupos involucrados.

**Fig. II.6:**



**Fig. II.6.** Individuos de *A. caraya* en reposo: a) Macho adulto, b) Hembra adulta, y c) tres hembras adultas.

### **2.5.2.1 Registro de datos diurnos y nocturnos en los sitios dormideros**

Durante todo el período de estudio realizamos seguimientos diarios de los cuatro grupos en estudio durante tres días y medio consecutivos por mes (el medio día se debe a que las observaciones durante la última mañana de seguimiento del grupo se realizaron hasta que los individuos abandonaban el SD y comenzaban con sus actividades diarias fuera del SD). La tarde previa al primer día de seguimiento buscábamos a un grupo y lo seguíamos hasta que se ubicaba en el SD de modo que, al comenzar al día siguiente con las observaciones, podíamos determinar el SD utilizado. Las observaciones comenzaban antes de que los individuos abandonen el SD y continuaban hasta que la luz natural era escasa y no se podía identificar a los individuos (aproximadamente a las 20:30 hs en los meses más cálidos y aproximadamente a las 18:30 hs en los meses más fríos) o hasta que

todos los individuos habían ingresado al SD y no había rastros de actividad. Durante todas las mañanas comprobábamos que los individuos estuvieran ubicados en el mismo AD registrado la tarde anterior. Por la mañana, en el 79.7 % de los registros (N = 118 de 148) hemos observado que los individuos permanecían en las mismas posiciones (sin registros de actividad alguna) hasta dos horas después de haber comenzado el registro de datos en el SD. Por la tarde era más frecuente que los individuos permanecieran activos aun sin luz natural, lo que dificultaba su identificación, impidiéndonos determinar la composición de los grupos formados para dormir o reconocer aquellos individuos que se involucraban en interacciones sociales. Dadas estas condiciones, consideramos en los análisis los registros obtenidos a partir de las observaciones matutinas, ya que nos permite establecer relaciones más confiables entre los distintos tipos de datos registrados como los datos comportamentales y los datos climáticos, por ejemplo.

A su vez, realizamos observaciones nocturnas durante 10 noches no consecutivas distribuidas en los meses de julio, agosto, septiembre, octubre, noviembre y enero. Utilizamos la técnica sub-grupo focal para los registros nocturnos en los SD obteniendo un total 130 hs 10 min de observaciones. Durante estas observaciones registramos todas las actividades e interacciones, la hora de inicio y fin, la identidad de los individuos que la realizaban (los cuales era iluminados con una linterna luego de demostrar actividad para no interrumpir el descanso), y las condiciones meteorológicas (temperatura, lluvias y humedad). Estas observaciones fueron consideradas en la decisión de utilizar los registros matutinos para el análisis de las hipótesis planteadas ya que los individuos permanecen inactivos desde las 21:00 hs (horario en el que, por lo general, los individuos defecan/orinan una última vez generando un cambio en las posiciones en los grupos para el descanso nocturno) hasta que despiertan y comienzan con las actividades diarias (6:00 hs en los meses cálidos y las 8:00 hs en los meses fríos). La baja cantidad de noches de observación se debe a que las condiciones de trabajo no eran seguras, por lo que nos vimos forzados a permanecer en el campo solo las noches en las que no se corrían riesgos.

Dado el patrón de actividad nocturno presentado por los grupos decidimos considerar los registros obtenidos durante la mañana como representación de lo ocurrido durante la noche.

### 2.5.3. Posturas corporales adoptadas durante el descanso nocturno

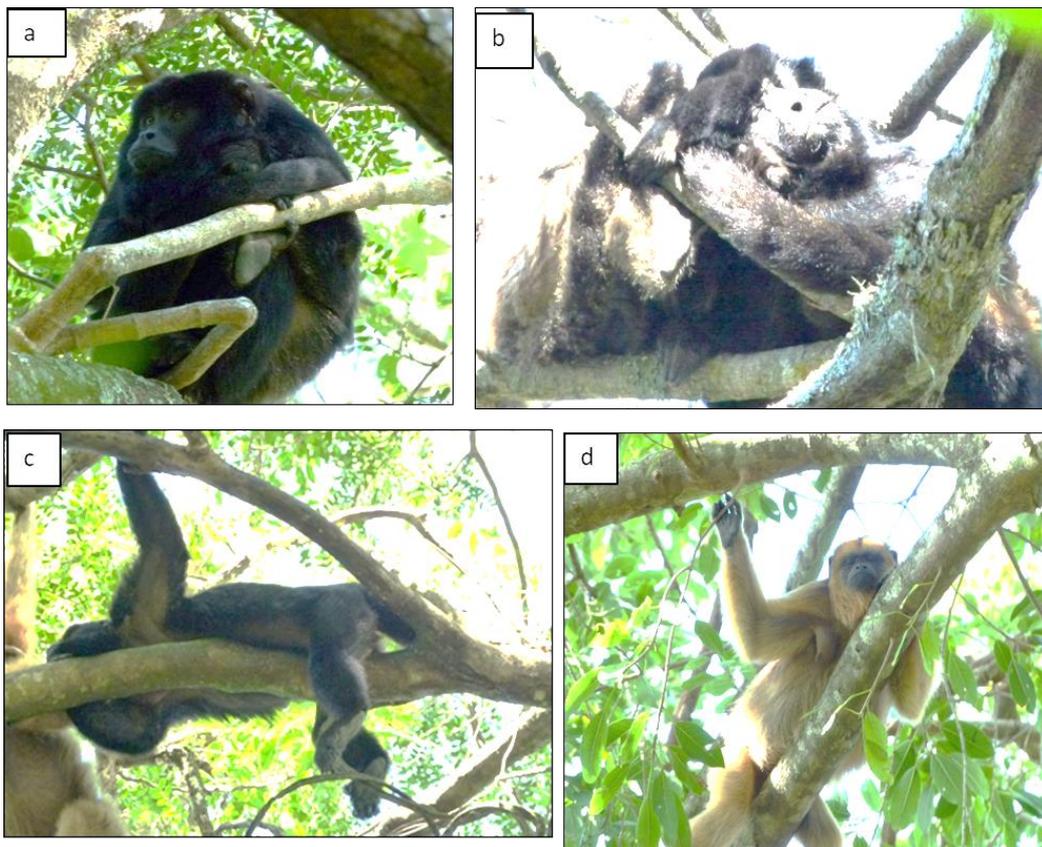
Las diferentes posturas corporales adoptadas por los individuos durante el descanso nocturno han sido registradas y detalladas para varias especies de primates. En un estudio con *Macaca leonina* (Albert *et al.* 2011) la descripción de las posturas corporales hacen referencia a la orientación del cuerpo adoptada en los SD de manera que si el eje corporal permanece vertical corresponde a la postura “sentado” y si permanece horizontal corresponde a la postura “acostado”, siendo la postura “sentado” la única registrada en ese trabajo. En el trabajo realizado por Anderson y McGrew (1984) se describen detalladamente las posturas corporales de individuos de la especie *Papio papio*. En dichas descripciones se indican la posición relativa de cada parte del cuerpo con respecto a otra y con respecto a las estructuras utilizadas para descansar en los AD. Estas descripciones fueron tomadas como modelos para la explicación de las posturas corporales en los SD en el presente trabajo.

Consideramos que los individuos estaban en “postura de sueño” cuando se encontraban en el SD y permanecían allí inmóviles y con los ojos cerrados (Fig. II7):

- 1) **Postura “bola”:** Cabeza inclinada hacia adelante (de manera tal que la cara se acerca al pecho). La cola puede ubicarse por debajo rodeando al cuerpo, pasando por delante de los pies terminando apoyada sobre alguno de los brazos o, puede pasar por entre las patas, dirigiéndose hacia la parte anterior del individuo donde cruza por delante de la cara y queda apoyada en la nuca. Los brazos están cruzados sobre el vientre apoyados sobre las patas. Las patas están flexionadas haciendo que los pies se ubiquen debajo del cuerpo. Las rodillas se colocan a la altura del pecho, inclinadas levemente hacia los flancos. En esta postura, las partes que no quedan cubiertas son: espalda, nuca, parte anterior de los brazos y la parte anterior de los miembros posteriores. Esta postura puede observarse con el individuo ubicado verticalmente (eje antero-posterior perpendicular a la rama en la que ubica) (Fig. II7 a) o con el individuo recostado (eje antero-posterior paralelo a la rama en la que se ubica) (Fig. II7 b y c). Este último caso se registraba como “bola de costado” y la cola puede o no enroscarse en la rama donde se ubica el individuo.

- 2) **Postura “estirado”**: Vientre sobre la rama. Los miembros anteriores y posteriores pueden colgar hacia el suelo o estar flexionados manteniendo contacto con la rama sobre la que descansa el individuo. La cabeza y el cuello quedan apoyados sobre la rama en la que se ubica el individuo. La cola puede estar estirada sobre la rama en su totalidad o puede presentar el extremo posterior enroscado en la rama presumiblemente para sostenerse. Las partes que quedan expuestas en esta postura son: espalda, nuca, miembros anteriores y posteriores. Solo el vientre queda cubierto por la rama en la que se apoya (Fig. II7 c y d).

**Fig. II7:**



**Fig. II7.** Diferentes posiciones corporales adoptadas durante el descanso nocturno. **a)** Macho adulto adoptando la postura “bola” con el cuerpo ubicado perpendicular en relación a la rama en la que se encuentra. **b)** Macho sub-adulto y macho adulto adoptando la postura “bola de costado” con el cuerpo ubicado paralelo en relación a la rama en la que se encuentra. **c-d)** Macho adulto (c) y hembra adulta (d) adoptando la postura “estirado” donde ambos miembros posteriores están colgando y los miembros anteriores están apoyados en las ramas.

#### 2.5.4 Datos comportamentales fuera del sitio dormidero

El registro de datos comportamentales fuera del SD se realizó con la ayuda de un asistente de campo.

Durante las horas de seguimiento diarias, cuando los individuos abandonaban el SD, comenzábamos con el registro de datos comportamentales utilizando 2 técnicas de muestreo: muestreo instantáneo de barrido y registro de ocurrencias de pautas o *ad-libitum* (Altman 1974).

Utilizando la técnica de barrido en cada registro detallábamos la actividad realizada por todos los individuos del grupo identificándolos a cada uno (Tabla 2.5), la ubicación espacial del grupo (utilizando GPS o referencias colocadas en las sendas), la altura en la que se encontraba cada individuo, el sustrato (especies de árbol o suelo), y la distancia aproximada entre un individuo y el/los vecino más cercanos. Con los datos de ubicación espacial obtenidos elaboramos un mapa donde se encuentran las áreas de acción de cada uno de los grupos en estudio (Fig. II3).

Con la técnica *ad-libitum* registrábamos la ocurrencia de pautas comportamentales fuera de los *scan* (ver tabla 2.5). En cada caso se detallaba el o los individuos involucrados, el tiempo de inicio y fin de la actividad o interacción, el sustrato, la localización espacial y cualquier otra información relevante para poder contextualizar correctamente la observación. Con esta técnica también se registraban los encuentros entre grupos detallando la identidad de los individuos que participaban de ambos grupos, las vocalizaciones emitidas (tipo y duración), la distancia relativa entre los grupos, el sustrato en el que se encontraban los individuos de ambos grupos y, la ubicación geográfica donde se desarrollaba el encuentro (con GPS o con el sistema de sendas).

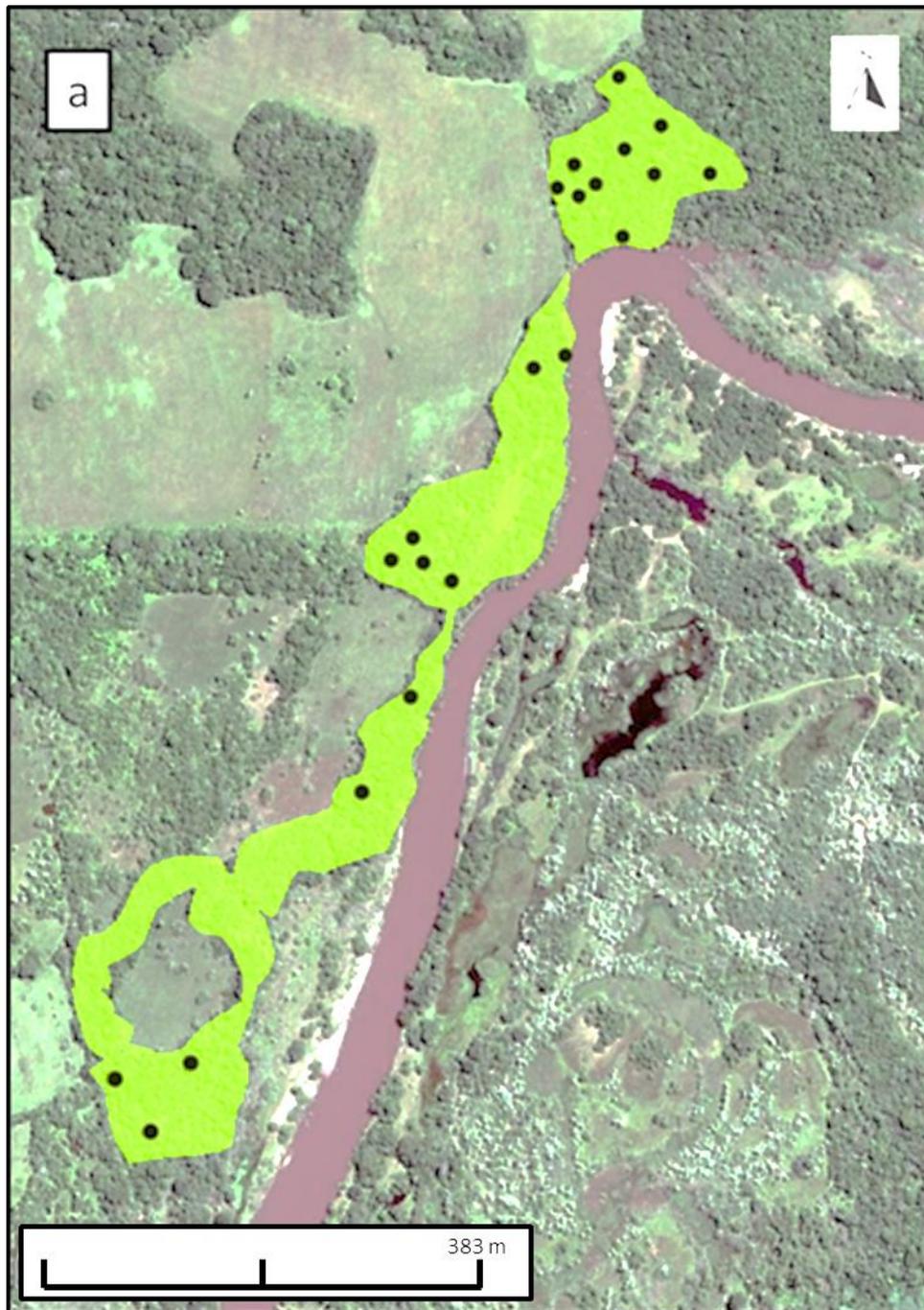
## **2.6. Registro de datos de los sitios y árboles dormideros**

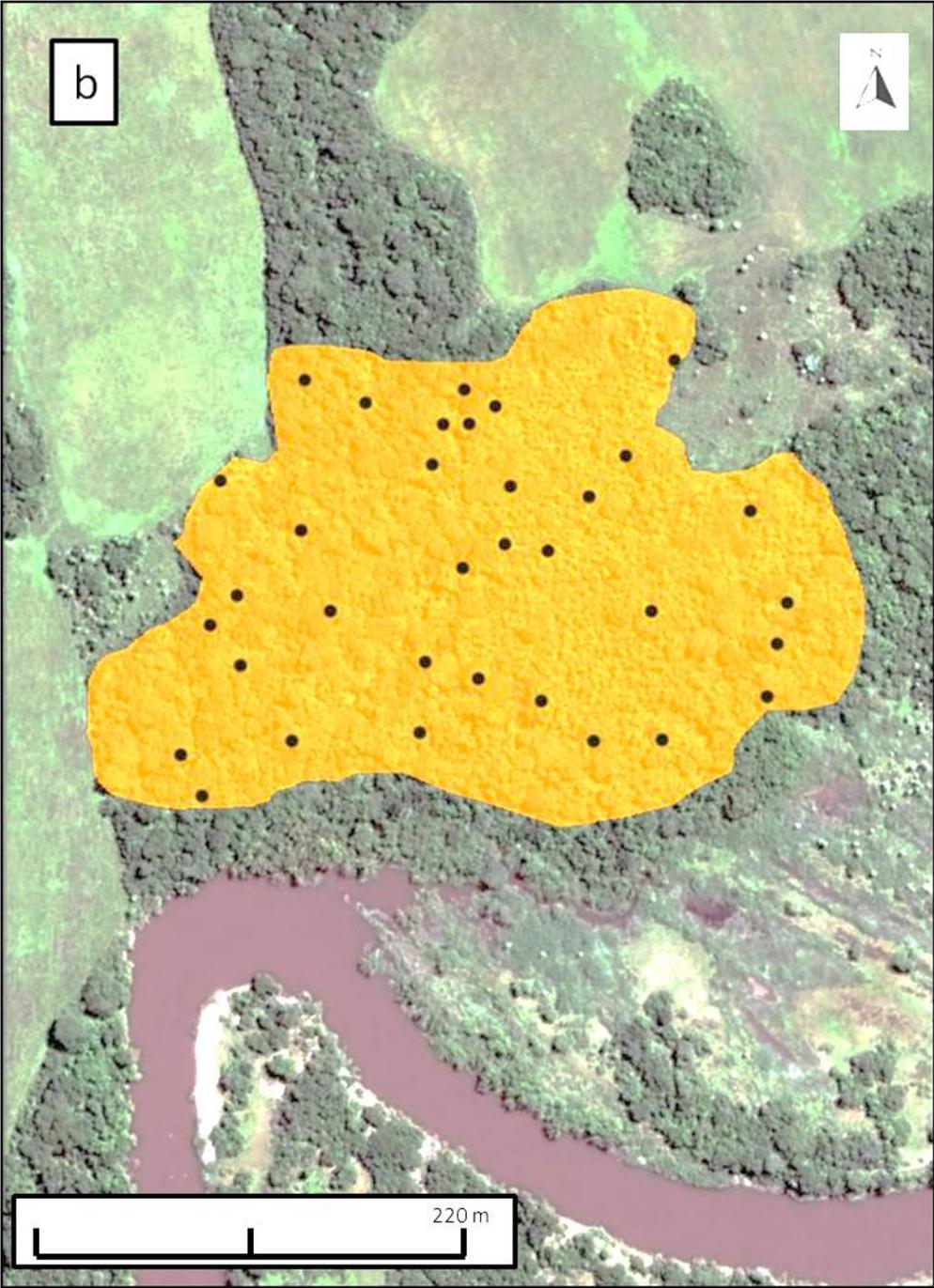
Los datos relacionados a los SD y AD fueron registrados con la ayuda de un asistente de campo.

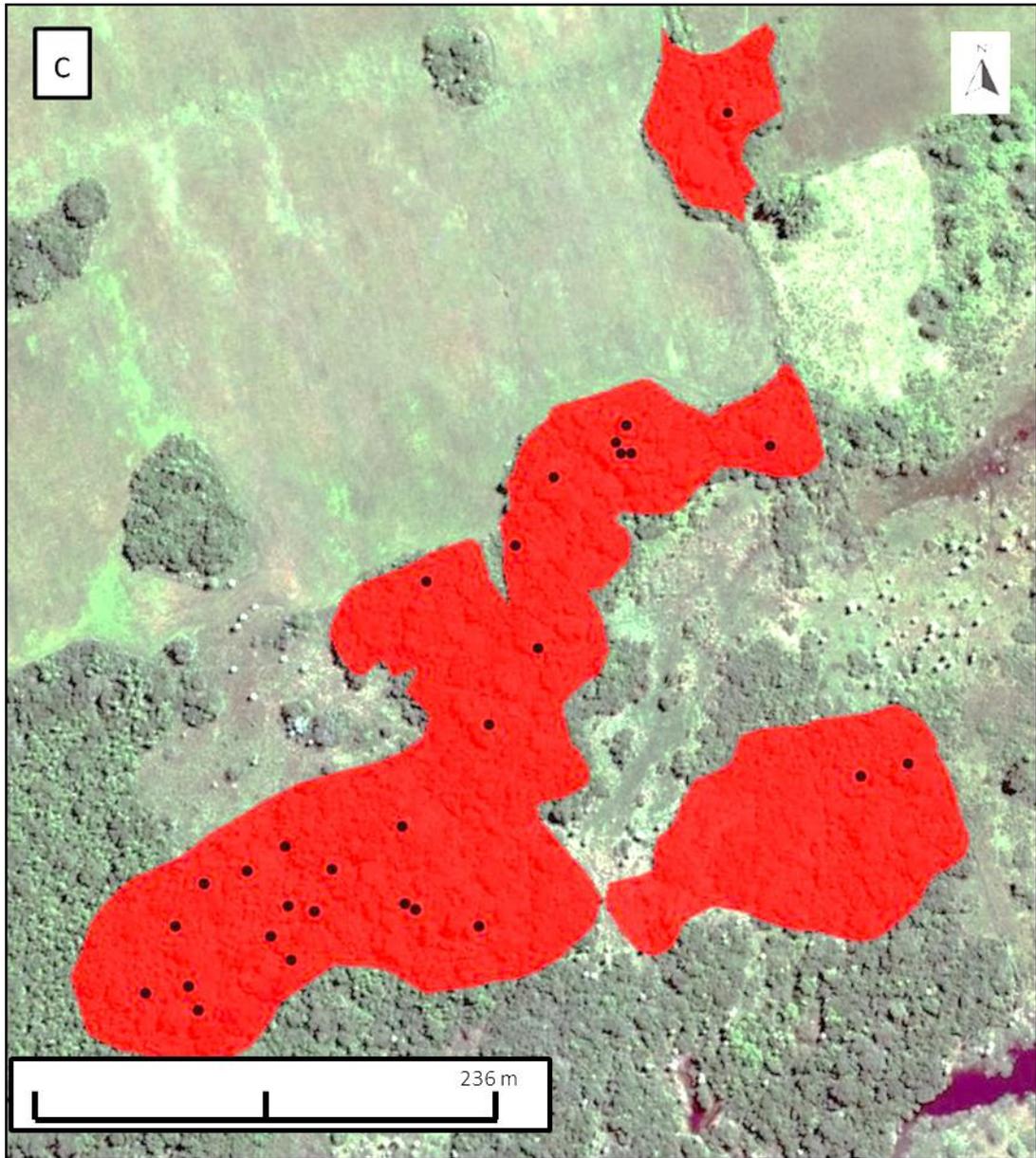
### **2.6.1. Registro los datos de los sitios dormideros**

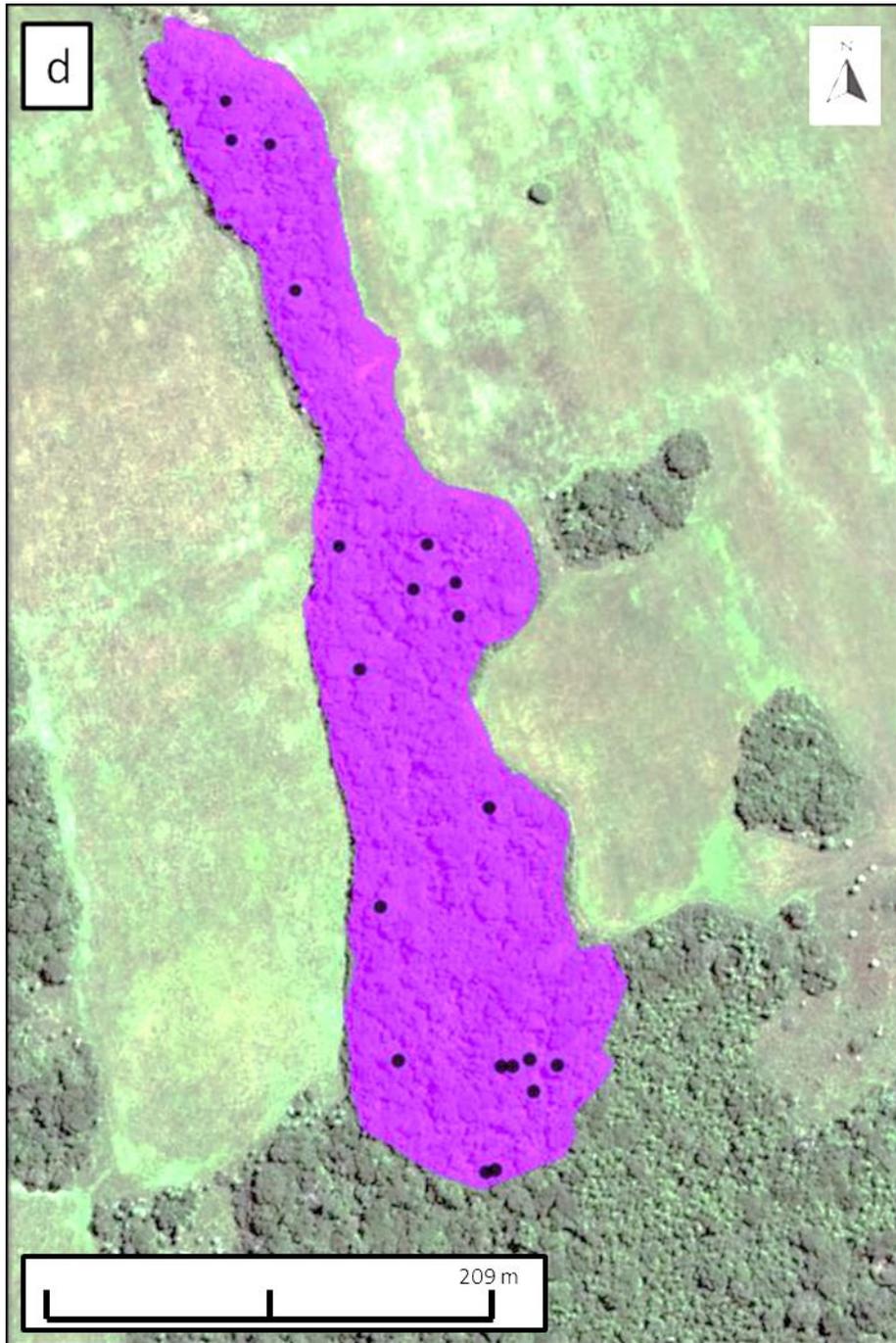
Todas las mañanas del período de estudio registrábamos el SD utilizado por el grupo en estudio durante la noche y la distancia a la que se encontraba el/los grupos vecinos más cercanos. Detallábamos la cantidad de AD que eran utilizados y que componen al SD, registrábamos la ubicación geográfica con GPS y, de ser posible, también el cuadrado delimitado por sendas en el que se ubicaba. Con las coordenadas de cada SD obtenidas elaboramos un mapa (utilizando el programa *Google Earth*) en el que se ubican todos los SD de cada uno de los cuatro grupos en estudio (Fig. II8). Durante el trabajo de campo los SD eran nombrados con códigos que hacían referencia al grupo que lo había utilizado y, se colocaba en el SD una identificación (“*flag*”) sobre uno de los AD con dicho código. Por ejemplo: “SD 3CN A agosto-2012”: Sitio dormidero N° 3 utilizado por el grupo *Caravana Naranja*, árbol dormidero A.

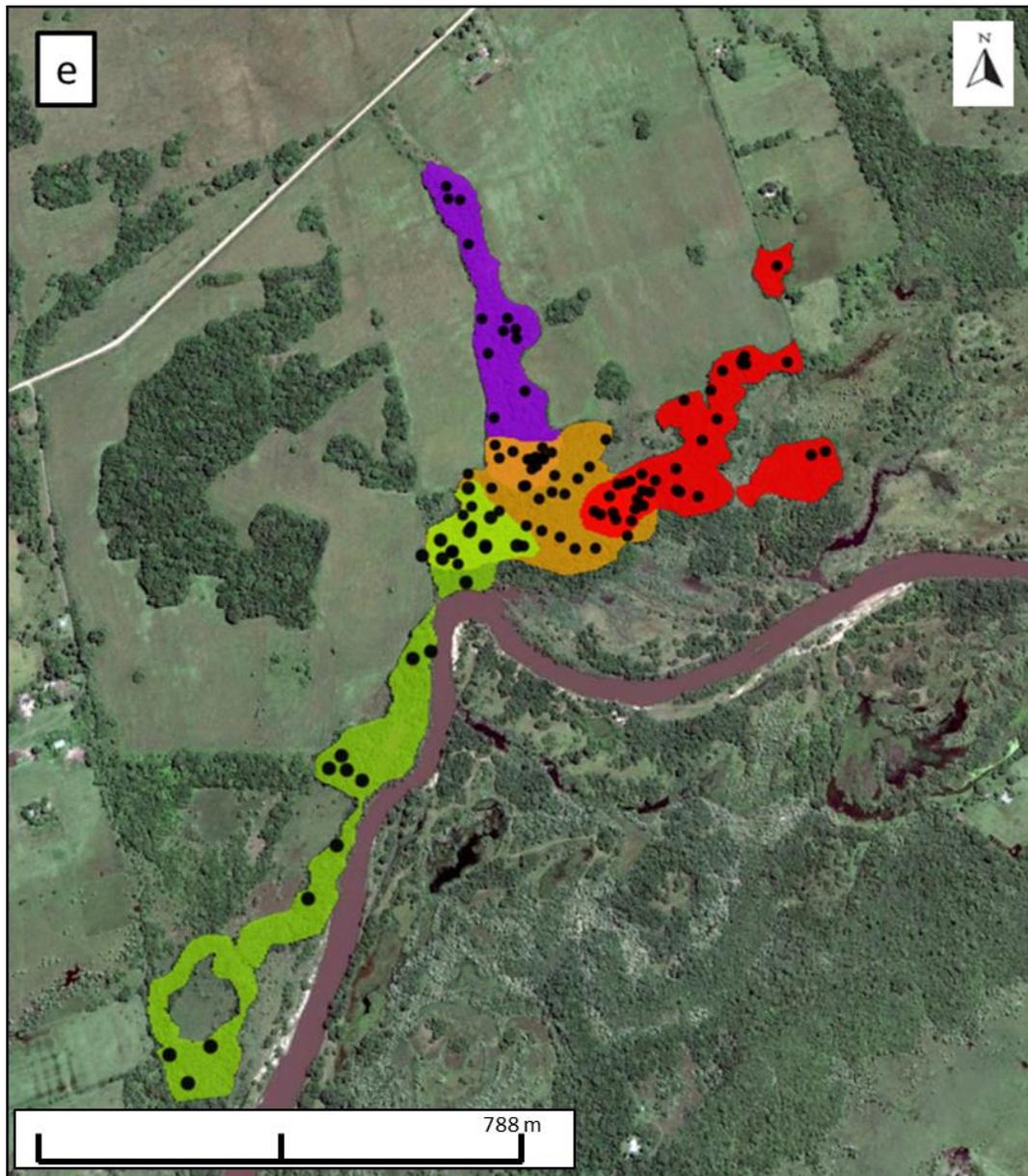
Fig. II8:











**Fig. II8.** Foto aérea del área de estudio donde se observan las áreas de acción y los SD de todos los grupos en estudio. En los mapas (a – d) los símbolos negros indican la ubicación espacial de los SD de cada grupo. a) GA área de acción en color verde, b) GCN área de acción en color naranja, c) GT área de acción en color rojo, d) GS área de acción en color violeta, e) Áreas de acción de los cuatro grupos y los SD de cada uno de ellos.

### 2.6.2 Registro de los datos estructurales de árboles dormideros

De cada árbol utilizado como AD registrábamos el SD al cual pertenecía, la fecha en la que fue usado, la especie del árbol, la altura total, la altura de las primeras ramas, el diámetro a la altura del pecho (DAP), la presencia/ausencia de lianas, la fenología, la forma de la copa, los ejes de la copa (N-S, E-O), la altura de la copa y la cobertura (expresada como el porcentaje estimado de la copa que estaba cubierta por hojas, aclarando cuando era pertinente si las hojas eran del propio AD o de otros individuos que crecían sobre él). A partir de los datos estructurales obtenidos se calcularon otros (la superficie de la copa o la relación altura del árbol/DAP) que fueron utilizados para testear algunas de las hipótesis propuestas.

### 2.6.3 Registro de los patrones de uso de árboles dormideros

Para describir los patrones de uso de los AD utilizados registrábamos: la cantidad y composición de los grupos/sub-grupos formados para el descanso nocturno, la identidad de los individuos que dormían de manera aislada/agrupada, altura a la que se encontraban, estructura utilizada para descansar (detallando la forma, grosor e inclinación de la misma), distancia al tronco, y parte de la copa que ocupaban. A partir de los registros obtenidos generamos la siguiente categoría correspondiente a las estructuras utilizadas para el descanso nocturno:

La forma:

- 1) **horqueta (H)**: estructura de un único eje que se divide en dos o más ejes de menor o igual grosor
- 2) **rama (R)**: estructura de un único eje.

El grosor:

- 1)  **fina (F)**: de 0 a 5 cm de diámetro,
- 2)  **mediana (M)**: de 5 a 10 cm de diámetro,
- 3)  **gruesa (G)**: más de 10 cm de diámetro.

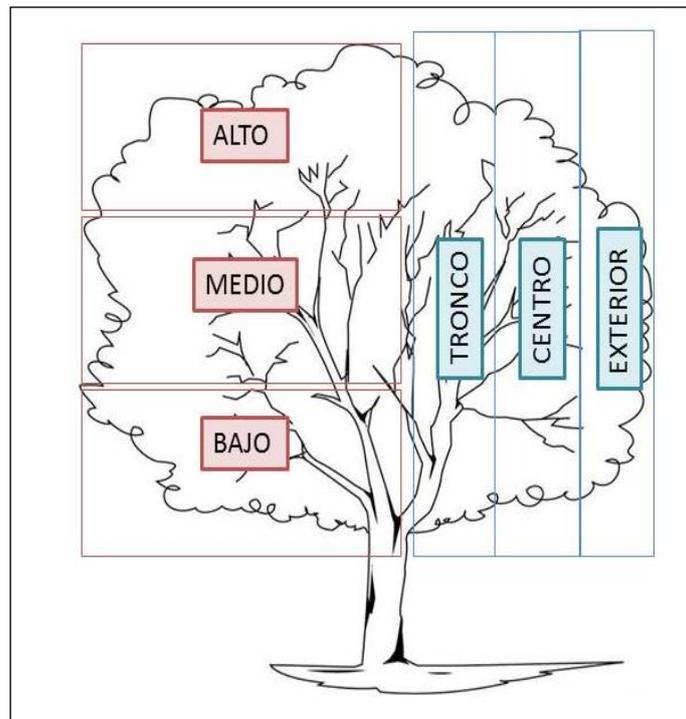
La inclinación:

- 1) **horizontal (Hz)**: estructura perpendicular al tronco con el que forma un ángulo de aproximadamente  $90^\circ$ ,
- 2) **vertical (V)**: estructura paralela al tronco (solo aplicable a estructura de forma “horqueta”),
- 3) **intermedia (I)**: estructura que forma con el tronco un ángulo de aproximadamente  $45^\circ$ .

Para especificar detalladamente el lugar que ocupaban los grupos formados en el AD, utilizamos para cada AD un diagrama en el que se dividía la copa en 3 partes horizontalmente (tronco-medio-exterior) y en 3 partes verticalmente (bajo-medio-alto) (Fig. II9).

A su vez, en cada oportunidad de registro del uso de un AD recolectábamos información sobre la fenología de los árboles que hacían contacto con la copa del árbol dormidero.

**Fig. II9:**



**Fig. II9.** Gráfico de las divisiones del árbol dormidero para especificar la ubicación de los grupos e individuos durante el descanso.

## **2.7. Estructura de la vegetación**

Durante Agosto y Octubre de 2013 llevamos a cabo un estudio de la vegetación existente en las áreas de acción de cada uno de los 4 grupos en estudio. Este estudio fue realizado con la ayuda de un asistente de campo y de los profesionales y técnicos de la EBCo. El objetivo del estudio de vegetación fue determinar la composición florística y la estructura de la vegetación para caracterizar el área de acción de los 4 grupos, analizar la disponibilidad de árboles para ser utilizados como dormideros y, evaluar si los árboles elegidos para descansar durante la noche poseen atributos distintivos en relación a los árboles disponibles en el área no utilizados con ese fin.

Cuadriculamos en una foto satelital el área utilizada por los 4 grupos de monos en su totalidad y numeramos cada cuadrado. Para seleccionar cuáles de esos eran los cuadrados a censar, generamos números al azar con un programa de planilla de cálculo.

En todos los cuadrados seleccionados se realizó un censo por cuadrículas (20 x 20 m) de los individuos con un DAP  $\geq$  10 cm o con 2 m de alto (utilizamos estas medidas ya que corresponden a las características de los árboles más pequeños que fueron utilizados por un mono sin que el árbol se venza por el peso). Además, se consideraron en el estudio de vegetación 3 especies de enredaderas leñosas y una especie de tacuara que son frecuentemente utilizadas por los monos para desplazarse y/o alimentarse y que permiten una caracterización más completa del hábitat.

## **2.8. Estudio de fenología**

Los datos de fenología fueron colectados con la ayuda de un asistente de campo que fue entrenado en la toma de datos para reducir la variabilidad en las observaciones.

Desde Julio 2012 a Junio 2013 colectamos datos de fenología de 270 árboles (con un perímetro de por lo menos 10 cm) por mes elegidos al azar en las áreas de acción de cada grupo (10 individuos de 27 especies utilizadas por los monos). El objetivo de este estudio fue conocer la disponibilidad y estacionalidad de recursos alimenticios a través del porcentaje de las fenofases presentes. Las fenofases consideradas fueron: hoja madura (HM), hoja nueva (HN), flores (FL), pimpollos (PMP), brotes (BR), fruto maduro (FM) e inmaduro (FI) (Mostacedo y Fredericksen 2000, Zunino *et al.* 2001). Para estimar la proporción en la que las fenofases estaban presentes consideramos el porcentaje de la

copa que contenía la fenofase utilizando las 5 categorías propuestas por Fournier (1978) (Tabla 2.6). La evaluación del porcentaje en el que estaba presente cada fenofase se realizó independientemente de la presencia de otras fenofases. Obtuvimos en total 3240 árboles muestreados.

<b>Tabla 2.6.</b> Categorías utilizadas en el análisis semicuantitativo de las fenofases.	
<b>Categorías</b>	<b>Presencia de la fenofase (%)</b>
0	Ausencia
1	1 - 25
2	26 - 50
3	51 - 75
4	76 - 100

## **2.9. Muestras de heces para tres tipos de análisis: parasitológicos, genéticos y de metabolitos de cortisol**

Las muestras de heces fueron recolectadas y analizadas con la ayuda de un asistente.

### **2.9.1. Análisis parasitológicos**

Durante el trabajo de campo colectamos de muestras de heces para realizar análisis parasitológicos con el fin de conocer la presencia/ausencia y riqueza de parásitos intestinales y establecer relaciones con el patrón de uso de los AD.

Durante el periodo de estudio recolectamos dos muestras de heces por mes por individuo de todos los grupos estudiados. Las muestras fueron colectadas en días distintos de cada mes. Cada muestra era colocada en un frasco plástico de 30 ml con tapa a rosca. En todos los casos procurábamos que la muestra no haya tenido contacto con la tierra ni con la vegetación para evitar la contaminación con parásitos del ambiente. Rotulábamos todos los frascos indicando: nombre del individuo, grupo al que pertenece el individuo, hora y fecha de recolección. Luego, en el laboratorio de parasitología de la Estación Biológica Corrientes llenábamos el frasco con formol al 10%, lo agitábamos levemente para homogeneizar la distribución del formol y lo conservábamos a temperatura ambiente (Gillespie 2006).

Realizamos el análisis de las muestras durante los meses de agosto, septiembre y octubre del 2014. Todas las muestras, antes de ser sometidas a los procedimientos para análisis en el microscopio, fueron estudiadas macroscópicamente para detectar la presencia de mucus, de individuos parásitos adultos (o partes de ellos) o en estadio larval, o de cualquier otro objeto presente en la materia fecal (Gillespie 2006). Para cada muestra analizada utilizábamos una planilla de registro en la que detallábamos todas las observaciones resultado de la inspección macroscópica y microscópica (Fig. II. a)

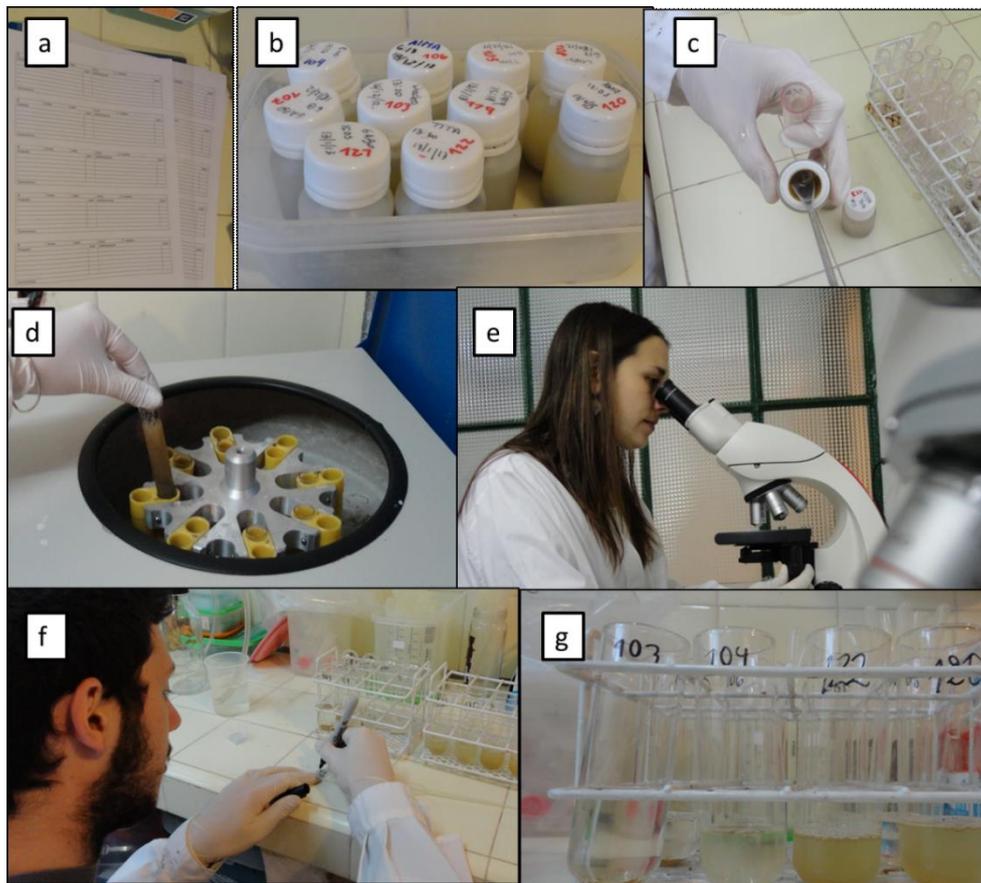
Para el análisis microscópico utilizábamos dos técnicas: Flotación y Sedimentación (Gillespie 2006):

- 1) La técnica de Flotación permite separar huevos de helmintos y protozoos. Se separa 1 gr de heces en un tubo de ensayo (apto para ser colocado en la centrifuga), y se completa con agua destilada hasta rellenar 2/3 del tubo. Luego se homogeniza con un aplicador de madera. Se centrifugan por 10 minutos a 1800 rpm, y se descarta el sobrenadante. La muestra es re-suspendida en una solución saturada de  $\text{NaNO}_3$  con la que se llena el tubo de ensayo hasta obtener un menisco en el que se coloca un cubre objeto. Se somete a centrifugación el tubo de ensayo con el cubre objeto por 10 minutos a 1800 rpm. Luego de la centrifugación se recupera el cubre objeto (que contiene una porción de la muestra) y se lo coloca en un porta objeto para realizar las observaciones en el microscopio. Primero, se utiliza el aumento 10X, para identificar huevos, larvas y otros estadios del ciclo de vida de las especies encontradas. Con un aumento de 40X se procede a una observación más detallada de cada elemento encontrado, se realizan mediciones y descripciones que permiten confirmar la identificación de lo observado con 10X. Puede tomarse fotografías de los elementos encontrados para facilitar su descripción (Fig. II10 a-d y g).
- 2) La técnica de Sedimentación se utiliza para el estudio de Trematodos ya que presentan huevos pesados que no son observables con la técnica de Flotación. Para esta técnica se rescata el pellet sobrante que resultó de la técnica de Flotación y se suspende en 40 ml de solución de sedimentación que consta de jabón diluido en agua en un vaso de precipitados de 50 ml. Luego, se filtra a través de una gasa la suspensión obtenida. Se deja reposar la suspensión filtrada de modo tal que decante el sedimento y se haga visible. Se aspira el sobrenadante con una pipeta procurando no remover el sedimento. Se repiten

los pasos anteriores hasta que el sobrenadante sea claro. Se colocan 5 gotas del sedimento en un portaobjetos el que se cubre con 2 cubre objeto para realizar la observación en el microscopio. Al igual que en la técnica de Flotación se comienza con una observación con 10X de aumento y luego se pasa a 40X para realizar mediciones y confirmar identificaciones realizadas con el menor aumento. También se realizaron fotografías para complementar la descripción (Fig. II10 e-g).

Las muestras para estos análisis fueron recolectadas de manera de que todas las estaciones del año están representadas, así como también todos los individuos estudiados.

**Fig. II10:**



**Fig. II10.** Secuencia de los análisis de parásitos en la etapa de laboratorio de parasitología de la EBCo. a) planillas para registro de datos. b) frascos con muestras. c) separación de 1gr de heces. d) centrifugación. e) etapa de sedimentación de las muestras. f) rotulación de los portaobjetos. g) observación al microscopio.

### 2.9.2. Análisis genéticos

Se recolectaron 29 muestras de heces (pertenecientes a todos los individuos presentes en los grupos de estudio en Junio 2013), para poder establecer relaciones de parentesco entre los individuos. Para ello se utilizó un método no invasivo de colecta muestras de materia fecal que ha sido probado en estudios previos en *A. caraya* (Oklander *et al.*2004, Oklander 2007, Oklander *et al.*2014). Los análisis genéticos fueron realizados en el Servicio de Huellas Digitales Genéticas (SHDG) en la Facultad de Farmacia y Bioquímica de la Universidad de Buenos Aires por la Dra. Luciana Oklander. El SHDG cuenta con el equipamiento necesario para la extracción (microcentrífuga, vortex, pipetas), cuantificación (equipos de PCR en tiempo real) y análisis de los fragmentos (secuenciador automático ABI 310), freezers, computadoras y software de análisis estadístico y propios de cada equipo.

Se realizaron los análisis genéticos con el fin de obtener evidencia directa sobre las paternidades de los infantes nacidos durante el período de estudio y las relaciones de parentesco entre los individuos estudiados. Se colectaron muestras de materia fecal de 29 individuos: hembras adultas (N = 12), machos adultos (N = 5), juveniles (hembras N = 3, machos N = 2), e infantes de los grupos estudiados (N = 7). Las heces poseen células intestinales de las cuales se puede obtener ADN genómico que puede usarse como templado para la amplificación de secuencias polimórficas como los microsatélites (Oklander *et al.*2007). En lo que respecta a marcadores moleculares de herencia biparental, el descubrimiento de los microsatélites y la técnica de “DNA fingerprinting” dio un nuevo empuje al análisis molecular, dado que se abrió la posibilidad de identificar individuos (Jeffreys *et al.*1985), de hacer análisis de paternidad y de estimar el grado de parentesco (Amos *et al.*1991, Packer *et al.*1991). Los microsatélites, al ser secuencias cortas, generan una variabilidad que puede analizarse tras la amplificación de la denominada reacción en cadena de la polimerasa (PCR), lo cual, permite incluso tipificar muestras de escasa concentración de ADN y de ADN degradado (Jeffreys *et al.*1991); como el que se encuentra en la materia fecal (Oklander 2007). Las regiones polimórficas como los microsatélites se heredan de padres a hijos (herencia mendeliana) por lo que permiten identificar a los individuos relacionados biológicamente (Oklander 2007, Oklander *et al.* 2014). Con el fin de optimizar la preservación del ADN, las muestras colectadas fueron conservadas en tubos estériles conteniendo aproximadamente 34g de NaCl sólido (Oklander *et al.* 2004).

La Dra. Luciana I. Oklander fue quien llevó a cabo los análisis de parentesco de esta tesis. La extracción de ADN de la materia fecal se realizó utilizando el kit específico para materia fecal (QIAamp DNA Stool Mini Kit). Se utilizó el procedimiento de múltiples tubos: cinco extracciones de ADN se llevaron a cabo al mismo tiempo para cada muestra fecal incluyendo controles negativos. Estas cinco extracciones luego se combinaron para usar como templado para la PCR (Taberlet *et al.*1996). Para prevenir posibles contaminaciones los procedimientos de extracción fueron realizados en un ambiente dedicado solo a extracciones de ADN. Las mismas se llevaron a cabo en una campana con flujo laminar de presión negativa. Luego de la extracción, se realizó la amplificación de 8 marcadores de microsatélites polimórficos en *Alouatta caraya* (AC14, AC45, TGMS1, D5S117, D8S165, D17S804, LL1118, LL157) (Tomer *et al.*2002, Di Fiore y Fleischer 2004, Oklander *et al.*2007). Estos marcadores proporcionan un importante poder de exclusión para el análisis de parentesco, siendo de 0.922 cuando no se conoce ninguno de los padres y 0.992, cuando uno de los padres es conocido (Oklander *et al.* 2007, 2014). Una vez amplificados los productos de PCR fueron separados electroforéticamente en un secuenciador automático ABI 310 (Applied Biosystems, USA). El tamaño de los alelos de los productos de PCR fue determinado mediante dicho secuenciador utilizando los programas Genetic Analyzer y Genescan versión 3.1, haciendo referencia al marcador de peso molecular GS-500 TAMRA (Applied Biosystems, USA). La PCR se realizó tres veces para minimizar los posibles errores de genotipado debido al allelic dropout (Taberlet *et al.*1996. Surridge *et al.*, 2002). Se registró un alelo si y sólo si fue observado al menos dos veces. Los genotipos homocigota fueron replicados cuatro veces más cada uno. Todos los ensayos de amplificación incluyeron controles negativos. Las pruebas de paternidad fueron realizadas con madres conocidas por los estudios comportamentales (identificando a las hembras que amamantaron a las crías). Para este análisis se incluyeron a todos los individuos adultos muestreados y vivos en el momento presumido de la concepción como padres. Un individuo adulto fue asignado como padre/madre si era el único macho/hembra sin falta de coincidencias genéticas con una descendencia dado, y se corroboró la asignación de paternidad con distintos niveles de confianza mediante el método de máxima verosimilitud empleado en CERVUS 3.0 (Kalinowski *et al.* 2007).

Se seleccionaron dos niveles de confianza para los padres asignados, relajados (90%) y estrictos (99%) con el software CERVUS 3.0, usando 100.000 simulaciones y los siguientes parámetros: el 90% de los padres candidatos incluidos en la muestra de

paternidad, el 90% de loci analizados y una tasa de error de 0,01 en ambos casos. Los genotipos se verificaron para alelos nulos, o errores utilizando MICRO-CHECKER v2.2.3 (van Oosterhout et al., 2004). Las estimaciones de relaciones genéticas o parentesco (R), se calcularon usando el programa GenAlEx v6.5 (Peakall y Smouse 2012) con diversos estimadores de relaciones genéticas, que son ampliamente utilizados en la literatura como ser: Queller & Goodnight (1989), Ritland (1996) y Lynch & Ritland (1999) y, además, existe una opción que permite el cálculo del promedio de parejas emparentadas y realiza la evaluación estadística de permutaciones al azar.

### **2.9.3. Análisis de metabolitos de cortisol**

Durante el período de estudio (julio 2012 a julio 2013), recolectamos dos muestras de heces por mes de cada uno de los individuos de todos los grupos estudiados. Para la recolección de las muestras se utilizaron técnicas no invasivas procurando que los individuos no fueran perturbados durante la recolección (Ziegler y Wittwer 2005, Martínez-Mota *et al.* 2008, Hodges y Heistermann 2011, Cantarelli *et al.* 2016). En todos los casos que fueron posibles recolectábamos la muestra de la primera defecación del día. Estas muestras fueron colectadas y analizadas para testear la Hipótesis de Estrés (Capítulo I, sección 1.5.3). Para este análisis se consideraron únicamente a los individuos adultos, sub-adultos y juveniles ya que son los únicos que han sido observados descansando de manera aislada (alejados de otros individuos), no así los más jóvenes (crías o infantes) quienes siempre descansan en contacto con sus madres.

Recolectábamos las muestras en bolsas plásticas, que eran rotuladas con nombre de individuo, grupo al que pertenece, fecha y hora. Inmediatamente después de la recolección colocábamos la muestra en una heladera portátil para su conservación a bajas temperaturas. Cuando regresábamos a la EBCo, colocábamos las muestras en un freezer a -20°C para mantenerlas conservadas hasta su análisis (Fig. II11).

**Fig. III1:**



**Fig. III1.** Secuencia de colecta de muestras de heces para análisis de cortisol. a) Identificación del individuo al momento de defecar y marcado de las heces, b) colecta de las heces, c) rotulo de las muestras colectadas, d) refrigeración en heladera portátil con geles refrigerantes, e) almacenamiento de las muestras en un frízer para ser analizadas posteriormente.

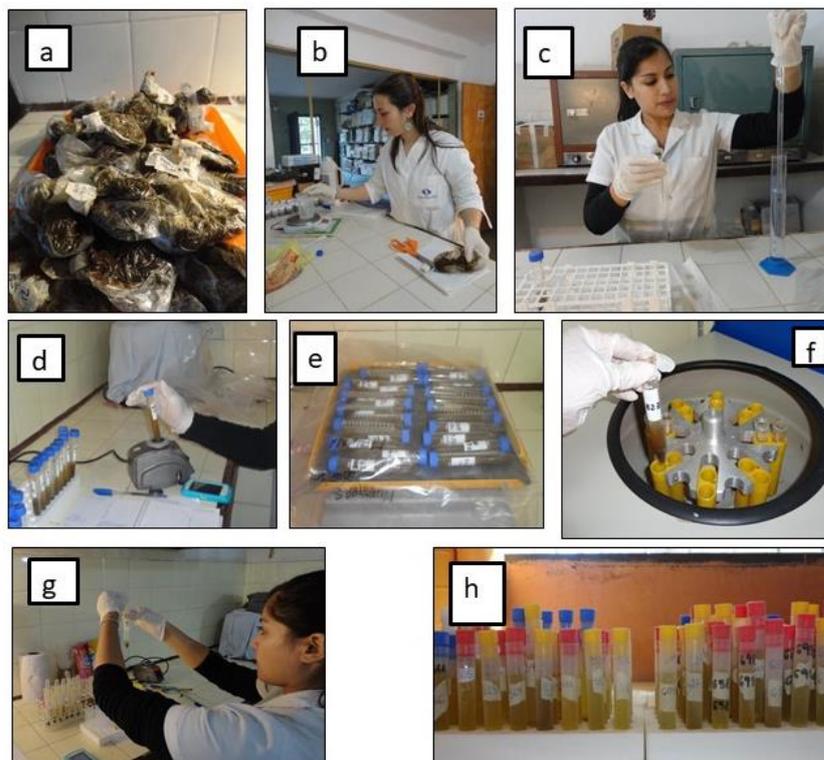
En agosto de 2014 realizamos la obtención del extracto fecal a partir de las muestras obtenidas en el campo. Esta tarea fue realizada en el laboratorio de hormonas de la EBCo, el cual fue acondicionado y equipado apropiadamente para realizar dicho procedimiento.

Para la obtención de extracto fecal primero descongelamos las muestras. Rotulamos los tubos que se iban a utilizar (Tubos de polipropileno 5 ml tapa a rosca). Luego, preparamos el metanol diluido al 80% con agua destilada (se utilizaron 5 ml por muestra fecal). Se pesó 0,5 gr de materia fecal previamente mezclada a la que se le retiraron hojas, semillas y cualquier elemento que no sea materia fecal. Se colocó en el tubo 0,5 gr de materia fecal separada previamente y 5 ml de metanol diluido, una vez colocadas ambas cosas en el tubo, se agitó manualmente. Cada uno de los tubos fue

colocado en el Vortex durante 2 minutos. Luego, todos los tubos se colocaron en el agitador durante 2 horas. Se regulo la velocidad de manera tal que el líquido de cada tubo llegue a los extremos del mismo durante cada movimiento de agitación. Después del agitador todos los tubos fueron colocados en la centrifuga y se centrifugaron a 2000 rpm. Previamente a retirar los tubos de la centrifuga, se rotularon los tubo de Kahn de plástico que se utilizarían para colocar los extractos. Se retiraron de la centrifuga los tubos, y se extrajo el sobrenadante que fue colocado en los tubos de Kahn rotulados. Se conservaron los tubos de Kahn con el extracto fecal en el frízer hasta su envío al laboratorio donde se realizó la medición de los niveles de Metabolitos de cortisol. Obtuvimos el extracto fecal de 505 muestras (Tabla 3.9, Capítulo III).

Los extractos fueron enviados a la Cátedra de Fisiología Humana- INICSA- CONICET- Facultad de Ciencias Médicas, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba – Argentina, donde la Dra. Marina Ponzio y la Lic. Verónica Cantarelli realizaron el dosaje de las muestras para determinar mediante la técnica de inmunoensayo enzimático (EIA) el nivel de metabolitos de cortisol presente.

**Fig. II12:**



**Fig. II12.** Secuencia de la obtención del extracto fecal para análisis de cortisol. a) Descongelado de las muestras de heces, b) pesado de las muestras, c) dilución de las muestras, d) colocación de las muestras en el Vortex, e) colocación de las muestras en el agitador, f) centrifugación, g) extracción del sobrenadante, h) almacenamiento del extracto.

### 2.9.3.1. Procedimiento para el dosaje de los extractos

La concentración de metabolitos de cortisol presentes en los extractos fecales se determinó utilizando la técnica de inmunoensayo enzimático (EIA) con un anticuerpo policlonal y sus correspondientes conjugados de peroxidasa para la detección de cortisol (cortisol R4866, Department of Population Health and Reproduction, Coralie Munro, UC Davis, CA, USA). El anticuerpo presenta las siguientes reacciones cruzadas: prednisolona (9.9%), prednisona (6.3%), cortisona (5.0%), corticosterona (0.7%), 21-deoxycortisona (0.5%), deoxycorticosterona (0.3%), progesterona (0.2%), 11-desoxycortisol (0.2%), 17 $\alpha$ -hydroxyprogesterona (0.2%) y <0.1 % con todos los otros esteroides testeados.

Los inmunoensayos fueron realizados de acuerdo a la técnica descrita por Munro y Lasley (1988). Para ello se utilizaron microplacas de fondo plano (Nunc Maxisorp, VWR, Mississauga, ON, Canadá) recubiertas con 50  $\mu$ l de anticuerpo diluido en solución buffer de recubrimiento (50 mM de buffer bicarbonato, pH 9.6, dilución 1:12000); las placas luego fueron cubiertas con selladores de acetato para evitar la evaporación, y se incubaron durante la noche a 4°C. Luego de 16 - 24 horas, las placas fueron lavadas a fin de eliminar las moléculas de anticuerpo no unido, con una solución de Tween 20 al 0,02 % utilizando un lavador automático de microplacas (Bio-Tek Elx 50 V, Bio-Tek Instruments). Inmediatamente después del lavado, 50  $\mu$ l de los extractos fecales, de los estándares y de los controles se añadieron por duplicado a la microplaca, seguido por la adición de 50  $\mu$ l del conjugado de peroxidasa correspondiente a la hormona de interés (dilución 1:34400). A continuación, las placas se cubrieron e incubaron a temperatura ambiente (21°C) durante 2 horas en shaker orbital. Posteriormente, las placas se lavaron y secaron con papel secante, agregando inmediatamente 100  $\mu$ l de solución sustrato (50 mM de citrato, 1,6 mM de peróxido de hidrógeno, 0,4 mM de 2,20-azino-di-(3-etilbenzotiazolin sulfónico) sal de diamonio, pH 4). Finalmente, se midió la absorbancia a 405 nm utilizando un lector de microplacas (Thermo Electron Corporation, USA). La sensibilidad del ensayo fue de 0,078 ng/ml. Los coeficientes de variación intra- e interensayo fueron de <12 y 6,7%, respectivamente.

## 2.10. Análisis de datos

### 2.10.1. Análisis estadísticos

Para el análisis de datos utilizamos pruebas paramétricas y no paramétricas dependiendo de si las variables consideradas cumplían con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas (Sokal y Rohlf 1995). La prueba de t de Student (prueba paramétrica) ha sido utilizada para analizar diferencias entre las alturas utilizadas por los individuos para defecar y para descansar durante la noche. Dentro de las pruebas no paramétricas utilizamos la prueba de Chi-cuadrado, el coeficiente de Correlación de Spearman y la prueba de los rangos con signo de Wilcoxon (Sokal y Rohlf 1995). La prueba de Chi-cuadrado fue aplicada para evaluar diferencias entre las frecuencias de uso de las diferentes estructuras seleccionadas para descansar por la noche, formación de uno o más grupos para descansar, selección de AD con o sin lianas, de uso de SD y AD en noches consecutivas, y para evaluar diferencias en la riqueza de parásitos entre los cuatro grupos estudiados. Utilizamos el coeficiente de Correlación de Spearman para analizar la relación entre los índices de asociación diurna y los índices de asociación nocturna. La prueba de los rangos con signo de Wilcoxon fue utilizada para analizar las diferencias entre las distancias que había desde el SD y los sitios de alimentación utilizados por la mañana y por la tarde, y para evaluar las diferencias entre el índice altura/DAP y la superficie de la copa entre los AD y los árboles no dormideros. Todos los test aplicados fueron realizados con un nivel de significancia de  $p < 0.05$ .

Para testear algunas de las hipótesis propuestas en esta tesis utilizamos Modelos Lineales Generalizados Mixtos (GLMM). Estos modelos nos permiten trabajar con datos que no cumplen con los supuestos de la estadística clásica (distribución normal, independencia de datos y homogeneidad) sin tener que transformar los datos para su tratamiento.

Estos modelos incluyen funciones (llamadas “función de enlace”) que permiten analizar la relación no lineal que existe entre las variables respuestas (variable dependiente) y explicativas (variables independientes). Además, permiten incluir tanto factores fijos como factores aleatorios y son recomendados para el tratamiento de datos “anidados” y/o de series temporales y espaciales (Zuur *et al.* 2009). Los datos obtenidos en estudios de ecología del comportamiento están basados en la observación repetida de

los mismos individuos o grupos de individuos a través del tiempo, lo que genera pseudo-replicas. Este tipo de datos presenta un alto grado de correlación por lo que no pueden tratarse adecuadamente con los test estadísticos clásicos (Bolker *et al.*2009). Los GLMM incorporan “covariables” a modo de efectos fijos y aleatorios que permiten el análisis estadístico de dichos datos ya que los efectos fijos consideran la relación que existe entre la variable respuesta y las variables explicativas, mientras que los efectos aleatorios consideran la “falta” de aleatoriedad en la muestra cuando esta es obtenida a partir del estudio repetido de los mismos individuos (Vergara *et al.*2006).

Cada vez que utilizamos GLMM modelamos la distribución de los residuos de acuerdo al tipo de variable respuesta analizada y se aplicaron las funciones de enlaces apropiadas para cada distribución (Bolker *et al.*2009). En los casos en que la variable respuesta era binaria o era una proporción se utilizó la distribución Binomial, en los casos en que la variable respuesta fue un conteo se utilizó la distribución Poisson y en los casos en que la variable respuesta era continua utilizamos la distribución Gamma. En todos los casos se utilizó la estimación por el método de máxima verosimilitud para ajustar el modelo y estimar sus parámetros (Tabachnick y Fidell 2007).

Siempre que se plantea un modelo en el desarrollo de esta tesis, se especifica la variable respuesta (su codificación y su transformación de ser necesaria), los factores fijos y aleatorios, la distribución de los residuos y los comandos utilizados.

Para la selección de modelos aplicamos el criterio de información de Akaike (AIC por sus siglas en inglés “*Akaike Information Criterion*”). Este criterio selecciona como mejor modelo aquel que posea la menor cantidad de parámetros y que explique la mayor proporción de variabilidad observada (Tabachnick y Fidell 2007). Para este proceso generamos todos los modelos que se deseaban evaluar y luego fueron ordenados según el peso de cada uno ( $w$ ). En los casos en los que el peso no fue suficiente para detectar el mejor modelo, recurrimos a evaluar la importancia relativa de las variables realizamos inferencia de modelos múltiples.

El análisis de componentes principales (PCA por sus siglas en inglés “*Principal Components Analysis*”) fue utilizado para analizar el grado de correlación entre variables y obtener un menor número de variables predictivas para explorar su relación con la variable dependiente analizada (McCune *et al.*2002). Este método reúne a las variables correlacionadas en un componente principal (PC). Los componentes principales o ejes del PCA no están linealmente correlacionados entre sí permitiendo la construcción de modelos predictivos más eficaces.

Todos los análisis estadísticos presentados en esta Tesis fueron realizados a través del programa R mediante RStudio (R Development Core Team 2016).

### **2.10.2. Análisis de Redes Sociales**

Utilizando el programa UCINET (Borgatti *et al.*2002) realizamos un análisis de redes sociales (ARS) sobre el patrón de asociaciones entre los individuos en los grupos formados para descansar durante la noche y las interacciones sociales afiliativas en cuatro contextos: descanso diurnos, alimentación, desplazamiento grupal y otras interacciones sociales. Las redes sociales facilitan el análisis a nivel visual de las asociaciones entre individuos complementando los resultados obtenidos a través de otros tipos de análisis. Además de permitir identificar los vínculos que existen entre los individuos, esta herramienta nos permite evidenciar la ausencia de interacciones entre diadas de individuos de un mismo grupo social (Brent *et al.*2011, Sueur *et al.*2011). A partir de las redes obtenidas se puede identificar el número de compañeros sociales (individuos con los que interactúa un individuo en particular) y la frecuencia de interacción entre dos individuos (Brent *et al.*2011, Sueur *et al.*2011). Para este análisis construimos una matriz de frecuencia de asociación para cada grupo en estudio para cada uno de los contextos analizados. En cada matriz los individuos de las filas son iguales a los individuos de las columnas (matrices cuadradas) y los valores de las celdas indican la cantidad de veces que los individuos estuvieron asociados. La asociación en cada contexto fue cuantificada de la siguiente manera: 1) descanso nocturno: cantidad de registros en los que los individuos A y B descansaron formando el mismo grupo, 2) alimentación: cantidad de registros en los que los individuos A y B fueron observados alimentándose juntos (0-2 m), 3) desplazamiento grupal: cantidad de registros en los que los individuos A y B fueron observados desplazándose juntos (0-2 m) y 4) otras interacciones sociales: cantidad de registros en los que los individuos A y B estuvieron ambos involucrados en comportamientos sociales como las sesiones de aullidos, los eventos de juego social, y/o eventos de acicalamiento.

El análisis de redes sociales fue utilizado de manera adicional a otros tipos de análisis aplicados para explorar la P 1.3 (H.1) en el Capítulo III sección 3.2.1.1 y en el Anexo 5.

### 2.10.3. Índices de asociación

#### **Índice utilizado para evaluar las asociaciones entre individuos durante el descanso nocturno:**

Para analizar la relación entre las asociaciones diádicas durante el descanso nocturno calculamos el índice ‘Twice-Weight’ (Cairns y Schwager 1987, Dias y Rodriguez-Luna 2006, Whitehead 2008)

El índice ‘Twice-Weight’ reduce la probabilidad de sobreestimación de las frecuencias de asociación entre las díadas ya que el análisis considera tanto la presencia de los dos individuos como la ausencia de uno de ellos en el mismo subgrupo.

Índice de asociación de descanso nocturno “ $I_{desc\ noct}$ ”:

$$I_{desc\ noct} = \# AB / (\#A + \#B + \# AB)$$

donde # AB es el número de veces en que los individuos A y B fueron observados descansando juntos; #A es el número de veces que A fue observado descansando con otros individuos distintos de B; y #B es el número de veces que B fue observado descansando con otros individuos distintos de A.

Los valores de  $I_{desc\ noct}$  fueron transformados en una medida relativa de asociación utilizando la fórmula propuesta por Newton-Fisher (1999):

Índice de asociación de descanso nocturno relativizado:

$$Z_{desc\ noct} = I_{desc\ noct} + I / s$$

donde  $I_{desc\ noct}$  es el índice de asociación entre los individuos A y B; I es el índice de asociación medio; s es la desviación estándar de la muestra. El valor de Z expresa la fuerza de asociación de cada díada (Dias y Rodriguez-Luna 2006).

#### **Índice utilizado para evaluar las asociaciones entre individuos durante eventos de acicalamiento:**

Para analizar las asociaciones entre individuos durante los eventos de acicalamiento calculamos el índice “Simple Ratio” (Cairns y Schwager 1987,

Kowalewski 2007, Whitehead 2008). Este índice fue calculado para cada día considerando tanto el acicalamiento recibido como el realizado entre los individuos involucrados.

Índice de asociación de acicalamiento:

$$I_{\text{acic}} = \# \text{ AB} / (\# \text{ A} + \# \text{ B})$$

donde # AB es el número de veces en que los individuos A y B fueron observados juntos en un evento de acicalamiento; #A es el número total de eventos de acicalamientos en los que participo el individuo A; y #B es el número total de eventos de acicalamiento en los que participo el individuo B. Estos índices toman valores entre cero y uno. El cero indica que A y B nunca fueron observados juntos mientras que el valor uno significa que siempre A y B fueron observados juntos. Los valores de  $I_{\text{acic}}$  fueron transformados en una medida relativa de asociación utilizando la fórmula propuesta por Newton-Fisher (1999):

Índice de asociación de acicalamiento relativizado:

$$Z_{\text{acic}} = I_{\text{acic}} + I / s$$

donde  $I_{\text{acic}}$  es el índice de asociación de acicalamiento entre los individuos A y B; I es el índice de asociación medio; s es la desviación estándar de la muestra.

### **Índices utilizados para evaluar los patrones de asociación diurna:**

Calculamos el índice de asociación ‘Twice-Weight’ (Cairns y Schwager 1987, Dias y Rodriguez-Luna 2006, Kowalewski 2007, Whitehead 2008) para cada día considerando cuatro contextos diurnos en conjunto (alimentación, desplazamientos, reposo, e interacciones sociales).

Índice de asociación diurno:

$$I_{\text{diurno}} = \# \text{ AB} / (\# \text{ A} + \# \text{ B} + \# \text{ AB})$$

donde # AB es el número de registros (scans) en que los individuos A y B aparecen juntos; #A es el número de registros en que A fue observado con otros individuos distintos de B; y #B es el número de registros en que B fue observado con otros individuos distintos de A.

Los índices fueron transformados en una medida relativa de asociación utilizando la fórmula propuesta por Newton-Fisher (1999):

Índices de asociación relativizados:

$$Z_{\text{diurno}} = I_{\text{diurno}} + I / s$$

donde  $I_{\text{diurno}}$  es el índice de asociación entre los individuos A y B en contextos diurnos;  $I$  es el índice de asociación medio;  $s$  es la desviación estándar de la muestra.

**Índices utilizados para evaluar los patrones de asociación diurna en diferentes contextos:**

Para conocer la relación entre las interacciones sociales en cada uno de los cuatro contextos diurnos considerados calculamos para el reposo, la alimentación, el desplazamiento y las interacciones sociales el índice de asociación ‘Twice-Weight’ (Cairns y Schwager 1987, Dias y Rodriguez-Luna 2006, Kowalewski 2007, Whitehead 2008).

**Índice para el reposo diurno:  $I_{rt} = \# AB / (\#A + \#B + \# AB)$**

**Índice para alimentación:  $I_{fd} = \# AB / (\#A + \#B + \# AB)$**

**Índice para desplazamiento:  $I_{mv} = \# AB / (\#A + \#B + \# AB)$**

**Índice para comportamientos sociales:  $I_{\text{sociales}} = \# AB / (\#A + \#B + \# AB)$**

donde  $\# AB$  es el número de registros (*scans*) en que los individuos A y B aparecen juntos;  $\#A$  es el número de registros en que A fue observado con otros individuos distintos de B; y  $\#B$  es el número de registros en que B fue observado con otros individuos distintos de A. Para este análisis consideramos como individuos de una misma día afiliativa a aquellos que se encontraban entre 0-2 m de distancia (Kowalewski 2007).

Los valores de  $I_{rt}$ ,  $I_{fd}$ ,  $I_{mv}$ , y  $I_{\text{sociales}}$  fueron transformados en una medida relativa de asociación utilizando la fórmula propuesta por Newton-Fisher (1999):

Índice de asociación relativizado:

$$Z_{rt} = I_{rt} + I / s$$

$$Z_{fd} = I_{fd} + I / s$$

$$Z_{mv} = I_{mv} + I / s$$

$$Z_{sociales} = I_{sociales} + I / s$$

donde  $I_{AB}$  es el índice de asociación entre los individuos A y B;  $I$  es el índice de asociación medio;  $s$  es la desviación estándar de la muestra.

### **2.11. Nota ética**

Para el desarrollo de este estudio se cumplieron con las leyes y permisos vigentes en Argentina. Además, se siguieron los protocolos para el tratamiento de primates no humanos establecidos por la ASP (American Society of Primatologists), por el Comité de Uso y Cuidado Animal de Argentina y por el Consejo Argentino de Investigación (CONICET).

# CAPÍTULO III

## *Factores sociales, hormonales y genéticos relacionados a los períodos de descanso nocturno en primates*

---

### **3. Estudio de los factores sociales, hormonales y genéticos en relación al uso y selección de árboles dormideros (AD) y sitios dormideros (SD) y, a los patrones de agrupamiento nocturno.**

#### **3.1. Introducción**

Los comportamientos relacionados al descanso nocturno (como los patrones de uso y selección de SD y AD) pueden estar afectados por factores sociales y no sociales (Anderson 1984, Takahashi 1997). Dentro de los factores sociales se incluyen la dinámica social intra-grupal durante el día, la existencia de grupos de conespecíficos en el área, los factores relacionados al agrupamiento nocturno como por ejemplo el estrés y, las relaciones genéticas o de parentesco entre los individuos que conforman los grupos sociales. El estudio de estos factores trae aparejado el análisis de varias hipótesis no mutuamente excluyentes (H): H. social, H. de defensa del área de acción, H. relacionada al estrés y H. de las relaciones de parentesco.

La función social de los SD es analizada dentro de la **hipótesis social (H.1)** y ha sido considerada como uno de los factores que modelan el uso de los SD y AD (Anderson 1984). Generalmente, el agrupamiento entre individuos durante la noche es más cohesivo que durante el día, lo que podría relacionarse con la función que cumplen los SD al facilitar la reunión de los individuos y el contacto e interacción social entre ellos (Kinzey y Wright 1982, Anderson 1984, Anderson y McGrew 1984, Takahashi 1997, Di Bitetti *et al.* 2000). Los AD presentan características estructurales que permiten que varios individuos permanezcan juntos y puedan interactuar entre sí (Di Bitetti *et al.* 2000, Kowaleswi y Zunino 2005, Albert *et al.* 2011, Brotcorne *et al.* 2014). La composición de los grupos para el descanso podría reflejar los lazos sociales entre individuos que se observan durante el día. En *Cebus apella nigrinus* existen estudios que afirman que los individuos que descansan agrupados son, en general, los que presentan mayor tolerancia

espacial o mayor cantidad de interacciones afiliativas durante el día, como así también los que conforman las parejas reproductivas (Di Bitetti *et al.* 2000). Por otro lado, las diferentes clases de edad y sexo podrían presentar patrones de agrupamientos distintos según su vulnerabilidad frente a los riesgos que corren al descansar agrupados o aislados durante la noche (Anderson 1984, Takahashi 1997, Reichard 1998, Di Bitetti *et al.* 2000).

La competencia por recursos entre grupos de la misma especie que habitan en el mismo sitio podría afectar el uso y selección de SD en primates (Anderson 1984). Existen dos posibles estrategias que otorgarían ventajas sobre la protección de los recursos dependiendo del grado de agresión. Una de las estrategias desarrolladas presentada por especies con alto grado de agresividad entre conespecíficos consiste en que los grupos eviten utilizar los SD ubicados en áreas de uso compartidas cuando los grupos vecinos están cerca (Anderson 1984, Von Hippel 1998, Li *et al.* 2006, Smith *et al.* 2007, Phoonjampa *et al.* 2010, Albert *et al.* 2011). En cambio, en especies con bajo grado de agresividad (en las que los encuentros entre grupos no resultan en individuos con daños severos) se espera encontrar la estrategia contraria (Day y Elwood 1999, Teichroeb *et al.* 2012). Esta estrategia consiste en que los grupos tengan mayor cantidad de SD en áreas de superposición y/o los utilicen con mayor frecuencia que aquellos no ubicados en áreas de solapamiento para resguardar los recursos limitantes mediante su presencia. La **hipótesis de defensa del área de acción (H.2)** postula que la presencia de grupos vecinos afecta los patrones de selección y uso de los SD. La distribución de los SD en el área de acción de los grupos, la frecuencia de uso de los mismos y la emisión de aullidos desde los SD representarían estrategias para proteger los recursos de grupos de conespecíficos disminuyendo la probabilidad de conflictos. Los aulladores utilizan las vocalizaciones de larga distancia (aullidos) para comunicarse con individuos de grupos vecinos con el fin de regular la distancia inter-grupo (Baldwin y Baldwin 1976) y/o evaluar la fuerza o capacidad relativa de pelea del grupo que emite las vocalizaciones (Sekulic 1982 a y b, Kitchen 2004) evitando las peleas entre individuos de diferentes grupos de la misma especie.

Los glucocorticoides, como el cortisol, son hormonas que se relacionan directamente con las respuestas a factores estresantes. Un aumento en los niveles de cortisol refleja la exposición ante situaciones de estrés social y/o ecológico al que están sometidos los individuos (Sapolsky *et al.* 2000, Creel 2001, Abbott *et al.* 2003, Behie *et al.* 2010, Michel *et al.* 2011). La competencia intra-grupal por la posición en los grupos

formados para el descanso nocturno fue observada en varias especies de primates, entre los que se encuentran los monos aulladores ([*Alouatta seniculus*] Gaulin y Gaulin 1982; [*Alouatta caraya*] Kowalewski y Zunino 2005). Los individuos están expuestos a situaciones de estrés producto de la posición menos favorable en los grupos para dormir (Creel 2001). Según lo anteriormente planteado, la **hipótesis relacionada al estrés (H.3)** postula que los niveles de metabolitos de cortisol presentes en las heces de los individuos que descansan en las posiciones menos favorables de los grupos formados para el descanso nocturno son más altos que los niveles de los individuos que ocuparon las posiciones más favorables (las posiciones centrales). Las técnicas de muestreo no invasivas empleadas para la recolección de muestras de heces utilizadas en estudios hormonales tienen la ventaja de que los individuos no son perturbados durante la colecta de las muestras (Ziegler y Wittwer 2005, Martínez-Mota *et al.* 2008).

El reconocimiento entre individuos según su parentesco y las interacciones sociales diferenciales en las que se involucran afectan la dinámica social de los grupos (Lynch *et al.* 2017). La **hipótesis de las relaciones de parentesco (H.4)** explora los aspectos comportamentales relacionados al agrupamiento para el descanso nocturno en asociación a la relación genética entre individuos que viven en un mismo grupo social. Se observó en *Papio papio* (Anderson y Mc Grew 1984) y en *Macaca fuscata* (Takahashi 1997) que el agrupamiento nocturno es modelado por el parentesco entre los individuos. En *Papio papio* (Anderson y Mc Grew 1984), *Macaca fuscata* (Takahashi 1997) y en *Microcebus murinus* (Eberle y Kappeler 2006) se encontró que los individuos emparentados componen los grupos formados para descansar durante la noche, promoviendo que las ventajas otorgadas por el agrupamiento como la protección contra depredadores, la capacidad de termorregulación conductual, y la posibilidad de participar de interacciones afiliativas, afecten a individuos parientes beneficiándolos más que a los no parientes. Las relaciones genéticas o de parentesco entre individuos pueden ser estudiadas mediante el análisis de secuencias polimórficas como los microsatélites (Oklander 2006). Para el análisis de las relaciones genéticas entre individuos de primates silvestres se han utilizado muestras de heces obtenidas con técnicas no invasivas de colecta (chimpancé [*Pan troglodytes schweinfurthii*] (Constable *et al.* 2001); mono aullador negro y dorado [*Alouatta caraya*] (Oklander *et al.* 2004, Oklander 2006; Oklander *et al.* 2014, Oklander *et al.* 2017); babuino de Anubis [*Papio hamadryas anubis*] Lynch *et al.* 2017). La información obtenida a partir de análisis genéticos utilizada simultáneamente con información adquirida de estudios comportamentales, permite

analizar con mayor profundidad las relaciones entre individuos dentro y entre grupos (Kowalewski 2007).

### **3.1.1 Objetivos específicos**

Poner a prueba las cuatro hipótesis relacionadas a factores sociales (H. social, H. de defensa del área de acción, H. relacionada al estrés y H. de las relaciones de parentesco) para explorar el efecto de dichos factores sobre el uso y selección de los SD y AD dormideros, así como también el efecto sobre los patrones de agrupamiento nocturno en una población de *Alouatta caraya* viviendo en estado silvestre en un ambiente fragmentado.

### **3.2. Hipótesis social (H.1):**

La **H.1** postula que las características (tamaño y composición) de los grupos sociales y las relaciones sociales entre los individuos son los factores que modelan los patrones de uso de los AD y los patrones de agrupamiento nocturno. Según lo anteriormente mencionado planteamos las siguientes predicciones:

- P1.1** Los individuos utilizan para descansar por las noches más frecuentemente estructuras que facilitan el agrupamiento de dos o más individuos como horquetas horizontales gruesas y ramas horizontales gruesas
- P 1.2** Los individuos inmaduros presentan mayor frecuencia de agrupamiento nocturno que los individuos maduros quienes presentan mayor frecuencia de descanso aislado, ya que existe una relación inversa entre las clases de edad y la frecuencia de contacto con otros individuos.
- P 1.3** En relación a las clases de sexo, los machos presentan mayor frecuencia de descanso aislado que las hembras.
- P 1.4 A)** Los individuos sub-adultos y adultos agrupados durante el descanso nocturno son aquellos que presentan mayor cantidad de eventos de acicalamiento

**B)** Los individuos sub-adultos y adultos agrupados durante el descanso nocturno son aquellos que presentan mayor preferencia social (representada por tolerancia espacial en actividades sociales diurnas)

**C)** Los individuos sub-adultos y adultos agrupados durante el descanso nocturno son aquellos que durante el día se ven involucrados en comportamientos sexuales.

### **3.2.1. Resultados para la H.1**

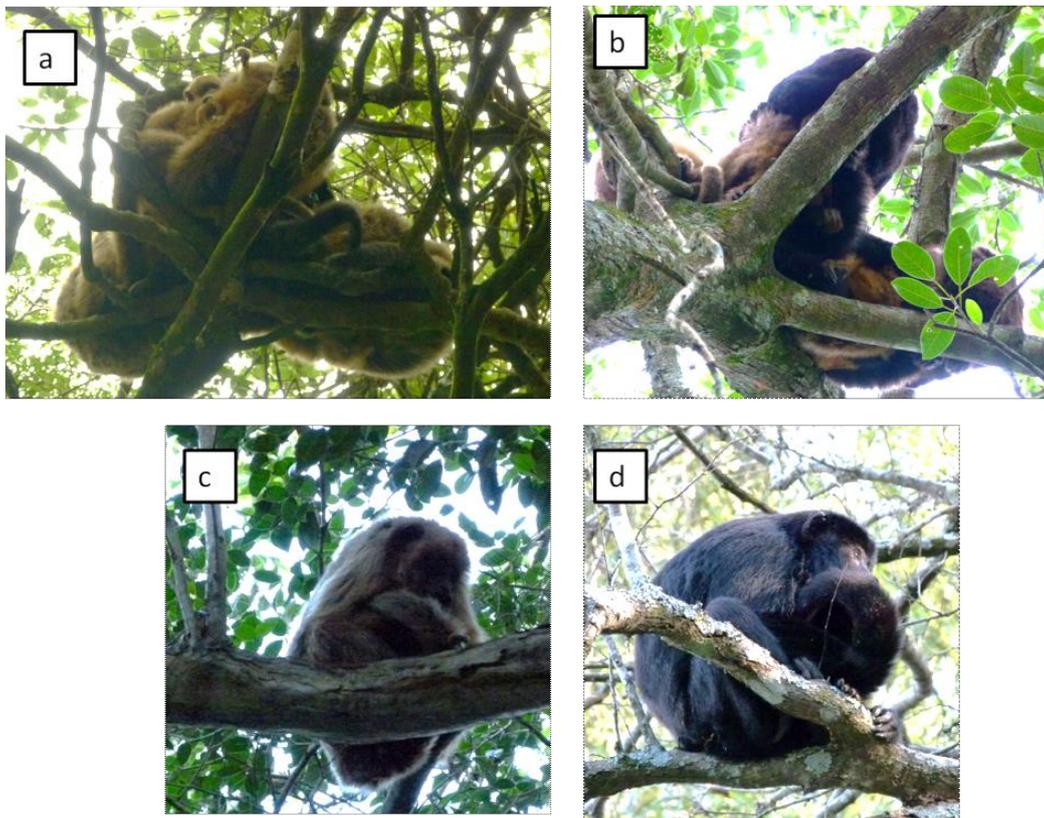
#### *Estructuras utilizadas para el descanso nocturno*

Se exploraron los efectos del agrupamiento nocturno sobre los patrones de uso de diferentes estructuras utilizadas para descansar durante la noche. Para tal fin utilizamos los registros en los que se describen cómo descanso (asilado o agrupado) cada individuo adulto y sub-adulto, durante todas las noches de estudio. Así, obtuvimos un total de 409 registros. Cada registro corresponde a una observación de un individuo en una mañana mientras permanecía inmóvil en el AD. De los 409 registros, 149 corresponden a individuos descansando aislados y 260 a individuos agrupados. De los 260 registros para individuos agrupados, 129 corresponden a grupos compuestos por 2 individuos, 63 a grupos de 3 individuos, 25 a grupos de 4 individuos, 27 a grupos de 5 individuos y 16 a grupos compuestos por 6 individuos (Fig. III1). En este análisis utilizamos las categorías de estructuras según forma (horqueta/rama, Fig. III1 c y d), inclinación (horizontal/vertical) y grosor (fina = 0-5 cm de diámetro, mediana = 5-10 cm de diámetro y gruesa = más de 10 cm de diámetro) que se detallan en la sección 2.6.3 del Capítulo II. En la Tabla 3.1 se puede observar que los grupos formados por seis individuos nunca seleccionaron estructuras finas para descansar mientras que los grupos formados por cinco, cuatro y tres individuos utilizaron estructuras finas el 15.7% de los registros (18 noches de 115) y únicamente fueron horquetas horizontales.

Para testear la **P 1.1** utilizamos 254 registros que corresponden a las noches en las que observamos a individuos descansando aislados y/o agrupados utilizando estructuras gruesas, ya sean ramas u horquetas. Los registros obtenidos por grupo se detallan en la Tabla 3.2. Para este análisis consideramos únicamente a los individuos adultos y sub-

adultos (la metodología y definiciones utilizadas en la recolección de los datos se detalla en la sección 2.6.3 Capítulo II). Aplicando una prueba de Chi-cuadrado ( $\chi^2$ ) analizamos las diferencias en la frecuencia de uso de las diferentes formas de las estructuras gruesas según si los individuos descansaron agrupados o aislados (P 1.1) (ver sección 2.10.1 del Capítulo II). Considerando los registros de los individuos que descansaron aislados de cuatro grupos en estudio, obtuvimos un total de 59 eventos en los que se utilizaron horquetas y 33 eventos en los que utilizaron ramas. Para los individuos que descansaban agrupados obtuvimos un total de 116 eventos en los que utilizaron horquetas y 46 eventos en los que utilizaron ramas. Los resultados de la prueba de Chi-cuadrado indican que las estructuras gruesas en forma de horquetas son significativamente más utilizadas por individuos que descansan agrupados que por los que descansan de manera aislada, mientras que para las ramas gruesas no hemos encontrado diferencias estadísticamente significativas en la frecuencia de uso entre individuos que descansan aislados y los que descansan agrupados ( $\chi^2_{\text{horqueta gruesa}}: 4.8, \text{gl} = 1, p = 0.02, \chi^2_{\text{rama gruesa}}: 1.06, \text{gl} = 1, p = 0.302$ ).

**Fig. III1:**



**Fig. III1.** Individuos descansando de forma agrupada y aislada utilizando distintas estructuras. Grupo formado para el descanso nocturno utilizando una estructura en forma de horqueta (a y b), hembra adulta descansando aislada en estructura en forma de rama (c) y macho adulto descansando aislado en estructura en forma de horqueta (d).

**Tabla 3.1.** Registros de las estructuras utilizadas según la cantidad de individuos que componen los grupos formados para el descanso nocturno.

ESTRUCTURAS (% de uso)												
FORMA		HORQUETAS							RAMAS			
INCLINACIÓN		HORIZONTAL			VERTICAL			INCLINADA	HORIZONTAL			
GROSOR		<i>F</i>	<i>M</i>	<i>G</i>	<i>F</i>	<i>M</i>	<i>G</i>	<i>M</i>	<i>G</i>	<i>F</i>	<i>M</i>	<i>G</i>
CANTIDAD DE INDIV.	1	15,4	16,8	38,3	2,7	0,7	0,7	1,3	0,7	0,7	0,7	22,1
	2	8,5	26,4	44,2	1,5	0,8	0	0,8	0	1,5	0,8	15,5
	3	7,9	27	41,3	0	0	8	1,6	0	0	0	14,3
	4	12	12	52	0	0	0	4	0	0	0	20
	5	3,7	37	33,3	0	0	0	0	3,7	0	0	22,2
	6	0	25	25	0	0	0	6,2	6,2	0	0	37,5

**Tabla 3.2.** Registro de las estructuras gruesas en forma de horqueta y rama utilizadas para descansar durante la noche por individuos agrupados y aislados.

	GRUPOS							
	GT		GCN		GS		GA	
	<i>0</i>	<i>1</i>	<i>0</i>	<i>1</i>	<i>0</i>	<i>1</i>	<i>0</i>	<i>1</i>
<i>Cant. Indiv.</i>								
Rama	6	3	4	7	9	24	14	12
Horqueta	15	33	8	31	3	23	33	29
<i>Total Estruct. Gruesas</i>	<i>21</i>	<i>36</i>	<i>13</i>	<i>38</i>	<i>12</i>	<i>47</i>	<i>47</i>	<i>41</i>

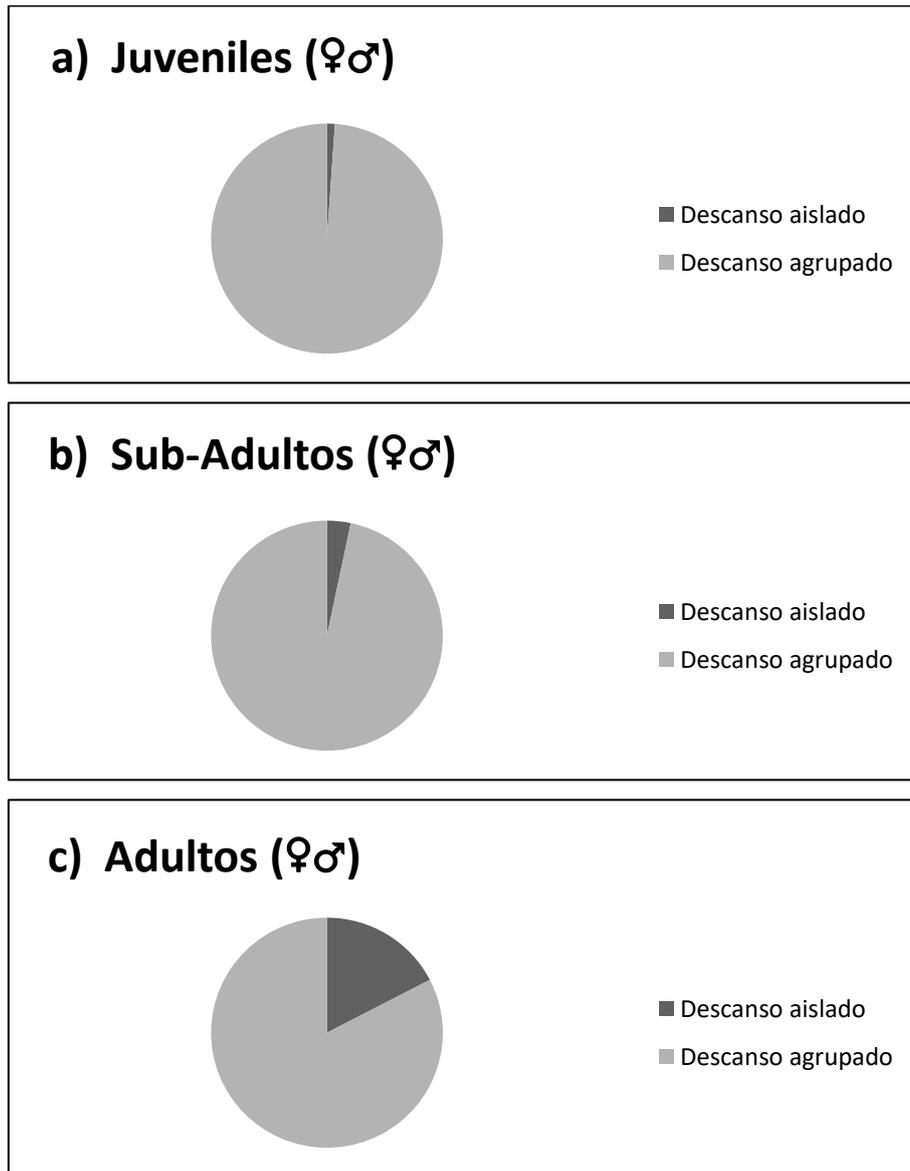
*Cant. Indiv*: cantidad de individuo: 0= un individuo descansando aislado. 1= individuos agrupados. GT: grupo *Tacuara*, GCN: grupo *Caravana Naranja*, GS: grupo *Sena*, GA: grupo *Alicia*

### *Patrones de agrupamiento nocturno en relación a las clases de edad*

Para explorar los posibles efectos de la edad (**P 1.2**) de los individuos sobre los patrones de agrupamiento utilizamos 1275 registros pertenecientes a los individuos adultos, sub-adultos, juveniles e infantes, machos y hembras (Tabla 3.3). Los individuos fueron identificados según lo detallado en la sección 2.2 del Capítulo II y clasificados en las categorías de edad/sexo según los criterios que se describen en la sección 2.2.1 del mismo Capítulo.

En relación a la edad de los individuos y los patrones de agrupamiento (**P 1.2**), hemos observado que los individuos inmaduros de ambos sexos (infantes de 0 a 1 año) nunca descansaron de manera aislada durante el período de estudio. En el 100% de las observaciones ( $N = 196$ ) realizadas a campo, los individuos inmaduros han sido registrados descansando en contacto con una hembra adulta que cubría casi totalmente su cuerpo dejando sin cubrir, a veces, la cola del individuo inmaduro. Los juveniles, tanto machos como hembras (individuos de 1 a 3 años en hembras y de 1 a 4 años en machos [Rúmiz 1990]), han sido observados descansando de manera aislada solo en el 1.1% de los registros para juveniles ( $N = 259$ ,  $N_{\text{aislado}}=3$ ) (Fig. III2 a). Cabe aclarar que estos tres casos de descanso aislado han sido presentados por Coco ( $N_{\text{aislado}}=2$ ) y Lisa ( $N_{\text{aislado}}=1$ ) y que al momento de estos registros los individuos se encontraban cercanos a la etapa de finalización del período juvenil correspondiente a cada clase de sexo. Los individuos sub-adultos presentaron 3,3% de registros de descanso aislado ( $N_{\text{total}} = 61$ ,  $N_{\text{aislado}} = 2$ ), y los individuos adultos el 17.4% ( $N_{\text{total}} = 759$ ,  $N_{\text{aislado}} = 132$ ) (Fig. III2 b y c). No se consideraron como ‘agrupados’ cuando los individuos adultos descansaban junto a individuos inmaduros. Todas las clases de edad presentan una menor proporción de descanso aislado que de descanso agrupado, más allá del sexo de los individuos.

**Fig.III2:**



**Fig. III2.** Porcentaje de noches en la que los individuos de distintas clases de edad descansan agrupados/aislados. a) Juveniles, b) Sub-adultos y c) Adultos.

*Patrones de agrupamiento nocturno en relación a las clases de sexo*

Para explorar los posibles efectos del sexo (**P 1.3**) de los individuos sobre los patrones de agrupamiento utilizamos 1275 registros pertenecientes a los individuos adultos, sub-adultos, juveniles e infantes, machos y hembras (Tabla 3.3). Los individuos fueron identificados según lo detallado en la sección 2.2 del Capítulo II y clasificados en las categorías de edad/sexo según los criterios que se describen en la sección 2.2.1 del mismo Capítulo.

Para evaluar si los valores de  $N_{\text{aislado}}$  que presentaron los individuos adultos/sub-adultos son afectados por el sexo (**P 1.3**) aplicamos un GLMM (ver sección 2.10.1 del Capítulo II). En el modelo la variable respuesta fue la proporción de noches en que cada individuo se encontraba descansando aislado (hembras adultas/sub-adultas  $N_{\text{Total}} = 497$  y  $N_{\text{aislado}} = 95$ , y los machos adultos/sub-adultos  $N_{\text{Total}} = 262$  y  $N_{\text{aislado}} = 37$ ), la variable predictora fue el sexo y como factor aleatorio consideramos la identidad de los individuos. Los resultados obtenidos no fueron estadísticamente significativos, sin embargo, indican que los machos presentan una tendencia no significativa a descansar más agrupados que las hembras (Intercepto: Estimate = -0.96, Error stand = 0.14, gl = 19, z-value = -7.06, p = 0.00; MACHOS: Estimate = -0.17, Error stand = 0.23, gl = 19, z-value = -0.72, p = 0.47). Para este análisis no se consideró el estado reproductivo de los individuos que es analizado en la P 1.4 C.

**Tabla 3.3.** Patrones de agrupamiento durante el descanso nocturno de todos los individuos estudiados.

Sexo/Edad	Grupo	Individuo	N	$N_{\text{aislado}}$	$N_{\text{agrup}}$	
HA	GT	<i>Clara</i>	45	8	37	
		<i>Alma</i>	45	1	44	
		<i>Tita</i>	37	2	35	
		<i>Lory</i>	28	3	25	
	GCN	<i>Berta</i>	47	7	40	
		<i>Antú</i>	47	8	39	
	GS	<i>Inés</i>	42	3	39	
		<i>Violeta</i>	42	3	39	
	GA	<i>Fea</i>	41	16	25	
		<i>Orejas</i>	41	11	30	
		<i>Lasin</i>	41	19	22	
		<i>Ita</i>	41	14	27	
			<b>TOTAL</b>	<b>497</b>	<b>95</b>	<b>402</b>
			<b>Promedio</b>	<b>41,4</b>	<b>8</b>	<b>33,5</b>
			<b>SD (±)</b>	<b>5,1</b>	<b>6</b>	<b>7,3</b>

**Tabla 3.3.** Patrones de agrupamiento durante el descanso nocturno de todos los individuos estudiados (cont.)

Sexo/Edad	Grupo	Individuo	N	N <sub>aislado</sub>	N <sub>agrup</sub>
<b>HSA</b>	GT	<i>Tita</i>	8	1	7
		<i>Lory</i>	17	1	16
	<b>TOTAL</b>		<b>25</b>	<b>2</b>	<b>23</b>
	<b>Promedio</b>		<b>12,5</b>	<b>1</b>	<b>11,5</b>
	<b>SD (±)</b>		<b>6,4</b>	<b>0</b>	<b>6,4</b>
<b>JUV</b>	GCN	<i>Coco</i>	47	2	45
		<i>Irupé</i>	12	0	12
	GS	<i>Nahuel</i>	6	0	6
		<i>Liza</i>	41	1	40
	GA	<i>Juv. Fea</i>	41	0	41
		<i>Juv. Orejas</i>	41	0	41
		<i>Juv. Ita</i>	39	0	39
		<i>Juv. Lasin</i>	32	0	32
	<b>TOTAL</b>		<b>259</b>	<b>3</b>	<b>256</b>
	<b>Promedio</b>		<b>32,4</b>	<b>0,4</b>	<b>32</b>
	<b>SD (±)</b>		<b>15,1</b>	<b>0,7</b>	<b>14,7</b>
<b>INF</b>	GT	<i>Inf. Alma</i>	21	0	21
		<i>Inf. Clara</i>	21	0	21
	GCN	<i>Inf. Berta</i>	32	0	32
		<i>Inf. Antú</i>	38	0	38
	GS	<i>Fiona (inf. Inés)</i>	43	0	43
		<i>Charrita (inf. Vio.)</i>	41	0	41
	<b>TOTAL</b>		<b>196</b>	<b>0</b>	<b>196</b>
	<b>Promedio</b>		<b>32,7</b>	<b>0</b>	<b>32,7</b>
<b>SD (±)</b>		<b>9,8</b>	<b>0</b>	<b>9,8</b>	
<b>MA</b>	GT	<i>Gabo</i>	45	8	37
	GCN	<i>Pacho</i>	47	4	43
		<i>Evo</i>	43	5	38
	GS	<i>Enzo</i>	41	7	34
		<i>Parra</i>	41	3	38
	GA	<i>Guanche</i>	4	0	4
		<i>Sandro</i>	41	10	31
	<b>TOTAL</b>		<b>262</b>	<b>37</b>	<b>225</b>
	<b>Promedio</b>		<b>37,4</b>	<b>5,3</b>	<b>32,1</b>
<b>SD (±)</b>		<b>15</b>	<b>3,3</b>	<b>13</b>	
<b>MSA</b>	GS	<i>Nahuel</i>	36	0	36
<b>TOTAL</b>			<b>1275</b>	<b>137</b>	<b>1138</b>
<b>Promedio</b>			<b>35,4</b>	<b>3,8</b>	<b>31,6</b>
<b>SD (±)</b>			<b>12,4</b>	<b>5,04</b>	<b>11,3</b>

HA (hembra adulta), HSA (hembra sub-adulta), JUV (juveniles machos y hembras), INF (infantes machos y hembras), MA (macho adulto), y MSA (macho sub-adulto). Se detallan la cantidad de registros obtenidos por individuo (N), la cantidad de registros de descanso sin agrupamiento (N<sub>aislado</sub>) y de descanso agrupado (N<sub>agrup</sub>). GT: grupo *Tacuara*, GS: grupo *Sena*, GCN: grupo *Caravana Naranja*, GA: Grupo *Alicia*.

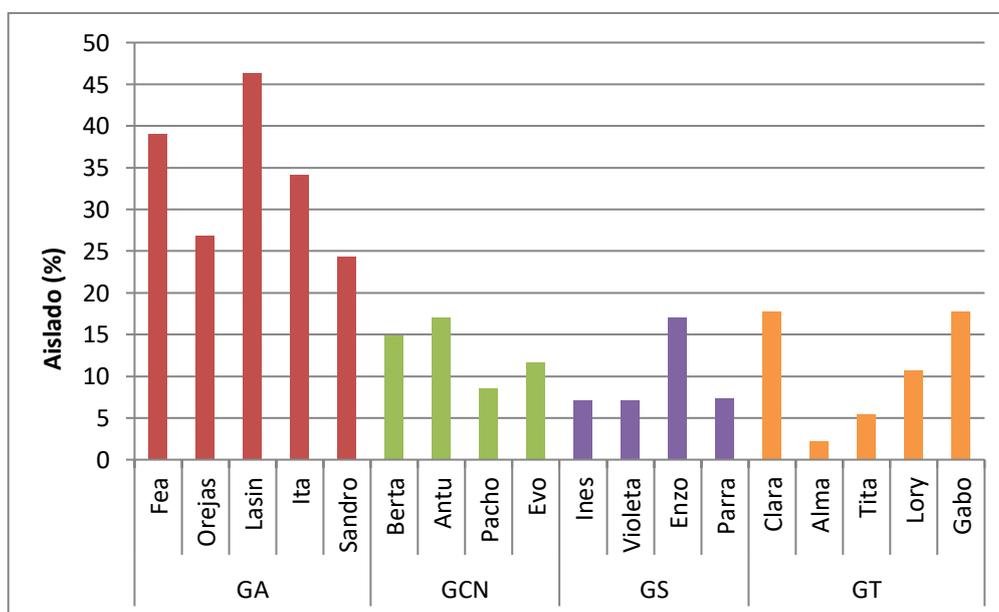
A partir de los resultados mencionados anteriormente, en los que no encontramos un patrón de agrupamiento para los individuos adulto/sub-adultos, surge el interrogante de si el agrupamiento es un comportamiento específico de cada individuo, es decir, si está relacionado a la “identidad” de los individuos. Para responder a este interrogante, evaluamos si la identidad de los individuos afecta la probabilidad de descansar de manera aislada utilizando un GLMM (ver sección 2.10.1 del Capítulo II). En el modelo consideramos como variable respuesta la proporción de noches en que cada individuo se encontraba descansando aislado y como variable predictora la identidad del individuo. Todos los individuos que componen el grupo *Alicia* presentaron los valores más altamente significativos para la probabilidad de descanso aislado en comparación a los otros grupos en estudio (Tabla 3.4, Fig. III3). Los valores para el individuo *Guanche* no fueron considerados debido a la baja cantidad de registros (N = 4). En el grupo *Caravana Naranja* las hembras adultas presentan valores significativos (\*) relacionados a la probabilidad de descansar aisladas mientras que los machos adultos del mismo grupo no presentan valores significativos para el descanso aislado (Tabla 3.4, Fig. III3). En el grupo *Tacuareal* una hembra adulta (*Clara*) y el macho adulto (*Gabo*) presentan valores significativos (\*) en la de probabilidad de descanso aislado y, finalmente para el grupo *Sena* solo un macho adulto (*Enzo*) presenta valores significativos en la de probabilidad de descanso aislado (\*) (Tabla 3.4, Fig. III3). Los resultados obtenidos indican que no existe un patrón claro en los grupos o individuos estudiados y que el descanso agrupado o aislado podría estar sujeto a variables individuo-dependientes.

**Tabla 3.4.** Resultados de los GLM para la P 1.2. (Significancia de  $p = 0$  '\*\*\*\*' 0.001 '\*\*\*' 0.01 '\*\*').

GRUPO	Indiv	Sexo/edad	Estimate	Error Stand	z-value	p
GT	Intercep (Alma)	HA	-2.009	0.41	-4.8	0.000 ***
	Clara	HA	1.08	0.47	2.31	0.02 *
	Lory	HA/SA	0.76	0.52	1.74	0.14
	Tita	HA/SA	0.4	0.53	0.75	0.45
	Gabo	MA	1.08	0.47	2.31	0.02 *
GCN	Berta	HA	0.96	0.47	2.05	0.04 *
	Antú	HA	1.056	0.46	2.25	0.02 *
	Pacho	MA	0.63	0.49	1.3	0.19
	Evo	MA	0.81	0.48	1.7	0.09
GS	Inés	HA	0.54	0.5	1.07	0.28
	Violeta	HA	0.54	0.5	1.07	0.28
	Enzo	MA	1.05	0.47	2.22	0.02 *
	Parra	MSA	0.55	0.5	1.1	0.27
GA	Ita	HA	1.6	0.46	3.47	0.000 ***
	Orejas	HA	1.39	0.46	2.99	0.002 **
	Lasin	HA	1.91	0.46	4.18	0.000 ***
	Fea	HA	1.73	0.46	3.76	0.000 ***
	Sandro	MA	1.31	0.46	2.81	0.004 **

HA: hembra adulta, HSA: hembra sub-adulta/adulta, MA: macho adulto, MSA: machos sub-adulto/adulto. GT: grupo *Tacuareal*, GS: grupo *Sena*, GCN: grupo *Caravana Naranja*, GA: Grupo *Alicia*.

**Fig. III3:**



**Fig. III3.** Patrón de descanso aislado presentado por los individuos adultos y sub-adultos de ambos sexos. Se expresa el porcentaje de registros en los que descansaron aislados (Aislados %). GA: Grupo *Alicia* (color rojo), GCN: grupo *Caravana Naranja* (color verde), GS: grupo *Sena* (color violeta) y GT: grupo *Tacuareal* (color naranja).

En relación al estudio de las clases de edad y sexo y su relación con el uso de los AD y SD, exploramos las diferencias en el orden de ingreso al SD, en el orden de salida desde el SD y las actividades realizadas en el SD y fuera de este. Para tal fin, utilizamos los registros obtenidos con la técnica sub-grupo focal (ver sección 2.5.1 del Capítulo II). Obtuvimos que los individuos permanecían en el SD 12 horas aproximadamente en los meses más cálidos (octubre - marzo) y 14 horas en los meses más fríos (abril - septiembre). A partir de las observaciones nocturnas realizadas durante el periodo de estudio (ver sección 2.5.2.1 del Capítulo II) encontramos que los individuos descansaron 10 horas aproximadamente durante la noche (la última actividad registrada fue alrededor de las 21 hs y el comienzo de las actividades se daba cerca de las 7 hs). Con respecto a la relación entre las categorías de edad/sexo y el orden de ingreso al SD obtuvimos que las hembras adultas entraban primeras al SD en el 40.74 % de los registros (N = 66 de 162) mientras que los machos adultos entraron primeros en el 21.6% de los registros (N = 35 de 162). En el 19.7% (N = 32 de 162) de los registros, ambos machos y hembras adultas entraban al SD simultáneamente. Los juveniles (machos y hembras) ingresaron primeros en el 16.7 % (N = 27 de 162) y lo hicieron acompañados de individuos adultos en el 1.2% (N = 2 de 162). Las hembras adultas fueron individuos que ingresaron últimos al SD en mayor frecuencia (53.08%, N= 86 de a162), luego los machos adultos (26.5 %, N = 43 de 162), machos y hembras adultos simultáneamente (6.8%, N = 11 de 162) y por último los juveniles solos (4.9%, N = 8 de 162) y acompañados de algún individuo adulto (1.8%; N = 3 de 162). En los meses más cálidos el/los primeros individuos ingresaban al SD en promedio a las 18:58 hs ( $\pm 29$  min) y el/los últimos los hacían a las 19:12 hs ( $\pm 27$  min), dejando un intervalo entre el primero y el último individuo de 15 ( $\pm 12$ ) min. En los meses más fríos los primeros individuos ingresaban, en promedio; a las 17:40 hs ( $\pm 46$  min) y los últimos a las 18:00 hs ( $\pm 40$  min), siendo el intervalo de tiempo entre el primero y el último (en promedio) de 20 ( $\pm 0:16$ ) min. Los individuos ingresaban al SD antes de que el sol se ocultó. En los meses cálidos el sol se ocultó (en promedio) a las 19:28 hs ( $\pm 21$  min), 30 min después de que los primeros individuos ya habían ingresado al SD y 16 minutos después de que los últimos individuos ingresaran. En los meses más fríos el sol se ocultó (en promedio) a las 18:25 hs ( $\pm 18$  min), 45 min después de que el primer individuo ingresara la SD y 25 min después del último individuo que ingreso. La actividad más frecuentemente realizada al ingresar al SD fue el descanso (71.6 %, N = 116 de 162), seguida de alimentación (18.5 %, N = 30 de 162), la emisión de vocalizaciones de larga distancia o aullidos (4.9%, N = 8 de 162), desplazamientos por el SD (1.8 %, N = 3 de

162), la vigilancia (1.2 %, N = 2 de 162), el juego (1.2 %, N = 2 de 162) y la cópula (0.6 %, N = 1 de 162) (las definiciones de las categorías de comportamiento registradas se detallan en la sección 2.5.2 del Capítulo II).

En relación al orden en el que los individuos salían de los SD observamos que las hembras adultas fueron las que generalmente se retiraban del SD en primer lugar (44.5 %, N = 77 de 173) seguidas por los machos adultos (31.2%, N = 54 de 173), adultos de ambos sexos en simultáneo (12.13 %, N = 21 de 173), juveniles y adultos en simultáneo (6.35%, N = 11 de 173) y, por último, los juveniles (5.8 %, N = 10 de 173). Con respecto a los individuos que se retiraron últimos del SD obtuvimos que las hembras adultas fueron las últimas en salir en el 49.13 % (85 de 173), los machos adultos en el 25.4 % (N = 44 de 173), los juveniles solos en el 9.8 % (N = 17 de 173) y los adultos de ambos sexos en simultáneo y los juveniles en compañía de uno o más adultos, ambas categorías lo hicieron en el 7.5 % (N = 13 de 173). En los meses más cálidos los primeros individuos en retirarse del SD lo hacían (en promedio) a las 6:44 hs ( $\pm$  58 min) hs y los últimos a las 7:04 hs ( $\pm$  1hs) quedando un intervalo entre el primero y el último de 20 ( $\pm$  23) min. En los meses más fríos el/los primeros individuos salían del SD a las 8:05 hs ( $\pm$  47 min) y el/los últimos a las 8:37 hs ( $\pm$  1 hs), de modo que entre el primero y el último había un intervalo de tiempo de 31 ( $\pm$  39) min. Cuando los individuos dejaban el SD el sol ya había salido. En los meses más cálidos el sol salió (en promedio) a las 6:17 hs ( $\pm$ 21 min) horas, 27 min antes de que saliera el primer individuo y 47 min antes de que saliera el último individuo. En los meses más fríos el sol salió (en promedio) a las 7:20 hs ( $\pm$  19 min), 45 min antes de que el primer individuo saliera del SD y 1:17 hs antes de que el último individuo se retirara del SD. Con respecto a las primeras actividades realizadas al salir del SD observamos que la alimentación fue la más frecuente representada en un 33.5 % de los registros (N = 58 de 173), seguida por orinar/defecar (26.01 %, N = 45 de 173), aullar (16.18 %, N = 28 de 173), reposo (12.14%, N = 21 de 173), desplazamiento (11.6%, N = 20 de 173) y juego (0.6%, N = 1 de 173).

### *Asociaciones entre individuos para el acicalamiento y para el descanso nocturno*

Con el fin de conocer los efectos de las interacciones afiliativas (acicalamiento ó *allogrooming*) sobre la composición de los grupos formados para el descanso nocturno (P 1.4 A), analizamos la relación entre la cantidad de eventos de acicalamiento por díadas y la frecuencia de descanso agrupado de los individuos que componen la díada. Consideramos al acicalamiento como un comportamiento afiliativo ya que ha sido descrito como un mecanismo que promueve y mantiene los lazos sociales entre individuos (Seyfarth y Cheney 1984, Di Bitetti 1997). El acicalamiento se describe en la sección 2.5.2 del Capítulo II. Un evento de acicalamiento es definido como cualquier interacción entre dos individuos que están involucrados haciendo y/o recibiendo acicalamiento (Di Bitetti 1997). Se consideraron como dos eventos distintos de acicalamiento cuando había una interrupción de al menos 5 minutos (Sánchez-Villagra *et al.* 1998).

Utilizamos los registros de los individuos adultos, sub-adultos y juveniles (con edades cercanas a la finalización del período juvenil correspondiente a cada clase de sexo) (ver sección 2.2.1, Capítulo II). Para conocer si existe relación entre las asociaciones diádicas para el acicalamiento y las asociaciones diádicas para el descanso nocturno, utilizamos los registros obtenidos en contexto de dormitorios con la técnica de barrido (ver descripción en la sección 2.5.1 del Capítulo II). Obtuvimos un total de 45 díadas de descanso de las cuales 30 díadas presentaron eventos de acicalamiento sobre un total de 1881 horas de observación (Tabla 3.5).

**Tabla 3.5.** Registros de eventos de acicalamiento por díadas (no se incluyen las díadas que no presentaron eventos de acicalamiento).

GRUPO	Nº díadas	Nº acic.	Hs obs	Reg. descanso
GT	10	89	473	192
GS	11	13	490	113
GCN	14	98	497	183
GA	3	5	421	20
<i>Total</i>	<i>38</i>	<i>205</i>	<i>1881</i>	<i>508</i>
<i>Promedio</i>	<i>9.5</i>	<i>51.25</i>	<i>470.25</i>	<i>127</i>
<i>DE (±)</i>	<i>4.6</i>	<i>49.03</i>	<i>34.3</i>	<i>79.6</i>

Nº díadas: cantidad de díadas que presentaron eventos de acicalamiento. Nº acic.: Cantidad de eventos de acicalamientos registrados. Hs obs: cantidad de horas obtenidas con la técnica de barrido. Reg. Descanso: cantidad de díadas de descanso registradas que presentaron eventos de acicalamiento. GT: grupo *Tacuareal*, GS: grupo *Sena*, GCN: grupo *Caravana Naranja*, GA: Grupo *Alicia*

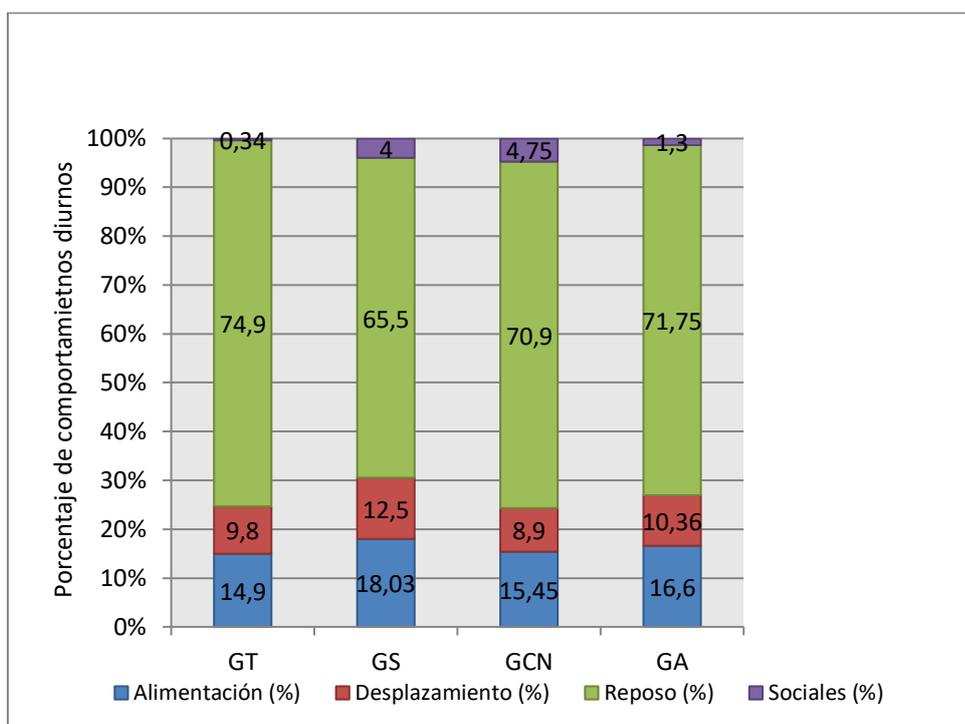
En la sección 2.10.3 del Capítulo II se describen los índices utilizados para analizar la relación entre las asociaciones nocturnas y las díadas formadas para el acicalamiento.

Utilizando  $Z_{\text{acic}}$  y  $Z_{\text{desc noct}}$  analizamos si existe relación entre la frecuencia de acicalamiento y la formación de grupos para el descanso nocturno (**P 1.4 A**) mediante el coeficiente de correlación de Spearman (ver sección 2.10.1 del Capítulo II). Los resultados indican que a medida que aumenta la cantidad de eventos de acicalamientos entre dos individuos también aumenta la probabilidad de que estos descansen juntos (Coeficiente de Spearman  $\rho = 0.44$ ,  $N = 45$ ,  $p < 0.002$ ).

#### *Patrones de asociación diurna y nocturna*

Evaluamos a continuación si las díadas formadas para el descanso nocturno son consistentes con las díadas formadas en diversos contextos sociales diurnos (**P 1.4 B**). Para tal fin, consideramos la tolerancia social (estimada a partir de la distancia espacial entre individuos) como una medida indirecta de la afiliación entre individuos en diferentes contextos diurnos: durante los períodos de reposo, durante los eventos de alimentación, durante los desplazamientos grupales y durante otro tipo de interacciones sociales como los aullidos, el juego social y los eventos de acicalamiento fuera del SD (Kowalewski 2007). Las definiciones de cada categoría de comportamientos se detallan en la sección 2.5.2 del Capítulo II. Los datos utilizados en este análisis fueron registrados cuando los individuos estaban fuera del SD mediante la “técnica de barrido” durante los días de seguimiento de los cuatro grupos (Sección 2.5.1 Capítulo II). Los comportamientos considerados en este análisis son los representados en mayor proporción dentro del repertorio comportamental de los grupos estudiados. Obtuvimos que los individuos dedicaron la mayor parte del día a reposar ( $70.7 \pm 3.9 \%$ ), seguido por los eventos de alimentación ( $16.2 \pm 1.4 \%$ ), desplazamientos ( $10.4 \pm 1.5 \%$ ) y, en última instancia, a las interacciones sociales ( $2.5 \pm 2.1\%$ ) (Fig. III4). Para el presente análisis se consideraron a los individuos adultos, sub-adulto y juveniles de mayor edad (los individuos inmaduros no se consideraron ya que no descansan aislados de sus madres) (las categorías de edad se describen en la sección 2.2.1 del Capítulo II).

**Fig. III4:**



**Fig. III4.** Porcentajes de comportamientos diurnos presentados por los cuatro grupos en estudio (GT: grupo Tacuaral, GS: grupo Sena, GCN: grupo Caravana Naranja y GA: grupo Alicia).

En la sección 2.10.3 del Capítulo II se describen los índices utilizados para analizar la relación entre las asociaciones diurnas y nocturnas. Los índices fueron calculados para 45 díadas. El  $I_{desc\ noct}$  fue calculado considerando la cantidad de noches en las que los individuos que componen cada díada descansaban juntos. El  $I_{diurno}$  fue calculado a partir de 6409 *scans* en los que los individuos que componen una díada fueron registrados realizando alguna de las cuatro actividades sociales diurnas descritas anteriormente. Para este análisis consideramos como individuos de una misma díada afiliativa a aquellos que se encontraban entre 0-2 metros de distancia (Kowalewski 2007).

Para analizar la **P 1.4 B** realizamos un análisis de correlación (ver sección 2.10.1 del Capítulo II) entre los valores de  $Z_{diurno}$  y los valores de  $Z_{desc\ noct}$ . Los resultados indican que las díadas formadas en diversos contextos durante el día están relacionadas positivamente con las díadas formadas para el descanso nocturno (Coeficiente de Spearman  $\rho = 0.31$ ,  $N = 45$ ,  $p = 0.03$ ).

Para conocer la relación entre las interacciones sociales en cada uno de los cuatro contextos diurnos considerados y la formación de las díadas para el descanso nocturno,

calculamos para el reposo, la alimentación, el desplazamiento y las interacciones sociales el índice de asociación ‘Twice-Weight’ (Cairns y Schwager 1987, Dias y Rodriguez-Luna 2006, Kowalewski 2007, Whitehead 2008) (ver sección 2.10.3 del Capítulo II).

En la Tabla 3.6 se detallan la cantidad de registros utilizados para el cálculo de los índices de asociación.

**Tabla 3.6.** Cantidad de registros utilizados para el cálculo de los índices de asociación.

GRUPO	Registros (N°)			
	Alimentación	Desplazamientos	Reposo	Otras actividades sociales
GCN	232	134	1067	71
GA	162	101	700	12
GT	184	121	927	4
GS	254	176	921	56
<b>Promedio</b>	<b>208</b>	<b>133</b>	<b>903,75</b>	<b>35,75</b>
<b>SD</b>	<b>42,3</b>	<b>31,7</b>	<b>151,6</b>	<b>32,8</b>

GT: grupo *Tacural*, GS: grupo *Sena*, GCN: grupo *Caravana Naranja*, GA: Grupo *Alicia*

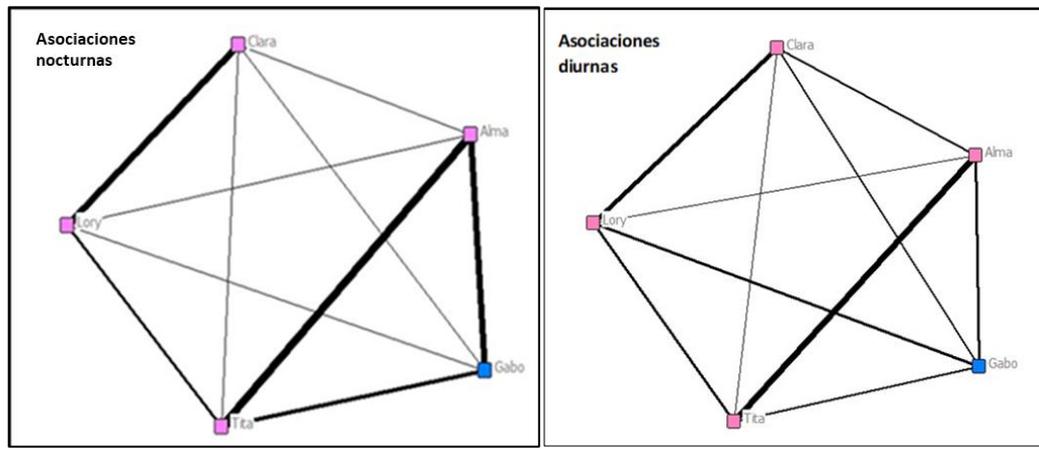
Utilizando el coeficiente de correlación de Spearman (ver sección 2.10.1 del Capítulo II) realizamos un análisis de correlación entre los valores de  $Z_{desc\ noct}$  y los valores de  $Z_{rt}$ ,  $Z_{fd}$ ,  $Z_{mv}$ , y  $Z_{sociales}$  (**P 1.4 B**). Los resultados indican que las díadas formadas para alimentación y para el reposo diurno están relacionadas con las díadas formadas para el descanso nocturno ( $Z_{desc\ noct}/Z_{fd}$ : Coeficiente de Spearman  $\rho = 0.32$ ,  $N = 45$ ,  $p = 0.03$ ,  $Z_{desc\ noct}/Z_{rt}$ : Coeficiente de Spearman  $\rho = 0.33$ ,  $N = 45$ ,  $p = 0.02$ ). No encontramos relación entre las díadas formadas durante los desplazamientos con respecto a las díadas formadas durante el descanso nocturno ( $Z_{desc\ noct}/Z_{mv}$ : Coeficiente de Spearman  $\rho = 0.2$ ,  $N = 45$ ,  $p = 0.17$ ) ni entre las interacciones sociales diurnas y las díadas formadas para el descanso nocturno ( $Z_{desc\ noct}/Z_{sociales}$ : Coeficiente de Spearman  $\rho = 0.2$ ,  $N = 45$ ,  $p = 0.18$ ).

Adicionalmente a los análisis estadísticos descriptos anteriormente, realizamos un análisis de redes sociales (ver sección 2.10.2 del Capítulo II) para explorar la correspondencia en las relaciones entre individuos en diferentes contextos. Construimos matrices de frecuencias de asociación para todas las díadas de todos los grupos estudiados. Con cada matriz obtenida construimos una red de frecuencia de asociación entre individuos (Fig. III5). En cada red los nodos representen a los individuos y el grosor

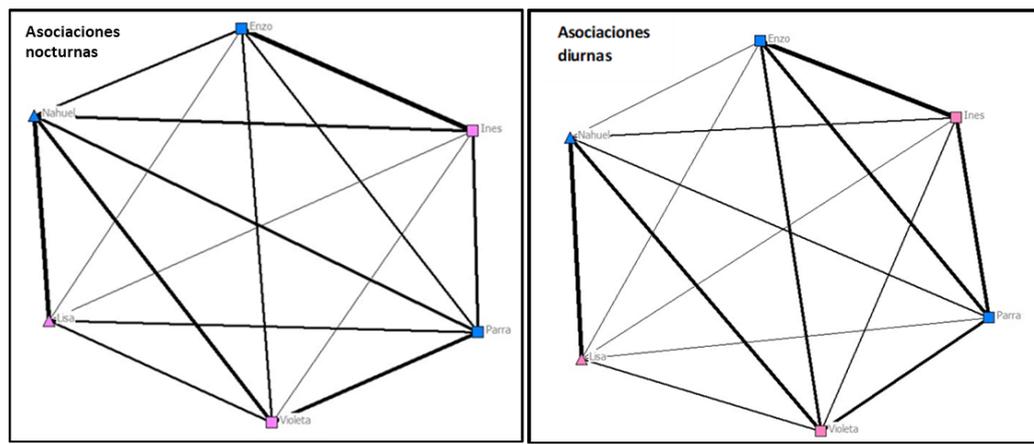
de los lazos que los unen indique la cantidad de veces que se asociaron o “frecuencia de asociación” (la línea más gruesa representa mayor número de veces que esos individuos estuvieron asociados). Los lazos no tienen dirección ya que no estamos evaluando cuales de los individuos inicia las interacciones. A su vez, los nodos poseen atributos (forma y color) que permiten identificar rápidamente la clase de edad y sexo del individuo al cual representan. Utilizamos la forma de los nodos para representar las clases de edad: nodos cuadrados representan individuos maduros (adultos u sub-adultos) y los nodos triangulares representan individuos juveniles. El color del nodo ha sido utilizado para representar las clases de sexo de los individuos, los nodos color rosado representa a las hembras y los de color azul a los machos.

**Fig. III5:**

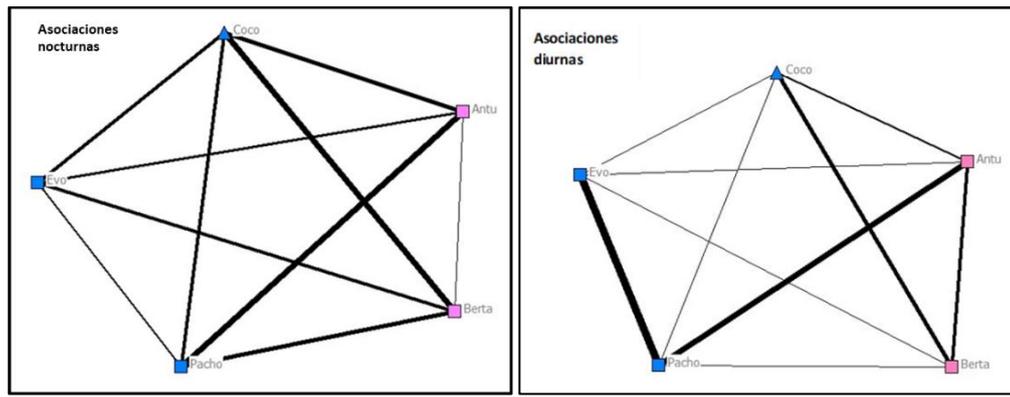
**1) Grupo Tacuaral:**



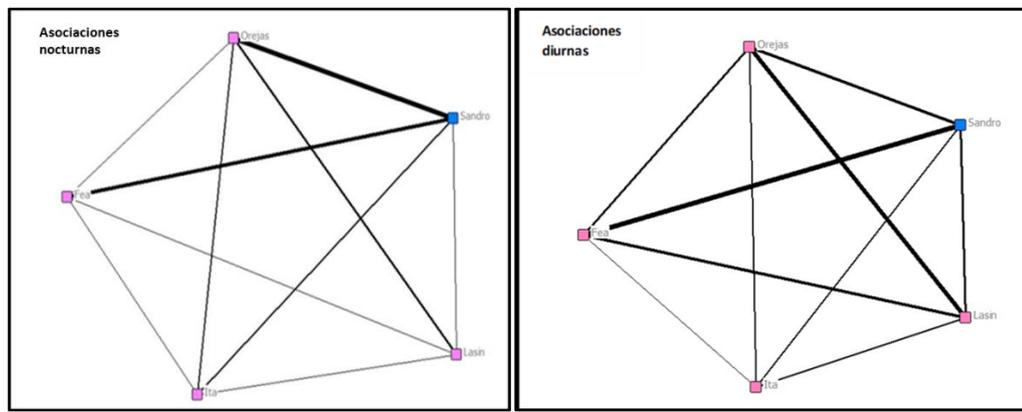
**2) Grupo Sena:**



### 3) Grupo Caravana Naranja:



### 4) Grupo Alicia:



**Fig. III5:** Redes sociales representando las asociaciones entre individuos durante el descanso nocturno y las asociaciones durante las actividades diurnas para los cuatro grupos en estudio.

En la red de descanso nocturno obtenida para el grupo *Tacuara* (Fig. III5 1) observamos que existe una relación fuerte entre los individuos *Clara-Lory* y entre los individuos *Gabo-Alma-Tita*. Entre estos tres últimos se observa que existe una relación más fuerte entre los individuos *Alma* y *Tita* y entre *Alma* y *Gabo* que entre los individuos *Tita* y *Gabo*. En la red de asociaciones diurnas observamos que las relaciones entre todos los individuos aumentan, manteniéndose una mayor fuerza de relación entre los individuos *Lory-Clara* y *Alma-Tita*, tal como se encuentran en la red de descanso nocturno.

En la red de descanso nocturno obtenida para el grupo *Sena* (Fig. III5 2) se observa una fuerte asociación entre los individuos *Enzo-Inés* y *Nahuel-Lisa*, mientras que la

fuerza de las asociaciones entre los individuos *Nahuel-Parra*, *Nahuel-Inés*, *Nahuel-Violeta*, *Parra-Violeta* e *Inés-Parra* son intermedias. El patrón general de asociaciones diurnas se corresponde con el patrón observado en la red de descanso nocturno. Las relaciones entre los individuos *Enzo-Inés* y *Nahuel-Lisa* están representadas con la misma intensidad en la red de asociaciones diurnas y nocturnas. Además, podemos observar que en la red de asociación diurna disminuye la fuerza en la asociación entre los individuos *Nahuel-Parra* y aumenta la fuerza de asociación entre los individuos *Enzo-Parra*.

En la red de descanso nocturno obtenida para el grupo *Caravana Naranja* (Fig. III5 3) observamos que existen dos grados de asociación según la fuerza de las relaciones entre los individuos. Por un lado, vemos que las asociaciones entre los individuos *Coco-Antú*, *Antú-Pacho* y *Coco-Berta* son las más fuertes de la red, mientras que las relaciones entre los individuos *Evo-Coco*, *Evo-Antú*, *Evo-Berta* y *Coco-Pacho* están representadas con menor intensidad que las mencionadas anteriormente. En la red de asociaciones diurnas observamos un aumento en la fuerza de la relación entre los individuos *Evo-Pacho* y entre *Antú-Berta* en comparación con la fuerza de estas relaciones en la red de descanso nocturno. Las asociaciones entre *Antú-Pacho* y *Coco-Berta* presentan una intensidad similar en ambas redes.

En la red de descanso nocturno obtenida para el grupo *Alicia* (Fig. III5 4) observamos una fuerte asociación entre las díadas formadas por los individuos *Orejas-Sandro* y *Fea-Sandro*. Estas relaciones se encuentran también en la red de asociaciones diurnas, en la que también observamos un aumento en la relación del macho (*Sandro*) con todas las hembras y entre las díadas individuos *Orejas-Lasin* y *Orejas-Fea*.

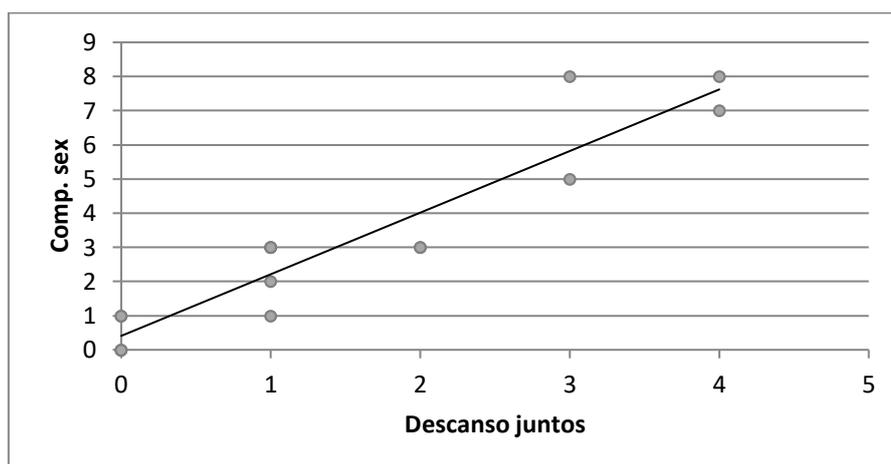
El patrón general encontrado a través del análisis de las redes sociales coincide con los resultados obtenidos de los análisis estadísticos. Mediante ambos análisis encontramos que las asociaciones para las actividades diurnas se corresponden con las asociaciones para el descanso nocturno. La caracterización y descripción de las relaciones establecidas entre díadas de individuos de cada uno de los grupos estudiados nos permite explorar los patrones de asociación generales representados en todos los grupos sociales analizados. El uso de las redes sociales nos permite expresar gráficamente las relaciones establecidas entre individuos y detectar patrones dentro y entre redes. En el Anexo 5 se detallan los resultados obtenidos a partir del análisis de redes sociales realizado para cada grupo estudiado, evaluando las interacciones entre díadas de individuos en cada uno de

los contextos diurnos por separado. A partir del análisis de estas redes encontramos que las díadas formadas para alimentación y para el reposo diurno son consistentes con las formadas para el descanso nocturno.

*Comportamientos sexuales entre individuos y patrones de asociación para el descanso nocturno*

Para explorar la relación entre las díadas que presentaron comportamientos sexuales y las díadas formadas para el descanso nocturno (**P 1.4 C**), utilizamos las descripciones de los comportamientos sexuales descritos en la sección 2.5.2 del Capítulo II. Analizamos la relación entre la ocurrencia de comportamientos sexuales durante el día (entre machos y hembras adultos y sub-adultos) con la frecuencia en que esos individuos descansaron juntos (en contacto físico) considerando las noches correspondientes a las fechas en la que se observaron el/los comportamientos sexuales. Para tal fin utilizamos los registros de comportamientos sexuales obtenidos durante todo el período de estudio mediante la técnica de barrido y ad-libitum. En dichos registros se detallaba la identidad de los individuos (díadas) que presentaban comportamientos sexuales. Realizamos una correlación utilizando en coeficiente de correlación de Spearman (ver sección 2.10.1 del Capítulo II) entre la cantidad de días en las que una díada presentó comportamientos sexuales y la cantidad de veces en las que fueron registrados descansando en contacto físico esos mismos días. Obtuvimos 16 díadas que presentaron un total de 48 eventos de comportamientos sexuales (Tabla 3.7). Los resultados indican que existe una relación positiva fuerte entre la ocurrencia de comportamientos sexuales y la frecuencia de descanso en contacto físico durante la noche (Coeficiente de Spearman  $\rho = 0.93$ ,  $N = 16$ ,  $p < 0.05$ ) (Tabla 3.7, Fig.III6).

**Fig. III6:**



**Fig. III6.** Relación entre la ocurrencia de comportamientos sexuales (Comp.sex.) y la frecuencia descansando agrupado (Descanso juntos) por díadas de individuos.

**Tabla 3.7.** Registros de eventos de comportamientos sexuales y descanso en contacto físico por díadas.

<b>GRUPO</b>	<b>Díada</b>	<b>Comp. sexuales</b>	<b>Descanso juntos</b>
<b>GS</b>	<b>Violeta-Enzo</b>	2	1
	<b>Violeta-Nahuel</b>	8	3
	<b>Inés-Parra</b>	8	4
	<b>Inés-Enzo</b>	3	1
	<i>Total</i>	<i>21</i>	<i>9</i>
<b>GCN</b>	<b>Berta-Pacho</b>	3	2
	<b>Berta-Evo</b>	0	0
	<b>Antú-Pacho</b>	7	4
	<b>Antú-Evo</b>	1	0
	<i>Total</i>	<i>11</i>	<i>6</i>
<b>GA</b>	<b>Sandro-Fea</b>	3	2
	<b>Sandro-Lasin</b>	5	3
	<b>Sandro-Ita</b>	3	1
	<b>Sandro-Orejas</b>	1	0
	<i>Total</i>	<i>12</i>	<i>6</i>
<b>GT</b>	<b>Gabo-Alma</b>	0	0
	<b>Gabo-Lory</b>	3	1
	<b>Gabo-Clara</b>	0	0
	<b>Gabo-Tita</b>	1	1
	<i>Total</i>	<i>4</i>	<i>2</i>

Comp. Sexuales: Ocurrencia de comportamientos sexuales por díada. Descanso juntos: cantidad de veces que los individuos de las díadas fueron registrados descansando en contacto durante los días que presentaron comportamientos sexuales.

### **Resumen de los resultados para H 1:**

- P 1.1: La formación de grupos para el descanso nocturno afecta la selección de la estructura utilizada para descansar durante la noche.
- P 1.2: Las clases de edad afectan los patrones de agrupamiento: La probabilidad de descansar agrupado disminuye con el aumento de la edad.
- P 1.3: Las clases de sexo no mostraron tener efectos sobre los patrones de agrupamiento nocturno.
- P 1.3: Las díadas formadas para el descanso nocturno son consistentes con aquellas formadas durante las actividades diurnas. Las asociaciones entre individuos para acicalamiento, alimentación, reposo diurno y comportamientos reproductivos se relaciona con las asociaciones entre individuo en los grupos formados para descansar por la noche.

### **3.3. Hipótesis de defensa del área de acción (H.2):**

La **H.2** postula que la presencia de grupos vecinos afecta los patrones de selección y uso de los SD. Considerando lo anteriormente mencionado planteamos las siguientes predicciones:

- P 2.1** Los grupos poseen mayor cantidad de SD en área las de uso exclusivo.
- P 2.2** Los grupos de monos utilizan más frecuentemente SD ubicados en áreas de uso exclusivo cuando los grupos vecinos se encuentran cerca.
- P 2.3** Los grupos emitirán vocalizaciones de larga distancia desde los SD cuando los grupos vecinos se encuentren cerca.

### 3.3.1. Resultados para la H.2

Las definiciones de *área de acción*, *área de uso exclusivo* y *área de superposición* utilizadas en esta sección se describen en la sección 2.3 del Capítulo II.

#### *Distribución espacial de los SD en el área de acción*

A continuación se pone a prueba si existen diferencias entre la proporción de SD ubicados en el área de uso exclusivo vs en el área de superposición de cada grupo (**P 2.1**). Para tal fin utilizamos los datos de cantidad de SD ubicados en las áreas de uso exclusivo y las de superposición de cada grupo y, el tamaño de dichas áreas. Calculamos la cantidad de SD ubicados en cada área en relación a su superficie para poder conocer si existen diferencias considerando los tamaños de dichas áreas. En la Tabla 3.8 se detallan la cantidad de SD en las áreas de acción de cada grupo y la cantidad de SD por hectárea en cada una de las áreas. Considerando de manera unificada los datos de los tres grupos y aplicando la prueba de Chi-cuadrado (ver sección 2.10.1 del Capítulo II) encontramos que la cantidad de SD ubicados en áreas de uso compartido, en relación al tamaño del área, es significativamente mayor que la cantidad de SD ubicados en áreas de uso exclusivo ( $\chi^2$ : 14.93, gl = 1,  $p < 0.000$ ).

#### *Frecuencia de uso de los SD según su ubicación en el área de acción y la cercanía de grupos vecinos*

Para testear **P 2.2** calculamos el área de acción de cada grupo, el área de uso exclusivo y el área de superposición a partir de los datos obtenidos de los seguimientos diarios (sección 2.1 del Capítulo II) (Tabla 3.7, Fig. III7). A su vez, durante el seguimiento diario de cada grupo registramos la ubicación espacial en la que se desarrollaba un encuentro entre grupos (ver sección 2.5.4 y 2.5.2 [tabla 2.5] del Capítulo II) o en la que avistábamos otro/s grupo/s aunque no participen de un encuentro. A partir de los registros relacionados a los SD (cantidad, ubicación y frecuencia de uso) obtuvimos un total de 103 SD (ubicados en áreas de superposición y de uso exclusivo) para los cuatro grupos en estudio (Fig. III7 a-c, Tabla 3.8). Para el análisis de esta predicción no consideramos al grupo *Alicia* ya que no tenemos conocimiento del área de superposición con los grupos que se ubican al Oeste de su distribución.

A partir de los datos obtenidos de las ubicaciones relativas de los grupos durante la mañana (Sección 2.6.1 del Capítulo II) generamos una clasificación para distanciamiento aproximado intergrupar definiendo como ‘cercano’ cuando los grupos se encontraban a 0-100 m de distancia, ‘intermedio’ cuando estaban a 100-200 m y ‘lejano’ a más de 200 m. Las categorías de distancia fueron generadas tomando como referencia el trabajo realizado por da Cunha & Byrne (2006) realizado con *A. caraya*.

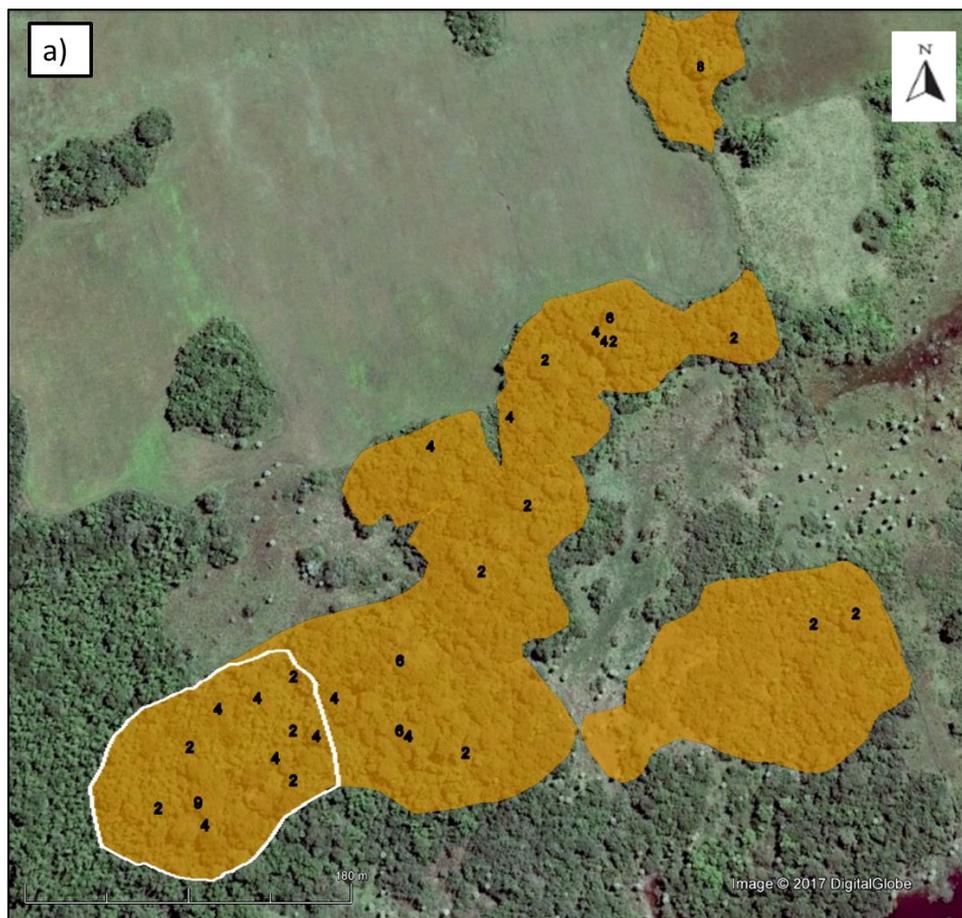
Obtuvimos un total de 149 registros correspondientes a las noches en las que los grupos utilizaron un SD (52 registros para el grupo *Caravana Naranja*, 48 registros para el grupo *Sena* y 49 registros para el grupo *Tacuara*). De los 149 registros 15 fueron de la categoría cercano, 75 fueron de la categoría intermedio y 59 de la categoría lejano. Para cada categoría calculamos la proporción de noches en que los grupos utilizaron SD en áreas de uso exclusivo y áreas de superposición. Mediante una prueba de Chi-cuadrado (ver sección 2.10.1 del Capítulo II) evaluamos la diferencia en la frecuencia de uso de los SD ubicados en las áreas de uso exclusivo o de superposición según la cercanía de los grupos vecinos (**P 2.2**). Los resultados indican que cuando un grupo vecino se encontraba cerca (0-100m) el grupo residente utilizó con mayor frecuencia los SD ubicados en las áreas de superposición que los SD ubicados en áreas de uso exclusivo ( $\chi^2$  (cercano): 18.5, gl = 1,  $p < 0.05$ ). Los grupos utilizaron SD ubicados áreas de superposición el 80% (12/15) de las noches en las que el grupo vecino estaba cerca. Cuando el grupo vecino se encontraba a una distancia intermedia (100-200 m) los SD ubicados en áreas de superposición fueron más frecuentemente utilizados que los ubicados en áreas de uso exclusivo ( $\chi^2$  (intermedio): 4.01, gl = 1,  $p = 0.04$ ). Los grupos utilizaron SD ubicados áreas de superposición el 65% (49/75) de las noches en las que el grupo vecino estaba a una distancia intermedia. Finalmente, cuando el grupo vecino se encontraba lejos (+ de 200 m) los SD ubicados en áreas de uso exclusivo fueron utilizados en el 93% (56/60) de las noches ( $\chi^2$  (lejano): 43.3, gl = 1,  $p < 0.05$ ).

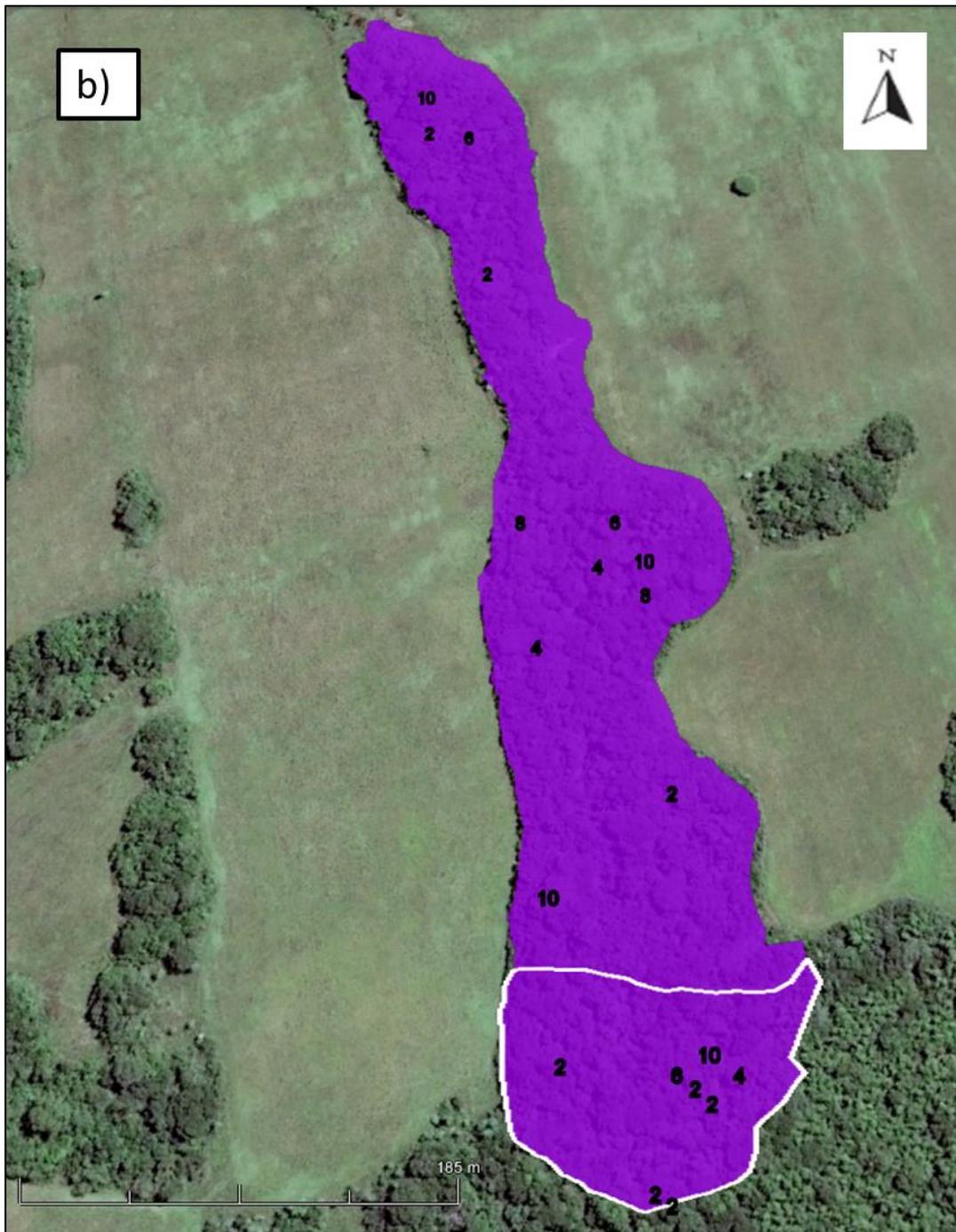
#### *Emisión de vocalizaciones de larga distancia desde los SD*

Para testear la predicción **P 2.3** hemos calculado el porcentaje de noches en los grupos aullaron desde su SD cuando el grupo vecino estaba a 0- 400 m del grupo residente. Dadas las condiciones fragmentarias del paisaje (grandes áreas abiertas sin vegetación) los aullidos poseen menor poder de reverberación haciendo que duren menos tiempo, además de que los espacios abiertos entre fragmentos hacen que no sea

claramente identificable la localización del grupo que los emite. Por estos motivos hemos determinado considerar 400 m como la distancia máxima entre grupos para este análisis ya que a mayor distancia no podemos asegurar de que los grupos sean capaces de escuchar los aullidos y de determinar cuál es el grupo que los emite. Obtuvimos un total de 189 registros de presencia de grupos vecinos de los cuales 121 corresponden a grupos vecinos cercanos (presentes a 0-400 m del grupo residente) y 68 corresponden a grupos vecinos alejados (a más de 400 m). De los 121 registros de la presencia de grupos vecinos cercanos, en el 30.58% (37/121) los grupos aullaron desde el SD. Los resultados de la prueba de Chi-cuadrado indican que los grupos aullaron significativamente menos de lo esperado cuando el/los grupos vecinos estaban cerca ( $\chi^2=8.65$ ,  $gl = 1$ ,  $p = 0.003$ ). Cuando los grupos vecinos estaban alejados los grupos residentes aullaron en el 52.9% de las veces (36/68). Los resultados de la prueba de Chi-cuadrado demuestran que no existen diferencias entre la emisión o no de aullidos cuando el grupo vecino está alejado ( $\chi^2=0.02$ ,  $gl = 1$ ,  $p = 0.86$ ).

**Fig. III7:**







**Fig. III7.** Imágenes satelitales de las áreas de acción y áreas de superposición de tres grupos estudiados. Se indica la ubicación de los SD mediante números los cuales también representan la frecuencia de uso de cada SD. a) Área de acción del grupo Tacuaral, con la línea blanca se indica el área de superposición con el grupo Caravana Naranja. b) Área de acción del grupo Sena, con la línea blanca se indica el área de superposición con el grupo Caravana Naranja. c) Área de acción del grupo Caravana Naranja, con la línea blanca se indica el área de superposición con el grupo Sena, con la línea amarilla se indica el área de superposición con el grupo Alicia y con la línea roja el área de superposición con el grupo Tacuaral.

**Tabla 3.8.** Registro de los SD en las áreas de uso exclusivo y de superposición de los grupos en estudio.

Grupos	Área de acción				SD					
	<i>Uso exclusivo</i>		<i>Superposición</i>		<i>SD uso exclusivo</i>			<i>SD superposición</i>		
	Sup. (ha.)	%	Sup (ha.)	%	Cant.	$\delta$ (SD/ha)	Frec. (%)	Cant.	$\delta$ (SD/ha)	Frec. (%)
GT	5.96	83.8	1.15	16.2	18	3.02	62	11	9.6	38
GS	4.41	78.6	1.2	21.4	12	2.7	70	8	6.7	30
GCN	3.74	47.4	4.15	52.6	14	3.74	42	20	4.8	58
GA	9.329 <sup>(*)</sup>	---	---	---	20 <sup>(#)</sup>	---	---	---	---	---

Superficie del área de uso exclusivo y de superposición expresada en hectáreas (ha.) y en porcentaje (%) del área de acción que corresponde a cada una de ellas. Detalle de la cantidad (Cant.), densidad ( $\delta$  = cantidad de SD en 1 ha.) y frecuencia de uso (Frec (%)) de los SD ubicados en área de uso exclusivo y de superposición. <sup>(\*)</sup> Expresa la superficie total del área de acción sin especificar el área compartida con otros grupos. <sup>(#)</sup> Expresa la cantidad total de SD registrados sin especificar cantidad de SD ubicados en área exclusiva o de superposición. GT: grupo *Tacuareal*, GS: grupo *Sena*, GCN: grupo *Caravana Naranja*, GA: grupo Alicia.

### **Resumen de los resultados para H 2:**

P 2.1: Los grupos poseen mayor proporción de SD ubicados en las áreas de superposición que en las áreas de uso exclusivo.

P 2.2: Los grupos estudiados utilizan más frecuentemente SD ubicados en áreas de superposición cuando los grupos vecinos se encuentran cerca y, utilizan SD ubicados en áreas de uso exclusivo cuando los grupos vecinos se encuentran alejados.

P 2.3: La emisión de aullidos por el grupo residente desde los SD no estaría relacionada con la cercanía de los grupos vecinos.

### **3.4. Hipótesis relacionada al estrés (H.3):**

La **H.3** postula que la ubicación de los individuos en los grupos formados para el descanso nocturno afecta los niveles de estrés fisiológicos. Los factores que influyen en los niveles de estrés relacionados a la posición que ocupan los individuos en los grupos formados para el descanso nocturno son: riesgo de depredación, capacidad de termorregulación conductual y oportunidades de interacciones sociales. A partir de lo anteriormente planteado formulamos la siguiente predicción:

**P3.1** Los individuos que descansan de manera aislada o que se ubican en la periferia de los grupos formados para el descanso nocturno presentan mayores niveles de metabolitos de cortisol, ya que están expuestos a mayor riesgo de depredación, tienen menor capacidad de realizar termorregulación conductual y poseen menos oportunidades de involucrarse en interacciones sociales que aquellos individuos que descansan agrupados y en ubicaciones más favorables (centrales).

#### **3.4.1. Resultados para la H.3**

##### *Agrupamiento nocturno y niveles de cortisol en heces*

Exploramos los efectos del descanso aislado y de la ocupación de lugares desfavorables en los grupos formados para descansar por las noches sobre la concentración de metabolitos de cortisol en las heces, como una medida indirecta del estrés causado por dichos factores. En la sección 2.9.3 del Capítulo II se detallan las

técnicas de colección y análisis de las muestras. Para testear la **P 3.1** utilizamos 497 valores de concentración de metabolitos de cortisol presentes en heces de los individuos adultos, sub-adultos y juveniles de los cuatro grupo de estudio (ver Anexo 4, Tabla 4). El promedio total de los valores de metabolitos obtenidos es de  $136,59 \pm 77.88$  ng/g heces (rango 23.73- 542.50 ng/g heces). Obtuvimos para cada individuo dos valores de concentración de metabolitos a partir de dos muestras de heces por mes. Para el presente análisis utilizamos el valor promedio de los dos niveles de metabolitos obtenidos por mes obteniendo finalmente un valor por mes por individuo.

Utilizamos los registros realizados en los AD/SD todas las noches de estudio en los que se detallaban si un individuo estaba agrupado o no, la posición que ocupaba en los subgrupos y la distancia entre subgrupos formados para el descanso nocturno. La metodología utilizada para la recolección de datos se detalla en la Sección 2.5.2 Capítulo II. A partir de dichos datos obtuvimos: 1) la cantidad de noches que por mes un individuo descanso aislado (sin contacto con otros individuos), 2) la cantidad de noches que un individuo descanso agrupado pero ubicado en la periferia del grupo, 3) la cantidad de noches que un individuo descanso agrupado pero ubicado en el centro del grupo y, 4) la distancia promedio a los otros subgrupos cuando el individuo descansaba de manera aislada.

El análisis para la **P 3.1** se llevó a cabo mediante un GLMM (ver sección 2.10.1 del Capítulo II). Para la formulación del modelo se consideró como variable respuesta el valor promedio de los niveles de metabolitos de cortisol por mes por individuo. Como variable predictora consideramos la cantidad de noches en la que un individuo descanso aislado (“*aislado*”), la cantidad de noches en la que se ubicó en la periferia del grupo (“*periférico*”), la distancia promedio desde el individuo que descansaba aislado hasta los subgrupos formados (“*distancia*”) y la interacción entre el *aislado* y *distancia*. Como factor aleatorio consideramos la identidad de los grupos y de los individuos en estudio. La variable respuesta fue transformada con el operador logaritmo natural para cumplir con el supuesto de normalidad del análisis. Para seleccionar el mejor modelo (aquel que contenga la menor cantidad de parámetros y que explique la mayor proporción de variabilidad observada) generamos todos los modelos posibles (utilizando el comando “*dredge*”) y luego los ordenamos según el peso de cada uno ( $w$ ) siguiendo el criterio de información de Akaike (AIC) (ver sección 2.10.1 del Capítulo II). Los resultados de la selección de modelos se muestran en la Tabla 3.9. Los primero cuatro modelos tienen  $w$

muy similares por lo que no podemos concluir que un modelo sea mejor que otro. Para evaluar la importancia relativa de las variables realizamos inferencia de modelos múltiples. Estos análisis demostraron que ninguna de las variables analizadas tiene efecto sobre los niveles de metabolitos de cortisol observados ya que todos los intervalos de confianza incluyeron al cero entre el límite inferior (2.5%) y superior (97.5%) (*Distancia: -0.1-0.58, Periféricos: -0.7-7.8, Aislados: -3.1-11.7, Aislado\*distancia: -0.3-0.4*).

<b>Tabla 3.9.</b> Resultados de la selección de modelos para la <b>P 3.1.</b>								
N° modelo	aislado	distancia	Periferia	Aisl:dist	Df	AICc	$\Delta$ AIC	w
7		0.29	3.27		6	2546	0.00	0.189
6	6.23		3.98		6	2546	0.15	0.176
3		0.25			5	2547	0.38	0.156
8	3.859	0.19			7	2547	0.99	0.115
2	4.292		3.958		5	2548	1.39	0.094
1 (nulo)					4	2548	1.64	0.083

**Resumen de los resultados para H 3:**

P 3.1: El descanso aislado, la distancia entre sub-grupos y la ubicación de los individuos en los grupos formados para descansar no afectan los niveles de metabolitos de cortisol.

### **3.5. Hipótesis de las relaciones de parentesco (H.4):**

La **H.4** postula que las relaciones genéticas o de parentesco entre individuos afectan los patrones de agrupamiento en los AD. Según lo anteriormente planteado formulamos la siguiente predicción:

**P4.1** Los individuos que componen los grupos formados para el descanso nocturno estarán emparentados entre sí.

#### **3.5.1. Resultados para la H.4**

##### *Patrones de agrupamiento nocturno y relaciones genéticas entre individuos*

Exploramos los efectos del parentesco entre individuos en los patrones de agrupamiento para el descanso nocturno (composición de los grupos). Para tal fin utilizamos los registros obtenidos correspondientes a la cantidad de noches en las que cada individuo descansó agrupado con otro/s individuos que se describen en la Tabla 3.10. Para este análisis consideramos a todos los individuos de todas las clases de edad y sexo de los cuales obtuvimos resultados de los análisis genéticos (ver Anexo 3). Para determinar el grado de parentesco y la paternidad entre los individuos de un mismo grupo utilizamos los resultados obtenidos de los análisis genéticos realizados descritos en la sección 2.8.2 del Capítulo II.

**Tabla 3.10. Registros de descanso agrupado/aislado utilizados para testear la H.4**

Sexo/Edad	Grupo	Individuo	N <sub>Total</sub>	N <sub>aislado</sub>	N <sub>agrupados</sub>	
HA	GT	Clara	45	8	37	
		Alma	45	1	44	
		Lory	44	3	41	
	GCN	Berta	47	7	40	
		Antú	47	8	39	
	GS	Inés	42	3	39	
		Violeta	42	3	39	
	GA	Fea	41	16	25	
		Orejas	41	11	30	
		Lasin	41	19	22	
		Ita	41	14	27	
	<b>TOTAL</b>			<b>476</b>	<b>93</b>	<b>383</b>
	<b>Promedio</b>			<b>43,3</b>	<b>8,4</b>	<b>34,8</b>
<b>SD (±)</b>			<b>2,4</b>	<b>5,9</b>	<b>7,4</b>	
H y M Juv	GCN	Coco	47	2	45	
	GS	Nahuel	42	0	42	
		Liza	41	1	40	
	<b>TOTAL</b>			<b>130</b>	<b>3</b>	<b>127</b>
	<b>Promedio</b>			<b>43,3</b>	<b>1</b>	<b>42,3</b>
<b>SD (±)</b>			<b>3,2</b>	<b>1</b>	<b>2,5</b>	
H y M Inf	GT	Inf. Alma	21	0	21	
		Inf. Clara	21	0	21	
	GCN	Inf. Antú	38	0	38	
	GA	Fiona (inf. Inés)	43	0	43	
		Charrita (inf. Vio.)	41	0	41	
	<b>TOTAL</b>			<b>164</b>	<b>0</b>	<b>164</b>
<b>Promedio</b>			<b>32,8</b>	<b>0</b>	<b>32,8</b>	
<b>SD (±)</b>			<b>10,9</b>	<b>0</b>	<b>10,9</b>	
MA	GT	Gabo	45	8	37	
	GCN	Pacho	47	4	43	
	GS	Enzo	41	7	34	
		Parra	41	3	38	
	GA	Sandro	41	10	31	
	<b>TOTAL</b>			<b>215</b>	<b>32</b>	<b>183</b>
<b>Promedio</b>			<b>43</b>	<b>6,4</b>	<b>36,6</b>	
<b>SD (±)</b>			<b>2,8</b>	<b>2,8</b>	<b>4,5</b>	

HA (hembra adulta), H y M Juv (hembras y machos juveniles), H y M Inf (hembras y machos infantiles), MA (macho adulto). Se detallan la cantidad de registros obtenidos por individuo (N<sub>total</sub>), la cantidad de registros de descanso sin agrupamiento (N<sub>aislado</sub>) y de descanso agrupado (N<sub>agrupados</sub>). GT: grupo *Tacuaral*, GS: grupo Sena, GCN: grupo *Caravana Naranja*, GA. Grupo Alicia.

Formulamos dos modelos utilizando GLMM (ver sección 2.10.1 del Capítulo II) para analizar de qué manera la relación genética entre individuos afecta la composición de los grupos formados para el descanso nocturno. Para el *modelo 1* consideramos a todos los individuos de todas las clases de edad y sexo, y para el *modelo 2* descartamos a los individuos inmaduros (crías, infantes y juveniles hembras de hasta 2 años y machos de hasta 3 años) (Ver sección 2.2.1 del Capítulo II). Para ambos modelos el factor aleatorio considerado fue la identidad del grupo de estudio y la variable respuesta fue la cantidad de noches en las que los individuos descansaban agrupados. La variable predictora considerada fue el grado de parentesco medido con el estimador  $r$  de Queller y Goognight (1989) entre los individuos codificada como:

1° grado ( $r \geq 0.375$ ): pariente cercano que incluye a los padres, hermanos completos o hijos del individuo;

2° grado ( $r = 0.125-0.375$ ): pariente lejano que incluye a los abuelos, nietos, tíos, sobrinos o medio hermanos del individuo;

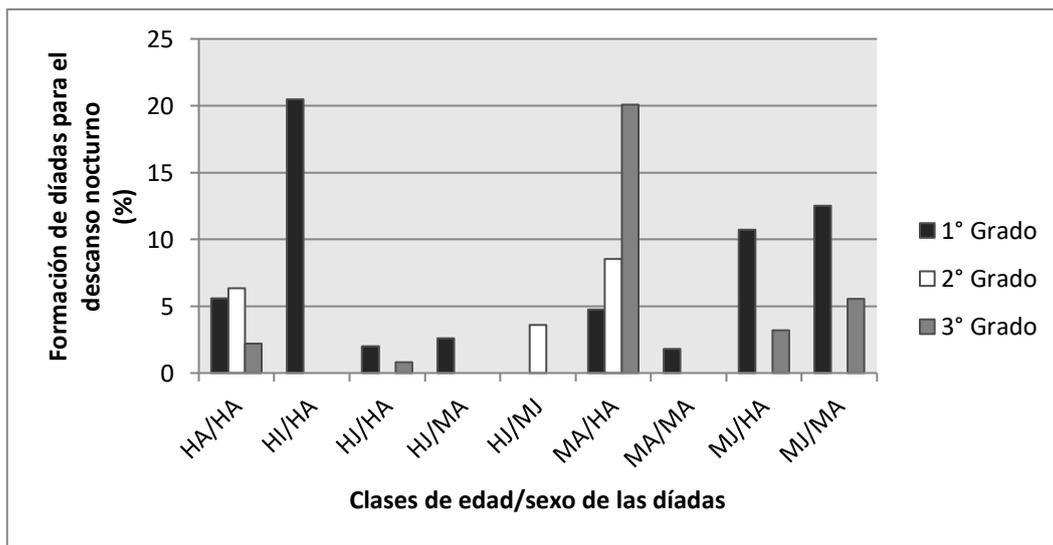
3° grado ( $r \leq 0.125$ ): individuos no relacionados genéticamente.

Para determinar si existen diferencias significativas entre los distintos grados de parentesco realizamos un test de Tukey.

Los resultados del *modelo 1* (modelo con todos los individuos) indican que los individuos emparentados en 1° grado presentan una mayor probabilidad de agruparse entre sí que aquellos individuos emparentados en 2° grado o los no emparentados. Los individuos emparentados en 2° grado tienen una menor probabilidad de agruparse entre ellos que los no emparentados (3° grado) (Fig. III 8, Tabla 3.11). Los resultados del test de Tukey indican que entre el 1° y 2° grado de parentesco existen diferencias significativas, pero el 2° grado presenta un patrón inverso con respecto al 1° y 3° grado (lo que se traduce en una menor probabilidad de agrupamiento entre ellos en comparación con los emparentados en 1° y los relacionados en 3° grado) (1°-2° estimate = -1.45,  $p < 0.000$ ; 2°-3° estimate = -0.82,  $p = 0.191$ ; 1°-3° estimate = 0.6,  $p < 0.000$ ).

<b>Tabla 3.11. Resultados de los GLMM para P 4.1.</b>						
		Estimate	Error St	gl	z-value	p-value
<i>modelo 1</i> (con todos los individuos)	Intercept (3° grado)	-1.63	0.23	6	-7.02	0.000
	1° grado	0.63	0.105	6	-6.01	0.000
	2° grado	-0.8	0.14	6	-5.85	0.000
<i>modelo 2</i> (sin individuos inmaduros)	Intercept (3° grado)	-1.48	0.3	6	-4.9	0.000
	1° grado	0.07	0.11	6	-0.66	0.512
	2° grado	0.05	0.13	6	-0.4	0.69

**Fig. III8:**



**Fig. III8.** Relación entre el grado de parentesco de los individuos (considerando individuos inmaduros) que forman las díadas para descansar y el porcentaje de noches en las que descansaron juntos.

Los resultados del *modelo 2* (modelo sin individuos inmaduros) indican que no hay diferencias significativas en la probabilidad de que los individuos descansen agrupados o no según el grado de parentesco entre ellos (Fig. III9, Tabla 3.11). No existen diferencias significativas entre ninguno de los grados de parentesco (test de Tukey 1°-2°  $p = 0.985$ ; 2°-3°  $p = 0.916$ ; 1°-3°  $p = 0.788$ ).

Los resultados indican que los individuos inmaduros descansan juntos a individuos emparentados en 1° grado, mientras que para los individuos maduros (Adultos, subadultos y juveniles de 3 años hembras y 4 años machos) el agrupamiento es independiente del parentesco.

Fig. III9:

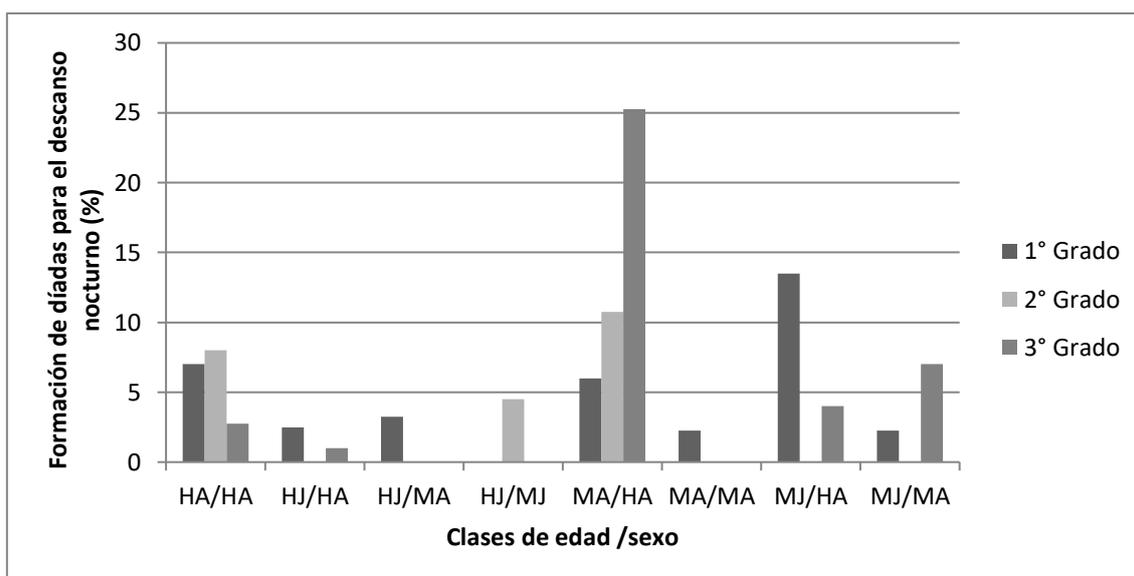


Fig. III9. Relación entre el grado de parentesco de los individuos (sin considerar individuos inmaduros) que forman las díadas para descansar y el porcentaje de noches en las que descansaron juntos. H: hembra, M: macho, A: adulto, J: juvenil, I: infante.

Considerando a todos los individuos (maduros e inmaduros) de cada grupo de los que obtuvimos resultados de los análisis genéticos (ver Anexo 3) y, analizando el porcentaje de noches en las se formaron díadas para el descanso compuestas por individuos relacionados genéticamente (en 1° y 2° grado) y por individuos no relacionados genéticamente (3° grado) observamos que:

- 1) Para el grupo *Caravana Naranja*, que contiene únicamente individuos relacionados genéticamente en 1° y 3° grado (no emparentados), obtuvimos que las díadas compuestas por individuos emparentados en 1° grado representan el 39,5% de las díadas registradas ( $N_{\text{juntos}} = 43$  de  $N_{\text{total}}=109$ ), mientras que las compuestas por individuos no emparentados (3° grado) representan el 60,5% del total de díadas registradas ( $N_{\text{juntos}} = 66$  de  $N_{\text{total}}= 109$ ).
- 2) Para el grupo *Tacuareal*, compuesto por individuos emparentados en 1°, 2° y 3° grado (no emparentados), obtuvimos que las díadas compuestas por individuos emparentados en 1° fueron el 19,3% del total de díadas registradas ( $N_{\text{juntos}} = 21$  de  $N_{\text{total}}= 109$ ), las compuestas por individuos emparentados en 2° grado fueron el 40,4% de las díadas registradas ( $N_{\text{juntos}} = 44$  de  $N_{\text{total}}= 109$ ), al igual que las compuestas por individuos no emparentados ( $N_{\text{juntos}} = 44$  de  $N_{\text{total}}= 109$ ).

- 3) Para el grupo *Sena*, compuesto por individuos emparentados en 1° grado y en 3° grado (no emparentados), obtuvimos que las díadas compuestas por individuos emparentados en 1° grado corresponden al 64,9% de las díadas registradas ( $N_{\text{juntos}} = 170$  de  $N_{\text{total}} = 265$ ) y, las compuestas por individuos no emparentados fueron el 36,25 % ( $N_{\text{juntos}} = 95$ , de  $N_{\text{total}} = 265$ ).
- 4) Finalmente, para el grupo *Alicia*, compuesto por individuos emparentados en 2° y en 3° grado (no emparentados), obtuvimos que las díadas compuestas por individuos emparentados en 2° grado representaron el 35 % de las díadas registradas ( $N_{\text{juntos}} = 7$  de  $N_{\text{total}} = 20$ ) y, las compuestas por individuos no emparentados fueron el 65% ( $N_{\text{juntos}} = 13$  de  $N_{\text{total}} = 20$ ).

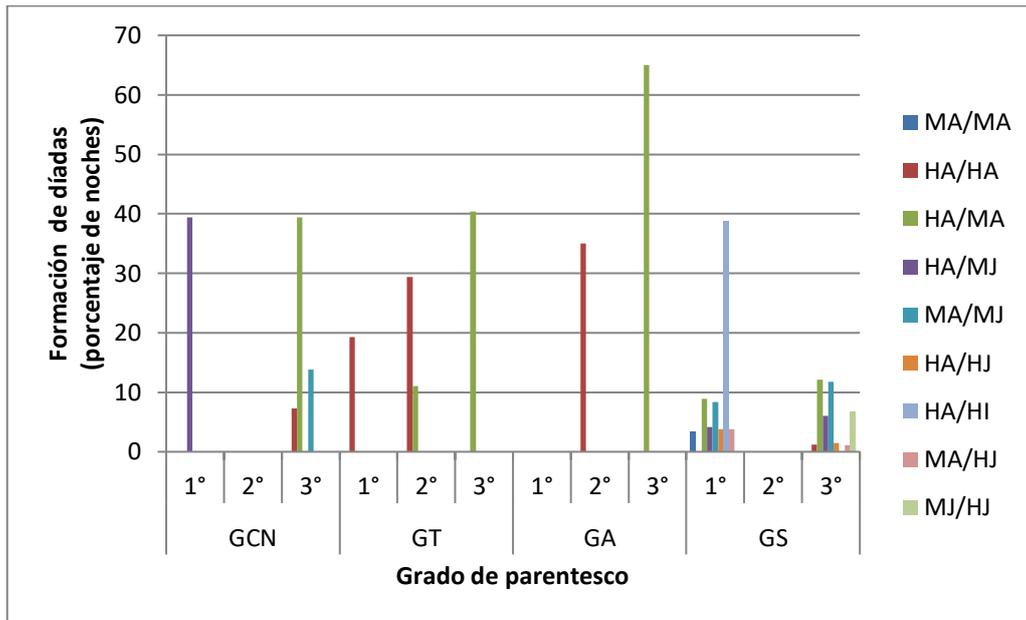
En cambio, si no consideramos a las díadas que contienen individuos inmaduros, vemos que:

- 1) Para el grupo *Caravana Naranja* desaparecen las relaciones de parentesco de 1° grado, quedando únicamente individuos no emparentados formando los grupos para el descanso nocturno.
- 2) Para el grupo *Sena* observamos que las díadas compuestas por individuos emparentados en 1° grado corresponden al 43,2 % del total de díadas registradas ( $N_{\text{juntos}} = 70$  de  $N_{\text{total}} = 165$ ) y, las díadas compuestas por individuos no emparentados (3° grado) representaron el 58.6 % ( $N_{\text{juntos}} = 95$  de  $N_{\text{total}} = 165$ ).

Como se observa en la Fig. III10 (a), las díadas de individuos relacionados en 1° grado están compuestas generalmente por una hembra adulta y un individuo inmaduro (hijo de la hembra adulta). Las díadas compuestas por individuos no emparentados (3° grado) generalmente están conformadas por individuos adultos de ambos sexos. Las díadas de individuos emparentados en 2° grado están compuestas por dos hembras adultas o por una hembra adulta y un macho adulto. Cuando en el análisis no se consideran los individuos inmaduros, vemos que, por un lado, desaparecen las relaciones de parentesco de 1° grado en uno de los grupos sociales estudiados, y por el otro vemos que pasan a preponderar las díadas formadas por individuos no emparentados (Fig. III10. b).

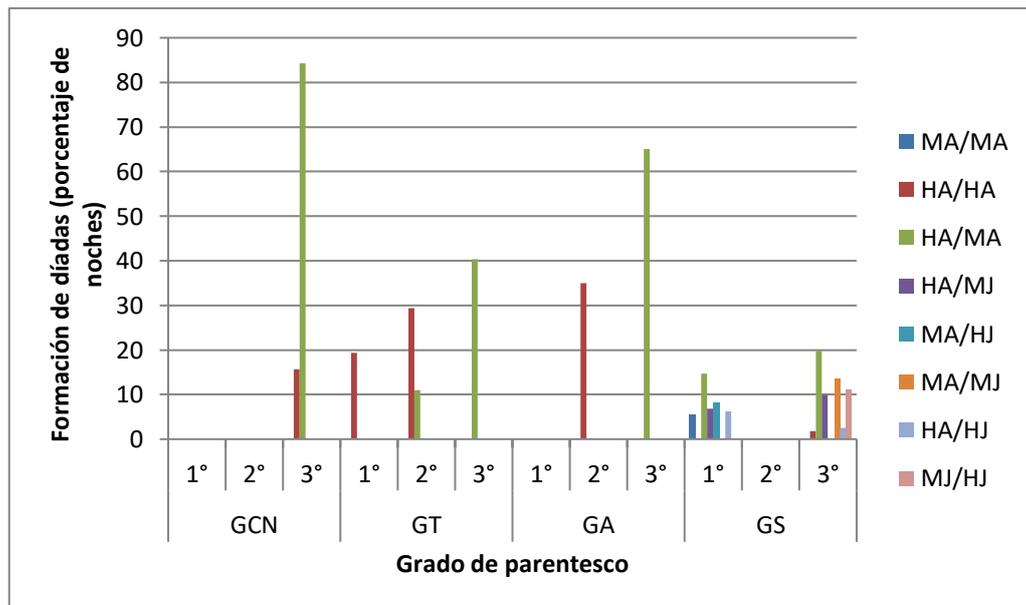
**Fig. III10:**

a)



**Fig. III10. a.** Formación de diadas para el descanso nocturno según la relación genética y clases de sexo/edad considerando a los individuos inmaduros. Se expresa el porcentaje de noches en las que se formaron diadas de individuos emparentados en 1°, 2° y 3° grado. Se consideraron únicamente aquellos individuos de los que se obtuvieron resultados genéticos. Se incluyen a los individuos inmaduros de cada grupo en estudio. 1°, 2°, y 3°: grado de parentesco entre las diadas de individuos. GCN: grupo *Caravana Naranja*, GT: grupo *Tacuara*, GA: grupo Alicia, GS: grupo Sena. H: hembra, M: macho, A: adulto, J: juvenil, I: infante.

b)



**Fig. III10. b.** Formación de diadas para el descanso nocturno según la relación genética y clases de sexo/edad sin considerar a los individuos inmaduros. Se expresa el porcentaje de noches en las que se formaron diadas de individuos emparentados en 1°, 2° y 3° grado. Se consideraron únicamente aquellos individuos de los que se obtuvieron resultados genéticos. Se incluyen a los individuos inmaduros de cada grupo en estudio. 1°, 2°, y 3°: grado de parentesco entre las diadas de individuos. GCN: grupo *Caravana Naranja*, GT: grupo *Tacuara*, GA: grupo Alicia, GS: grupo Sena. H: hembra, M: macho, A: adulto, J: juvenil, I: infante.

**Resumen de los resultados para H 4:**

P 4.1: El grado de parentesco tiene efectos sobre los individuos adultos e individuos inmaduros emparentados aumentando la frecuencia de agrupamiento entre ellos. El patrón de agrupamiento de las restantes clases de edad no se ven afectados por parentesco.

**3.6. Discusión**

En el presente Capítulo se evaluaron los efectos de los factores sociales, hormonales y genéticos sobre los patrones de agrupamiento nocturno y sobre el uso y selección de los SD y AD. Los resultados obtenidos sugieren la edad de los individuos, las interacciones sociales diurnas, los comportamientos sexuales y las relaciones de parentesco entre individuos adultos e inmaduros, afectan los patrones de agrupamiento nocturno en *A. caraya*. También, obtuvimos evidencia de que la distribución y frecuencia de los SD está afectada por la presencia y ubicación relativa de grupos vecinos con los que comparten parte de sus áreas de acción. En la tabla 3.12 se resumen los resultados obtenidos de las hipótesis analizadas en el presente Capítulo.

**Tabla 3.12.** Resumen de los resultados obtenidos de las hipótesis relacionadas a factores sociales, hormonales y genéticos.

<b>HIPÓTESIS</b>				
<b>PREDICCIONES</b>	<b>H. Social (H1)</b>	<b>H. de Defensa del área de acción (H2)</b>	<b>H. Relacionada al estrés (H3)</b>	<b>H. de las relaciones de parentesco (H4)</b>
	<b>1.1 Selección de estructuras que facilitan agrupamiento ✓</b>	<b>2.1 Proporción de SD en área de superposición ✓</b>	<b>3.1 Posición en el grupo y/o descanso aislado como factor estresante ✗</b>	<b>4.1 Parentesco y composición etaria de los grupos para el descanso ✓</b>
	<b>1.2 Agrupamiento afectado por la edad ✓</b> <b>1.3 Agrupamiento afectado por el sexo ✗</b>	<b>2.2 Frecuencia de uso de SD ✓</b>		
	<b>1.4 Agrupamiento afectado por:</b> <b>1)Acicalamiento ✓</b> <b>2)Alimentación ✓</b> <b>3)Reposo diurno ✓</b> <b>4)Reproducción ✓</b>	<b>2.3 Emisión de aullidos desde SD ✗</b>		

Con tildes se indican las predicciones para las cuales hemos encontrado sustento y con cruces aquellas para las que no hemos encontrado sustento.

### 3.6.1. Discusión hipótesis social (H.1)

Los resultados obtenidos en este trabajo sugieren que la selección de estructuras para descansar durante la noche está afectada por la formación de grupos (Tabla 3.12). Los individuos seleccionaron en mayor medida horquetas gruesas como estructuras para descansar cuando están agrupados. Estas estructuras permiten que más de un individuo se ubique formando un grupo/sub-grupo facilitando el contacto e interacción social entre individuos en los AD. La selección de estructuras que facilitan el agrupamiento de varios individuos durante la noche ha sido reportado para varias especies de primates como el mono tití ([*Saguinus mystax* y *Saguinus fuscicollis*] (Heymann 1995), lémur [*Microcebus murinus*] (Radespiel *et al.* 1998), monos caí [*Cebus apella*] (Zhang 1995), [*Cebus apella nigrinus*] (Di Bitetti *et al.* 2000), langur negro [*Rhinopithecus bieti*] (Li *et al.* 2010). Con respecto a la relación entre los patrones de agrupamiento y las clases de edad observamos que a medida que aumenta la edad de los individuos también aumenta la probabilidad de descanso aislado, así, los individuos inmaduros presentan los menores valores de descanso aislado mientras que los adultos exhiben los mayores valores de descanso aislados (tabla 3.12). Los juveniles y sub-adultos presentan valores intermedios entre inmaduros y adultos. Estos resultados son coincidentes con los descritos en la revisión realizada por Anderson (1984), donde se relaciona el descanso de las madres con sus crías a los cuidados parentales y a la transmisión de información de los individuos maduro a los inmaduros de un mismo grupo. Los resultados obtenidos indican también que la probabilidad de descanso aislado/agrupado depende de la identidad de cada individuo y del grupo social al que pertenecen (Tabla 3.12). Todos los individuos que componen el grupo *Alicia* exhibieron las probabilidades más altas de descanso aislado mientras que la mayoría de los individuos del grupo *Sena* mostraron una gran tendencia a formar grupos para descansar durante la noche (solo un individuo del grupo *Sena* tuvo valores significativos para el descanso aislado). El grupo *Tacuara*l y el grupo *Caravana Naranja* presentaron una situación intermedia en la que algunos de los individuos que componen dichos grupos presentan mayores probabilidades de descanso aislados que otros. Otros factores sociales también demostraron tener efectos en la composición de los grupos formados para el descanso nocturno. En nuestro estudio obtuvimos que las díadas de individuos que intercambiaron sesiones de acicalamiento se correspondieron con aquellas formadas para descansar por la noche, apoyando el concepto de que el acicalamiento es

un mecanismo mediante el cual los individuos refuerzan los lazos sociales entre ellos (Lazaro-Perea *et al.* 2004) (Tabla 3.12). El acicalamiento ha sido utilizado para cuantificar la fuerza de las relaciones sociales entre individuos en diferentes especies de primates como, por ejemplo, monos aulladores negros y dorados [*Alouatta caraya*] (Kowalewski 2007); monos arañas [*Ateles geoffroyi*] (Ahumada 1992), monos caí [*Cebus apella nigrurus*] (Di Bitetti 1997), macacos Japonés [*Macaca fuscata*] (Takahashi 1997); monos aulladores rojos [*Alouatta seniculus*] (Sanchez-Viagra *et al.* 1998), y tití común [*Callithrix jacchus*] (Lazaro-Perea *et al.* 2004). Además, encontramos que las díadas de individuos que durante el día se involucraron en interacciones sexuales resultaron ser coincidentes con las díadas formadas para descansar durante la noche (Tabla 3.12). Vessey (1973) reporta para macacos (*Macaca mulatta*) patrones similares a los encontrados en este trabajo: las parejas reproductivas y las parejas de acicalamiento observadas durante el día se corresponden con los grupos formados para descansar por las noches. En *Alouatta caraya* y *A. pigra* se observó que los machos presentan comportamientos que les permiten monopolizar el acceso a las hembras para aumentar las chances de reproducción y asegurar su descendencia (van Belle *et al.* 2008, Raño 2016). La vigilancia de pareja (*mate guarding*) es un comportamiento desarrollado por los machos que incluye mantenerse cerca de la hembra en diferentes contextos (alimentación, descanso, etc.) para evitar que la hembra copule con otros machos ya sean del mismo o de diferente grupo social (Kowalewski 2007, van Belle *et al.* 2009, Kowalewski y Garber 2010, Raño 2016). Estos patrones comportamentales han sido descritos como parte del repertorio comportamental desarrollado por los individuos durante el día pero, nuestros resultados, indicarían que la vigilancia de pareja afecta también a los patrones de agrupamiento nocturno. A su vez, observamos que la tolerancia espacial entre individuos en contextos de alimentación y en períodos de reposo diurnos se relacionó directamente con la probabilidad de que esos individuos descansen de manera cohesiva durante la noche (Tabla 3.12). La tolerancia espacial analizada en diferentes contextos es utilizada como un indicador de las afiliaciones entre individuos de un mismo grupo social reflejando la preferencia de los individuos por determinadas parejas (Kowalewski 2007, Silk *et al.* 2013). Además, otros comportamientos sociales, como el juego y las sesiones de aullidos en las que se involucran varios individuos, indicaron que existe una tendencia a que los grupos formados para descansar estén conformados por los individuos que interactuaron en dichos contextos. Los resultados obtenidos en esta tesis demuestran que la elección de individuos como compañeros de

grupo para el descanso nocturno coincide con la elección de compañeros/parejas en diversos contextos durante el día, lo que indicaría que los lazos sociales establecidos entre individuos durante el día en diversos contextos también se ven reflejados en los aspectos relacionados al descanso nocturno.

### **3.6.2. Discusión hipótesis de defensa del área de acción (H.2)**

La cantidad de SD y el patrón de uso de los mismos que presentaron los grupos estudiados apoyan la existencia de estrategias relacionadas a la defensa de los recursos: la cantidad de SD ubicados en las áreas de uso compartido (o de superposición) es mayor que los ubicados en áreas de uso exclusivo y son más frecuentemente utilizados (Tabla 3.12). Contrariamente a lo encontrado en nuestro trabajo, en otras especies de primates la estrategia de defensa del área de acción está representada por una mayor cantidad de SD en áreas de uso exclusivo [*Saguinus mystax* y *S. fuscicollis*] (Heymann 1995, Smith *et al.* 2007). Para otras especies de primates no se ha encontrado relación entre el uso y/o distribución de los SD y la defensa de los recursos ubicados en las áreas de acción de los grupos [*Saguinus midas midas*] (Day y Elwood 1999), [*Trachypithecus francoisi*] (Qihai *et al.* 2009), [*Nomascus nasutus*] (Fei *et al.* 2012). Nuestros resultados indican que los grupos residentes utilizan más frecuentemente los SD localizados en áreas de uso compartido cuando los grupos vecinos se encontraban cerca mientras que los SD ubicados en áreas de uso exclusivo fueron más frecuentemente utilizados cuando los grupos vecinos estaban alejados. Este patrón relacionado a la defensa de recursos (hembras, alimento) ante la presencia de grupos vecinos, también ha sido reportado para el colobo ursino [*Colobus vellerosus*] (Teichroeb *et al.* 2012). En cambio, en colobos negros y blanco [*Colobus guereza*] (Von Hippel 1998) y gibones [*Hylobates pileatus*] (Phoonjampa *et al.* 2010) el uso de SD es opuesto al encontrado en nuestro estudio, los gibones utilizan en menor frecuencia los SD ubicados en áreas de uso compartido que los SD ubicados en áreas de uso exclusivo.

Asociado a la defensa del área de acción en algunas especies de primates se postula que la emisión de vocalizaciones desde el SD es utilizada para mantener el distanciamiento intergrupalo (*Colobus guereza* [Von Hippel 1998]). Anderson 1984 y Van Belle 2015 (para *Alouatta pigra* estudio no enfocado particularmente en los aspectos

relacionados al uso de SD) atribuyen a los aullidos la función de distanciamiento intergrupalo como un mecanismo de defensa. A diferencia de lo descrito anteriormente nosotros no hemos hallado sustento para afirmar que los grupos estudiados utilicen los SD como sitios para emitir las vocalizaciones (tabla 3.12). Nuestros resultados concuerdan con lo reportado por Holzmann *et al.* (2012) quienes para *Alouatta caraya* y *A. gariba clamitans* no encontraron evidencias de que la emisión de las vocalizaciones de larga distancia presente un patrón espacial determinado.

Las estrategias de defensa encontradas en nuestro estudio pertenecen a aquellas descritas para especies con bajo grado de agresividad, aunque los aulladores son considerados primates agresivos. Esta agresividad es atribuida principalmente a la frecuencia de emisión de aullidos los cuales son considerados despliegues que se anteponen al contacto físico entre individuos. Durante nuestro estudio los encuentros entre grupos fueron mediados a través de aullidos y corridas, pero nunca hemos registrado un episodio de agresión física entre individuos. Es más, en muchas oportunidades los grupos permanecían a cortas distancias sin interactuar mientras los individuos de ambos grupos descansaban o se alimentaban entre las sesiones de aullidos.

En el transcurso del trabajo a campo, hemos observado en repetidas oportunidades persecuciones por parte de los machos adultos residentes hacia machos no residentes los que al parecer intentaban acercarse a las hembras adultas del grupo. Estas persecuciones, que resultaron en el alejamiento del macho no residente, podría representar una de las estrategias desarrolladas para impedir que individuos ajenos al grupo accedan a los recursos del grupo residente, en este caso en particular el recurso serían las hembras. Basándonos en estas observaciones y los resultados obtenidos en relación a la hipótesis de defensa del área de acción, podemos concluir que los aulladores negros y dorados exhiben comportamientos que reducen las oportunidades de que los grupos vecinos accedan a los recursos (monopolizables y/o agotables) ubicados en las zonas de uso exclusivo. En relación a los SD, observamos que la estrategia de defensa se basa en permanecer presentes en las áreas de uso compartido para evitar las incursiones de grupos vecinos a dichas áreas afectando el patrón de distribución y uso de los SD.

### 3.6.3. Discusión hipótesis relacionada al estrés (H.3)

Los eventos estresantes, relacionados a los períodos de descanso nocturno, se asocian principalmente a tres factores bajo los cuales se encuentran los individuos durante la noche: presión de depredación, exposición a condiciones climáticas adversas y estrés social (Anderson 1984, 1998, 2000, Di Bitetti *et al.* 2000, Sapolsky *et al.* 2000; Creel 2001; Abbott *et al.* 2003; Liu y Zhao 2004, Behie *et al.* 2010; Li *et al.* 2010, Xiang *et al.* 2010, Michel *et al.* 2011). Los eventos estresantes provocan un aumento en los niveles de glucocorticoides circulantes situación que a largo plazo puede generar efectos negativos en la salud de los individuos (Sapolsky *et al.* 2000, Martínez-Mota *et al.* 2007). Los resultados obtenidos en nuestro estudio indicaron que tanto el descanso aislado, la distancia entre individuos y la ubicación en los grupos formados para descansar no afectan los niveles de metabolitos de cortisol en heces (tabla 3.12).

La competencia por la posición en los grupos formados para descansar durante la noche ha sido observada en monos aulladores (*Alouatta seniculus* [Gaulin y Gaulin 1982] y *Alouatta caraya* [Kowalewski y Zunino 2005, Kowalewski 2007]). Durante el período de estudio hemos observado en reiteradas oportunidades conflictos entre los individuos por los lugares en los grupos formados para el descanso nocturno. De todas formas, no hemos obtenido resultados que sustenten que las distintas ubicaciones en los grupos puedan generar algún tipo de estrés que se refleje en los niveles de cortisol. Algunos autores postulan que el descanso aislado y la distancia entre individuos pueden afectar los niveles de estrés a los que están sometidos los individuos cuando existe un riesgo relacionado a la depredación nocturna (Von Hippel 1998, Capellini *et al.* 2008b; Smith *et al.* 2017). Nuestros resultados indican que entre los individuos que descansan aislados y los que descansan agrupados no existen diferencias en los niveles de cortisol.

El descansar en la periferia de un grupo o de manera aislada se relaciona con la imposibilidad de llevar a cabo termorregulación conductual, y generalmente se postula que esto puede tener efectos negativos relacionados a un aumento en los niveles de cortisol presentados por los individuos. Nuestros resultados indicaron que no existiría tal efecto estresante sobre los individuos según la posibilidad de realizar termorregulación. Una posible explicación a los resultados encontrados es que los individuos mediante sus posturas corporales podrían realizar termorregulación sin la necesidad de estar agrupados

con otros. Como hemos observado en los individuos que descansan aislados, la postura corporal adoptada para el descanso es la postura de “bola”, en la que la mayor parte del cuerpo del individuo permanece cubierta lo que minimiza la pérdida de calor durante la noche. Las estrategias de termorregulación utilizadas por los individuos estudiados se discuten en más detalle en el Capítulo IV.

Por último, en relación al estrés generado por factores sociales podemos concluir que los individuos estudiados no se vieron afectados por este tipo de estrés cuando se analiza los patrones de descanso nocturno. Según lo reportado para aulladores (*Alouatta caraya* [Cantarelli *et al.* 2016], *Alouatta palliata* [Aguilar-Cucurachi *et al.* 2010]) existen factores relacionados a las clases de sexo de los individuos que tiene efectos sobre los niveles de cortisol ya que las hembras presentaron niveles más altos de cortisol que los machos. Sería interesante además evaluar como otros factores sociales como la edad, estado reproductivo, niveles de dominancia, y frecuencia de interacciones sociales podrían afectar los niveles hormonales.

Los estudios que abarcan aspectos hormonales, comportamentales y ecológicos permiten entender de manera más completa los mecanismos que afectan los patrones de uso y selección de los SD. El análisis realizado en esta tesis, en el que se consideraron rasgos comportamentales en simultáneo a los aspectos hormonales para explorar los patrones de agrupamiento nocturno, es novedoso y aporta información original para la especie en estudio.

#### **3.6.4. Discusión hipótesis de las relaciones de parentesco (H.4)**

El reconocimiento entre individuos emparentados se define como la habilidad que posee un individuo de responder conductualmente de manera diferencial ante individuos relacionados y no relacionados genéticamente a él (Gamboa *et al.* 1991). Existen diferentes factores que pueden interceder en las interacciones entre los individuos, en algunos casos es el grado de parentesco entre los individuos y la capacidad de reconocerse entre sí la que puede afectar estas relaciones (Bernstein *et al.* 1993, Rendall 1996, Pope 2000) o, pueden estar mediadas por otros factores (como los sociales) y no reflejar las relaciones genéticas entre los individuos (Cheney y Seyfarth 1999, Lukas *et al.* 2005).

Nuestros resultados indicaron que el parentesco afecta la formación de díadas para el descanso nocturno compuestas por individuos adultos e inmaduros (tabla 3.12). Las díadas formadas para el descanso nocturno integradas por individuos emparentados en 1° grado (compuestas por una hembra adulta “madre” y un individuo inmaduro “hijo/a”) fueron las más consistentes siendo registradas durante todas las mañanas de estudio. La asociación madre-cría (o individuos inmaduros) es la más frecuentemente formada en los grupos formados para el descanso nocturno (Anderson 1984, 2000) y ha sido reportada en varias especies de primates [*Papio papio* (Anderson y McGrew 1984), *Hylobates lar* (Reichard 1998), *Cebus apella nigritus* (Di Bitetti *et al.* 2000), *Rhinopithecus bieti* (Li *et al.* 2010), *Macaca leonina* (Albert *et al.* 2011), *Cacajao melanocephalus ouakary* (Barnett *et al.* 2012), *Nomascus nasutus* (Fei *et al.* 2012)]. Estos estudios también, al igual que lo reportado en esta tesis, demuestran que a medida que aumenta la edad de los individuos inmaduros disminuye la frecuencia de contacto con su madre u otros individuos adultos. La disminución de contacto entre la madre y el individuo inmaduro a medida que éste crece, no está restringida únicamente a los períodos de descanso nocturno, por el contrario, es un patrón que se observa en todo el repertorio comportamental desarrollado durante el día y al cual se lo relacionan con el aumento de independencia del infante promovido por la madre [*Alouatta palliata* (Clarke 1990, Arroyo-Rodríguez *et al.* 2007), *Macaca radiata* (Silk 1999), *Alouatta caraya* (Pavé *et al.* 2015)]. La asociación madre-cría se ve favorecida ya que los individuos inmaduros no abandonaron aun su grupo natal y presentan cierta dependencia de la madre lo que facilita que ambos pueden reconocerse y diferenciarse de otros individuos. Por otro lado, encontramos que las díadas formadas por individuos inmaduros y machos adultos (padre) no son frecuentes. Esta falta de asociación durante el descanso nocturno entre padres e hijos podría deberse a que los machos no son capaces de reconocer a sus hijos o viceversa, haciendo que ni padres ni hijos interactúen entre ellos de manera diferencial en comparación con las relaciones que establecen con otros individuos en dicho contexto. La falta de reconocimiento de padre-hijo podría ser producto de la estrategia desarrollada por las hembras conocida como “confusión de paternidad” (Raño 2016, Kowalewski y Garber 2010) cuya función es reducir las probabilidades de infanticidio por parte de los machos adultos.

En general, es más fácil determinar que existe relación genética entre la díada madre-cría que para la díada padre-cría. En esta última la relación genética no es tan evidente y es necesario realizar análisis genético para determinarla. Esta dificultad es aún mayor en especies donde las hembras de un grupo copulan con más de un macho residente, como es el caso de *A. caraya* (Kowalewski y Garber 2010, Oklander et al. 2014). A diferencia de lo encontrado en nuestro trabajo, en otras especies de primates se han encontrado evidencias de que existe reconocimiento entre padres e hijos que afectarían la distribución de las relaciones sociales entre los individuos de un mismo grupo social [*Macaca sylvanus* (Paul et al. 1992), *Mandrillus sphinx* (Charpentier et al. 2007), *Papio hamadryas anubis* (Lynch et al. 2017)].

Las díadas compuestas por individuos no emparentados (3° grado) generalmente estuvieron conformadas por individuos adultos de ambos sexos. El agrupamiento observado entre individuos no emparentados podría relacionarse con los eventos de dispersión. Los individuos, tanto machos como hembras, que abandonan su grupo natal generan nuevos grupos o se suman a grupos ya establecidos aumentando la probabilidad de asociarse con un individuo no emparentado. En estos casos, otros factores distintos a las relaciones genéticas entre individuos, estarían afectando los patrones de agrupamiento nocturno.

Takahashi (1997) describe para *Macaca fuscata* que la formación de grupos para descansar durante la noche esta mayormente integrada por individuos emparentados, aunque también reconoce que existe variación en la composición de los grupos relacionada al tipo de interacción (afiliativa o no afiliativa) desarrolladas durante el día entre los individuos. Cuando los grupos formados para dormir estaban compuestos por pocos individuos estos estaban genéticamente relacionados entre sí, pero a medida que aumentaba el tamaño del grupo se incorporaban primero individuos que habían interactuado afiliativamente (representado por eventos de acicalamiento y proximidad) y, por último se incorporaban aquellos que habían interactuado de manera no afiliativa. Por otro lado, Di Bitetti *et al.* (2000) describe para *Cebus apella nigrinus* una mayor tendencia a que los grupos formados para dormir estén compuestos por individuos emparentados entre sí pertenecientes a una misma matrilinea (cabe destacar que en esta especie la dispersión está dada principalmente por lo machos, mientras q las hembras permanecen en sus grupos natales). En los resultados obtenidos se observó que las relaciones genéticas entre los individuos maduros no están modelando los patrones de agrupamiento nocturno,

es decir, que las asociaciones en los grupos formados para el descanso no reflejan las relaciones genéticas entre los individuos. El agrupamiento de individuos que no se relacionan genéticamente podría indicar que existen otros factores que estarían influyendo más que los genéticos en determinar la composición de los grupos para el descanso nocturno. Cheney y Seyfarth (1999) afirman que los babuinos (*Papio cynocephalus ursinus*) son capaces de discriminar entre individuos parientes y no parientes. A su vez, la elección de compañeros para actividades sociales (no en contexto de SD) en dicha especie se basa principalmente en las interacciones afiliativas en las que se involucraron los individuos por sobre las relaciones genéticas que existe entre ellos. Nuestros resultados sobre las interacciones sociales y las relaciones de parentesco entre individuos y su efecto sobre el agrupamiento nocturno (sección 3.6.1) podrían indicar que, en los aulladores, existe un patrón similar al reportado por estos autores.

### **3.7. Conclusión**

En este capítulo se analizaron los efectos de los factores sociales, de las relaciones de parentesco y hormonales sobre los patrones de uso y selección de los AD y AD y los patrones de agrupamiento nocturno presentados por cuatro grupos de *A. caraya*. A continuación de mencionan las principales conclusiones que se obtuvieron:

1. Los patrones de agrupamiento nocturno presentados por los cuatro grupos estudiados revelaron estar afectados por las clases de edad de los individuos y por las asociaciones afiliativas diurnas establecidas entre los individuos.
2. La formación de grupos para el descanso nocturno afecta la selección de las estructuras de los AD utilizadas para descansar.
3. La distribución y uso de los SD presentado por los grupos estudiados sugieren la existencia de estrategias relacionadas a la defensa de recursos (alimento y hembras).
4. Los niveles de metabolitos de cortisol presentado por los individuos estudiados no revelaron una relación con los patrones de agrupamiento nocturno.
5. Las relaciones de parentesco entre individuos maduros e inmaduros afectan la composición de los grupos formados para el descanso nocturno.

# **CAPÍTULO IV**

## ***Factores ecológicos y ambientales relacionados a los períodos de descanso nocturno en primates***

---

### **4. Estudio de los factores ecológicos y ambientales en relación al uso y selección de los árboles dormideros (AD) y sitios dormideros (SD) y a los patrones de agrupamiento nocturno.**

#### **4.1. Introducción**

La selección y uso de los SD y AD, así como también los patrones de agrupamiento nocturno, pueden verse afectados por diferentes factores ecológicos y ambientales (Anderson 1984, 2000, Reichard 1998, Franklin, Savagian y Fernandez-Duque 2016). El estudio de los factores ecológicos, como el riesgo de depredación, el riesgo de contagio de parásitos intestinales, las características estructurales de los árboles, la disponibilidad y distribución de los recursos alimenticios, y de los factores ambientales (condiciones climáticas), trae aparejado el análisis de cinco hipótesis no mutuamente excluyentes (H): H. de depredación, H. de parasitismo, la H. confort y riesgo de accidente, H. de proximidad al sitio de alimentación, y H. de termorregulación y climática.

Los animales diurnos tienen un mayor riesgo a la depredación nocturna, ya que la visibilidad durante la noche podría estar reducida (Anderson 1984, 1998, 2000, Fei *et al.* 2017). **La hipótesis de depredación (H.5)** sostiene que los individuos presentan estrategias comportamentales que reducen el riesgo de depredación nocturna relacionadas al uso y selección de SD y AD (Heymann 1995, Di Bitetti *et al.* 2000, Phoonjampa *et al.* 2010). Entre los depredadores aéreos capaces de atacar a primates de gran tamaño, como los aulladores, se incluyen aves diurnas rapaces de gran tamaño (como *Harpia harpyja* y *Morphnus guianensis*) (Gil-da-Costa 2007). En el sitio de estudio, donde llevamos a cabo el presente trabajo, no se registran en la actualidad potenciales de predadores nocturnos (terrestres ni aéreos) para los grupos de aulladores que habitan allí (BirdLife International 2017 a y b, Fernández *et al.* 2017). Considerando lo anteriormente expuesto el riesgo de depredación aérea nocturna en el sitio de estudio a la que están expuestos los grupos estudiados es muy reducido o nulo. Los depredadores terrestres de los aulladores en el

sitio de estudio son principalmente los perros [*Canis domesticus*], aunque también está presente el yaguarundí [*Herpailurus yagouaroundi*] que podría actuar como potencial depredador (Kowalewski y Zunino 2005). Ambas especies tiene hábitos diurnos, quedando descartados como potenciales depredadores nocturnos para los grupos estudiados (Pozo-Montuy y Serio Silva 2007, Di Bitetti *et al.* 2010, Kowalewski *et al.* 2011). Por otro lado, Di Fiore (2002) postula que la presión de depredación para los Atelinos estaría atenuada por su gran tamaño corporal. Ambos factores (tamaño corporal y escasa/nula presencia de depredadores nocturnos) podrían reducir las estrategias comportamentales anti-depredadoras exhibidas por parte de los grupos estudiados.

La **hipótesis de parasitismo (H.6)** relacionada al uso de AD postula que los individuos utilizaran dichos árboles de manera alternada reduciendo así el riesgo de contagio de parásitos al disminuir la probabilidad de contacto con las heces acumuladas en los AD (Hausfater y Meade 1982, Gilbert 1997, Anderson 1998, Von Hippel 1998, Kowalewski y Zunino 2005, Li *et al.* 2006). Los primates sociales están expuestos a contagiarse con parásitos en mayor medida que aquellos primates solitarios, siendo considerado el riesgo de parasitismo uno de los costos asociados a la vida en grupo (Stoner 1996, Stoner *et al.* 2005). Además, estudios previos sugieren que a mayor grado de fragmentación del hábitat, mayor es el riesgo de transmisión de parásitos en primates arbóreos (Santa-Cruz *et al.* 2000, Stoner *et al.* 2005, Patterson y Ruckstuhl, 2013). En los aulladores, que habitan ambientes fragmentados y/o continuos, se han registrado diversos comportamientos que contribuirían a reducir el riesgo de contagio con huevos o larvas de parásitos acumulados en los sitios de defecación (*A. seniculus*: Braza *et al.* 1981, Gilbert 1997, *A. palliata*: Stuart *et al.* 1990, *A. caraya*: Kowalewski y Zunino 2005). Entre dichos comportamientos podemos mencionar el uso de un sitio común (bosteadero) en el que defecan todos o la gran mayoría de los individuos que componen el grupo. Cabe aclarar que los eventos de defecación en general se producen de manera grupal antes o después de los periodos de descanso prolongados. Otros de los comportamientos registrados en las especies mencionadas es la selección de sitios de defecación que no posean vegetación debajo que pueda contaminarse con las heces al caer. Este comportamiento reducirá la contaminación con parásitos de vegetación potencialmente utilizable para otras actividades. También, se ha registrado que los monos defecan en ramas ubicadas a menores alturas que los sustratos utilizados para otras actividades como alimentación, descanso o desplazamiento. A su vez, en *A. seniculus* (Braza *et al.* 1981) y *A. caraya*

(Kowalewski y Zunino 2005) se describió un comportamiento en los individuos luego de defecar frotaban o rascaban la zona anal contra la rama desde la cual defecaron. Este comportamiento no contribuiría a reducir el contagio con parásitos intestinales ya que, al rascarse luego de defecar los huevos o larvas de parásitos (que pudieron ser expulsados con la heces o que pudieron quedar en la zona perianal, estarían siendo depositados en la rama que podría ser utilizada por el mismo o por otro individuo. Este comportamiento podría ser utilizado como “marca de olor” representando otro tipo de comunicación entre individuos del mismo o de diferentes grupos de monos (Raño 2016). El rascado de la zona anal ha sido registrado frecuentemente en los grupos estudiados. Los posibles efectos negativos del rascado anal podrían balancearse con otros comportamientos como, por ejemplo, el cambio del AD utilizado en noches consecutivas.

La **hipótesis de confort (H.7)** sostiene que la selección de los AD utilizados durante la noche para descansar se relaciona con las características estructurales que presentan. Los individuos utilizan determinadas estructuras del AD (ramas gruesas horizontales y horquetas gruesas horizontales) que les permiten adoptar posiciones “*confortables*” durante el descanso nocturno (el estado de relajación corporal y estabilidad se denomina “*confort*”) (Anderson y McGrew 1984, Reichard 1998, Von Hippel 1998).

La selección de los SD puede interpretarse como una estrategia utilizada para maximizar el acceso a los recursos alimenticios necesarios para cubrir los requerimientos nutricionales de los individuos después de los periodos de descanso nocturno y disminuir los gastos de tiempo y energía utilizados en la búsqueda de las fuentes de alimento (Reichard 1998, Von Hippel 1998, Phoonjampa *et al.* 2010, Albert *et al.* 2011, Fernández 2014). La **hipótesis de proximidad al sitio de alimentación (H.8)** propone que los grupos de individuos utilizarán SD ubicados próximos a los sitios de alimentación de los que puedan obtener los recursos necesarios, ya sea durante la última comida antes de ingresar al SD o la primera comida, luego de retirarse del SD utilizado y, que el tiempo de uso de un mismo SD estará relacionado al tiempo en el que se encuentra disponible un recurso alimenticio de buena calidad (Chapman *et al.* 1989, Von Hippel 1998, Smith *et al.* 2007, Phoonjampa *et al.* 2010, Albert *et al.* 2011, Fernández 2014). Estas estrategias permitirán que los individuos ingieran alimentos de buena calidad, es decir, alimentos que posean proteínas, azúcares y agua, minimizando el gasto de energía invertido en la búsqueda y obtención de dichos recursos (Heymann 1995, Day y Elwood 1999, Smith *et*

*al.* 2007, Phoonjampa *et al.* 2010, Albert *et al.* 2011, Li *et al.* 2010, Barnet *et al.* 2012, Teichroeb *et al.* 2012).

Por último, la **hipótesis climática y de termorregulación (H.9)** sostiene que el patrón de agrupamiento durante la noche de los individuos en los AD es un comportamiento que responde a las condiciones climáticas (Anderson 1984). La cantidad de individuos agrupados y el contacto corporal entre ellos pueden relacionarse con la temperatura, las lluvias y los vientos (Gaulin y Gaulin 1982, Anderson 1984). Las posturas corporales adoptadas y el contacto con otros individuos en los AD podrían favorecer la conservación del calor corporal (Anderson 1984, Reichard 1998). Las estrategias comportamentales de termorregulación postural podrían reducir la cantidad de partes del cuerpo que quedan expuestas, minimizando el estrés térmico provocado por las bajas temperaturas (Stelzner y Hausfater 1986, Bicca-Marques y Calegaro-Marques 1998). Las posturas corporales también podrían favorecer la protección ante lluvias: la espalda de los individuos representa una superficie apropiada para estar expuesta a la lluvia, ya que presenta rutas de drenaje óptimas haciendo que el agua se escurra por la superficie en lugar de penetrar en el pelaje (Anderson 1984). Por otro lado, la selección del AD puede verse afectada por las condiciones climáticas siendo mayormente seleccionados aquellos que no se deterioren fácilmente ante condiciones climáticas adversas (Anderson 1998, 2000, Di Bitetti *et al.* 2000, Smith *et al.* 2007). Las características estructurales pueden afectar la probabilidad de ruptura y/o desarraigo del árbol (Putz *et al.* 1983). La relación entre la altura total del árbol y su DAP resulta ser un índice efectivo para conocer de manera aproximada la seguridad mecánica de los árboles (van Gelder *et al.* 2006). Los árboles que presentan un valor alto para la relación Altura/DAP y/o que presentan un tamaño de copa grande tienen alta probabilidad de romperse o desarraigarse ante condiciones climáticas adversas (fuertes vientos y lluvias que generan “estrés mecánico” sobre el tronco y raíz al ejercer presión sobre la copa) (Putz *et al.* 1983, Mattheck 1994, van Gelder *et al.* 2006).

#### 4.1.1. Objetivos específicos

Poner a prueba las cinco hipótesis relacionadas a factores ecológicos y ambientales (H. de depredación, H. de parasitismo, la H. confort y riesgo de accidente, H. de proximidad al sitio de alimentación, y H. de termorregulación y climática) para explorar el efecto del riesgo de depredación, el riesgo de parasitismo, el confort, los recursos alimenticios y los factores climáticos sobre el uso y selección de los SD y AD, así como también el efecto sobre los patrones de agrupamiento nocturno en una población de *Alouatta caraya* viviendo en estado silvestre en un ambiente fragmentado.

#### 4.2. Hipótesis de depredación (H.5):

La **H.5** propone que el riesgo de depredación nocturna terrestre es el factor que podría estar modelando los patrones de uso y selección de AD y SD y, los patrones de agrupamiento que en ellos se dan. Con las premisas de que en el sitio de estudio no hay registros de potenciales depredadores nocturnos y, de que los atelinos por su gran tamaño corporal presentan un riesgo de depredación reducido, planteamos las siguientes predicciones (P) asociadas a esta hipótesis:

**P 5.1** Los grupos de monos seleccionan los SD a utilizar según un patrón aleatorio, es decir, la probabilidad de que los grupos repitan el SD utilizado la noche previa es igual a la probabilidad de que cambien de SD en noches consecutivas como evidencia de que la selección y uso de SD no está afectada por la presión de depredación.

**P 5.2 A)** Los individuos utilizan con igual frecuencia la parte superior e inferior de la copa de los AD, como evidencia de que los individuos en el sitio de estudio no existe en la actualidad potenciales depredadores nocturnos terrestres naturales.

**B)** Los individuos utilizan con igual frecuencia la parte terminal y proximal de las ramas, como evidencia de que los individuos en el sitio de estudio no existe en la actualidad potenciales depredadores nocturnos terrestres naturales.

**P 5.3 A)** La altura en la que nace la copa (altura de las primeras ramas) no difiere entre los árboles utilizados para descansar durante la noche y los no utilizados para tal fin.

**B)** La probabilidad de que un AD presente lianas es similar a la probabilidad de que no las posea. Las características estructurales de los árboles seleccionados para descansar durante la noche no responden a la presencia de depredadores ya que en el sitio de estudio no se han registrado potenciales depredadores nocturno terrestres.

**P 5.4** Se observarán con similar frecuencia la formación de uno o más grupos para descansar durante la noche y el uso de uno o más AD. El agrupamiento nocturno presentado por los grupos estudiados no se relaciona con el riesgo de depredación, ya que en el sitio de estudio no existen en la actualidad depredadores nocturnos terrestres.

#### **4.2.1. Resultados para la H.5**

##### *Patrón de uso de los SD*

Para el análisis de la **P 5.1** se utilizaron 148 registros de SD obtenidos durante los 195 días de estudio (Tabla 4.1). Se consideraron únicamente los registros en los que se conocían los SD utilizados durante tres o más noches consecutivas. La metodología utilizada para el registro de datos de los SD se describe en sección 2.6.1 del Capítulo II.

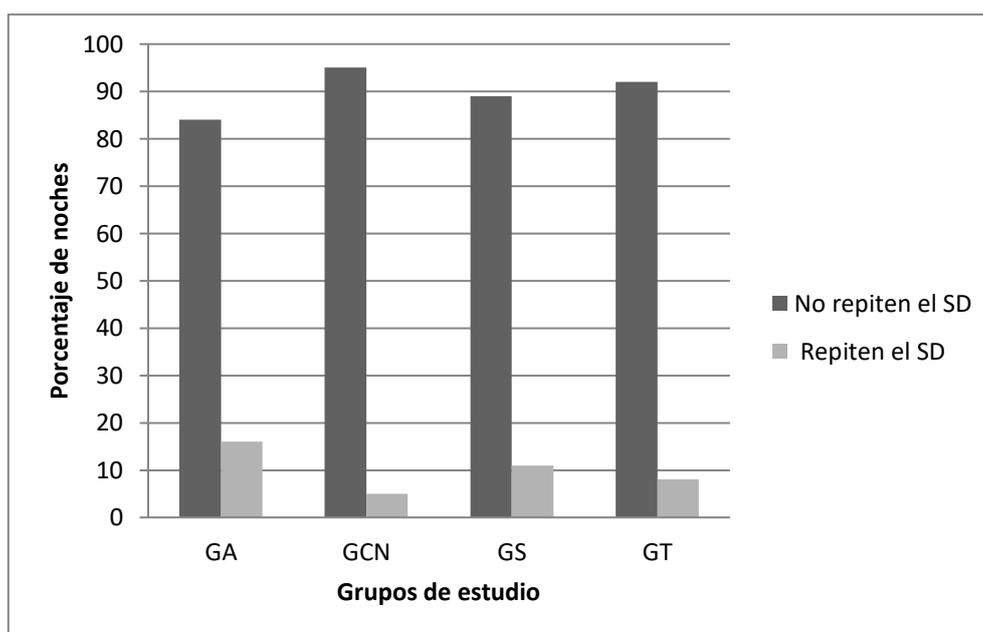
**Tabla 4.1.** Noches consecutivas registradas por grupo para el estudio de los patrones de uso de SD.

Mes	GRUPOS			
	GT	GCN	GS	GAL
Junio 2012	3	2	4	0
Julio 2012	3	3	2	1
Agosto 2012	3	4	2	2
Septiembre 2012	3	3	3	2
Octubre 2012	2	3	3	2
Noviembre 2012	3	3	2	2
Diciembre 2012	2	3	2	3
Enero 2013	3	3	3	3
Febrero 2013	4	3	3	4
Marzo 2013	3	3	2	3
Abril 2013	4	4	3	3
Mayo 2013	3	4	4	3
Junio 2013	4	3	3	3
<b>TOTAL</b>	<b>40</b>	<b>41</b>	<b>36</b>	<b>31</b>
<i>Promedio</i>	<i>3.07</i>	<i>3.15</i>	<i>2.8</i>	<i>2.4</i>
<i>DE (±)</i>	<i>0.64</i>	<i>0.55</i>	<i>0.72</i>	<i>1.4</i>

(GT) grupo *Tacuara*, (GCN) grupo *Caravana Naranja*, (GS) grupo *Sena*, (GAL) grupo *Alicia*.

Se utilizó la prueba de Chi-cuadrado (ver sección 2.10.1 del Capítulo II) para testear si la probabilidad de que los grupos estudiados repitan el SD en noches consecutivas es igual a la probabilidad de que cambien de SD (**P 5.1**). El análisis se realizó para cada uno de los cuatro grupos en estudio. Los resultados indican que la probabilidad de que cambien de SD noche tras noche es mayor que la probabilidad de que repitan el mismo SD utilizado la noche previa ( $\chi^2_{(GT)}$ : 15.6, gl = 1, p = 0.00,  $\chi^2_{(GA)}$ : 7.08, gl = 1, p = 0.00,  $\chi^2_{(GS)}$ : 12.2, gl = 1, p = 0.00,  $\chi^2_{(GCN)}$ : 19.3, gl = 1, p = 0.00) (Fig. IV1).

**Fig. IV1:**



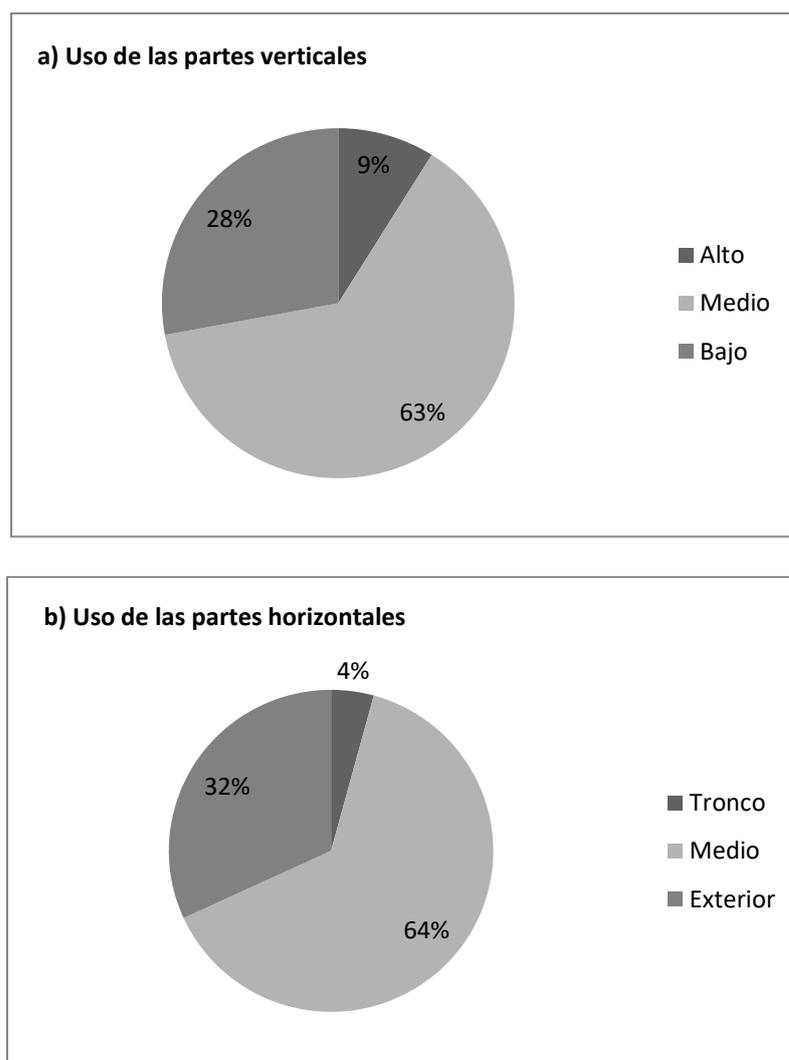
**Fig. IV1.** Patrón de uso de los SD en los cuatro grupos en estudio. Se observa el porcentaje de noches consecutivas en el que los grupos repitieron el mismo SD y en el que cambiaron de SD.

#### *Ubicación en el AD de los grupos formados para el descanso*

Para el análisis de la **P 5.2 A y B** utilizamos 989 registros correspondientes a las posiciones de descanso de los individuos en los AD ( $N_{GA} = 197$ ,  $N_{GCN} = 254$ ,  $N_{GS} = 303$ ,  $N_{GT} = 235$ ). La metodología utilizada para el registro de los datos utilizados para testear esta predicción se describe en sección 2.6.3 Capítulo II.

De los 989 registros obtenidos referentes a la ubicación de los individuos en el eje vertical de la copa (alto, medio y bajo) el 63.2% ( $N = 625$ ) corresponden al uso de la parte media de la copa, el 27.9% ( $N = 276$ ) al uso de la parte baja y el 8.9% ( $N = 88$ ) al uso de la parte alta. En relación a la ubicación en el eje horizontal de la copa (tronco, medio, extremo) el 63.9% ( $N = 632$ ) corresponde al uso de la parte media, el 31.85% ( $N = 315$ ) a la parte del extremo terminal (exterior) de la rama y el 4.25% ( $N = 42$ ) al uso de la parte cercana al tronco del AD. Se observa una mayor frecuencia de uso de la parte media de la copa (tanto vertical como horizontalmente) por parte de los grupos en estudio para descansar durante la noche (Fig. IV2 a y b).

**Fig. IV2:**



**Fig. IV2.** Porcentaje de uso de las partes de la copa del AD. **a)** detalle del patrón de uso de las partes de la copa según las divisiones en el eje vertical (alto, medio, bajo) y **b)** detalle del patrón de uso de las partes de la copa según las divisiones en el eje horizontal (tronco, medio, exterior).

La metodología utilizada para el registro de los datos estructurales de los AD se describe en la sección 2.6.2 Capítulo II, mientras que la metodología para el registro de datos estructurales de los de los árboles disponibles no utilizados como dormideros se describe en la sección 2.7 del mismo capítulo.

### *Patrón de selección de los AD*

Para testear la **P 5.3 A** (si la altura de las primeras ramas es un factor que afecta la probabilidad de que un árbol sea o no seleccionado para descansar durante la noche) utilizamos los registros de las características estructurales de los AD y de los árboles no utilizados como dormideros (ver Anexo 1, Tabla 1). El promedio de la altura de las primeras ramas para los AD fue de  $5.11 \pm 1.92$  m mientras que la de los árboles no utilizados como dormideros fue de  $3.6 \pm 2.4$  m. Para comprobar si existen diferencias significativas entre las características de los AD y los árboles no utilizados como dormideros, realizamos una Prueba de t de Student para muestras no apareadas (ver sección 2.10.1 del Capítulo II). Los resultados indican que los AD presentan diferencias en la altura de las primeras ramas con respecto a los no utilizados como dormideros presentes en el área: la altura de las primeras ramas fue significativamente mayor en los AD que en los no dormideros ( $t = 9.92$ ,  $gl = 169$ ,  $p < 0.05$ ). Para evaluar si la altura de las primeras ramas es una característica estructural seleccionada por los individuos para elegir los AD, realizamos un Análisis de Componentes Principales (PCA) considerando el DAP, altura total, el tamaño de la copa, y la altura de las primeras ramas (ver sección 2.10.1 del Capítulo II). Este análisis permite conocer la correlación entre las variables e identificar aquellas que expliquen la mayor variabilidad en relación a los patrones estructurales de los AD. Los resultados del PCA indican que el PC1 contiene las siguientes variables: DAP, altura total y los ejes de la copa (Eje N-S y E-O), mientras que el PC2 contiene únicamente a la altura de las primeras ramas (Tabla 4.2). En la Fig. IV3 se observa que la variable promedio de los ejes N-S y E-O de la copa, el diámetro a la altura del pecho, y la altura total del AD, están más relacionadas entre sí (menor ángulo entre los vectores) que con la variable altura de las primeras ramas. A su vez, el PC1 y el PC2 explican el 80% de la variabilidad observada (PC1 59% y PC2 21% (Tabla 4.3).

**Tabla 4.2.** Resultado del Análisis de Componentes Principales (PCA) para testear la P 5.3 A.

<b>Variabes</b>	<b>PC1</b>	<b>PC2</b>	<b>PC3</b>	<b>PC4</b>	<b>PC5</b>
<b>DAP</b>	<b>0.48</b>	0.12	8.0417e-01	-0.29	-0.12
<b>APR</b>	0.06	<b>-0.94</b>	-7.87e-05	-0.31	-0.005
<b>Altura total</b>	<b>0.48</b>	-0.24	5.80e-02	0.83	0.05
<b>Eje N-S</b>	<b>0.21</b>	0.12	-3.21e-01	-0.28	0.73
<b>Eje E-O</b>	<b>0.50</b>	0.10	-4.96e-01	-0.19	-0.66

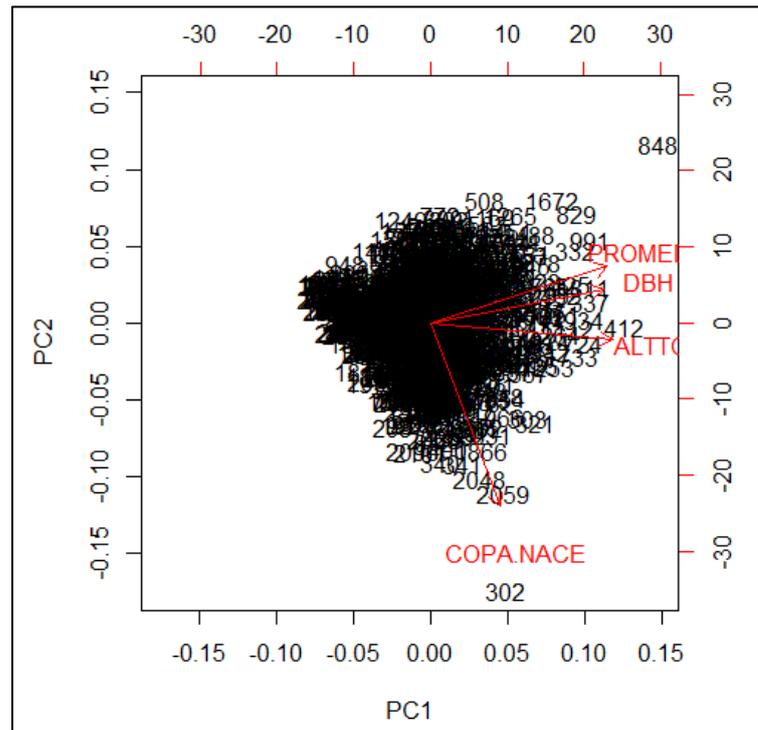
DAP: diámetro a la altura del pecho, APR: altura de las primeras ramas.

**Tabla 4.3.** Resultados de la importancia de los componentes principales (PC) obtenidos en el PCA.

	<b>Componentes Principales</b>				
	<b>PC1</b>	<b>PC2</b>	<b>PC3</b>	<b>PC4</b>	<b>PC5</b>
<b>DE</b>	1.369	1.0518	0.946	0.7553	0.7427
<b>P. de V</b>	0.375	0.221	0.179	0.11	0.11
<b>P. Ac.</b>	0.375	0.596	0.775	0.889	1.000

Se detallan los valores obtenidos para el desvío estándar (DE), la proporción de la varianza (P de V) explicada por cada CP y la proporción acumulada (P. Ac)

**Fig. IV3:**



**Fig. IV3.** Relación entre los componentes principales (PC) obtenidos a partir de un PCA de las diferentes características estructurales de los AD utilizados. (PROME) valor promedio de los ejes N-S y E-O de la copa, (DBH) diámetro a la altura del pecho, (ALTTO) altura total del AD, (COPA.NACE) altura de las primeras ramas.

Para testear la **P 5.3 A** generamos todos los modelos posibles con los PC que podrían afectar la selección de AD a través del uso de GLMM (ver sección 2.10.1 del Capítulo II). Luego, utilizando el Criterio de Información de Akaike (AIC), seleccionamos el mejor modelo según su peso ( $w$ ). La variable respuesta fue codificada como AD = 1 y árbol no dormidero = 0 por lo que los residuos se modelaron con una distribución Binomial a través de la función de enlace “logit”. Las variables predictoras fueron los PC y la especie de los árboles fue considerada como factor aleatorio. Los resultados (Tabla 4.4) indican que tanto el *modelo 4* como el *modelo 2* son los mejores modelos, ya que sus valores de  $w$  son similares ( $w_{\text{modelo 4}} = 0.292$  y  $w_{\text{modelo 2}} = 0.22$ ). Los resultados de ambos modelos seleccionados demuestran que PC1 (DAP, la altura total y los ejes de la copa) tiene efectos significativos en la selección de los AD mientras que la altura de las primeras ramas no está afectando la selección del AD (*modelo 4*: Estimate<sub>PC1</sub>:0.73, Error Std<sub>PC1</sub> = 0.08, gl<sub>PC1</sub> = 825, p<sub>PC1</sub> = 0.00; Estimate<sub>PC2</sub>: -0.22, Error Std<sub>PC2</sub> = 0.134, gl<sub>PC1</sub> = 825, p<sub>PC1</sub> = 0.09; *modelo 2*: Estimate<sub>PC1</sub>:0.93, Error Std<sub>PC1</sub> = 0.1, gl<sub>PC1</sub> = 826, p<sub>PC1</sub> = 0.00).

**Tabla 4.4.** Resultado de la selección de modelos según su peso (w) para el análisis de la **P5.3 A.**

Modelo	Intercep	PC1	PC2	PC3	PC4	df	logLik	AICc	$\Delta$	w
<b>4</b>	<b>-3.105</b>	<b>0.73</b>	<b>-0.22</b>			<b>4</b>	<b>-177.8</b>	<b>363.8</b>	<b>0.00</b>	<b>0.29</b>
<b>2</b>	<b>-3.135</b>	<b>0.71</b>				<b>3</b>	<b>-179.1</b>	<b>364.3</b>	<b>0.56</b>	<b>0.22</b>
12	-3.102	0.73	-0.23		0.11	5	-177.8	365.5	1.68	0.12
8	-3.102	0.72	-0.22	0.03		5	-179.0	365.8	2.00	0.10

Para testear la **P 5.3 B** registramos para todos lo AD utilizados la presencia/ausencia de lianas. Los resultados indican que el 55.3 % de los AD registrados no poseían lianas mientras que el 44.7% poseía lianas. Para conocer si esta diferencia en la presencia/ausencia de lianas es significativa codificamos los datos obtenidos de los AD como: 1 = presencia de lianas y 0 = ausencia de lianas y realizamos una prueba de Chi-cuadrado (ver sección 2.10.1 del Capítulo II). Los resultados indican que no hay diferencias entre la probabilidad de que un AD posea o no lianas ( $\chi^2_{(GT)}$ : 0.182, gl = 1, p = 0.669,  $\chi^2_{(GA)}$ : 2.296, gl = 1, p = 0.129,  $\chi^2_{(GS)}$ : 1.119, gl = 1, p = 0.290.  $\chi^2_{(GCN)}$ : 0.504, gl = 1, p = 0.477).

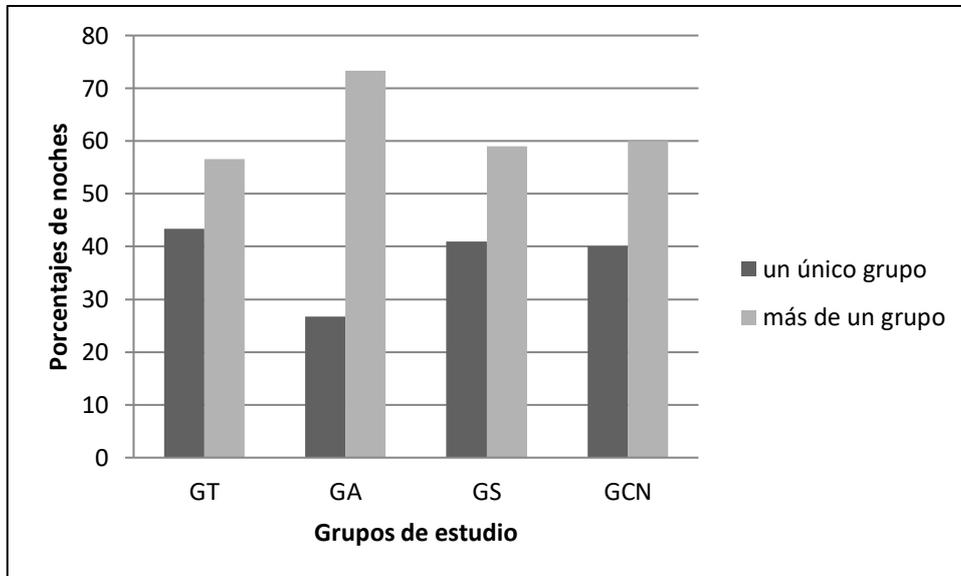
#### *Patrón de agrupamiento nocturno*

Evaluamos la frecuencia de formación de uno o más grupos para descansar durante la noche son similares (**P 5.4**). Para tal fin utilizamos los registros de todas las mañanas de estudio (N = 204) en los que se detallaban como se encontraban acomodados los individuos en los AD (Ver sección 2.5.2 Capítulo II). Mediante una prueba de Chi-cuadrado analizamos la frecuencia de formación de uno o más grupos para el descanso nocturno. Los resultados indican que es mayor la frecuencia de formación de más de un grupo ( $\chi^2 = 5.25$ , gl = 1, p = 0.02) (Fig. IV4).

Además, para conocer si los individuos descansan en uno o más AD por noches, utilizamos 199 registros en los que se detallaban la cantidad AD que estaban siendo utilizados por los grupos formados para descansar. En el 82.41% (N = 164) de los registros solo un AD fue utilizado, en el 15.6% (N = 31) dos AD y en el 1.5% (N = 3) tres

AD. Se registró una única vez (0.5% de los registros) el uso de seis AD utilizados en una misma noche por los integrantes de uno de los grupos estudiados.

**Fig. IV4:**



**Fig. IV4.** Porcentaje de noches en las que los individuos descansaron formando un único grupo y más de un grupo.

#### **Resumen de los resultados para H.5:**

P 5.1: Los grupos evitan utilizar el SD utilizado la noche previa.

P 5.2: Utilizan más frecuentemente la parte media de la copa del AD, tanto horizontal como verticalmente.

P 5.3:A) Los AD poseen un DAP, altura total y tamaño de la copa mayor que los árboles no dormideros. Estas son las características de los AD que seleccionan los individuos. La altura de las primeras ramas es mayor en los AD

B) No se observaron diferencias entre la proporción de AD con y sin lianas.

P 5.4: Los individuos forman más de un grupo para el descanso nocturno.

### 4.3. Hipótesis de parasitismo (H.6):

La **H.6** propone que los individuos utilizan los AD según un patrón cambiante disminuyendo el riesgo de contagio de parásitos intestinales transmitidos por las heces. Los cuatro grupos de aulladores que estudiados en este proyecto presentan las siguientes características que podrían aumentar el riesgo de contagio con parásitos intestinales: 1) viven en ambientes con alta densidad de individuos de la misma especie, 2) habitan en zonas de clima cálido y húmedo, al igual que todos los *A. caraya*, 3) forman grupos sociales cohesivos, y 4) alto grado de fragmentación del hábitat. Los individuos que habitan en sitios con alta densidad de individuos están más expuestos al contagio de parásitos que aquellos que habitan en sitios con baja densidad, ya que es mayor la probabilidad de que circulen por un área que pudo haber sido utilizada por un individuo con parásitos gastrointestinales (por ejemplo para defecar) (Cristóbal-Azkarate *et al.* 2010). Este contagio también se ve favorecido por la cohesión de los grupos y por la reducción del hábitat lo que genera existan que menos zonas aptas a ser utilizadas por los individuos (Chapman *et al.* 2006). Las condiciones climáticas (temperaturas cálidas y humedad) favorecen a que los parásitos permanezcan vivos fuera del hospedador, los que aumenta el tiempo de exposición al parasito a los que están expuestos los individuos (Chapman *et al.* 2006, Cristóbal-Azkarate *et al.* 2010). Además, se ha sugerido que la riqueza y prevalencia de especies de parásitos gastrointestinales presentes en los grupos de primates que habitan en un mismo sitio no difiere entre los grupos, ya que todos estarían expuestos a las mismas condiciones ambientales (Cristóbal-Azkarate *et al.* 2010). En relación al uso de los AD y considerando lo planteado anteriormente, se propone las siguientes predicciones:

**P 6.1** Los individuos evitan repetir el AD utilizado la noche previa; como estrategia para reducir la probabilidad de contacto con las heces acumuladas en los AD.

**P 6.2 A)** Los individuos no defecan desde el AD para evitar contaminar los AD con sus heces.

**B)** Los individuos que defecan desde el AD lo hacen desde menores alturas de las que utilizan para descansar durante la noche para evitar el riesgo de contacto con las heces.

**P 6.3** La riqueza y prevalencia de especies de parásitos intestinales no presentan diferencias sustanciales entre los cuatro grupos en estudio, como reflejo de la similitud en las condiciones bajo las que habitan los grupos, y la similitud en las estrategias antiparasitarias desarrolladas asociadas a los patrones de uso de los AD.

#### **4.3.1. Resultados para la H.6**

##### *Descripción general de los patrones de defecación*

Durante el presente trabajo se describieron de manera cualitativa y en contexto de dormitorio, una secuencia de pautas comportamentales relacionada con los patrones de defecación desarrollados por los individuos de manera rutinaria. En todas las mañanas de estudio los individuos se desplazaron unos  $4.06 \pm 3.1$  m (N = 1084) para defecar a partir del lugar donde descansaron por la noche. En estos desplazamientos, los individuos se movieron tanto horizontal como verticalmente dirigiéndose a una parte más baja del árbol para defecar desde allí, evitando el contacto de las heces con sustratos potenciales de desplazamiento. Al finalizar sus deposiciones, los individuos regresaban por el mismo camino que habían tomado, ya sea para volver a su grupo de descanso o para comenzar con las actividades diarias. El hecho de que los individuos desciendan para defecar se podría relacionar con que utilicen el mismo camino para ir o volver desde sus sitios de defecación: el defecar a menores alturas les otorgaría una ventaja ya que reduciría la probabilidad de entrar en contacto con las heces acumuladas en las ramas dado que estas ramas (a bajas alturas) no sería utilizables para desplazarse, alimentarse o descansar. En el 79.1% (N = 187) de los días en los que registramos eventos de defecación por la mañana, todos los individuos del grupo utilizaron el mismo sitio para defecar. Estos sitios específicos para defecación (llamados “*bosteaderos*”, Delgado 2005) incluyen las ramas de uno o más árboles donde se ubican los individuos para defecar. Los *bosteaderos* poseen una función higiénica ya que podrían reducir la probabilidad de contagio con parásitos intestinales al disminuir la frecuencia de contacto con la materia fecal dado que ésta quedaría concentrada en zonas determinadas del área de acción (Braza *et al.* 1981, Gilbert 1997, Delgado 2005). Todas las clases de edad han sido consideradas en este análisis, exceptuando a los infantes ya que realizaban sus deposiciones desde el lomo o vientre de

la madre, sin separarse de ella y en cualquier momento del día, no necesariamente cuando la madre defecaba. Adicionalmente, hemos registrado en cada evento de defecación por la mañana si las heces interceptaban vegetación al caer. Obtuvimos que la materia fecal en el 76.4 % (N = 1084) de los casos no hizo contacto con la vegetación al caer reduciendo la probabilidad de contaminar vegetación potencialmente utilizable para otras actividades.

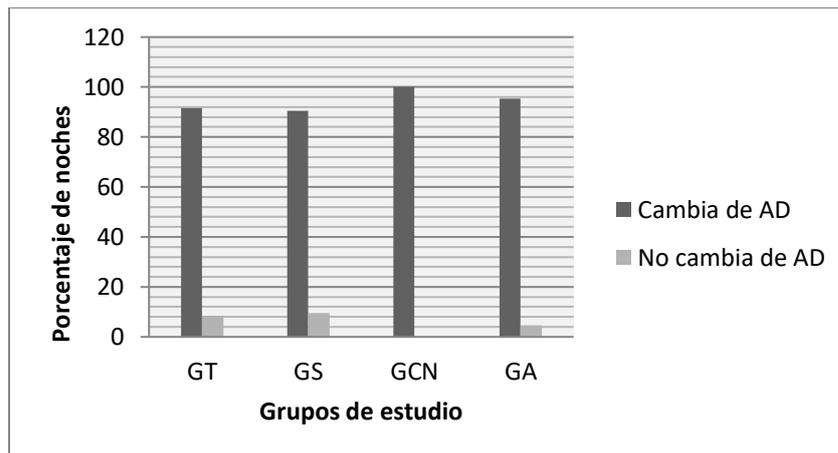
Los registros utilizados en esta sección se han obtenido según la metodología que se detalla en la sección 2.5.1 Capítulo II.

#### *Patrón de uso de los AD*

El análisis para testear la **P 6.1** se basó en 242 registros obtenidos durante el período de estudio. Cada registro consta de la identificación del AD utilizado por el grupo en estudio y de la fecha en la que se utilizó. Los registros fueron realizados durante los 3,5 días consecutivos por mes que se seguía a cada grupo de monos. El registro del AD correspondiente a la primera noche de seguimiento se descartó en este análisis ya que no conocíamos el AD utilizado la noche previa (ver sección 2.6.2 Capítulo II).

Se utilizó la prueba de Chi-cuadrado (ver sección 2.10.1 del Capítulo II) para testear si existen diferencias en la frecuencia de uso de un AD en noches consecutivas por parte de un mismo grupo social (**P 6.1**). El análisis se realizó para cada uno de los cuatro grupos en estudio. Los resultados indican que la probabilidad de que cambien el AD utilizado la noche previa es mayor que la probabilidad de que repitan el AD ( $\chi^2_{(GT)}$ : 18.2,  $gl = 1$ ,  $p = 0.00$ ,  $\chi^2_{(GA)}$ : 20.7,  $gl = 1$ ,  $p = 0.00$ ,  $\chi^2_{(GS)}$ : 14.58,  $gl = 1$ ,  $p = 0.00$ ,  $\chi^2_{(GCN)}$ : 174.7,  $gl = 1$ ,  $p = 0.00$ ) (Fig. IV5). El grupo GCN utilizó el 100% de los registros uno o más AD diferente cada noche.

**Fig. IV5:**

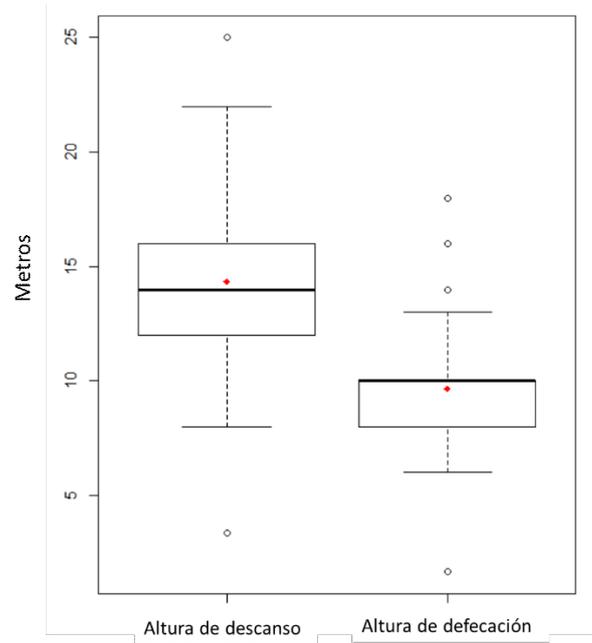


**Fig. IV5.** Patrón de uso de los AD. Detalle del porcentaje de noches consecutivas en las que los grupos en estudio repiten o no el AD utilizado la noche previa. Se indica en color gris oscuro (Cambia de AD) el porcentaje de noches en la que no se utiliza el mismo AD que la noche previa y en color gris claro (No cambia) el porcentaje de noches en las que se utiliza el mismo AD.

#### *Relación entre el uso de los AD y el patrón de defecación*

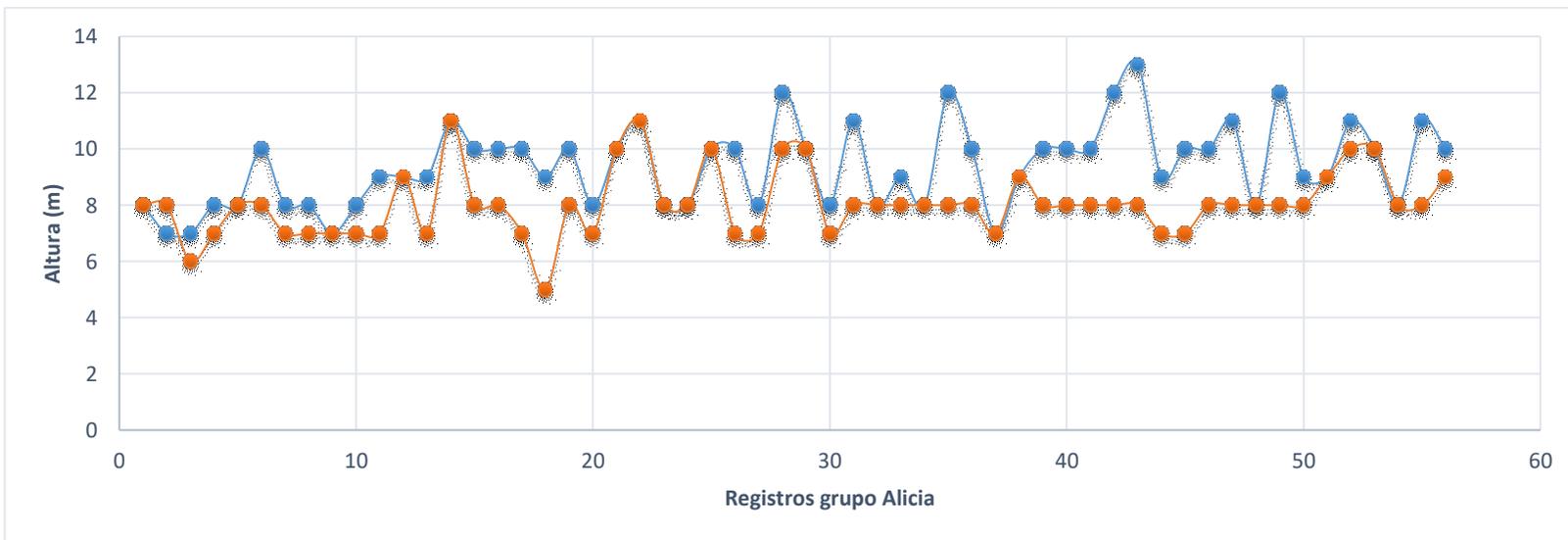
Para el análisis de la **P 6.2 A y B** utilizamos 261 registros que consistían en: identificación del AD utilizado, altura en la que descansaban los individuos durante la noche, identificación del árbol en el que defecaban y altura a la que defecaban por primera vez en la mañana. Se detalla la metodología utilizada para el registro de datos en la sección 2.5.2 Capítulo II. La altura promedio de descanso fue  $14.4 \pm 3.4$  m mientras que la altura promedio de defecación fue de  $9.7 \pm 1.7$  m. Para analizar la **P 6.2 A** realizamos una prueba de Chi-cuadrado y para testear la **P 6.2 B** utilizamos la Prueba de t de Student (ver sección 2.10.1 del Capítulo II). Los resultados de la prueba de Chi-cuadrado indican que no hay diferencias entre la frecuencia de defecación por la mañana desde un AD o desde otro árbol ( $\chi^2_{(GT)}$ : 1.014, gl = 1, p = 0.313,  $\chi^2_{(GA)}$ : 0.279, gl = 1, p = 0.597,  $\chi^2_{(GS)}$ : 0.803, gl = 1, p = 0.37,  $\chi^2_{(GCN)}$ : 0.228, gl = 1, p = 0.632). El mismo patrón fue observado en los cuatro grupos en estudio. En cuanto al análisis de las alturas para defecar y las alturas para descansar, los resultados de la Prueba de t de Student indican que los individuos descienden para defecar a menores alturas de las que utilizan para descansar ( $t = 20.082$ , gl = 376.11, p < 0.000) (Fig. IV6). Este patrón fue observado en los cuatro grupos en estudio (Fig. IV7 a-d).

**Fig. IV6:**



**Fig. IV6.** Altura de defecación y altura utilizada para descansar por la noche. Los valores medios se indican mediante un punto rojo.

Fig. IV7:



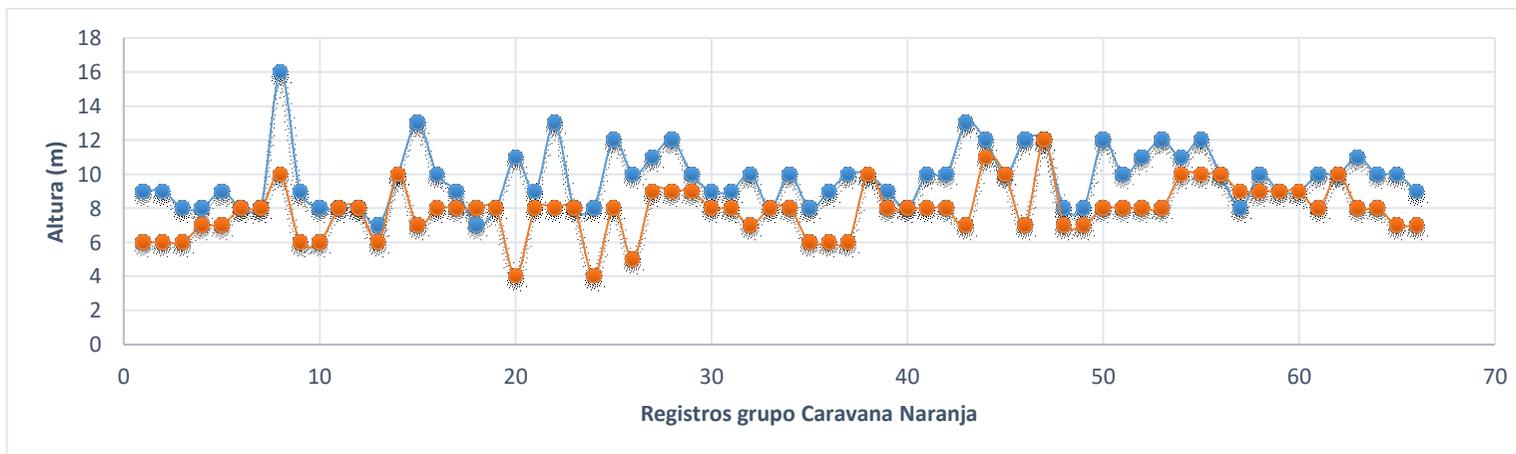
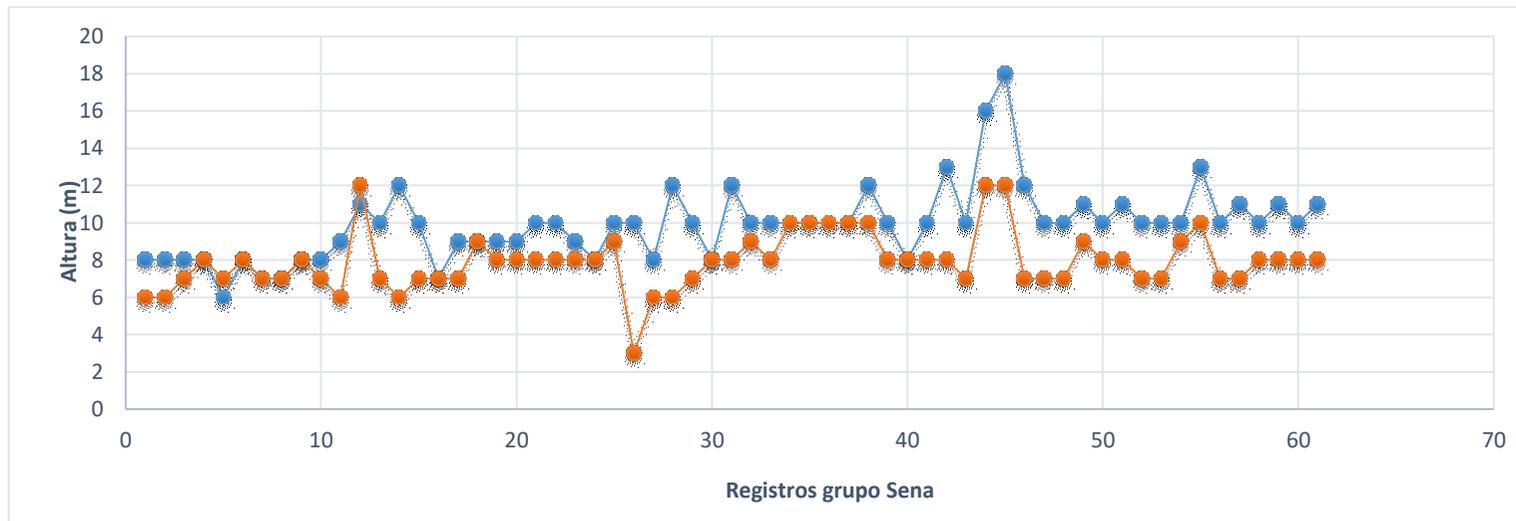


Fig. IV7. Alturas utilizadas para descansar durante la noche (líneas azules) y para defecar por la mañana en los cuatro grupos en estudio (líneas rojas).

### Riqueza y prevalencia de especies de parásitos intestinales

Para testear la **P 6.3** utilizamos los resultados de los análisis parasitológicos de 451 muestras; la metodología utilizada para la recolección y análisis de las muestras se describe en la sección 2.9.1 Capítulo II. La cantidad de muestras obtenidas por grupo se detalla en la Tabla 4.5. De las 451 muestras analizadas 116 contenían parásitos (GT: 30, GS: 43, GCN: 18, GA: 25) (Anexo 2, Tabla 2). Considerando solo las muestras que contenían parásitos calculamos la *riqueza* por grupo (cantidad de especies de parásitos encontradas en cada grupo de estudio) y la *prevalencia* por grupo (porcentaje de individuos de un grupo que está infectado) (Tabla 4.6) (Chapman *et al.* 2005. Stoner *et al.* 2005. Cristóbal-Azkarate *et al.* 2010). La cantidad de especies de parásitos encontradas en una muestra varía de una a tres: el 67.2% de las muestras contienen 1 especie, el 30.2% de las muestras contienen 2 especies y el 2.6% de las muestras contienen 3 especies de parásitos. Para evaluar si la riqueza de parásitos es similar entre los grupos de monos estudiados realizamos una prueba de Chi-cuadrado (ver sección 2.10.1 del Capítulo II) comparando de a dos grupos, analizando todas las combinaciones posibles. Los resultados indican que no existen diferencias significativas en la riqueza de parásitos entre grupos (Tabla 4.7). La prevalencia para una determinada especie fue similar entre los grupos de estudio (Tabla 4.6). Los parásitos encontrados en los cuatro grupos de estudio fueron: Coccidios (con una prevalencia  $\geq 80\%$ ), Nematodos (con una prevalencia de 20-40%) y, dentro de los Cestodes (*Bertiella* sp con una prevalencia de 50-100%). Los Trematodos (*Fasciola* sp) fueron encontrados en tres de los cuatro grupos en estudio, presentando una prevalencia de 17-40%.

<b>Tabla 4.5.</b> Muestras para análisis parasitológicos. Cantidades de muestras obtenidas y analizadas para los cuatro grupos estudiados.						
<b>Grupo</b>	<b>Clases de edad/sexo</b>					<b>TOTAL</b>
	<b>HAD</b>	<b>MAD</b>	<b>HSAD</b>	<b>HJV</b>	<b>MJV</b>	
GT	37	20	36	--	--	<b>93</b>
GCN	31	35	--	--	16	<b>82</b>
GS	36	36	--	23	17	<b>112</b>
GA	137	23	--	4	--	<b>164</b>
<b>Total</b>	<b>241</b>	<b>114</b>	<b>36</b>	<b>27</b>	<b>33</b>	<b>451</b>
<b>Promedio</b>	<b>60,25</b>	<b>28,5</b>	<b>36</b>	<b>13,5</b>	<b>16,5</b>	<b>112,7</b>
<b>SD (±)</b>	<b>51,2</b>	<b>8,2</b>	<b>--</b>	<b>13,4</b>	<b>0,7</b>	<b>36,3</b>

MAD: Macho Adulto, HAD: Hembra Adulta, HSAD: Hembra Sub-Adultos, HJUV: Hembra Juvenil y MJUV: Macho Juvenil.

<b>Tabla 4.6.</b> Resultados de los análisis parasitológicos.								
<b>GRUPOS</b>								
<b>Parásito</b>	<b>GT</b>		<b>GS</b>		<b>GCN</b>		<b>GA</b>	
	<i>P/A</i>	<i>PREV(%)</i>	<i>P/A</i>	<i>PREV(%)</i>	<i>P/A</i>	<i>PREV(%)</i>	<i>P/A</i>	<i>PREV(%)</i>
<b>COCCIDIO</b>								
Indeterminado	Si	80	Si	100	Si	83.3	Si	100
<b>NEMATODE</b>								
<i>Ancylostoma sp</i>	Si	20	No	---	No	---	Si	40
<i>Trypanoxiurus sp</i>	No	---	Si	28.5	No	---	No	---
<i>Strongyloides sp</i>	No	---	Si	28.5	Si	33.3	No	---
<i>Trichostrongylus sp</i>	Si	20	Si	28.5	Si	33.3	No	---
<b>CESTODE</b>								
<i>Bertiella sp</i>	Si	100	Si	100	Si	50	Si	60
<i>Hymenolepis sp</i>	No	---	No	---	Si	16.6	No	---
<i>Moniezia sp</i>	No	---	No	---	Si	16.6	No	---
<b>TREMATODE</b>								
<i>Fasciola sp</i>	No	---	Si	28.5	Si	16.6	Si	40
<b>Riqueza</b>	<b>4</b>		<b>6</b>		<b>7</b>		<b>4</b>	

Presencia/ausencia (P/A), prevalencia (expresada en porcentaje de individuos del grupo que presentan determinada especie de parásito) (PREV%) y riqueza de las especies de parásitos encontrados.

<b>Tabla 4.7.</b> Resultados del $\chi^2$ ( $\alpha = 0.05$ ) para testear la <b>P 6.3.</b>		
<b>GRUPOS</b>	$\chi^2$ (df=1)	<b>p</b>
GCN vs GA	0.085	0.770
GCN vs GS	0	1
GS vs GA	0.006	0.934
GT vs GS	0.006	0.934
GT vs GA	0	1
GT vs GCN	0.085	0.770

#### **Resumen de los resultados para H 6:**

P 6.1: Los grupos evitan utilizar el mismo AD en noches consecutivas.

P 6.2: A) No se observaron diferencias en la frecuencia de uso de un AD y de otro árbol para defecar;

B) Los individuos defecan a menor altura de la que utilizan para descansar.

P 6.3: La riqueza y prevalencia de especies parásitas fue similar en los cuatro grupos de estudio, reflejando la similitud en los patrones de uso y selección de AD.

#### **4.4. Hipótesis de confort (H.7):**

La **H.7** postula que el patrón de uso de las estructuras presentes en los árboles utilizados para descansar durante la noche responde a la necesidad de adquirir posiciones corporales estables y relajadas durante el descanso nocturno. Para esta hipótesis planteamos la siguiente predicción:

**P 7.1** Los individuos utilizan más frecuentemente determinadas estructuras del AD (como ramas gruesas horizontales y/o horquetas horizontales gruesas) que permiten que el cuerpo del individuo adopte una posición estable y distendida.

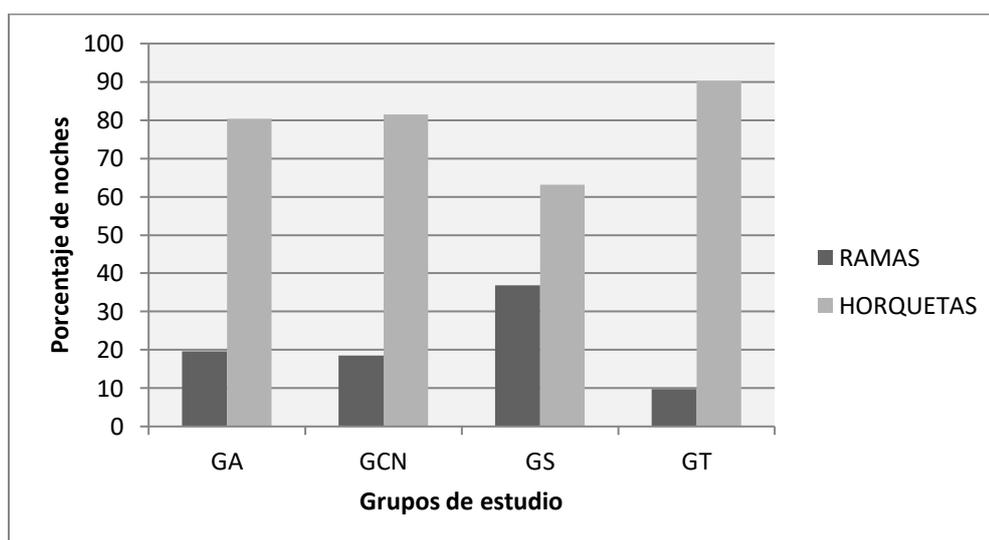
##### **4.4.1. Resultados para la H.7**

###### *Estructuras del AD utilizadas para el descanso nocturno*

Para testear la **P 7.1** utilizamos 989 registros los cuales corresponden a las estructuras utilizadas para descansar durante la noche de todos los individuos adultos y sub-adultos durante 176 días de estudio (la metodología y definiciones utilizadas en la recolección de los datos se detalla en la sección 2.6.3 Capítulo II). Estos registros incluyen tanto a individuos que descansaban aislados como agrupados. Para evaluar la diferencia en la frecuencia de uso de cada una de las estructuras según su forma (horqueta="H" vs rama="R") realizamos una prueba de Chi-cuadrado considerando los registros de todos

los grupos en conjunto (ver sección 2.10.1 del Capítulo II). Los resultados indican que existen diferencias significativas en la selección de ambas estructuras siendo la horqueta la más frecuentemente utilizada ( $\chi^2_{(\alpha=0.05)} = 143.92$ ,  $gl = 1$ ,  $p < 0.00$ ) (Fig. IV8). En el 76.13% de los registros los individuos utilizaron horquetas para descansar y en el 23.9% utilizaron ramas.

**Fig. IV8:**



**Fig. IV8.** Porcentaje de noches en las que se registraron el uso de las diferentes estructuras seleccionadas para descansar. Se indica en color gris oscuro el porcentaje de noches en la que ha sido utilizada la estructura “RAMAS” para cada grupo de estudio y en gris claro el porcentaje de noches en las que se han utilizado “HORQUETAS”.

De las horquetas utilizadas (N = 753) evaluamos el porcentaje de uso según su grosor e inclinación. El 55.1% correspondían a la categoría gruesa (N = 415), el 35% a la categoría mediana (N = 264) el 9.9% a la categoría fina (N = 74). De las horquetas gruesas el 89.9% correspondían a la categoría de inclinación horizontal (N = 373), el 5.5% a la categoría vertical (N = 23) y el 4.6% a la categoría inclinada (ángulo de inclinación de 45°) (N = 19). De las horquetas medianas (N = 264) el 91.3% correspondían a la categoría de inclinación horizontal (N = 241), el 6.8% a la categoría inclinada (N = 18) y el 1.9% a la categoría vertical (N = 5). De las horquetas finas (N = 74) se registraron solo dos categorías de inclinación, siendo el 90.5% de la categoría horizontal (N = 67) y el 9.5% de la categoría vertical (N = 7). De las ramas utilizadas (N = 236) evaluamos el porcentaje de uso según su grosor. El 96.6% correspondían a la categoría gruesa (N = 228; de las cuales 217 pertenecían a la categoría horizontal y 11 a la categoría inclinada) el 1.7% a

la categoría mediana (N = 4, todas de categoría de inclinación horizontal) y 1.7% a la categoría fina (N = 4, todas de categoría de inclinación horizontal).

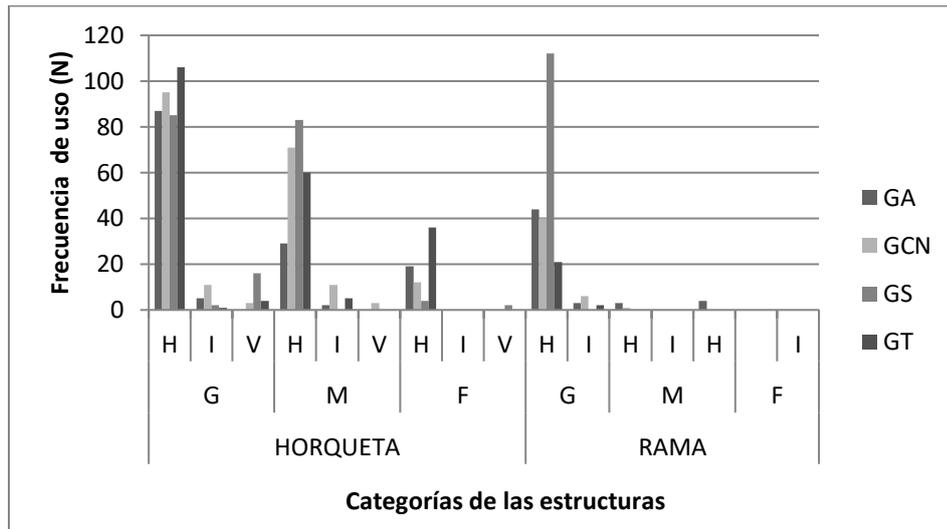
Para poder evaluar si el patrón de selección de estructuras es similar en todos los grupos realizamos una prueba de Chi-cuadrado. Los resultados indican que los cuatro grupos presentan el mismo patrón en la selección de estructuras para descansar, utilizan con mayor frecuencia las horquetas que las ramas ( $\chi^2_{(GT)}$ : 88.75, gl = 1, p = 0.00,  $\chi^2_{(GA)}$ : 19.9, gl = 1, p = 0.00,  $\chi^2_{(GS)}$ : 10.2, gl = 1, p = 0.00,  $\chi^2_{(GCN)}$ : 54.55, gl = 1, p = 0.00) (Fig. IV9, Tabla 4.8).

**Tabla 4.8. Estructuras utilizadas para descansar en los AD. Se detalla la cantidad de registros de uso de cada estructura según su clasificación por su forma, grosor e inclinación.**

	FORMA			HORQUETA						RAMA						
	GROSOR	G			M			F			G		M		F	
		<i>INCLINACIÓN</i>	<i>H</i>	<i>I</i>	<i>V</i>	<i>H</i>	<i>I</i>	<i>V</i>	<i>H</i>	<i>I</i>	<i>V</i>	<i>H</i>	<i>I</i>	<i>H</i>	<i>I</i>	
	<b>GRUPO</b>	GT	106	1	4	60	5	0	36	0	0	21	2	0	0	0
GA		87	5	0	29	2	0	19	0	0	44	3	3	0	4	0
GS		85	2	16	83	0	0	4	0	2	112	0	0	0	0	0
GCN		95	11	3	71	11	3	12	0	0	40	6	1	0	0	0

**G: gruesa, M: mediana, F: fina, H: horizontal, I: inclinada, V: vertical.**

**Fig. IV9:**



**Fig. IV9.** Frecuencia de uso de las diferentes estructuras seleccionadas para descansar. Se observa que la estructura más frecuentemente utilizada por todos los grupos en estudio en la Horqueta horizontal gruesa. Categorías de inclinación: (H) horizontal, (I) intermedia, (V) vertical. Categorías de grosor: (G) gruesa, (M) mediana, (F) fina.

Por otro lado, hemos explorado cual es la postura corporal más frecuentemente utilizada para descansar por los individuos estudiados se obtuvo, sobre el total de registros de posturas adoptadas por los individuos para descansar (N = 989) que la postura de “bola” ha sido la más frecuentemente observada (87%, N = 860) mientras que el restante 13% (N = 129) corresponde a la postura de “estirado”. La metodología empleada en la recolección de los datos y terminología utilizada aquí se describe en la sección 2.5.3 del Capítulo II.

**Resumen de los resultados para H 7:**

P 7.1: Los individuos estudiados utilizan más frecuentemente horquetas/gruesas/horizontales como estructura para descansar.

#### **4.5. Hipótesis de proximidad al sitio de alimentación (H.8):**

La **H.8** propone que la ubicación y disponibilidad de recursos alimenticios modela el patrón de uso y selección de los SD. Para esta hipótesis planteamos las siguientes predicciones:

**P 8.1** Los individuos seleccionan SD que estén compuestos por árboles de los cuales se alimentaran por última vez a la tarde (UC: ultima comida) o por primera vez a la mañana (PC: primera comida).

**P 8.2** La elección y frecuencia de uso de los SD varía según la distribución de los recursos alimenticios en tiempo y espacio, por lo cual se espera que los individuos utilicen durante más de dos noches consecutivas el mismo SD como estrategia de explotación máxima de un recurso alimenticio de buena calidad.

**P 8.3** Los individuos utilizan SD cercanos a sitios de alimentación que ofrezca los mejores recursos alimenticios disponibles en cada estación del año (frutos, flores y brotes) reflejándose en una mayor proporción de consumo de dichos ítems en la UC y la PC.

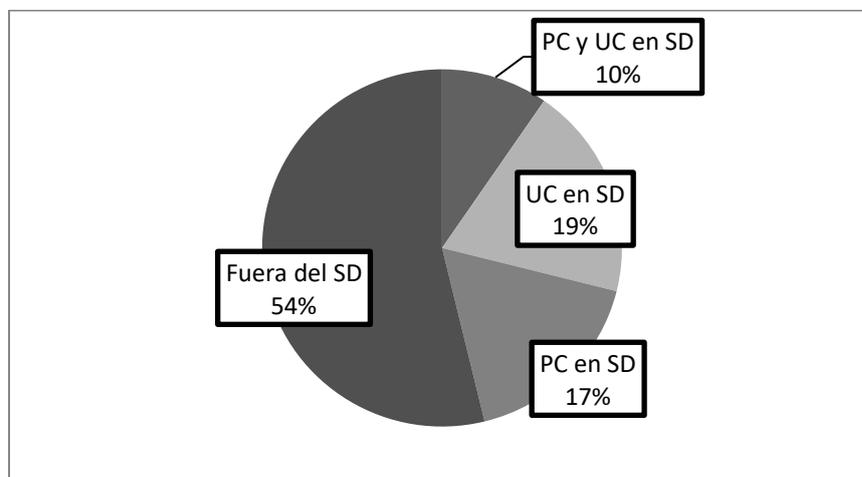
##### **4.5.1. Resultados para la H.8**

###### *Selección de SD en relación a la cercanía de los recursos alimenticios*

Para evaluar la **P 8.1** utilizamos 156 registros que constan de la identificación del SD utilizado y la distancia (en metros) a la que se encontraba el sitio de alimentación utilizado en la UC (antes de ingresar al SD o desde el SD) y en la PC (luego de abandonar el SD o desde el SD). Se consideró como sitio de alimentación aquel árbol del cual se alimentó la mayoría o todos los individuos de un grupo en la misma sesión de alimentación-Para este análisis se descartaron los registros de los cuales se desconocía uno de los dos sitios de alimentación (PC o UC) utilizados en relación al SD registrado. La metodología con la que se obtuvieron los datos de comportamientos pre y post-descanso relacionados a los eventos de alimentación se detallan en la sección 2.5 Capítulo II.

En el 46.1% de los registros (N = 72) el SD fue también utilizado como sitio de alimentación para la UC y/o PC. De este 46.1%, el 9.6% (N = 15) ambas comidas (UC y PC) fueron realizadas en el SD, en el 19.2 % (N = 30) solo la UC se realizó en el SD y el 17.3% (N = 27) solo la PC fue en el SD. En el 53.8% (N = 84) de los registros el sitio en el que se alimentaron en la PC y la UC no coincidió con un SD (Fig. IV 10). Los SD utilizados se localizaban a una distancia promedio de  $11.4 \pm 7.06$  m del sitio de la UC y a una distancia promedio de  $13.8 \pm 4.9$  m del sitio de la PC (Fig. IV 11). Para evaluar si las distancias desde el sitio de la UC hasta el SD y desde el SD al sitio de la PC son diferentes entre sí, realizamos la prueba de los rangos con signo de Wilcoxon (ver sección 2.10.1 del Capítulo II). Los resultados indican que los SD están significativamente más cerca de los sitios de UC que de los sitios de PC (Wilcoxon signed ranks test:  $V = 5442$ ,  $p\text{-value} = 0.02$ ,  $N = 156$ ).

**Fig. IV10:**



**Fig. IV10.** Uso de los SD como sitios de alimentación. PC: primer comida por la mañana, UC: última comida por la tarde, Fuera del SD: el sitio de alimentación no coincidió con el SD utilizado esa noche.

*Patrón de selección de los SD en relación a la disponibilidad de los recursos alimenticios*

Para el análisis de la **P 8.2** se utilizaron 148 registros de SD obtenidos durante los 195 días de estudio (Tabla 4.1). La metodología utilizada para el registro de datos de los SD se describe en sección 2.6.1 del Capítulo II.

Se utilizó la prueba de Chi-cuadrado (ver sección 2.10.1 del Capítulo II) para testear si la probabilidad de que los grupos estudiados repitan el SD en noches consecutivas es igual a la probabilidad de que cambien de SD (**P 8.2**). El análisis se realizó para cada uno de los cuatro grupos en estudio. Los resultados indican que la probabilidad de que cambien el SD utilizado la noche previa es mayor que la probabilidad de que repitan el SD ( $\chi^2_{(GT)}$ : 15.6, gl = 1, p = 0.00,  $\chi^2_{(GA)}$ : 7.08, gl = 1, p = 0.00,  $\chi^2_{(GS)}$ : 12.2, gl = 1, p = 0.00,  $\chi^2_{(GCN)}$ : 19.3, gl = 1, p = 0.00). Los resultados indican que grupos en estudio evitan utilizar en noches consecutivas el mismo SD.

*Patrón de selección de los SD en relación a la calidad de los recursos alimenticios*

Para evaluar si la elección del SD está relacionada con la calidad los ítems consumidos (**P 8.3**) utilizamos 359 registros ( $N_{UC} = 173$  y  $N_{PC} = 186$ ). Consideramos como “ítem consumido” a la parte de la planta de la cual se alimentaron la mayoría de los individuos del grupos en el mismo evento de alimentación. Unificamos la categoría fruto maduro y fruto inmaduro en una sola llamada “fruto” (FR) ya que en la mayoría de las observaciones (tanto por la mañana como por la tarde) fue difícil identificar el estado de maduración del fruto consumido ya que la luz natural era escasa. Incorporamos la categoría pecíolo (PEC) que, aunque no es una categoría fenológica, fue registrado como ítem consumido. En cuanto a la calidad de los recursos vale destacar que los frutos, pimpollos y las flores son recursos que poseen gran cantidad de energía metabolizable (aquella que permanece en el organismo para ser utilizada), los brotes poseen la mayor cantidad de proteína, mientras que las hojas nuevas y hojas maduras presentan cantidades menores de proteínas que los brotes y grandes cantidades de fibras (Fernández 2014).

Los resultados indican que en ambos eventos de alimentación las hojas nuevas (HN) fueron consumidas en mayor proporción (UC 46.7%, PC 48.9%) seguidas por los frutos (FR) (UC 26.6%, PC 26.9%) y las hojas maduras (HM) (UC 12.2% y PC 11.3%) (Tabla 4.9 y Fig. IV11). Para conocer si la selección de los ítems consumido estaba

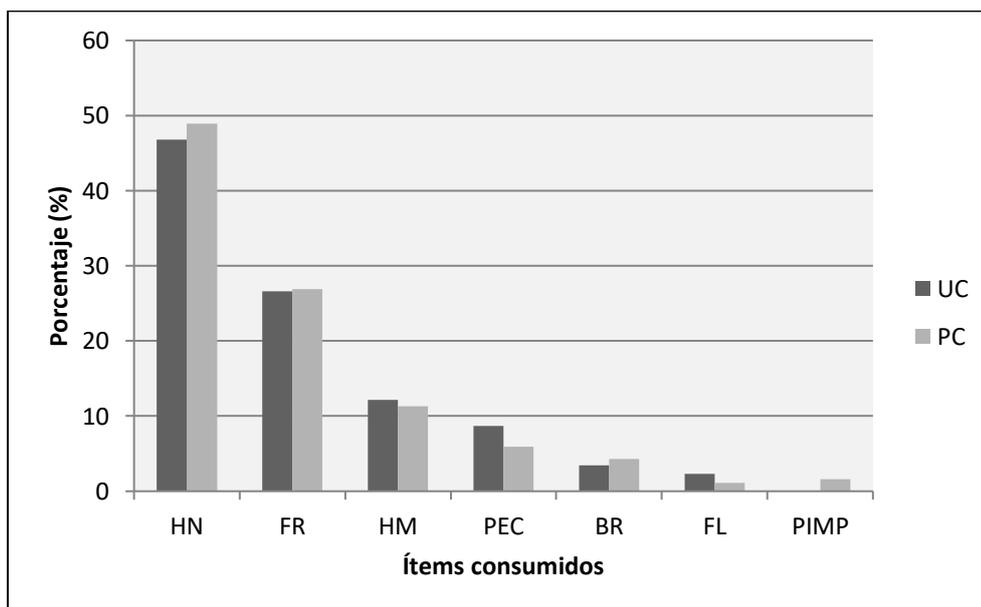
relacionada a la disponibilidad de los mismos utilizamos los datos obtenidos del estudio de fenología que se describe en la sección 2.8 del Capítulo II. Como se observa en la Fig. IV 12, los ítems consumidos en la UC y en la PC fueron seleccionados más allá de su disponibilidad. El ítem “hoja nueva” fue seleccionado en ambas comidas con similar frecuencia durante todo el año, más allá de su disponibilidad en los meses de enero 2013-junio 2013 y durante el mes de julio 2012 fue más baja (Fig. IV 12 a). Los “frutos” presentaron un pico de disponibilidad en el mes de octubre 2012 cuando comienza a registrarse un aumento en su consumo, el cual se mantiene hasta abril 2013 en altos porcentajes (Fig. IV 12 b) aunque la disponibilidad de este ítem bajo nuevamente en noviembre 2012. La disponibilidad de las “hojas maduras” fue similar durante todo el año. El consumo de hojas maduras presentó un pico en los meses de febrero, mayo, junio 2013 y julio y agosto 2012; siendo muy bajo en los restantes meses (Fig., IV 12 c). Los brotes presentaron mayor disponibilidad en los meses de julio a octubre 2012, meses en los cuales también se registró un aumento en su consumo. Además, los brotes fueron consumidos durante los meses de abril a junio 2013, en los que su disponibilidad era baja (Fig. IV 12 d). Las flores y los pimpollos fueron marcadamente estacionales en cuanto a su disponibilidad, ambos ítems presentaron un pico en el mes de octubre 2012 (Fig. IV 12 e y f). El consumo de ambos ítems presentó un aumento en el mes en el que tuvo mayor disponibilidad, es decir, su consumo fue estacional. Así mismo, el aumento en el consumo de pimpollos y flores representó un porcentaje muy bajo sobre el total de eventos de alimentación registrados en dichos meses (Pimpollo: UC 0%  $N_{\text{consumido}}=0$ ,  $N_{\text{total}}=35$ , PC: 2.8%,  $N_{\text{consumido}}=1$ ,  $N_{\text{total}}=35$ ; Flor: UC 8.5%  $N_{\text{consumido}}=4$ ,  $N_{\text{total}}=47$ ; PC: 4.2%,  $N_{\text{consumido}}=2$ ,  $N_{\text{total}}=47$ ).

**Tabla 4.9.** Ítems consumidos por los grupos de estudio en la UC y la PC.

	Grupos	ITEMS						
		<i>HN</i>	<i>FR</i>	<i>HM</i>	<i>PEC</i>	<i>BR</i>	<i>FL</i>	<i>PIMP</i>
UC	GT	20	11	5	6	1	1	0
	GS	15	13	4	7	5	1	0
	GCN	22	10	6	2	0	2	0
	GA	24	12	6	0	0	0	0
	<b>Total</b>	<b>81</b>	<b>46</b>	<b>21</b>	<b>15</b>	<b>6</b>	<b>4</b>	<b>0</b>
	<b>%</b>	<b>46,7</b>	<b>26,6</b>	<b>12,2</b>	<b>8,7</b>	<b>3,5</b>	<b>2,3</b>	<b>0</b>
PC	GT	26	16	3	1	3	0	0
	GS	21	11	4	5	3	2	2
	GCN	25	10	11	2	0	0	0
	GA	19	13	3	3	2	0	1
	<b>Total</b>	<b>91</b>	<b>50</b>	<b>21</b>	<b>11</b>	<b>8</b>	<b>2</b>	<b>3</b>
	<b>%</b>	<b>48,9</b>	<b>26,9</b>	<b>11,3</b>	<b>5,9</b>	<b>4,3</b>	<b>1,1</b>	<b>1,6</b>

(HN) hoja nueva, (FR) fruto maduro e inmaduro, (HM) hoja madura, (PEC) peciolo, (BR) brote, (FL) flor, (PIMP) pimpollo, (UC) última comida, (PC) primera comida.

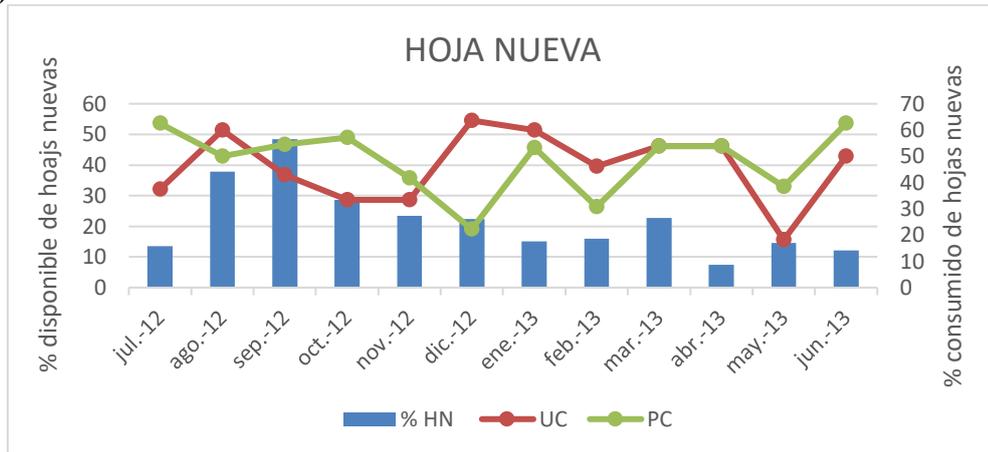
**Fig. IV11:**



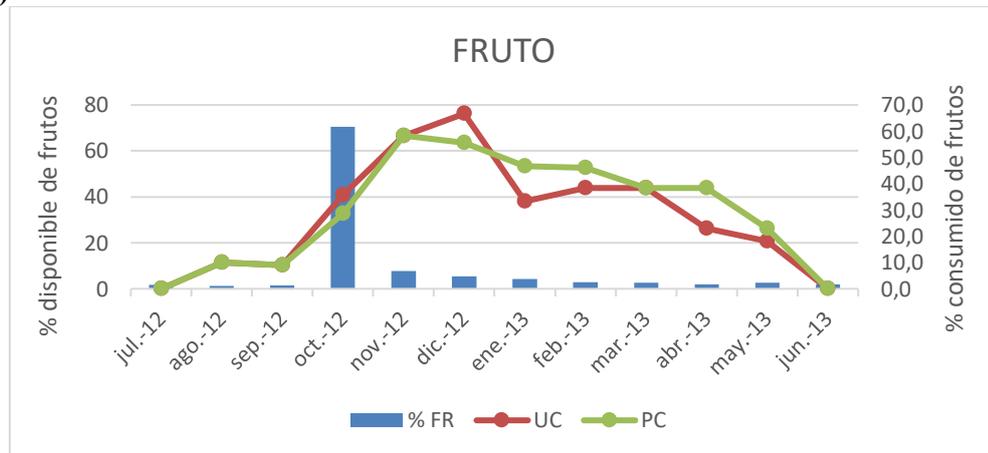
**Fig. IV11.** Porcentajes de los ítems consumidos en la primer (PC) y en la última comida (UC).

**Fig. IV 12:**

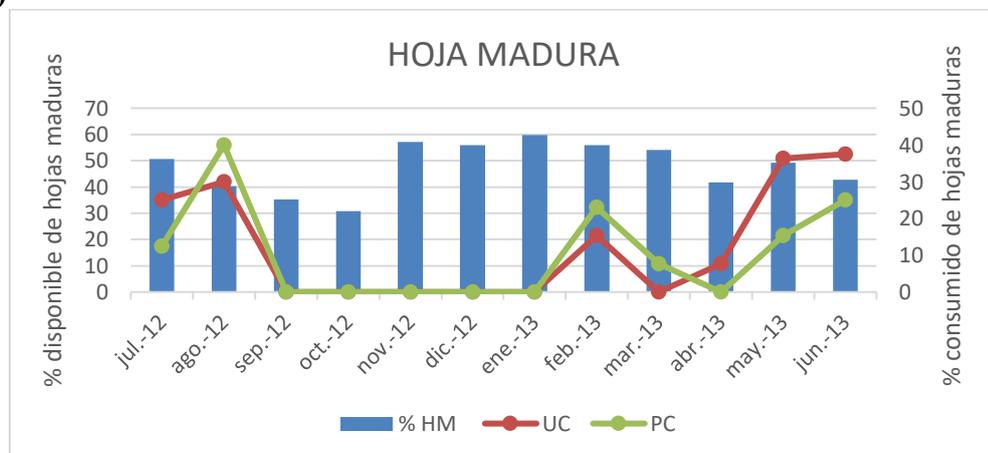
**a)**

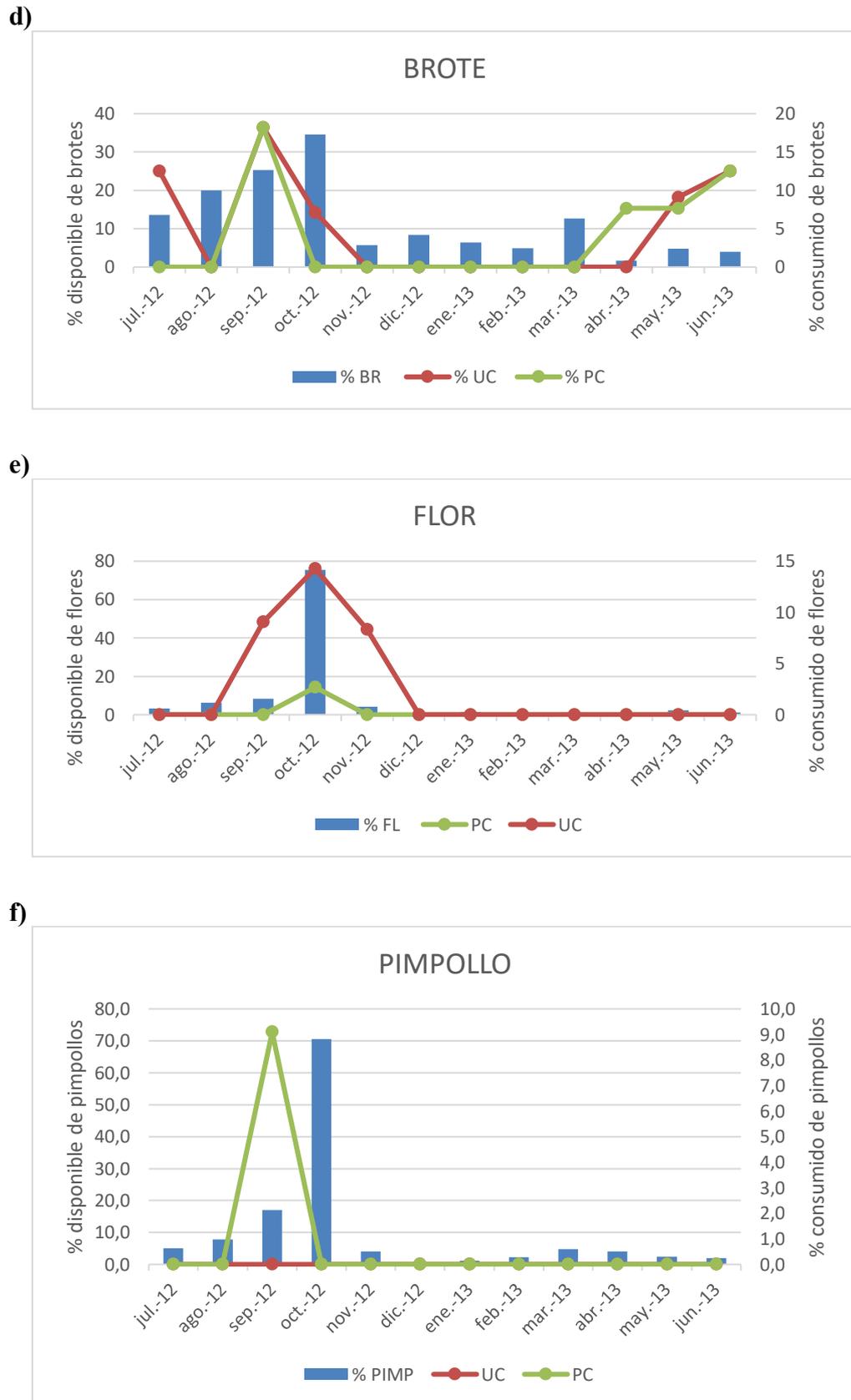


**b)**



**c)**





**Fig. IV 12.** Variación mensual en la disponibilidad de hojas nuevas (a), frutos (b), hojas maduras (c), brotes (d), flores (e) y pimpollos (f). Mediante las líneas se indican los porcentajes de eventos de alimentación mensuales de cada uno de los ítems en relación al total de ítems consumidos: UC (última comida) con líneas rojas, PC (primer comida) con líneas verdes.

**Resumen de los resultados para H 8:**

P 8.1: Los SD son frecuentemente utilizados como sitios de alimentación. Cuando se alimentaban fuera del SD, la distancia entre el SD y el sitio de UC era menor que la distancia entre el SD y el sitio de PC.

P 8.2: Los grupos evitan utilizar el mismo SD en noches consecutivas.

P 8.3: El consumo de ítems de alta calidad fue mayor que el consumo de los de baja calidad. Esto se observó tanto en la PC como en la UC.

#### **4.6. Hipótesis climática y de termorregulación (H.9):**

La **H.9** postula que las condiciones climáticas regulan los patrones de agrupamiento y de uso y selección de los AD. Se presentan las siguientes predicciones:

- P 9.1** A menor temperatura y humedad ambiental los individuos forman menor cantidad de subgrupos para el descanso nocturno.
- P 9.2 A)** Los individuos adoptan posturas corporales que aumentan la cantidad de partes del cuerpo que permanecen cubiertas cuando la temperatura es baja, para disminuir la pérdida de calor corporal a través de las mismas.
- B)** Los individuos adoptan posturas corporales que aumentan la cobertura de aquellas partes del cuerpo que poseen menor cantidad de pelaje (como el frente y los flancos), ya que representan una superficie de mayor pérdida de calor corporal durante las noches, cuando desciende la temperatura ambiental.
- C)** Los individuos exponen únicamente la espalda en presencia de lluvias.
- P 9.3 A)** Los individuos utilizan AD con características estructurales distintivas (como mayor altura total y mayor DAP) en comparación con los árboles no utilizados como dormideros, ya que este tipo de AD facilita la formación de grupos para la termorregulación conductual durante la noche.
- B)** Los AD utilizados presentan un valor menor para la relación altura total/DAP y un tamaño de copa menor que el de los árboles no utilizados para descansar por las noches.
- P 9.4 A)** Los individuos utilizan con mayor frecuencia AD con más cantidad de follaje (cobertura) en las noches en las que la temperatura es baja o en las que llueve para protegerse de dichas condiciones climáticas.
- B)** Los individuos utilizan la parte media de la copa de los AD para reducir la exposición a condiciones climáticas adversas.

#### 4.6.1. Resultados para la H.9

##### *Temperatura ambiental y patrón de agrupamiento nocturno*

El análisis para testear la **P 9.1** se basó en 191 registros en los que se detallaban la cantidad de individuos registrados en los grupos formados para el descanso, de los cuatro grupos y las condiciones ambientales (temperatura y humedad). En los registros están representadas todas las estaciones del año de igual manera. La metodología utilizada se describe en sección 2.1.2 y 2.5.2 Capítulo II. La cantidad de individuos de cada grupo formado para descansar varió entre uno y seis individuos. El 33.6 % y el 33.1 % de los grupos estaban compuestos por uno y dos individuos respectivamente. Los grupos compuestos por más de dos individuos fueron menos frecuentes (tres individuos 16.2%, cuatro individuos 6.9%, cinco individuos 6.7% y seis individuos 3.5%). Para este registro no se consideraron los individuos infantiles ni juveniles de categoría I y II ya que en el 100% de las observaciones descansaron junto a su madre u otro individuo adulto.

El análisis para la **P 9.1** se llevó a cabo mediante un GLMM (ver sección 2.10.1 del Capítulo II). Para la formulación del modelo se consideró como variable respuesta la cantidad de individuos en los grupos formados para descansar, como variables predictoras la temperatura ( $T^\circ$ ), la humedad ( $H^\circ$ ) y el efecto de la interacción entre ambas ( $T^\circ * H^\circ$ ) y, como factor aleatorio la identidad de los grupos en estudio. Debido a que la variable respuesta es un conteo los residuos se modelaron con una distribución Poisson con la función de enlace “log ( $\mu$ )”. La variable respuesta toma valores entre 1 y 6. El modelo desarrollado fue: cantidad de ind  $\sim T^\circ * H^\circ + (1|GRUPO)$ ). Para seleccionar el mejor modelo, es decir, aquel que contenga la menor cantidad de parámetros y que explique la mayor proporción de variabilidad observada, generamos todos los modelos posibles (utilizando el comando “dredge”) y luego los ordenamos según el peso de cada uno ( $w$ ) siguiendo el criterio de información de Akaike (AIC) (ver sección 2.10.1 del Capítulo II). Los resultados de la selección de modelos se muestran en la Tabla 4.10. El mejor modelo (*modelo 3*) tiene un peso de  $w = 0.615$  y tiene como variable predictora a la temperatura. Los resultados obtenidos del *modelo 3* indican que la temperatura afecta de manera significativa la cantidad de individuos que formaran los grupos para descansar (Estimate = -0.019, Error STD = 0.00, DF = 431,  $p = 0.00$ ). La relación que existe entre la

temperatura y la cantidad de individuos en los grupos para descansar es inversa, es decir, a mayor temperatura menor es la cantidad de individuos agrupados (Fig. IV13).

Tabla 4.10. Resultados de la selección de modelos por AICc para P 9.1								
Modelos	Intercep	H°	T°	T° : H°	gl	AICc	$\Delta$	w
3	x		x		3	1391.3	0.00	0.615
4	x	x	x		4	1393.3	1.97	0.230
8	x	x	x	x	5	1394.1	2.76	0.155
1	x	x			2	1410.6	19.24	0.00
2	x	x			3	1412.6	21.22	0.00

(H°) humedad, (T°) temperatura, (gl) grados de libertad, ( $\Delta$ ) diferencia de los valores de AIC entre los modelos, (w) “weight” = peso del modelo.

Fig. IV13:

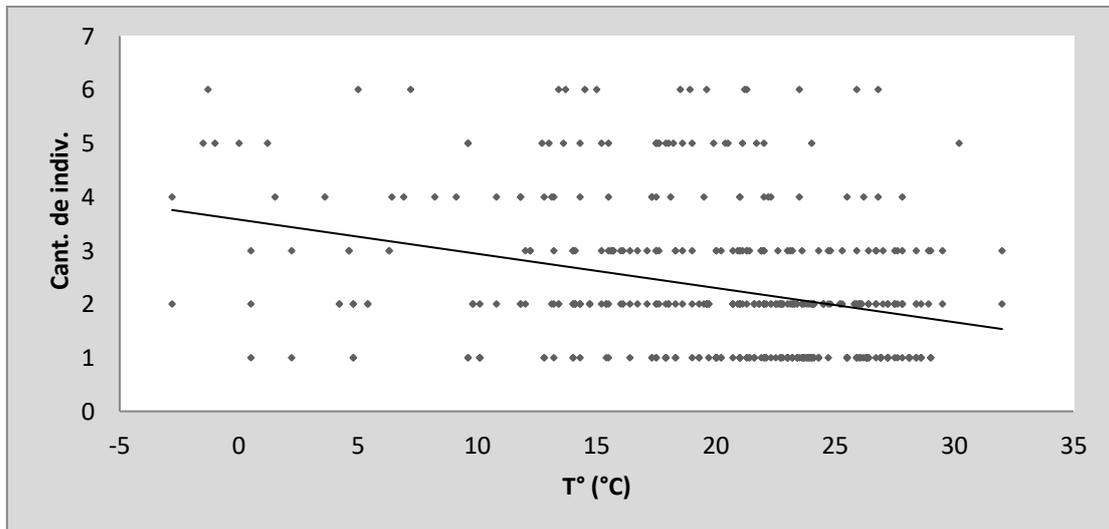


Fig. IV13. Relación entre la cantidad de individuos agrupados y la Temperatura ambiental (T°).

#### *Posturas corporales adoptadas durante el descanso nocturno*

Para testear esta P 9.2 utilizamos los registros de todos los individuos adultos, sub-adultos y juveniles (categoría III) obtenidos durante todas las mañanas de estudio (N= 1026). Para este análisis no se consideraron los individuos infantiles ya que en el 100% de las observaciones descansaron junto a un individuo adulto que los cubría totalmente.

El registro constaba del detalle de las partes del cuerpo descubiertas y de las cubiertas. Para facilitar el registro de los datos dividimos al cuerpo en cuatro grandes partes: flanco derecho, flanco izquierdo, espalda y frente. La terminología y metodología utilizadas se describen en sección 2.5.2 del Capítulo II. La cantidad de partes del cuerpo cubiertas por el mismo u otro individuos fueron clasificadas como: C0 = ninguna parte del cuerpo del individuo estaba cubierta, C1 = una parte cubierta, C2 = dos partes cubiertas, C3 = tres partes cubiertas y C4 = todo el cuerpo del individuo se encontraba cubierto. En 172 días de muestreo obtuvimos un total de 1026 registros, de los cuales 124 corresponden a registros en condiciones lluviosas (18 días de muestreo) (Tabla 4.11). Cada registro contiene:

- 1) Descripción de las partes del cuerpo cubiertas de un individuo (en la Tabla 4.12 se detallan los valores obtenidos para cada una),
- 2) Temperatura ambiental ( $T^{\circ}$ ),
- 3) Lluvia durante la noche a la que corresponde el registro (codificada como: 0 = no llovió durante la noche y 1 = llovió durante la noche)

**Tabla 4.11.** Número de registros obtenidos para cada individuo.

<b>Grupo</b>	<b>Individuo</b>	<b>Nº registros</b>
<b>GT</b>	<i>Gabo</i>	49
	<i>Clara</i>	49
	<i>Alma</i>	49
	<i>Lory</i>	49
	<i>Tita</i>	49
<b>GCN</b>	<i>Pacho</i>	52
	<i>Evo</i>	48
	<i>Berta</i>	51
	<i>Antú</i>	51
	<i>Coco</i>	52
	<i>Irupé</i>	15
<b>GA</b>	<i>Sandro</i>	42
	<i>Guanche</i>	4
	<i>Ita</i>	42
	<i>Fea</i>	43
	<i>Orejas</i>	41
	<i>Lasin</i>	42
	<i>Juvgde</i>	12
	<i>Odet</i>	4
<b>GS</b>	<i>Enzo</i>	47
	<i>Parra</i>	47
	<i>Ines</i>	47
	<i>Violeta</i>	47
	<i>Nahuel</i>	47
	<i>Lisa</i>	47
<b>TOTAL</b>		<b>1026</b>
<i>Promedio</i>		<i>41.04</i>
<i>DE</i>		<i>14.8</i>

**Tabla 4.12** Número de registros obtenidos donde se detallan las cantidades de partes del cuerpo que permanecen cubiertas durante el descanso nocturno.

C		N
<b>C0</b>		<b>112</b>
<b>C1</b>		<b>357</b>
	<i>Flanco</i>	213
	<i>Frente</i>	140
	<i>Espalda</i>	4
<b>C2</b>		<b>305</b>
<b>C3</b>		<b>245</b>
<b>C4</b>		<b>7</b>
<b>TOTAL</b>		<b>1026</b>

**C0: ninguna parte del cuerpo cubierta, C1: una parte cubierta, C2: dos partes cubiertas, C#: tres partes cubiertas, C4: cuatro partes cubiertas.**

El análisis se llevó a cabo mediante un GLMM (ver sección 2.10.1 del Capítulo II). En primer lugar, se analizó si la cantidad de partes del cuerpo cubiertas estaban relacionadas con la temperatura y las lluvias (**P 9.2 A**). Para la formulación del modelo se consideró como variable respuesta la cantidad de partes del cuerpo cubiertas, como variables predictoras la temperatura y las lluvias (0 = ausencia y 1 = presencia) y como factor aleatorio la identidad de los individuos. Debido a que la variable respuesta es un conteo los residuos se modelaron con una distribución Poisson con la función de enlace “log ( $\mu$ )”. La variable respuesta toma valores entre 0 y 4. Los resultados indican que la temperatura tiene efectos significativos sobre de cantidad de partes del cuerpo que quedan cubiertas y, que la relación entre ambas variables es inversa, es decir, a menor temperatura mayor es la cantidad de partes del cuerpo cubiertas. A su vez, la lluvia no mostro tener relación con la cantidad de partes del cuerpo cubiertas ( $T^\circ$ : Estimate = -0.017, Error STD = 0.00, gl = 1025, p = 0.00, LL: Estimate = 0.043, Error STD = 0.07, gl = 1025, p = 0.56).

En segundo lugar, analizamos si la temperatura y la lluvia tienen efecto sobre cuáles son las partes del cuerpo que quedan cubiertas/descubiertas (**P 9.2 B**). Desarrollamos tres modelos, cada uno de los cuales tiene como variable respuesta una parte del cuerpo: modelo1 = espalda, modelo2 = flanco y modelo3 = frente. Las variables predictoras fueron la temperatura y las lluvias y, como factor aleatorio utilizamos la identidad de los individuos. Como la variable respuesta toma valores 0 (descubierta) y 1 (cubierta) se modelaron los residuos con una distribución Binomial con la función de enlace “logit”. Los resultados de los modelos indican que: 1) existe una relación directa y significativa entre la temperatura y la cobertura de los flancos, es decir, que a mayor temperatura mayor es la probabilidad de que los flancos estén cubiertos, 2) una relación inversa y significativa entre la temperatura y la cobertura del frente, es decir, que a menor temperatura mayor es la probabilidad de que el frente este cubierto y, 3) una tendencia a que la espalda este cubierta cuando las temperatura son bajas (Tabla 4.13). Los resultados en relación a los efectos de las lluvias indican que podría existir una tendencia a que las tres partes del cuerpo analizadas estén descubiertas en ausencia de lluvias, pero no hemos obtenido valores significativos para esta relación.

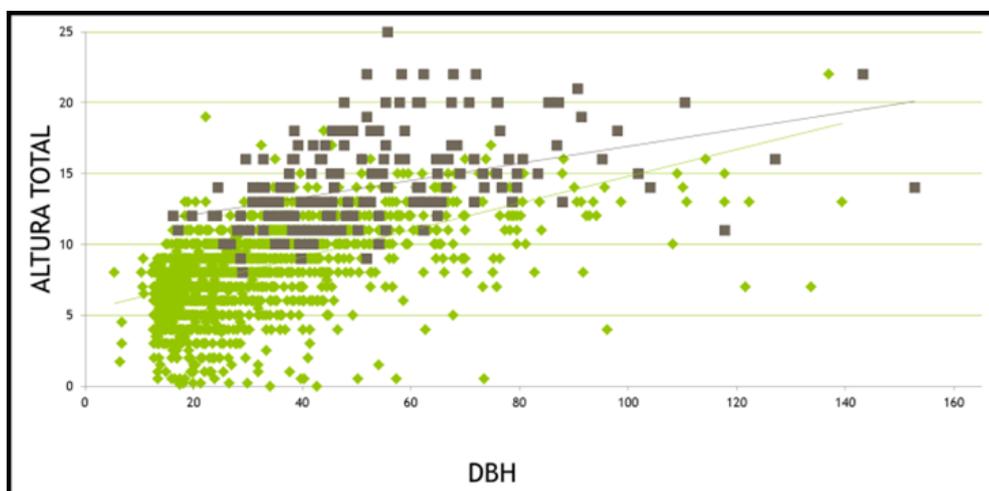
**Tabla 4.13.** Resultados de los GLMM para **P 9.2 B**.

Modelo 1		Estimate	Error St	gl	z-value	p-value
(espalda)	Intercept	-2.598	0.41	1025	-6.277	0.00
	T°	-0.036	0.02	1025	-1.782	0.07
	LLUVIA	-0.883	0.73	1025	-1.201	0.22
Modelo 2						
(flanco)	Intercept	-1.5	0.21	1025	-6.843	0.00
	T°	<b>0.035</b>	<b>0.01</b>	<b>1025</b>	<b>3.485</b>	<b>0.00</b>
	LLUVIA	-0.039	0.21	1025	-0.185	0.85
Modelo 3						
(frente)	Intercept	0.85	0.2	1025	4.205	0.00
	T°	<b>-0.04</b>	<b>0.00</b>	<b>1025</b>	<b>-5.332</b>	<b>0.00</b>
	LLUVIA	-0.22	0.2	1025	-1.132	0.25

### Características estructurales de los AD

Para conocer las características estructurales y cobertura de los árboles utilizados como dormideros y de los árboles disponibles en las áreas de acción de los grupos en estudio utilizamos los datos obtenidos de todos los AD registrados durante el período de estudio (la metodología utilizada se describe en la sección 2.6.2 del Capítulo II) y los datos obtenidos del estudio de vegetación (la metodología utilizada se describe en la sección 2.7 del Capítulo II). Los datos obtenidos fueron utilizados para evaluar la **P 9.3** y la **P 9.4**. En total obtuvimos un registro de 172 AD en 198 días de estudio. Los AD pertenecen a 12 especies de las cuales cuatro fueron más frecuentemente utilizadas (83,5%): timbó (*Enterolobium contortosiliquum*), ficus (*Ficus luschnathiana*), espina corona (*Gleditsia amorphoides*) y guabiyú (*Myrcianthes pungens*) (Tabla 4.14). A partir del estudio de vegetación en el que se censaron 156 cuadrados de 20 x 20 m (6.24 ha) se relevaron 13803 individuos (pertenecientes a 52 especies de 27 Familias identificadas) (Anexo 1, Tabla 1), de los cuales 11996 poseen crecimiento arbóreo. De los individuos que presentan crecimiento arbóreo seleccionamos aquellos que poseían un DAP  $\geq 16$  cm y/o una altura total  $\geq 2$  m (definimos estos valores como los valores mínimos que deben presentar los árboles que podrían ser utilizados como AD, ya que estas características le permiten al árbol soportar el peso de un individuo sin vencerse). Así, obtuvimos un total de 1588 árboles disponibles para ser utilizados potencialmente como AD pertenecientes a 36 especies diferentes. Los resultados relacionados a las características estructurales de los AD y de los árboles disponibles se resumen en la Tabla 4.14 y Fig. IV14.

**Fig. IV14:**



**Fig. IV14.** Valores del DAP y de la altura total de los AD (puntos color gris) y de los árboles no utilizados como dormideros disponibles en el área (puntos color verde).

**Tabla 4.14.** Especies y características estructurales de los árboles utilizados como dormitorios.

Especie	% noches	Cant. AD	DBH (m)	Altura total (m)	Eje N-S (m)	Eje E-O (m)	APR (m)
<i>Enterolobium contortosilicum</i>	28,3	49	0,41 ± 0,31	17 ± 3,37	12,5 ± 3,59	12,3 ± 3,43	6,2 ± 1,77
<i>Ficus luschnathiana</i>	27,8	35	0,35 ± 0,43	14,7 ± 2,9	11,16 ± 4,3	10,9 ± 4,6	4,9 ± 1,75
<i>Gleditsia amorphoides</i>	20,9	41	0,27 ± 0,2	12,4 ± 2,24	8,92 ± 2,72	8,88 ± 2,55	4,83 ± 1,75
<i>Myrcianthes pungens</i>	6,5	15	0,42 ± 0,08	12,6 ± 1,5	10,4 ± 2,7	10,4 ± 2,7	3,4 ± 1,05
<i>Nectandra falcifolia</i>	3,5	8	0,39 ± 0,27	14,6 ± 3,55	10,5 ± 2,82	10 ± 2,9	3,87 ± 1,45
<i>Rapanea lorentziana</i>	3,5	6	0,31 ± 0,22	12 ± 1,51	7,2 ± 1,12	7,2 ± 1,12	5 ± 1,51
<i>Tabebuia heptaphylla</i>	3	6	0,35 ± 0,14	13,3 ± 1,15	7,6 ± 1,09	7,6 ± 1,09	6,4 ± 1,09
<i>Ruprechtia laxiflora</i>	2,2	3	0,27 ± 0,2	12 ± 1,41	8,67 ± 0,82	8,67 ± 0,82	4 ± 0,7
<i>Sideroxylon obtusifolium</i>	1,7	3	0,15 ± 0,14	8 ± 0	12 ± 0	12 ± 0	3 ± 0
<i>Phytolacca dioica</i>	1,3	3	0,67 ± 0,05	15 ± 0,7	8,67 ± 0,82	8,67 ± 0,82	5 ± 1,9
<i>Hexachlamys edulis</i>	0,9	2	0,58 ± 0,03	12,5 ± 0,4	10,5 ± 2,04	12 ± 1,63	2,5 ± 0,4
<i>Maclura tinctoria</i>	0,4	1	0,55	15	9	9	4

Se indica el porcentaje de las noches que fue utilizada cada especie como AD (% noches), la cantidad de AD de cada especie (Cant. AD), las dimensiones de los ejes de la copa (Eje N-S y E-O), y la altura en la que se encuentran las primeras ramas (APR).

**Tabla 4.15.** Características estructurales de los y de los árboles disponibles en el área no utilizados como dormideros.

	Árbol dormidero	Árbol no dormidero
	Promedio (± DE)	Promedio (± DE)
DAP (m)	0.54 ± 0.22	0.31 ± 0.14
Altura total (m)	14.4 ± 3.4	7.2 ± 3
Altura primeras ramas (m)	5.11 ± 1.92	3.6 ± 2.4
Altura de la copa (m)	7.9 ± 2.5	5.6 ± 2.3

*Características estructurales de los AD y árboles no dormideros*

Para comprobar si existen diferencias significativas entre las características estructurales de los AD y los no utilizados como dormideros (**P 9.3 A**), realizamos una Prueba de t de Student para muestras no apareadas (ver sección 2.10.1 del Capítulo II). Los resultados indican que los AD presentan diferencias significativas en el tamaño del DAP y en la altura total con respecto a los árboles no dormideros presentes en el área (t de Student ( $\alpha = 0.05$ ): DAP:  $t = 12.4$ ,  $gl=170$ ,  $p < 0.05$ ; altura total:  $t = 22.9$ ,  $gl = 170$ ,  $p < 0.05$ ). El DAP y la altura total son significativamente mayores en los AD que en los no dormideros. Para conocer cuáles son las características estructurales que seleccionan los monos de entre los árboles disponibles realizamos un Análisis de Componentes Principales (PCA) (ver sección 2.10.1 del Capítulo II y sección 4.6.1.3 del Capítulo IV). Los resultados del PCA indican que el PC1 contiene las siguientes variables: DAP, altura total y los ejes de la copa (Eje N-S y E-O), mientras que el PC2 contiene únicamente a la altura de las primeras ramas (Tabla 4.2, Fig. IV3). A su vez, el PC1 y el PC2 explican el 80% de la variabilidad observada (PC1 59% y PC2 21% (Tabla 4.3). Para este análisis se consideró a cada AD una única vez, independientemente de la cantidad de veces que haya sido utilizado por un grupo.

Utilizando GLMM generamos todos los modelos posibles considerando como variables predictoras a todos los PC y seleccionamos a los *modelos 2 y 4* como los mejores siguiendo el Criterio de Información de Akaike (ver sección 4.6.1.3) (Tabla 4.4). Los resultados de ambos modelos seleccionados demuestran que PC1 (DAP, la altura total y los ejes de la copa) tiene efectos significativos en la selección de los AD, a mayor valor de DAP, altura total y tamaño de la copa es mayor la probabilidad de que el árbol sea

seleccionado como dormidero (*modelo 4*: Estimate<sub>PC1</sub>:0.73, Error STD<sub>PC1</sub> = 0.08, gl<sub>PC1</sub> = 825, p<sub>PC1</sub> = 0.00; Estimate<sub>PC2</sub>: -0.22, Error STD<sub>PC2</sub> = 0.134, gl<sub>PC1</sub> = 825, p<sub>PC1</sub> = 0.09; *modelo 2*: Estimate<sub>PC1</sub>:0.93, Error STD<sub>PC1</sub> = 0.1, gl<sub>PC1</sub> = 826, p<sub>PC1</sub> = 0.00).

Para testear la **P 9.3 A y B** utilizamos los datos obtenidos a partir del estudio de vegetación y de las mediciones realizadas en los AD para calcular el índice de altura/diámetro y la superficie de la copa de los árboles disponibles en las áreas de acción de cada grupo y de los AD. De los datos obtenidos en el estudio de vegetación utilizamos aquellos pertenecientes a los individuos que presentan crecimiento arbóreo que poseían un DAP  $\geq 16$  cm y/o una altura total  $\geq 2$  m (definimos estos valores como los valores mínimos que deben presentar los árboles que podrían ser utilizados como AD, ya que estas características le permiten al árbol soportar el peso de un individuo sin vencerse). Así, obtuvimos un total de 1793 árboles disponibles para ser utilizados potencialmente como AD. Para testear la P 9.3 A consideramos a los AD y no dormideros ubicados en el área de acción de cada grupo de estudio y promediamos la altura y el DAP por especies. En la tabla 4.16 se muestran los valores promedios obtenidos y en la tabla 4.17 se detallan las cantidades de los AD y no dormideros de cada especie considerados en los análisis. Para analizar si el valor del índice altura/DAP es menor en los AD que en los no dormideros, realizamos la prueba de los rangos con signo de Wilcoxon para muestras independientes (ver sección 2.10.1 del Capítulo II). El análisis fue realizado considerando los datos registrados para los cuatro grupos de manera conjunta. Los resultados indican que el índice encontrado en los AD es similar al de los árboles no utilizados como dormideros (Wilcoxon signed ranks test:  $V = 474$ , p-value = 0.463,  $N = 33$ ).

**Tabla 4.16.** Valores promedio por especies del índice altura total/diámetro expresados en metros de los AD y los árboles no utilizados como dormideros para los cuatro grupos en estudio.

ESPECIE	GT		GA		GS		GCN	
	AD	AND	AD	AD	AD	AND	AD	AND
<i>Enterolobium contortosiliquum</i>	28,7	29,7	30,6	32,9	30,4	25	32,5	33,3
<i>Ficus luschnathiana</i>	18	18,3	29,8	24,5	23,6	22,7	23,4	24,9
<i>Gledistia amorphoides</i>	39	32	33,4	36,3	39	29,5	34,5	34,9
<i>Hexachlamys edulis</i>	20,84	32,9	22,2	27,2	0	26,7	0	26
<i>Maclura tinctoria</i>	27,4	32,7	0	31,2	0	30,3	0	31,4
<i>Myrcianthes pungens</i>	32,7	27,1	32,7	33,8	39,3	29	28,55	31,91
<i>Nectandra falcifolia</i>	0	26	24,8	31,5	0	27,1	34,6	30,6
<i>Phytolacca dioica</i>	0	0	0	0	23,5	0	19,8	0
<i>Rapanea lorentziana</i>	27,4	28,1	33,5	31	26,8	28,1	39,27	30,1
<i>Ruprechtia laxiflora</i>	0	36,6	31,2	31,7	23,8	27,8	25,28	34,7
<i>Sideroxylon obtusifolium</i>	0	21,4	0	28,9	27,62	0	27,62	24,34
<i>Tabebuia heptaphylla</i>	37,27	0	0	33,2	28,56	34,6	35,25	30,84
<b>Promedio</b>	<b>19,3</b>	<b>23,7</b>	<b>19,85</b>	<b>28,5</b>	<b>21,9</b>	<b>23,4</b>	<b>25,1</b>	<b>27,71</b>
<b>DE (±)</b>	<b>15,4</b>	<b>12,2</b>	<b>15,02</b>	<b>9,5</b>	<b>14,2</b>	<b>11,3</b>	<b>12,9</b>	<b>9,4</b>

AD: árbol dormidero, AND: árbol disponible en el área de acción no utilizado como dormidero.

**Tabla 4.17.** Cantidad de árboles dormideros y árboles no utilizados como dormideros utilizados ubicados en el área de acción de cada grupo de estudio.

ESPECIE	GT		GA		GS		GCN	
	AD	AND	AD	AND	AD	AND	AD	AND
<i>Enterolobium contortosiliquum</i>	17	31	14	25	9	112	9	55
<i>Ficus luschnathiana</i>	8	3	4	12	16	43	8	47
<i>Gledistia amorphoides</i>	8	115	14	90	5	233	13	222
<i>Hexachlamys edulis</i>	1	12	1	7	0	27	0	21
<i>Maclura tinctoria</i>	1	7	0	10	0	35	0	19
<i>Myrcianthes pungens</i>	6	16	1	49	1	76	7	124
<i>Nectandra falcifolia</i>	0	12	4	25	0	32	4	113
<i>Phytolacca dioica</i>	0	0	0	0	2	0	1	0
<i>Rapanea lorentziana</i>	1	30	1	8	1	39	1	32
<i>Ruprechtia laxiflora</i>	0	16	1	4	1	53	1	13
<i>Sideroxylon obtusifolium</i>	0	3	0	2	1	0	1	2
<i>Tabebuia heptaphylla</i>	1	0	0	5	1	3	3	10

AD: árbol dormidero, AND: árbol no utilizado como dormidero.

Para testear la **P 9.3 A** la superficie de la copa fue calculada con el valor promedio del ancho de la copa (calculado a partir del tamaño de los ejes N-S y E-O) y de la altura de la copa. La superficie fue calculada para los AD y para los árboles no utilizados como dormideros disponibles en las áreas de acción de cada grupo. En la tabla 4.18 se muestran los valores obtenidos para cada grupo de estudio y en la tabla 4.17 se detalla la cantidad de árboles de cada especie utilizados en el análisis. Para analizar si la superficie de la copa de los AD es menor respecto a los árboles disponibles en cada área de acción no utilizados como dormideros, realizamos la prueba de los rangos con signo de Wilcoxon (ver sección 2.10.1 del Capítulo II). El análisis fue realizado considerando los datos registrados para los cuatro grupos de manera conjunta. Los resultados indican que la superficie de la copa de los AD no difiere de la superficie de la copa de los árboles no utilizados como dormideros (Wilcoxon signed ranks test:  $V = 480.5$ ,  $p\text{-value} = 0.5$ ,  $N = 32$ ).

**Tabla 4.18.** Valores promedio por especies de la superficie expresaos en metros cuadrados de la copa de los AD y los árboles no utilizados como dormideros para los cuatro grupos en estudio.

ESPECIE	GT		GA		GS		GCN	
	AD	AND	AD	AND	AD	AND	AD	AND
<i>Enterolobium contortosiliquum</i>	71,4	23,5	65,7	20,8	82,2	9,8	61,22	13,42
<i>Ficus luschnathiana</i>	78	86,5	77,1	28,05	43,8	15,5	43,34	25,12
<i>Gledistia amorphoides</i>	28,1	14,4	32,2	17,2	26,5	8,9	46,3	14,8
<i>Hexachlamys edulis</i>	74,25	19,4	40,5	17,5	0	8,8	0	13,6
<i>Maclura tinctoria</i>	49,5	20,4	0	33,4	0	12	0	25
<i>Myrcianthes pungens</i>	44,8	11,1	66	28,6	60	12,2	44,85	20,6
<i>Nectandra falcifolia</i>	0	21,5	46,4	16,7	0	12,4	68,5	13,55
<i>Phytolacca dioica</i>	0	0	0	0	50	0	32	0
<i>Rapanea lorentziana</i>	29,3	9,9	16	16	36	6,2	9	11,2
<i>Ruprechtia laxiflora</i>	0	12,3	45	21,5	20	6,5	40	13
<i>Sideroxylon obtusifolium</i>	0	33,6	0	31,5	30	0	30	42
<i>Tabebuia heptaphylla</i>	24,5	0	0	18,3	28	8	29,2	18
<b>Promedio</b>	<b>33,32</b>	<b>21,05</b>	<b>32,4</b>	<b>20,8</b>	<b>31,4</b>	<b>8,35</b>	<b>33,7</b>	<b>17,5</b>
<b>DE(±)</b>	<b>30,3</b>	<b>22,7</b>	<b>28,8</b>	<b>8,9</b>	<b>25,3</b>	<b>4,7</b>	<b>21,9</b>	<b>10,2</b>

AD: árbol dormidero, AND: árbol disponible en el área de acción no utilizado como dormidero.

### *Cobertura de la copa de los AD y su relación con las condiciones climáticas*

El análisis de la **P 9.4 A** se basó en el registro de datos meteorológicos y de las características de todos los AD utilizados durante los días de estudio. Cada registro consta de: 1) Identificación del AD utilizado, 2) Temperatura ambiental ( $T^{\circ}$ ), 3) La presencia/ausencia de lluvias durante la noche que utilizaron el AD (codificada como: 0 = no llovió durante la noche y 1 = llovió durante la noche), 4) Porcentaje de cobertura del AD utilizado: se calculó de manera aproximada el porcentaje de la copa del árbol que poseía hojas, los valores de cobertura van de 0% (no posee hojas) hasta 100% (toda la copa tiene hojas).

Obtuvimos un total de 259 registros de uso de AD en los que se detallaba la cobertura de la copa, de los cuales la lluvia fue registrada en un 10.8% (N = 28 registros de AD durante noches lluviosas en 18 días de muestreo). La metodología utilizada se describe en las secciones 2.1.2 y 2.6.2 del Capítulo II. Para evaluar la relación entre la cobertura de los AD y la temperatura y las lluvias generamos un modelo mediante GLMM (ver sección 2.10.1 del Capítulo II). La variable respuesta fue la proporción de la copa del árbol que estaba cubierta por follaje (cobertura), las variables predictoras fueron la temperatura y las lluvias y el factor aleatorio fue la identidad de los AD. La cantidad de registros con LL (N = 28) y sin LL (N = 231) fueron considerados en el modelo como “*offset*”. Debido a que la variable respuesta es una proporción que toma valores entre 0 y 1, los residuos se modelaron con una distribución Binomial a través de la función de enlace “logit”. Los resultados indican que ante la presencia de lluvias aumenta la probabilidad de que el AD posea mayor cobertura, mientras que la temperatura no demostró tener relación con la cobertura del AD (Intercept: Estimate = -5.33, Error STD = 0.1,  $p < 0.00$ , LL: Estimate = 2.14, Error STD = 0.06,  $p < 0.00$ ,  $T^{\circ}$ : Estimate = -0.003, Error STD = 0.004,  $p = 0.396$ ).

### *Ubicación en la copa del AD de los grupos formados para el descanso nocturno*

Para el análisis de la **P 9.4 B** utilizamos 989 registros correspondientes a las posiciones de descanso de los individuos en los AD ( $N_{GA} = 197$ ,  $N_{GCN} = 254$ ,  $N_{GS} = 303$ ,  $N_{GT} = 235$ ). La metodología utilizada para el registro de los datos utilizados para testear esta predicción se describe en sección 2.6.3 Capítulo II.

De los 989 registros obtenidos referentes a la ubicación de los individuos en el eje vertical de la copa (alto, medio y bajo) el 63.2% ( $N = 625$ ) corresponden al uso de la parte media de la copa, el 27.9% ( $N = 276$ ) al uso de la parte baja y el 8.9% ( $N = 88$ ) al uso de la parte alta. En relación a la ubicación en el eje horizontal de la copa (tronco, medio, extremo) el 63.9% ( $N = 632$ ) corresponde al uso de la parte media, el 31.85% ( $N = 315$ ) a la parte del extremo terminal (exterior) de la rama y el 4.25% ( $N = 42$ ) al uso de la parte cercana al tronco del AD. Se observa una mayor frecuencia de uso de la parte media de la copa (tanto vertical como horizontalmente) por parte de los grupos en estudio para descansar durante la noche (Fig. IV2 a y b).

#### **Resumen de los resultados para H 9:**

P 9.1: La temperatura afecta los patrones de agrupamiento.

P 9.2: A) a mayor temperatura menor es la cantidad de partes del cuerpo cubiertas;

B) a menor temperatura mayor cobertura del frente,

C) tendencia a estar descubiertos cuando no llueve.

P 9.3: A) La altura total, el DAP y la altura de las primeras ramas afectan la selección de AD.

B) El índice altura/DAP y la superficie de la copa de los AD no es menor que la de los árboles no utilizados como dormitorios.

P 9.4: A) La lluvia afecta la selección del AD (ante la presencia de lluvias se seleccionan AD con mayor cobertura).

B) Los individuos utilizaron más frecuentemente la parte media de la copa (tanto horizontal como vertical) para descansar.

#### **4.7. Discusión**

En el presente Capítulo se evaluaron los efectos de factores ecológicos y ambientales sobre los patrones de uso y selección de los SD y AD y sobre los patrones de agrupamiento nocturno. Los resultados obtenidos sugieren que el riesgo de depredación en el sitio, el riesgo de contagio de parásitos gastrointestinales, el confort, los sitios de alimentación y las condiciones climáticas afectan los comportamientos asociados al agrupamiento nocturno y al uso de los AD y SD. En la tabla 4.19 se resumen los resultados obtenidos de las hipótesis analizadas en este capítulo.

**Tabla 4.19.** Resumen de los resultados obtenidos a partir del análisis de las hipótesis relacionadas a factores ambientales y ecológicos.

	HIPÓTESIS				
	H. de Depredación (H5)	H. de Parasitismo(H6)	H. de Confort (H7)	H. de proximidad al sitio de alimentación (H8)	H. Climática y de Termorregulación (H9)
<b>PREDICCIONES</b>	5.1 Patrón de uso cambiante de SD ✘	6.1 Patrón de uso cambiante de AD ✓	7.1 Estructuras utilizadas ✓	8.1 Cercanía al sitio de última comida ✓	9.1 Patrón de agrupamiento y T° ✓
	5.2 Uso de la parte media de la copa del AD ✘	6.2 A) Defecan en AD y no dormideros ✘ 6.2 B) Menor altura de defecación ✓		8.2 Patrón de uso cambiante de SD ✘	9.2 A) Partes del cuerpo y T° ✓ 9.2 B) Diferentes partes del cuerpo ✓
	5.3 A) AD con mayor altura de las 1° ramas ✘ 5.3 B) c/ o s/ lianas ✓			8.3 Calidad del recurso ✓	9.2 C) Partes del cuerpo y LL ✘
		6.3 Similar riqueza y prevalencia de parásitos ✓			9.3 A) AD vs no dormideros ✓ 9.3 B) Altura total/DAP y tamaño de copa ✘
	5.4 Forman más de un grupo ✓				9.4 A) LL y cobertura ✓ 9.4 B) Uso de la parte media de la copa del AD ✓

Con tildes se indican las predicciones para las cuales hemos encontrado sustento y con cruces aquellas para las que no hemos encontrado sustento. (SD) sitio dormideros, (AD) árbol dormidero, (T°) temperatura, (DAP) diámetro a la altura del pecho, (LL) lluvia.

#### 4.7.1. Discusión hipótesis de depredación (H.5)

Los grupos en estudio exhibieron patrones en el uso y selección de SD y AD que podrían relacionarse a la ausencia de depredadores nocturnos en el área como: un mayor uso de la parte media de la copa (vertical y horizontalmente) del AD, y el uso de AD con y sin lianas en la misma proporción y, otros patrones comportamentales que podrían asociarse a estrategias anti-depredadoras (mayor tendencia a formar más de un grupo para descansar durante la noche, cambio de SD noche tras noches y selección de AD de mayor tamaño y con las primeras ramas más altas) (Tabla 4.19). Otras especies de primates presentan un patrón diferente (en cuanto al uso de los AD) al observado en nuestro sitio de estudio, prefiriendo descansar en la parte terminal de las ramas y/o en la parte alta de la copa, patrón que es interpretado como una estrategia para disminuir la probabilidad de ataques de depredadores terrestres [*Colobus guereza* (Von Hippel 1998), *C. m. ouakary* (Barnett *et al.* 2012), *Macaca leonina* (Albert *et al.* 2011), *Nomascus concolor jingdongensis* (Fan y Jiang 2008)]. Savagian y Fernandez-Duque (2016) describen para *Aotus azarae azarae* a partir de un estudio realizado en la Estancia Guaycolec, Formosa, Argentina, que los individuos se ubican relativamente alto en la copa (pero no en la parte más alta de la misma), lo que respondería, por un lado, a la presión de depredación ya que dificultaría el acceso de los depredadores y, por otro a la necesidad de estar protegidos ante condiciones climáticas adversas evitando ubicarse en la parte más alta de la copa (la evitación de depredación aérea está descartada ya que en el sitio no existen este tipo de depredadores). Además, los autores encontraron que los grupos exhiben otros patrones comportamentales que podrían otorgarles ventajas al reducir el riesgo de depredación: patrón de uso “cambiante” de los SD, descansar en un único AD por noche y, la selección de AD con características estructurales que disminuyen la probabilidad de acceso de los depredadores nocturnos terrestres (las primeras ramas a una altura mayor que la de los árboles no utilizados como dormideros). Al igual que lo reportado en este tesis para *A. caraya*, Barnett *et al.* (2012) describen un patrón cambiante en el uso de SD en ambientes sin depredadores naturales nocturnos para *Cacajao melanocephalus ouakary*. Los autores proponen que, además de una posible presión de depredación dirigida a los individuos inmaduros, podría existir un efecto producido por las estrategias de forrajeo que presentan los grupos estudiados sobre los patrones de uso de los SD. El cambiar noche tras noche de SD ha sido interpretado como una estrategia anti-depredadora ya que dificultaría que

los depredadores puedan anticiparse al SD que va a ser utilizado por los grupos de monos y, reduciría la acumulación de señales olfativas que el depredador podría utilizar para encontrar a los grupos de monos disminuyendo la probabilidad de un ataque nocturno. El cambio de SD en noches consecutivas fue registrado en varias especies de primates en sitios con presencia de potenciales depredadores: *Hylobates lar* (Reichard 1998), *Colobus guereza* (Von Hippel 1998), *Nomascus concolor jingdongensis* (Fan y Jiang 2008), *Hylobates pileatus* (Phoonjampa *et al.* 2010), *Nomascus nasutus* (Fei *et al.* 2012), *Saginus mystax* (Smith *et al.* 2007), *Macaca fascicularis* (Brotcorne *et al.* 2014), y *Aotus azarae azarae* (Savagian y Fernandez-Duque 2016). A su vez, la hipótesis de depredación contempla una estrategia alternativa basada en el uso repetido del mismo SD en noches consecutivas lo que aumentaría las chances de escape ante un posible ataque ya que los monos conocerían las rutas de escape que el SD ofrece en momentos de oscuridad [*Cebus apella nigrinus* (Di Bitetti *et al.* 2000), *Rhinopithecus bieti* (Li *et al.* 2006), *Saginus fuscicollis* (Smith *et al.* 2007), *Nasalis larvatus* (Matsuda *et al.* 2008), *Trachypithecus francoisi* (Qihai *et al.* 2009)]. Esta estrategia ha sido reportada en dos poblaciones de *Alouatta caraya* que habitan ambientes continuos con distintos grados de depredación: Isla Brasilera- Pcia. de Chaco en donde no se han registrado potenciales depredadores nocturnos y, Parque Nacional Chaco- Pcia. de Chaco en el que sí se han registrado potenciales depredadores terrestres nocturnos (Brivido *et al.* en prep. a). En el Parque Nacional Chaco está registrada la presencia de pumas (*Puma concolor*), ocelotes (*Leopardus pardalis*), gato montés (*L. geoffroyi*) y el hurón mayor (*Eira barabara*) (Brown *et al.* 2006, Colquhoun 2006; Aprile *et al.* 2012, Nielsen *et al.* 2015, Fernández *et al.* 2017). Las diferencias relacionadas a los patrones de uso de los SD entre distintas poblaciones de aulladores pueden interpretarse como más evidencia de la plasticidad comportamental de la especie, la cual explicaría su capacidad de habitar una gama amplia de ambientes (Crockett 1998, Bicca-Marques 2003, Zunino *et al.* 2007).

La hipótesis de depredación postula que los AD seleccionados tendrán las primeras ramas más altas que la de los árboles no utilizados para descansar durante la noche y, que los AD no tendrán lianas ya que ambas características dificultarían el acceso de los depredadores terrestres a los AD (Anderson 1984, 2000, Von Hippel 1998, Phoonjampa *et al.* 2010). Nuestros resultados muestran que los grupos estudiados prefieren descansar en árboles con las primeras ramas más altas, pero no muestran preferencia de AD con o sin lianas. Los resultados del PCA (sección 4.2.1, Fig. IV3)

indican que las algunas características de los AD seleccionados no son independientes entre sí, por el contrario, se observa que existe relación entre la altura del árbol, el DAP y el tamaño de la copa (PC1), mientras que la altura de las primeras ramas no parece estar relacionada con otra estructura por lo que conforma el PC2 sin otra variable. El hecho de que los individuos seleccionen una variable independiente, como la altura de las primeras ramas, indica que existe una selección “*activa*” por parte de los individuos de esta característica, y que no es el resultado secundario de la selección dirigida a otra variable. Los aulladores estudiados no mostraron preferencia por AD sin lianas, utilizaron con igual frecuencia AD con y sin lianas. La selección de árboles sin lianas fue registrada en *Hylobates klossii* (Tenaza y Tilson 1985), *C. m. ouakary* (Barnett *et al.* 2012), *Nomascus concolor jingdongensis* (Fan y Jiang 2008). La selección de AD con lianas fue observada en *Presbytis potenziani* (Tenaza y Tilson 1985) y, los autores proponen que el uso de AD con lianas podría ponerlos en desventaja en relación a la otra especie estudiada en el sitio (*Hylobates klossii*) frente a la depredación por parte de los humanos que utilizan las lianas para acceder a los AD para cazarlos.

En el sitio de estudio se observa una gran modificación del paisaje por acción del hombre, la que afectó negativamente a la diversidad vegetal y animal disminuyendo la cantidad de árboles de gran porte disponibles en el área y reduciendo la cantidad de potenciales depredadores (Isbell 1994, Chiarello 1999, Kowalewski y Zunino 2005, Zunino *et al.* 2007). Además, la presencia del hombre puede causar alteraciones en la dinámica de un sitio al introducir especies domésticas, como el perro [*Canis domesticus*], que podrían desplazar a otras especies o podrían actuar como depredadores diurnos de las especies de primates que habitan dichas zonas. Los perros atacan a los monos cuando descienden al suelo para desplazarse entre fragmentos de bosque (Kowalewski y Zunino 2005, Pozo-Montuy y Serio Silva 2007, Kowalewski *et al.* 2011, observación personal). En el análisis de los factores ecológicos que podrían afectar el uso y selección de SD y AD decidimos no considerar a los perros como depredadores ya que estos no presentan hábitos nocturnos y no tienen posibilidad de trepar o acceder a los AD. También, ha sido reportado el jaguarondi (*Puma yagouaroundi*) como potencial depredador de los aulladores en el sitio (Kowalewski y Zunino 2005) pero sus hábitos diurnos y su dieta basada principalmente en roedores, aves y reptiles (Di Bitetti *et al.* 2010), hacen que tampoco sea considerado como potencial depredador en contextos de SD en el presente trabajo.

En relación a los patrones de agrupamiento la hipótesis de depredación postula que la formación de un único grupo (en el que estén incluidos todos los individuos) reduce la probabilidad de depredación aumentando las oportunidades de detectar al depredador antes del ataque (Noë y Bshary 1997; Von Hippel 1998; Capellini *et al.* 2008 a, Smith *et al.* 2017). Este patrón de agrupamiento otorga ventajas al grupo ya que son más los individuos que podrían detectar la presencia del depredador y, como todos los individuos están cercanos entre sí, las señales o alarmas que den ante un ataque tiene mayor probabilidad de ser captadas por todos los individuos. Además, el “efecto de dilución” generado por la gran cantidad de individuos que descansan juntos reduce el riesgo de depredación *per capita* ante un ataque por parte de un depredador (Hamilton 1971; Treves 2000). Nuestros resultados indican que los grupos de monos aulladores estudiados no presentan un patrón de agrupamiento específico ya que se observó la formación de uno o más grupos para descansar con similar frecuencia (Tabla 4.19). En otros estudios con *Alouatta caraya* (Brividero *et al.* en prep. a y b), se observó que la cantidad de grupos formados para descansar durante la noche es variable. Los grupos de monos estudiados en la Isla Brasilera (Pcia. de Chaco) mostraron un patrón de agrupamiento dominado por el agrupamiento de todos los individuos en un único y cohesivo grupo, mientras que en el P.N. Chaco (Pcia. de Chaco, sitio con depredadores nocturnos terrestres) los individuos mostraron mayor tendencia a la formación de múltiples grupos. El hecho de que los individuos descansen en más de un único podría interpretarse como una estrategia anti-depredadora alternativa a la propuesta por la hipótesis, ya que la formación de numerosos grupos aumentaría el efecto de confusión del depredador (generando confusión ante la elección del grupo a atacar). Además, como los aulladores son primates de gran porte (Di Fiore 2002, Di Fiore y Campbell 2007) la formación de un único grupo en el que se ubiquen todos los individuos resultaría mucho más visibles para el depredador que pequeños grupos en los que haya menos individuos. En relación al tamaño corporal, el patrón de agrupamiento observado (individuos descansando en más de un grupo cohesivo) en los grupos estudiados en esta tesis también podría deberse a las limitaciones en la disponibilidad de las estructuras necesarias para que todos los individuos puedan ubicarse juntos.

Esta situación, en la que parte de los resultados apoyan la existencia de estrategias anti-depredadoras y parte no, podría deberse a diferentes escenarios. Por un lado, podría suceder que la presión de depredación en el sitio haya desaparecido hace relativamente

poco y, que las estrategias permanezcan conservadas en el tiempo y se desarrollen más allá de la presencia o no del factor pudo haberlas modelado (Fei *et al.* 2012). Otra posibilidades son que, la depredación hacia individuos maduros este reducida por el tamaño corporal de los individuos (Di Fiore 2002) o que los depredadores que hayan desaparecido sean los que atacaban individuos adultos/sub-adultos pero que todavía existan potenciales depredadores para los individuos inmaduros (Barnett *et al.* 2012). Como los aulladores presentan cuidados hacia los individuos inmaduros (Pavé *et al.* 2015), cabría esperar que si existen potenciales depredadores para las crías e infantes desarrollen todo tipo de estrategias anti-depredadoras, incluidas las relacionadas al uso y selección de AD y SD y a los patrones de agrupamiento nocturno. Por último, los patrones de uso y selección de SD/AD podrían responder a otros factores distintos de la depredación (Brivido *et al.* en prep. a y b).

En sitios donde existen depredadores nocturnos los individuos seleccionan SD cercanos a los sitios de alimentación como estrategia para reducir el riesgo de depredación, sobre todo, en las horas de oscuridad ya que durante esas horas resulta más dificultoso detectar a un depredador (Anderson 1984, Colquhoun 2006, Albert *et al.* 2011). Nuestros resultados revelan que las distancias desde el sitio en el que se alimentaron por última vez en el día al SD son cortas y, aunque en nuestro sitio de estudio no hay reportes de depredadores en la actualidad, no podemos descartar que exista algún efecto del riesgo de depredación sobre los comportamientos observados. Como mencionamos anteriormente, no podemos asegurar que el riesgo de depredación este completamente ausente en el área o que los patrones comportamentales que observamos en la actualidad sean el resultado del efecto de la depredación en el pasado.

#### **4.7.2. Discusión hipótesis de parasitismo (H. 6)**

El parasitismo es considerado un factor que afecta negativamente la salud de los individuos (Hart 1990, Nunn y Altizer 2005, Agostini *et al.* 2017). El riesgo de contagio de parásitos intestinales es considerado dentro de los factores ecológicos que podrían afectar el uso y selección de AD en primates sociales (Hausfater y Meade 1982, Anderson 1984). Los resultados obtenidos en nuestro estudio sugieren que los grupos estudiados presentan estrategias comportamentales relacionadas al uso de los AD que tendrían una

función de reducir el riesgo de contagio de parásitos intestinales, a saber: evitan repetir el mismo AD noche tras noche, descienden para defecar a un menor altura que la utilizada para descansar, se alejan del sitio en el que descansaban y no recirculan por el sitio en el que defecaron (utilizan el área donde se ubica el *bosteadero* únicamente para defecar) (Tabla 4.19). Además, los patrones de uso de los AD han resultado similares en los cuatro grupos estudiados lo que podría explicar las similitudes encontradas en la riqueza y en la prevalencia de especies de parásitos presentes en dichos grupos. En contraposición a lo planteado en nuestra P 6.2 A no hemos encontrado diferencias en la frecuencia de uso de AD y no dormideros para defecar.

Se han descrito diversas estrategias comportamentales que podrían contribuir a reducir la probabilidad de contagio con parásitos intestinales, aunque no solo relacionadas a uso de AD, para varias especies de aulladores, incluyendo la especie en estudio: *Alouatta caraya* (Delgado 2005, Kowalewski y Zunino 2005), como *A. palliata* (Stuart *et al.* 1990, Stoner 1996), *A. seniculus* (Braza *et al.* 1981, Gilbert 1997), y *A. fusca* (Stuar *et al.* 1993). Estas estrategias incluyen: defecar desde ramas ubicadas a menores alturas que las utilizadas para otras actividades, utilizar sitios específicos para defecar (*bosteaderos*), y defecar desde ramas que no posean vegetación debajo. Por otro lado, diferentes estrategias anti-parasitarias asociadas al uso de los AD han sido descritas en distintas especies de primates. Por ejemplo, los langures (*Trachypithecus francoisi*) evitan defecar en las cuevas en las cuales descansan para disminuir el contacto con las heces (Qihai *et al.* 2009). El uso cambiante de los AD noche tras noche ha sido registrado en miriquiná [*Aotus azarae azarae* (Savagian y Fernandez-Duque 2016)], colobo negro y blanco [*Colobus guereza* (Von Hippel 1998)], y en gibbon [*Hylobates lar* (Reichard 1998)]. Hausfater y Meade (1982) observaron en los babuinos amarillos (*Papio cynocephalus*) que las cuevas en las que descansan por la noche eran utilizadas alternadamente para evitar el contagio con parásitos presentes en las heces. La selección de sitios de defecación con poca o nula vegetación debajo ha sido reportada para *Hylobates lar* (Reichard 1998); esta estrategia tendría como finalidad evitar la contaminación de sustrato que potencialmente pudiera ser utilizado para alimentación o desplazamiento, además de para descansar, reduciendo así la probabilidad de infecciones.

Las especies de parásitos intestinales encontradas en los grupos estudiados fueron: *Ancylostoma*, *Bertiella*, *Coccidios*, *Trypanoxiuris*, *Fasciola*, *Hymenolepis*, *Monienza*, *Strongyloides* y *Trychonstrongylus*. Estas especies se transmiten de un individuo a otro o

desde y hacia el mismo individuo a través de la ingesta de huevos o larvas a partir del contacto con las heces infestadas (Stoner *et al.* 2005). La existencia de este tipo de parásitos en las heces de los grupos estudiados validaría la existencia de estrategias antiparasitarias relacionadas a disminuir las oportunidades en la que los individuos tomen contacto con heces. Algunas de las especies de parásitos halladas en los individuos estudiados también han sido registradas para *A. caraya* y para otras especies de aulladores: ***Trypanoxiuris***: *A. palliata* (Stuart *et al.* 1990, Trejo-Macías *et al.* 2007), *A. pigra* (Stoner y González-Di Pierro 2005, Trejo-Macías *et al.* 2007), ***Strongyloides***: *A. caraya* (Santa-Cruz *et al.* 2000), *A. pigra* (Stoner y González-Di Pierro 2005), ***Trychonstrongylus***: *A. pigra* (Stoner y González-Di Pierro 2005), ***Bertiella***: *A. caraya* (Santa-Cruz *et al.* 2000) y ***Coccidios***: *A. palliata* (Trejo-Macías *et al.* 2007).

Finalmente, podemos decir que los resultados obtenidos en este trabajo sugieren que los grupos estudiados presentan patrones comportamentales desarrollados para reducir el riesgo de contagio de parásitos intestinales a través del contacto con las heces. Dichos patrones podrían interpretarse como una respuesta a la necesidad de contrarrestar los costos asociados a la vida en grupo (Stoner 1996, Stoner *et al.* 2005) y a los costos de vivir en ambientes modificados (con alto grado de fragmentación) que presentan una reducción en la cantidad de árboles de gran porte disponibles a causa de la tala selectiva realizada (Gilbert 1997, Kowalewski y Zunino 1999, Zunino *et al.* 2007, Kowalewski y Gillespie 2009). Estos disturbios en el ambiente provocan que los individuos utilicen con mayor frecuencia un mismo espacio y, por ende, los recursos disponibles en él. El uso repetido de áreas está asociado a un aumento del riesgo de contagio de enfermedades parasitarias transmitidas por la ingesta de huevos o larvas de parásitos gastrointestinales ya que los individuos no poseen la cantidad de recursos necesaria para utilizar áreas de defecación y áreas para otras actividades, como descansar o alimentarse (Santa-Cruz *et al.* 2000, Kowalewski *et al.* 2011, Cheyne *et al.* 2012).

### 4.7.3. Discusión hipótesis de confort (H. 7)

El confort, entendido como la posibilidad de adoptar una posición estable y relajada, se considera uno de los factores que modelarían el uso de las diferentes estructuras de los AD (Anderson 1984, 1998, Anderson y McGrew 1984, Von Hippel 1998, Qihai *et al.* 2009). Los resultados obtenidos indican que las posturas corporales adoptadas en los períodos de descanso responderían a la necesidad de reducir el gasto de energía implicado en mantener una postura estable que reduzca las probabilidades de caerse. Las posturas corporales pueden relacionarse también con la necesidad de conservar el calor corporal por las noches (función termorreguladora) (Anderson 1984, 1998). La función termorreguladora de las posturas corporales será tratada en la sección 4.7.4 del presente Capítulo.

Los resultados obtenidos fueron consistentes con la hipótesis de Confort ya que, los individuos prefirieron las horquetas gruesas horizontales para descansar durante la noche y, adoptaron en mayor proporción la postura corporal de “bola” (Tabla 4.19). Las horquetas horizontales permiten que los individuos ubiquen su cuerpo en la estructura manteniéndose estables en la posición de bola. La postura “sentada” y el uso de determinadas estructuras utilizadas para dormir fue descrito en babuinos [*Papio papio* (Anderson y McGrew 1984), gibones [*Hylobates lar* (Reichard 1998)], colobos [*Colobus guereza* (Von Hippel 1998)], capuchinos [*Cebus apella nigrinus* (Di Bitetti *et al.* 2000)], y macacos [*Macaca leonina* (Albert *et al.* 2011)]. En estos trabajos también mencionan que la ausencia de espinas, la textura de la madera, y la inclinación de la rama en las que descansan podrían estar afectando la selección de la estructura utilizada. Zhang (1995), en un estudio con *Cebus apella* en Guayana Francesa, se refiere a confort como “la comodidad” que obtienen los individuos al elegir una hoja de palmera como estructura para descansar, y asegura que la posición horizontal y la falta de rugosidad de dichas hojas permiten que los individuos descansen mejor; además asegura que este tipo de estructuras también permiten las interacciones sociales entre individuos del grupo y aumentan las oportunidades de detectar a un depredador que ingreso al AD.

En relación a las posturas adoptadas para descansar, la postura estirado en la cual el vientre del individuo se ubica extendido sobre la rama y los miembros anteriores y posteriores pueden colgar hacia el suelo, es la menos frecuentemente registrada en períodos de descanso nocturno en varias especies de primates (Anderson 1984, Anderson

y McGrew 1984) incluyendo los registros obtenidos en este estudio. Esta diferencia en la frecuencia de ambas posturas podría atribuirse a que desde la postura “estirado” es más dificultoso incorporarse para escapar ante un posible, en cambio la postura de “bola” además de otorgar estabilidad permite un escape rápido.

#### **4.7.4. Discusión hipótesis de proximidad al sitio de alimentación(H.8)**

La hipótesis de alimentación es sustentada por los resultados obtenidos ya que los SD se encontraban cercanos a los sitios de alimentación (Tabla 4.19). En el 50% de los registros los SD coincidieron con los sitios de alimentación y, en la otra mitad de los registros el SD se ubicaba cerca (UC: distancia promedio de  $11.4 \pm 7.06$  m del SD, PC: distancia promedio de  $13.8 \pm 4.9$  m del SD). El hecho de que los monos no descansen todas las noches en los mismos árboles de los cuales se alimentaron podría deberse a una estrategia que tiene como finalidad reducir la probabilidad de que el descanso nocturno sea interrumpido por otros animales que se alimentan del árbol. Cheyne *et al.* 2012 menciona que *Hylobates agilis* evitaría AD con recursos que los vuelvan atractivos para otros animales de manera de reducir los disturbios durante las horas de descanso.

La distancia recorrida entre el SD y el sitio de en el que se alimentaron por primera y última vez en el día son cortas en comparación a las reportadas en los desplazamientos diarios para la especie *A. caraya* por Agostini *et al.* 2010 (a) ( $774.5 \pm 95.6$  m) y por Raño *et al.* 2016 ( $673 \pm 177$  m en primavera y  $850 \pm 117$  m en verano). A su vez, la distancia entre el sitio de la última comida y el SD es significativamente menor en comparación con la distancia entre el SD y la primera comida. Esta menor distancia entre la última comida y el SD podría representar una ventaja ya que reduciría las oportunidades de correr algún riesgo al desplazarse hacia el SD ya que la luz al atardecer es escasa y la visibilidad queda reducida. La cercanía entre el SD y los sitios de alimentación podría estar relacionada con la necesidad de los individuos de maximizar la obtención de energía al reducir su pérdida en la búsqueda del alimento (Anderson 1984, Albert *et al.* 2011, Di Fiore *et al.* 2011 Teichroeb *et al.* 2012). En los aulladores la dieta incluye grandes cantidades de estructuras foliares (hojas y brotes) y grandes cantidades de frutas (Gaulin y Gaulin 1981, Crockett 1998, Di Fiore y Campbell 2007, Fernández 2014, Garber *et al.* 2015). El consumo de ítems de buena calidad en la PC podría deberse a que los individuos

despierten con apetito después de haber pasado la noche sin ingerir alimentos (como vimos durante las observaciones nocturnas) y digiriendo el alimento consumido antes del descanso (Di Fiore *et al.* 2011, por lo que necesitan obtener la primera fuente de alimento (o energía) rápidamente para comenzar con las actividades diarias. La necesidad de incorporar alimentos de buena calidad antes de descansar (para disponer de energía durante la noche) y al despertar, se condice con los resultados obtenidos que indican que en la última comida y en la primera comida los recursos consumidos son principalmente hojas nuevas y frutos. Nuestros resultados sugieren que la estacionalidad en la disponibilidad del alimento no estaría afectando los niveles en los que los individuos lo consumen en la primera y última comida del día. Este mismo patrón fue reportado por Fernández (2014) quien estudio dos de los grupos estudiados en esta tesis. Sin embargo, el efecto de la disponibilidad de alimento y su distribución sobre el uso y selección de los SD ha sido reportado para otras especies de aulladores (Chivers 1969, Richard 1970, Sekulic 1982 a). La relación entre la ubicación de los SD y de los sitios de alimentación observada en aulladores también ha sido registrada para otras especies de primates [*Colobus guereza* (Von Hippel 1998), *Saguinus midas midas* (Day y Elwood 1999), *S. mystax* y *S. fuscicollis* (Heymann 1995, Smith *et al.* 2007); *Nomascus concolor jingdongensis* (Fan y Jiang 2008), *Hylobates pileatus* (Phoonjampa *et al.* 2010), *Macaca leonina* (Albert *et al.* 2011), *Cacajao melanocephalus ouakary* (Barnet *et al.* 2012); *Colobus vellerosus* (Teichroeb *et al.* 2012)].

Por último, cabe mencionar que nuestros resultados no sustentan la relación entre el patrón de uso de los sitios de alimentación y de los SD ya que los cuatro grupos estudiados demostraron tener un patrón cambiante del SD contrariamente a lo esperado en la P 8.2. Qihai *et al.* (2009) describieron la relación entre el uso repetido del mismo SD y la distribución de los alimentos para *Trachypithecus francoisi*, aunque proponen que la presión de depredación también está afectando el uso de los SD.

#### 4.7.5. Discusión hipótesis climática y de termorregulación (H. 9)

Los resultados reportados en este trabajo indican que los individuos poseen comportamientos asociados al uso y selección de los AD que responden a las condiciones climáticas existentes (Tabla 4.19). La temperatura tiene un efecto significativo sobre los patrones de agrupamiento y selección de los AD, repercutiendo en la cantidad de individuos que se agrupan para descansar durante la noche, en la cantidad de partes del cuerpo que quedan expuestas o cubiertas y en las características estructurales que poseen los AD para facilitar el agrupamiento nocturno (un mayor tamaño de DAP y de altura total). En cuanto a la humedad los resultados no demostraron relación entre esta variable y los patrones de agrupamiento en los AD. Con respecto a la lluvia, nuestros resultados indican que hay una tendencia a que las tres partes del cuerpo analizadas (flancos, frente y espalda) permanezcan descubiertas en ausencia de lluvias, pero no obtuvimos valores significativos para este análisis. Sin embargo, hemos encontrado una relación directa y significativa entre las lluvias y la probabilidad de que la copa del AD tenga una mayor cobertura. A su vez, los individuos descansaron más frecuentemente en la parte media de la copa del AD, estrategia que podría ser utilizada para reducir la exposición a las condiciones climáticas desfavorables. En cuanto a la evaluación de las características estructurales de los AD relacionadas con la seguridad mecánica (índice altura/DAP y superficie de la copa) no hemos obtenido resultados que indiquen estas características estén afectando la selección de los AD. La superficie de la copa, que actuaría como barrera impidiendo el paso del viento recibiría toda la presión ejercida por este haciendo que a mayor tamaño de copa mayor sea la presión y mayor la probabilidad de desarraigo. En contraposición con lo esperado en la P 9.3 B, la probabilidad de que un árbol sea seleccionado para descansar durante la noche fue directamente proporcional al tamaño de la copa.

El tamaño del grupo formado para dormir, es decir la cantidad de individuos que descansan manteniendo contacto físico entre si depende de las condiciones climáticas, especialmente de la temperatura (Dawson 1979, Gaulin y Gaulin 1982, Anderson 1984). Nuestros resultados indican que los aulladores negros y dorados regulan el tamaño del grupo formado para descansar durante la noche variando el número de individuos que lo conforman según la temperatura ambiental. Así, a menor temperatura es mayor la cantidad de individuos agrupados manteniendo contacto físico con entre sí. Al igual que

lo observado en la especie en estudio, en otras especies de primates el agrupamiento también es utilizado como estrategia comportamental para disminuir la pérdida de calor corporal durante la noche [*Alouatta seniculus* (Gaulin y Gaulin 1982; *Papio papio* (Anderson y McGrew 1984), *Macaca fuscata* (Takahashi 1997); *Nomascus concolor jingdongensis* (Fan y Jiang 2008), *Aotus azarae azarae* (Savagian y Fernandez-Duque 2016)]. Los resultados obtenidos en nuestro trabajo demuestran que cuando la temperatura ambiental es baja la cantidad de partes del cuerpo que quedan cubiertas es mayor, siendo el frente la parte del cuerpo que más frecuentemente se cubre a bajas temperaturas, es decir, los grupos estudiados presentaron termorregulación conductual para regular la pérdida de energía durante la noche. En los días donde la temperatura es baja son más frecuentes las posiciones conservadoras de calor (posición de “bola” o “curled”) y son más prolongados el tiempo de exposición al sol, mientras que en los días de mayor temperatura las posturas favorecen la disipación del calor (posición de “estirado” o “stretchedy”) los individuos pasan más tiempo en lugares sombríos (Bicca-Marques y Calegario-Marques 1998). El uso de la postura corporal y la orientación del cuerpo en los grupos formados para el descanso con el fin de regular la pérdida de calor corporal en épocas frías ha sido registrado para otras especies de primates (además de para *A. caraya*). En los babuinos [*Papio cynocephalus* (Stelzner y Hausfater 1986) y *P. papio* (Anderson y McGrew 1984)] se observó que la temperatura del aire es el factor que afecta la postura corporal adoptada por los individuos y que esta variaba de modo tal de reducir la pérdida de calor corporal en las diferentes estaciones del año. En el presente estudio describimos las posturas adoptadas por los individuos para el descanso nocturno (“bola” y “estirado”) (ver sección 2.5.3. Capítulo II) y evaluamos su relación con la temperatura. Se encontró que la postura “bola” fue la más frecuentemente adoptada durante todo el año y la postura “estirado” fue menos frecuente observándose solo durante los meses más cálidos. El hecho de que la postura corporal “bola” sea la más utilizada por los individuos en la noche podría relacionarse, no solo a cuestiones climáticas, sino también a la posibilidad de descansar de manera estable ya que esta posición permite que varios individuos descansen juntos sostenidos unos con otros y al desarrollo y mantenimiento de las relaciones sociales entre individuos. Además, como mencionamos anteriormente, se relaciona esta postura con la facilidad de poder escapar ante un eventual ataque. Por último, cabe mencionar que posiblemente esta postura también otorgue ventajas relacionadas a la supervivencia de los individuos más jóvenes. En los grupos formados para descansar observamos que en las díadas adulto-infante el cuerpo del adulto

en posición de bola cubría totalmente al individuo inmaduro que se ubica sobre su vientre, quedando protegido contra la intemperie y provisto de calor por parte del adulto que, en general, era su madre. Como mencionamos anteriormente, con respecto a la lluvia, nuestros resultados indican que los monos adoptan posturas corporales en la que las diferentes partes del cuerpo permanecen descubiertas en ausencia de lluvias pero no hemos obtenido un patrón claro en este sentido, si hemos observado que la lluvia afecta la selección del AD según la cobertura que posea y, que luego de cada lluvia observamos que todos los individuos secaban su pelaje frotándose contra las ramas o tronco de los árboles y rascándose, para luego exponerse al sol hasta secarse totalmente. Este comportamiento de “secado” se diferencia del comportamiento de “marcado” ya que el primero es realizado con todo el cuerpo mientras que el segundo es principalmente realizado con la garganta de los individuos. También observamos que durante las lluvias la actividad de los individuos se reducía al máximo y permanecían grandes períodos de tiempo inmóviles y en reposo. Si las lluvias ocurrían durante la mañana los individuos retardaban su salida del AD y permanecían en él descansando o acicalándose durante más tiempo que los días en los que no llovía. Estas observaciones nos indican que los individuos no son indiferentes a las lluvias, y creemos que sería interesante poder contar con más días de registros con lluvias, para aclarar de modo más certero la relación entre la lluvia y su efecto en los patrones comportamentales.

La selección de AD con copas grandes permite la formación de grandes grupos formados para descansar (favoreciendo la termorregulación conductual, el contacto social, la interacción y la comunicación entre individuos) pero, por otro lado, una mayor superficie de la copa aumenta la posibilidad de desarraigo del árbol. En concordancia con lo anteriormente mencionado los grupos estudiados utilizan generalmente un único AD por noche en el que se ubican todos los individuos del grupo, lo que podría relacionarse directamente con la selección de AD de copas grandes (ver sección 4.2.1.4). Dada las características meteorológicas del sitio de estudio creemos que el tamaño de la copa podría estar respondiendo a factores sociales o de termorregulación conductual más que a la probabilidad de desarraigo del árbol. Durante el período de estudio no hemos registrado vientos fuertes que pudieran derribar un árbol, de hecho, el promedio de la velocidad del viento para el período de estudio fue de  $9.3 \pm 1.13$  km/h y, según la escala de Beaufort estos vientos se perciben como brisas suaves por lo que son llamados comúnmente vientos leves (Servicio Meteorológico Nac. de Argentina). En pocas

oportunidades y durante las horas de seguimiento diurnas hemos presenciado vientos fuertes que han resultado en la caída de ramas de árboles, principalmente de laureles (*Nectandra falcifolia*) que nunca fueron utilizados como AD. Tampoco hemos obtenido resultados que demuestren que el índice altura/DAP sea un factor considerado por los monos para seleccionar los AD. Esto también puede relacionarse con la presencia de vientos leves que no logren romper los árboles. La selección de AD grandes y altos fue observada en varias especies de primates pero se propone que esta selección podría responder tanto a factores climáticos como a la presión de depredación [*Colobus guereza* (Von Hippel 1998), *Cebus apella nigritus* (Di Bitetti *et al.* 2000), *Rhinopithecus bieti* (Li *et al.* 2006), *Nomascus concolor jingdongensis* (Fan y Jiang 2008), *Cacajao melanocephalus ouakary* (Barnet *et al.* 2012), *Aotus azarae azarae* (Savagian y Fernandez-Duque 2016)].

#### **4.8. Conclusión**

En este capítulo se analizaron las relaciones entre los factores tanto ecológicos como ambientales y los patrones de uso y selección de los AD y AD y los patrones de agrupamiento nocturno presentados por cuatro grupos de *A. caraya*. A continuación de mencionan las principales conclusiones que se obtuvieron:

1. El patrón de uso y selección de los SD y AD presentado por los grupos estudiados se corresponde al bajo grado de depredación existente en el área (uso de AD con y sin lianas y la formación de más de un grupo para el descanso nocturno), aunque también presentaron comportamientos que podrían interpretarse como estrategias para la reducción del riesgo de depredación (patrón de uso cambiante de SD, uso de la parte media de la copa, AD con primeras ramas ubicadas a mayor altura que las de los árboles no utilizados como dormitorios).
2. Los grupos estudiados presentaron estrategias relacionadas a disminuir el riesgo de contagio de parásitos intestinales (un patrón de uso cambiante de los AD y defecar desde alturas menores a las utilizadas para otras actividades). A su vez, la riqueza y prevalencia de especie parasitas fue similar en los cuatro grupos estudiados, lo que se corresponde con las similitudes encontradas en las estrategias comportamentales desarrolladas por dichos grupos.

3. Los individuos de *A. caraya* estudiados seleccionaron estructuras de los AD que permitan adoptar posiciones relajadas y estables para descansar por las noches.
4. Los SD fueron utilizados también como sitios de alimentación o, se ubicaban a cortas distancias unos de otros y, los recursos alimenticios consumidos en la primera y última comida del día fueron de buena calidad.
5. Las condiciones climáticas afectan los patrones de agrupamiento nocturno (cantidad de individuos agrupados y partes del cuerpo expuestas/cubiertas) y los patrones de selección y uso de AD.

# ***CAPITULO V***

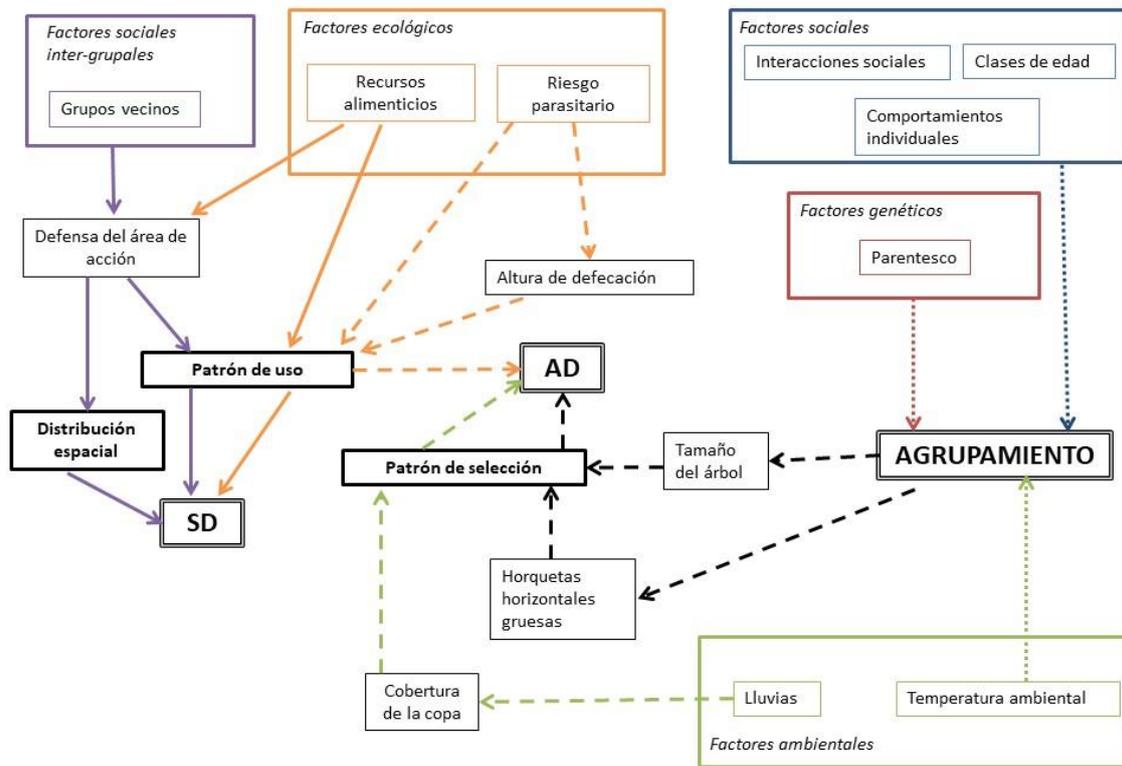
## ***Conclusiones generales y futuras líneas de investigación***

---

### **5. Conclusiones generales**

En esta tesis se estudiaron los factores que pueden afectar los patrones de uso y selección de sitios y árboles dormideros y los patrones de agrupamiento nocturno en una población de aulladores negros y dorados (*Alouatta caraya*). Para este fin seleccionamos cuatro grupos sociales de *A. caraya* que habitan en 5 fragmentos de bosque en galería que poseen en promedio de 8.2 ha de superficie, situados en la Estación Biológica Corrientes en la provincia de Corrientes, Argentina. Hemos reunido información sobre diferentes aspectos de los grupos estudiados y del hábitat en el que habitan durante 12 meses consecutivos desde julio 2012 hasta junio 2013. Los cuatro grupos observados incluyeron un total de 16 individuos adultos/sub-adultos y un número variable de individuos inmaduros. Durante todo el periodo de estudio hemos obtenido información sobre diferentes aspectos de la ecología y comportamiento de los monos aulladores negros y dorados. Dicha información incluye datos comportamentales en contextos diurnos y nocturnos, aspectos hormonales, genéticos, y parasitológicos, registros de las condiciones meteorológicas del hábitat, características de la estructura de la vegetación en el área, información sobre la fenología de las especies consumidas, y de las características estructurales y distribución de los árboles y sitios dormideros utilizados. Toda esta información fue combinada y analizada para poder responder a los interrogantes y las hipótesis planteadas en esta tesis. El uso y selección de árboles y sitios dormideros y los patrones de agrupamiento en los grupos de monos aulladores estudiados en los alrededores de la EBCo y el Parque Provincial San Cayetano son de carácter multifactorial, es decir, responden a diversos factores entre los que se incluyen factores sociales, genéticos, ecológicos y ambientales (Fig. V1).

**Fig. V1:**



**Fig. V1.** Modelo en el que se consideran todos los factores que afectan el uso y selección de sitios (SD) y árboles dormideros (AD) y los patrones de agrupamiento analizados en esta tesis. Las flechas de líneas continuas indican los factores que afectan el patrón de uso de los sitios dormideros. Las flechas de líneas con interrumpidas (guiones) indican los factores que afectan el uso y selección de los árboles dormideros. Las flechas punteadas indican los factores que afectan los patrones de agrupamiento. El color de las flechas hace referencia al tipo de factor considerado (violeta: factores demográficos, naranja: factores ecológicos, azul: factores sociales, verde: factores ambientales).

### 5.1. Principales conclusiones sobre el patrón de uso y selección de los árboles dormideros

- ✓ Los individuos utilizaron en mayor medida horquetas gruesas horizontales para descansar, tanto cuando descansaban aislados o agrupados. La probabilidad de que estas estructuras sean seleccionadas aumenta con la cantidad de individuos que se agrupan para descansar durante la noche.
- ✓ Los individuos mostraron selectividad en relación a las especies utilizadas como árboles dormideros. Las especies más frecuentemente utilizadas fueron: *Enterolobium contortosiliquum*, *Ficus luschnathiana*, *Gleditsia amorphoides* y *Myrcianthes pungens*.
- ✓ Los individuos prefirieron utilizar árboles de gran tamaño para descansar durante la noche. La altura de las primeras ramas fue mayor en los árboles dormideros que en los no utilizados como dormideros.

- ✓ Los individuos no demostraron tener preferencia respecto a la presencia o ausencia de lianas en árboles dormideros.
- ✓ Los individuos descansaron más frecuentemente en la parte media de la copa del árbol dormidero, tanto vertical como horizontalmente.
- ✓ Los individuos seleccionaron árboles dormideros con mayor cobertura de la copa ante la presencia de lluvias.
  - ✓ El patrón de uso de los árboles dormideros fue cambiante, es decir, los individuos utilizaron en mayor frecuencia árboles dormideros diferentes cada noche.
- ✓ Los individuos utilizaron tanto árboles dormideros como árboles no dormideros para defecar. La altura desde la que los individuos defecaron desde el árbol dormidero era menor que la altura en la que descansan.
- ✓ Los cuatro grupos estudiados presentaron similitud en la riqueza y prevalencia de especies parásitas, lo que podría relacionarse con las semejanzas encontradas en las estrategias antiparasitarias desarrolladas en relación al uso de los árboles dormideros.

Los individuos estudiados utilizaron más frecuentemente horquetas gruesas horizontales como estructuras de los árboles dormideros para descansar durante la noche. Estas estructuras fueron utilizadas tanto por individuos que descansaron aislados como por aquellos que descansaron de manera agrupada. La selección de las estructuras utilizadas por los grupos estudiados para descansar por la noche se relaciona con una mayor probabilidad de formación de grupos para el descanso nocturno lo que facilita la interacción social entre individuos (hipótesis social [H.1], Capítulo III) y, con la posibilidad de que los individuos agrupados o aislados descasen de manera relajada y estable, es decir que faciliten el “*comfort*” de los individuos durante las horas de sueño (Anderson y Mc Grew 1984, Von Hippel 1998) (hipótesis de confort [H.7], Capítulo IV). Encontramos que las estructuras seleccionadas por los grupos estudiados fueron distintas según la cantidad de individuos que se agrupaban en ellas. A medida que aumentó la cantidad de individuos en un grupo también aumentó el grosor de la estructura utilizada y la probabilidad de que seleccionen estructuras en forma de horqueta. Las estructuras gruesas soportan el peso de varios individuos mientras que la forma de horqueta permite que más individuos se ubiquen enfrentados entre ellos. En nuestro estudio observamos que el agrupamiento de varios individuos facilita el desarrollo de interacciones sociales

entre sí, aumenta la estabilidad corporal durante el descanso ya que los individuos se apoyan o se “*sostienen*” entre ellos y, permite la termorregulación conductual. Además, el hecho de que los grupos de aulladores negros y dorados estudiados eligieran para descansar por la noche los árboles más grandes entre los disponibles, podría relacionarse con una mayor posibilidad de formar grupos debido a que en copas más grandes caben más individuos.

Los individuos mostraron selectividad en relación a las especies utilizadas como árboles dormideros. En total 12 especies de árboles fueron seleccionadas como dormideros de un total de 36 especies de crecimiento arbóreo y características estructurales similares a las de un árbol dormidero. De las 12 especies seleccionadas como árboles dormideros, sólo cuatro fueron las más frecuentemente utilizadas: timbó (*Enterolobium contortosiliquum*), ficus (*Ficus luschnathiana*), espina corona (*Gleditsia amorphoides*) y guabiyú (*Myrcianthes pungens*). Este patrón de selección de un número bajo de especies de árboles de gran porte para ser utilizados como árbol dormidero fue reportado para la especie estudiada en este tesis por Kowalewski y Zunino 2005, y para otras especies de primates, entre las cuales podemos mencionar a *Hylobates klossii* (Tenaza y Tilson, 1985), *Papio papio* (Anderson y McGrew 1984), *Cebus apella* (Zhang 1995), *Cebus apella nigritus* (Di Bitetti *et al.*, 2000), *Nomascus concolor jingdongensis* (Fan y Jiang 2008), *Macaca leonina* (Albert *et al.* 2011), *Cacajao melanocephalus ouakary* (Barnett *et al.* 2012), *Nomascus nasutus* (Fei *et al.* 2012), *Colobus vellerosus* (Teichroeb *et al.* 2012), *Hylobates agilis* (Cheyne *et al.* 2013), *Aotus azarae azarae* (Savagian y Fernandez-Duque 2016).

Los árboles seleccionados como dormideros por los grupos estudiados fueron de gran tamaño, es decir, poseían un valor de DAP, altura total y tamaño de la copa mayor que el de los árboles no utilizados para dormir disponibles en el área. La altura en la que nacían las primeras ramas en los árboles dormideros era mayor que en los árboles no dormideros. Por otro lado, los grupos estudiados utilizaron con frecuencia similar árboles dormideros con presencia o no de lianas, lo que indicaría que esta característica no sería un factor que esté afectando su selección. La selección de árboles grandes y con las primeras ramas altas indicaría que los grupos estudiados poseen a estrategias que podrían reducir el riesgo de depredación nocturno. Como dicho riesgo es, en general, bajo para especies de gran tamaño (Di Fiore 2002) y, particularmente bajo en el área de estudio por la falta de depredadores naturales, la selección de los árboles dormideros como estrategia

anti-depredatoria puede representar un comportamiento que permanece conservado en el tiempo, es decir, que el patrón de selección árboles dormideros que observamos actualmente pudo haber sido modelado por factores existentes en el pasado pero que no están presentes en la actualidad. En el Capítulo IV (hipótesis de depredación [H.5]) se analizan detalladamente los comportamientos anti-predatorios presentados por los grupos estudiados.

Como describiremos a continuación, existen otros factores distintos a la presión de depredación que podrían estar modelando el uso y selección de los árboles dormideros.

Los individuos estudiados utilizaron para descansar más frecuentemente la parte media de la copa (tanto vertical como horizontalmente) del árbol dormidero. Este patrón podría deberse a que dicha ubicación en la copa otorga mayor protección ante condiciones climáticas desfavorables, como bajas temperaturas y lluvias ( $N_{\text{días de lluvia}} = 18$ ). Además, la presencia de lluvias afectó la selección de los árboles dormideros de modo tal que los individuos seleccionaron árboles con mayor cobertura de la copa ante la presencia de lluvias. La cobertura de la copa de los árboles utilizados, es decir, la proporción de la superficie de la copa que posee follaje, reduciría el contacto del agua de lluvia con la superficie corporal de los individuos, permitiendo que estos permanezcan secos durante las horas de sueño nocturno. El uso y selección de los árboles utilizados para descansar como estrategias relacionadas a disminuir la exposición a condiciones climáticas adversas es discutido en el marco de la hipótesis climática y de termorregulación [H.9] desarrollada en el Capítulo IV.

Los grupos estudiados presentaron un patrón cambiante en el uso de los árboles dormideros que se caracteriza por utilizar en mayor frecuencia árboles diferentes cada noche. Este patrón de uso podría representar una estrategia desarrollada por los grupos estudiados para reducir las oportunidades de infestación parasitaria, ya que disminuiría la frecuencia en la que los individuos podrían entrar en contacto con heces acumuladas en los árboles utilizados para descansar. Los individuos utilizaron tanto árboles dormideros como no dormideros para defecar por la mañana. La altura utilizada por los individuos estudiados para defecar desde los árboles dormideros fue menor que la altura en utilizada para descansar en dichos árboles. El uso de diferentes alturas para defecar y para descansar disminuiría la probabilidad de re-contagio de parásitos intestinales. El patrón de uso de los árboles dormideros y la diferencia en las alturas para defecar y descansar

observada en los grupos estudiados podría entonces constituir una estrategia antiparasitaria más desarrollada por los grupos estudiados. Todas las estrategias antiparasitarias encontradas en este estudio se describen y analizan en profundidad en el Capítulo IV (hipótesis de parasitismo [H.6]). Fueron encontradas nueve especies de parásitos intestinales en los individuos estudiados: *Ancylostoma*, *Bertiella*, *Coccidios*, *Trypanoxiuris*, *Fasciola*, *Hymenolepis*, *Monienza*, *Strongyloides*, *Trychonstrongylus*. Sin embargo, la cantidad de muestras de heces analizadas que presentaron parásitos intestinales fue baja (25.7%, 116 de 451 muestras), al igual que la riqueza o cantidad de especies de parásitos encontradas por muestra (67.2 % de las muestras presentó una especie de parásito, el 30.2 % presentó dos especies de parásitos y el 2.6% tres especies de parásito). Nuestros resultados sugieren que las estrategias antiparasitarias desarrolladas por los grupos estudiados en relación al uso de los árboles dormideros son efectivas y, posiblemente, contribuyan a mantener bajos los niveles de parásitos reduciendo el contagio entre los individuos de un mismo grupo social así como también entre individuos de diferentes grupos sociales.

## **5.2. Principales conclusiones sobre el patrón de uso y selección de los sitios dormideros**

- ✓ Los individuos permanecen en los sitios dormideros en promedio 13 horas por noche (12 horas en los meses más cálidos y 14 horas en los meses más fríos) de las cuales 10 horas eran dedicadas al descanso sin registrarse ninguna actividad. Todos los individuos ingresaban al sitio dormidero antes de que anochezca y salían del mismo cuando ya había amanecido.
- ✓ La proporción y frecuencia de uso de los sitios dormideros ubicados en las áreas de uso compartido fueron mayores que la de los sitios dormideros ubicados en áreas de uso exclusivo.
- ✓ Los sitios dormideros son también utilizados como sitios de alimentación. Cuando los individuos se alimentan fuera de un sitio dormidero, las distancias entre el sitio dormidero y el sitio de alimentación fueron cortas. Tanto en la primera como en la última comida los individuos consumieron en mayor medida ítems de alta calidad (hojas nuevas: UC 46.7% y PC 48.9%, frutos: UC 26.6% y PC 26.9%). Los grupos evitan utilizar en noches consecutivas el mismo sitio dormidero.

Los individuos estuvieron en los sitios dormideros en promedio 13 horas por noche, ya sea descansando o realizando alguna actividad. Los individuos adultos fueron más frecuentemente los que primero ingresaban al sitio dormidero y los primeros en retirarse. A su vez, todos los individuos estudiados ingresaron a los sitios dormideros antes de que la luz del sol desaparezca y salieron del sitio dormidero luego de que amaneciera. Este patrón en el ingreso y en la salida hacia y desde los sitios dormideros indicaría que los individuos evitan permanecer fuera de los mismos cuando la luz natural es escasa, lo que sugiere por un lado, que los individuos evitan estas situaciones en las que serían más vulnerables y, por el otro, que los sitios dormideros representan un lugar “seguro” en los cuales permanecen durante las horas de la noche sin desplazarse ni moverse. La actividad realizada más frecuentemente cuando los individuos ingresaban a un sitio dormidero fue el descanso, lo que sugiere que dichos sitios son principalmente destinados a descansar y, que adicionalmente se utilizan para el desarrollo de otras actividades como defecar, acicalarse, alimentarse, y jugar. Al amanecer, cuando se retiraban del sitio dormidero la actividad más frecuentemente desarrollada por los individuos estudiados fue la alimentación (33.5 % de los registros, N = 58 de 173). Este hallazgo indicaría que, luego de los periodos de descanso prolongados como el descanso nocturno, los individuos necesitan ingerir alimentos antes de comenzar las actividades diarias para compensar la energía consumida durante la noche.

La proporción de sitios dormideros ubicados en áreas de uso compartido y la frecuencia de uso los mismos registrada para los grupos en estudio no coincide con la estrategia de defensa del área de acción contra grupos de conespecíficos descrita para especies con alto grado de agresividad. Los grupos estudiados presentaron una mayor concentración de sitios dormideros en áreas de uso compartido, los cuales fueron utilizados con mayor frecuencia cuando los grupos vecinos estaban cerca (0-100 m). La presencia del grupo residente en el área de uso compartido permite a dicho grupo la defensa de los recursos (alimentos y hembras) ubicados en su área de acción ante la incursión de grupos vecinos en dicha área. Este hallazgo no coincide con lo propuesto en la hipótesis de defensa del área de acción, la cual establece que los primates que presentan alto grado de agresividad durante los encuentros entre grupos de conespecíficos, protegen sus recursos (hembras y alimentos) mediante su presencia en las áreas de uso exclusivo, impidiendo que los grupos vecinos accedan a los recursos (hipótesis de defensa del área de acción [H.2], Capítulo III).

Los grupos estudiados utilizaron frecuentemente los sitios dormideros como sitios de alimentación. A su vez, cuando los individuos se alimentaron fuera de los sitios dormideros, la distancia entre el sitio dormidero y el sitio en el que se alimentaron por última vez en el día fue más corta que la distancia entre el sitio dormidero y el lugar donde se alimentaron por primera vez en el día. Las cortas distancias entre los sitios dormideros y los sitios de alimentación encontradas en nuestro estudio sugieren que los individuos utilizan los sitios dormideros y los sitios de alimentación de modo tal de obtener el alimento rápidamente luego de despertar. En el 50% de los registros el sitio dormidero coincidió con el sitio de alimentación (utilizado antes o después de los periodos de descanso) y los recursos alimenticios utilizados en la primera y última comida fueron de buena calidad (gran cantidad de energía disponible y macronutrientes). Considerando que los periodos de descanso nocturno son prolongados y, que durante todo ese periodo los individuos no consumen ningún alimento (por el contrario, digieren lo que habían consumido anteriormente), es de esperar que los individuos tengan hambre al despertar y requieran obtener energía para comenzar las actividades diarias. Por otro lado, el hecho de desplazarse cortas distancias entre el último sitio de alimentación y el sitio dormideros en el cual pasaran la noche hace que sea más “seguro” recorrer el camino hacia el sitio dormidero con escasa luz natural, reduciendo las oportunidades de que los individuos se pierdan o se alejen de los otros o corran algún otro riesgo relacionado a los desplazamientos en situaciones de baja visibilidad como caerse de las ramas por las que se mueven. Tanto en la primera como en la última comida del día los individuos consumieron en mayor medida ítems de alta calidad (hojas nuevas y frutos). Esta observación hallazgo sugiere que la obtención de recursos alimenticios de buena calidad está afectando los patrones de uso y selección de los sitios dormideros.

Además, la cercanía entre los sitios dormideros y los sitios de alimentación que observamos en los grupos estudiados facilitaría la defensa de recursos valiosos energéticamente ante la presencia de grupos de conespecíficos en el área. La defensa de los recursos tiene una gran importancia en grupos que habitan sitios altamente fragmentados donde los recursos son limitados y están concentrados, y el traslado a otros sitios es altamente costoso, como en nuestro caso de estudio donde los monos son atacados por perros cuando descienden al suelo para trasladarse de un fragmento a otro (Kowalewski y Zunino 2005, Pozo-Montuy y Serio-Silva 2007). La pérdida de recursos o la disminución del acceso a ellos, puede tener efectos negativos en los grupos que habitan allí, por ejemplo, relacionados a la reducción en la variedad y la calidad de los

ítems alimenticios o a la reducción en la disponibilidad de árboles aptos para descansar durante la noche (Zunino *et al.* 1985, DeLuycker 1995, Horwich 1998, Kowalewski y Zunino 1999, Oklander *et al.* 2010). La obtención de energía es de vital importancia en especies que cubren sus requerimientos energéticos a partir de una dieta folívora-frugívora, como la de los aulladores, ya que no ingieren la energía en una forma rápidamente disponible para su uso (Gaulin y Gaulin 1982, Agostini *et al.* 2010 a, b; Righini 2017). Nuestros resultados sugieren que el patrón de uso de los sitios dormidero exhibido por los grupos estudiados es el resultado del balance entre la necesidad de cubrir los requerimientos nutricionales de los individuos, la vulnerabilidad de desplazarse en las horas de poca o nula luz natural y la defensa de los recursos alimenticios (hipótesis de proximidad al sitio de alimentación [H.8, Capítulo IV] e hipótesis de defensa del área de acción [H.2, Capítulo III]).

Los grupos estudiados presentaron un patrón cambiante en el uso de los sitios dormideros, es decir, los grupos utilizaron en mayor medida un sitio dormidero diferente cada noche evitando repetir el sitio utilizado la noche previa. Posiblemente el patrón observado en los grupos de aulladores negros y dorados estudiados se deba a los efectos de la presión de depredación nocturna ejercida en el pasado, ya que, un patrón cambiante representa una estrategia que disminuye el riesgo de que los individuos sean encontrados y atacados por los depredadores terrestres nocturnos o, podría deberse a que en la actualidad existe algún riesgo de depredación provocada por depredadores más pequeños, dirigida a los individuos inmaduros, que modela los patrones de uso de los SD observados (Barnett *et al.* 2012) (Capítulo IV).

Nuestros datos sugieren que los sitios dormideros han sido seleccionados y utilizados por los grupos estudiados en respuesta a diferentes factores. El patrón de uso y distribución de los sitios dormideros está relacionado tanto a la defensa del área de acción como a la cercanía de los sitios de alimentación y posiblemente a la presión de depredación existente en el pasado.

### 5.3. Principales conclusiones sobre los patrones de agrupamiento nocturno

- ✓ Los individuos forman más de un grupo cohesivo para descansar durante la noche. La edad de los individuos, los comportamientos específicos de cada uno de los individuos, la frecuencia de interacciones sociales afiliativas diurnas, los comportamientos sexuales y el parentesco entre individuos maduros-inmaduros afectaron los patrones de agrupamiento nocturno.
- ✓ No encontramos relación entre el patrón de agrupamiento de los individuos durante la noche y los niveles de estrés individual.
- ✓ La cantidad de individuos en los grupos formados para el descanso nocturno está inversamente relacionada con la temperatura ambiental.
- ✓ La postura “bola” fue la más frecuentemente observada durante los períodos de descanso nocturno en los individuos estudiados (87%, N = 860 de 989 registros).
- ✓ La cantidad de partes del cuerpo que quedan expuesta/cubiertas cuando un individuo descansa está relacionada con la temperatura ambiental de modo que a menor temperatura mayor cantidad de partes cubiertas.

La formación de más de un grupo para el descanso nocturno fue el patrón preponderante presentado por los grupos estudiados. La frecuencia de agrupamiento varía entre las clases de edad de modo que, a medida que aumenta la edad del individuo, también aumenta la probabilidad de que duerma de manera aislada, haciendo que los individuos inmaduros presenten los valores más altos en las frecuencias de descanso agrupado. Este patrón podría relacionarse con el aumento de la independencia que experimentan los individuos a medida que crecen (Ingram 1977, Pavé *et al.* 2015). Respecto a los comportamientos individuales encontramos que, dentro y entre grupos, los individuos de la misma edad y sexo, mostraban diferencias en la frecuencia de descanso aislado y agrupado. Esta diferencia entre los individuos de un mismo grupo social podría deberse, por ejemplo, a que las hembras adultas con crías/infantes eviten descansar agrupadas para reducir las oportunidades de que otros individuos del grupo interactúen con sus crías.

Se ha reportado en aulladores que las hembras con crías rechazan a otros individuos del grupo que intentan acercarse a sus crías, lo que podría deberse a que en general las interacciones que se establecen son agresivas pudiendo herir a los individuos inmaduros

o generando que estos emitan voces que puedan atraer depredadores o generar disturbios en los grupos (Clarke 1990, Clarke *et al.* 1998, Holzmann 2011). El contacto entre individuos inmaduros e individuos y, por lo tanto, la frecuencia del cuidado dirigido hacia el individuo inmaduro por parte de otros individuos del grupo que no son su madre aumenta a medida que la cría/infante se hace más independiente [*Alouatta palliata* (Baldwin y Baldwin 1973, Clarke 1990), *Alouatta caraya* (Calegario-Marques y Bicca-Marques 1993, Pavé *et al.* 2015)]. Por otro lado, encontramos evidencias de que los lazos sociales e interacciones entre los individuos durante el día se reflejan en las asociaciones entre individuos en los grupos formados para el descanso nocturno. La composición de las díadas de interacciones diurnas (acicalamiento, alimentación, reposo diurno, comportamientos sexuales) ha resultado ser consistente con la composición de los grupos constituidos para descansar durante la noche. Aquellos individuos que estuvieron más frecuentemente asociados durante el día fueron los mismos que se agrupaban para descansar durante la noche. Este hallazgo reafirma la función social que se le atribuye a los sitios dormidero: aumentar la cohesión del grupo y facilitar las interacciones sociales (Di Bitetti *et al.*, 2000) (Capítulo III).

A su vez, encontramos que las relaciones genéticas afectan el agrupamiento de los individuos maduros e inmaduros, mientras que, cuando evaluamos el agrupamiento considerando únicamente a los individuos maduros, el componente genético no demostró tener efecto en la composición de los grupos formados para el descanso nocturno. Nuestro estudio demostró que los individuos maduros e inmaduros emparentados genéticamente en primer grado (padre/madre e hijo) se agruparon durante la noche para descansar. El efecto del parentesco y de las relaciones genéticas entre los individuos que conforman los grupos formados para el descanso nocturno es analizado en la hipótesis de las relaciones de parentesco [H.4] desarrollada en el Capítulo III.

El patrón de agrupamiento nocturno (la ubicación de los individuos en los grupos formados para el descanso nocturno, el descanso aislado o agrupado, y la distancia entre subgrupos) no tuvo relación con el estrés experimentado por los individuos estudiados. El valor utilizado como medida del estrés individual corresponde al valor promedio obtenido a partir de las concentraciones de metabolitos de cortisol de dos muestras por individuo por mes. La falta de relación entre los niveles de cortisol y el agrupamiento nocturno, sugiere que los factores que tradicionalmente se consideraron agentes de aumento de estrés (presión de depredación, exposición a condiciones climáticas adversas y estrés social), no afectan de manera significativa a esta población de monos aulladores.

Nuestros resultados indican que la cantidad de individuos en los grupos formados para el descanso nocturno estaba inversamente relacionada con la temperatura ambiental, de modo tal que cuando la temperatura ambiental fue baja la cantidad de individuos agrupados fue mayor que cuando la temperatura ambiental era alta. El agrupamiento nocturno representa una estrategia utilizada por los individuos estudiados para facilitar la termorregulación conductual, reduciendo posiblemente el estrés térmico provocado por las bajas temperaturas. La formación de grupos para el descanso nocturno disminuye la pérdida de calor corporal de los individuos agrupados ya que aquellos individuos que descansan formando un mismo grupo se cubren el cuerpo unos con otros. La relación entre el agrupamiento nocturno y las condiciones meteorológicas es estudiada en la hipótesis climática y de termorregulación [H.9] en el Capítulo IV.

La postura “bola” (caracterizada por una reducida cantidad de partes expuestas a la intemperie) adoptada para descansar durante la noche fue la más frecuentemente observada en los grupos estudiados. Encontramos que la cantidad de partes del cuerpo que quedaron expuesta/cubiertas durante el descanso nocturno estaban relacionadas inversamente con la temperatura ambiental (a menor temperatura ambiental fue mayor la cantidad de partes del cuerpo que permanecían cubiertas). Como mencionamos anteriormente, el agrupamiento de varios individuos también aumenta la relajación corporal durante el sueño, disminuyendo la energía posiblemente consumida en mantener una postura estable en períodos de relajación muscular, como son los períodos de descanso nocturno. Adicionalmente, encontramos que las partes del cuerpo que poseen menor cantidad de pelaje permanecían cubiertas cuando la temperatura ambiental fue baja, evitando así la pérdida de energía a través de la superficie del cuerpo. La postura corporal adoptada durante la noche por los individuos estudiados y, por ende, la exposición de las diferentes partes del cuerpo representaría una estrategia que facilitaría la conservación del calor corporal. La relación entre las posturas adoptadas durante el descanso nocturno y las condiciones climáticas es analizada en el marco de la hipótesis climática y de termorregulación [H.9] desarrollada en el Capítulo IV.

Los grupos de monos aulladores estudiados exhibieron comportamientos relacionados al descanso nocturno que favorecen la conservación de energía corporal y el estado de salud de los individuos. Observamos que los patrones de defecación relacionados a los árboles dormideros, las posiciones de descanso adoptadas, las estructuras utilizadas, la relación (distancia) de los sitios dormideros con los sitios de

alimentación, la selección del alimento por la mañana y por la tarde, las estrategias conductuales de termorregulación y de protección ante condiciones climáticas adversas, disminuyen la pérdida de energía. La conservación de energía corporal es una necesidad propia de cada individuo (Key y Ross 1999) que, en algunos casos, es cubierta por la acción conjunta de dos o más individuos (como el agrupamiento nocturno), representando un ejemplo más de la ventaja de la vida en grupo (van Schaik y van Hooff 1983, Kappeler y van Schaik 2002).

Hemos logrado caracterizar los árboles y sitios dormideros y describir los patrones comportamentales relacionados a los periodos de descanso nocturno desarrollados por los aulladores negros y dorados. También hemos identificado la importancia de los árboles y sitios dormideros, ya que facilitan y promueven las interacciones sociales entre los individuos de un mismo grupo social, la defensa de recursos ubicados en las áreas de acción de cada grupo, la reducción del riesgo de depredación nocturno, la disminución de las probabilidades de contagio con parásitos intestinales, la obtención de recursos alimenticios, el confort durante las horas de descanso nocturno y la protección ante condiciones climáticas adversas. Por lo anteriormente mencionado, resaltamos la importancia de los árboles y sitios dormideros y su consideración en planes de conservación para la especie e identificación de sitios de liberación o reintroducción de estos primates. Además, toda la información obtenida en el presente trabajo podría ser de utilidad para mejorar las condiciones de vida de los individuos en cautiverio y para generar e implementar planes de manejo de áreas en las que habitan individuos de la especie *A. caraya* en estado silvestre.

Considerando todo lo expuesto en esta tesis podemos decir que los comportamientos relacionados al descanso nocturno responden a más de un factor y a la interacción entre ellos, y representan un importante componente de la vida de los aulladores que debería ser incluido en los estudios de comportamiento, biología y ecología de las especies de primates.

#### 5.4. Comparaciones de nuestros resultados con estudios en primates Platirrinos

Al comparar los resultados obtenidos en este trabajo con los patrones reportados en otras especies de primates encontramos que algunas de las estrategias comportamentales desarrolladas en nuestros grupos de estudio coinciden con las de otras especies. Comparando los patrones descritos por Kowalewski y Zunino (2005) (a partir de un estudio *A. caraya* desarrollado en el mismo sitio de estudio que el presente trabajo) y los resultados obtenidos en esta tesis, encontramos que las estrategias relacionadas reducir el riesgo de depredación, aumentar la eficiencia en la obtención de recursos alimenticios, facilitar las interacciones sociales y, reducir la exposición a condiciones climáticas adversas, coinciden. Por otro lado, los autores no encuentran sustento para afirmar que los aulladores presentan estrategias comportamentales relacionadas al descanso nocturno que reduzcan el contagio de parásitos intestinales mientras que en nuestro trabajo hemos encontrado evidencias de que estas estrategias si son desarrolladas por los aulladores.

Estableciendo comparaciones con otras especies de Platirrinos, encontramos que el patrón de uso cambiante de los sitios dormideros descrito para los grupos estudiados también se ha reportado para *Cacajao melanocephalus ouakary* (Barnet *et al.* 2012), *Callicebus nigrifrons* (Caselli *et al.* 2017), *Callithrix jacchus* (Mendes Pontes y Soares 2005), *Saginus midas midas* (Day y Elwood 1999) y, *Saginus mistax* (Heymann 1995, Smith *et al.* 2007). A diferencia de los reportado en este trabajo, en otras especies de Platirrinos se encontró que el patrón de uso de los sitios dormideros está basado en el uso repetido del mismo sitio en noches consecutivas *Cebus apella nigrinus* (Di Bitetti *et al.* 2000) y *Saginus fuscicollis* (Heymann 1995, Smith *et al.* 2007). Ambos patrones, tanto el patrón cambiante como el patrón de uso repetido de los sitios dormideros son interpretados como una estrategia que reduce el riesgo de depredación. La selección de estructuras de los árboles dormideros que permiten el agrupamiento de varios individuos durante la noche que fue descrita en este trabajo para los aulladores negros y dorados también ha sido reportada para *Cebus apella* (Zhang 1995) y *Sapajus cay* (Smith *et al.* 2017). Además, hemos encontrado sustento para la función social que cumplen los árboles dormideros representando sitios de reunión que facilitan las interacciones entre individuos. La función social de los árboles dormideros también es reportada por Di Bitetti *et al.* (2000) para *Cebus apella nigrinus* y por Smith *et al.* (2017) para *Sapajus cay*.

La selección de sitios dormideros que facilita la obtención de recursos alimenticios encontrados en los grupos de aulladores estudiados en este trabajo coinciden con los reportados para *Cacajao melanocephalus ouakary* (Barnet *et al.* 2012), *Callicebus nigrifrons* (Caselli *et al.* 2017), *Callithrix jacchus* (Mendes Pontes y Soares 2005), *Saginus midas midas* (Day y Elwood 1999), *Saginus mistax* y *Saginus fuscicollis* (Heymann 1995, Smith *et al.* 2007) y *Sapajus cay* (Smith *et al.* 2017). La selección de árboles dormideros con estructuras que permitan la relajación corporal durante el descanso nocturno que se encontró en este trabajo, ha sido reportada para *Cebus apella nigritus* (Di Bitetti *et al.* 2000) y para *Sapajus cay* (Smith *et al.* 2017). La selección de árboles para el descanso nocturno caracterizados por ser de mayor tamaño (copas más grandes, mayor altura y mayor diámetro del tronco) que los arboles disponibles en el sitio, es uno de los patrones encontrados en los aulladores negros y dorados estudiados aquí y en otras especies de Platyrrinos como por ejemplo en *Aotus azarae azarae* (Savagian y Duque 2016), *Cacajao melanocephalus ouakary* (Barnet *et al.* 2012), *Callicebus nigrifrons* (Caselli *et al.* 2017), *Cebus apella nigritus* (Di Bitetti *et al.* 2000) y *Sapajus cay* (Smith *et al.* 2017). En nuestro estudio encontramos que los grupos de aulladores utilizan con mayor frecuencia los sitios dormideros ubicados en el área de superposición, los cuales también se encuentran en mayor proporción que en las áreas de uso exclusivo. Este patrón no ha sido reportado por otra especie de primate platirrino. Las estrategias comportamentales encontradas en este estudio para disminuir la exposición a condiciones climáticas, como por ejemplo, descansar agrupados por las noches, seleccionar árboles dormideros con mayor cobertura de la copa, y utilizar la parte media de la copa, también han sido descrito para *Alouatta seniculus* (Gaulin y Gaulin 1982), *Aotus azarae azarae* (Savagian y Fernandez-Duque 2016), *Saguinus labiatus* (Caine *et al.* 1992), *Saguinus oedipus* (Dawson 1979) y *Sapajus cay* (Smith *et al.* 2017). La composición de las díadas para el descanso nocturno se vio afectada por la edad de los individuos y el grado de parentesco entre ellos. Las díadas madre-cría fueron las más consistentes en nuestros grupos de estudio. Este mismo patrón fue reportado en otras primates Platyrrinos como *Cebus apella nigritus* (Di Bitetti *et al.* 2000) y *Cacajao melanocephalus ouakary* (Barnett *et al.* 2012).

## **5.5. Futuras líneas de investigación**

En esta tesis hemos logrado identificar aquellos factores que están modelando los patrones de uso y selección de árboles dormideros, sitios dormideros y los patrones de agrupamiento nocturno en monos aulladores que habitan en ambientes fragmentados. Además, hemos logrado establecer relaciones entre dichos factores evidenciando que el estudio de los aspectos relacionados al descanso nocturno va más allá de identificar las causas que afectan los patrones observados. A partir de esta tesis surgen nuevos interrogantes que podrían ser considerados para futuras líneas de investigación. Uno de estos interrogantes es cómo varían los aspectos relacionados al descanso nocturno en poblaciones de monos aulladores que habitan en ambientes continuos y sin alteración antrópica, o que habitan en fragmentos sin grupos vecinos. Sería interesante explorar si las diferencias relacionadas a la disponibilidad de árboles entre un sitio alterado y un sitio conservado afecta el patrón de selección y uso de los árboles dormideros. A su vez, establecer comparaciones con sitios en los que los recursos alimenticios no hayan sido afectados negativamente por las actividades antrópicas (como la tala), podría aportar información a la obtenida en esta tesis sobre efecto de los patrones alimenticios y la defensa de recursos relacionados al uso de los sitios dormideros. Además de considerar los recursos alimenticios en las estrategias de defensa del área de acción, sería interesante investigar el efecto de la presencia de hembras fértiles en dichas estrategias. Otro interrogante que surge es cómo la presión de depredación afecta el uso y selección de árboles y sitios dormideros en aulladores negros y dorados.

El riesgo de depredación ha sido considerado la principal causa que modela los aspectos relacionados al descanso nocturno en primates diurnos (Reichard 1998, Liu y Zhao 2004, Fan y Jiang 2008). Estudiar los patrones de uso y selección de los árboles y sitios dormideros en ambientes donde esté confirmada la presencia de depredadores naturales nocturnos de los monos aulladores permitiría identificar las estrategias desarrolladas por los individuos para disminuir dicho riesgo. Esto facilitaría establecer comparaciones con los resultados obtenidos en esta tesis dilucidando si los patrones observados en nuestros grupos de estudio son estrategias desarrolladas ante presiones de depredación pasadas pero que han sido mantenidas en el tiempo más allá de la ausencia de los depredadores. Junto a otros colegas estamos elaborando un trabajo que considera los aspectos relacionados al descanso nocturno en dos poblaciones de aulladores viviendo en ambientes con diferente riesgo de depredación.

En conclusión, estimamos que, realizar estudios sobre distintos aspectos comportamentales (incluidos los aspectos relacionados al descanso nocturno) en poblaciones de primates que habitan sitios con diferente grado de conservación permitirán conocer el impacto de la alteración de los ambientes sobre los individuos y sobre sus patrones de comportamiento, facilitando la creación e implementación de planes de manejo para ambientes conservados y planes de restauración para ambientes alterados.

# ANEXO

---

## **Anexo 1: Resultados del estudio de vegetación**

En el Capítulo II sección 2.7 se describe la metodología utilizada en el estudio de vegetación. Los resultados del estudio de vegetación fueron utilizados para explorar varias las hipótesis de depredación (H.5) y la hipótesis climática y de termorregulación (H. 9).

En el estudio de vegetación fueron censados 156 cuadrados de 20 x 20 m, lo que da un superficie de 6.24 ha estudiadas de la que obtuvimos datos para 13803 individuos de los cuales 11996 poseen crecimiento arbóreo. Los individuos censados pertenecen a 52 especies de 27 Familias identificadas (Tabla1). De los individuos que presentan crecimiento arbóreo seleccionamos aquellos que poseían un DAP  $\geq 16$  cm y/o una altura total  $\geq 2$  m (definimos estos valores como los valores mínimos que deben presentar los árboles que podrían ser utilizados como AD, ya que estas características le permiten al árbol soportar el peso de un individuo sin vencerse) obteniendo así un total de 1588 árboles disponibles para ser utilizados potencialmente como AD. En la siguiente tabla (Tabla 1) se detallan los resultados obtenidos de estudio de vegetación indicando la cantidad de individuos de cada especie y el porcentaje que representa dicha cantidad sobre el total de individuos censados (abundancia).

**Tabla 1.** Especies y Familias censadas en el estudio de vegetación.

Nombre vulgar	Especie	Familia	N° indiv	%
ARBOREO/ARBUSTIVO				
Ñangá Piri	<i>Eugenia uniflora</i>	Myrtaceae	4844	35,09
Lecherón	<i>Sebastiania brasiliensis</i>	Euphorbiaceae	816	5,91
Tala	<i>Celtis iguanaea</i>	Celtidaceae	758	5,49
Espina Corona	<i>Gleditsia amorphoides</i>	Fabaceae	670	4,85
Palito Negro	<i>Casearia sylvestris</i>	Salicaceae	663	4,80
Picazú	<i>Chrysophyllum marginatum</i>	Sapotaceae	495	3,59
Azucena	<i>Brunfelsia australis</i>	Solanaceae	452	3,27
Ubirajú	<i>Achatocarpus praecox</i>	Achatocarpaceae	431	3,12
Coronillo	<i>Scutia buxifolia</i>	Rhamanaceae	392	2,84
Guabiyú	<i>Myrcianthes pungens</i>	Myrtaceae	343	2,48
Cocú	<i>Allophylus edulis</i>	Sapindaceae	303	2,20
Ubirá Pitá	<i>Ruprechtia laxiflora</i>	Polygonaceae	263	1,91
Horquetero	<i>Tabernaemontana catharinensis</i>	Apocynaceae	262	1,90
Laurel	<i>Nectandra falcifolia</i>	Lauraceae	223	1,62
Timbó	<i>Enterolobium contortosiliquum</i>	Fabaceae	171	1,24
Canelón	<i>Rapanea lorentziana</i>	Myrsinaceae	99	0,72
Ficus	<i>Ficus luschnathiana</i>	Moraceae	93	0,67
Mora	<i>Maclura tinctoria</i>	Moraceae	86	0,62
Guayaba	<i>Psidium guajava</i>	Myrtaceae	71	0,51
Ubajay	<i>Hexachlamys edulis</i>	Myrtaceae	56	0,41
Arachichú	<i>Rollinia emarginata</i>	Annonaceae	54	0,39
Desconocido	<i>desconocido</i>	Desconocido	51	0,37
Iatitay	<i>Sorocea bonplandii</i>	Moraceae	43	0,31
Tembetaré	<i>Zanthoxylum fagara</i>	Rutaceae	40	0,29
Ombú	<i>Phytolacca dioica</i>	Phytolacaceae	32	0,23
Tres puntas	<i>Randia armata</i>	Rubiaceae	31	0,22
Coquito	<i>Acrocomia aculeata</i>	Arecaceae	23	0,17
Timbó Blanco	<i>Albizia inundata</i>	Fabaceae	23	0,17
Aliso	<i>Tessaria integrifolia</i>	Asteraceae	21	0,15
Tatané	<i>Pithecellobium scalare</i>	Fabaceae	21	0,15
Curupí	<i>Sapium haemospermum</i>	Euphorbiaceae	19	0,14
Ceibo	<i>Erythrina crista-galli</i>	Fabaceae	14	0,10
Guayaibí	<i>Patagonula americana</i>	Boraginaceae	13	0,09
Coca de monte	<i>Schaefferia argentinensis</i>	Celastraceae	13	0,09
Chaqueña	<i>Broussonetia papyrifera</i>	Moraceae	13	0,09
Casuarina	<i>Pisonia zapallo</i>	Nyctaginaceae	12	0,09
Naranjo	<i>Citrus aurantium</i>	Rutaceae	12	0,09

<b>Tabla 1.</b> Especies y Familias censadas en el estudio de vegetación (cont.).				
<b>Nombre vulgar</b>	<b>Especie</b>	<b>Familia</b>	<b>N° indiv</b>	<b>%</b>
Lapacho	<i>Tabebuia heptaphylla/ipe</i>	Bignoniaceae	11	0,08
Mandarina	<i>Citrus reticulata</i>	Rutaceae	10	0,07
Paraíso	<i>Melia azedarach</i>	Meliaceae	7	0,05
Guaraniná	<i>Sideroxylon obtusifolium</i>	Sapotaceae	7	0,05
Yuguá	<i>Vassobia breviflora</i>	Solanaceae	7	0,05
Sauce	<i>Salix humboldtiana</i>	Salicaceae	6	0,04
Ingá	<i>Inga sp.</i>	Fabaceae	5	0,04
Algarrobo	<i>Prosopis nigra</i>	Fabaceae	3	0,02
Ibirá Pitá	<i>Peltophorum dubium</i>	Fabaceae	3	0,02
Guapurú	<i>Guapurium peruvianum</i>	Myrtaceae	3	0,02
Yatay	<i>Butia yatay</i>	Arecaceae	2	0,01
Yuquerí	<i>Acacia aroma</i>	Fabaceae	2	0,01
Quebracho	<i>Schinopsis balansae</i>	Anacardiaceae	1	0,01
Cedro	<i>Lonchocarpus campestris</i>	Fabaceae	1	0,01
Pomelo	<i>Citrus paradisi</i>	Rutaceae	1	0,01
Banara	Banara Arguta	Salicaceae	1	0,01
<b>OTROS</b>				
Isipó*	<i>Forsteronia glabrescens</i>	Apocynaceae	824	5,97
	<i>Dolichandra unguis-cati</i>			
Uña de gato*	( <i>Macfadyena unguis-cati</i> )	Bignoniaceae	287	2,08
Ojo de muñeca*	<i>Paullinia elegans</i>	Sapindaceae	181	1,31
Tacuaras	<i>Guadua angustifolia</i>	Poaceae	515	3,73

Número de individuos censados de cada especie (N° indiv) y el porcentaje de abundancia de esa especie sobre el total de individuos censados (%). Especies de enredaderas leñosas (\*).Desconocido: especies no identificadas.

## **Anexo 2: Resultados de los análisis parasitológicos**

En el Capítulo II sección 2.9.1 se describe la metodología utilizada en la recolección de las muestras de heces y en el análisis parasitológico de las mismas. Obtuvimos un total de 451 muestras de las cuales 116 contenían parásitos (GT: 30, GS: 43, GCN: 18, GA: 25). Considerando solo las muestras que contenían parásitos calculamos cantidad de especies de parásitos encontradas en cada grupo de estudio (*riqueza por grupo*) y el porcentaje de individuos de un grupo que está infectado (*prevalencia por grupo*). Los resultados de los análisis parasitológicos fueron utilizados para testear las predicciones relacionadas a la hipótesis de parasitismo (H.6). En la Tabla 2 se detalla, para cada individuo estudiado, el número de especies de parásitos (*riqueza por individuo*) y la cantidad de individuos encontrada de cada especie de parásito.

**Tabla 2. Resultados de los análisis parasitológicos.**

<b>Grupo</b>	Individuo	# especies	<i>Ancylostoma</i>	<i>Bertiella</i>	<i>Coccidios</i>	<i>Enterobium</i> <i>/Trypanoxiuris</i>	<i>Fasciola</i>	<i>Hymenolepis</i>	<i>Monienza</i>	<i>Strongyloides</i>	<i>Trychonstrongylus</i>
<b>GA</b>	Juv	1			21						
	Ita	4	1	2	13		1				
	Sandro	1			13						
	Fea	1			9						
	Lasin	3	1	14	3						
	Orejas	3		9	4		1				
<b>GCN</b>	Coco	2			9					1	
	Pacho	3		2	8						1
	Evo	4			11				1	1	1
	Berta	3		2	9			1			
	Antú	1		2							
	Irupe	2			1		3				
<b>GS</b>	Charrita	2		9		1					
	Parra	4		36	20		1			1	
	Enzo	2		88	27						
	Violeta	2		23	17						
	Inés	2		26	5						
	Nahuel	4		3	1	1	1				
	Lisa	4		1	1					1	2
	Fiona	2			5						1
<b>GT</b>	Alma	3	1	23	28						
	Gabo	2		47	18						
	Clara	2		19	11						
	Tita	1		16							
	Lory	3		41	5						1

## **Anexo 3: Resultados de los análisis genéticos**

En el Capítulo II sección 2.9.2 se describe la metodología utilizada para la recolección de las muestras de heces y para el análisis de las mismas. Los resultados obtenidos fueron utilizados para analizar el efecto de las relaciones genéticas entre los individuos sobre la composición de los grupos formados para el descanso nocturno (Capítulo III sección 3.5.2).

### **Anexo 3.1: Resultados de los análisis de paternidad**

Se analizaron 29 muestras en total obteniendo resultados para 27 (grupo *Tacuara*l N= 6, grupo *Sena* N= 8, grupo *Caravana Naranja* N= 5, grupo *Alicia* N= 8). Las muestras correspondientes a *Tita* y al infante de *Tita* (nacido durante el período de estudio) arrojaron error en el análisis, por lo que no han sido consideradas en los resultados. No se pudieron obtener las muestras de un macho adulto (*Evo*) y una hembra juvenil (*Irupé*) del grupo *Caravana Naranja* y de 3 juveniles y un macho adulto (*Guanche*) del grupo *Alicia* ya que desaparecieron antes del período de recolección de las muestras.

Los análisis de paternidad fueron realizados para tres infantes del grupo *Alicia*, un infante y un juvenil macho del grupo *Caravana Naranja*, dos infantes del grupo *Tacuara*l y dos hembras juveniles, una hembra juvenil/sub-adulta y un macho juvenil/sub-adulto del grupo *Sena*.

Para los grupos *Tacuara*l, *Caravana Naranja* y *Alicia* la maternidad de los infantes nacidos durante el período de estudio fue conocida mediante la observación directa de los comportamientos característicos de la relación madre-cría y confirmada con los resultados de los análisis genéticos. Para el grupo *Sena* la maternidad de los juveniles fue conocida previamente gracias a estudio realizados anteriormente con el grupo y confirmada a través de los resultados de los análisis genéticos. Para el grupo *Caravana Naranja* la maternidad del juvenil macho (*Coco*) fue conocida a partir de los resultados de los análisis genéticos ya que este grupo no había sido estudiado previamente.

Para determinar la paternidad de todos los individuos inmaduros presentes en los grupos de estudio se utilizaron los resultados de los análisis genéticos. El padre de los

infantes del grupo *Alicia* resulto ser *Sandro*, el único macho adulto presente en el grupo desde septiembre del 2012. El infante de *Antú* (hembra adulta del grupo *Caravana Naranja*) resulto ser hijo de *Pacho* (macho adulto del grupo *Caravana Naranja*). Los resultados de paternidad para *Coco* (macho juvenil del grupo *Caravana Naranja*) no indicaron que este sea hijo de *Pacho*, lo que deja abierta la posibilidad de que sea hijo de *Evo*, individuo que desapareció antes de la recolección de las muestra pero que estaba presente en el grupo para la fecha de concepción de *Coco*. El infante de *Alma* (hembra adulta del grupo *Tacuara*) resulto ser hijo de *Gabo* (único macho adulto del grupo *Tacuara*), mientras que el infante de *Clara* resulto ser hijo de *Pacho* (macho adulto del grupo *Caravana Naranja*) lo que indica que existió una cópula extra-grupo. Tres de las cuatro paternidades analizadas del grupo *Sena* corresponden al macho adulto central (*Enzo*), mientras que una corresponde al macho no-central (*Parra*), ambos machos adultos del mismo grupo. Los resultados de los análisis de maternidad y paternidad se detallan en la Tabla 3.A.

**Tabla 3.A.** Resultados de análisis de paternidad y maternidad.

Grupo	Individuo	Sexo/Edad	Madre	Padre	D118a	D118b	D8a	D8b	D17a	D17b	D157a	D157b	T1a	T1a	D5a	D5b	Ac45a	Ac45b	Ac14a	Ac14b
GA	Lasin	H/Ad	X	X	150	150	158	158	179	191			323	323	157	161	259	263	234	234
	Orejas	H/Ad	X	X	150	158	158	162	179	191	266	266	311	326,8	157	157	259	263	234	234
	Fea	H/Ad	X	X	150	162	158	158	179	191	266	270	311	323	157	157	263	263	234	234
	Ita	H/Ad	X	X	150	150	158	166	179	191	266	266	311	311	161	163	263	263	234	234
	Sandro	M/Ad	X	X	152	162	158	158	191	191	249	270	311	323	157	161	263	271	236	236
	Inf A	H/inf	Orejas	Sandro	150	162	158	162	191	191	249	266	323	327	157	161	259	271	234	236
	Inf B	H/inf	Ita	Sandro	150	162	158	158	191	191	266	270	311	311	161	163	263	271	234	236
	Inf	M/inf	Fea	Sandro	150	162	158	158	179	191	266	266	311	323	159	163	263	263	234	236
GCN	Pacho	M/Ad	X	X	150	150	158	162	179	191	262	270	311	323	161	165	259	263	234	234
	Antú	H/Ad	X	X	150	152	158	162	191	191	266	276	323	323	159	159	259	263	234	234
	Berta	H/Ad	X	X	150	152	158	158	181	191	266	270	311	323	155	159	263	279	234	234
	Coco	M/Juv	Berta	X	150	152	158	158	179	191	266	266	311	323	159	159	259	263	234	236
	Inf Antú	M/Inf	Antu	Pacho	150	150	162	162	191	191	262	266	311	323	159	161	259	259	234	234
GT	Lory	H/Ad	X	X	150	178	158	158	179	181	249	266	311	323	159	163	263	279	234	234
	Alma	H/Ad	X	X	150	178	158	158	181	181	249	266	323	323	159	159	263	279	234	234
	Clara	H/Ad	X	X	150	150	158	158	181	191	262	266	323	323	159	161	263	279	234	234
	Gabo	M/Ad	X	X	152	152	158	158	181	191	249	249	311	311	159	159	259	263	234	234
	Inf Alma	M/inf	Alma	Gabo	150	152	158	158	181	181	249	249	311	323	159	159	259	279	234	234
	Inf Clara	H/inf	Clara	<b>Pacho</b>	150	150	158	162	181	191	262	266	311	323	161	161	259	279	234	234
GS	Inés	H/Ad	X	X	169	178	158	162	181	191	266	266	323	323	157	161	267	267	234	234
	Viol (H21)	H/Ad	X	X	150	184	158	158	179	191	249	249	323	323	159	161	263	271	234	236
	Parra	M/Ad	X	X	150	184	158	158	179	191	249	249	323	323	159	161	263	271	234	236
	Enzo(M14)	M/Ad	X	X	150	184	158	162	179	191	249	270	323	323	153	159	263	275	234	234
	Nahuel	M/SAd	Inés	Enzo	150	169	158	158	181	185	266	270	323	323	159	161	267	275	234	234
	Charrita	H/Juv	Violeta	Enzo	150	184	158	162	191	191	249	249	323	323	159	161	263	263	234	236
	Fiona	H/Juv	Inés	Parra	152	178	158	158	179	191	249	266	323	323	157	159	263	267	234	236
	Lisa	H/SAd	Violeta	Enzo	150	150	158	158	179	191	249	270	323	323	159	159	263	263	234	234

Se indica el individuo, la madre, el padre y los microsatélites utilizados para la estimación. INF: infante. Ad: adulto. Juv: juvenil. SAd: sub-adulto. H: hembra. M: macho. En negrita se indica la paternidad de un macho extra-grupo. GA: grupo Alicia, GCN: grupo Caravana Naranja, GT: grupo Tacuaral, GS: grupo Sena.

### **Anexo 3.2: Resultados de los análisis de parentesco**

Obtuvimos un total de 21 muestras correspondientes a todos los individuos adultos, sub-adultos y juveniles de los cuatro grupos en estudio. A partir de los resultados del análisis de cada muestra se establecieron las relaciones genéticas entre todos los individuos pertenecientes a un mismo grupo social o de diferentes grupos sociales. El grado de parentesco es clasificado según el valor de QyG (r) en:

1° grado (QyG  $r \geq 0.375$ ): pariente cercano que incluye a los padres, hermanos completos o hijos del individuo;

2° grado (QyG  $r = 0.125-0.375$ ): un pariente que incluye a los abuelos, nietos, tías, tíos, tíos, sobrinos, sobrinos o hermanastros del individuo;

3° grado (QyG  $r \leq 0.125$ ): individuos no relacionados genéticamente.

En total hemos obtenido 190 datos para las relaciones genéticas entre díadas de individuos. Los análisis de parentesco entre individuos de diferentes grupos sociales indicaron que existen ocho díadas compuestas por individuos relacionados en primer grado y 31 díadas compuestas por individuos relacionados en segundo grado (Tabla 3.B). En el Capítulo III se utilizaron los resultados obtenidos de los análisis de parentesco entre individuos de un mismo grupo social para explorar como el parentesco.

**Tabla 3.B.** Resultados de los análisis de parentesco.

Individuo 1	Grupo Individuo 1	Individuo 2	Grupo Individuo 2	RI	LRM	QGM
ALMA	GT	LISA	GS	0,04	0,07	0,39
ALMA	GT	VIOLETA(H21)	GS	-0,03	-0,04	0,19
ALMA	GT	PARRA	GS	-0,03	-0,04	0,19
ALMA	GT	NAHUEL	GS	0,02	0,02	0,33
ALMA	GT	CLARA	GT	0,13	0,22	0,53
ALMA	GT	GABO	GT	0,05	0,05	0,12
ALMA	GT	INÉS	GS	0,08	0,08	0,02
ALMA	GT	ENZO(M14)	GS	-0,06	-0,05	0,00
ALMA	GT	CHARRITA	GS	-0,04	-0,05	0,06
ANTÚ	GCN	CLARA	GT	-0,02	-0,02	0,19
ANTÚ	GCN	ENZO(M14)	GS	-0,02	-0,01	0,15
ANTÚ	GCN	CHARRITA	GS	0,01	0,01	0,31
ANTÚ	GCN	LISA	GS	0,02	0,03	0,34
ANTÚ	GCN	BERTA	GCN	0,00	0,00	0,08
ANTÚ	GCN	COCO	GCN	0,08	0,13	0,47
ANTÚ	GCN	LORY	GT	-0,09	-0,10	-0,39
ANTÚ	GCN	ALMA	GT	-0,02	-0,03	0,10
ANTÚ	GCN	GABO	GT	0,08	0,07	0,04
ANTÚ	GCN	INÉS	GS	-0,05	-0,03	-0,09
ANTÚ	GCN	VIOLETA(H21)	GS	-0,07	-0,09	-0,03
ANTÚ	GCN	PARRA	GS	-0,07	-0,09	-0,03
ANTÚ	GCN	NAHUEL	GS	-0,08	-0,05	-0,14
BERTA	GCN	ALMA	GT	0,09	0,10	0,38
BERTA	GCN	LORY	GT	0,04	0,05	0,19
BERTA	GCN	CLARA	GT	0,06	0,08	0,36
BERTA	GCN	GABO	GT	0,10	0,09	0,27
BERTA	GCN	LISA	GS	0,02	0,02	0,28
BERTA	GCN	COCO	GCN	0,02	0,03	0,37
BERTA	GCN	INÉS	GS	-0,09	-0,06	-0,39
BERTA	GCN	VIOLETA(H21)	GS	-0,12	-0,13	-0,29
BERTA	GCN	PARRA	GS	-0,12	-0,13	-0,29
BERTA	GCN	ENZO(M14)	GS	-0,06	-0,04	-0,34
BERTA	GCN	NAHUEL	GS	-0,01	-0,01	0,03
BERTA	GCN	CHARRITA	GS	-0,10	-0,12	-0,27
CHARRITA	GS	LISA	GS	0,05	0,09	0,48
CLARA	GT	LISA	GS	0,02	0,04	0,43
CLARA	GT	VIOLETA(H21)	GS	-0,04	-0,07	0,17
CLARA	GT	PARRA	GS	-0,04	-0,07	0,17
CLARA	GT	NAHUEL	GS	0,01	0,01	0,31
CLARA	GT	CHARRITA	GS	-0,03	-0,05	0,14

**Tabla 3.B.** Resultados de los análisis de parentesco (cont.).

Individuo 1	Grupo Individuo 1	Individuo 2	Grupo Individuo 2	RI	LRM	QGM
CLARA	GT	GABO	GT	-0,07	-0,11	-0,37
CLARA	GT	INÉS	GS	-0,03	-0,03	-0,06
CLARA	GT	ENZO(M14)	GS	-0,07	-0,09	-0,09
COCO	GCN	LORY	GT	-0,02	-0,04	0,21
COCO	GCN	ALMA	GT	-0,03	-0,05	0,17
COCO	GCN	CLARA	GT	-0,04	-0,08	0,15
COCO	GCN	GABO	GT	0,12	0,20	0,31
COCO	GCN	LISA	GS	0,01	0,03	0,31
COCO	GCN	INÉS	GS	-0,11	-0,16	-0,27
COCO	GCN	VIOLETA(H21)	GS	-0,02	-0,04	-0,09
COCO	GCN	PARRA	GS	-0,02	-0,04	-0,09
COCO	GCN	ENZO(M14)	GS	-0,08	-0,12	-0,22
COCO	GCN	NAHUEL	GS	-0,09	-0,12	-0,08
COCO	GCN	CHARRITA	GS	-0,05	-0,09	-0,21
ENZO(M14)	GS	NAHUEL	GS	0,17	0,08	-0,03
ENZO(M14)	GS	CHARRITA	GS	0,13	0,14	0,54
ENZO(M14)	GS	LISA	GS	0,08	0,12	0,59
FEA	GA	LISA	GS	0,05	0,09	0,24
FEA	GA	ITA	GA	0,04	0,04	0,27
FEA	GA	SANDRO	GA	0,13	0,15	0,36
FEA	GA	PACHO	GCN	0,00	0,00	0,03
FEA	GA	ANTÚ	GCN	-0,08	-0,09	-0,23
FEA	GA	BERTA	GCN	-0,01	-0,01	0,10
FEA	GA	COCO	GCN	-0,03	-0,05	0,09
FEA	GA	LORY	GT	-0,04	-0,06	-0,04
FEA	GA	ALMA	GT	-0,09	-0,12	-0,22
FEA	GA	CLARA	GT	-0,06	-0,10	-0,06
FEA	GA	GABO	GT	-0,08	-0,10	-0,24
FEA	GA	INÉS	GS	-0,03	-0,02	-0,17
FEA	GA	VIOLETA(H21)	GS	-0,08	-0,12	-0,14
FEA	GA	PARRA	GS	-0,08	-0,12	-0,14
FEA	GA	ENZO(M14)	GS	-0,03	-0,03	-0,13
FEA	GA	NAHUEL	GS	-0,07	-0,07	-0,24
FEA	GA	CHARRITA	GS	-0,09	-0,13	-0,13
GABO	GT	INÉS	GS	-0,15	-0,13	-0,50
GABO	GT	VIOLETA(H21)	GS	-0,03	-0,04	0,01
GABO	GT	PARRA	GS	-0,03	-0,04	0,01
GABO	GT	ENZO(M14)	GS	-0,08	-0,07	-0,31
GABO	GT	NAHUEL	GS	-0,11	-0,08	-0,35
GABO	GT	CHARRITA	GS	-0,02	-0,03	0,01

**Tabla 3.B.** Resultados de los análisis de parentesco (cont.).

Individuo 1	Grupo Individuo 1	Individuo 2	Grupo Individuo 2	RI	LRM	QGM
GABO	GT	LISA	GS	0,00	-0,01	0,02
INÉS	GS	VIOLETA(H21)	GS	-0,13	-0,14	-0,35
INÉS	GS	PARRA	GS	-0,13	-0,14	-0,35
INÉS	GS	ENZO(M14)	GS	-0,11	-0,06	-0,38
INÉS	GS	NAHUEL	GS	0,42	0,21	0,36
INÉS	GS	CHARRITA	GS	-0,08	-0,09	-0,20
INÉS	GS	LISA	GS	-0,14	-0,21	-0,46
ITA	GA	PACHO	GCN	0,01	0,01	0,21
ITA	GA	COCO	GCN	0,02	0,03	0,22
ITA	GA	LORY	GT	0,10	0,11	0,15
ITA	GA	SANDRO	GA	-0,10	-0,08	-0,21
ITA	GA	ANTÚ	GCN	-0,08	-0,06	-0,28
ITA	GA	BERTA	GCN	-0,03	-0,02	-0,02
ITA	GA	ALMA	GT	-0,10	-0,10	-0,35
ITA	GA	CLARA	GT	-0,03	-0,03	-0,03
ITA	GA	GABO	GT	-0,05	-0,04	-0,16
ITA	GA	INÉS	GS	-0,09	-0,06	-0,28
ITA	GA	VIOLETA(H21)	GS	-0,08	-0,09	-0,32
ITA	GA	PARRA	GS	-0,08	-0,09	-0,32
ITA	GA	ENZO(M14)	GS	-0,10	-0,06	-0,46
ITA	GA	NAHUEL	GS	-0,11	-0,06	-0,39
ITA	GA	CHARRITA	GS	-0,08	-0,09	-0,18
ITA	GA	LISA	GS	-0,03	-0,04	-0,06
LASIN	GA	PACHO	GCN	0,06	0,11	0,48
LASIN	GA	CLARA	GT	0,03	0,08	0,50
LASIN	GA	VIOLETA(H21)	GS	0,01	0,02	0,47
LASIN	GA	PARRA	GS	0,01	0,02	0,47
LASIN	GA	LISA	GS	0,05	0,15	0,50
LASIN	GA	CHARRITA	GS	-0,02	-0,04	0,22
LASIN	GA	OREJAS	GA	0,08	0,13	0,05
LASIN	GA	FEA	GA	0,11	0,22	0,41
LASIN	GA	ITA	GA	0,00	0,01	0,03
LASIN	GA	SANDRO	GA	-0,04	-0,08	0,03
LASIN	GA	ANTÚ	GCN	0,00	0,00	0,07
LASIN	GA	BERTA	GCN	-0,07	-0,13	-0,16
LASIN	GA	COCO	GCN	-0,01	-0,02	0,10
LASIN	GA	LORY	GT	-0,05	-0,11	-0,09
LASIN	GA	ALMA	GT	-0,06	-0,12	-0,05
LASIN	GA	GABO	GT	-0,09	-0,18	-0,51
LASIN	GA	INÉS	GS	-0,03	-0,05	-0,14

**Tabla 3.B.** Resultados de los análisis de parentesco (cont.).

Individuo 1	Grupo Individuo 1	Individuo 2	Grupo Individuo 2	RI	LRM	QGM
LASIN	GA	ENZO(M14)	GS	-0,03	-0,04	0,12
LASIN	GA	NAHUEL	GS	-0,05	-0,08	0,08
LORY	GT	LISA	GS	0,01	0,01	0,29
LORY	GT	ALMA	GT	0,24	0,33	0,69
LORY	GT	CLARA	GT	0,05	0,08	0,20
LORY	GT	GABO	GT	0,02	0,02	0,15
LORY	GT	INÉS	GS	0,01	0,01	-0,34
LORY	GT	VIOLETA(H21)	GS	-0,04	-0,06	0,07
LORY	GT	PARRA	GS	-0,04	-0,06	0,07
LORY	GT	ENZO(M14)	GS	-0,07	-0,07	-0,30
LORY	GT	NAHUEL	GS	-0,07	-0,06	-0,11
LORY	GT	CHARRITA	GS	-0,08	-0,13	-0,23
NAHUEL	GS	CHARRITA	GS	-0,11	-0,12	-0,27
NAHUEL	GS	LISA	GS	-0,01	-0,01	0,12
OREJAS	GA	FEA	GA	0,17	0,16	0,41
OREJAS	GA	ITA	GA	0,03	0,02	0,31
OREJAS	GA	SANDRO	GA	-0,07	-0,06	-0,25
OREJAS	GA	PACHO	GCN	-0,01	0,00	-0,10
OREJAS	GA	ANTÚ	GCN	-0,03	-0,02	-0,20
OREJAS	GA	BERTA	GCN	-0,09	-0,06	-0,40
OREJAS	GA	COCO	GCN	0,00	0,00	0,10
OREJAS	GA	LORY	GT	-0,07	-0,07	-0,35
OREJAS	GA	ALMA	GT	-0,14	-0,12	-0,49
OREJAS	GA	CLARA	GT	-0,11	-0,13	-0,43
OREJAS	GA	GABO	GT	-0,08	-0,07	-0,27
OREJAS	GA	INÉS	GS	0,02	0,01	-0,01
OREJAS	GA	VIOLETA(H21)	GS	-0,15	-0,15	-0,60
OREJAS	GA	PARRA	GS	-0,15	-0,15	-0,60
OREJAS	GA	ENZO(M14)	GS	-0,09	-0,05	-0,54
OREJAS	GA	NAHUEL	GS	-0,16	-0,08	-0,56
OREJAS	GA	CHARRITA	GS	-0,11	-0,12	-0,42
OREJAS	GA	LISA	GS	-0,09	-0,13	-0,37
PACHO	GCN	LISA	GS	0,02	0,03	0,19
PACHO	GCN	ANTÚ	GCN	-0,03	-0,02	-0,14
PACHO	GCN	BERTA	GCN	-0,05	-0,04	-0,33
PACHO	GCN	COCO	GCN	-0,05	-0,08	-0,21
PACHO	GCN	LORY	GT	-0,09	-0,09	-0,47
PACHO	GCN	ALMA	GT	-0,14	-0,14	-0,53
PACHO	GCN	CLARA	GT	0,05	0,07	0,08
PACHO	GCN	GABO	GT	-0,08	-0,07	-0,41

**Tabla 3.B.** Resultados de los análisis de parentesco (cont.).

Individuo 1	Grupo Individuo 1	Individuo 2	Grupo Individuo 2	RI	LRM	QGM
PACHO	GCN	INÉS	GS	-0,10	-0,06	-0,49
PACHO	GCN	VIOLETA(H21)	GS	-0,07	-0,08	-0,17
PACHO	GCN	PARRA	GS	-0,07	-0,08	-0,17
PACHO	GCN	ENZO(M14)	GS	0,01	0,00	-0,03
PACHO	GCN	NAHUEL	GS	-0,07	-0,04	-0,32
PACHO	GCN	CHARRITA	GS	-0,04	-0,05	-0,01
PARRA	GS	ENZO(M14)	GS	0,09	0,10	0,43
PARRA	GS	NAHUEL	GS	-0,09	-0,09	-0,04
PARRA	GS	CHARRITA	GS	0,21	0,33	0,65
PARRA	GS	LISA	GS	0,05	0,10	0,56
SANDRO	GA	GABO	GT	0,04	0,04	0,24
SANDRO	GA	VIOLETA(H21)	GS	0,11	0,15	0,19
SANDRO	GA	PARRA	GS	0,11	0,15	0,19
SANDRO	GA	CHARRITA	GS	0,05	0,06	0,18
SANDRO	GA	PACHO	GCN	-0,08	-0,07	-0,21
SANDRO	GA	ANTÚ	GCN	-0,09	-0,08	-0,18
SANDRO	GA	BERTA	GCN	-0,03	-0,03	-0,01
SANDRO	GA	COCO	GCN	0,01	0,02	-0,25
SANDRO	GA	LORY	GT	-0,15	-0,18	-0,48
SANDRO	GA	ALMA	GT	-0,16	-0,19	-0,41
SANDRO	GA	CLARA	GT	-0,12	-0,18	-0,27
SANDRO	GA	INÉS	GS	-0,11	-0,09	-0,24
SANDRO	GA	ENZO(M14)	GS	-0,10	-0,08	-0,23
SANDRO	GA	NAHUEL	GS	-0,12	-0,09	-0,33
SANDRO	GA	LISA	GS	-0,06	-0,09	-0,02
VIOLETA(H21)	GS	PARRA	GS	0,33	0,50	1,00
VIOLETA(H21)	GS	ENZO(M14)	GS	0,09	0,10	0,43
VIOLETA(H21)	GS	NAHUEL	GS	-0,09	-0,09	-0,04
VIOLETA(H21)	GS	CHARRITA	GS	0,21	0,33	0,65
VIOLETA(H21)	GS	LISA	GS	0,05	0,10	0,56

Se indica las diadas de individuos de distinto grupo social que están emparentados en primer grado (color gris) y en segundo grado (color verde). GA: grupo Alicia, GCN: grupo Caravana Naranja, GT: grupo Tacuaral, GS: grupo Sena.

## **Anexo 4: Resultados de los análisis de metabolitos de cortisol**

En el Capítulo II sección 2.9.3 se detalla la metodología utilizada en la recolección y en el análisis de los niveles de cortisol presente en dichas muestras. Los resultados obtenidos fueron utilizados para explorar la hipótesis relacionada al estrés (H.3).

Obtuvimos 497 valores de concentración de metabolitos de cortisol presentes en heces de los individuos adultos, sub-adultos y juveniles de los cuatros grupo de estudio (Tabla 3.9). De las muestras obtenidas de cada individuo calculamos un valor promedio por mes. Dicho valor fue utilizado en el análisis estadístico empleado para testear la predicción P 3.1 de la H.3. El promedio total de los valores de metabolitos de cortisol obtenido es de  $136,59 \pm 77.88$  ng/g heces (rango 23.73- 542.50 ng/g heces). En la Tabla 4 se detalla la cantidad de muestras colectadas por individuo, el valor promedio y el rango (valores máximos y mínimos registrados) de los dosajes de los extractos fecales obtenidos para cada individuo.

<b>Tabla 4.</b> Resultados de los análisis de metabolitos de cortisol.					
<b>Grupo</b>	<b>Individuo</b>	<b>N° de muestras</b>	<b>Promedio (ng/g heces)</b>	<b>SD (±) (ng/g heces)</b>	<b>Rango (max-min)</b>
GT	Alma	27	149.47	62.8	290.93-63.44
	Clara	23	239.16	200.3	542.5-57.45
	Gabo	24	133.16	71.63	275.94-61.62
	Lory	24	199.24	139.45	467.72-67.23
	Tita	22	160.61	95	395.24-111.71
<b>Total</b>		<b>120</b>			
GCN	Antú	24	124.44	76.8	240.47-55.53
	Berta	23	132.3	59.06	199.11-76.67
	Evo	22	111.53	59.4	184.78-48.3
	Pacho	24	113.7	43.71	168.7-56.85
	Irupé	6	153.34	60.5	215.25-102.25
	Coco	23	120.08	60.75	204.6-49.37
<b>Total</b>		<b>122</b>			
GS	Inés	24	109.71	48.4	176.97-46.13
	Violeta	24	182.4	134.03	432.28-79.78
	Enzo	24	108.42	42.3	154.21-64.8
	Parra	24	93.7	45.8	161.15-34.53
	Lisa	20	98.34	36.8	146.72-56.26
	Nahuel	23	86.85	64.25	209.91-43.84
<b>Total</b>		<b>139</b>			
GA	Fea	24	135.31	96.9	322.73-48.76
	Ita	25	127.5	66.25	180.1-23.73
	Lasin	22	162.38	82.41	385.35-38.36
	Orejas	23	163.92	103.88	265.97-59.76
	Sandro	22	120.54	65.4	243.29-42.55
<b>Total</b>		<b>116</b>			

GA: grupo Alicia, GCN: grupo Caravana Naranja, GT: grupo Tacuaral, GS: grupo Sena

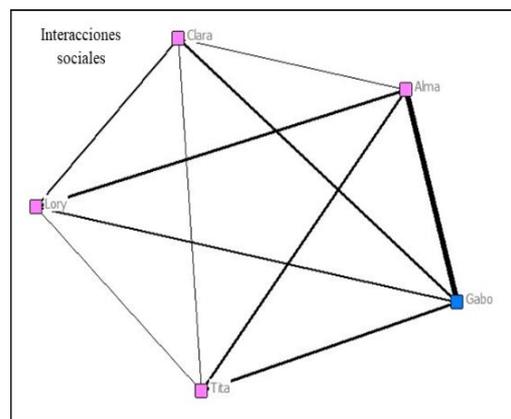
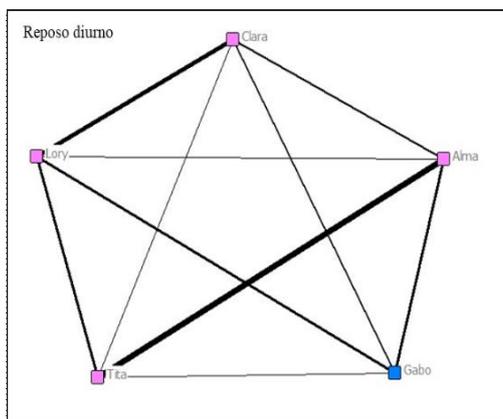
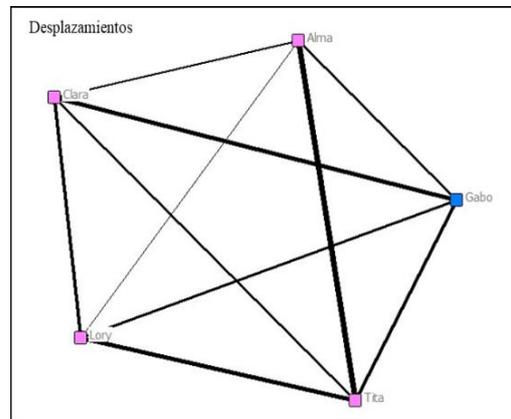
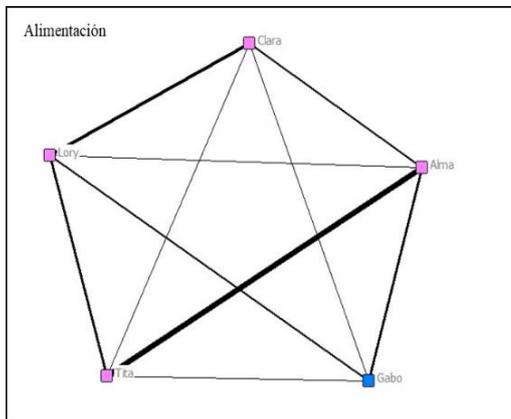
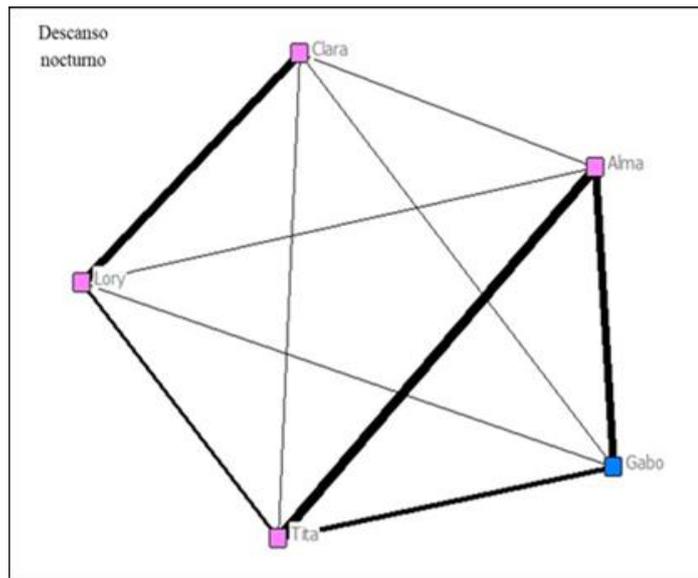
## **Anexo 5: Resultados de los análisis de redes sociales**

En el Capítulo II sección 2.10.2 se detalla la metodología utilizada para la construcción de las redes sociales utilizadas en el Capítulo III (sección 3.2.1.1) donde se evalúan los efectos de los factores sociales sobre los patrones de agrupamiento nocturno (Hipótesis social).

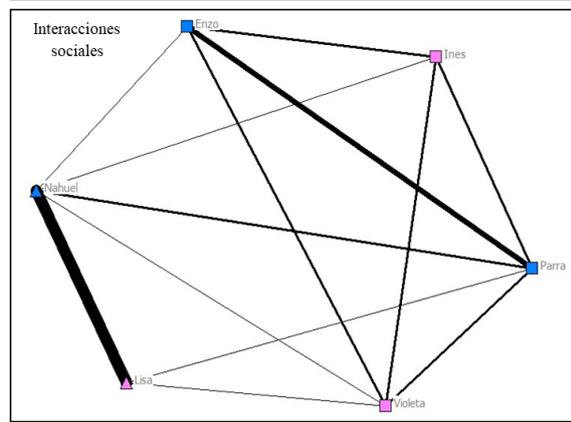
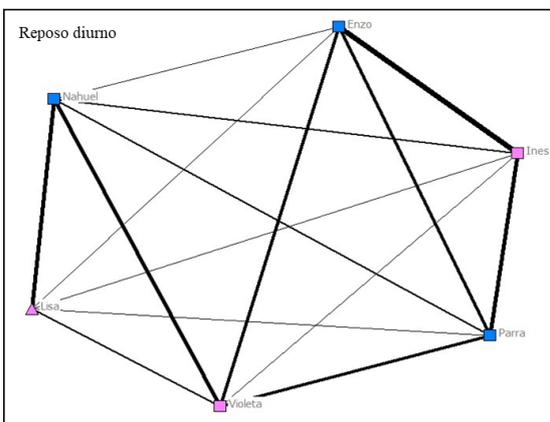
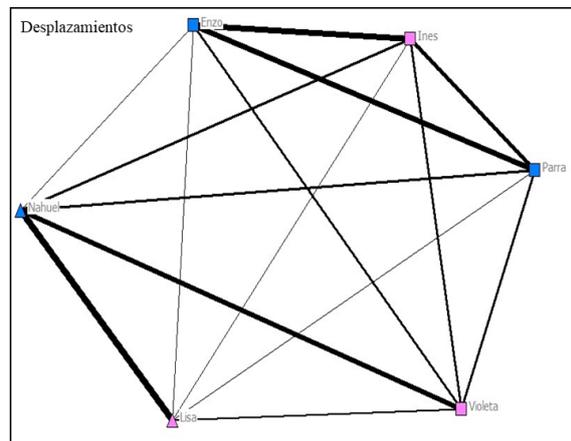
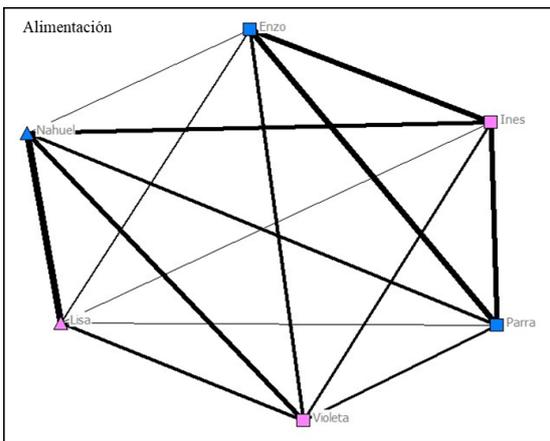
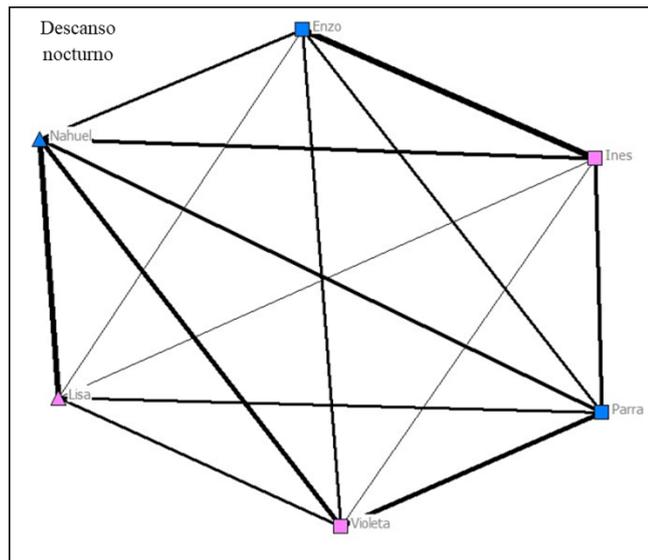
Construimos matrices de frecuencias de asociación para todas las díadas de todos los grupos estudiados. Con cada matriz obtenida construimos una red de frecuencia de asociación entre individuos. En cada red los nodos representen a los individuos y el grosor de los lazos que los unen indique la cantidad de veces que se asociaron o “frecuencia de asociación” (la línea más gruesa representa mayor número de veces que esos individuos estuvieron asociados). Los lazos no tienen dirección ya que no estamos evaluando cuales de los individuos inicia las interacciones. A su vez, los nodos poseen atributos (forma y color) que permiten identificar rápidamente la clase de edad y sexo del individuo al cual representan. Utilizamos la forma de los nodos para representar las clases de edad: nodos cuadrados representan individuos maduros (adultos u sub-adultos) y los nodos triangulares representan individuos juveniles. El color del nodo ha sido utilizado para representar las clases de sexo de los individuos, los nodos color rosado representa a las hembras y los de color azul a los machos.

A continuación se muestran las redes sociales de los cuatro grupos estudiados obtenidas como resultado del análisis de las asociaciones durante el descanso nocturno y asociaciones diurnas en los diferentes contextos analizados (alimentación, desplazamientos, reposo y otras actividades sociales).

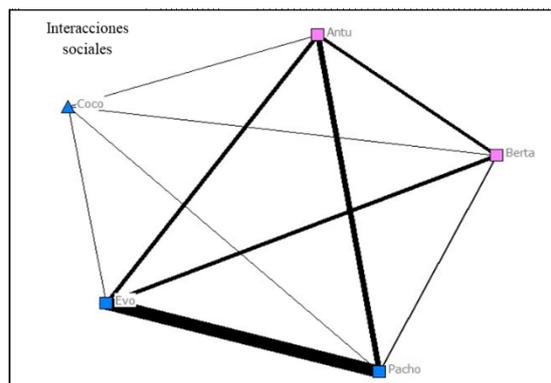
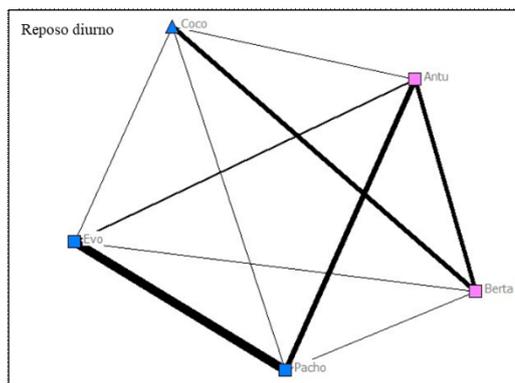
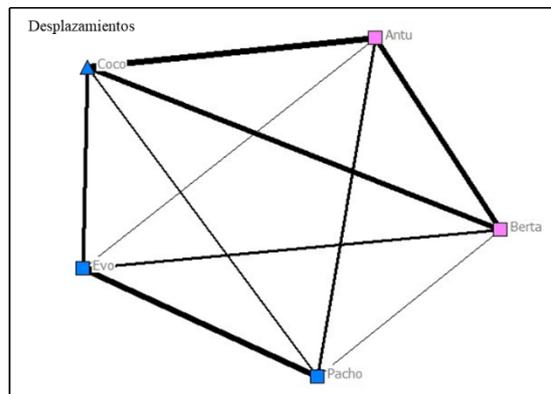
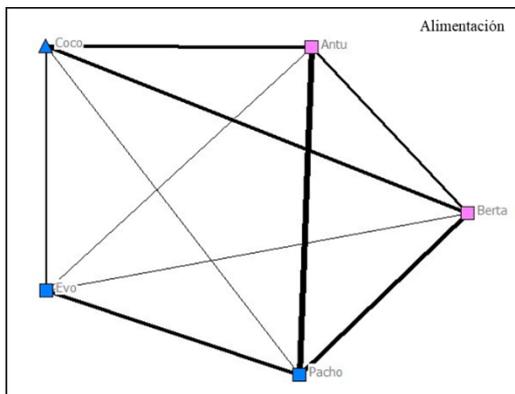
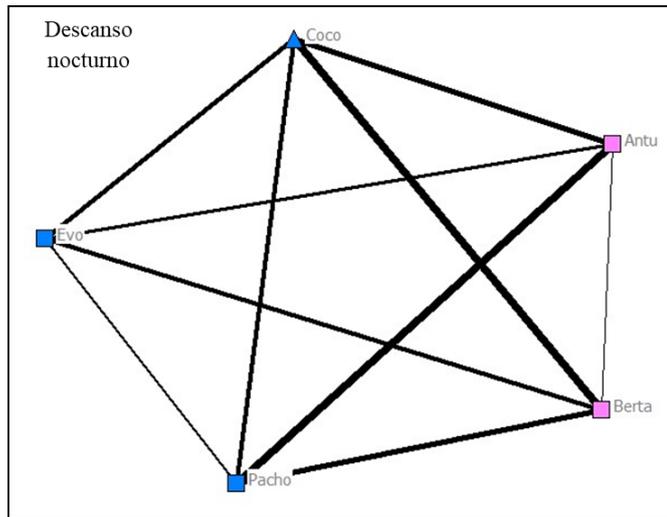
a) Redes obtenidas para el grupo Tacuaral:



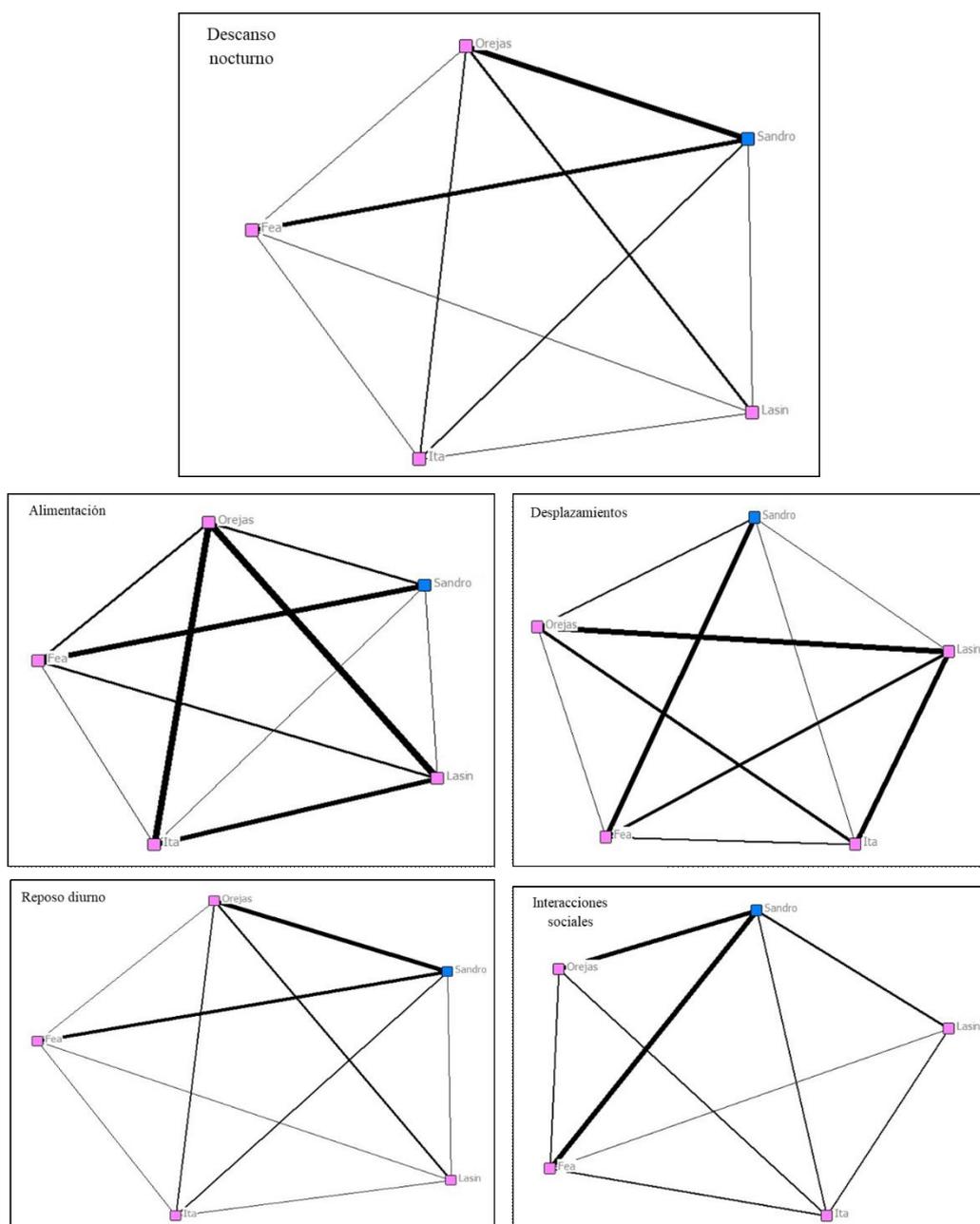
b) Redes obtenidas para el grupo *Sena*:



c) Redes obtenidas para el grupo *Caravana Naranja*:



d) Redes obtenidas para el grupo Alicia:



En la red de descanso nocturno del grupo *Tacuara* (Fig. a) observamos una fuerte asociación entre los individuos *Clara-Lory* y *Gabo-Alma-Tita*. Estas asociaciones son consistentes con las observadas en la red de alimentación y de reposo diurno, aunque el individuo *Gabo* en estos contextos no presenta diferencias en la frecuencia de asociación con ningunas de las hembras del grupo. En la red de desplazamientos del grupo *Tacuara* se observa un patrón general que indica que no existen diferencias entre las frecuencia de asociación entre los individuos (todas las líneas son de similar grosor, menos la que representa la asociación entre los individuos *Alma* y *Lory*). En cambio, en la red de interacciones sociales del grupo *Tacuara* vemos una fuerte asociación entre los individuos *Alma* y *Gabo*, asociación que también se observa en la red de descanso nocturno.

En la red de descanso nocturno del grupo *Sena* (Fig. b) vemos que todos los individuos se asociaron entre sí con similar frecuencia menos en las díadas formadas por los individuos *Lisa-Inés*, *Violeta-Inés* y *Lisa-Enzo*. Se observa una asociación más fuerte entre las díadas constituidas por los individuos *Enzo-Inés* y *Nahuel-Lisa*. La asociación entre el individuo *Nahuel* y el individuo *Lisa* es fuerte y consistente en todos los contextos considerados, mientras que la asociación entre los individuos *Enzo* e *Inés* es un poco más débil en contextos de interacciones sociales, donde la díada *Enzo-Parra* presenta mayor frecuencia de asociación. En la red de alimentación del grupo *Sena* vemos un patrón muy similar al observado en la red de descanso nocturno, difiere principalmente en la frecuencia de asociación entre los individuos *Nahuel* y *Enzo* que disminuye en contextos de alimentación con respecto a la frecuencia observada en el descanso nocturno.

En la red de descanso nocturno del grupo *Caravana Naranja* (Fig. c) podemos observar que las asociaciones entre las dos hembras adultas (*Antú* y *Berta*) y entre los dos machos adultos (*Pacho* y *Evo*) son las de menor fuerza, ya que las líneas que las representan son las más delgadas de toda la red. Mientras que las asociaciones entre la díada conformada por *Antú-Pacho* y entre la díada *Berta-Coco* son las más frecuentes de toda la red (están representadas por líneas más gruesas de toda la red). Este mismo patrón se observa en la red de alimentación, aunque en esta red también se observa una mayor frecuencia de interacciones entre hembras adultas y entre machos adultos. En la red de reposo diurno se mantienen las asociaciones encontradas en el descanso nocturno, pero toman más fuerza las relaciones entre los individuos *Evo-Pacho* y *Antú-Berta*. Comparando la red de descanso nocturno y la de desplazamientos observamos en esta

última que la relación entre los individuos *Pacho-Evo* y *Antú-Berta* es más fuerte que en la otra red. Y finalmente, la red de interacciones sociales muestra un patrón distinto al observado en la de descanso nocturno. Esta diferencia está dada por una mayor frecuencia de interacciones entre los machos adultos, quienes demuestran tener el mayor valor de asociaciones en este contexto (la línea más gruesa de la red), y por un aumento de la frecuencia en las asociaciones entre hembras.

Analizando las redes elaboradas para el grupo *Alicia* (Fig. d), observamos en la red de descanso nocturno que hay un patrón general diferente al de los otros grupos estudiados. Vemos que los individuos tienen a descansar de manera aislada ya que la gran mayoría de las líneas que unen los nodos son finas, indicando una baja frecuencia de asociaciones en ese contexto. Observamos que las díadas formadas por los individuos *Orejas-Sandro* y por *Fea-Sandro* existe una mayor frecuencia de asociación que con el resto de los individuos. Este mismo patrón se observa en la red de reposo diurno y en la de interacción social. En cambio, en la red de alimentación y de desplazamientos las asociaciones son más frecuentes y hay más individuos involucrados. En estas últimas las asociaciones entre las hembras toman mayor fuerza, mientras que el macho adulto demuestra estar asociado principalmente con una de las hembras adultas (*Fea*), asociación que también se evidencia en la red de descanso nocturno.

En todas las redes de los grupos estudiados se puede observar que, en mayor o menor medida, cada uno de los individuos interactuó o estuvo asociado con todos los individuos del mismo grupo social, es decir, que no hay nodos inconexos en las redes.

Los patrones encontrados a partir del estudio de las redes sociales concuerdan con los resultados obtenidos de los análisis estadísticos descriptos en la sección 3.2.1.1 del Capítulo III, es decir, mediante ambos análisis encontramos que las asociaciones durante el día concuerdan con las asociaciones para el descanso nocturno. El uso de las redes sociales nos permite expresar gráficamente las relaciones establecidas entre individuos y detectar patrones dentro y entre redes.

## Referencias Bibliográficas

- Abbott, D.H., Keverne, E.B., Bercovitch, F.B., Shively, C.A., Mendoza, S.P., Saltzman, W., Snowdon, C.T., Ziegler, T.E., Banjevic, M., Garland, T., & Sapolsky, R.M. 2003. Are subordinates always stressed? A comparative analysis of rank differences in cortisol levels among primates. *Hormones and Behavior* 43, 67-82.
- Adey, W.R., Kado, R.T. & Rhodes, J.M. 1963. Sleep: Cortical and Subcortical Recordings in the Chimpanzee. *Science* vol 141, 932-933.
- Aguiar L.M., Ludwig, G., Hilst C.L.S., Malanski, L.S. & Passos, F.C. 2005. Tentativa de infanticidio por um macho dominante a *Alouatta caraya* (Humboldt) (Primates, Atelidae) em um infante extra-grupo devido a influencia do observador. *Revista Brasileira de Zoología* 22 (4): 1201-1203.
- Aguilar-Cucurachi, M., Dias, P. A., Rangel-Negrín, A., Chavira, R., Boeck L. & Canales-Espinosa, D. 2010. Preliminary evidence of accumulation of stress during translocation in mantled howlers. *American Journal of Primatology*, 72: 805-810.
- Agostini, I., Aprile, G., Baldovino, M.C., Brividoro, M., et al. 2012. Orden Primates. En: Libro Rojo: mamíferos amenazados de la Argentina. Ojeda, R.A., Chillo, V., & Diaz Isenrath, G.B. (eds.) SAREM.
- Agostini, I., Holzmann, I. & Di Bitetti, M.S. 2010a. Ranging Patterns of Two Syntopic Howler Monkey Species (*Alouatta guariba* and *A. caraya*) in Northeastern Argentina. *International Journal of Primatology* 31:363-381.
- Agostini, I., Holzmann, I. & Di Bitetti, M.S. 2010b. Are Howler Monkey Species Ecologically Equivalent? Trophic Niche Overlap in Syntopic *Alouatta guariba clamitans* and *Alouatta caraya*. *American Journal of Primatology* 72:173-186.
- Agostini, I., Vanderhoeven, E., Di Bitetti, M.S. & Beldomenico, P.M. 2017. Experimental testing of reciprocal effects of nutrition and parasitism in wild black capuchin monkeys. *Scientific Reports*. doi: 10.1038/s41598-017-12803-8.
- Ahumada, J.A. 1992. Grooming behavior of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) on Barro Colorado Island, Panamá. *International Journal of Primatology*, 13, 33-49
- Albert, A., Savini, T. & Huynen, M.C. 2011. Sleeping Site Selection and Presleep Behavior in Wild Pigtailed Macaques. *American Journal of Primatology* 73:1222-1230.
- Altmann, J. 1974. Observational Study of Behavior: Sampling Methods. *Behaviour* 49: 227-267.
- Amos, W., Barrett, J.A. & Dover, G.A. 1991. Breeding behaviour of pilot whales revealed by DNA fingerprinting. *Heredity*, 67: 49-55.

- Anderson, J.R. 1984. Ethology and ecology of sleep in monkeys and apes. *Advances in the Study of Behavior*. 14, 165-229.
- Anderson, J.R. 1998. Sleep, Sleeping Sites, and Sleep-Related Activities: Awakening to Their Significance. *American Journal of Primatology* 46:63-75
- Anderson, J.R. 2000. Sleep-relates behavioural adaptations in free-ranging anthropoid primates. *Sleep Medicine Reviews*. Vol 4 N° 4, 355-373.
- Anderson, J.R. & Mc Grew, W.C. 1984. Guinea Baboons (*Papio papio*) at a Sleeping Site. *American Journal of Primatology* 6:1-14.
- Aprile, G., Cuyckens, E., De Angelo, C., Di Bitetti, M., Lucherini, *et al.* 2012. Family: Felidae. In: Ojeda, R.A., Chillo, V. and Díaz Isenrath, G.B. (ed.), *Libro Rojo de los Mamíferos Amenazados de la Argentina*, SAREM, Mendoza.
- Arroyo-Rodríguez, V., Serio-Silva, J.C, Álamo-García, J. & Ordano, M. 2007. Exploring Immature-to-Mother Social Distances in Mexican Mantled Howler Monkeys at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* 69:173-181.
- Ascunce, M.S., Hasson, E., Mulligan, C.J. & Mudry, M.D. 2006. Mitochondrial sequence diversity of the southernmost extant New World monkey, *Alouatta caraya*, *Molecular Phylogenetics and Evolution* doi: 10.1016/j.ympev.2006.10.004.
- Balcells, C.D. & Veà Baró, J.J. 2009. Developmental Stages in the Howler Monkey, Subspecies *Alouatta Palliata Mexicana*: A New Classification Using Age-Sex Categories. *Neotropical Primates*, 16(1):1-8. DOI: <http://dx.doi.org/10.1896/044.016.010>. URL: <http://www.bioone.org/doi/full/10.1896/044.016.0101>.
- Baldwin, J.D. & Baldwin, J.I. 1973. Interactions between adult female and infant howling monkeys (*Alouatta palliata*). *Folia Primatologica* 20:27-71.
- Baldwin, J.D. & Baldwin, J.I. 1976. Vocalizations of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in southwestern Panama. *Folia Primatologica*, 26: 81-108.
- Barbisan-Fortes, V., Bicca-Marques, J.C., Urbani, B., Fernández, V.A., & da Silva Pereira, T. 2015. Ranging Behavior and Spatial Cognition of Howler Monkeys. En *Howler Monkeys, Developments in Primatology: Progress and Prospects*. Editores: Kowalewski, M.M., Garber, P.A., Cortés-Ortiz, L., Urbani, B., Youlatos, D. Springer Science+Business Media New York, DOI 10.1007/978-1-4939-1960-4\_9.Pp: 219-255.
- Barnett, A. A., Shaw, P., Spironello, W.R., MacLarnon, A. & Ross, C. 2012. Sleeping site selection by golden-backed uacaris, *Cacajao melanocephalus ouakary* (Pitheciidae), in Amazonian flooded forests. *Primates* 53:273–285. DOI 10.1007/s10329-012-0296-4

- Behie, A.M., Pavelka, M.S.M., & Chapman, C.A. 2010. Sources of Variation in Fecal Cortisol Levels in Howler Monkeys in Belize. *American Journal of Primatology* 72:600-606.
- Bernstein, I.S., Judge, P.G. & Ruehlmann, T. E. 1993. Kinship, Association, and Social Relationships in Rhesus Monkeys (*Macaca mulatta*). *American Journal of Primatology* 31:41-53.
- Bert, J., Pegram, V., Rhodes, J.M., Balzano, E. & Naquet, R. 1970. A comparative sleep study of two Cercopithecinae. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 28:32-40.
- Bicca-Marques, J.C. 2003. How do howler monkeys cope with habitat fragmentation? In L. K. Marsh (Ed.), *Primates in fragments: Ecology and conservation* (pp. 283–303). New York: Kluwer Academic/Plenum.
- Bicca-Marques, J.C. & Calegario-Marques, C. 1998. Behavioral Thermoregulation in a Sexually and Developmentally Dichromatic Neotropical Primate, the Black-and-Gold Howling Monkey (*Alouatta caraya*). *American Journal of Physical Anthropology* 106:533-546.
- Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H.H. & White, J. S. S. 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 24: 127-135.
- Borgatti, S.P., Everett, M.G. & Freeman, L.C. 2002. *Ucinet 6 for Windows: Software for Social Network Analysis*. Harvard, MA: Analytic Technologies.
- BirdLife International a. 2017. *Harpia harpyja* (amended version of 2017 assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T22695998A117357127. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-3.RLTS.T22695998A117357127>.
- BirdLife International b. 2017. *Morphnus guianensis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T22695991A118209977. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-3.RLTS.T22695991A118209977>.
- Boinski, S.P., Treves, A. & Chapman C.A. 2000. Chapter 3: A Critical Evaluation of the Influence of Predators on Primates: Effects on Group Travel. En: *On the move, How and why animals travel in groups*. Boinski, S. & Garber, P.A. (Eds). University of Chicago Press.
- Bravo, S.P. & Sallenave, A. 2003. Foraging Behavior and Activity Patterns of *Alouatta caraya* in the Northeastern Argentinean Flooded Forest. *International Journal of Primatology*, Vol. 24, No. 4.
- Braza, F, Alvarez, F. & Azcarate, T. 1981. Behaviour of the red howler monkey (*Alouatta seniculus*) in the llanos of Venezuela. *Primates*, 22, 459-473.

- Brent, L.J.N., Lehmann, J. & Ramos-Fernández, G. 2011. Social Network Analysis in the Study of Nonhuman Primates: A Historical Perspective. *American Journal of Primatology* 73:720-730.
- Brividoro, M.V., Kowalewski, M.M., Scarry, C.J. & Oklander, L.I. b. Selection and use of sleeping sites in black-and-gold howler monkeys (*Alouatta caraya*) in northern Argentina. En preparación.
- Brividoro, M.V., Pfoh, R.V., Oklander, L.I., Kowalewski, M.M. & Ferrari, R.H. a. Sleeping behavior as a strategy for predation avoidance and thermoregulation in two populations of black and-gold howler monkeys (*Alouatta caraya*). En preparación.
- Brotcorne, F., Maslarov, C., Nengahwandia, I., Fuentes, A., Beudels-Jamar, R.C. & Huynen, M.C. 2014. The Role of Anthropic, Ecological, and Social Factors in Sleeping Site Choice by Long-Tailed Macaques (*Macaca fascicularis*). *American Journal of Primatology* 76:1140-1150.
- Brown A, Martinez Ortiz U, Acerbi M, Corcuera J. 2006. (Eds.), *La Situación Ambiental Argentina 2005*, Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires.
- Burt, W.H. 1943. Territoriality and Home Range Concepts as Applied to Mammals. *Journal of Mammalogy*, Vol. 24, No. 3, 346-352
- Caine, N.G., Potter, M.P. & Mayer, K.E. 1992. Sleeping site selection by captive tamarins (*Saguinus labiatus*). *Ethology* 90, 63-71.
- Cairns, S.J. & Schwager, S.J. 1987. A comparison of association indices. *Animal Behaviour* 35: 1454-1469.
- Calegario-Marques, C. & Bicca-Marques, J.C., 1993. Allomaternal care in the black howler monkey (*Alouatta caraya*). *Folia Primatol.* 61: 104-109.
- Cantarelli, V.I., Perez-Rueda, A., Kowalewski, M.M., Mastromonaco, G.F., y Ponzio, M.F. 2016. Validation of an enzyme immunoassay and comparison of fecal cortisol metabolite levels in black and gold howler monkeys (*Alouatta caraya*) inhabiting fragmented and continuous areas of the humid Chaco region, Argentina. *American Journal of Primatology*. DOI 10.1002/ajp.22625.
- Capellini, I., Batin, R.A., McNamara, P., Preston, B.T., & Nunn, C.L. 2008a. Phylogenetic analysis of the ecology and evolution of mammalian sleep. *Evolution* 62-7: 1764-1776.
- Capellini, I., Nunn, C.L., McNamara, P., Preston, B.T. & Barton, R. A. 2008b. Energetic constraints, not predation, influence the evolution of sleep patterning in mammals. *Functional Ecology* 22, 847-853. doi: 10.1111/j.1365-2435.2008.01449.

- Capellini, I., Preston, B.T., McNamara, P., Barton, R.A. & Nunn, C.L. 2010. Ecological constraints on mammalian sleep architecture. En *Evolution of Sleep: Phylogenetic and Functional Perspectives*. Editores: McNamara, P., Barton, R. A. y Nunn, C. L. Cambridge University Press. ISBN-13 978-0-511-64009-4.
- Caselli, C.B., Gestich, C.C. & Nagy-Reis, M.B. 2017. Sleeping above the enemy: Sleeping site choice by black-fronted titi monkeys (*Callicebus nigrifrons*). *American Journal of Primatology*. DOI: 10.1002/ajp.22688
- Chapman, C.A. 1989. Primate seed dispersal: the fate of dispersed seeds. *Biotropica*, Vol 21, Issue 2, 148-154.
- Chapman, C.A., Chapman, L.J. & McLaughlin R.L. 1989. Multiple central place foraging by spider monkeys: travel consequences of using many sleeping sites. *Oecologia* 79:506-511.
- Chapman, C.A., Gillespie, T.R. & Speirs, M.L. 2005. Parasite Prevalence and Richness in Sympatric Colobines: Effects of Host Density. *American Journal of Primatology* 67:259-266.
- Chapman, C.A., Speirs, M.L., Gillespie, T.R, Holland, T. & Austad, K.M. 2006. Life on the Edge: Gastrointestinal Parasites From the Forest Edge and Interior Primate Groups. *American Journal of Primatology* 68:397-409.
- Charpentier M.J.E., Peignot, P. Hossaert-Mckey, M. & Wickings, E.J. 2007. Kin discrimination in juvenile mandrills, *Mandrillus sphinx*. *Animal Behaviour* 73: 37- 45. doi:10.1016/j.anbehav.2006.02.026.
- Cheyne, S.M., Höing, A., Rinear, J. & Sheeran, L.K. 2012. Sleeping Site Selection by Agile Gibbons: The Influence of Tree Stability, Fruit Availability and Predation Risk. *Folia Primatol* 2012;83:299–311. DOI: 10.1159/000342145.
- Cheney, D.L. & Seyfarth, R.M. 1999. Recognition of other individuals' social relationships by female baboons. *Animal Behaviour* 58: 67–75.
- Chiarello, A.G. 1999. Effects of fragmentation of the Atlantic forest on mammal communities in south-eastern Brazil. *Biological Conservation* 89: 71-82.
- Chivers, D.J. 1969. On the daily behaviour and spacing of howling monkey groups. *Folia primat.* 10:48-102.
- Clarke, M.R. 1990. Behavioral development and socialization of infants in a free ranging group of howling monkeys (*Alouatta palliata*). *Folia Primatologica* 54:1–15.

- Clarke, M.R., Glander, K.E. & Zucker, E.L. 1998. Infant-Nonmother interactions of free-ranging mantled howlers (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. *International Journal of Primatology*: vol: 19, N° 3: 451-472.
- Colquhoun, I.C. 2006. Predation and Cathemerality: Comparing the Impact of Predators on the Activity Patterns of Lemurids and Ceboids. *Folia Primatol* ;77:143–165. DOI: 10.1159/000089701.
- Constable, J.J., Ashley, M.V., Goodall, J., & Pusey, A.E. 2001. Noninvasive paternity assignment in Gombe chimpanzees. *Molecular Ecology*, 10, 1279–1300.
- Cortés-Ortiz, L; Rylands, A.B. & Mittermeier, R.A. 2015. The Taxonomy of Howler Monkeys: Integrating Old and New Knowledge from Morphological and Genetic Studies. En: *Developments in Primatology: Progress and Prospects. Howler Monkeys: Adaptive Radiation, Systematics, and Morphology*. Editores: Kowalewski, M.M., Garber, P.A., Cortés-Ortiz, L., Urbani, B., Youlatos, D. ISBN: 978-1-4939-1956-7 (Print) 978-1-4939-1957-4 (Online)
- Creel, S. 2001. Social dominance and stress hormones. *Trends in Ecology and Evolution*. Vol 16 N°9, 491-497.
- Cristóbal-Azkarate, J., Hervier, B., Vegas-Carrillo, S., Osorio-Sarabia, D., Rodríguez-Luna, E. & Veà, J.J. 2010. Parasitic infections of three Mexican howler monkey groups (*Alouatta palliata mexicana*) living in forest fragments in Mexico. *Primates*. DOI 10.1007/s10329-010-0193-7
- Crockett, C.M. 1998. Conservation Biology of the Genus *Alouatta*. *International Journal of Primatology*, Vol. 19, No. 3.
- Cui, L.W., Quan, R.C & Xiao, W. 2006. Sleeping sites of black-and-white snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus bieti*) at Baima Snow Mountain, China. *Journal of Zoology*: 270:192-198. Print ISSN 0952-8369.
- da Cunha, R.G.T. & Byrne, R.W. 2006. Roars of black howler monkeys (*Alouatta caraya*): evidence for a function in inter-group spacing. *Behaviour*, 143: 1169–1199.
- Day, R.T. & Elwood, R.W. 1999. Sleeping site selection by the Golden-handed *Tamarin Saguinus midas midas*: the role of predation risk, proximity to feeding sites, and territorial defence. *Ethology* 105, 1035-1051.
- Dawson, G.A. 1979. The use of time and space by the Panamanian tamarin, *Saguinus Oedipus*. *Folia Primatol*. 31: 253-284.
- Delgado, A. 2005. “Estudio de patrones de uso de sitios de defecación y su posible relación con infestaciones parasitarias en dos grupos de monos aulladores negros y dorados (*Alouatta*

*caraya*) en el Nordeste Argentino. Tesina de Licenciatura. Universidad Nacional de Córdoba - Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales - Carrera de Ciencias Biológicas.

- DeLuycker, A. 1995. Deforestation, selective cutting, and habitat fragmentation: the impact on black howler monkey (*Alouatta caraya*) population in Northern Argentina. *Bol. Primatol. Lat.*, 5(1):17-24.
- Di Bitetti, M.S. 1997. Evidence for an important social role of allogrooming in a platyrrhine primate. *Anim. Behav.* 54, 199–211.
- Di Bitetti, M.S., De Angelo, C.D., Di Blanco, Y.E. & Paviolo, A. 2010. Niche partitioning and species coexistence in a Neotropical felid assemblage. *Acta Oecologica* 36: 403-412.
- Di Bitetti, M.S., Luengos Vidal, E.M., Baldovino, M.C., & Benesovski, V. 2000. Sleeping Site Preferences in Tufted Capuchin Monkeys (*Cebus apella nigrinus*). *American Journal of Primatology* 50:257-274.
- Di Fiore, A. 2002. Predator sensitive foraging in ateline primates. En: Miller LE (ed) *Eat or be eaten: Predator sensitive foraging among primates*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 242-267.
- Di Fiore, A. & Campbell, C.J. 2007. The Atelines: variation in ecology, behavior, and social organization. En: *Primates in Perspective*. 1° ed. Editores: Campbell, C.J., Fuentes, A., MacKinnon, K.C., Panger, M., Bearder, S.K. Oxford Univ. Press, New York.
- Di Fiore, A. & Fleischer, RC. 2004. Microsatellite markers for woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha*) and their amplification in other New World primates (Primates: Platyrrhini). *Molecular Ecology Notes*, 4(2): 246-249.
- Di Fiore, A., Link, A. & Campbell, C.J. 2011. The Atelines: behavior and socioecological diversity in a New World monkey radiation. En: *Primates in perspective*. 2° ed. Editores: Campbell, C.J., Fuentes, A.F., MacKinnon, K.C., Bearder, S., Stumpf, R. Oxford University Press, Oxford.
- Dias, P.A.D. & Rangel-Negrín, A. 2015. Diets of Howler Monkeys. En: *Developments in Primatology: Progress and Prospects. Howler Monkeys: Behavior, Ecology, and Conservation*. Editores: Kowalewski, M.M., Garber, P.A., Cortés-Ortiz, L., Urbani, B. & Youlatos, D. ISBN: 978-1-4939-1959-8 (Print) 978-1-4939-1960-4 (Online).
- Dias, P.A.D. & Rodriguez-Luna, E. 2006. Seasonal changes in male associative behavior and subgrouping of *Alouatta palliata* on an island. *International Journal of Primatology* 27(6): 1635-1651.

- Duarte, M.H.L. & Young, R.J. 2011. Sleeping Site Selection by Urban Marmosets (*Callithrix penicillata*) Under Conditions of Exceptionally High Predator Density. *Int J Primatol* (2011) 32:329–334. DOI 10.1007/s10764-010-9468-5.
- Eberle, M. & Kappeler, P.M. 2006. Family insurance: kin selection and cooperative breeding in a solitary primate (*Microcebus murinus*). *Behav Ecol Sociobiol*, 60: 582–588.
- Eisenberg, J.F., Muckenhirn, N.A., & Rudran, R. 1972. The Relation between Ecology and Social Structure in Primates. *Science* 176 N° 4037.
- Fan, P.F. & Jiang, X.L. 2008. Sleeping Sites, Sleeping Trees, and Sleep-related Behaviors of Black Crested Gibbons (*Nomascus concolor jingdongensis*) at Mt. Wuliang, Central Yunnan, China. *American Journal of Primatology* 70:153-160.
- Fei, H.L., Scott, M.B., Zhang, W., Ma C.Y., Xiang, Z.F. & Fan, P.F. 2012. Sleeping Tree Selection of Cao Vit Gibbon (*Nomascus nasutus*) Living in Degraded Karst Forest in Bangliang, Jingxi, China. *American Journal of Primatology* 74:998-1005.
- Fei, H.L., Zhang D., Yuan, S.D., Zhang, L. & Fan, P.F. 2017. Antipredation Sleeping Behavior of Skywalker Hoolock Gibbons (*Hoolock tianxing*) in Mt. Gaoligong, Yunnan, China. *Int J Primatol*. doi: 10.1007/s10764-410 017-9970-0.
- Fernandez, V.A. 2014. Ecología nutricional del mono aullador negro y dorado (*Alouatta caraya*) en el límite sur de su distribución. Tesis de doctorado. Universidad de Buenos Aires, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.
- Fernández, V.A., Pavé, R., Peker, S.M. & Pérez-Rueda, M.A. 2017. Interspecific interactions between wild black and gold howler monkeys (*Alouatta caraya*) and other mammals in northeastern Argentina. *Acta ethologica* 20:17-26. doi 10.1007/s10211-016-0243-2.
- Fernandez-Duque, E., Wallace, R.B. & Rylands, A.B. 2008. *Alouatta caraya*. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. <www.iucnredlist.org>.
- Fournier, L.A. 1978. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Cespedesia*, 7 (25-26): 21-23.
- Franklin, S.P., Hankerson, S.J., Baker, A.J. & Dietz, J.M. 2007. Golden Lion Tamarin Sleeping-Site Use and Pre-Retirement Behavior During Intense Predation. *American Journal of Primatology* 69:325-335.
- Gamboa, G.J., Hudson, K.R., & Holmes, W.G. 1991. Conceptual Issues and Methodology in Kin-recognition Research: A Critical Discussion. *Ethology* 88, 109-127.
- Garber, P.A., Righini, N. & Kowalewski, M.M. 2015. Evidence of Alternative Dietary Syndromes and Nutritional Goals in the Genus *Alouatta*. En: *Howler Monkeys, Developments in Primatology: Progress and Prospects*. Editores: Kowalewski, M.M.,

- Garber, P.A., Cortés-Ortiz, L., Urbani, B., Youlatos, D. Springer Science+Business Media New York, doi: 10.1007/978-1-4939-1960-4\_9, 85-109.
- Gaulin, S.J.C. & Gaulin, C.K. 1982. Behavioral Ecology of *Alouatta seniculus* in Andean Cloud Forest. *International Journal of Primatology*, Vol. 3, No. 1.
- Gauthier-Clerc, M., Tamisier, A. & Cézilly, F. 2000. Sleep-vigilance trade-off in gadwall during winter period. *The Condor* 102:307-313.
- Gennuso, M.S., Brivido, M., Pavé, R., Raño, M. & Kowalewski, M. 2018. Social play among immature black and gold howler monkey (*Alouatta caraya*) during inter-group encounters. *American Journal of Primatology*. En prensa.
- Gil-da-Costa, R. 2007. Howler Monkeys and Harpy Eagles: A Communication Arms Race. En: *Developments in Primatology: Progress and Prospects. Primate Anti-Predator Strategies. Part 3: Chapter 14*. Editores: Sharon L. Gursky and K.A.I. Nekaris. e-ISBN-13: 978-0-387-34810-0.
- Gilbert, K.A. 1997. Red howling monkey use of specific defecation sites as a parasite avoidance strategy. *Anim. Behav.*, 54, 451-455.
- Gillespie, T.R., Chapman, C.A. & Greiner, E.C. 2005. Effects of logging on gastrointestinal parasite infections and infection risk in African primates. *Journal of Applied Ecology* 42: 699–707.
- Gillespie, T.R. 2006. Noninvasive Assessment of Gastrointestinal Parasite Infections in Free-Ranging Primates. *International Journal of Primatology*, Vol. 27, No. 4, August. DOI: 10.1007/s10764-006-9064-x.
- Hamilton, W.J. 1982. Baboon Sleeping Site Preferences and Relationships to Primate Grouping Patterns. *American Journal of Primatology* 3: 41-53.
- Hamilton, W.D. 1971. Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology* 31, 295-311.
- Hart, B. L. 1990. Behavioral adaptations to pathogens and parasites: five strategies. *Neuroscience. Biobehavioral. Rev.*, 14, 273–294.
- Hausfater, G. & Meade, B.J. 1982. Alternation of sleeping groves by Yellow Baboons (*Papio cynocephalus*) as a Strategy for Parasite Avoidance. *Primates*, 23 (2): 287-297.
- Heymann, E.W. 1995. Sleeping habits of tamarins, *Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis* (Mammalia; Primates; Callitrichidae), in north-eastern Peru. *J. Zool., Lond.* 237, 211-226.

- Hirsh, A., Landau, E.C., de M. Tedeschi, A.C. & Menegheti, E.J.O. 1991. Estudio Comparativo das espécies do Género *Alouatta* Lacépède 1799 (Platirrhini Atelidae) e sua distribuição geográfica na América do Sul. *A Primatologia no Brasil*, 3:238-262.
- Hodges, J.K. & Heitermann, M. 2011. *Field and Laboratory Methods in Primatology: A Practical Guide*. Setchell, J.M. y Curtis, D.J (Eds). Published by Cambridge University Press. Cambridge University Press.
- Holzmann, I. 2011. Distribución geográfica potencial y comportamiento vocal de dos especies de mono aullador (*Alouatta guariba clamitans* y *Alouatta caraya*). Tesis Doctoral en Ciencias Naturales. Universidad Nacional de La Plata Facultad de Ciencias Naturales y Museo.
- Holzmann, I., Agostini, I. & Di Bitetti, M.S. 2012. Roaring Behavior of Two Syntopic Howler Species (*Alouatta caraya* and *A. guariba clamitans*): Evidence Supports the Mate Defense Hypothesis. *International Journal of Primatology*.33: 338-355. DOI 10.1007/s10764-012-9583-6.
- Horwich, R. H., 1998. Effective solutions for howler conservation. *International Journal of Primatology* 19: 579-598.
- Ingram, J.C. 1977. Interactions between parents and infants and the development of independence in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Animal Behaviour* 25: 811-827.
- Isbell, L.A. 1994. Predation on Primates: Ecological Patterns and Evolutionary Consequences. *Evolutionary Anthropology* 61-71.
- IUCN Lista Roja de Especies Amenazadas. Versión 2015-2. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>.
- Jeffreys, A.J., Turner, M. & Debenham, P. 1991. The efficiency of multilocus DNA fingerprint probes for individualization and establishment of family relationships, determined from extensive casework. *American journal of human genetics* 48 (5): 824-840.
- Jeffreys, A.J., Wilson, V. & Thein, S.L. 1985. Individual-specific “fingerprints” of human DNA. *Nature*, 316: 76- 79.
- Kalinowski, S.T., Taper, M.L. & Marshall, T.C. 2007. Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. *Mol Ecol* 16:1006-1099.
- Kappeler, P.M. 1998. Nests, Tree Holes, and the Evolution of Primate Life Histories. *American Journal of Primatology* 46:7-33.
- Kappeler, P.M. & van Schaik, C.P. 2002. Evolution of Primate Social Systems. *International Journal of Primatology* 23 (4): 707-740.

- Kelemen, G. & Sade, J. 1960. The vocal organ of the howling monkey (*Alouatta palliata*). *Journal of Morphology*, 107: 123-140.
- Key, C. & Ross, C. 1999. Sex differences in energy expenditure in non-human primates. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 266: 2479-2485. doi: 10.1098/rspb.1999.0949.
- Kinzey, W.G. & Wright, P.C. 1982. Grooming behavior in the titi monkey (*Callicebus torquatus*). *Am J Primatol* 3: 267-275.
- Kitchen, D.M. 2004. Alpha male black howler monkey responses to loud calls: effect of numeric odds, male companion behaviour and reproductive investment. *Animal Behaviour*, 67, 125–139.
- Kowalewski, M.M. 2007. Patterns of affiliation and co-operation in howler monkeys: An alternative model to explain social organization in non-human primates. Ph.D. thesis, University of Illinois at Urbana-Champaign.
- Kowalewski, M.M. & Garber, P.A. 2010. Mating Promiscuity and Reproductive Tactics in Female Black and Gold Howler Monkeys (*Alouatta caraya*) Inhabiting an Island on the Parana River, Argentina. *American Journal of Primatology* 72:734-748.
- Kowalewski, M.M. & Gillespie, T.R. 2009. Ecological and Anthropogenic Influences on Patterns of Parasitism in Free-Ranging Primates: A Meta-analysis of the Genus *Alouatta*. En *South American Primates: Comparative Perspectives in the Study of Behavior, Ecology, and Conservation Developments in Primatology: Progress and Prospects*. Garber, P., Estrada, A., Bicca-Marques, J.C., Heymann, E.W., Strier, K.B. (Eds). Springer Science+Business Media. Doi: 10.1007/978-0-387-78705-3 17.
- Kowalewski, M.M., Salzer, J.S., Deutsch, J.C., Raño, M., Kuhlenschmidt, M.S. & Gillespie, T.R. 2011. Black and Gold Howler Monkeys (*Alouatta caraya*) as Sentinels of Ecosystem Health: Patterns of Zoonotic Protozoa Infection Relative to Degree of Human–Primate Contact. *American Journal of Primatology* 73:75–83.
- Kowalewski, M.M. & Zunino, G.E. 1999. Impact of deforestation on a population of *Alouatta caraya* in northern Argentina. *Folia Primatol* 70:163-166.
- Kowalewski, M.M. & Zunino, G.E. 2004. Birth seasonality in *Alouatta caraya* in Northern Argentina. *International Journal of Primatology*, 25(2): 383-400.
- Kowalewski, M.M. & Zunino, G.E. 2005. The parasite behavior hypothesis and the use of sleeping sites by black howler monkeys (*Alouatta caraya*) in a discontinuous forest. *Neotropical Primates* 13(1): 22-26.

- Lazaro-Perea, C., Arruda, M.F. & Snowdon, C.T. 2004. Grooming as a reward? Social function of grooming between females in cooperatively breeding marmosets. *Animal Behaviour*, 67: 627-636. doi:10.1016/j.anbehav.2003.06.004
- Li, D., Grueter, C.C., Ren, B., Zhou, Q., Li, M., Peng, Z., & Wei, F. 2006. Characteristics of night-time sleeping places selected by golden monkeys (*Rhinopithecus bieti*) in the Samage Forest, Baima Snow Mountain Nature Reserve, China. *Integrative Zoology*, 1: 141-152.
- Li, D., Ren, B., Grueter, C.C., Li, B. & Li, M. 2010. Nocturnal Sleeping Habits of the Yunnan Snub-Nosed Monkey in Xiangguqing, China. *American Journal of Primatology* 72:1092-1099.
- Lind, J. & Cresswell, W. 2005. Determining the fitness consequences of antipredation behavior. *Behavioral Ecology* 945-956. doi:10.1093/beheco/ari075.
- Liu, Z.H. & Zhao, Q.K. 2004. Sleeping sites of *Rhinopithecus bieti* at Mt. Fuhe, Yunnan. *Primates* 45:241-248.
- Lukas, D., Reunolds, V., Boesch, C. & Vigilant, L. 2005. To what extent does living in a group mean living with kin?. *Molecular Ecology* 14: 2181–2196.
- Lynch, E.C., Di Fiore, A., Lynch R.F., & Palombit, R.A. 2017. Fathers enhance social bonds among paternal half-siblings in immature olive baboons (*Papio hamadryas anubis*). *Behav Ecol Sociobiol* 71:120. DOI 10.1007/s00265-017-2336-y.
- Lynch, M. & Ritland, K. 1999. Estimation of pairwise relatedness with molecular markers. *Genetics*, 152(4): 1753-1766.
- Martínez-Mota, R., Valdespino, C., Rivera Rebolledo, J.A: & Palme, R. 2008. Determination of Fecal Glucocorticoid Metabolites to Evaluate Stress Response in *Alouatta pigra*. *Int J Primatol*: 29:1365–1373.
- Martínez-Mota, R., Valdespino, C. Sánchez-Ramos, M.A. & Serio-Silva J.C. 2007. Effects of forest fragmentation on the physiological stress response of black howler monkeys. *Animal Conservation* 10: 374-379.
- Matsuda, I., Tuuga, A., Akiyama, Y. & Higashi, S. 2008. Selection of River Crossing Location and Sleeping Site by Proboscis Monkeys (*Nasalis larvatus*) in Sabah, Malaysia. *American Journal of Primatology* 70:1097-1101.
- Mattheck, C. 1994. Design in Nature. *Interdisciplinary Science Reviews* 19 (4): 298-314.
- McCune, B., Grace, J.B. & Urban, D.L. 2002. Analysis of ecological communities. Gleneden Beach, OR: MjM Software Design.

- McNamara, P., Nunn, C.L., & Barton, R.A. 2010. Evolution of Sleep: Phylogenetic and Functional Perspectives. Editores: McNamara, P., Barton, R. A. y Nunn, C. L. Cambridge University Press. ISBN-13 978-0-511-64009-4.
- Mendes Pontes, A.R., & Soares, M.L. 2005. Sleeping sites of common marmosets (*Callithrix jacchus*) in defaunated urban forest fragments: a strategy to maximize food intake. *Journal of Zoology*, 266, 55–63.
- Michel, C.L., Chastel, O. & Bonnet, X. 2011. Ambient temperature and pregnancy influence cortisol levels in female guinea pigs and entail long-term effects on the stress response of their offspring. *General and Comparative Endocrinology* 171, 275–28.
- Mostacedo, B. & Fredericksen, T.S. 2000. Manual de Métodos Básicos de Muestreo y Análisis en Ecología Vegetal. Santa Cruz, Bolivia.
- Munro, C.J. & Lasley, B.L. 1988. *Progress in Clinical and Biological Research*, 285:289-329.
- Newton-Fisher N.E. 1999. Association by male chimpanzees: A social tactic? *Behaviour* 136(6): 705-730.
- Nielsen C, Thompson D, Kelly M, Lopez-Gonzalez CA. 2015. *Puma concolor*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015.
- Noë, R. & Bshary, R. 1997. The formation of red colobus-diana monkey associations under predation pressure from chimpanzees. *Proc. R. Soc. Lond. B* 264: 253-259.
- Nunn, C.L. & Altizer, S.M. 2005. The Global Mammal Parasite Database: An Online Resource for Infectious Disease Records in Wild Primates. Published online in Wiley InterScience ([www.interscience.wiley.com](http://www.interscience.wiley.com)). doi 10.1002/evan.20041.
- Nunn, C.L., McNamara, P., Capellini, I., Preston, B.T., & Barton, R.A. 2009. Primate sleep in phylogenetic perspective. En: *Evolution of Sleep. Phylogenetic and Functional Perspectives*. Editores: McNamara, P, Barton, R.A., & Nunn, C. L. ISBN-13 978-0-511-64009-4 (eBook EBL), ISBN -13 978-0-524-89497-5 (Hardback). Cambridge University Press 2010. 123-144.
- Ogawa, H., Idani, G., Moore, J., Pintea, L., & Hernandez-Aguilar, A. 2007. Sleeping Parties and Nest Distribution of Chimpanzees in the Savanna Woodland, Ugalla, Tanzania. *International Journal of Primatology* 28:1397–1412.
- Oklander, L.I. 2006. Estructura social, y relaciones de parentesco en poblaciones silvestres de monos aulladores (*Alouatta caraya*) del noreste argentino. Tesis Doctoral de la Universidad de Buenos Aires en el área Biología. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

- Oklander, L.I., Marino, M., Zunino, G.E. & Corach, D. 2004. Preservation and extraction of DNA from feces in howler monkeys (*Alouatta caraya*). *Neotropical Primates* 12(2): 59-63.
- Oklander, L.I., Kowalewski, M.M., & Corach, D. 2010. Genetic Consequences of Habitat Fragmentation in Black-and-Gold Howler (*Alouatta caraya*) Populations from Northern Argentina. *International Journal of Primatology*: 31:813–832. DOI 10.1007/s10764-010-9430-6.
- Oklander, L.I., Kowalewski, M.M. & Corach, D. 2014. Male Reproductive Strategies in Black and Gold Howler Monkeys (*Alouatta caraya*). *American Journal of Primatology* 76:43–55.
- Oklander, L.I., Miño, C.I., Fernández, G., Caputo, M. & Corach, D. 2017. Genetic structure in the southernmost populations of black-and-gold howler monkeys (*Alouatta caraya*) and its conservation implications. *PLoS ONE* 12(10): e0185867. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185867>
- Packer, C.A., Gilbert, D.A., Pusey, A.E. & O'Brien, S.J. 1991. A molecular genetic analysis of kinship and cooperation in African lions. *Nature*, 351: 562-565.
- Palacios, E. & Rodríguez, A. 2001. Ranging pattern and use of space in a group of red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in a Southeastern Colombian rainforest. *American Journal of Primatology* 55:233-251.
- Patterson, J.E.H. & Ruckstuhl, K.E. 2013. Parasite infection and host group size: a meta-analytical review. *Parasitology* 140: 803-813. doi:10.1017/S0031182012002259.
- Paul, A., Kuester, J. & Arnemann, J. 1992. DNA fingerprint reveals that infant care by male Barbary Macaques (*Macaca sylvanus*) is not paternal investment. *Folia Primatol.* 58: 93-98.
- Pavé, R., Kowalewski, M. M., Graber, P. A., Zunino, G. E., Fernandez, V. A. & Peker, S. M. 2012. Infant Mortality in Black-and-Gold Howlers (*Alouatta caraya*) Living in a Flooded Forest in Northeastern Argentina. *International Journal of Primatology*: 33:937–957 DOI 10.1007/s10764-012-9626-z.
- Pavé, R., Kowalewski, M., P. A., Zunino, & Giraud, A.R. 2015. How Do Demographic and Social Factors Influence Parent-Offspring Conflict? The Case of Wild Black and Gold Howler Monkeys (*Alouatta Caraya*). *American Journal of Primatology* 77:911–923.
- Peakall, P.E. & R. Smouse. 2012. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update. *Bioinformatics* 28: 2537-2539.
- Phoonjampa, R., Koenig, A., Borries, C., Gale, G. & Savini, T. 2010. Selection of Sleeping Trees in Pileated Gibbons (*Hylobates pileatus*). *American Journal of Primatology* 72:617-625.

- Pope, T.R. 2000. Reproductive success increases with degree of kinship in cooperative coalitions of female red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 48:253–267.
- Powell, R.A. 2000. Animal Home Ranges and Territories and Home Range Estimators. En: *Research Techniques in Animal Ecology: Controversies and Consequences*. Editores: Boitani, L. & Fuller, T.K. Columbia University Press Publishers Since 1893 New York. Copyright © 2000 by Columbia University Press. ISBN 0-231-11340-4- ISBN 0-231-11341-2.
- Pozo-Montuy, G. & Serio-Silva, J.C. 2007. Movement and resource use by a group of *Alouatta pigra* in a forest fragment in Balancán, México. *Primates* 48:102-107. doi: 10.1007/s10329-006-0026-x.
- Putz, F.E., Coley, P.D., Lu, K., Montalvo, A., & Aiello, A. 1983. Uprooting and snapping in trees: structural determinants and ecological consequences. *Canadian Journal of Forest Research* 13: 1011–1020.
- Qihai, Z., Chengming, H., Ming, L., y Fuwen, W. 2009. Sleeping Site Use by *Trachypithecus francoisi* at Nonggang Nature Reserve, China. *Int J Primatol* 30:353–365. DOI 10.1007/s10764-009-9348-z.
- Queller, D.C. & Goodnight, K.F. 1989. Estimating relatedness using genetic markers. *Evolution*, 43(2): 258-275.
- RStudio Team. 2016. RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc., Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>.
- Radespiel, U., Cepok, S., Zietmann, V. & Zimmermann, E. 1998. Sex-Specific Usage Patterns of Sleeping Sites in Grey Mouse Lemurs (*Microcebus murinus*) in Northwestern Madagascar. *American Journal of Primatology* 46:77-84.
- Raño, M. 2010. Determinantes del desplazamiento diario en monos aulladores negros y dorados (*Alouatta caraya*). Tesis presentada para optar por el título de Licenciada en Ciencias Biológicas de la Universidad de Buenos Aires.
- Raño, M. 2016. Estrategias Reproductivas de las hembras de monos aulladores negros y dorados (*Alouatta caraya*) en el Noreste de Argentina. Tesis a presentar para obtener el título de Doctora de la Universidad de Buenos Aires en el área CIENCIAS BIOLÓGICAS.
- Raño, M., Kowalewski, M.M., Cerezo, A.M. & Garber, P.A. 2016. Determinants of Daily Path Length in Black and Gold Howler Monkeys (*Alouatta caraya*) in Northeastern Argentina. *American Journal of Primatology*. 1-13.
- Reichard, U. 1998. Sleeping Sites, Sleeping Places, and Presleep Behavior of Gibbons (*Hylobates lar*). *American Journal of Primatology* 46:35-62.

- Reite, M.L., Rhodes, J.M., Kavane, E., & Adey, W.R. 1965. Normal Sleep Patterns in Macaque Monkey. *Arch. Neurol.*12: 133-144.
- Rendall, D., Rodman, P.S. & Emond, R.E. 1996. Vocal recognition of individuals and kin in free-ranging rhesus monkeys. *Anim. Behav.* 51:1007–1015.
- Richard, A. 1970. A comparative study of the activity patterns and behavior of *Alouatta villosa* and *Ateles geoffroyi*. *Folia Primatol.* 12, 241-263.
- Righini, N. 2017. Recent advances in primate nutritional ecology. *American Journal of Primatology.* 9999:e22634. doi:10.1002/ajp.22634.
- Ritland, K. 1996. Estimators for pairwise relatedness and individual inbreeding coefficients. *Genetics Research*, 67(2): 175-185.
- Rogers, L.L. 1987. Effects of food supply and kinship on social behavior, movements, and population growth of black bears in northeastern Minnesota. *Wildlife Monographs* 97:1–72.
- Rumiz, D. I. 1990. *Alouatta caraya*: Population density and demography in northern Argentina. *American Journal of Primatology.* 21:279–294.
- Rylands, A.B. & Mittermeier, R.A. 2009. The Diversity of the New World Primates (Platyrrhini): An Annotated Taxonomy. En *South American Primates: Comparative Perspectives in the Study of Behavior, Ecology, and Conservation*. Editores: Garber, P.A., Bicca-Marques, J.C., Strier, K.B., Estrada, A. & Heymann, E.W. ISBN: 978-0-387-78704-6. e-ISBN: 978-0-387-78705-3. DOI 10.1007/978-0-387-78705-3. Library of Congress Control Number: 2008938925. Springer Science+Business Media, LLC. 23-54.
- Rylands, A.B, Spironelo, W.R., Tornisielo, V.L., de Sa, R.L., Kierulff, M.C.M. & Santos, I.B. 1988. Primates of the Rio Jequitinhonha Valley, Minas Gerais, Brazil. *Primate conservation*, 9:100-109.
- Samson, D.R. & Hunt, K.D. 2012. A Thermodynamic Comparison of Arboreal and Terrestrial Sleeping Sites for Dry-Habitat Chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) at the Toro-Semliki Wildlife Reserve, Uganda. *American Journal of Primatology* 00:1-9.
- Sánchez-Viagra, M.R., Pope, T.R. & Salas, V. 1998. Relation of intergroup variation in allogrooming to group social structure and ectoparasite loads in red howlers (*Alouatta seniculus*). *International Journal of Primatology*, 19, 473-491.
- Santa-Cruz, A.; J. Borda; E. Patiño; L. Gómez; G. Zunino, 2000. Habitat fragmentation and parasitism in howler monkeys (*Alouatta caraya*). *Neotropical Primates* 8(4):146-148.

- Sapolsky, R.M., Romero, L.M. & Munk, A.U. 2000. How Do Glucocorticoids Influence Stress Responses? Integrating Permissive, Suppressive, Stimulatory, and Preparative Actions. *Endocrine Reviews* 21(1): 55–89.
- Savagian, A. y Fernandez-Duque, E. 2016. Do Predators and Thermoregulation Influence Choice of Sleeping Sites and Sleeping Behavior in Azara’s OwlMonkeys (*Aotus azarae azarae*) in Northern Argentina?. *Int J Primatol*. DOI 10.1007/s10764-016-9946-5.
- Sekulic, R. 1982a. Daily and seasonal Patterns of Roaring and Spacing in Four Red Howler *Alouatta seniculus* Troops. *Folia Primatologica*. 39:22-48.
- Sekulic, R. 1982b. The function of howling in red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Behaviour*, 81, 38-54.
- Seyfarth, R.M. & Cheney, D.L. 1984. Grooming, alliances and reciprocal altruism in vervet monkeys. *Nature* 308, 541–543.
- Siegel, J.M. 2005. Clues to the functions of mammalian sleep. *Nature*: 437: 1264-1271. doi:10.1038/nature04285.
- Silk, J.S. 1999. Why are infants so attractive to others? The form and function of infant handling in bonnet macaques. *Animal Behaviour* 57: 1021–1032.
- Silk, J.S., Cheney, D., & Seyfarth, R. 2013. A Practical Guide to the Study of Social Relationships. *Evolutionary Anthropology* 22:213–225.
- Smith, R.L., Hayes, S.E., Smith, P. & Dickens, J.K. 2017. Sleeping site preferences in *Sapajus cay* Illiger 1815 (Primates: Cebidae) in a disturbed fragment of the Upper Paraná Atlantic Forest, Rancho Laguna Blanca, Eastern Paraguay. *Primates*. doi: 10.1007/s10329-017-0626-7
- Smith, A.C., Knogge, C., Huck, M., Lottker, P., Buchanan-Smith, H.M., & Heymann, E.W. 2007. Long-Term Patterns of Sleeping Site Use in Wild Saddleback (*Saguinus fuscicollis*) and Mustached Tamarins (*S. mystax*): Effects of Foraging, Thermoregulation, Predation, and Resource Defense Constraints. *American Journal of Physical Anthropology* 000:000–000.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1995. *Biometry*. WH Freeman and Company, New York.
- Stamps, J. 1995. Motor learning and the value of familiar space. *American Naturalist* 146:41–58.
- Stelzner, J.K & Hausfater, G. 1986. Posture, Microclimate, and Thermoregulation in Yellow Baboons. *PRIMATES*, 27(4): 449-463.
- Steward, F.A. & Pruestz, J.D. 2013. Do Chimpanzee Nests Serve an Anti-Predatory Function?. *American Journal of Primatology* 75:593-604.

- Stoner, K.E. 1996. Prevalence and Intensity of Intestinal Parasites in Mantled Howling Monkeys (*Alouatta palliata*) in Northeastern Costa Rica: Implications for Conservation Biology. *Conservation Biology*, Vol. 10, N° 2: 539-546.
- Stoner, K.E. & González-Di Pierro, A. 2005. Intestinal parasitic infections in *Alouatta pigra* in tropical rainforest in Lacandona, Chiapas, México: Implications for behavioral ecology and conservation. En: Estrada A, Garber P, Pavelka MSM, Luecka L (eds) *New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates: Distribution, Ecology, Behavior and Conservation*. Springer Press, NY: 215–240.
- Stoner, K.E., González-Di Pierro, A.M. & Maldonado-López, S. 2005. Infecciones de parásitos intestinales de primates: Implicancias para la conservación. *Universidad y Ciencia*, Número Especial II: 61-72.
- Stuart, M.D., Greenspan, L.L., Glander, K.E. & Clarke M.R. 1990. A Coprological Survey of Parasites of Wild Mantled Howling Monkeys, *Alouatta palliata palliata*. *Journal of Wildlife Diseases*, 26(4):547-549.
- Stuart, M.D., Strier, K.B. y Pierberg, S.M. 1993. A coprological survey of parasites of wild muriquis, *Brachyteles arachnoides*, and brown howling monkeys, *Alouatta fusca*. *J. Helminthol. Soc. Wash.* 60: 111-115.
- Sueur, C., Jacobs, A., Amblard, F. Petit, O. & King, A.J. 2011. How Can Social Network Analysis Improve the Study of Primate Behavior?. *American Journal of Primatology* 73:703-719.
- SurrIDGE, A.K., Smith, A.C., Buchanan-Smith, H.M. & Mundy, N.I. 2002. Single-copy nuclear DNA sequences obtained from noninvasively collected primate feces. *American Journal of Primatology*, 56(3): 185- 190.
- Tabachnick, B.G. & Fidell, L.S. 2007. *Using multivariate statistics*. Boston: Pearson.
- Taberlet, P., Griffin, S., Goossens, B., et al. 1996. Reliable genotyping of samples with very low DNA quantities using PCR. *Nucleic Acids Res* 24:3189-3194.
- Takahashi, H.1997. Huddling relationships in night sleeping groups among wild Japanese macaques in Kinkazan Island during winter. *Primates*, 38 (1): 57-68.
- Teichroeb, J.A., Holmes, T.D. & Sicotte, P. 2012. Use of sleeping trees by ursine colobus monkeys (*Colobus vellerosus*) demonstrates the importance of nearby food. *Primates* DOI 10.1007/s10329-012-0299-1.
- Tenaza, R. & Tilson, R.L. 1985. Human Predation and Kloss's Gibbon (*Hylobates klossii*) Sleeping Trees in Siberut Island, Indonesia. *American Journal of Primatology* 8: 299-308.

- Tomer, Y., Greenberg, D.A., Concepcion, E., Ban, Y. & Davies, T.F. 2002. Thyroglobulin is a thyroid specific gene for the familial autoimmune Thyroid diseases. *Journal of Clinical Endocrinology and Metabolism*, 87 (1): 404-407.
- Trejo-Macías, G., Estrada, A. & Mosqueda Cabrera, M.A. 2007. Survey of Helminth Parasites in Populations of *Alouatta palliata mexicana* and *A. pigra* in Continuous and in Fragmented Habitat in Southern Mexico. *Int J Primatol* 28:931–945. Doi: 10.1007/s10764-007-9137-5.
- Treves, A. 2000. Theory and method in studies of vigilance and aggregation. *Animal Behaviour* 60: 711-722. doi:10.1006/anbe.2000.1528
- Van Belle, S. 2015. Female Participation in Collective Group Defense in Black Howler Monkeys (*Alouatta pigra*). *Am. J. Primatol.* doi: 10.1002/ajp.22380
- Van Belle, S., Estrada, A. & Strier, K.B. 2008. Social Relationships Among Male *Alouatta pigra*. *International Journal of Primatology* 29:1481-1498. doi 10.1007/s10764-008-9309.
- Van Belle, S., Estrada, A., Ziegler, T.E. & Strier, K.B. 2009. Sexual behavior across ovarian cycles in wild black howler monkeys (*Alouatta pigra*): Male mate guarding and female mate choice. *Am J Primatol* 71:153-164.
- Van Gelder, H.A., Poorter, L. & Sterck, F.J. 2006. Wood mechanics, allometry, and life-history variation in a tropical rain forest tree community. *New Phytologist* 171: 367–378.
- Van Oosterhout, C., Hutchinson, W.F., Wills, D.P. & Shipley, P. 2004. MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Resources* 4(3): 535-538.
- van Schaik, C.P. & van Hooff, J.A.R.A.M. 1983. On the ultimate causes of primate social systems. *Behaviour* 85: 91-117.
- Vassalli, A. & Dijk, D.J. 2009. Sleep functions: current questions and new approaches. *European Journal of Neuroscience*. 29:1830-41.
- Vergara, P., Aguirre, J.I., Fargallo, J.A. & Davila, J.A. 2006. Nest-site fidelity and breeding success in White Stork *Ciconia ciconia*. *Ibis*, 148(4):672-677.
- Vessey, S.H. 1973. Night Observations of Free-ranging Rhesus Monkeys. *Am. J. Phys. Anthrop.* 38: 613-620.
- Von Hippel, F.A. 1998. Use of Sleeping Trees by Black and White Colobus Monkeys (*Colobus guereza*) in the Kakamega Forest, Kenya. *American Journal of Primatology* 45:281-290.
- Wada, K., Tokida, E. & Ogawa, H. 2007. The influence of snowfall, temperature and social relationships on sleeping clusters of Japanese monkeys during winter in Shiga Heights. *Primates* 48:130-139.

- Weitzman, E.D., Kripke, D.F., Pollak, G. & Dominguez, J. 1965. Cyclic activity in sleep of *Macaca mulatta*. Arch. Neurol. 12: 463--467. <http://archneur.jamanetwork.com/> by a University of Michigan User on 06/17/2015.
- Whitehead, H. 2008. Quantitative Methods for Vertebrate Social Analysis. En: Analyzing Animal Societies. The University of Chicago Press, Ltd., London.
- Wolff, J.O. 1993. Why Are Female Small Mammals Territorial? Oikos: 68 (2): 364-370. <http://www.jstor.org/stable/3544853>.
- Xiang, Z.F., Nie, S.G., Chang, Z.F., Wei, F.W. & Li, M. 2010. Sleeping Sites of *Rhinopithecus brelichi* at Yangaoping, Guizhou. Int J Primatol (2010) 31:59–71. doi 10.1007/s10764-009-9378-6.
- Zhang, S.Y. 1995. Sleeping Habits of Brown Capuchin Monkeys (*Cebus apella*) in French Guiana. American Journal of Primatology 36: 327-335.
- Ziegler, T.E. & Wittweri, D.J. 2005. Fecal Steroid Research in the Field and Laboratory: Improved Methods for Storage, Transport, Processing, and Analysis. American Journal of Primatology 67:159–174.
- Zunino, G.E. 1996. Análisis de nacimientos en *Alouatta caraya* (Primates, Cebidae), en el noreste de la Argentina. Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales. Nueva serie N° 133:1-10. ISSN 0325-1845.
- Zunino, G.E., Chalukian, S.C. & Rumiz, D.I. 1985. Infanticidio y desaparición de infantes asociados al reemplazo de machos en grupos de *Alouatta caraya*. A. Primatologia no Brasil-2.An. 2° Congr. Bras. Primatologia. Campinas.
- Zunino, G.E., González, V., Kowalewsi, M.M. & Bravo, S.P. 2001. *A. caraya*: Relations among Habitat, Density and Social Organization. Primate Report 61:37-46.
- Zunino, G.E., Kowalewski, M.M., Oklander, L.I. & Gonzalez, V. 2007. Habitat fragmentation and population size of the black and gold howler monkey (*Alouatta caraya*) in a semideciduous forest in Northern Argentina. American Journal of Primatology 69:1–10.
- Zunino, G.E., Pavé, R. Brivido, M. & Kowalewski, M. 2017. Effect of climatic seasonality and food availability on the activity budget and the diet of black and gold howler monkeys (*Alouatta caraya*). En Primatology in Argentina, PART III: Behavior, ecology and communication in primates. Kowalewski, M.M. y Oklander, L.I. (Eds). 1°ed. Mendoza, Sociedad Argentina para Estudio de los Mamíferos SAREM.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A. & Smith, G.M. 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. NY: Springer.



