



Distribución geográfica potencial y comportamiento
vocal de dos especies de mono aullador (*Alouatta
guariba clamitans* y *Alouatta caraya*).

Ingrid Holzmann

Tesis Doctoral en Ciencias Naturales

Universidad Nacional de La Plata

Facultad de Ciencias Naturales y Museo

Director: Dr. Mario S. Di Bitetti

Co-director: Dr. Mariano L. Merino

La Plata, 2011

*A la mamá más dulce,
a la más alegre.*

*La que me enseñó a amar a los animales con sus poesías de gatos piratas,
a la mamá que me cuida siempre y con su sonrisa ilumina mi camino.*

A mi mamá Marta.

*A los Reviro, Cosacos, Gitanos y Orishas.
Sin ellos esta aventura nunca hubiera empezado.
Junto a éstos amigos aprendí infinitas cosas que me
hicieron sentir parte de algo más grande, de algo mágico.
Todos los recuerdos me los llevo para siempre conmigo
como el más valioso de los regalos.*

Agradecimientos

Quisiera agradecer a mis directores: Mario Di Bitetti, Mariano Merino y Charles Janson. Cada uno de ellos ocupó un lugar muy importante en las diferentes etapas que compusieron esta tesis. Desde ayudarme a pensar en una idea original, diseñar el muestreo, escribirla y publicar los resultados. Gracias por haberme guiado y ayudado a pensar. Gracias a Mariano por haberme dado un espacio en el museo donde concentrarme y escribir todos los días, donde charlar y desahogarme en esos días en los cuales la entrega de la tesis se hacía cuesta arriba.

Durante los 3 años que la Tana (Ilaria Agostini) y yo pasamos estudiando a los grupos de monos en el Parque provincial El Piñalito, muchas personas ayudaron y pusieron un esfuerzo enorme para tomar los datos en el campo. Sin ellos esta tesis no hubiera sido posible y siempre estaré eternamente agradecida a todos. A los que siempre estaban de buen humor, a los que prepararon tortas fritas en los días de lluvia, los que caminaban kilómetros hasta el almacén de Pedrozo para comprar una cerveza, a los que nunca se quejaron y siempre mostraron una sonrisa, maravillándose con las cosas que hacían los monos, haciéndonos recordar el privilegio que todos teníamos de estar ahí. A todos y cada uno de ellos, gracias de corazón: Bernat Ripoll, Verónica Orosa, David Muñoz, Melina Brivido, Romina Pfoh, Eugenia Acevedo, Jonathan Huittika, Mauricio Akmentins, Celeste Velez Diaz, Michael Mustapich, Mariana Ghigo, Matías Ayagarraray, Juliana Rajmil, Romina Pave, Luciana Oklander, Yamil Di Blanco, Brandon Wheeler, Elena Tacconi, Eugenia Polizzi, Barbara Tiddi, Celia Baldovino, Monica Camposano, Patricio Ramirez-Llorens, Carolina Acosta, Toro Pizzio y Nacho Areta.

A todas las personas que colaboraron conmigo y me brindaron datos de avistajes de aulladores: Marcio Repening, Hugo del Castillo, Rob Clay, Jorge Escobar, Ale Bodrati, Kini Roesler, José Segovia, Cachito Madders, Mosquito Lestani, Paula Tujague, Lula Oklander, Vanessa Sandoval y Robert Wallace.

A Vivi Benesovsky por ayudarme con todo lo que a GIS se refería y nunca perder la paciencia. A Carlitos de Angelo por darme una mano con los mapas siempre de buen humor y dispuesto a solucionar los problemas. A Marcelo Tognelli, quién pacientemente me ayudo a la distancia en mis primeros y torpes pasos por entender como usar el MaxEnt. A Karen De Matteo por ayudarme y entusiasmarme a usar el MaxEnt, por haber respondido a todas mis preguntas siempre alentándome a buscar las respuestas.

A Ceci Morgan por haberme dado una mano enorme y salvadora con los análisis estadísticos de las voces de los monos.

A Daphne Colcombet, por su casita del Piñalito sin la cual este proyecto no se hubiera podido hacer. Por haberme recibido siempre con cosas ricas para comer y largas charlas de la vida en su hermoso oasis en Eldorado ¡Gracias por su incansable tarea en defensa de la selva misionera!

A Pekina (Sil Peker), porque compartimos las ideas y tratamos de no perder de vista qué es lo que verdaderamente importante de todo esto.

A Luleta Oklander, una amiga de fierro, con la cual comparto la sensación de que este camino no lo es todo y allá afuera, debe haber algo más.

A mis amigas de toda la vida, a las que me acompañaron siempre y con mucho entusiasmo me preguntaban por mis “aventuras” con los monos en Misiones,

haciendome sentir una especie de Indiana Jones: Vane Enriquez (mejor conocida como Chispa) y Verito Gomez.

A Aye-Aye (Lutz) y Fede (Kacoliris) por los mates, las charlas y el Reiki.

A Belén (Semeñiuk) por haberme hecho reír mucho mientras escribía la tesis.

A Guada (Gárriz) por la amistad tan linda y sincera que construimos. Por haberme dado aliento y ánimo en esta última etapa de escritura de la tesis. Por haberme dado la mano en los momentos más difíciles.

A Adri (Ardi) Centeno, por todo y mil cosas más que ni siquiera puedo escribir. Gracias por cuidarme siempre, darme ánimo, fuerza y mucho cariño.

A mi abuelo (Juan Carlos Ferrari) que nunca entendió muy bien qué hacía yo con los monos y si esto era un trabajo o qué, pero siempre con mucho amor me contaba cada vez que veía algún documental de monos en la tele! En la nebulosa de no saber muy bien que sabía el otro, siempre importó más la idea de conectarnos y hacernos presentes a través de todos los tiempos.

A Joaquín, Josecho, Javi, Caro y Dari, gracias por haberme acompañado y haberme dado aliento.

A mis hermosos sobrinos (como hija única me parece mentira tener ahora una familia tan grande): Iker (a quién aún no conozco), Ima, Lolita y Min. Porque verlos crecer y sentirme parte de sus vidas me da una alegría inmensa.

A la Tana (Agostini) mi gran amiga. Gracias porque siempre nos reímos, nos pusimos de acuerdo y tiramos juntas para adelante. No hubiera podido hacer esta aventura con otra compañera de viaje!

A mi papá (Kurt Holzmann) por haberme dado el mejor de los consejos que recibí en mi vida: estudiar y hacer aquello que me hiciera feliz sin importar lo material. Por haberme convencido de no dejar la carrera cuando en segundo año (desesperada por tanta química y física) quise estudiar otra cosa, por haberme acompañado silenciosamente todos estos años y por haberme dejado siempre tomar mis propias decisiones.

A mi mamá (Marta Ferrari) que hoy ya no está pero si está, porque siempre me acompañó en todo aquello que quise hacer. Por haber venido a Piñalito a buscar monos y tomar puntos con GPS (el recuerdo de llegar del campo junto a la Tana, muertas de cansancio y ver la casita iluminada y olor a guiso ya listo, es uno de los mejores). Gracias por esta vida que vivo todos los días sintiendo que caminamos juntas.

A la camio, que nunca me dejó a pata y arrancó siempre, aún tapada de barro misionero pegajoso o con temperaturas bajo cero.

A Pipí, Soplina, Lalala y Puma, porque hacen mi vida más linda y maullando y ladrando siempre me acompañan felices.

A Nachi, mi brújula, la lucecita que le da color a mi vida. Gracias por haber estado siempre a mi lado, por haber buscado monos y cortado picadas con el machete. Por haberme ayudado a encontrar el equilibrio cuando las presiones y los plazos de fechas me agobiaron. Por haberme cocinado, haberme abrazado. Por haber llorado a mi lado cuando la vida se puso amarga y haberme hecho reír siempre, aún cuando casi no nos conocíamos. Gracias por lo que ya pasamos y por todo lo que vamos a pasar, por nuestra vida juntos y la alegría que me da tenerte a mi lado.

Índice

| | |
|---|----|
| <i>Agradecimientos</i> | 4 |
| <i>Resumen</i> | 9 |
| <i>Abstract</i> | 11 |
| CAPÍTULO I | 13 |
| LOS MONOS AULLADORES (<i>ALOUATTA</i> SPP.) | 13 |
| Características ecológicas y de comportamiento de los monos aulladores | 15 |
| Situación de conservación | 19 |
| Especies en estudio | 20 |
| <i>Alouatta guariba clamitans</i> | 20 |
| <i>Alouatta caraya</i> | 24 |
| Las áreas de simpatría entre los monos aulladores | 28 |
| Objetivos y organización de esta tesis doctoral | 30 |
| CAPÍTULO II | 32 |
| DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA POTENCIAL DE <i>ALOUATTA GUARIBA</i> <i>CLAMITANS</i> Y <i>A. CARAYA</i> | 32 |
| Introducción | 32 |
| Áreas de ocupación potencial | 32 |
| La ecorregión del Bosque Atlántico: el hogar de <i>A. guariba clamitans</i> y <i>A.</i> <i>caraya</i> en Misiones, Argentina | 35 |
| Objetivos específicos del presente capítulo | 41 |
| Materiales y Métodos | 41 |
| Elección de variables ambientales utilizadas con MaxEnt | 41 |
| Colección de datos de presencia de <i>A. caraya</i> y <i>A. guariba clamitans</i> | 42 |
| Especímenes depositados en museos | 43 |
| Publicaciones en revistas | 43 |
| Datos obtenidos a través de observaciones y relevamientos a campo | 44 |
| Consideraciones para el modelado a través de MaxEnt | 46 |
| Resultados | 47 |
| Distribución potencial de <i>A. caraya</i> en Sudamérica | 47 |
| Distribución potencial de <i>A. guariba clamitans</i> en Sudamérica | 49 |
| Área de simpatría potencial de ambas especies de aulladores | 51 |

| | |
|--|-----|
| Distribución potencial de ambas especies de aulladores en Misiones: análisis a través del uso del suelo en la provincia | 53 |
| Discusión | 56 |
| CAPÍTULO III | 65 |
| METODOLOGÍA GENERAL PARA EL ESTUDIO DE LAS VOCES DE CORTA Y LARGA DISTANCIA DE <i>A. CARAYA</i> Y <i>A. GUARIBA CLAMITANS</i> EN SINTOPÍA EN EL P.P. EL PIÑALITO, MISIONES. | 65 |
| Introducción | 65 |
| Sitio de estudio | 65 |
| Grupos de estudio | 68 |
| Período de estudio | 70 |
| CAPÍTULO IV | 72 |
| REPERTORIO VOCAL DE <i>A. CARAYA</i> Y <i>A. GUARIBA CLAMITANS</i> EN SINTOPÍA EN EL P.P. EL PIÑALITO | 72 |
| Introducción | 72 |
| Las voces de los monos aulladores (<i>Alouatta</i> spp.) | 74 |
| Las voces de especies de primates viviendo en simpatria | 77 |
| Objetivos específicos del presente capítulo | 78 |
| Materiales y Métodos | 79 |
| Registro de las voces de los monos aulladores | 79 |
| Análisis acústico de las voces registradas | 81 |
| Resultados | 84 |
| Repertorio vocal de corta distancia de <i>A. caraya</i> : estructura y contexto de las voces | 85 |
| Voces emitidas durante la alimentación | 91 |
| Voces emitidas en contextos de tensión..... | 93 |
| Voces emitidas durante el aislamiento o separación de individuos | 95 |
| Voces emitidas durante el juego | 98 |
| Voces emitidas durante las agresiones entre individuos | 103 |
| Voces emitidas durante el conflicto madre-cría..... | 109 |
| Repertorio vocal de corta distancia de <i>A. guariba clamitans</i> : descripción y contexto de las voces..... | 114 |
| Comparación acústica entre voces similares de corta distancia de <i>A. caraya</i> y <i>A. guariba clamitans</i> | 118 |

| | |
|--|------------|
| Vocalizaciones emitidas durante la alimentación | 120 |
| Vocalizaciones emitidas durante el juego..... | 121 |
| Vocalizaciones emitidas en contextos de tensión..... | 122 |
| Vocalizaciones emitidas durante el conflicto madre-cría | 123 |
| Vocalización emitida en contexto desconocido..... | 128 |
| Voces de larga distancia (aullidos) de <i>A. caraya</i> | 129 |
| Voces de larga distancia (aullidos) de <i>A. guariba clamitans</i> | 135 |
| Discusión..... | 143 |
| | |
| CAPÍTULO V..... | 154 |
| FUNCIÓN ÚLTIMA DE LAS VOCES DE LARGA DISTANCIA DE ALOUATTA CARAYA Y A. GUARIBA CLAMITANS VIVIENDO EN SINTOPÍA: EVIDENCIA A FAVOR DE LA DEFENSA DE PAREJAS | |
| Introducción..... | 154 |
| Objetivos específicos de este capítulo..... | 157 |
| Hipótesis y predicciones..... | 158 |
| Materiales y Métodos..... | 160 |
| Toda de datos sobre el comportamiento vocal de larga distancia..... | 161 |
| Análisis de datos..... | 162 |
| Resultados..... | 164 |
| Discusión..... | 175 |
| | |
| CAPÍTULO VI..... | 182 |
| CONCLUSIONES GENERALES Y FUTURAS LÍNEAS DE INVESTIGACIÓN..... | 181 |
| Bibliografía..... | 187 |
| | |
| APÉNDICE I..... | 205 |
| TABLA II2..... | 205 |
| TABLA II3..... | 216 |

Resumen

Los monos aulladores (*Alouatta* spp.) son primates Neotropicales con una amplia distribución geográfica, que se extiende desde México hasta el sur de Brasil y Noreste de Argentina. El presente trabajo de tesis doctoral aborda dos aspectos diferentes de dos especies de monos aulladores (*Alouatta caraya* y *Alouatta guariba clamitans*): su distribución geográfica potencial y su comportamiento vocal. En Argentina *A. caraya* se encuentra ampliamente distribuido en el norte de nuestro país (presente en Misiones, Corrientes, Chaco, Formosa y Santa Fe) en tanto que *A. guariba clamitans* solo se halla presente en la provincia de Misiones. A través del modelo de nicho ecológico MaxEnt modelé la distribución geográfica potencial de ambas especies en toda Sudamérica. Para lo cual utilicé 19 variables bioclimáticas y reuní, en una extensa base de datos, localidades de presencia de ambas especies en toda su distribución. Esta base de datos estuvo compuesta por localidades provenientes de 3 fuentes diferentes: especímenes depositados en museos, publicaciones de revistas y relevamientos a campo. Dentro de Argentina, concentré mi atención particularmente en la provincia de Misiones, donde ambas especies se hallan viviendo en simpatria, el conocimiento de su distribución geográfica es escaso y reiteradas epidemias de fiebre amarilla afectaron negativamente a las poblaciones de monos aulladores. Dentro de Misiones realicé durante marzo de 2008 a noviembre de 2009, 12 relevamientos (cada relevamiento tuvo una duración de 6.16 ± 0.60 días) a 35 áreas protegidas y no protegidas. Los resultados del modelado de MaxEnt revelaron áreas de Sudamérica con características de hábitat aptas para la presencia de una o ambas especies donde las mismas no han sido aún registradas. Realizar futuras campañas de campo para confirmar la presencia de estas especies de aullador en zonas predichas por el modelo sería fundamental para describir nuevas localidades de presencia, trazar más finamente su distribución geográfica y comprender mejor los requerimientos de nicho de ambas especies. A pesar del alto esfuerzo de muestreo, los resultados de mis relevamientos a las áreas dentro de Misiones, aportaron escasos datos de presencia (10 localidades para *A. guariba clamitans* y 13 para *A. caraya*), lo que indica la delicada situación de los aulladores en ésta provincia. MaxEnt señaló condiciones de hábitat aptas para la presencia potencial de ambas especies dentro de toda la extensión de Misiones, sin embargo cuando a este modelo superpuse un mapa de uso de suelo para la provincia, pudo verse que por fuera de las grandes áreas protegidas el Bosque Atlántico se encuentra altamente fragmentando y modificado, reduciendo drásticamente la posibilidad de que primates arborícolas ocupen esas áreas. Maximizar los esfuerzos de conservación de ambas especies de aulladores en la porción Noreste de Argentina es prioritario para evitar el descenso poblacional de estos primates a niveles irrecuperables y la extinción de *A. guariba clamitans* en Argentina.

Otra de las etapas de trabajo que componen esta tesis, estuvo dedicada al estudio de diversos aspectos del comportamiento vocal de ambas especies de aulladores viviendo en sintopía en el Parque provincial El Piñalito en Misiones (Argentina). Seguí a cuatro grupos de aulladores (dos de cada especie) durante un período de 12 meses consecutivos (diciembre de 2006-noviembre de 2007). A través de grabaciones que obtuve en el campo y mediciones de los principales parámetros acústicos, describí el repertorio vocal completo de corta y larga distancia de ambas especies. Distinguí un total de 12 voces de corta distancia (utilizadas en la comunicación entre los individuos de un mismo grupo social) para *A. caraya* y 8 para *A. guariba clamitans*. Además de estas voces de corta distancia, grabé y describí los aullidos (voces potentes cuya funcionalidad está asociada

a la comunicación a grandes distancias entre grupos vecinos). Cada una de las voces registradas, estuvo asociada a un determinado contexto, el cual también describí. Una vez descriptas todas las voces, me concentré en los contextos y posible función última de los aullidos. Durante el período de estudio y seguimiento de los cuatro grupos, registré cada vez que el grupo focal (grupo seguido aquel día) emitía aullidos, el contexto en el cual eran emitidos (encuentros intergrupales, respuesta a otro aullido o espontáneamente) y los individuos que participaban del coro. Mi objetivo fue el de poner a prueba las tres hipótesis propuestas (no mutuamente excluyentes) en relación a la función adaptativa de estos aullidos: 1) Hipótesis de la defensa del alimento/espacio: los aullidos funcionan en la protección de los recursos alimenticios dentro de las áreas de acción, 2) Hipótesis de la defensa de las parejas: los machos aúllan para defender a las hembras de su grupo (de machos solitarios o residentes en otros grupos) y 3) Hipótesis de la evasión de infanticidio: debido a que el infanticidio es una estrategia reproductiva utilizada por los monos aulladores, podría ocurrir que tanto el aullido de los machos como el de las hembras desalentara a un macho externo al grupo (potencial infanticida) de ingresar a este. Los resultados que obtuve no sustentaron ni la hipótesis de la defensa del alimento/espacio ni la de la evasión de infanticidio. En cambio mis resultados sí apoyaron la hipótesis de la defensa de las parejas como función última de estas voces.

Todos los objetivos propuestos en este trabajo de tesis fueron alcanzados y los resultados aquí obtenidos no sólo aumentaron el conocimiento sobre estas dos especies de monos aulladores sino que además abrieron futuras líneas de investigación que podrán ayudar a esclarecer otros aspectos, tanto de sus requerimientos ecológicos como de su comunicación vocal.

Palabras clave: aullador negro-y-dorado, aullador marrón, MaxEnt, repertorio vocal, voces suaves, función adaptativa, aullidos.

Abstract

Howler monkeys (*Alouatta* spp.) are Neotropical primates with a broad geographical distribution, ranging from Southern Mexico to Southern Brazil and Northeastern Argentina. The present thesis covers two different aspects of two howler monkey species (*Alouatta caraya* and *A. guariba clamitans*): their potential geographic distribution and their vocal behavior. *Alouatta caraya*'s distribution range in Argentina covers the Northern portion of the country (including Misiones, Corrientes, Chaco, Formosa and Santa Fe), while *A. guariba clamitans* is only present in the Misiones province. Through the ecological niche model MaxEnt, I modeled the potential distribution of both species in South America. For this purpose I used 19 bioclimatic variables and presence localities, organized into an extensive database, of both species within their entire distribution range. This database was composed of presence localities from three different sources: museum specimens, published data and field data. Within Argentina, I focused my attention on the Misiones province, where both species live in sympatry, their geographic distribution is mostly unknown and yellow fever outbreaks repeatedly decimated howler monkey populations. During March 2008 and November 2009 I conducted 12 surveys (each surveys 6.16 ± 0.60 days) to 35 protected and non protected areas within this province. MaxEnt results revealed areas within South America with suitable habitat and potential presence (for one or both howler species) in which none of them has been observed. Future surveys in the areas predicted by the model with potential presence of these two howler species will be extremely important to describe new presence localities, to draw a more detailed geographic distribution and for a better understanding of the ecological niche requirements of both species. Despite the great sampling effort, my surveys within Misiones provided scarce presence localities for both species (10 for *A. guariba clamitans* and 13 for *A. caraya*), which indicates the critical situation of these primates in this province. MaxEnt marks the presence of suitable habitat for both species within the entire Misiones province, but when I overlapped a land use map it showed that outside the principal protected areas most of the landscape is highly altered and fragmented, drastically reducing the possibility for arboreal primates to occupy those areas. To maximize conservation efforts in the Misiones province is essential to avoid the extinction of *A. guariba clamitans* in Argentina.

Another part of this thesis includes the study of the vocal behavior of these two howler species living in syntopy in El Piñalito Provincial Park in Misiones (Argentina). I followed four howler groups (two of each species) during 12 consecutive months (December 2006-November 2007). I used vocal recordings obtained in the field and measurements of several acoustic parameters to describe the complete vocal repertoire (soft and loud calls) of both species. I distinguished a total of 12 soft calls (involved in the intra-group communication) for *A. caraya* and 8 for *A. guariba clamitans*. Besides these soft calls, I also recorded and described the loud calls (powerful voices involved in the inter-group communication between neighboring groups/individuals separated over long distances). All calls recorded were described within the context in which the voice was emitted, as long as the possible functions of all the voices. After the detailed description of the vocal repertoire, I focused my attention on loud calls (known also as roars or howls) to explore the ultimate functions of these particular voices. During the study period, every time the focal group (i.e. the group followed that day) roared, I recorded the context (i.e. group encounter, answer to another roar heard or spontaneous

roaring) and the identity of the individuals who participated in the chorus. My purpose was to test the three non-mutually exclusive hypotheses about the adaptive function of these howls: 1) the resource/space defense hypothesis, which holds that howlers roar to protect the food within their home ranges, 2) the mate defense hypothesis, which states that males roar to protect females from their own group from outsider males (solitary males or residents in other groups) and, 3) the infanticide avoidance hypothesis. Since the infanticide is a reproductive strategy use by howler monkeys, roars (from males and females) can play a role in the defense of unweaned infants resident in the group, preventing the entrance of another male (potentially infanticidal) into the group. My results did not support the resource defense hypothesis neither did the infanticide avoidance hypothesis. On the other hand, my results supported the mate defense as an ultimate function of the roaring behavior in howler monkeys.

All objectives proposed for this thesis were reached and the results obtained, not only contributed to increase the knowledge of these two howler monkey species, but also open future study lines that will help to enlighten other aspects about their ecological niche requirements and vocal behavior.

Key words: black-and-gold howler monkey, brown howler monkey, MaxEnt, vocal repertoire, soft calls, adaptive function, roars.

Capítulo I

Los monos aulladores

Introducción

Los monos aulladores (*Alouatta* spp.) son primates Neotropicales, cuya distribución geográfica se extiende desde México hasta el sur de Brasil y norte de Argentina [Crockett 1986] (Fig.II).

Fig. II

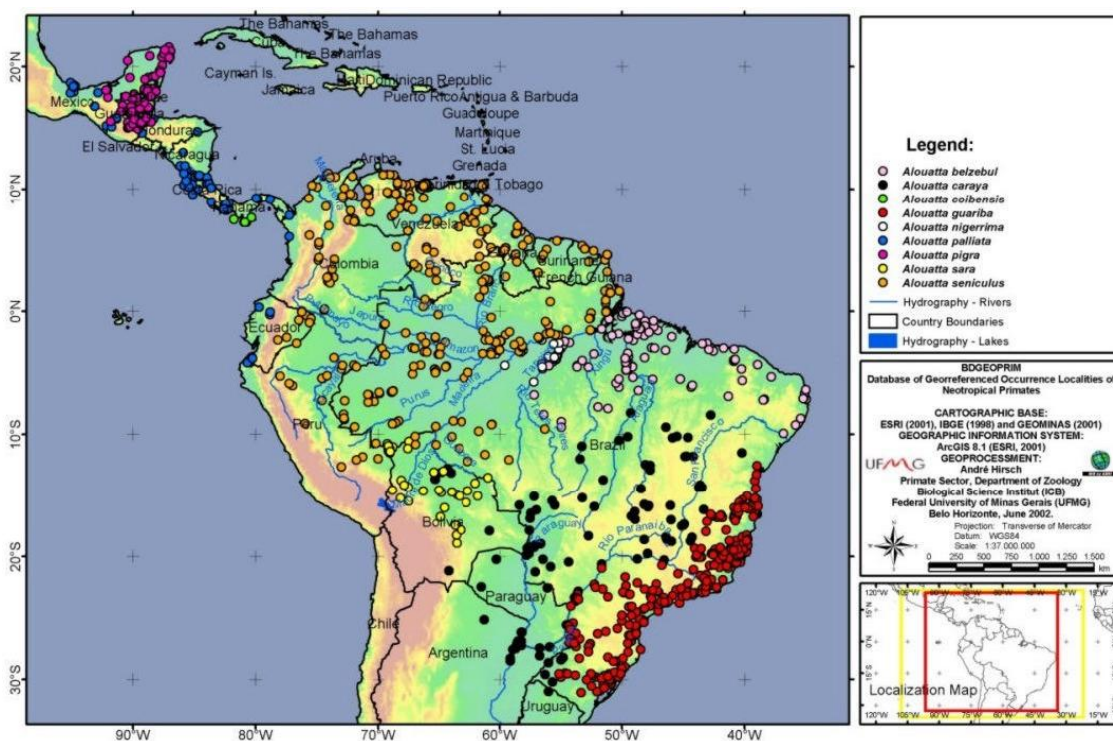


Fig. II: Distribución geográfica de las diferentes especies del género *Alouatta* (www.icb.ufmg.br/~primatas/alouatta_map.htm) [Hirsh et al. 2002].

Los monos aulladores poseen el rango de distribución geográfica más extenso de todos los primates Platyrrhini, ocupando una gran diversidad de ambientes [Eisenberg 1979; Wolfheim 1983]. Pueden hallarse en áreas por encima de los 2.300 msnm, así

como en bosques lluviosos siempre verdes o bosques secos deciduos o semi-deciduos [Glander 1978; Eisenberg 1979; Milton 1980; Wolfheim 1983]. Actualmente se reconocen nueve o diez especies dentro de este género [Groves 2001; Cortés-Ortiz 2003, Wilson & Reeder 2005].

Las relaciones filogenéticas establecidas entre las especies del género *Alouatta*, utilizando secuencias de ADN mitocondrial, permiten inferir una diversificación de los aulladores iniciada por un proceso de vicarianza a causa del surgimientos de los Andes [Cortés-Ortiz et al. 2003]. Este proceso dio lugar a la diferenciación de los aulladores en dos grande grupos, el que comprende a los monos aulladores de América Central (*Trans-Andean*) y el de los aulladores de América del Sur (*Cis-Andean*), ambos monofiléticos [Cortés-Ortiz et al. 2003, Fig. I2]. El tiempo de divergencia estimada entre estos dos grupos es de 6.6-6.8 Ma [Cortés-Ortiz et al. 2003]. Para las especies de aulladores distribuidas en la actualidad en Sudamérica, la formación del río Amazonas, ocurrida en el Mioceno tardío [Lundberg et al. 1998] podría haber actuado como una barrera, favoreciendo el mecanismo de especiación, mientras que las causas que originaron las especies de América Central, permanecen poco claras [Cortés-Ortiz et al. 2003]. Las dos especies de monos aulladores (*A. caraya* y *A. guariba clamitans*) que son objeto de estudio de la presente tesis, pertenecen a cada uno de los principales clados del grupo *Cis-Andean*, cuya divergencia se sitúa en 5.1 Ma.

Fig. I2

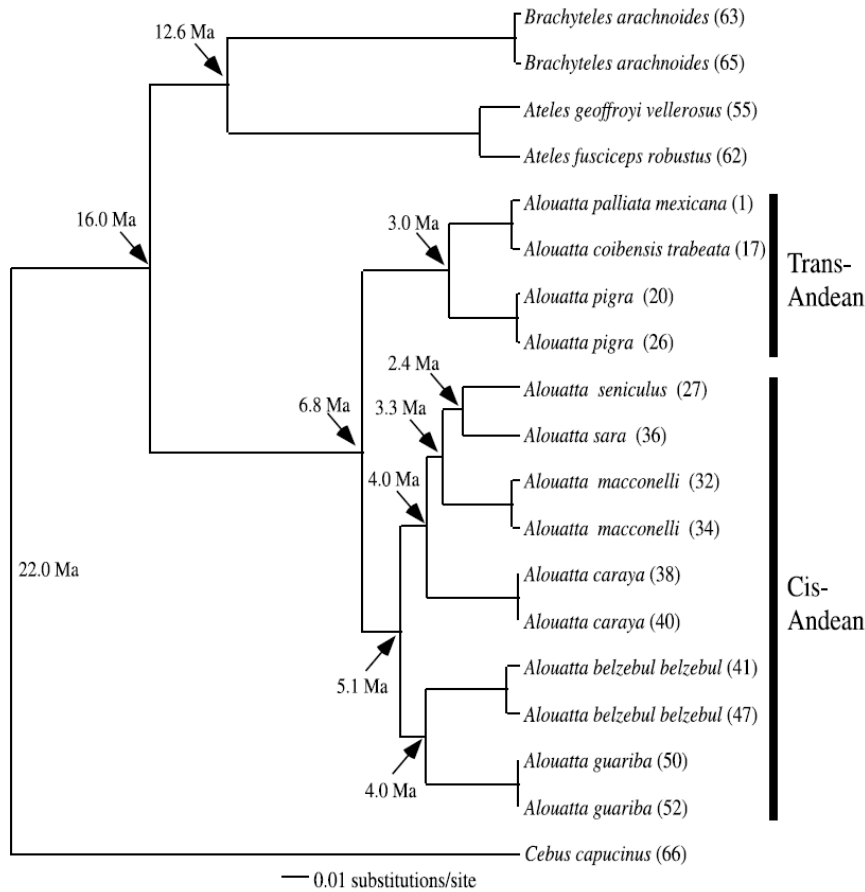


Fig. I2: Relaciones filogenéticas entre las especies del género *Alouatta* [reproducido de Cortés-Ortiz et al. 2003].

Características ecológicas y de comportamiento de los monos aulladores

Los monos aulladores, junto a los monos araña (*Ateles* spp.), los miquis (*Brachyteles* spp.) y los monos lanudos (*Lagothrix* spp.) son los primates Neotropicales de mayor tamaño [Napier & Napier 1967; Milton 1982], perteneciendo a la familia *Atelidae*. El peso de un individuo adulto de mono aullador puede oscilar entre 4 y 10 kg. [Crockett & Esenberg 1987]. Todas las especies del género *Alouatta* se caracterizan por presentar dimorfismo sexual, siendo los machos más grandes que las hembras, pero solamente una especie (*Alouatta caraya*) y una subespecie (*Alouatta guariba clamitans*)

presentan además, un marcado dicromatismo sexual, cambiando los machos de color en la pubertad [Thorington et al. 1979].

La particularidad anatómica más sobresaliente de los monos aulladores, es aquella que les ha permitido exhibir el comportamiento más conspicuo de su repertorio; los aullidos. La presencia de un hueso hioides muy desarrollado forma una caja de resonancia, donde estas vocalizaciones de larga distancia se amplifican [Crockett & Eisenberg 1987]. El tamaño de este hueso hioides varía entre las diferentes especies del género y es notablemente mayor en los machos que en las hembras [Kelemen & Sade 1960; Crockett & Eisenberg 1987]. Debido a su gran potencia, los aullidos pueden viajar grandes distancias (*ca.* 1 km) [Baldwin & Baldwin 1976a].

Los monos aulladores son primates de hábitos diurnos [Neville 1972], con una dieta de tipo *folívora-frugívora*; con una extensiva explotación de las hojas y en menor medida de frutos y flores [Milton 1980; Di Fiore & Campbell 2007]. El consumo de proteína animal es muy bajo y se reduce a algunos pocos insectos (como hormigas y termitas), mayormente ingeridos por accidente [Crockett & Eisenberg 1987]. A diferencia de otras especies de primates folívoros de la Subfamilia *Colobinae* en África, cuyo tracto digestivo se complementa con numerosos sacos en el estómago y/o bacterias simbiotes, los monos aulladores no presentan marcadas adaptaciones morfológicas o fisiológicas para digerir la celulosa proveniente de las hojas [Milton 1980; Milton 1982]. Como consecuencia de esta dieta (pobre en energía rápida) y de la falta de marcadas modificaciones en el tracto digestivo que ayuden a absorber más eficientemente los nutrientes, los aulladores se encuentran restringidos energéticamente, lo que explicaría sus pasivos patrones de actividad diarios y sus largos períodos de descanso [Milton 1980].

Los monos aulladores son primates que viven en grupos socialmente estables -llamados también tropas-. Los factores que influyen, modelando el tamaño de los grupos en los primates (de cualquier especie conocida) han sido objeto de debate, siendo hoy en día un aspecto de la primatología con más preguntas que respuestas. El tamaño de un grupo, estaría influenciado por factores ecológicos, como la densidad poblacional en el área (número de individuos/km²), la competencia intra-grupal por el alimento, la presión de predación y/o la presión por infanticidio [Crockett & Eisenberg 1987; Dunbar 1987; Isbell 1994; Janson et al. 1995; Janson 2000; Crockett & Janson 2001; Ryan et al. 2008]. Sin embargo, otros factores relacionados a comportamiento afiliativos

y de cooperación entre los individuos de un grupo [Sussman & Gabor 2004], también podrían estar influenciando fuertemente la cantidad de individuos que componen el tamaño de grupo medio en una población dada. El tamaño medio de una tropa de monos aulladores puede variar entre 4.4 individuos (en *Alouatta pigra*) y 23 individuos (en *Alouatta palliata*) [Bolin 1981; Milton 1980].

La mayoría de las especies de primates, viven en grupos en los cuales las hembras son el sexo filopátrico (permanecen toda su vida en el grupo en el que nacen), aunque hay excepciones en la mayoría de los principales clados dentro de este orden de mamíferos [Wrangham 1980; Isbell & Young 2002]. En los monos aulladores, al alcanzar la madurez sexual (dependiendo de la especie esto puede ocurrir a partir de los 3 años de edad) [Clarke & Glander 1984; Mendes 1989; Crockett & Pope 1993; Calegario-Marques & Bicca-Marques 1996; Clarke & Glander 2008], los individuos de ambos sexos dejan su grupo natal para integrarse a un grupo ya formado, o para asociarse a otros individuos y formar un grupo nuevo [Rudran 1979]. Entre las hembras residentes de un grupo, al menos en *A. seniculus*, se ha observado una fuerte competencia por interferencia, lo que sugiere que el ingreso exitoso de las hembras a grupos ya establecidos depende del resultado de la competencia intra-sexual dentro de los grupos [Crockett 1984]. A pesar del alto costo que significa esta migración (muerte, imposibilidad de reproducirse o reproducirse a una edad demasiado avanzada), las hembras podrían verse forzadas a hacerlo, debido a que las oportunidades de reproducción dentro de su grupo natal serían demasiado limitadas [Crockett 1984].

El tamaño del área de acción que es ocupada por un grupo de monos aulladores, puede variar en función de la densidad y distribución de los recursos alimenticios dentro de la misma [Crockett & Eisenberg 1987; Di Fiore & Campbell 2007]. Se ha observado también, que el tamaño del área de acción es inversamente proporcional a la densidad poblacional de monos en el lugar (más cantidad de individuos/km², grupos con áreas de acción más pequeñas) [Crockett & Eisenberg 1987; Crockett 1996; Bravo & Sallenave 2003; Di Fiore & Campbell 2007]. La extensión de las áreas de acción reportadas en la literatura, pueden variar entre 1.7 a 125 ha. [Bravo & Sallenave 2003; Shlichte 1978, respectivamente].

La composición de las tropas ha sido descrita, en relación a la cantidad de machos adultos que contenga, como de tipo *harem* (un solo macho) o multimacho (varios machos, hasta una media de 3.9 machos por grupo en *A. palliata*) y varias

hembras [Baldwin & Baldwin 1976b Eisenberg 1979]. Dentro de las tropas, puede distinguirse un *macho dominante* (o *macho alfa*) por ser el que tiene acceso casi exclusivo a las hembras receptivas del grupo [Glander 1980; Clarke 1983; Sekulic 1983 aunque ver Wang & Milton 2003]. Sin embargo, han sido registrados casos de hembras copulando con machos de otra tropa (*copulas extra-tropa*), así como con otros machos (no alfa) de su misma tropa [Sekulic 1983; Kowalewski & Garber 2010; Holzmann obs. pers.]. Este comportamiento de las hembras de copular con otros machos (además del macho alfa) ha sido interpretado como una doble estrategia, que permitiría aumentar la diversidad genética entre las sucesivas crías y reducir el riesgo de infanticidio a través de la confusión de la paternidad [Kowalewski & Garber, 2010]. El infanticidio constituye una estrategia reproductiva, frecuentemente utilizada por los machos de diversas especies de primates y particularmente por los monos aulladores, en la cual los machos adultos que ingresan nuevos al grupo y desplazan al macho alfa de su posición de dominancia, tienden a matar a los infantes que aún no han sido destetados [Rudran 1979; Crockett & Janson 2000]. Al matar a la cría, las hembras comienzan a ovular nuevamente, lo que permite al macho infanticida tener la certeza de la paternidad del nuevo infante y aumentar su éxito reproductivo [Wright 1995; van Schaik & Kappeler 1997]. El infanticidio ha sido reportado también en otras especies de primates, como en Cercopitecos (*Cercopithecus mitis stuhlmanii*) [Cords & Fuller 2010], Langures (*Presbytis entellus*), [Borries, 1997], Chimpancés (*Pan troglodytes*) [Murray et al. 2007], Sifakas (*Propithecus edwardsi*) [Morelli et al. 2008] y Monos caí (*Cebus apella nigrinus*) [Ramírez-Llorenz et al. 2008], entre otros.

A pesar de la variación estacional, observada en los nacimientos en algunas especies de monos aulladores, en algunos sitios (*A. seniculus* en los Llanos de Venezuela: Crockett & Rudran 1987 y *A. caraya* en Corrientes, Argentina: Zunino 1996), generalmente los nacimientos en estos primates ocurren a lo largo de todo el año [Crockett & Sekulic 1982; Crockett & Eisenberg 1987; Di Bitetti & Janson 2000; Strier 2001]. La estacionalidad reproductiva esta directamente relacionada con la dieta de la especie. En especies que dependen de alimentos más estacionales (como frutas e insectos), las crías serán destetadas en la época del año en la que el recurso alimenticio disponible sea más abundante [Di Bitetti & Janson 2000]. En este caso las hembras de los grupos exhibirán su período fértil en una determinada época del año y las crías nacerán en una estación del año acotada. Sin embargo, especies de primates con una

dieta menos estacional (hojas) pueden mostrar mayor flexibilidad a la hora de que sus crías sean destetadas, ya que las hojas están más ampliamente distribuidas a lo largo de todo el año y los monos aulladores pueden alimentarse de hojas maduras en las estaciones del año en las que las hojas nuevas son más escasas [Agostini et al. 2010a]. El período de gestación de las crías en los monos aulladores dura entre 180 y 194 días (alrededor de 6 meses) [Crockett & Sekulic 1982; Crockett & Eisenberg 1987] y los infantes son destetados alrededor de los 9 meses de edad [Mack 1979].

Situación de conservación

Por ser el género de primates Neotropicales con la distribución más amplia y por mostrar una gran adaptabilidad a vivir en diferentes tipos de ambientes y bajo distintas condiciones [Neville et al. 1988], sus especies no han sido consideradas como amenazadas, a excepción de dos taxa, *A. guariba guariba* y *A. coibensis*, los que se encuentran críticamente en peligro [Mittermeier et al. 1987, 1988, Mendes et al. 2008]. Los monos aulladores, debido a su dieta esencialmente folívora, son capaces de habitar áreas más pequeñas y resultarían ser menos susceptibles a las modificaciones del ambiente, que primates con una dieta esencialmente frugívora [Johns & Skorupa 1987]. Se ha observado que, en ausencia de una presión de caza severa, los monos aulladores son capaces de habitar en fragmentos de bosque alterados por causa de la acción humana [Crockett 1998; Kowalewski & Zunino 1999; Estrada et al. 2002; Zunino et al. 2007]. Sin embargo, si tenemos en cuenta que son primates de gran tamaño corporal, con un período de gestación largo, una lenta maduración sexual, y que -debido a su gran tamaño- son preferentemente cazados [Wolfheim 1983; Happel et al. 1987; Johns & Skorupa 1987], la supervivencia a largo plazo de los monos aulladores en ambientes fragmentados, se encuentra severamente comprometida [Zunino & Bravo 1996; Crockett, 1998; Arroyo-Rodríguez & Dias 2010]. Un estudio reportó una drástica reducción en el tamaño medio de grupo en *A. palliatta*, tras la deforestación y alteración de una porción de monte en Costa Rica [Clarke et al. 2002]. La muerte de los individuos se debería a la reducción en la disponibilidad de alimento, la alteración de las rutas migratorias entre los grupos, como resultado en parte de la construcción de un sistema de canales en el lugar [Clarke et al. 2002]. En el Chaco húmedo argentino la fragmentación provocada por la acción del hombre altera los patrones naturales de

dispersión de los individuos dando como resultado, grupos con individuos altamente emparentados [Oklander et al. 2010]. Esta modificación en los patrones naturales de transferencia de los individuos entre grupos, podría provocar una reducción en el flujo génico de las poblaciones residentes en ambientes fragmentados [Oklander et al. 2010]. También se han reportado alteraciones en el comportamiento alimenticio de los individuos confinados a fragmentos, como individuos adultos de *A. caraya*, alimentándose de huevos de gallina doméstica, en un mínimo y empobrecido fragmento de monte (rodeado por plantaciones de soja) en el sur de Brasil [Bicca-Marques et al., 2009]. Además de la pérdida del hábitat natural, como factor que afecta negativamente las poblaciones de monos aulladores, numerosas epidemias de fiebre amarilla han sido reportadas, afectando seriamente a las poblaciones de monos aulladores a lo largo de toda su distribución (Elton, 1955; Bryant et al., 2003; Viégas Sallis et al., 2003; Rudran & Fernández-Duque, 2003; Holzmann et al., 2010). Los monos aulladores, junto con los monos araña, son las especies de primates Neotropicales más sensibles al virus de la fiebre amarilla, en los cuales las infecciones son casi sin excepción, fatales [Ruch 1959]. En relación a la conservación de las diferentes especies de aulladores, un tema sobre el cuál existe aún muy poca información concreta, es la pérdida de individuos a través del tráfico ilegal. *A. caraya* es una de las especies más comercializadas en nuestro país [Bertonati 1995].

Especies estudiadas en esta tesis

Alouatta guariba clamitans

El mono aullador marrón (*Alouatta guariba*) es una especie endémica de la ecorregión del Bosque Atlántico y comprende dos subespecies: *A. guariba guariba* y *A. guariba clamitans* [Groves 2001, Fig.I3]. El límite geográfico entre ambas subespecies es, hasta hoy en día, confuso y sujeto a varias interpretaciones en base a la evidencia. La división entre ambas subespecies ha sido ubicada en el Río Dulce (entre los estados de Espírito Santo y Minas Gerais en Brasil), aunque avistajes posteriores correrían este límite 300 km. más al norte, hasta el Río Jequitinhonha (entre los estados de Bahía y Minas Gerais en Brasil) [Kinzey 1982; Rylands et al. 1988]. *A. g. guariba* se encontraría en la porción norte, desde el estado de Bahía y norte de Minas Gerais (al norte del Río

Jequitinhonha) y *A. guariba clamitans* en la porción sur, desde Minas Gerais (al sur del Río Jequitinhonha) hasta el estado de Rio Grande do Sul en Brasil y la provincia de Misiones en Argentina [Rylands 1988; Hirsh et al. 1991]. Sin embargo, entre el Río Dulce y el Río Jequitinhonha se han encontrado grupos de *Alouatta guariba* que podrían corresponder a cualquiera de las dos subespecies mencionadas [Rylands et al. 1988].

Fig. I3:

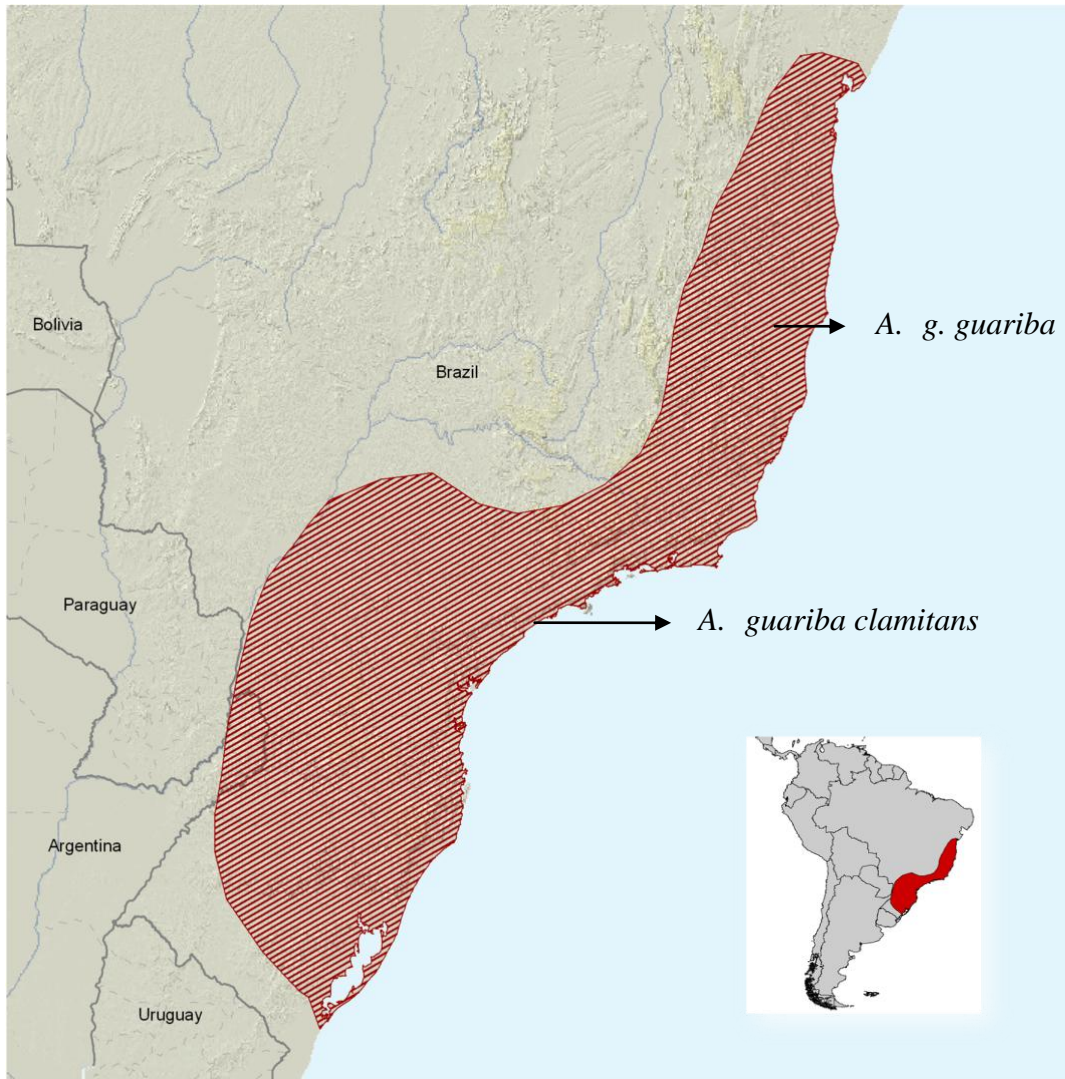


Fig. I3: Distribución geográfica de *Alouatta guariba*: spp. *guariba* en el norte y spp. *clamitans* en el sur [Mendes et al. 2008].

En la Argentina, *A. guariba clamitans* es la única subespecie presente y se encuentra únicamente en la provincia de Misiones [Mudry et al. 2006].

Esta especie de mono aullador presenta un pelaje de color marrón-rojizo en estado adulto (Fig.I4) [Mendes 1989]. Cuando los individuos nacen, el color de su pelo es oscuro y al llegar a la madurez sexual, el color de su pelo se va haciendo más rojizo. Los machos adultos son de color más anaranjado que las hembras adultas.

Fig. I4:



Fig. I4: Individuos adultos de *Alouatta guariba clamitans* en el Parque provincial El Piñalito, Misiones (Argentina). El macho a la izquierda y la hembra a la derecha.

La dieta de *A. guariba clamitans* es similar a la de las demás especies del género, esencialmente folívora (aunque aprovecha los frutos y flores disponibles en las diferentes estaciones del año) [Galetti et al. 1994; Miranda & Passos 2004; Agostini et al. 2010a]. En cuanto a sus patrones de actividad diaria, ocupan la mayor parte del día en descansar, seguido por las actividades de alimentación y movimiento [Mendes 1989; Chiarello 1993a; Agostini et al. 2010b].

El tamaño medio de los grupos de esta especie es de 4.9 individuos [Chiarello 1992] y el tamaño de las áreas de acción reportadas oscila entre 4.1 y 70 ha. [Chiarello 1993b; Agostini et al. 2010b, respectivamente]. No fue observada hasta el momento, estacionalidad reproductiva en *A. guariba clamitans*, registrándose nacimientos durante todo el año [Strier 2001].

La situación de conservación es particularmente preocupante para la subespecie del norte (*A. g. guariba*), la cual es considerada con el *status* de “Críticamente

Amenazada” debido al pequeño rango de su distribución geográfica y al mínimo tamaño de su población [Mendes et al. 2008]. Para *A. guariba clamitans*, la categorización a nivel global es de “Preocupación Menor” [Mendes et al. 2008]. Sin embargo, en Argentina esta subespecie está categorizada por el Libro Rojo de los Mamíferos Amenazados como “en peligro” (EN), debido a su reducido rango de distribución y su desconocido estado poblacional [SAREM, Díaz & Ojeda, 2000]. Por causa de las recientes epidemias de fiebre amarilla que afectaron severamente la población de monos aulladores en Misiones [Holzmann et al. 2010], una recategorización de esta especie, siguiendo los criterios regionales propuestos por la IUCN (trabajo en curso), la ubicaría como “críticamente amenazada” (CR) [Bárquez et al. en prep.]. En Misiones, esta especie es considerada Monumento Natural Provincial y por lo tanto está estrictamente protegida por ley, junto a otras especies como el Yaguareté (*Panthera onca*) y el Águila Harpía (*Harpía harpija*).

Alouatta caraya

La distribución geográfica de *Alouatta caraya* ocupa típicamente las porciones mas húmedas de la ecorregión de Chaco, Cerrado, Pantanal, parte de la Caatinga y pequeñas porciones del Bosque Atlántico, en Brasil, Bolivia, Paraguay y Argentina (Rumiz, 1990; Fernández-Duque et al. 2008, Figura I5). Dentro de Argentina, podemos encontrar esta especie en las provincias de Corrientes, Misiones, Chaco, Formosa y norte de Santa Fé (Mudry et al. 2006). *A. caraya* no posee subespecies [Groves 2001].

Fig. I5

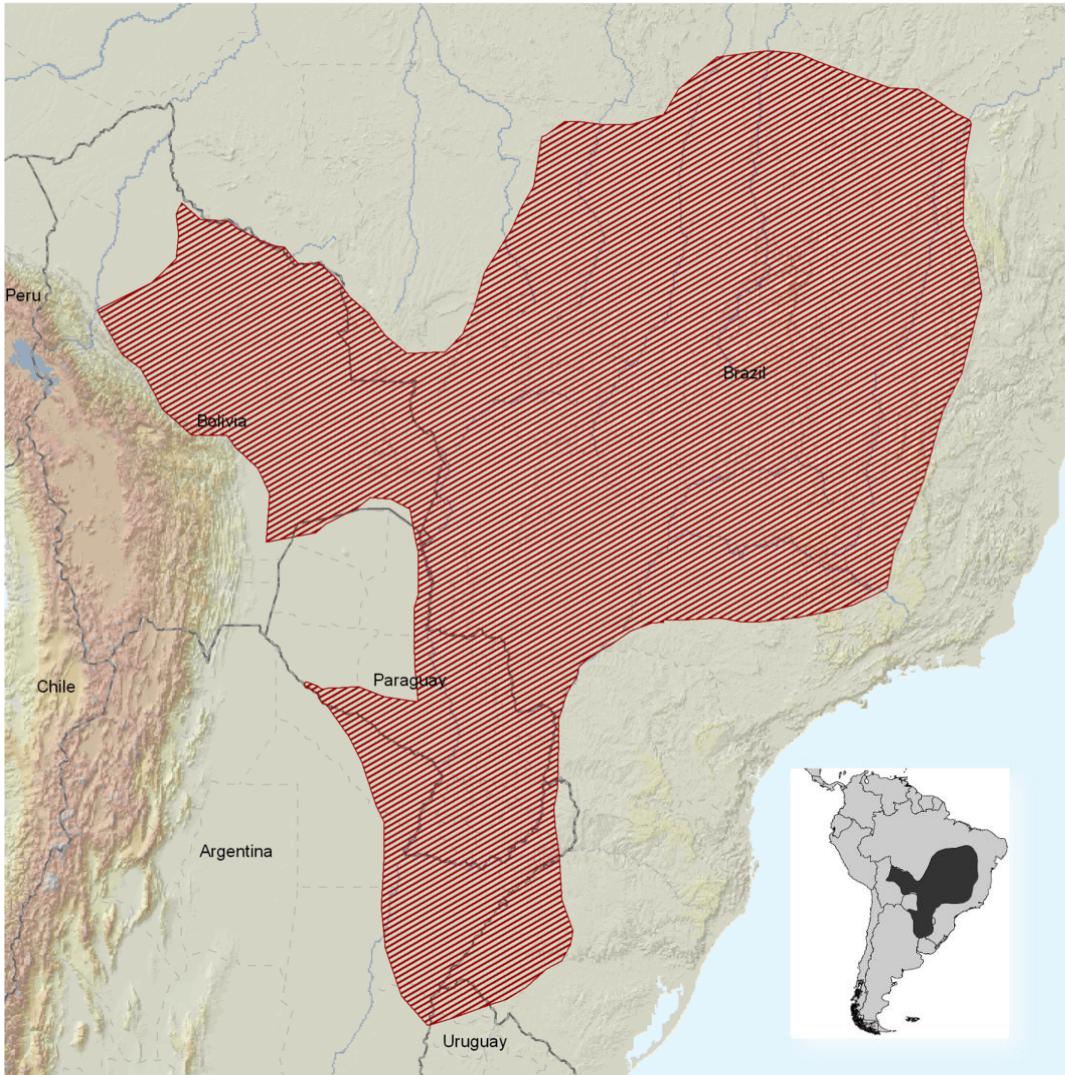


Fig. I5: Distribución geográfica de *A. caraya* [Fernández-Duque et al. 2008].

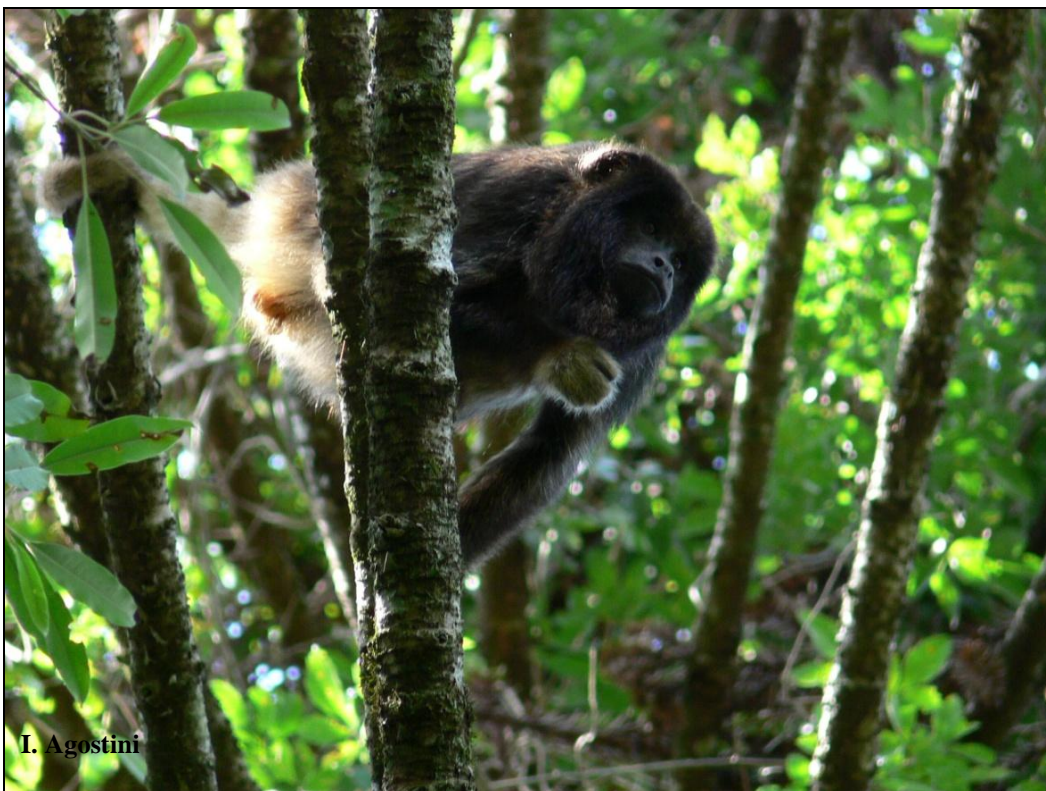
Una característica notable de *A. caraya*, es su marcado dicromatismo sexual. Los individuos inmaduros y hembras adultas poseen el pelaje de color amarillo claro, mientras que los machos al llegar a la pubertad comienzan a cambiar su color hasta lucir un pelaje negro oscuro muy intenso (Shoemaker, 1978, Figura I6 a,b,c).

Fig. I6:

(a)



(b)



(c)



Fig. I6: Individuos de diferentes clases de edad y sexo de *A. caraya*: (a) Macho adulto completamente negro, (b) Macho subadulto cambiando de color, las partes delanteras están oscureciéndose en tanto que las traseras son aún de color claro, (c) Hembra adulta (der.) e infante (izq.) completamente rubios.

Al igual que las demás especies del género, *A. caraya* es principalmente folívoro, aprovechando frutos y flores de estación [Zunino, 1986; Bicca- Marqués, 1994; Agostini et al., 2010a, aunque ver Bravo & Sallenave, 2003]. Los grupos de *A. caraya*, poseen un tamaño medio de 8.9 individuos [Thorington et al. 1984] y ocupan áreas de acción entre 1.7 y 112 ha. [Bravo & Sallenave 2003; Agostini et al. 2010b].

Por su amplia distribución y su plasticidad para vivir en diversos tipos de ambientes, esta especie no es considerada amenazada y está categorizada con el *status* de “Preocupación menor” tanto a nivel global como para Argentina [Fernández-Duque et al. 2008; Díaz & Ojeda 2000]. En nuestro país su situación de conservación parece ser menos preocupante que la de *A. guariba clamitans*, ya que se encuentra presente en varias provincias del noreste (Corrientes, Misiones, Chaco, Formosa y Santa Fé) y en

altas densidades en los bosques ribereños y selvas de inundación de las provincias de Chaco, Formosa y Corrientes [Thorington et al. 1984; Arditi & Placci 1990; Zunino et al. 2001]. Sin embargo la realidad de *A. caraya* en el Bosque Atlántico de Misiones, es diferente, su área de distribución es desconocida y sus densidades estimadas son muy bajas [Zunino et al. 2001; Agostini 2009].

Las áreas de simpatría entre las especies de monos aulladores

La distribución geográfica de las especies del género *Alouatta*, reconocidas hasta el momento, se caracteriza por ser mayormente parapatrica (Fig. II) y con pocas zonas de superposición entre especies (simpatría). Dentro de los casos de simpatría reportados se encuentran las zonas de solapamiento entre: *A. belzebul* y *A. caraya* [Chame & Olmos 1997], *A. caraya* y *A. seniculus* [Wallace et al. 1998; Iwanga & Ferrari 2002], *A. caraya* y *A. guariba clamitans* [Aguiar et al. 2007a, 2008; Bicca-Marques et al. 2008; Di Bitetti et al. 1994; Di Bitetti 2003; Agostini et al. 2008], *A. seniculus* y *A. belzebul* [Pinto & Setz 2000] y *A. pigra* y *A. palliata* [Cortés-Ortiz et al. 2007]. La sintopía (coexistencia de dos o más especies en un mismo sitio dentro de un área de simpatría) es una situación aún menos frecuente y sólo se ha registrado en la zona de contacto de *A. caraya* y *A. guariba clamitans* en Misiones (Argentina) [Agostini et al. 2008] y otras zonas en el sur de Brasil (Aguiar et al. 2007, 2008; Bicca-Marques et al. 2008) y entre *A. pigra* y *A. palliata* en México [Cortés-Ortiz et al. 2007].

En algunas de las áreas de sintopía reportadas, han sido registrados también grupos mixtos (conformados por individuos de las dos especies presentes en el área) observándose también individuos híbridos (o presumiblemente híbridos en base al fenotipo, en aquellos casos que no pudieron realizarse análisis genéticos) [Cortés-Ortiz et al. 2007; Aguiar et al. 2007a y 2008; Bicca-Marques et al. 2008; Agostini et al. 2008]. Hasta el momento han sido reportados casos de hibridación solo en algunas de las áreas de solapamiento mencionadas arriba: entre *A. pigra* y *A. palliata* en México [Cortés-Ortiz et al. 2007] y entre *A. caraya* y *A. guariba clamitans* en Brasil [Aguiar et al. 2007a y 2008; Bicca-Marques et al. 2008] y Argentina [Agostini et al. 2008]. El único estudio genético sobre los individuos híbridos se realizó para la zona de contacto entre *A. pigra* y *A. palliata* y mostró que solo la cruce entre hembras de *A. pigra* y

machos de *A. palliata* produce hembras (pero no machos) fértiles [Cortés-Ortiz et al. 2007]. La hibridación en estas dos especies de monos aulladores, pareciera seguir la regla de Haldane [Cortés-Ortiz et al. 2007] bajo la cual se observa que en la descendencia proveniente de la cruce entre dos individuos de especies distintas, el sexo ausente, raro o estéril en la descendencia es el heterocigótico [Haldane 1922].

La mayoría de las zonas de contacto con hibridación, reportadas arriba, se hallan en áreas donde el paisaje natural ha sido, en diferentes grados, modificado y reducido por actividades antrópicas, convirtiéndolo muchas veces en fragmentos aislados [Cortés-Ortiz et al. 2007; Aguiar et al. 2007a y 2008; Bicca-Marques et al. 2008]. Probablemente la fragmentación del ambiente promueva el confinamiento de los individuos a áreas cada vez más pequeñas, lo cual podría fomentar la formación de grupos mixtos e individuos híbridos [Bicca-Marques et al. 2008]. En estas zonas de contacto alteradas, la densidad de individuos en los fragmentos remanentes de bosque puede llegar a ser muy alta, aumentando la competencia de los individuos por el espacio, lo que podría impedir o reducir la posibilidad de ingreso a un grupo de la misma especie de los individuos que han alcanzado la madurez sexual y necesitan dispersar de su grupo natal [Cortés-Ortiz et al. 2007; Agostini et al. 2008]. Como consecuencia directa de esta competencia, los individuos que dispersan encontrarían menor resistencia a ingresar a un grupo de la otra especie presente en el área. La situación opuesta, pero con el mismo resultado, sería la encontrada en el sitio con simpatria en Misiones (Argentina), en donde la formación del único grupo mixto observado podría ser producto de la bajísima densidad de grupos en el área con la consiguiente dificultad (para los individuos dispersantes) de encontrar grupos de la misma especie donde ingresar [Agostini et al. 2008].

En estas áreas de sintopía donde especies tan similares en su morfología, fisiología y comportamiento se hallan viviendo juntas, se encuentra un enorme potencial para llevar a cabo estudios de ecología y comportamiento comparativo, ya que representan escenarios únicos bajo los cuales pueden plantearse preguntas, que difícilmente encontrarían respuesta si una sola de las especies viviera en el área, ya que permite separar las diferencias interespecíficas que resultan de la historia filogenética, de aquellas que son respuestas ecológicas y comportamentales al ambiente habitado por ambas.

Misiones es la única provincia de Argentina con poblaciones de *A. caraya* y *A. guariba clamitans* viviendo en simpatría y conteniendo -al menos un- sitio con sintopía (e hibridación) reportada [Di Bitetti et al. 1994; Agostini et al. 2008]. Estas características hacen de esta región de nuestro país un excelente lugar para maximizar las estrategias de conservación para ambas especies de monos aulladores y realizar estudios comparativos de diferentes aspectos de la ecología y el comportamiento de ambas especies.

Objetivos y organización de esta tesis doctoral

El presente trabajo de tesis tiene como objetivo principal contribuir al conocimiento general sobre diversos aspectos de la ecología, el comportamiento y la distribución geográfica de ambas especies en estudio (*Alouatta caraya* y *A. guariba clamitans*). Por afinidad de temas, la tesis puede dividirse en dos grandes secciones.

El objetivo general de la primera parte de la tesis (capítulo II) fue el de realizar un relevamiento de *Alouatta guariba clamitans* y *Alouatta caraya* en la provincia de Misiones para obtener datos actualizados de su distribución, luego de los dos últimos brotes de fiebre amarilla registrados en noviembre de 2007 y octubre de 2008. Los datos de presencia obtenidos durante el relevamiento que llevé a cabo para esta tesis, fueron incorporados a una base de datos mayor, con la cual modelé la distribución geográfica potencial de ambas especies y su área potencial de simpatría en Sudamérica, a través del modelo de nicho ecológico MaxEnt (*Maximum Entropy*). A través de este modelado analicé con mayor profundidad la situación de distribución actual y potencial de ambas especies en Misiones, teniendo en cuenta los cambios en el paisaje como producto del uso del suelo en la misma.

La segunda parte de esta tesis (capítulos III, IV y V) está dedicada al comportamiento vocal de *Alouatta caraya* y *A. guariba clamitans* viviendo en sintopía, en un área protegida de la provincia de Misiones, el Parque Provincial El Piñalito (de aquí en mas P.P. El Piñalito). El estudio del comportamiento vocal lo abordé tanto desde una perspectiva descriptiva, como a través de la puesta a prueba de hipótesis sobre las causas últimas de un tipo particular de voz: los aullidos.

El capítulo III describe la metodología general utilizada, el sitio de estudio y a los grupos de estudio. El trabajo de campo lo desarrollé junto a la Dra. Ilaria Agostini y

con la ayuda de 1 ó 2 asistentes en el campo, quienes colaboraron en la obtención de los datos. Parte de los datos tomados, fueron analizados y presentados por Ilaria Agostini en su tesis doctoral: “*Ecology and behavior of two howler monkey species (Alouatta guariba clamitans and Alouatta caraya) living in sympatry in Northeastern Argentina*” [Agostini 2009].

El capítulo IV se centra en la descripción del repertorio vocal de ambas especies viviendo en sintopía en el P.P. El Piñalito. Registré, a través de grabaciones -que obtuve en el campo-, las voces que intervienen en la comunicación (tanto intra-grupal como inter-grupal) de los grupos bajo estudio. El objetivo de este capítulo fue el de abordar la descripción, desde una perspectiva comparativa entre ambas especies, destacando las diferencias y similitudes en las voces de ambas especies y en relación con su contexto de emisión.

El capítulo V se centra en conocer el valor adaptativo de las vocalizaciones de larga distancia (aullidos) de los monos aulladores, a través del estudio del contexto de emisión de estas voces, de ambas especies viviendo en sintopía en el P.P. El Piñalito. A través del seguimiento mensual de los grupos en estudio obtuve datos sobre la emisión de aullidos, durante diferentes contextos (encuentros entre grupos, interacciones entre grupos fuera de vista y aullidos espontáneos). La situación de tener viviendo juntas a dos especies diferentes, muy similares en su ecología y comportamiento, que poseen un amplio solapamiento en la dieta (alto potencial para la competencia alimenticia) pero no en sus parejas (bajo potencial de competencia reproductiva), me brindó la posibilidad de poner a prueba las principales hipótesis acerca del recurso crítico que gatilla la producción de aullidos en un escenario casi único y novedoso en el abordaje de esta temática.

Capítulo II

Distribución geográfica potencial de *Alouatta guariba clamitans* y *Alouatta caraya*.

Introducción

Las áreas de ocupación potencial

Inferir la distribución geográfica de una especie suele ser una tarea difícil de abordar. Uno de los inconvenientes más frecuentes es contar con solo unos pocos datos de localidades donde se sabe que la especie está presente, pero se desconocen aquellos lugares donde la especie está ausente con certeza.

Los modelos de nicho ecológico, basados en datos de presencia únicamente, se han desarrollado como herramientas muy útiles para lidiar con los inconvenientes que generan los huecos en la información sobre la distribución geográfica de una especie. Estos modelos utilizan las características de hábitat, correspondientes a los sitios con presencia confirmada de una especie, para predecir la existencia de áreas con las mismas condiciones ambientales (hábitat potencial) donde la especie no ha sido registrada aún [Scott et al. 2002]. Un modelo de nicho ecológico es una aproximación al nicho *fundamental* de una especie, definido como todas aquellas condiciones que garantizan la supervivencia a largo plazo de la misma [Hutchinson 1957]. La fracción del nicho *fundamental* que es realmente ocupada por la especie, recibe el nombre de nicho *realizado* [Hutchinson 1957]. Muchas veces ocurre que, aunque las condiciones sean las adecuadas para la presencia de una especie, la especie no estará presente debido a múltiples factores biogeográficos y/o ecológicos (e.g. presencia de barreras geográficas que impiden que la especie colonice ese lugar, exclusión competitiva por otra especie, presencia de un predador, acción humana, etc.) [Pulliam 2000; Anderson & Martínez-Meyer 2004].

MaxEnt (*Maximum Entropy*) es uno de los modelos de nicho ecológico utilizados para predecir la distribución geográfica de una especie, basado únicamente en

datos de presencia [Phillips et al. 2006]. MaxEnt utiliza diferentes variables climáticas/bioclimáticas, de altitud, y/o de cobertura vegetal (entre otras), para identificar áreas aptas para la ocurrencia de una especie [Boubli & de Lima 2009], basando su predicción en una probabilidad de máxima entropía (distribución más dispersa o más cercana a la uniformidad) [Phillips et al. 2006].

MaxEnt cuenta actualmente con dos tipos de formatos de salida más utilizados: acumulativo y logístico. El formato de salida acumulativo genera un mapa con una dicotomía simple entre ambiente apto para la presencia de la especie vs. ambiente no apto, en base a las variables utilizadas para generar el modelo. Este tipo de formato de salida es menos sensible al sesgo producido por el esfuerzo de muestreo diferencial entre las áreas y como resultado dará un mapa que será interpretado como la predicción de las condiciones adecuadas para la presencia de la especie, por encima de un cierto valor umbral (ubicado en un rango entre 1-20) hasta 100. A través de la configuración de un valor umbral acumulativo, MaxEnt predecirá una tasa de omisión por debajo de la cual el ambiente no será apto para la presencia de la especie. El otro formato de salida, el logístico (actualmente el formato incluido por defecto en las versiones de MaxEnt desde 3.0 en adelante) debe ser interpretado como la probabilidad de hallar a la especie dentro del ambiente identificado como apto (por lo que el valor varía entre 0-1) [Phillips et al. 2006]. Esta probabilidad de encontrar a la especie, dependerá de cuán difícil sea obtener datos de la presencia de la misma (en definitiva de su densidad poblacional) y por lo tanto del esfuerzo de muestreo. Como generalmente cuando trabajamos con modelos de presencia, no contamos con datos de esfuerzo de muestreo, la salida logística estima la probabilidad de presencia asumiendo que el diseño de muestreo es tal que las localidades de presencia típicas tienen una probabilidad de presencia de alrededor de 0,5 [Elith et al. 2011]. De esta forma la salida logística debe ser interpretada como el 50% de probabilidades que la especie este presente en un ambiente apto [Elith et al. 2011]. Este tipo de salida es útil cuando queremos comparar la distribución potencial de dos especies cuyos rangos de distribución geográficos son similares pero sus densidades poblacionales, muy diferentes, como por ejemplo, el Pecarí (*Pecari tajacu*) y el Yaguareté (*Panthera onca*). A través de un formato de salida logístico, ambas distribuciones potenciales pueden ser comparadas contemplando las diferencias de densidad poblacional entre ambas especies [Elith et al. 2011].

Uno de los problemas que enfrentan los modelos de distribución potencial basados en datos de presencia únicamente, es el sesgo que existe en relación al muestreo diferencial entre áreas (zonas que poseen una mayor cantidad de información de la especie simplemente por ser lugares con una mayor accesibilidad o porque más cantidad de personas los visitan o viven allí) [Reddy & Dávalos 2003; Phillips et al. 2009]. Los modelos que utilizan datos de presencia/ausencia son menos susceptibles a estos problemas [Elith et al. 2011] aunque enfrentan otros referidos a la detectabilidad y a datos de ausencias confiables para la especie [Jiménez-Valverde et al. 2008]. MaxEnt ha sido testado en varias oportunidades, junto a otros algoritmos de similares características (e.g. GARP, DOMAIN, Bioclim, entre otros) y ha demostrado tener un valor predictivo mayor y ser más confiable [Phillips et al. 2004; Elith et al. 2006; Tognelli et al. 2009].

A diferencia de otros modelos de nicho ecológico similares, MaxEnt utiliza el método de umbral de independencia (*threshold-independence method*) del área bajo la curva operada por el receptor (más conocidos ambos términos como AUC, *area under the curve* y ROC, *receiver operating characteristics curves*) para evaluar su propio desempeño predictivo, lo que constituye un instrumento muy útil a la hora de ver como se ajusta el modelo a los datos con los que estamos trabajando (para más detalles de la interpretación estadística de las curvas ROC, ver Phillips et al. 2004). El AUC ha sido extensamente utilizado en el modelado de la distribución geográfica de especies y básicamente lo que nos indica su valor, es la capacidad del modelo para discriminar sitios con presencia de sitios con ausencia (o sin presencia) [Hanley & McNeil 1982]. Los valores de AUC se distribuyen de 0 a 1. Un valor de 1 indica perfecta discriminación, un valor de 0,5 indica que la capacidad predictiva del modelo no es mejor que el azar y <0.5 , la capacidad predictiva del modelo es peor que el azar [Elith et al. 2006]. Valores de $AUC \geq 0.75$ indican un buen desempeño del modelo para discriminar las áreas con y sin presencia de la especie [Elith et al. 2006].

Los modelos pueden cometer dos tipos de errores en sus predicciones: de omisión y de comisión. El primero hace referencia a que el modelo falle en predecir la presencia de una especie donde se sabe con seguridad que la especie está presente, este tipo de errores puede cometerse cuando el número de presencias de la especie es muy escaso ó las variables elegidas para modelar su distribución potencial, no son las adecuadas para la especie. El segundo tipo de error, el de comisión, hace referencia a

que el modelo prediga la presencia de la especie en un lugar donde se sabe que la especie está ausente [Phillips et al. 2006]. El peor de ambos errores es el de omisión y es el que uno debe evitar tener cuando modela la distribución potencial de una especie. Los errores de comisión son fácilmente explicables debido a las variables elegidas para modelar si modeláramos con otras variables (actualmente no disponibles, como presencia de barreras de dispersión, competencia con otra especie, etc.) probablemente se verían reducidos los errores de comisión. Para detectar ambos tipos de errores en los modelos y tratar de reducirlos, es importante tener una visión crítica sobre los mismos y no olvidar que los modelos no representan el “mundo real” sino que son herramientas que nos ayudan a representar una abstracción lo más cercana y adecuada posible de este “mundo real” [Mackenzie et al. 2006]. Tener conocimiento previo de la especie (taxonómico, de distribución, comportamiento y ecología) nos ayudará a hacer una interpretación lo más adecuada posible del modelo.

Para predecir la distribución geográfica de una especie, MaxEnt requiere de dos tipos de datos fundamentales: variables ambientales correspondientes a una determinada región geográfica y datos de presencia confirmada (coordenadas geográficas) de la/s especie/s cuya distribución geográfica potencial estamos queriendo modelar. Las variables ambientales son obtenidas a través de bancos de datos climáticos y los datos de presencia, a través de colecciones de museos, herbarios, publicaciones en revistas y relevamientos a campo.

La ecorregión del Bosque Atlántico: el hogar de *A. guariba clamitans* y *A. caraya* en Misiones, Argentina

El Bosque Atlántico es un conjunto de 15 ecorregiones de Sudamérica (Fig. II1), cuya extensión original abarcaba entre 1 y 1.5 millones de km² [Galindo-Leal & Gusmão Câmara 2003], ocupando parte de Brasil, Argentina y Paraguay. El Bosque Atlántico es considerado uno de los 25 *hotspots* (puntos calientes) de biodiversidad del planeta [Galindo-Leal & Gusmão Câmara 2003; Mittermeir et al. 2011] y es ampliamente reconocido por su gran número de endemismos [Brooks et al. 2000].

Fig. III

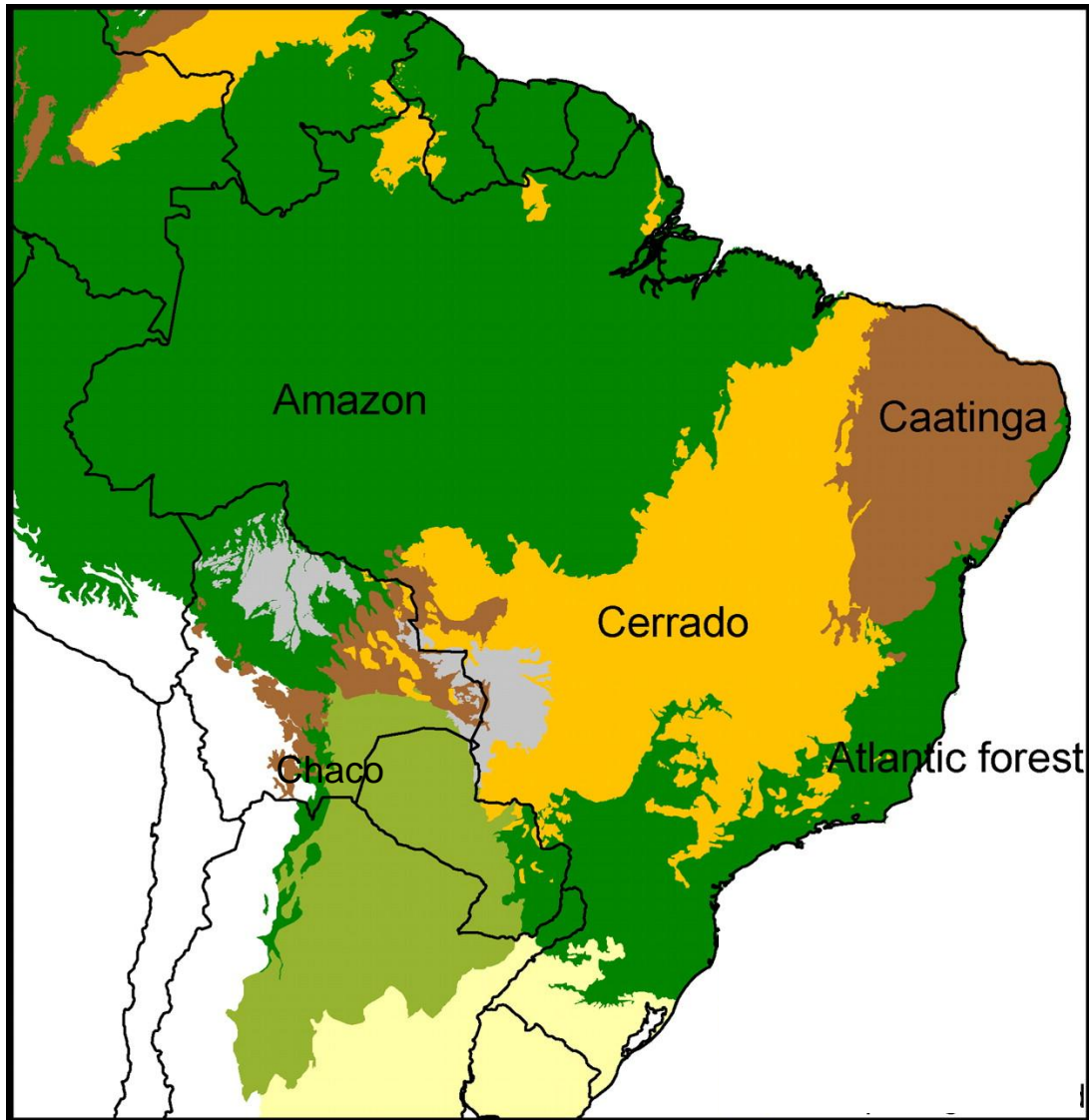


Fig III: Ubicación de algunas del las ecorregiones de Sudamérica. En verde oscuro y sobre la costa Atlántica se encuentra el Bosque Atlántico [modificado de Simon et al. 2009].

El 40% de las especies de árboles y arbustos y el 22% de las especies de aves y mamíferos, son endémicos del Bosque Atlántico [Brooks et al. 2002]. En relación a los primates, son 23 las especies que habitan esta ecorregión, 20 de las cuales son endémicas y *Alouatta guariba* (spp. *guariba* y spp. *clamitans*) es una de ellas [Hirsh et al. 1991, 2002].

Desde el asentamiento de los primeros colonos europeos hasta nuestros días, el Bosque Atlántico ha sufrido una severa explotación y reducción [Morellato & Haddad 2000]. La descontrolada extracción de madera nativa, la deforestación provocada por plantaciones de especies comestibles y/o comerciales (como la mandioca, el maíz, el tabaco, el poroto, etc.) utilizadas en la economía diaria de muchas familias y principalmente las plantaciones agroindustriales intensivas y a gran escala (como la soja), el trazado de múltiples rutas y la construcción de represas hidroeléctricas son algunos de los impactos que ha sufrido esta ecorregión, quedando reducida hoy en día a solo el 8% de su superficie original [Galindo-Leal & Gusmão Câmara 2003 Fig. II2].

Fig. II2:



Fig. II2: La extensión original del Bosque Atlántico (verde claro) y los remanentes actuales de la misma (verde oscuro) [reproducido de Di Bitetti et al. 2003].

Hoy en día el Bosque Atlántico ha sido categorizado por WWF, como una de las ecorregiones del globo con mayores amenazas de conservación (Fig. II3).

Fig. II3:

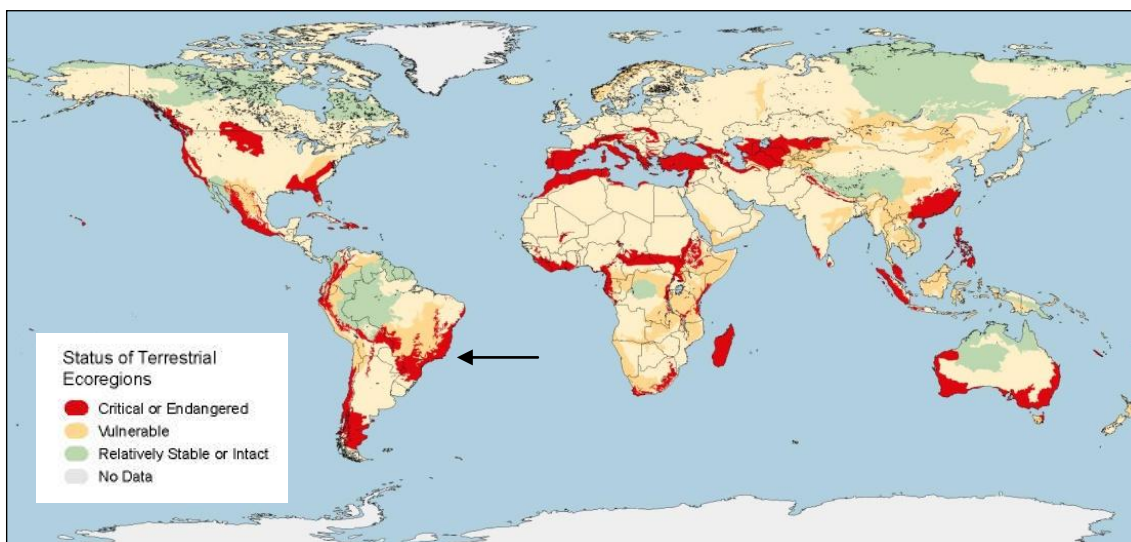


Fig. II3: Ecorregiones del mundo clasificadas según su nivel de amenaza. El Bosque Atlántico se encuentra clasificado con el nivel más alto de amenaza [reproducido de G200 Maps (1999-2000), http://wwf.panda.org/about_our_earth/ecoregions/maps/].

En la actualidad, solo dos porciones de Bosque Atlántico contienen aún extensiones de bosque natural mayores a 10.000 km²: la ecorregión de Serra do Mar en los estados de San Pablo y Paraná, en Brasil y la ecorregión del Bosque Atlántico del Alto Paraná o Bosque Atlántico interior, contenida en el Corredor Verde de la provincia de Misiones, en Argentina y el Parque Nacional do Iguazú de Brasil [Galindo-Leal & Gusmão Câmara 2003].

El Bosque Atlántico puede ser dividido en dos grandes porciones en cuanto a su composición florística y al régimen de sus precipitaciones: el Bosque Atlántico lluvioso (que se extiende a través de la costa Atlántica y su clima está influenciado por las lluvias provenientes del Atlántico) y el Bosque Atlántico interior o semi-deciduo que se encuentra ubicado tierra adentro (*ca.* > 300km. de distancia de la costa Atlántica) [Morellato & Haddad 2000; Oliveira-Filho & Fontes 2000]. El Bosque Atlántico interior o semi-deciduo se caracteriza por poseer una precipitación media que varía entre los 1500 y 2000 mm anuales, con una marcada estación seca (desde abril a

septiembre) [Cabrera & Willink 1980; Morellato et al. 2000]. La porción de bosque Atlántico lluvioso, como su nombre lo indica, posee una mayor cantidad de lluvias (entre 2000 a 4000 mm anuales) [Cabrera & Willink 1980; Oliveira-Filho & Fontes 2000] y no posee una estación seca [Oliveira-Filho & Fontes 2000]. La vegetación característica es de una selva lluviosa con árboles emergentes de hasta 40 m de altura [Cabrera & Willink 1980]. Misiones es la única provincia de Argentina con presencia de Bosque Atlántico, caracterizado por una vegetación dominante de tipo selva subtropical semi-decidua, alternando regiones de Planalto (>600 msnm) con *Araucaria angustifolia* [Cabrera & Willink 1980; Morellato & Haddad 2000]. A pesar de que en esta provincia se encuentran los remanentes de Bosque Atlántico interior contínuos de mayor extensión, el mismo está siendo explotado intensamente con fines agropecuarios y madereros y grandes extensiones han sido reemplazadas por monocultivos de especies nativas y exóticas como *Araucaria angustifolia*, *Pinus* spp. y *Eucaliptus* sp. [Rode & Di Bitetti, 1994, Fig. II4].

Fig. II4

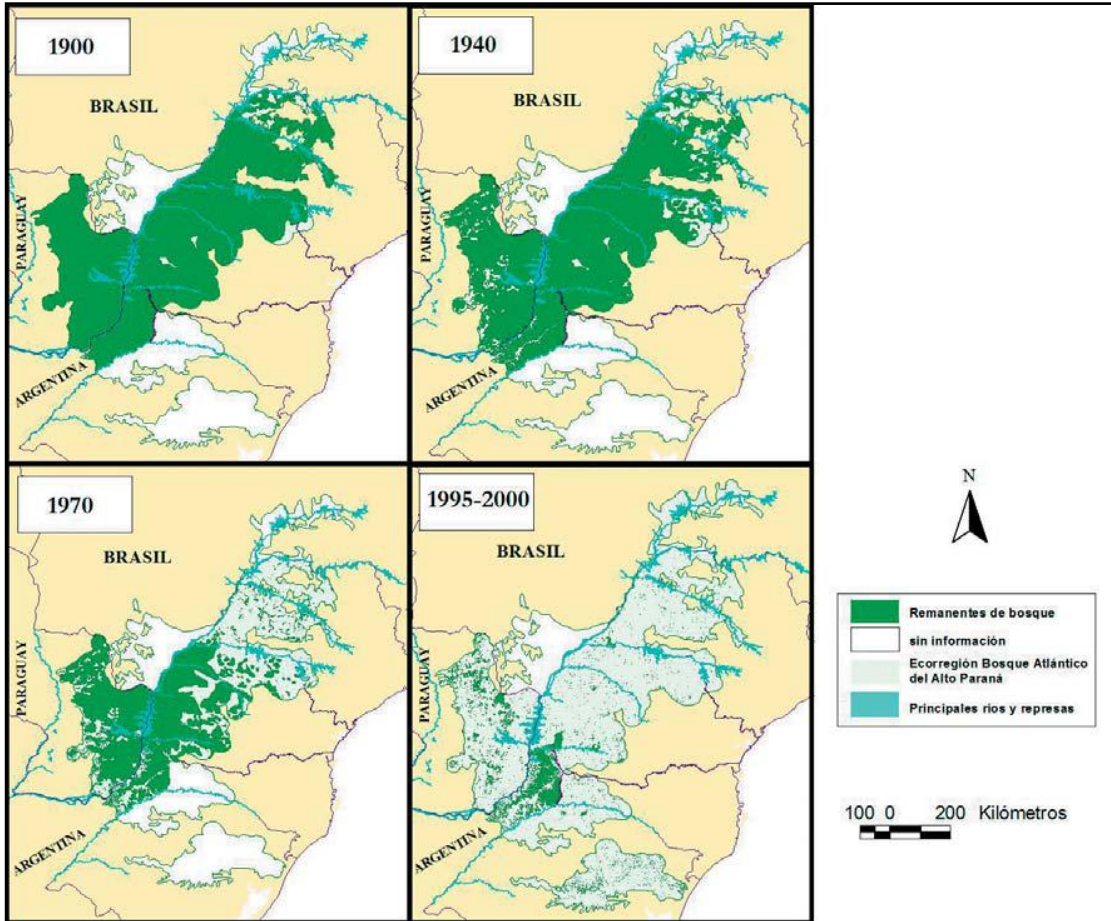


Fig. II4: Modificación del Bosque Atlántico interior con el paso del tiempo. Puede verse como, en la actualidad, los mayores remanentes de bosque se encuentran en la provincia de Misiones [modificado de Holz & Placci 2003].

La reducción y destrucción del Bosque Atlántico es particularmente crítica para aquellas especies endémicas de esta ecorregión, como es el caso de *A. guariba* (spp. *clamitans* y spp. *guariba*) [Rylands et al. 1995]. La pequeña población de *A. guariba clamitans*, distribuída en Misiones se encuentra muy poco estudiada, no se han realizado hasta el momento estimaciones de su densidad absoluta y solo se conoce su área de distribución por unos pocos registros aislados [Di Bitetti et al. 1994].

Las reiteradas epidemias de fiebre amarilla, registradas en Misiones desde los años 60, contribuyen con seguridad a agravar la delicada situación de ambas especies de monos aulladores en ésta provincia [Holzmann et al., 2010]. En noviembre de 2007 y octubre de 2008, se registraron los brotes más recientes de fiebre amarilla en Misiones

[Holzmann et al. 2010] durante los cuales fueron hallados 59 aulladores de ambas especies muertos (7 individuos de *A. guariba clamitans* y 52 individuos de *A. caraya*). Se estima que el número mínimo de muertes asciende a 83 individuos, ya que no se ha vuelto a ver con vida a ningún individuo de cuatro grupos que se encontraban bajo estudio en el P.P. El Piñalito [Agostini et al. 2008; Holzmann et al. 2010]. Estos dos últimos brotes de fiebre amarilla se registraron también en Brasil y Paraguay hallándose monos aulladores de ambas especies, muertos [Ministerio de Saúde do Brasil 2008; Ministerio de Salud Pública y Bienestar Social de Paraguay 2008; Barreto de Almeida et al. 2011].

Los objetivos específicos del presente capítulo

Los objetivos del presente capítulo son los de modelar, a través de datos de presencia conocidos, la distribución potencial de *A. caraya* y *A. guariba clamitans* en Sudamérica y poder establecer cuáles son las zonas de potencial simpatria (y posible hibridación) entre ambas especies. A través de los datos de presencia obtenidos de los diferentes relevamientos que realicé en la provincia de Misiones durante el período 2008-2009 y un mapa de uso del suelo de la misma, analizar con mayor detenimiento la distribución potencial y la situación para ambas especies en esta provincia.

Materiales y Métodos

Elección de variables ambientales utilizadas con MaxEnt

MaxEnt basa su predicción sobre la distribución geográfica de una especie, a través de la identificación de sitios que satisfacen los requerimientos ecológicos de la misma [Phillips et al. 2004]. Para modelar la distribución de ambas especies de aulladores, descargué las variables bioclimáticas disponibles en World Clim (www.worldclim.org). World Clim es una extensa base de datos climáticos de todo el mundo, desarrollada por la Universidad de California [Hijmans et al. 2005]. Descargué los datos actuales de clima (entre 1950-2000) en formato genérico (ESRI) con una resolución de 30 arc-seg (~1km). La superficie de la tierra se encuentra dividida en 60 mosaicos de 30° x 30° de dimensión, para cada mosaico se hallan disponibles datos de

19 variables bioclimáticas (Tabla III), entre otras. Estas variables bioclimáticas se generan a partir de valores sumamente detallados de precipitación y temperatura mensual, representando tendencias anuales, estacionales y condiciones extremas o límites, generando variables que poseen un alto valor biológico para las especies [Hijmans et al. 2005]. Utilicé el software Diva-Gis para procesar los datos climáticos, uniéndolos a través del mismo los 4 mosaicos (portando las 19 variables bioclimáticas cada uno), que cubren toda Sudamérica.

Tabla III: Detalle de las 19 variables bioclimáticas utilizadas en el modelado con MaxEnt.

| | |
|-------|---|
| Bio 1 | Temperatura media anual |
| Bio 2 | Rango medio diario de temperatura |
| Bio 3 | Isotermalidad (Bio 2/Bio 7) (x100) |
| Bio 4 | Temperatura estacional (DS x100) |
| Bio 5 | Temperatura máx. del mes más caluroso |
| Bio 6 | Temperatura mínima del mes más frío |
| Bio 7 | Rango de temperatura anual (Bio5- Bio 6) |
| Bio 8 | Temperatura media del trimestre más húmedo |
| Bio 9 | Temperatura media del trimestre más seco |
| Bio10 | Temperatura media del trimestre más caluroso |
| Bio11 | Temperatura media del trimestre más frío |
| Bio12 | Precipitación anual |
| Bio13 | Precipitación del mes más húmedo |
| Bio14 | Precipitación del mes más seco |
| Bio15 | Precipitación estacional (Coeficiente de Variación) |
| Bio16 | Precipitación del trimestre más húmedo |
| Bio17 | Precipitación del trimestre más seco |
| Bio18 | Precipitación del trimestre más caluroso |
| Bio19 | Precipitación del trimestre más frío |

Colección de datos de presencia de *A. caraya* y *A. guariba clamitans*

Reuní las localidades de presencia para ambas especies, a través de tres fuentes de datos diferentes: especímenes depositados en museos, publicaciones en revistas y datos obtenidos a través de observaciones y relevamientos a campo.

Especímenes depositados en museos

A través del portal electrónico de Global Biodiversity Information Facility, (www.gbif.org), accedí a las colecciones de diferentes museos de ciencias naturales de todo el mundo. Estas bases *on-line* presentan una detallada información sobre el espécimen buscado, además de la localidad (nombre y/o coordenadas geográficas) donde fue colectado el animal.

Para *A. guariba clamitans* consideré datos de individuos provenientes de Argentina y Brasil. Descarté especímenes con localidad de colección en Bolivia por considerar que se trataba de un error de identificación (individuos clasificados como *A. guariba beniensis* que hoy en día son considerados como *Alouatta seniculus*) [Hirsh et al. 1991]. En el caso de los especímenes provenientes de Brasil, si bien la división geográfica entre ambas subespecies no es clara, consideré aquellos individuos colectados al sur del Río Dulce (20° S, 40° O) en los estados de Minas Gerais y Espírito Santo, para asegurarme de no estar incluyendo en el análisis datos de *Alouatta guariba guariba* (la subespecie del norte, ausente en Argentina) [Rylands et al. 1988; Hirsh et al. 1991].

Para *A. caraya* no tuve ninguna restricción y considere todos los individuos provenientes de distintas localidades de Argentina, Brasil, Paraguay y Bolivia.

Publicaciones en revistas

Realicé una búsqueda bibliográfica a través de las bases *on-line* de revistas científicas más relevantes en primatología e historia natural que pudieran contener información de las especies en estudio: *Neotropical Primates* (disponible desde 1993 a la actualidad), *American Journal of Primatology* (disponible desde 1996 a la actualidad), *International Journal of Primatology* (disponible desde 1997 a la actualidad), *Primates* (disponible desde 1997 a la actualidad), *Revista Brasileira de Zoología* (1986-2011), *Revista Brasileira de biología* (1998-2001), *Papeis Avulsos de Zoología* (2002-2011), *Brazilian Journal of Biology* (2001-2011), *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Paraguay* (1981-2011) y *Revista Fauna Paraguay* (2006-2011).

Datos obtenidos a través de observaciones y relevamientos a campo

Incorporé localidades de presencia (para Brasil, Argentina, Bolivia y Paraguay) aportadas por investigadores que, ocasionalmente, observaron una o ambas especies de aullador durante sus relevamientos a campo. Sólo incorporé la información brindada por personas que conozco y con las cuales he compartido salidas a campo y tengo plena confianza de los datos que me han aportado.

Con el objetivo de profundizar el análisis de la situación de distribución de ambas especies dentro de Misiones, en marzo de 2008 comencé un relevamiento de campo dentro de esta provincia. Durante un período de 20 meses consecutivos (hasta noviembre de 2009), realicé 12 campañas, en las cuales visité 35 áreas (N= 29 protegidas y N= 6 no protegidas, Fig. II5). Cada campaña tuvo una duración de $6.16 (\pm 2.60 \text{ DE})$ días, durante las cuales permanecí una media de 2.05 días en cada área. En cada uno de los relevamientos a las áreas, utilicé los caminos y sendas preexistentes, para buscar monos aulladores dentro de las mismas. En el caso de observar un grupo o individuo de mono aullador, identifiqué la especie y tomé la posición geográfica (utilizando un GPS Garmin®). También obtuve datos sobre la presencia de ambas especies, a través de la colaboración de pobladores de la zona y guardaparques de las diferentes áreas protegidas. Nuevamente, sólo tuve en cuenta información que me brindaron personas en las cuales confío, por su conocimiento del área así como de los monos aulladores.

Fig. II5:

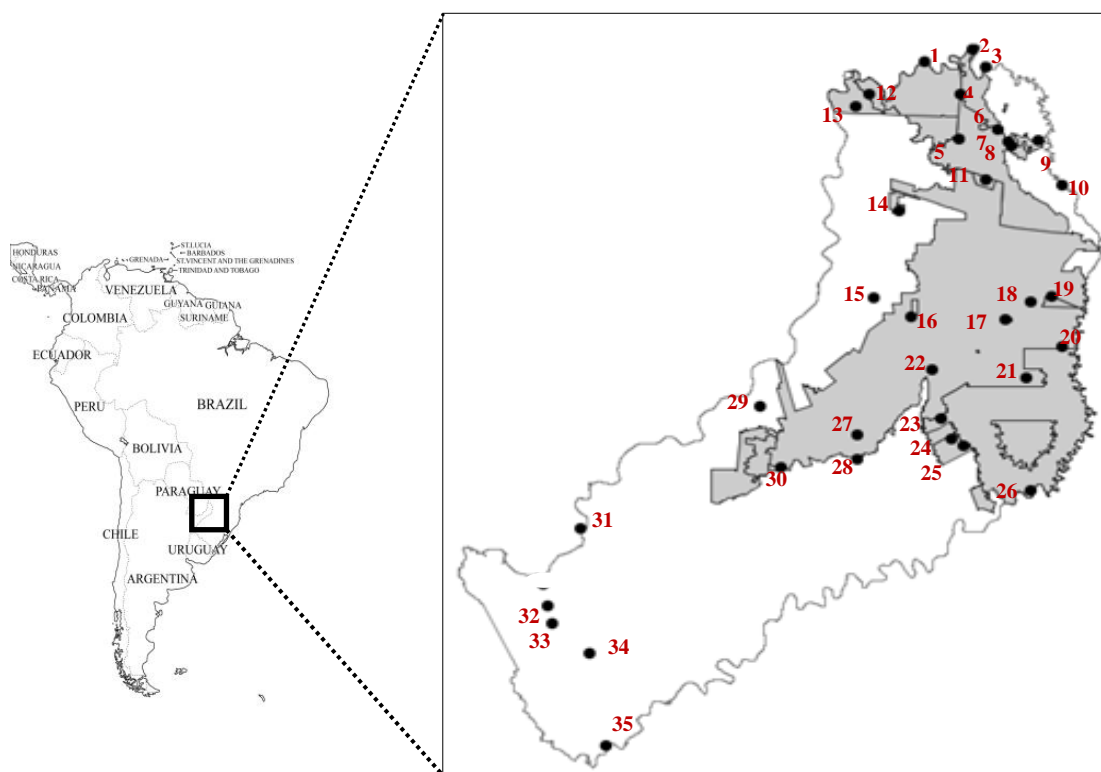


Fig II5: Ubicación de las áreas relevadas dentro de la provincia de Misiones, entre marzo 2008 y noviembre de 2009. **1:** PN Iguazú (Seccional Apepú), **2:** Güira Pé (Prop. Privada), **3:** Reserva privada Yacutinga, **4:** P.N. Iguazú (Secc. Yacuí), **5:** P.P. Urugua-í (Secc. Uruzú), **6:** P.P. Urugua-í (Secc. 101), **7:** Reserva CA Yate-í, **8:** Reserva privada Karadya, **9:** P.P. H. Foerster, **10:** Reserva INTA San Antonio, **11:** R.F.V.S. Urugua-í, **12:** P.N. Iguazú (Secc. Mbocay), **13:** P.P. Pto. Península, **14:** Reserva privada Aguaray- mí **15:** R. privada Itacuarahyg, **16:** R. privada Tomo, **17:** P.P. Cruce Caballero, **18:** Localidad Tobuna, **19:** P.P. El Piñalito, **20:** Paso Rosales (límite de la Reserva de Biósfera Yabotí), **21:** Límite de RB Yabotí, **22:** Refugio de Vida Silvestre Yaguarundy, **23:** P.P. Caá Yarí, **24:** R. Guaraní (UNaM), **25:** P.P. Papel Misionero, **26:** P.P. Saltos del Moconá, **27:** R. privada La Ponderosa, **28:** Localidad San Vicente, **29:** Rva. Privada Curindy, **30:** P.P. Salto Encantado, **31:** P.P. Teyú Cuaré, **32:** P.P. Cañadón de Profundidad, **33:** Paraje Fachinal, **34:** P.P. Ing. Crovetto (San Juan de la Sierra), **35:** R. privada Santa Rosa.

El detalle de las localidades de presencia totales, provenientes de especímenes de museo, publicaciones en revistas y relevamientos a campo (incluidas las localidades con presencia recolectadas en el relevamiento que realicé en la provincia de Misiones), utilizadas para modelar la distribución potencial de ambas especies de aulladores, se presentan en las tablas II2 y II3 del Apéndice I al final de esta tesis.

Para el análisis dentro de la provincia de Misiones, teniendo en cuenta las modificaciones antrópicas sobre el paisaje, utilicé un mapa de uso de suelo correspondiente al año 2004 que fue elaborado por De Angelo [2009]. Este mapa fue detalladamente confeccionado (a través de imágenes satelitales Landsat 1 y 5), identificando y clasificando a la provincia en las siguientes categorías, en relación a los diferentes usos del suelo: **a) bosque nativo**, **b) cultivo intensivo** (plantaciones forestales de especies nativas o exóticas, agricultura intensiva en áreas mayores a 10 ha, cubiertas con cultivos anuales, perennes o suelo desnudo), **c) cultivo a pequeña escala** (agricultura de subsistencia en áreas menores a 10 ha, pasturas y campos naturales) y **d) urbano** (áreas urbanas) [De Angelo 2009].

Consideraciones para el modelado a través de MaxEnt

Los modelos los realicé a través de MaxEnt en su versión 3.3.3a. Configuré el programa con todos los ajustes por defecto, a excepción del test aleatorio de porcentaje (*Random test porcentaje*) al cuál establecí en 25% [DeMatteo & Loiselle 2008]. De esta manera, MaxEnt divide el conjunto de datos de presencia en dos porciones: una con los datos de entrenamiento (localidades de presencia) y la otra con los datos de prueba (25% de los datos de entrenamiento) y utiliza estos últimos para efectuar la prueba de efectividad [Phillips et al. 2004]. Utilicé el formato de salida de tipo acumulativo.

Para evitar tener demasiados puntos de presencia en localidades muy cercanas o puntos repetidos (ubicados en la misma localidad), realicé un tamizado de los puntos de localidades con una grilla de 1 km² para que, a pesar de tener áreas con una alta densidad de datos de presencia, sólo hubiera un punto de presencia por celda de la grilla [DeMatteo & Loiselle 2008].

Los mapas correspondientes a los modelos de MaxEnt los realicé a través del software ArcGis 9 [Esri Inc. 2008] en su extensión ArcMap 9.3.

Resultados

Con un total de 378 localidades de presencia (250 localidades para *A. caraya* y 128 localidades para *A. guariba clamitans*), MaxEnt confeccionó los siguientes modelos de distribución potencial, para cada una de las especies.

Distribución potencial de *A. caraya* en Sudamérica

La distribución potencial de *A. caraya* (Fig. II6) comprendió la mayor parte de la distribución conocida para la especie, propuesta por la IUCN [Fernández-Duque et al. 2008], a excepción de algunos sectores del Cerrado y la Caatinga en Brasil. Por otro lado, sectores indicados por el modelo en Perú, Ecuador, sur de Chile y Argentina han sido identificados como aptos, aunque es conocida la ausencia de la especie en estos lugares (lo que se trataría de una super-predicción del modelo, ver más adelante en la discusión). A excepción de algunos “gaps” (en la porción lluviosa) toda la ecorregión del Bosque Atlántico, fue señalada por el modelo como ambiente apto para la presencia de la especie.

Fig. II6:

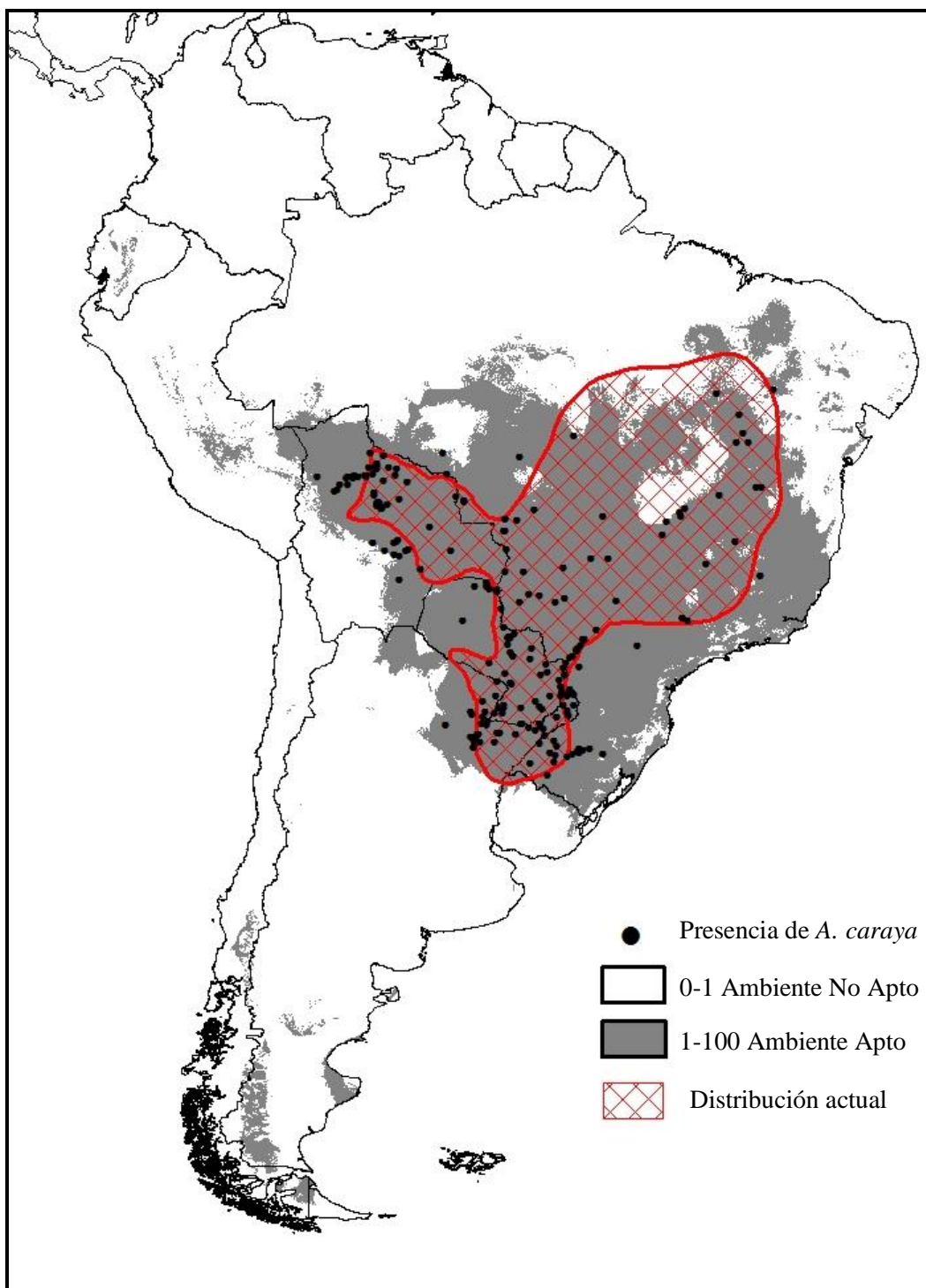


Fig. II6: Distribución potencial de *A. caraya* generada por MaxEnt. En color gris se encuentra señalada la región identificada por el modelo como apta para la presencia de

la especie, en relación a las variables modeladas. En rayado en color rojo está señalada la distribución actual de la especie según la IUCN [Fernández-Duque et al. 2008].

Los resultados correspondientes a las pruebas de umbral dependiente realizadas durante la corrida (a valores fijos cumulativos de 1, 5 y 10, tabla II4) son muy bajos y en el caso del valor fijo cumulativo de 1 el error de omisión es nulo, lo que indica que el modelo no excluyó de la predicción áreas con conocida presencia de la especie. El alto valor de AUC indica que el modelo se ha ajustado bien a los datos de presencia modelados y ha tenido una buena *performance* en discriminar áreas con presencia de áreas con ausencia (o sin presencia) de la especie.

Tabla II4: Tasas de omisión calculadas por MaxEnt durante la corrida para el modelo de la distribución potencial de *A. caraya* en Sudamérica.

| Descripción | Área predicha fraccionada | Training omission rate | Test omission rate | P- value |
|--------------------------|---------------------------|------------------------|--------------------|-----------|
| Valor fijo cumulativo 1 | 0.414 | 0.000 | 0.000 | 2.612E-19 |
| Valor fijo cumulativo 5 | 0.272 | 0.035 | 0.018 | 3.403E-33 |
| Valor fijo cumulativo 10 | 0.201 | 0.082 | 0.089 | 2.702E-40 |
| AUC | 0.942 | | | |

Distribución potencial de *A. guariba clamitans* en Sudamérica

La distribución potencial de *A. guariba clamitans* (Fig. II7) se extiende por fuera del área de distribución según la IUCN [Mendes et al. 2008]. La distribución actual de la especie comprende también la subespecie del norte (*A. guariba guariba*) la cual no fue modelada aquí y pueden verse algunas incursiones potenciales de *A. guariba clamitans* en la porción más al norte del Bosque Atlántico lluvioso. Sectores de Bolivia, Uruguay, Perú, sur de Argentina y Chile, indicadas por el modelo, con conocida ausencia de la especie, serían super-predicciones del mismo.

Fig.II7:

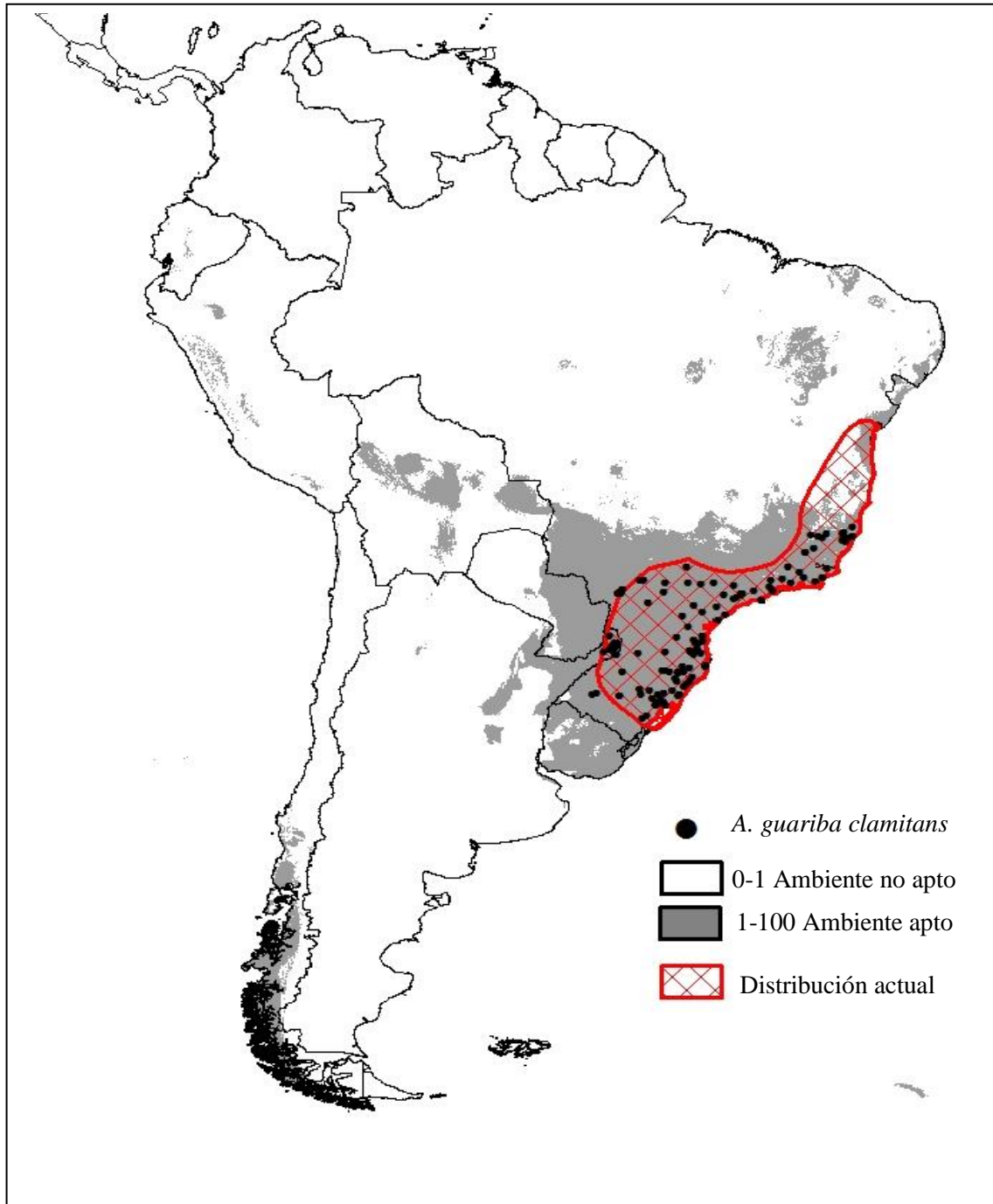


Fig. II7: Mapa de la distribución potencial de *A. guariba clamitans* generado por MaxEnt. En color gris se encuentra señalada la región identificada por el modelo como apta para la presencia de la especie, de acuerdo a las variables modeladas. El rayado en color rojo corresponde a la distribución actual de la especie según IUCN [Mendes et al. 2008].

Los resultados correspondientes a las pruebas de umbral dependiente realizadas durante la corrida (a valores fijos cumulativos de 1, 5 y 10, tabla II5) son muy bajos y en el caso del valor fijo cumulativo de 1 el error de omisión es nulo, lo que indica que el modelo no excluyó de la predicción áreas con conocida presencia de la especie. El alto valor de AUC indica que el modelo se ha ajustado bien a los datos de presencia modelados y ha tenido una buena *performance* en discriminar áreas con presencia de áreas con ausencia (o sin presencia) de la especie.

Tabla II5:

| Descripción | Área predicha fraccionada | Training omission rate | Test omission rate | P- value |
|--------------------------|---------------------------|------------------------|--------------------|-----------|
| Valor fijo cumulativo 1 | 0.245 | 0.000 | 0.000 | 6.732E-23 |
| Valor fijo cumulativo 5 | 0.119 | 0.011 | 0.065 | 6.374E-45 |
| Valor fijo cumulativo 10 | 0.079 | 0.011 | 0.065 | 0.00E+000 |
| AUC | 0.981 | | | |

Área de simpatría potencial de ambas especies de aulladores

El área potencial de simpatría entre ambas especies (Fig. II8) abarcó (a excepción de algunos sectores de Bosque Atlántico en los cuales *A. caraya* se encuentra ausente) toda la ecorregión del Bosque Atlántico, incluida la porción de esta ecorregión presente en Paraguay. La zona de simpatría en Bolivia se debe a la super-predicción de ambas especies en este país con conocida ausencia de ambas. En el Cerrado y la Caatinga muy pequeñas manchas indican ambientes aptos para la presencia de ambas especies, aunque *A. caraya* se encuentra ampliamente distribuido en ambas ecorregiones la presencia de *A. guariba clamitans* estaría mas relegada a las porciones ecotonales entre el Bosque Atlántico y el Cerrado y la Caatinga.

Fig. II8:

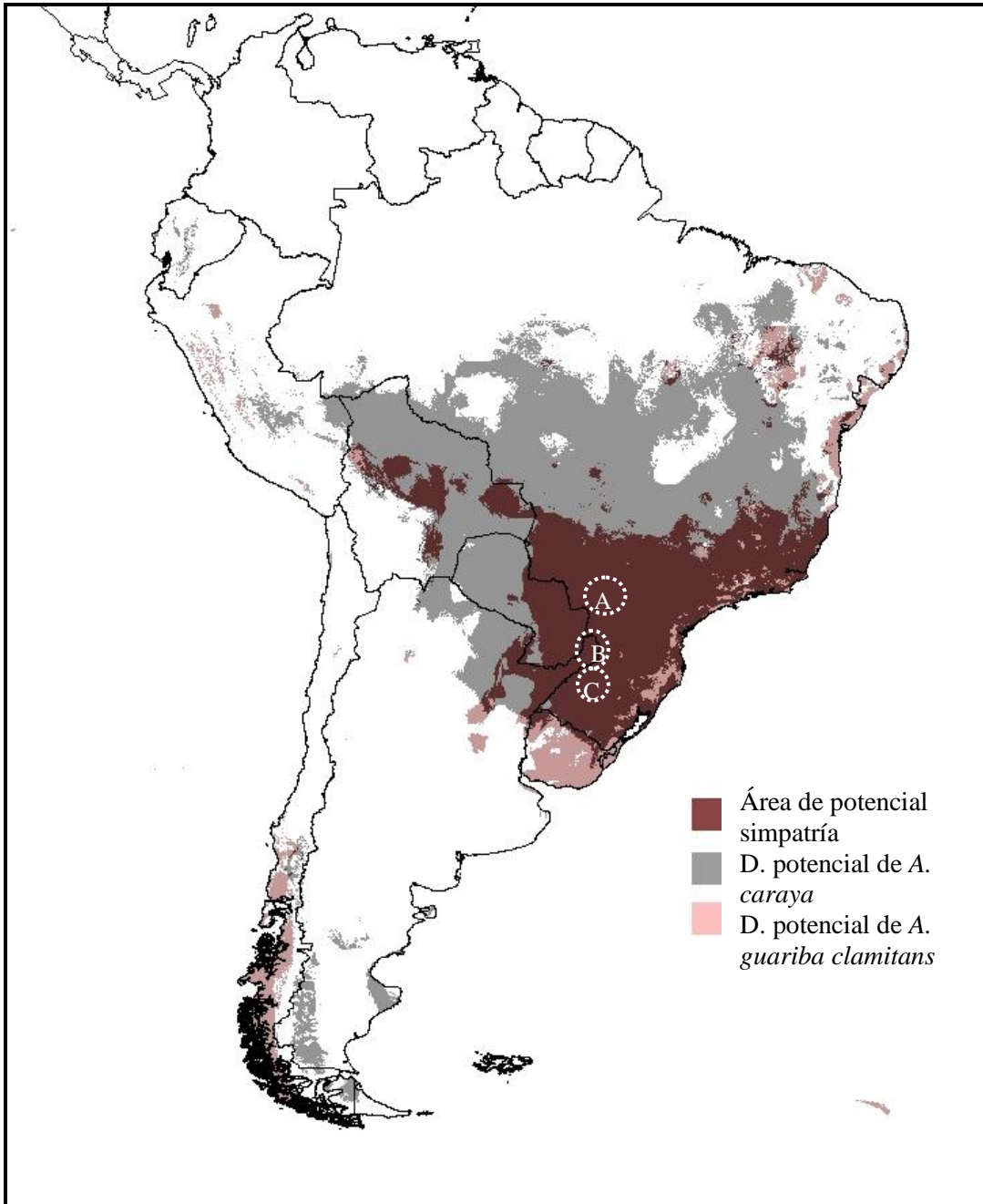


Fig. II8: En color bordeaux puede verse el área apta, identificada por el modelo, como de potencial simpatría entre ambas especies. Áreas A, B y C representan la ubicación aproximada de las áreas de simpatría reportadas hasta el momento.

Distribución potencial de ambas especies de aulladores en Misiones: análisis a través del uso del suelo en la provincia.

MaxEnt señalo la distribución potencial de ambas especies, en toda la provincia de Misiones (Fig. II6,7). Sin embargo cuando superponemos un mapa de uso de suelo de la provincia [De Angelo 2009] al mapa de distribución potencial, se observa una importante restricción del area potencial de distribución (Fig. II9).

Fig. II9:

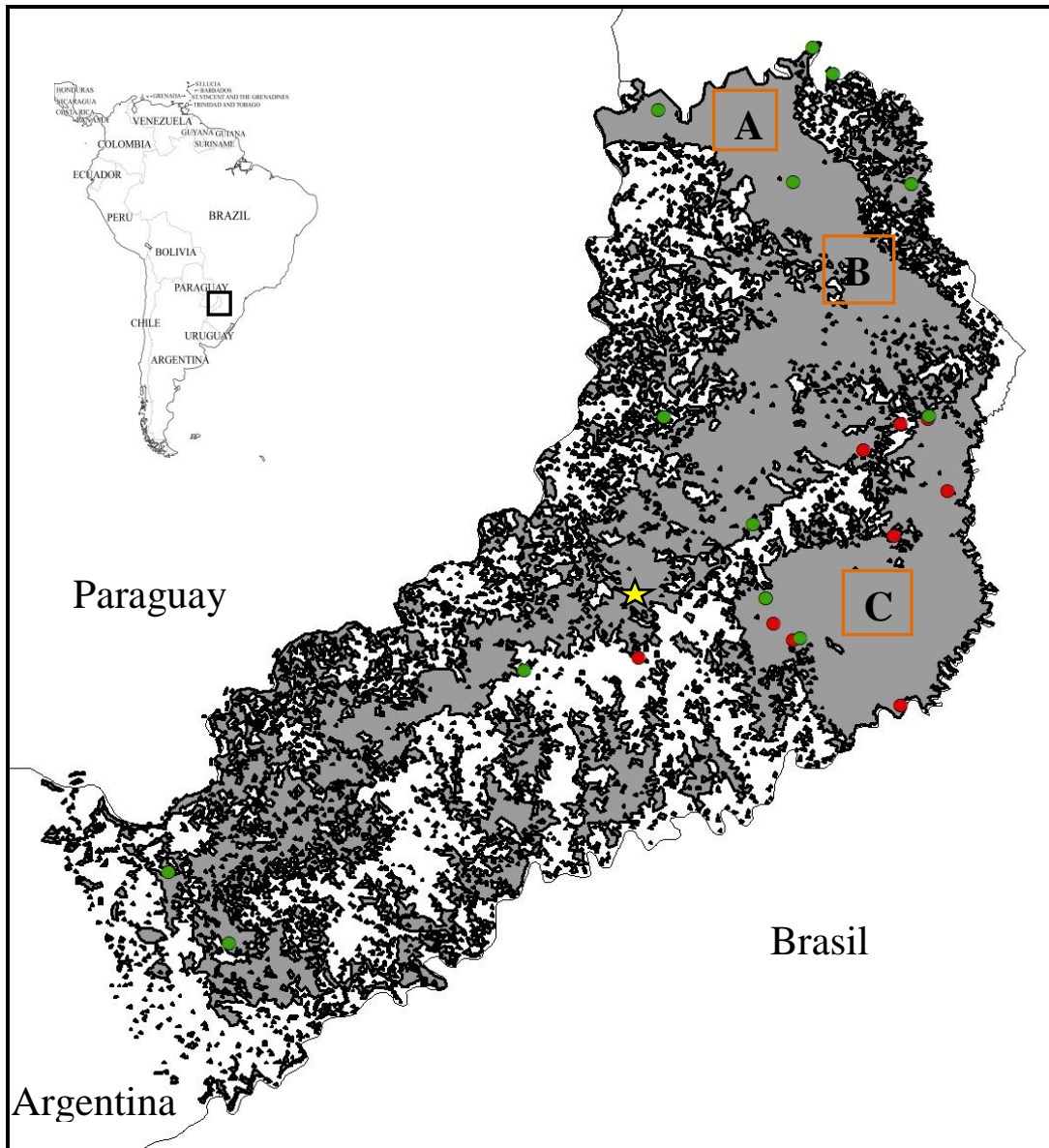


Fig.II9: Distribución potencial de ambas especies de monos aulladores en Misiones (color gris), limitada por las áreas donde el uso de suelo no presenta un estado apto para la presencia de grupos de *A. caraya* o *A. guariba clamitans* (color blanco). Puntos verdes: áreas relevadas con presencia de *A. caraya*. Puntos rojos: áreas relevadas con presencia de *A. guariba clamitans*. Estrella: presencia de especie de aullador no confirmada. A) Parque Nacional Iguazú, B) Parque Provincial Urugua-í, C) Reserva de Biosfera Yaboty.

El relevamiento que realicé durante 2008 y 2009 aportó escasos puntos de presencia para ambas especies. Este fue el primer relevamiento realizado con el único objetivo de conocer la situación de distribución de ambas especies en Misiones, por lo que el esfuerzo fue maximizado con este fin y aún así los datos de presencia actual confirmados en la provincia son bajos, lo que manifiesta la baja densidad de ambas especies en esta provincia. De las 35 áreas relevadas, en sólo 10 confirmé la presencia de *A. guariba clamitans* (P.P. Cruce Caballero, P.P. Caá Yará, P.P. Saltos del Moconá, P.P. El Piñalito, Localidad Tobuna, Localidad San Vicente, Paso Rosales Ruta 22, Límite de la Reserva de Biósfera Yabotí, Reserva Guaraní UNaM y P.P. Papel Misionero) y en 13 confirmé la presencia de *A. caraya* (P.N. Iguazú secc. Mbocay, P.P. Papel Misionero, RP Itacuarahyg, RP Yacutinga, PP El Piñalito, Rva Vida Silvestre Yaguarundy, Prop. Privada Güira Pé, P.P. H. Foerster, P.P. Salto Encantado, P.P. Urugua-í secc Uruzú, P.P. Ing. Crovetto, P.P. Cañadón de Profundidad y P.P. Caá Yará), señaladas en la Fig. II9 con puntos rojos (*A. guariba clamitans*) y puntos verdes (*A. caraya*). En una de las áreas protegidas (Reserva privada La Ponderosa) el dueño de la misma (también guardaparque) aseguró haber oído aullidos pero no pudo precisar la especie (estrella amarilla, Fig II9). Todas estas localidades, al igual que la fuente a la cual corresponde el dato se hallan en las tablas II 2 y 3 del Apéndice I.

Discusión

Los modelos generados por MaxEnt para ambas especies, mostraron un buen ajuste a los datos de presencia, lo que se reflejó en los altos valores de AUC obtenidos (>0.75) para cada una de las especies.

Varias de las localidades con presencia de *A. caraya*, reunidas en la base de datos de esta tesis, se encuentran por fuera de la distribución geográfica considerada por Fernández-Duque et al. 2008 [IUCN]. La no inclusión de *A. caraya* en amplios sectores de Bolivia y Paraguay con puntos confirmados de presencia, es la más notoria (Fig. II6). Incluso, el sector centro y noreste de la provincia de Misiones no está considerado como parte de la distribución natural de *A. caraya* según la IUCN [Fernández-Duque et al. 2008]. El mapa elaborado por Hirsh et al. [2002] (Fig. I1) también carece de varias de las localidades de presencia aquí reunidas. Esto nos indica que, a pesar de ser *A. caraya* una especie relativamente bien conocida (si la comparamos con otras especies de aulladores como *A. maconelli* ó *A. sara*), es necesario hacer una reevaluación de los límites de su distribución geográfica actual. Es importante unificar los datos provenientes de diferentes bases de datos e incorporar datos más nuevos, sobre todo para los países donde la información es escasa y de difícil acceso (e.g. Paraguay). Incorporar los datos más recientes puede ayudar a comprender mejor los requerimientos de hábitat de la especie, su nicho ecológico y las diferentes variables que pueden estar afectando su distribución geográfica.

En relación a la distribución potencial de *A. caraya* modelada por MaxEnt, vemos que también se extiende más allá de los límites de la distribución geográfica actual de ésta especie. La distribución potencial señalada por MaxEnt incluye las áreas detectadas por el modelo (a través de las variables bioclimáticas modeladas) donde el ambiente es el apto para la presencia de esta especie. En algunas de estas áreas la especie estará ausente debido a diferentes factores biogeográficos y/o ecológicos, como la presión antrópica, la competencia con otra especie similar, la presión ejercida por la presencia de predadores, o simplemente por barreras geográficas que impidieron que la especie colonizara este lugar. Las áreas identificadas como hábitat potencial en Perú y Ecuador donde el modelo señaló pequeñas partes difusas con condiciones aptas para la presencia de *A. caraya* y sin embargo esta especie nunca ha sido registrada en estos

países, representarían sobre-predicciones del modelo (las condiciones son aptas pero la especie no está presente, probablemente por factores que no es posible modelar, como los mencionados arriba). O también podría ocurrir, que la especie hubiera pasado desapercibida hasta el momento, no registrándose la presencia de la misma en áreas señaladas por el modelo como aptas. Es interesante notar que las zonas de presencia potencial de *A. caraya* en Perú y Ecuador casi no se superponen (serían complementarias) con las áreas de ocurrencia comprobada de *A. seniculus* y *A. palliata* (comparar Figs. II6 con II). Zonas donde las densidades poblacionales son muy bajas, primates como los monos aulladores que poseen un comportamiento pasivo y retraído, pueden no ser advertidos por las personas y sino se realizan relevamientos exhaustivos o se obtiene información de las personas que habitan estos lugares, la presencia de la especie puede pasar desapercibida. Si bien el comportamiento vocal de aullar es realmente conspicuo en estos primates, en lugares con bajas densidades la frecuencia de aullidos suele ser mucho menor que en lugares con alta densidad de grupos, por lo que muchas veces ocurre que en regiones con bajas densidades es muy difícil detectar a estos animales a través de sus aullidos [capítulo V de esta tesis].

Si bien existen algunos registros de *A. caraya* en Uruguay (una cita para el departamento de Artigas) se cree que serían individuos decomisados del tráfico ilegal y posteriormente liberados o escapados [Villalba et al. 1995], por lo que estos datos no fueron incluidos en la base de datos con la cual se realizó el modelo. Hasta el momento no se ha observado a la especie presente en grupos estables y conformando una población natural en Uruguay. Los registros ocasionales, publicados para este país [Villalba et al. 1995] provienen casi del límite con el estado de Rio Grande do Sul en Brasil y es ésta una de las zonas identificadas por MaxEnt como apta para la presencia de *A. caraya*. Relevamientos más exhaustivos y detallados, sobre todo en la zona límite entre Rio Grande do Sul y los departamentos de Artigas, Rivera y Cerro Largo (Uruguay) serían fundamentales para descartar o confirmar la presencia de *A. caraya* en Uruguay. La zona apta para la presencia de *A. caraya* en Bolivia se extiende de norte a sur por toda la región este de los Andes. Los puntos de presencia para este país (con los cuales se construyó el modelo) se encuentran mayormente en la región central del mismo aunque la especie podría extenderse más hacia el norte y hacia el sur. Particularmente interesante sería confirmar la situación de *A. caraya* en el departamento de Pando (en el norte de Bolivia, cerca del límite con Brasil, dentro de la

ecorregión de la Amazonía). Realizar nuevos relevamientos con el fin de confirmar la presencia de *A. caraya* en la ecorregión Amazónica de éste departamento del norte boliviano al igual que en departamentos vecinos de Brasil y Perú ayudarían a actualizar y redefinir los límites naturales de esta especie. En relación a Paraguay, MaxEnt señaló toda la extensión de este país con aptitud para la presencia de *A. caraya*. Paraguay es uno de los países con menos información publicada (y disponible abiertamente) sobre la presencia de esta especie. La información presentada en esta tesis corresponde en su gran mayoría a datos que han aportado personas a través de sus visitas al campo, pero que no han sido publicados ni reunidos en una base de datos para el país. La mayoría de los datos de presencia de la especie provienen de la porción oriental de Chaco y de la porción de Bosque Atlántico en Paraguay. Sería muy importante realizar relevamientos más exhaustivos y reunir los datos relevados en una buena y completa base de datos de presencia para este país. Esta tarea es fundamental y prioritaria para evaluar la situación de *A. caraya* en Paraguay. Es importante recordar que Paraguay (junto a Brasil y Argentina) es uno de los países donde se han registrado muertes de individuos de *A. caraya* por fiebre amarilla. Brasil contiene la mayor extensión de distribución actual y potencial de *A. caraya*. MaxEnt ha señalado partes de la porción de Bosque Atlántico lluvioso (a lo largo de la costa Atlántica) como aptas para la presencia de esta especie. Esto sugiere que la especie podría potencialmente extenderse hacia el este, llegando casi hasta la costa Atlántica, solapando su distribución potencial con la distribución geográfica actual de *A. guariba clamitans*. En el norte de Brasil la distribución potencial de *A. caraya* se extiende hasta la zona de transición entre el Cerrado y la Amazonía. Tanto en Bolivia como en Brasil se observa la incursión potencial de *A. caraya* en el margen de la Amazonía, aunque por lo que señala el modelo no se extendería más allá de la zona de transición de ecorregiones. En relación a las áreas identificadas por MaxEnt dentro de Argentina, en toda la extensión de las provincias de Misiones y Corrientes esta especie encontraría las condiciones aptas donde estar presente. Ocuparía potencialmente todo el Norte de la provincia de Santa Fé, no sólo la porción de Cuña Boscosa (Chaco de bosques y Cañadas) de los departamentos de General Obligado y San Javier, de donde provienen los datos de presencia utilizados en el modelado. Se extendería también por la región este de las provincias de Chaco y Formosa, distribuyéndose ampliamente en la región de Chaco húmedo, por lo que sería altamente probable la distribución de esta especie en toda la zona señalada por MaxEnt dentro de

estas provincias. El este de la provincia de Salta y una pequeña porción de Jujuy (porción occidental de la ecorregión chaqueña o Chaco seco), serían las únicas provincias de Argentina señalada por MaxEnt con distribución potencial de esta especie, para las cuales no hay registros hasta el momento de *A. caraya*. Sería difícil pensar que esta especie hubiera pasado desapercibida hasta el momento en ambas provincias. Probablemente MaxEnt ha identificado las similitudes (en base a las variables bioclimáticas) entre la Caatinga y el Chaco semiárido y a pesar que ambas áreas son disyuntas, prediga la presencia de *A. caraya* en la porción occidental del chaco argentino. Sin embargo en base al conocimiento actual sería muy poco probable la presencia de la especie en ambas provincias del Noroeste argentino.

En relación a *A. guariba clamitans*, podemos ver que los datos de presencia reunidos en esta tesis, se ajustan bien a la distribución actual, propuesta por Mendes et al. 2008 [IUCN]. Sólo unos pocos puntos en el sur de Brasil no estarían contemplados actualmente en esta distribución. La distribución geográfica de *A. guariba clamitans* queda claramente restringida al Bosque Atlántico de Brasil y Argentina, tanto en su porción lluviosa como en su porción interior. La mayor parte de distribución de esta especie se encuentra en la porción lluviosa del Bosque Atlántico (en la costa Atlántica) ya que es allí donde se encuentran la mayoría de los registros.

Si analizamos la distribución potencial obtenida a través de MaxEnt vemos que la presencia de *A. guariba clamitans* podría extenderse más hacia el este y al sur de lo que marcan los límites de su distribución actual. Incluso podría extenderse a la porción de Bosque Atlántico de interior del Paraguay. Sin embargo *A. guariba clamitans* nunca ha sido registrado en este país a pesar de que Paraguay presenta una buena porción de Bosque Atlántico interior en su porción sur-este. La región que podría ser ocupada potencialmente por *A. guariba clamitans* se extendería no sólo a todo el Bosque Atlántico (de Brasil, Argentina y Paraguay), sino también a las regiones de transición entre Bosque Atlántico con el Cerrado en el norte y con la ecorregión Pampeana en el sur. Algunos de los puntos de presencia de esta especie utilizados para modelar la distribución potencial de la misma se hallan ya en una región de ecotono entre el Bosque Atlántico y el Cerrado [Aguiar et al. 2007a, 2008] y entre el Bosque Atlántico y la región Pampeana [Bicca-Márques et al. 2008]. La zona de Uruguay en el sur y la de Bolivia en el noroeste han sido señaladas como áreas que podrían ser ocupadas potencialmente por *A. guariba clamitans* sin embargo, para estos países tampoco se han

registrado datos de esta especie. Si bien el modelo encuentra en Uruguay y Bolivia condiciones similares a las encontradas en otras partes con presencia confirmada de esta especie, sería poco probable que *A. guariba clamitans* hubiera pasado desapercibida en ambos países. A pesar de que el modelo marca la presencia potencial de esta especie fuera de la ecorregión Bosque Atlántico de Brasil y Argentina, hasta el momento no se ha registrado la misma por fuera de esta ecorregión (más allá de las zonas de ecotono mencionadas anteriormente).

En Argentina MaxEnt señaló la presencia potencial de esta especie no sólo en todo Misiones sino también en otras provincias como Corrientes, Chaco, Formosa y Santa Fé, siempre en la porción oriental húmeda de la ecorregión de Chaco. *A. guariba clamitans* no tiene registros fuera de la provincia de Misiones, por lo que si bien otras áreas del país reunirían las condiciones (en base a las variables modeladas) para albergar a la especie, la especie no estaría presente.

La distribución geográfica de *A. guariba clamitans* ha sido asociada a las áreas con *Araucaria angustifolia*, tanto en el sur de Brasil como en Argentina [Crespo 1954; Crespo 1974; Silva 1981; Brown et al. 1993; Di Bitetti et al. 1994]. Esta posible asociación entre ambas especies, ha sido propuesta a partir de varias observaciones de presencia de *A. guariba clamitans* en los estados de Paraná, Santa Catarina, Rio Grande do Sul (Brasil) y Misiones (Argentina), provenientes de la zona de Planalto con Araucarias (Crespo 1954; Silva, 1981; Brown et al., 1993; Biedzicki de Marques 1996; Di Bitetti et al., 1994; Agostini et al. 2008). Esta asociación se ha apoyado también en varios reportes acerca del uso intensivo de semillas de Araucarias por *A. guariba clamitans*, proponiéndose que la Araucaria sería un recurso clave para las poblaciones de esta especie en el sur de su distribución [Jardim 1992; Miranda & Passos 2004]. Aunque el único trabajo exhaustivo, realizado sobre la dieta de *A. guariba clamitans* en Misiones, no ha observado nunca la alimentación de semillas de Araucaria [Agostini et al. 2010a], estudios a largo plazo sobre la dieta de esta especie, en diferentes lugares de Brasil y Misiones, son necesarios para medir el papel que juega esta especie vegetal en las diferentes poblaciones de *A. guariba clamitans*. Más allá de la posible importancia de la araucaria en la dieta de *A. guariba clamitans*, su distribución actual y el modelo de distribución potencial muestran claramente que no hay una asociación entre ambas especies ya que sus distribuciones no son concordantes.

En el modelado realizado para ambas especies, podemos ver que MaxEnt señala áreas del sur de Argentina y Chile (Patagónica y Subantártica) como dentro de la distribución potencial de ambas especies. Sabemos, con certeza, que las especies no están presentes allí y nunca hubo registros. Esto sería considerado como una sobre-predicción (*overprediction*) del modelo [De Matteo & Loiselle 2008]. Esto ocurre cuando no se le indica al modelo que estas áreas poseen conocida ausencia de la especie en cuestión pero sí se las incluye en el área total con la cual se modela la distribución potencial. Ésta sobre-predicción se da cuando uno no incluye en el modelo variables que impedirían la presencia de la especie (barreras geográficas físicas como montañas o ríos, presencia de otra especie competidora, etc.). En este caso el modelo ha encontrado similitudes entre estas áreas del sur de Sudamérica y otras áreas en donde las especies están presentes, sin embargo es claro que estas regiones no forman parte de la distribución potencial de estas especies. En cualquier caso es interesante notar de que a pesar de que aparecen zonas de presencia potencial de ambas especies fuera del rango de distribución actual (Ecuador, Perú, sur de Argentina y Chile), las áreas identificadas como tales para cada especie casi no se superponen. A pesar de la extensa área de superposición potencial de ambas especies, como por ejemplo en el Bosque Atlántico y el Chaco húmedo (Fig. II8), estas zonas de distribución potencial donde no hay superposición (ej. Patagoni, Perú y Ecuador) sugerirían que actualmente habitan hábitats distintos y esto podría deberse, al menos parcialmente, a diferencias en los requisitos de hábitat o en el nicho fundamental de cada especie. Si analizamos la zona de superposición de las distribuciones potenciales de ambas especies (zona de simpatria potencial), podemos ver que ésta es mucho más amplia que la conocida hoy en día. Los sitios donde ambas especies podrían vivir juntas, ocurrirían en una zona mucho más amplia que la reportada. En la figura II8, podemos ver con pequeños círculos las tres áreas de simpatria (A, B, C) reportadas hasta el momento para ambas especies [Aguiar et al. 2007a, 2008 Agostini et al. 2008; Bicca Márques et al. 2008;]. Dos de ellas (A y C), en las zonas de ecotono mencionadas anteriormente entre el Bosque Atlántico y el Cerrado (A) y el Bosque Atlántico y la ecorregión Pampeana (C) en Brasil [Aguiar et al. 2007a; Bicca Márques et al. 2008] y la tercera (B) dentro del Bosque Atlántico de interior en la provincia de Misiones [Agostini et al. 2008]. Teniendo en cuenta la amplia distribución potencial de *A. caraya* en la zona de distribución actual de *A. guariba clamitans* en la porción lluviosa del Bosque Atlántico, sería posible inferir la existencia

de otros sitios con simpatria de ambas especies más hacia el este de los tres sitios reportados hasta el momento. Sin embargo, *A. caraya* y *A. guariba clamitans* exhiben un alto potencial para la competencia interespecífica por el alimento, el espacio y los patrones de actividad, por lo que podrían tratarse de especies ecológicamente equivalentes y excluirse competitivamente [Agostini et al. 2010a, b, en revisión]. Esta sería la explicación más parsimoniosa para la ausencia de una u otra especie en grandes áreas que tienen potencialmente condiciones de hábitat adecuadas para ambas y que no presentan barreras obvias para la dispersión. Sería interesante determinar en futuros estudios si la presencia de una especie de mono aullador limita la presencia de otra especie congénérica, razón por la cual a pesar de que las condiciones fueran aptas para la presencia de ambas especies, se limitarían mutuamente.

Hoy en día es fundamental poder generar e interpretar mapas de distribución potencial, a la luz de los cambios en el paisaje, que tan rápidamente se están dando en las áreas naturales del mundo. Si vemos la provincia de Misiones como un pequeño ejemplo de lo que está ocurriendo a mayor escala en Sudamérica vemos que los usos invasivos de la tierra y el reemplazo de grandes extensiones de bosque por monocultivos, generan ambientes totalmente fragmentados. En el mapa de uso de la tierra de la provincia de Misiones correspondiente al año 2004 [De Angelo 2009], las áreas continuas y con grandes extensiones de bosque, corresponden casi únicamente a tres áreas protegidas: El parque Nacional Iguazú en el norte (A), el Parque Provincial Urugua-í (B) en el centro-norte y la Reserva de Biosfera Yaboty en la porción centro-este (C). Estas 3 áreas protegidas se hallan dentro del Corredor Verde, un área de conservación y uso sustentable (de una extensión de 1.108.000 ha.) cuya finalidad es la protección del Bosque Atlántico de la provincia de Misiones, así como las nacientes y las altas cuencas de los principales ríos y arroyos. Por fuera de estas áreas protegidas el bosque está totalmente fragmentado y reducido a pequeñas extensiones, en su gran mayoría aisladas de cualquier otra porción mayor de bosque. El sur de la provincia, si bien corresponde al distrito de los Campos y malezales [Martínez-Crovetto 1963] y no contiene naturalmente grandes extensiones de selvas con árboles de gran altura, también ha sido extremadamente modificada por la actividad ganadera y la agricultura a gran escala [López et al. 2000; De Angelo 2009]. El modelo señala toda la extensión de Misiones como apta para la presencia de ambas especies de aulladores. Si bien sabemos que la ausencia de las mismas en diferentes partes de la provincia puede deberse a

factores naturales que nada tienen que ver con la acción humana, es claro que ninguna de las dos especies podría ocupar áreas donde ya no hay bosque. Si recordamos que la porción de Bosque Atlántico de interior de Misiones era continua a principios de siglo XX (Fig. II4), ambas especies podrían haberse encontrado más ampliamente distribuidas en esta provincia en el pasado. Si tenemos en cuenta además, que algunas de las áreas para las cuales confirmé la presencia de una o ambas especies de aullador (como el P.P El Piñalito, P.P Crovetto, P.P Cañón de Profundidad y P.P Papel Misionero), fueron afectadas (antes o durante el relevamiento) por los dos últimos brotes de fiebre amarilla que se produjeron en Misiones, hallándose grupos enteros de aulladores de ambas especies muertos, la situación de ve mas comprometida aún.

Para las áreas con presencia confirmada de una o ambas especies, relevadas durante mis campañas en Misiones, puede verse que *A. caraya* se encuentra distribuida a lo largo de toda la provincia, de norte a sur. Sin embargo la presencia de *A. guariba clamitans* sólo fue confirmada para la región centro-este de la provincia de Misiones, la región de Planalto (> 600 msnm) con Araucarias y el distrito de los helechos arborescentes [Martinez-Crovetto 1960]. Futuros estudios podrían modelar la distribución potencial de *A. guariba clamitans* utilizando la variable de altura, para ver si esta variable tiene un poder explicativo mayor que las demás, en la distribución de esta especie. Los 10 sitios para los cuáles la presencia de *A. guariba clamitans* fue confirmada durante el relevamiento, se encuentran ubicadas exclusivamente en los municipios de San Pedro y Guaraní, lo que agrava la situación de conservación de esta especie en Argentina, ya que no sólo se halla presente en una sólo provincia de nuestro país sino que únicamente se la ha observado en dos municipios dentro de ésta.

Es importante recordar que los modelos de MaxEnt pueden actualizarse continuamente a medida que nuevos registros para las especies van apareciendo. Futuros estudios podrían llevar a cabo diferentes análisis, incluso considerando variables categóricas (e.g. presencia de otras especies de aulladores) o modelando la distribución geográfica potencial de las especies de mosquitos vectores del virus de la fiebre amarilla, las cuales podrían tener algún poder explicativo sobre la distribución geográfica de ambas especies. Es importante recordar también que modelos de distribución, como los que produce MaxEnt generan como resultado una hipótesis de distribución la cuál debe ponerse a prueba con datos de campo en el futuro.

Las distribuciones actuales, tanto como las potenciales de ambas especies de aulladores, podrían sugerir que la competencia interespecífica sumada a factores biogeográficos e históricos, podrían ser las principales causas de la distribución actual de éstas y otras especies de monos aulladores. La distribución esencialmente parapátrica de las distintas especies de monos aulladores, con muy pequeñas áreas de simpatría en sus márgenes de distribución, podría ser el resultado de que las especies de aulladores tienen requerimientos ecológicos similares y que la distribución actual podría ser mantenida por el principio de exclusión competitiva; ya que sus ditribuciones potenciales son mucho más amplias. Esto desde ya no rechaza la posibilidad de la existencia de adaptaciones locales o regionales de cada especie a las condiciones generales de las ecorregiones que habita cada una. El estudio de estas adaptaciones puede ayudar a entender el grado de estabilidad de las distribuciones actuales y el posible cambio de las mismas con los cambios climáticos y en los usos del suelo que se avecinan.

Capítulo III

Metodología general para el estudio de las voces de corta y larga distancia de *A. caraya* y *A. guariba clamitans* en sintopía en el P.P. El Piñalito, Misiones

En enero de 2005 comencé el estudio sobre el comportamiento vocal de *Alouatta caraya* y *Alouatta guariba clamitans* en el P.P. El Piñalito (ver descripción abajo), Misiones, donde ambas especies se hallan viviendo en sintopía. La elección del sitio de estudio al igual que la preparación del mismo y la elección y habituación de los grupos de estudio la llevé a cabo junto a la Dra. Ilaria Agostini. Un estudio de la dieta, los patrones de actividad y el uso del hábitat de ambas especies constituyó parte de la tesis doctoral de la Dra. Agostini.

Sitio de estudio

El sitio de estudio fue El P.P. El Piñalito (26°30'S, 53°50'O) ubicado en el Departamento de San Pedro en la provincia de Misiones (Fig. III1).

Fig. III1

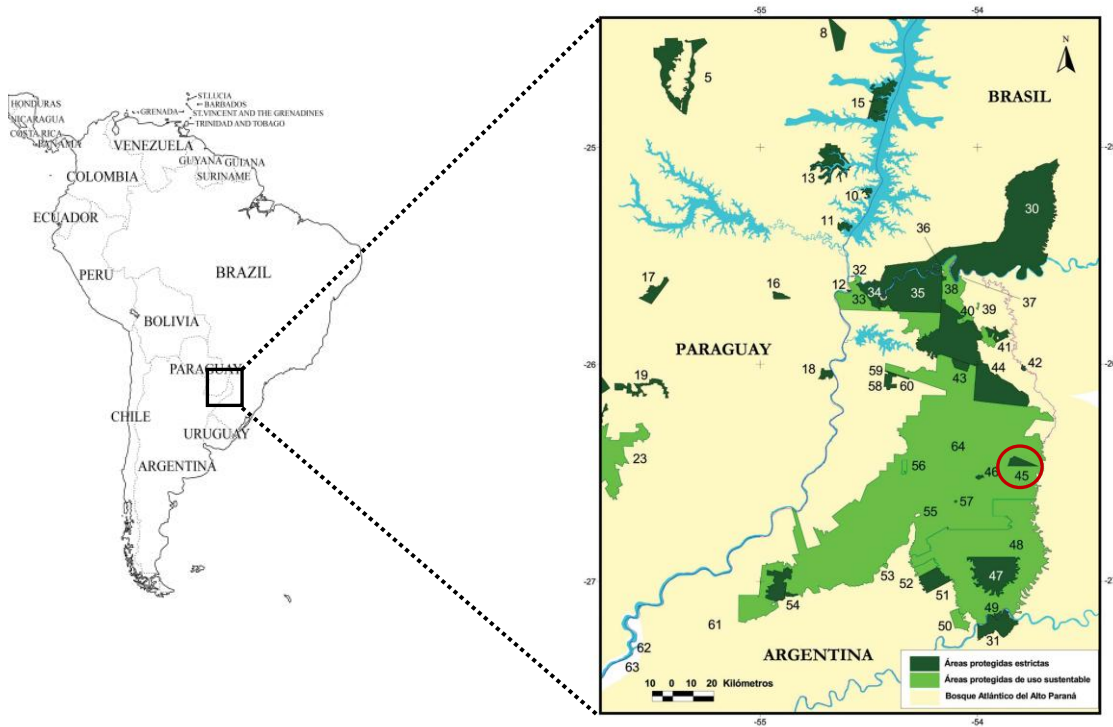


Fig III1: Ubicación del P.P. El Piñalito dentro del sistema de áreas protegidas de la provincia de Misiones. En verde oscuro están indicadas las áreas con protección estricta y en verde claro, aquellas con un uso sustentable de la tierra, formando parte del Corredor Verde [reproducido de Di Bitetti et al. 2003].

El P.P. El Piñalito es un área de protección estricta con una extensión de 3796 ha. Este parque provincial se encuentra ubicado dentro del Corredor Verde, un área de conservación y uso sustentable (de una extensión de 1.108.000 ha.) cuya finalidad es la protección del Bosque Atlántico de la provincia de Misiones, así como las nacientes y las altas cuencas de los principales ríos y arroyos.

El P.P. El Piñalito posee un clima húmedo con una marcada estacionalidad en la temperatura y en el largo del día [Crespo 1982; Brown & Zunino 1990]. Se ubica en la zona más elevada de la provincia de Misiones, la zona de Planalto con *Araucaria angustifolia*, a una altura de ca. 750 msnm [Martinez-Crovetto 1967; Crespo 1982]. Lamentablemente, debido a la incesante explotación maderera y al uso que se le ha dado a esta parte de la provincia (modificada mayormente por agricultura a pequeña escala)

[De Angelo 2009], una gran porción de la vegetación original del Corredor Verde ha sido reemplazada por monocultivos de especies comerciales exóticas y nativas. El P.P. El Piñalito no ha sido la excepción ya que, hasta principios de 1990 funcionó en esta zona, una plantación forestal y su aserradero y fue recién en el año 1993 que se creó el parque provincial. Hoy en día, dentro del parque pueden verse rastros del pasado, zonas de plantaciones de *Pinus* spp. con *Eucaliptus* sp. y plantaciones de *Araucaria angustifolia*, ocupando una extensión ca. 92 ha. dentro del mismo (Fig. III2 a,b). El bosque nativo ocupa la mayor parte de la superficie restante de este parque provincial y una vegetación casi prístina puede apreciarse, sobre todo en las grandes quebradas de los valles de los arroyos, donde la extracción de madera no fue posible por la inclinación del terreno.

Fig. III2 (a)



(b)



Fig. III2: Diferentes ambientes dentro del P.P. El Piñalito: a) Pinares exóticos de *Pinus* spp. b) Bosque nativo con algunos *Eucalyptus* sp. emergentes.

Además de *A. caraya* y *A. guariba clamitans*, una tercer especie de primate se encuentra presente en el P.P. El Piñalito, el mono Caí (*Cebus nigrinus*). Grupos estables de esta especie pueden verse dentro del parque, sin haberse registrado nunca interacciones agresivas entre grupos de *Cebus nigrinus* y grupos de *Alouatta* spp.

Grupos de estudio

Para este estudio seleccionamos (I. Holzmann e I. Agostini) dos grupos de *A. caraya* y dos de *A. guariba clamitans*, residentes en el P.P. El Piñalito. A lo largo del estudio, los individuos de cada grupo fueron identificados a través de marcas y/o rasgos naturales (cicatrices, coloración del pelaje, etc.) y cada uno fue identificado con un nombre propio para facilitar el trabajo durante la toma de datos y posterior análisis. Los animales nunca fueron capturados ni individualizados a través marcas artificiales tales como carabanos o métodos similares. Los grupos también recibieron nombres propios para facilitar la identificación de cada uno: “Cosacos” y “Gitanos”, fueron los nombres

de los grupos de *A. guariba clamitans* (a partir de aquí me referiré a ellos como AGC1 y AGC2, para simplificar e indicar a través del nombre la especie a la cuál correspondía el grupo) y “Orishas” y “Reviro”, los grupos de *A. caraya* (a partir de aquí referidos como AC1 y AC2). Dentro del grupo AGC2 (“Gitanos”) vivía una hembra residente de *A. caraya*. Esta hembra permaneció dentro de este grupo durante el período completo que llevó el estudio (enero de 2005-noviembre de 2007). Observamos a esta hembra copular en algunas oportunidades con el macho adulto de su grupo (un macho de *A. guariba clamitans*) y fue la madre de dos infantes presumiblemente híbridos (debido a su fenotipo) [Agostini et al. 2008]. Este fue el único grupo mixto (de un total de 9 grupos de ambas especies observados en el área) y los únicos individuos potencialmente híbridos (de un total de 62 individuos) observados durante el estudio en el P.P El Piñalito [Agostini et al. 2008], indicando una baja hibridación natural en el sitio de estudio. En otros sitios donde ambas especies viven en sintopía, la frecuencia de individuos con fenotipos híbridos es muy alta [Aguiar et al. 2007a, 2008; Bicca-Marques et al. 2008].

La edad de cada uno de los individuos la estimamos siguiendo las categorías de Rumiz [1990] para los grupos de *A. caraya* y las categorías de Mendes [1989] para los grupos de *A. guariba clamitans*.

Infantes: Individuos menores a 1 año de edad. En *A. caraya* el pelaje de estos individuos es de color marrón muy claro (casi rubio) y en los infantes de *A. guariba clamitans* de un color marrón-rojizo oscuro.

Juveniles: (entre 1-3 años para las hembras y 1-4 años para los machos). Una vez que los infantes son destetados ya son considerados como juveniles. Los machos, son habitualmente más grandes que las hembras dentro de la misma categoría. En *A. caraya* los juveniles (de ambos sexos) son de color marrón-amarillo claro (rubio). Sin embargo ya puede verse en los machos juveniles un ligero cambio de color (oscureciéndose cada vez más) desde la parte anterior del cuerpo (cabeza, hombros y manos) hacia la parte posterior. En *A. guariba clamitans* los juveniles son aún de color marrón-rojizo oscuro.

Subadultos: (entre 3 a 4-5 años para las hembras y 4-5 años para los machos). El tamaño de los machos y de las hembras es similar, aunque en el caso de *A. caraya* es notorio el cambio de color de los machos, casi ya totalmente oscuros (color negro) con

algunas porciones del pelo más claras. En el caso de *A. guariba clamitans* los subadultos de ambos sexos siguen conservando un color del pelo marrón-rojizo oscuro.

Adultos: (a partir de 4-5 años para las hembras, luego del nacimiento de su primer hijo, y para los machos, luego de los 5 años). Los machos adultos de *A. caraya* son de mayor tamaño que las hembras y son totalmente oscuros (casi negros), mientras que las hembras permaneces de color marrón-amarillo claro. Algunas hembras van oscureciendo su pelo a medida que envejecen hacia una tonalidad mas anaranjada y oscura. En el caso de *A. guariba clamitans* los machos son de un color marrón rojizo (más anaranjado y claro que las hembras) y las hembras son de un color marrón-rojizo más oscuro pero que también va volviéndose mas claro a medida que el individuo envejece.

La composición de los grupos no se mantuvo estable a lo largo de todo el período de estudio. Un detalle del tamaño y las clases de sexo y edad de cada grupo se encuentran detalladas en la tabla III1.

Tabla III1

| Grupo | MA | HA | MS | HS | MJ | HJ | INF |
|-------|-----|----------------|----|-----|-----|-----|-----|
| AGC1 | 1 | 3 | 1 | 0 | 2-3 | 0 | 0-2 |
| AGC2 | 1 | 3 ¹ | 0 | 0 | 0 | 0 | 2-3 |
| AC1 | 1-2 | 5 | 1 | 0 | 0-2 | 4-5 | 1-3 |
| AC2 | 1-2 | 1 | 1 | 0-1 | 1 | 1-2 | 0-1 |

MA: machos adultos, **HA:** hembras adultas. 3¹ indica la hembra de *A. caraya* dentro del grupo de *A. guariba clamitans*, **MS:** machos subadultos, **HS:** hembras subadultas, **MJ:** machos juveniles, **HJ:** hembras juveniles, **INF:** infantes [modificado de Agostini et al. 2010a].

Período de estudio

Una vez identificados los grupos, procedimos (junto a uno/dos ayudantes de campo) a habituar a los mismos a la presencia de los observadores. Al mismo tiempo que habituamos los grupos a nuestra presencia, preparamos el sitio para poder seguirlos

de forma continua y tomar en una futura etapa, los datos. La preparación del sitio consistió en abrir picadas (angostas sendas) dentro de las áreas de acción de cada grupo, con un machete. El rumbo que seguía cada una de las picadas reflejaba las rutas que habitualmente trazaban los grupos para moverse dentro de sus áreas de acción. Todo el proceso de preparar a los grupos y al sitio de estudio, abarcó un período de casi dos años (enero de 2005-noviembre de 2006), al cual haré referencia a partir de aquí como “período preliminar de estudio”. Una vez que trazamos todas las sendas necesarias para seguir a los 4 grupos durante todo el día sin perderlos de vista y los animales ya estaban habituados a nuestra presencia (no se desplazaban rápidamente por los árboles alejándose de los observadores), comenzamos el “período de estudio” y de toma de datos sistemáticos sobre diversos aspectos de la ecología y comportamiento. El período de estudio y de toma de datos sistemáticos abarcó desde diciembre de 2006-noviembre de 2007. Durante este período dedicamos un promedio de 12.08 (± 1.16 DE, rango entre 10 - 14 días) días por mes siguiendo los cuatro grupos de estudio. Seguimos a cada grupo, para tomar datos sobre su comportamiento un promedio de 3.02 días (± 0.6 DE rango entre 1-5).

A continuación, en los capítulos V y VI detallo la metodología usada específicamente para tomar datos del comportamiento vocal de corta y larga distancia de estos cuatro grupos.

Capítulo IV

Repertorio vocal de *A. caraya* y *A. guariba clamitans* en sintopía en el Parque Provincial El Piñalito, Misiones

Introducción

El desarrollo de las diferentes voces que componen el repertorio vocal en los primates no humanos, muestran pocos cambios a lo largo de la vida de los individuos [Seyfarth & Cheney 1986; Snowdon 1990]. A diferencia de lo que ocurre en otras especies animales (como en algunas especies de aves y en mamíferos) las vocalizaciones de los primates parecen tener una fuerte base innata [Seyfarth & Cheney 1986]. Varios estudios experimentales han puesto en evidencia la poca flexibilidad en las voces de los primates, a través del intercambio de infantes entre hembras de diferentes especies de macacos (*Macaca* spp.), en donde se observó que los infantes mantuvieron el repertorio vocal típico de su especie a pesar de haber sido criados por una madre adoptiva que empleaba similares vocalizaciones en contextos diferentes [Owren et al. 1993]. La evidencia, hasta el momento sugiere que los primates no son capaces de incorporar nuevas voces a su repertorio a través de un proceso de aprendizaje [Snowdon 1990; Seyfarth & Cheney 1997 a, b].

La comunicación podría ser definida como una compleja interrelación entre el emisor y el receptor, cada uno con un objetivo propio [Bradbury & Vehrencamp 1998]. La comunicación se halla basada en señales (cúmulos de energía) generadas por la acción del emisor y que son seleccionadas por su influencia en los patrones de actividad del receptor, en una forma que resulta adaptativa para una o ambas partes [Bradbury & Vehrencamp 1998]. Uno de los conceptos más discutidos dentro del estudio de la comunicación vocal de los animales, es aquel referido a la naturaleza de las señales auditivas en cuanto a diferenciar aquellas voces “honestas” de aquellas “mentirosas”. La visión clásica sobre la naturaleza de la comunicación entre individuos se basa en el concepto de que dicha comunicación cumple la función de compartir información entre el individuo que emite la señal y aquel que la recibe [Gouzoules & Gouzoules 2002].

Bajo este concepto, las vocalizaciones darían información sobre el estado emocional y de excitación del individuo emisor. Morton [1977] propuso que ciertas señales auditivas, aquellas consideradas como duras (“harsh”) caracterizadas por una baja frecuencia, estarían relacionadas con contextos agresivos y de pelea mientras que aquellas señales auditivas de frecuencias más altas y tonales, indicarían sumisión. La capacidad de producir las señales auditivas duras y de baja frecuencia, estaría relacionada con el tamaño del cuerpo del individuo que las emite y el tamaño del cuerpo, a su vez guardaría relación con la potencialidad de pelea y capacidad de defensa de los recursos [Morton 1977]. Por lo tanto, la selección natural debería favorecer la producción de este tipo de señales honestas durante contextos agresivos, ya que brindan información de la capacidad de pelea del individuo. A través de este intercambio de información los individuos podrían conocer el tamaño físico de sus adversarios y decidir si comprometerse en una pelea o dejar pasar la situación [Bradbury & Veherencamp 1998]. Sin embargo este concepto, de intercambio de información honesto, fue reevaluado y desafiado por Dawkins & Krebs [1978] [Krebs & Dawkins, 1984] proponiendo que la comunicación vocal se trataría más bien de una forma de manipulación entre individuos (emisores y receptores) con el fin de alcanzar beneficios egoístas. Bajo este escenario la comunicación no se trataría de un simple intercambio de información entre individuos, con beneficios mutuos, sino una emisión de señales auditivas por parte del emisor con el fin de manipular al receptor. Bajo este escenario, al menos que los individuos que se comunican tengan intereses en común, el emisor nunca dará a conocer sus verdaderas intenciones ni brindará información confiable [Bradbury & Veherencamp, 1998]. Este concepto sobre la comunicación mentirosa, fue contrareestado por Zahavi [1977], proponiendo que los receptores serían seleccionados para no responder a señales auditivas, al menos que estas fueran “honestas”. Los receptores de la señal auditiva solo deberían responder a aquellas señales que tuvieran alguna garantía de honestidad y éstas serían aquellas señales más costosas de producir. De esta forma se evitaría que individuos que no pueden afrontar el gasto energético de la producción de la señal honesta, produzcan una señal mentirosa, engañando así al receptor. Este tipo de señales costosas y por lo tanto honestas, recibieron el nombre de **hándicaps** [Zahavi 1977]. Volviendo a lo propuesto por Morton [1977], las vocalizaciones amenazadoras de baja frecuencia permitirían una evaluación honesta del tamaño del cuerpo del emisor y por lo tanto el receptor podría evaluar adecuadamente si

comprometerse en una interacción agresiva o retirarse sin pelear [Bradbury & Veherencamp 1998].

Las voces que componen el repertorio vocal de los primates, pueden ser clasificadas en dos grandes grupos según la distancia entre el emisor y el receptor y la energía y otras características acústicas que facilitan el desplazamiento del sonido: las voces de larga distancia y las de corta distancia. Las voces que corresponden a la primera categoría son voces muy potentes, conspicuas, capaces de viajar grandes distancias (dependiendo de la especie *ca.* 1 km) [Baldwin & Baldwin 1976b]. Estas voces se encuentran generalmente involucradas en la comunicación entre grupos o individuos que se encuentran separados por grandes distancias y/o fuera del alcance visual [Mitani & Stuth 1998]. Estas voces, cuentan con algunas propiedades físicas que ayudan a su propagación a lo largo de grandes distancias, como ser una gran amplitud y una baja frecuencia (con la mayor cantidad de energía concentrada a una frecuencia por debajo de 1.5 KHz.), estas características ayudan a que se vean minimizados fenómenos que pueden interferir en la transmisión del sonido, como la atenuación y/o la reverberación [Mitani & Stuth 1998; Maciej et al. 2011]. Por el contrario, las voces de corta distancia son voces más débiles de menor amplitud y mayor frecuencia, generalmente involucradas en la comunicación entre individuos que se hallan viviendo en el mismo grupo.

Las voces de los monos aulladores (*Alouatta* spp.)

Siendo los monos aulladores uno de los géneros de primates neotropicales más estudiados en cuanto a su dieta, patrones de actividad y aspectos sociales, sorprende lo poco que se sabe sobre su comportamiento vocal. La mayor atención se ha centrado en las voces más notorias de su repertorio vocal, sus aullidos. Diversos estudios (detallados en la tabla IV1) se han llevado a cabo, ya sea describiendo y caracterizando las voces de larga distancia y en el caso particular de algunas especies, profundizando ciertos aspectos a través del testeo de hipótesis sobre la funcionalidad próxima y diversos mecanismos de espaciamiento entre grupos vecinos a través de estos aullidos, o describiendo los contextos en los cuales los mismos se emiten. El conocimiento básico de las voces que componen el repertorio vocal de corta distancia (voces débiles) utilizadas en la comunicación a corta distancia, de muchas de las especies de este

género, esta ausente ofreciendo un vasto nicho para el desarrollo de nuevos estudios. El estudio del repertorio vocal puede abordarse desde dos perspectivas diferentes (no mutuamente excluyentes): desde una perspectiva estructural de las voces, así como desde una perspectiva funcional de las mismas [da Cunha 2004]. El análisis estructural de las voces, suele ser un necesario y minucioso trabajo descriptivo, a menudo acompañado por la descripción del contexto en el cual fueron observadas las emisiones de estas voces. En base a estas descripciones se desarrollan, en posteriores estudios, análisis más complejos, muchas veces en relación a la funcionalidad de las voces [da Cunha 2004] para lo cual conocer el contexto socio-ecológico de emisión de las señales es muy importante. El conocimiento de las diferentes voces que integran el repertorio vocal de una especie abre las puertas a futuras preguntas de mayor complejidad que no podrían ser abordadas sin este conocimiento básico.

La información brindada por los estudios llevados a cabo hasta el momento, integrando todas las voces que componen el repertorio vocal de las especies de aulladores estudiadas, permite establecer ciertas generalidades. Si bien la evidencia reunida hasta el momento, no es suficiente y muchas cuestiones quedan aún sin responder, las voces de larga distancia de los monos aulladores, serían consideradas como señales honestas [Whitehead 1987, 1989; Kitchen 2004; da Cunha 2004]. El repertorio vocal de los aulladores estaría compuesto por voces discretas [*A. caraya*, da Cunha 2004] aunque algunos autores lo consideran más un sistema vocal de tipo graduado [*A. palliata*, Baldwin & Baldwin 1976b], en donde existirían voces intermedias a las voces discretas y las voces dentro del repertorio vocal se ubicarían más como un continuo que como voces bien discretas y separadas.

Tabla IV1: Estudios llevados a cabo sobre diferentes aspectos del comportamiento vocal de los monos aulladores (*Alouatta* spp.). E.Bio: Estación biológica, PE: Parque Estadual, Faz: Fazenda (Estancia), Ea: Estancia, Rva: Reserva.

| Especie | Sitio de estudio | Tipo de estudio | Referencia |
|-----------------------------|------------------------------|---|--|
| <i>A. caraya</i> | E. Bio Corrientes, Argentina | Descripción del repertorio vocal | Orué (2005) |
| | Faz. Casa Branca, Brasil | Descripción del repertorio vocal | Calegario-Marques & Bicca-Marques (1997) |
| | Faz. Nhumirim, Brasil | Análisis funcional de los aullidos | da Cunha & Byrne (2006) |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Morro Geisler, Brasil | Descripción de los aullidos | Oliveira (2002) |
| | Santa Genebra, Brasil | Análisis funcional de los aullidos | Chiarello (1995) |
| | PE Intervalles | Análisis funcional de los aullidos | Steinmetz (2005) |
| | PE Cantareira, Brasil | Análisis funcional de los aullidos | da Cunha & Jalles Filho (2007) |
| <i>A. palliata</i> | Isla Barro Colorado, Panamá | Descripción del repertorio vocal | Carpenter (1934), Altman (1959), Baldwin & Baldwin (1976b) |
| | Ea. La Pacífica, Costa Rica | Descripción de los aullidos | Chivers (1969) |
| | Ea. La Pacífica, Costa Rica | Análisis funcional de los aullidos | Whitehead (1987, 1989, 1995) |
| | Ea. La Pacífica, Costa Rica | Análisis funcional de "Nota de Contacto" | Jones 1998 |
| <i>A. pigra</i> | Santuario Baboon, Belice | Análisis funcional de los aullidos | Kitchen (2004, 2006) |
| | Bermuda Landing, Belice | Análisis funcional de los aullidos | Horwich & Gebhard (1983) |
| | Rva. Lamai, Belice | Análisis funcional de los aullidos | Cornick & Markowitz (2002) |
| <i>A. seniculus</i> | Hato Masaguaral, Venezuela | Análisis funcional de los aullidos | Sekulic (1982 a,b; 1983) |
| | Hato Masaguaral, Venezuela | Análisis comparativo de los aullidos con <i>A. palliata</i> | Sekulic & Chivers (1986) |
| <i>A. belzebul</i> | Faz. Pacatuba, Brasil | Descripción de los aullidos | Oliveira 2002 |

Las voces de especies de primates viviendo en simpatría

Pocos son los trabajos que se han realizado sobre el comportamiento vocal de especies de primates viviendo en simpatría. En la tabla IV2 se resumen los trabajos publicados hasta el momento. La mayoría de estos estudios han sido enfocados en las respuestas inter-específicas de las voces de alarma de especies de primates viviendo juntas. En estos estudios se analizó el beneficio de formar tropas mixtas, compuestas por dos o más especies de primates presentes en el área, dentro de las cuales cada una desempeña un rol más activo en la advertencia de un predador o en el hallazgo de alimento por medio de señales acústicas. Un solo trabajo ha analizado más profundamente la influencia mutua en el comportamiento vocal de dos especies de primates en simpatría [Marler, 1973]. El abordaje de Marler [1973] en su trabajo sobre la descripción del repertorio vocal de dos especies de *Cercopithecus* en simpatría fue sumamente novedoso e interesante. La hipótesis formulada (planteada originalmente para aves y posteriormente adaptada a primates), propone que el sistema vocal de especies simpátricas, que interactúan mutuamente de manera frecuente, favorecerá la convergencia o la divergencia de las señales acústicas de ambas especies o la convergencia de las voces entre las mismas, dependiendo mayormente de cual sea la función de dichas voces, si la comunicación dentro del grupo o entre los grupos [Marler 1957, 1965, 1973]. Aquellas voces que cumplan una función en la comunicación inter-grupal (voces de larga distancia) entre grupos o individuos que se encuentran fuera del contacto visual, serán lo suficientemente diferentes entre las especies simpátricas, permitiendo el reconocimiento de cada una de ellas para que la comunicación conespecífica sea efectiva [Marler 1973]. Por otro lado, las voces suaves, cuya finalidad sea la de comunicar individuos dentro del mismo grupo, pueden exhibir muchas similitudes y ser convergentes entre ambas especies que habitan en simpatría [Marler 1973]. La influencia que ejerza una especie en el comportamiento vocal de la otra, presente en simpatría, dependerá del grado de interacción entre ambas [Marler 1973]. Por último, para que este análisis sea completo y las interpretaciones se desprendan de la evidencia, es necesaria una comparación con el repertorio vocal de las mismas especies, viviendo en parapatría (cada una en ausencia de la otra), para evaluar si las

divergencias y convergencias entre ambas especies en simpatría pueden ser atribuidas a la influencia de la otra especie presente en el área.

Tabla IV2: Estudios realizados sobre algún aspecto del comportamiento vocal de dos especies de primates en simpatría.

| Especies en simpatría | Sitio de estudio | Tipo de estudio | Referencia |
|--|--|--|------------------------------------|
| <i>Cercopithecus ascanius</i> y <i>C. mitis</i> | Selva de Budongo, Uganda | Descripción del repertorio vocal | Marler (1973) |
| <i>Propithecus verreauxi verreauxi</i> y <i>Eulemur fulvus rufus</i> | Selva de Kirindy, Madagascar | Respuesta inter-específica a voces alarma | Fichtel (2004) |
| <i>Macaca radiata</i> , <i>Semnopithecus entellus</i> y <i>Trachypithecus johnii</i> | Reservas Mudumalai y Mundanthurai, India | Respuesta inter-específica a voces de alarma | Ramakrishnan & Coss (2000) |
| <i>Cercopithecus diana</i> y <i>Cercopithecus campbelli</i> | Bosque de Tai, Costa de Marfil | Respuesta inter-específica a voces de alarma | Zuberhübler (2000) |
| <i>Lemur catta</i> y <i>Propithecus verreauxi verreauxi</i> | Reserva Berenty, Madagascar | Respuesta inter-específica a voces de alarma | Oda & Masataka (1996) |
| <i>Alouatta palliata</i> y <i>A. pigra</i> | Tabasco, México | Comportamiento vocal de individuos híbridos | Kitchen et al. (<i>en prep.</i>) |

Objetivos específicos del presente capítulo

El objetivo específico del presente capítulo es el de describir por primera vez, el repertorio vocal completo (voces de corta y larga distancia) de *A. caraya* y *A. guariba clamitans* viviendo en sintopía. Muy poco se conoce sobre las voces suaves (de corta distancia) de estos monos aulladores. Algunas voces de *A. caraya* han sido estudiadas y descritas en parapatría [Calegari-Márques & Bicca-Márques 1997; da Cunha 2004; Orué 2005] pero el repertorio vocal de las voces de corta distancia de *A. guariba clamitans*, nunca ha sido estudiado ni descrito. El objetivo es realizar la descripción comparativa de las voces de ambas especies, analizando las similitudes y diferencias

entre las voces emitidas en mismos ó diferentes contextos. El objetivo a largo plazo es el de sentar las bases para futuros estudios comparativos del repertorio vocal de *A. caraya* y *A. guariba clamitans* viviendo en parapatría.

Materiales y Métodos

Durante un período de 5 meses completos (junio de 2007- noviembre de 2007), registré las voces de corta y larga distancia de *A. caraya* y *A. guariba clamitans* sobre los 4 grupos de aulladores bajo estudio en el P. P. El Piñalito (ver capítulo III). Para el registro de las voces utilicé un grabador digital Hi-Mini Disc (Sony) y un micrófono direccional Sennheiser ME67/K6. Todas las grabaciones fueron obtenidas a 16 bits con una tasa de muestreo de 44.100 Khz.

Registro de las voces de los monos aulladores

Durante los 3.02 ($0.60 \pm DE$) días de seguimiento por mes a cada grupo, realicé grabaciones constantes sobre el grupo focal, con el objetivo de registrar todas las vocalizaciones naturales emitidas por los individuos de cada grupo. Los grupos de estudio se desplazaron la mayor parte del tiempo por el estrato medio del bosque (entre 11-20 mts.) [Agostini et al. 2011 *enviado*], por lo que la mayoría de las grabaciones fueron obtenidas a esta distancia. La mayoría de las voces de corta distancia de ambas especies son muy suaves y difíciles de oír en el campo (sobre todo con los ruidos naturales del ambiente) por lo que siempre grabé utilizando auriculares, de forma tal de maximizar (a través del micrófono) mi capacidad auditiva. Para cada una de las grabaciones registré a continuación, la correspondiente etiqueta acústica conteniendo la fecha, la identidad del individuo que emitió la voz y la actividad que realizaba en ese momento.

Las señales auditivas se incluyeron en las siguientes categorías de actividades o contextos:

- 1) Alimentación: Ingesta de alimento.
- 2) Desplazamiento: Progresión de todo el grupo de un punto a otro.

- 3) Descanso: Animal tendido en las ramas de un árbol, inmóvil con los ojos abiertos o cerrados.
- 4) Tensión: cuando el animal estaba visiblemente alterado por alguna situación. Su comportamiento era inquieto y temeroso, dudaba en seguir caminando y tenía su mirada fija en aquello que lo perturbaba (un predador o los observadores).
- 5) Aislamiento o separación de individuos: Individuos que por alguna razón quedaron separados del resto de su grupo (fuera del alcance visual).
- 6) Actividades sociales:
 - a) Grooming: Actividad de dos o más individuos en donde uno de los individuos acicala el pelaje de otro.
 - b) Interacciones afiliativas (e.g. juego)
 - c) Interacciones agonísticas (e.g. peleas y persecuciones agresivas)
- 7) Conflicto madre-cría (ver abajo).

A continuación, una breve descripción de algunos de los contextos bajo los cuales consideré la emisión de voces que requieren una explicación más amplia.

El juego

Definir juego es una tarea compleja de abordar, ya que abarca varias categorías del comportamiento de los animales, varía considerablemente entre especies (y dentro de una misma especie) y su funcionalidad ha dado lugar a muchos debates [Held & Špinka 2011]. Según Burghardt [2005] existen 5 criterios esenciales en el juego: 1) no es un comportamiento enteramente funcional (considerando que no incluye elementos que influyen en la supervivencia de los individuos), 2) es autorecompensante, 3) difiere en estructura y/o tiempo del comportamiento “serio” adulto, 4) se realiza repetidamente pero no estereotipadamente y 5) es iniciado cuando el animal se halla en un “campo relajado” (no existen amenazas inmediatas al *fitness* del mismo). Los tipos principales de juego incluyen; el juego social con congéneres [Burghardt 2005], el juego locomotor-rotacional (en soledad o compañía) [Wilson & Kleiman 1974] y el juego con objetos [Bateson et al. 1990]. Generalmente el juego es realizado más frecuentemente por individuos en edad inmadura (aunque existen excepciones como los Bonobos, *Pan paniscus*, en los cuales los individuos adultos dedican gran parte del tiempo disponible al juego) [Palagi 2008]. Las interacciones de juego pueden abarcar una variedad enorme de actividades, diferentes en las diferentes especies animales, e.g. el juego de los gatos

domésticos (*Felis catus*) con un objeto inanimado [Bateson & Joung 1981] o dar pequeños saltos y rotar como ha sido observado en los jabalíes (*Sus scrofa*) [Donaldson et al. 2002] o como en el primate *Rhinopithecus roxellana* que puede incluir luchas, mordidas, saltos, persecuciones y montas, entre otras actividades [Li et al. 2011]. Entre las diferentes funciones que se le ha atribuido al juego se encuentra la concepción que el infante/juvenil vaya familiarizándose con la compleja vida de adulto [Bekoff & Bayers 1998], interpretándose que a través del juego el individuo adquirirá las habilidades necesarias que le otorgaran una óptima chance de supervivencia [Volland 1977].

Las interacciones que yo observé y consideré como juego social en esta tesis fueron aquellas entre dos o más individuos en donde hubiera habido un contacto físico suave entre los mismos y aunque esta interacción podía incluir leves mordidas y tirones de pelo, los individuos no trataban de huir (como durante las interacciones agresivas, ver abajo). Una de las posiciones más frecuentes que adoptan los individuos que relizan esta interacción, es la de pendular colgados de sus colas, balanceándose al mismo tiempo que emiten las voces que se describirán más adelante. Aunque existen corridas por las ramas, que podrían ser interpretadas como persecuciones, los individuos perseguidos muchas veces frenan, dejándose atrapar por los individuos perseguidores para luego continuar interactuando.

Interacciones agresivas

El conjunto de acciones que se encuentran involucradas en una interacción agresiva es muy variable, y al igual que en el juego, las mismas pueden variar entre especies tanto como dentro de la misma especie. Los conflictos pueden irrumpir la cohesión social del grupo, pueden generar daños en la relaciones entre los individuos, provocando tensión social [de Marco et al. 2010]. Uno de los mayores problemas al que nos enfrentamos cuando debemos definir una agresión es que muchas de las señales y acciones que son regulares en estas interacciones no son exclusivas de las mismas [de Waal & Van Hooff 1981]. Las mismas podrían ser usadas tanto para definir una interacción agonística así como una interacción no agonística [de Waal & Van Hooff 1981].

Consideré que dos o más individuos dentro del mismo grupo se encontraban en una interacción agresiva cuando el contacto físico entre ambos era más intenso (brusco)

que aquél durante las interacciones de juego. Las situaciones en las cuales registré interacciones agresivas con vocalizaciones entre los individuos fueron las siguientes:

1) Persecuciones, en donde un individuo perseguía a otro que escapaba. A diferencia del escape menos eficiente observado durante el juego en el cual el individuo que escapaba frenaba y era atrapado por el persecutor, durante las corridas de agresión, podía verse como el individuo perseguido se desplazaba sin detener su marcha. Si ambos individuos se ponían en contacto físico luego de esta persecución podía verse como este contacto era brusco y muchas veces incluía fuertes manotazos y patadas (más que nada del individuo perseguido al persecutor). Es importante aclarar que como resultado de estas interacciones agresivas nunca observé individuos lastimados (ni heridas, ni cicatrices).

2) Eventos en los cuales un individuo se acercaba demasiado y terminaba desplazando (con su cuerpo) a otro individuo que se hallaba alimentándose o descansando.

3) Eventos en los cuales un individuo pasaba bruscamente por encima de otro.

4) Cuando un individuo (juvenil, subadulto o adulto) quería acercarse a una cría o infante pequeño que se encontraba con su madre y ésta agredía al individuo (tirones de pelo y manotazos bruscos).

Algunas de estas interacciones agresivas fueron registradas también por da Cunha [2004].

No fue raro que una interacción que comenzó como un juego, fuese haciéndose más brusca hasta de ser un juego pacífico a convertirse en un persecución agresiva de uno a otro. Esto mismo fue observado también por da Cunha [2004] en su estudio de algunas de las voces del repertorio de *A. caraya*.

Conflicto madre-cría:

En la mayoría de las especies de primates, en un determinado momento en la vida de un infante y su madre ocurre un conflicto de intereses entre ambos, este período se conoce como el “Conflicto madre-cría” [Trivers 1974]. Si bien el conflicto de la cría con su madre está asociado al período de destete (el cual ocurre aproximadamente a los 9 meses de edad en los monos aulladores) [Mack 1979], señales del conflicto entre la madre y su cría, han sido observadas en una faja etárea de entre los 2 y 23 meses de edad del infante/juvenil [Pavé et al. 2010]. Los comportamientos en los que más

frecuentemente se observa un conflicto madre-cría son los que involucran un infante intentando subir al lomo de su madre, mientras ésta lo empuja evitando que el infante se suba y/o el infante intenta tomar leche del pecho de su madre pero ésta no lo permite. Durante este período de conflicto, muchas veces pueden oírse voces muy características que emite el infante, mientras se desplaza detrás de su madre e intenta realizar las actividades recientemente descritas.

Análisis acústico de las voces registradas

Utilicé para el análisis acústico el software Raven en su versión 1.4 (Cornell University 2010, www.birds.cornell.edu/brp/raven/RavenVersions). En una primera etapa, realicé *a priori* una clasificación de las voces registradas en base a las diferencias y similitudes percibidas por mi oído y por las características físicas de la voz (morfología) observadas en un sonograma (gráfico de frecuencia vs. tiempo). Luego realicé mediciones acústicas sobre cada una de las voces registradas en el sonograma. Las medidas acústicas que tomé fueron las siguientes:

- 1) Frecuencia mínima (o frecuencia más baja) de la voz. Unidad: Hertz (Hz.).
- 2) Frecuencia máxima (o frecuencia más alta) de la voz. Unidad: Hz.
- 3) Frecuencia pico (o enfatizada): Frecuencia en la cuál está contenida la máxima cantidad energía de la voz. Unidad: Hz.
- 4) Duración de la voz: Unidad: segundos.

Estas cuatro medidas acústicas fueron obtenidas sobre todas las vocalizaciones registradas en ambas especies y fueron seleccionadas sobre la base de que las mismas eran posibles de medir en todas las voces registradas, lo cuál me permitía realizar un análisis comparativo entre todas las voces. Además, para algunos tipos de voces medí:

- 5) Número de elementos presentes en la llamada.
- 6) Duración del silencio entre los elementos que componen la llamada.

Todas estas mediciones acústicas fueron realizadas sobre los sonogramas que fueron realizados utilizando los mismos parámetros, para obtener mediciones comparables entre las voces: una ventana de tipo Hann, un solapamiento del 50% y un tamaño de ventana de 2300 muestras (samples). El tamaño de la ventana representa un compromiso entre la precisión de la medición de la frecuencia y el tiempo. Seleccionar el tamaño adecuado depende de la naturaleza de la señal y de qué eje sea más importante medir con precisión (frecuencia o tiempo). Tamaños grandes de ventana (hasta 65536 muestras) maximizan el eje de la frecuencia en tanto que tamaños menores de ventana maximizan el eje del tiempo. Fui probando diferentes tamaños de ventana hasta encontrar aquél (2300 muestras) que representaba el compromiso adecuado entre la frecuencia y el tiempo de todas las voces (tanto de corta como de larga distancia) como para medir con nitidez las variables propuestas. Los valores de las mediciones realizadas los copié a una planilla de cálculo, a partir de las cuales se hicieron los cálculos de los valores reportados.

A partir de los 4 primeros parámetros acústicos medidos en todas las voces, realicé un Análisis de Componentes Principales (PCA) para visualizar como se distribuían las diferentes voces en un espacio multivariado. Luego realicé un MANOVA y una comparación *post-hoc* con el test de Tukey HSD, para ver en cuáles de las variables diferían significativamente las voces identificadas. Algunas de las voces me resultaron difíciles de clasificar al principio ya que su sonido era muy similar a oído desnudo, al igual que su estructura, pero habían sido emitidas en dos o tres contextos diferentes. La comparación con el test de Tukey HSD fue particularmente útil con estas voces, para poder saber si se trataba de la misma voz (emitida en contextos diferentes) o presentaba diferencias acústicas sutiles entre los diferentes contextos, que yo no hubiera podido captar a oído desnudo. Para *A. caraya* la única voz que no fue incluida en estos análisis fue la voz “Wra-Wra-Wra” (descripta más adelante) ya que fue una voz que solo pude grabar una vez y cuya calidad no fue buena como para realizar mediciones sobre la misma. Los nombres que reciben las voces, responden a la onomatopeya del sonido, por lo que se encuentran indicados entre comillas (e.g. “Uhu”, “Muu”), a una breve descripción de la voz haciendo alusión a alguna característica de la misma (e.g. Serie de latidos) o a la morfología de la voz (e.g. Gritos de tipo escalera).

También realicé MANOVA (y en aquellos casos que este análisis fuera significativo, test de Tukey HSD) para comparar pares de voces de ambas especies similares en sonido y estructura emitidas en el mismo contexto.

La descripción de las voces de larga distancia (aullidos) debido a que son tan diferentes a las de corta distancia (en sonido, estructura y función), fueron analizados por separado más adelante en este mismo capítulo.

Cada una de las diferentes voces indentificadas y descritas en este capítulo está acompañada de un sonograma, el cuál ayuda a comprender mejor la estructura del sonido. Para los sonogramas elegí aquellas voces con la mejor calidad de grabación, cuidando que pudieran verse todos los elementos mencionados en la descripción.

Por último, es importante aclarar que algunas de las voces, sólo fueron oídas en una sola oportunidad (ver más adelante), constituyendo datos anecdóticos. Sin embargo me pareció importante no pasarlas por alto y describirlas ya que futuras investigaciones podrían confirmar estas observaciones además de desarrollar metodologías específicas para captar estas voces (claramente muy poco frecuentes) y/o contactar otros investigadores para saber si ellos también han registrado casos únicos de estas voces. Futuras investigaciones podrían también ayudar a esclarecer el hecho que las observaciones únicas reportadas en esta tesis pudieran haber representado un evento circunstancial (e.g. el individuo emitió un sonido porque presentaba un malestar en ese día en particular) y que no constituyan voces diferentes.

Resultados

Obtuve un total de 31 horas 30 minutos netos de grabación para ambas especies (N= 15 horas para ambos grupos de *A. caraya* y N= 16 horas 30 minutos para ambos grupos de *A. guariba clamitans*). Grabé un total de 758 vocalizaciones de corta distancia para ambas especies (N=463 vocalizaciones para *A. caraya*, N= 295 vocalizaciones para *A. guariba clamitans*). Lamentablemente en muchas de las voces grabadas, la calidad de grabación (debido a la naturaleza de las voces y a los ruidos del ambiente) no fue lo suficientemente buena como para realizar mediciones acústicas. Sin embargo, sí fueron utilizadas para establecer el contexto en el cual se habían emitido. Realicé mediciones

acústicas sobre 474 de las voces grabadas (N= 328 para *A. caraya* y N=146 para *A. guariba clamitans*).

Repertorio vocal de corta distancia de *A. caraya*: estructura y contexto de las voces

El análisis de componentes principales de las voces de *A. caraya* mostró autovalores >1 en el eje 1 del análisis, extrayendo el 66.9 % de la variación (tabla IV3). Las frecuencias baja, alta y pico mostraron altos pesos en el eje 1 en tanto que la duración de la llamada tuvo un alto peso el eje 2.

Tabla IV3

| | PC1 | PC2 |
|--------------------------|------------------|-----------------|
| Frecuencia baja | -0.810407 | -0.393832 |
| Frecuencia alta | -0.907477 | 0.008467 |
| Duración | -0.556711 | 0.809183 |
| Frecuencia pico | -0.942627 | -0.147460 |
| Autovalores | 2.678747 | 0.83 |
| % de variación explicada | 66.96 | 20.79 |
| % Acumulado | 66.96 | 87.76 |

Las voces ocupan distintas posiciones en el espacio multivariado del eje 1 y 2 (Fig. IV1)

Fig. IV1:

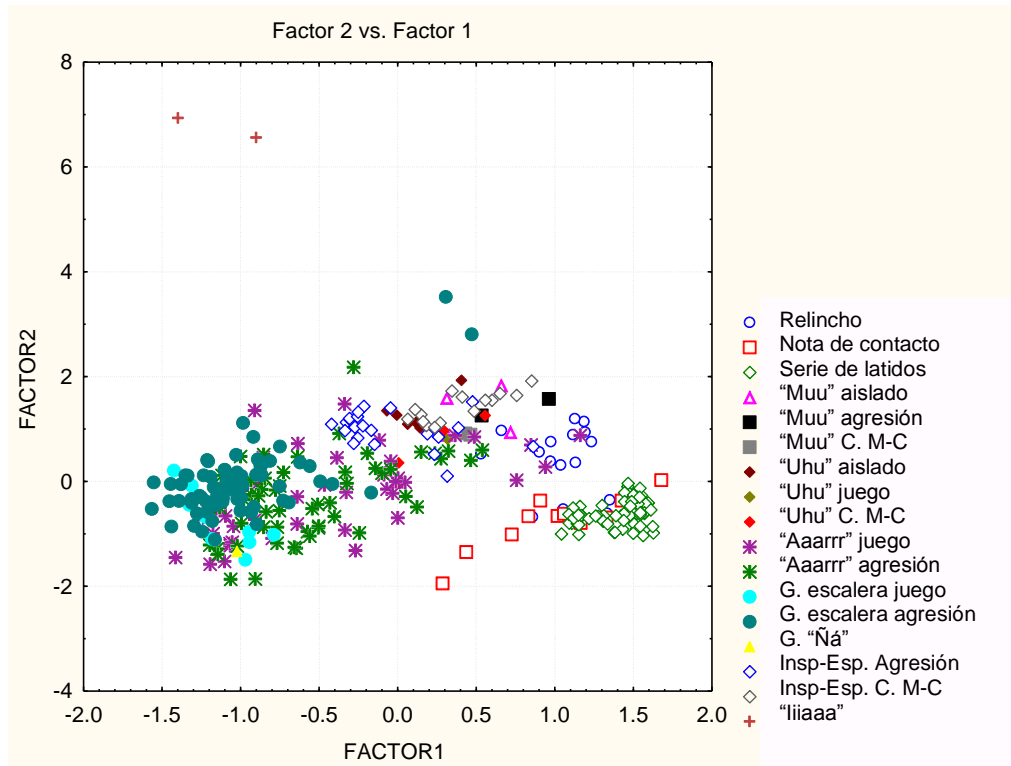


Fig. IV1: Distribución de los ejes 1 y 2 de un PCA de las diferentes voces de corta distancia identificadas para *A. caraya*. C. M-C: conflicto madre-cría.

Los resultados del MANOVA con todas las voces identificadas, fue altamente significativo (Wilks-Lambda=0.17, $F_{64, 1208}=34.53$, $p=0.0000$), mostrando diferencias importantes entre las voces del repertorio vocal de corta distancia identificadas en esta especie.

Para la comparación *post-hoc* con el test de Tukey HSD para ver en cuál de los parámetros medidos se diferenciaban las voces entre sí, primero extraje del análisis las 5 voces conflictivas (aquellas con similar estructura y sonido pero emitidas en contextos diferentes, como: el “**Muu**” emitido en un contexto de individuo perdido, de agresión y durante el período de conflicto madre-cría; el “**Uhu**” emitido en un contexto de individuo perdido, durante un juego y conflicto madre-cría; el “**Aaarr**” emitido durante un contexto de juego y de agresión; los **Gritos de escalera** de juego y de

agresión y la voz de **Inspiración-espирación** durante el juego y agresión). Mi objetivo era ver, si en efecto se trataba de las mismas voces (emitidas en contextos diferentes) o podría tratarse de diferentes voces con sutiles diferencias, que yo no hubiera podido captar. Los resultados mostraron que, a excepción de las voces de Inspiración–Espiración (las cuáles difirieron significativamente en su frecuencia alta y frecuencia pico, entre los contextos de agresión y el conflicto madre-cría), las demás 4 voces “conflictivas” no mostraron diferencias significativas en los parámetros acústicos analizados, sugiriendo que se trataba de las mismas voces, emitidas en contextos diferentes (Tabla IV4). Una vez aclarada esta situación con las voces conflictivas, procedí a realizar la comparación entre todas las voces identificadas. Los resultados mostraron que la mayoría de las voces difirieron significativamente en al menos una de las variables acústicas utilizadas (tabla IV5) lo que sugiere que hay suficientes diferencias en sus parámetros acústicos que permiten su identificación como voces distintas.

TablaIV4: Test de Tukey HSD para las voces “conflictivas” difíciles de diagnosticar entre diferentes contextos. Sólo mostraron diferencias significativas en la Frecuencia alta y pico las voces de Inspiración-espирación entre los contextos de agresión y de conflicto madre-cría. NS: No significativo, FA: Frecuencia Alta, FB: Frecuencia Baja, FP: Frecuencia Pico, D: Duración. C. M-C: Conflicto Madre-Cría.

| | “Muu” perdido | “Muu” agredido | “Muu” C. M-C | “Uhu” perdido | “Uhu” juego | “Uhu” C. M-C. | “Aaarr” juego | “Aaarr” agresión | G. esc. juego | G. esc. agresión | Insp-esp agresión | Insp-esp C.M-C |
|-----------------------|------------------|-------------------|-----------------|------------------|----------------|------------------|------------------|---------------------|------------------|---------------------|----------------------|-------------------|
| “Muu” perdido | - | | | | | | | | | | | |
| “Muu” agredido | NS | - | | | | | | | | | | |
| “Muu” C. M-C | NS | NS | - | | | | | | | | | |
| “Uhu” perdido | | | | - | | | | | | | | |
| “Uhu” juego | | | | NS | - | | | | | | | |
| “Uhu” C. M- C | | | | NS | NS | - | | | | | | |
| “Aaarr” juego | | | | | | | - | | | | | |
| “Aaarr” agresion | | | | | | | NS | - | | | | |
| G. esc. juego | | | | | | | | | - | | | |
| G. esc. agresion | | | | | | | | | NS | - | | |
| Insp-esp. agresión | | | | | | | | | | | - | |
| Insp-esp. C. M-C | | | | | | | | | | | FA, FP | - |

Tabla IV5: Test de Tukey HSD entre todas las voces de corta distancia del repertorio vocal de *A. caraya*. En color se encuentran indicados los parámetros acústicos con diferencias significativas entre las voces. NS: No significativo, FA: Frecuencia Alta, FB: Frecuencia Baja, FP: Frecuencia Pico, D: Duración, C. M-C: Conflicto madre-cría.

| | Relincho | N. de contacto | Serie de Latidos | “Muu” | “Uhu” | “Aaarr” | G. de escalera | Insp-esp agresión | Insp-esp C. M-C | “liiaaa” | G. “Ña” |
|--------------------|---------------|----------------|------------------|---------------|------------|---------------|----------------|-------------------|-----------------|----------|---------|
| Relincho | - | | | | | | | | | | |
| N. de contacto | FA, D | - | | | | | | | | | |
| Serie de Latidos | D | FA | - | | | | | | | | |
| “Muu” | FA, D | D | FA, D | - | | | | | | | |
| “Uhu” | FA, D | FA, D | FA, D, FP | FA | - | | | | | | |
| “Aaarr” | FB, FA, FP | FB, FA, D, FP | FB, FA, D, FP | FB, FA, D, FP | FB, D, FP | - | | | | | |
| G. de escalera | FB, FA, D, FP | FB, FA, D, FP | FB, FA, D, FP | FB, FA, FP | FB, FA, FP | FA, D, FP | - | | | | |
| Insp-esp. agresión | FA, D, FP | FA, D, FP | FA, D, FP | NS | FA | FB, D, FP | FB, FA, D, FP | - | | | |
| Insp-esp. C. M-C | FA, D | D | D, FP | NS | FA | FB, FA, D, FP | FB, FA, D, FP | FA, FP | - | | |
| “liiaaa” | D | D | D | D | D | D | FA, D, FP | D | D | - | |
| G. “Na” | FA, FP | FA, FP | FA, FP | FA, FP | FA | NS | NS | NS | FA, D | D | - |

A partir de los análisis acústicos, identifiqué las siguientes voces de corta distancia en el repertorio vocal de *A. caraya*:

- 1) “Aaarr”.
- 2) Grito de tipo escalera.
- 3) Grito “Ña”.
- 4) Inspiración-espriación de agresión
- 5) Inspiración -espriación de conflicto madre-cría.
- 6) “Muu”.
- 7) “Iiaaa”.
- 8) “Uhu”.
- 9) Nota de contacto.
- 10) “Wra-Wra-Wra”.
- 11) “Relincho”.
- 12) Serie de latidos.

Estas 12 voces fueron emitidas en los siguientes contextos, especificando cuantas veces grabé cada una de las voces:

Voces producidas durante la alimentación: Relincho (N=137), Notas de contacto(N=42).

Voces producidas durante momentos de tensión: Serie de latidos (N=18).

Voces producidas durante el juego: “Aaarr” (N=42), Gritos de escalera(N=9), Grito “Ña”(N=1), “Uhu”(N=1).

Voces producidas durante aislamiento o separación de individuos : “Muu”(N=8), “Uhu”(N=34).

Voces producidas durante agresiones entre individuos: “Aaarr”(N=54), Gritos de escalera (N=70), Inspiración-espriación de agresión(N=22), “Muu”(N=1). Dentro de este contexto se encuentra la voz “Wra-Wra-Wra” (N=1), descripta más adelante.

Voces emitidas durante el conflicto madre-cría (infantes y juveniles pequeños): Inspiración-espriación de conflicto madre-cría (N=15), “Muu” (N=2), “Iiaaa” (N=2), “Uhu” (N=4).

A continuación realizo una descripción acústica de cada una de las voces además del contexto en el cuál fue emitida y registrada la misma.

Voces emitidas durante la alimentación:

El relincho:

Grabé un total de 137 relinchos. Un 91.9% (N=126) de estos relinchos se produjo cuando el individuo emisor de la voz se encontraba alimentándose. En los casos restantes no me fue posible ver la actividad que realizaba el individuo ya que se encontraba fuera de vista, oculto en la vegetación. Al relincho lo grabé en 15 individuos distintos, representando todas las clases de edad y sexo observadas durante el período de estudio (a excepción de las crías). El nombre de esta voz está dado por la semejanza de su sonido a un rápido gorgoteo, gutural y grave, que recuerda al relincho suave de un caballo. Los monos emiten esta vocalización con la boca cerrada. Durante una sesión de alimentación grupal es frecuente que la emisión de un relincho sea seguida por la emisión de relinchos por otros individuos.

Realicé mediciones acústicas sobre 17 de los relinchos grabados. Esta voz es difícil de oír en el campo si uno no se encuentra cerca de los animales que vocalizan, por lo que fue difícil obtener grabaciones de buena calidad de los relinchos. El relincho es una voz corta en la cual se emiten pulsos rápidos (entre 5-7 pulsos por relincho), con una duración media de 0.5 seg (± 0.3 DE), con una frecuencia mínima media de 122 Hz (± 39.6 DE) y una frecuencia máxima media de 603.25 Hz (± 148.4 DE). La máxima energía contenida en esta voz (frecuencia pico o enfatizada) se halla a una frecuencia media de 285.6 Hz (± 118.3 DE).

A pesar de ser un voz difícil de grabar y/o de medir, es una voz muy particular de *A. caraya*. Durante el período de estudio no registré esta voz en otro contexto que no sea el de alimentación, por lo que a pesar de haber sido difícil de grabar, no fue difícil de caracterizar su contexto de emisión.

La morfología de esta voz puede verse a continuación en el sonograma de la Fig. IV2.

Fig. IV2.

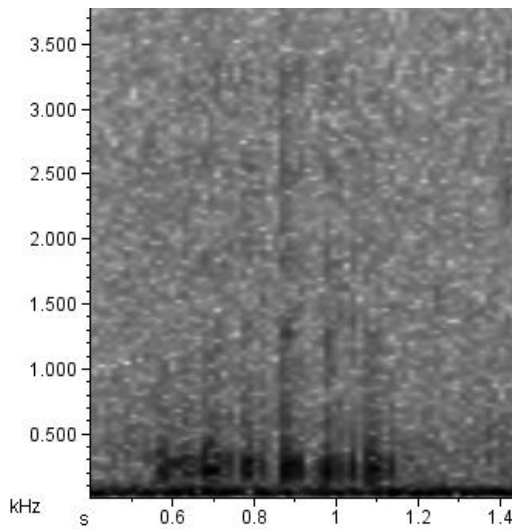


Fig. IV2. Relincho de un macho subadulto de *A. caraya* durante una sesión de alimentación.

Nota de contacto:

Grabé un total de 42 notas de contacto. En 92.8% de los registros (N=39) el individuo que emitió esta vocalización se encontraba alimentándose. En los tres restantes casos en los que grabé esta voz, no pude ver la actividad que realizaba el individuo que la emitió. Las notas de contacto fueron grabadas en 8 individuos distintos, representando todas las clases de edad y sexo observadas durante este período de muestreo, con la excepción de las hembras adultas (aunque es muy probable que las emitan y yo no lo haya registrado). Del total de notas de contacto grabadas, realice mediciones acústicas sobre 12 de ellas. Para las demás, la calidad de la grabación no era lo suficientemente buena. Las notas de contacto son vocalizaciones extremadamente difíciles de oír sin la ayuda de un amplificador y un micrófono. Son muy breves, tienen una duración media de 0.1 seg (± 0.0 DE), una frecuencia mínima media de 168.3 Hz (± 90.7 DE) y una frecuencia máxima media de 1467.1 Hz (± 1262 DE). La frecuencia pico media es de 325.6 Hz (± 163.4 DE). Cuando los animales emiten esta voz, su sonido se asemeja a la pronunciación de la letra “M”. Las notas de contacto se realizan con la boca cerrada. Al igual que el relincho, es frecuente que la emisión de una de estas

notas de contacto durante una sesión de alimentación sea seguida por la emisión de más de estas mismas vocalizaciones por individuos que se encuentran alimentándose en la cercanía.

Fig. IV3

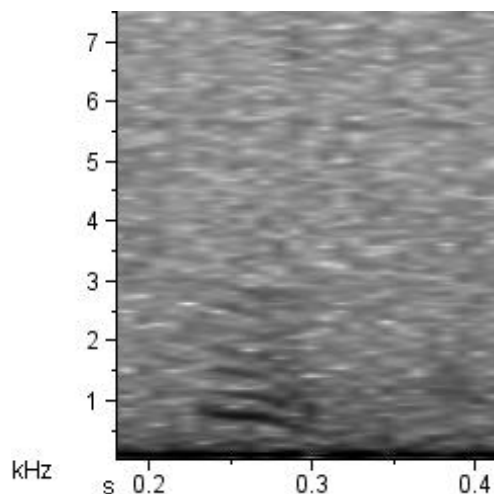


Fig. IV3: Nota de contacto de una hembra juvenil de *A. caraya* durante una sesión de alimentación.

Voces emitidas en contextos de tensión:

Serie de latidos:

Esta fue la única voz de *A. caraya* emitida en series. Nunca grabé ni registré un latido que no haya sido emitido en conjunto con más latidos, por lo que consideré a cada una de las series de latidos registradas como una unidad de análisis (o una señal). Grabé 18 series de latidos. La duración media de las series de latidos grabadas, fue de 67.2 seg ($50.9 \pm \text{DE}$) y con una emisión de 62.2 ($60.4 \pm \text{DE}$) latidos por serie. Grabé estas vocalizaciones en un total de 9 individuos distintos, representando todas las clases de edad y sexo (a excepción de hembras subadultas). Tomé medidas acústicas sobre 66 de los latidos grabados. Cada uno de los latidos que conforman la serie tuvo una duración media de 0.1 seg ($\pm 0.0 \text{ DE}$). Dentro de las series cada uno de los latidos se encontraba separado del siguiente por un período de silencio. Este período de silencio es variable y

tuvo una duración media de 0.7 seg (rango entre 0.1 seg a 6.3 seg). Los latidos tienen una frecuencia mínima media de 96.1 Hz (\pm 21.3 DE) y una frecuencia máxima media de 677.7 Hz (\pm 239.2 DE). La frecuencia pico media de se halla a 210.2 Hz (\pm 66 DE. Fig. IV4).

Los latidos se emiten con la boca cerrada. El contexto en el que estas series de latidos fueron emitidas estaba relacionado con situaciones que generaban tensión en los animales (como la presencia demasiado cercana de los observadores o de un predador). En el 100% de las series de latidos grabadas, la vocalización era, a juzgar por la mirada y la actitud de los individuos, dirigida a nosotros los observadores cuando los animales se encontraban en el estrato bajo del monte (entre 5 y 10 mts. de altura). Qué fuéramos los observadores quienes estimulábamos la emisión de las series de latidos es sugerido por el hecho de que la misma cesaba cuando nos alejábamos unos metros o nos agachábamos. Algunas veces la emisión de las series de latidos iba acompañada de una actitud agresiva del individuo emisor: agitaba ligeramente ramas y las mordía. Si bien la actitud era agresiva, los animales no escapaban.

Fig. IV4:

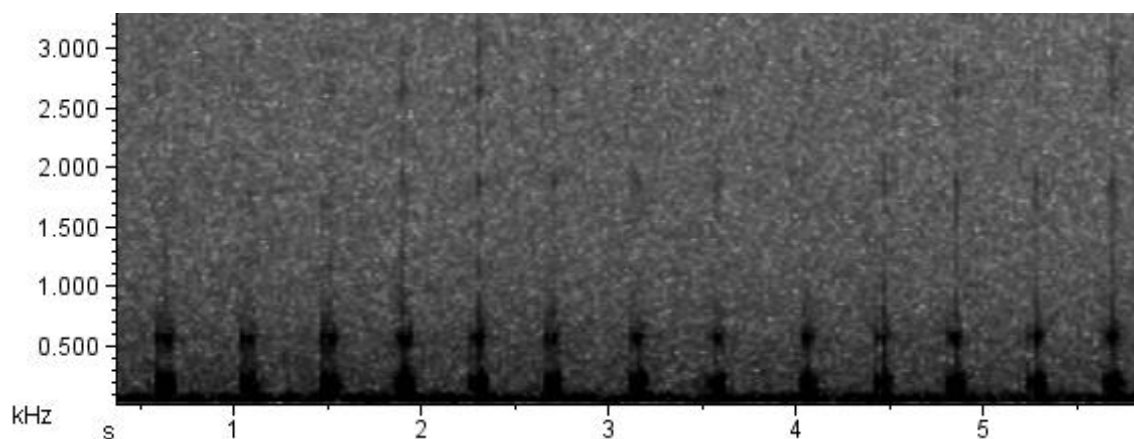


Fig. IV4: Sección de 13 latidos dentro de una serie de latidos emitida por un macho adulto de *A. caraya*.

Voces emitidas durante el aislamiento o separación de individuos:

A veces ocurre que durante los desplazamientos de un grupo, luego de un encuentro agresivo con otro grupo o simplemente porque un individuo quedó alimentándose cuando el resto de su grupo siguió el desplazamiento, un individuo queda alejado (con el resto de su grupo fuera de vista) y comienza a emitir éstas vocalizaciones. En este contexto, los individuos aislados pueden emitir dos tipos de señales acústicas, los “Muu” y los “Uhu”.

“Muu”:

Grabé la emisión de 8 “Muu” en 4 oportunidades diferentes de aislamiento de individuos. Las grabaciones corresponden a 3 individuos diferentes. La calidad de las grabaciones sólo me permitió realizar mediciones acústicas sobre 4 de las mismas. El nombre de esta voz proviene de su sonido, similar al del mujido de una vaca. Los individuos realizan esta vocalización con la boca abierta y los labios fruncidos formando una “o”. La duración media de esta voz fue de una media de 1.5 seg (± 0.5 DE) con una frecuencia mínima media de 131.6 Hz (± 35.5 DE) y una frecuencia máxima media de 1907.5 Hz (± 1131.7 DE). La mayor cantidad de energía de esta voz estuvo ubicada a una frecuencia media de 306.8 Hz (± 119.4 DE, Fig IV5). Esta señal es producida principalmente por individuos jóvenes, probablemente porque tienen mayor probabilidad de quedar aislados del grupo. Sin embargo, pude registrar esta voz en el macho adulto que quedó alejado de su grupo luego de un encuentro inter-grupal agresivo (Fig. IV5).

Fig. IV5:

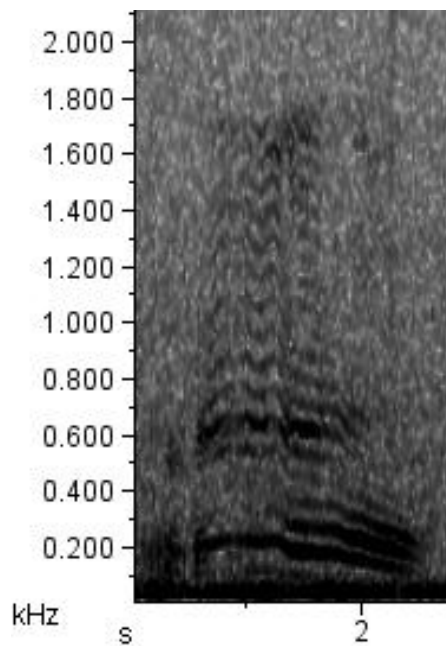


Fig. IV5: Voz de “Muu” de un macho adulto (grupo AC1), aislado de su grupo.

“Uhu”:

Esta vocalización la registré 34 veces en este contexto, aunque sólo sobre 6 de las grabaciones pude realizar mediciones acústicas. Al igual que el “Muu” esta voz es producida cuando individuos se encuentran lejos de su grupo. Generalmente un individuo que está aislado comienza produciendo “Muu” y luego comienza a alternar la producción de “Muu” con la de “Uhu”. El “Uhu” esta compuesto por dos porciones, una primer porción (que suena “U”) que corresponde a una fuerte inspiración y una segunda parte (que suena “hu”) que corresponde a una fuerte exhalación de aire. Observé la emisión de “Uhu” tanto en individuos juveniles y pequeños, como individuos adultos de ambos sexos. El macho adulto del grupo AC1 que emitió “Muu” en la situación descrita arriba, también emitió “Uhu”. Los “Uhu” medidos tuvieron una duración media de 1.5 seg (± 0.3 DE). La fase de inspiración es corta, con una duración media de 0.3 seg y la fase de espiración que es más larga con una duración media de 1.2 seg. Los “Uhu” grabados tuvieron una frecuencia mínima media de 123.7 Hz (± 28.5 DE) y una frecuencia máxima media de 3760.8 Hz (± 825.8 DE). La frecuencia pico de esta voz se halla a 493.4 Hz (± 127.8 DE). El punto de frecuencia máxima más alevada de la voz se

halla dentro de la porción de inspiración y luego en la fase de espiración la frecuencia media de la voz desciende a 2349.8 Hz (± 576.3 DE).

Fig. IV6

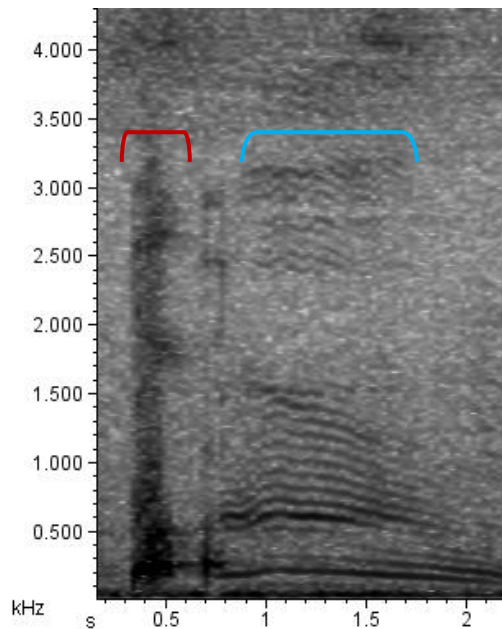


Fig. IV6: Voz de “Uhu” del macho adulto del grupo AC1, aislado de su grupo. En el sonograma puede verse, indicado con un llave en color rojo, la primer porción de la voz (una breve inspiración: “U”) y con una llave en color celeste la segunda porción (espiración: “huuu”).

Voces emitidas durante el juego

Observé 28 interacciones entre dos o más individuos, a las cuales interpreté como una interacción de juego. Durante estas interacciones, registré las voces producidas por 18 individuos diferentes representando todas las clases de edad y sexo. Muchas de las voces características de la interacción del juego lo son también de las interacciones agresivas entre los individuos (e.g. “Aaarr” y Gritos de escalera). La mayoría de los juegos los registré entre individuos juveniles de ambos sexos, siendo los adultos los que menos se comprometían en esta actividad.

“Aaarr”:

Registré la emisión de 42 “Aaarr” sobre las cuales realicé mediciones acústicas. Esta voz es la más característica durante el juego entre los individuos y la que se repite con mayor frecuencia. El nombre de la voz lo recibe por la semejanza a su sonido. Esta voz la realizan con la boca abierta, mordiéndose suavemente. Esta voz fue muy variable en la mayoría de los parámetros medidos. La duración media de los “Aaarr” fue de 0.8 seg (± 0.7 DE). La frecuencia mínima media fue de 907 Hz (± 792.3 DE), la frecuencia máxima media fue de 4024.9 Hz (± 1470.6 DE) y la frecuencia pico media fue de 1591.9 Hz (± 1470.6 DE, Fig. IV7) Los individuos pueden emitir los “Aaarr” varias veces en el tiempo que dura la interacción de juego.

Fig. IV7.

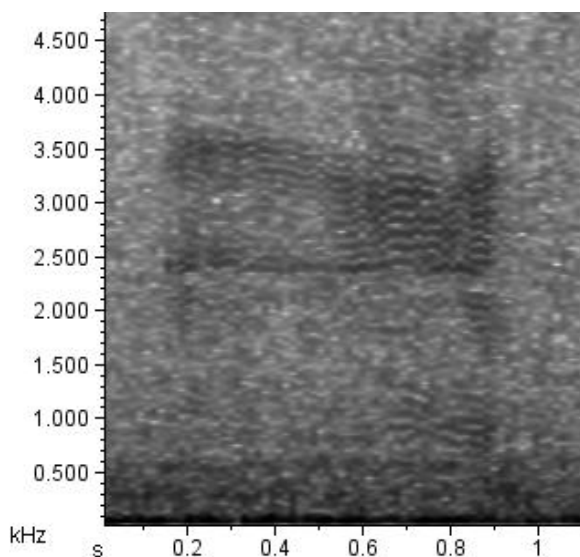


Fig. IV7: Una voz de “Aaarr” durante una sesión de juego entre dos hembras juveniles de *A. caraya*.

Gritos de tipo escalera:

Registré 9 Gritos de escalera durante interacciones de juego, sobre los cuales realicé las mediciones acústicas. Los Gritos en escalera reciben este nombre por la similitud en un espectrograma a una escalera. La morfología de la misma se debe a la

existencia de numerosos armónicos con una alta modulación de frecuencia que contienen mucha energía (Fig. IV8). Los gritos de escalera se caracterizan por una alta variabilidad en cuanto a su morfología y alta modulación de frecuencia (comparar gritos de escalera de la Fig. IV8 con Fig. IV11) aunque su sonido agudo, como pronunciando las letras “Aaá” es bien característico. Muchas veces ocurre que los individuos que están jugando y emitiendo “Aaarr” de pronto y sin que haya un cambio en su actitud, emiten un “grito de tipo escalera” y luego continúan jugando. El “Grito en escalera” se emite con la boca abierta. Esta vocalización tiene una duración media de 0.6 seg (± 0.3 DE), con una frecuencia mínima media de 932.5 Hz (± 255.4 DE), una frecuencia máxima media de 11279 Hz (± 6294.5 DE). El pico de frecuencia de esta voz se concentra en un valor de 3045.7 Hz (± 941.5 DE).

Fig. IV8:

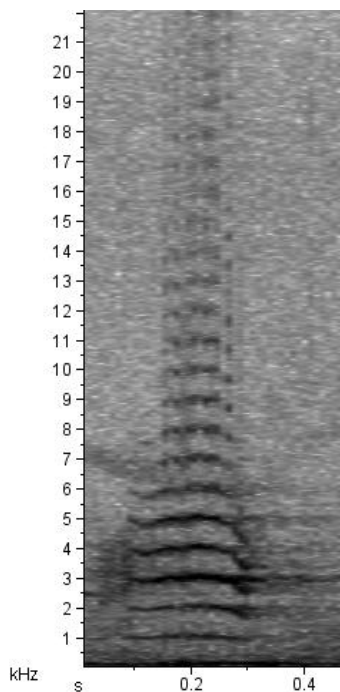


Fig. IV8: “Grito de escalera” de una hembra juvenil durante una sesión de juego.

Grito “Ñá”:

El nombre de esta voz corresponde a la onomatopeya de su sonido. Grabé la emisión de “Grito Ñá” solamente en 1 ocasión en la cual dos individuos se encontraban jugando. Dos hembras juveniles se encontraban jugando y una de ellas emitió este grito

y luego el juego continuo como era habitual. Es difícil encontrar la diferencia entre los gritos de escalera y el grito Ñá y los parámetros medidos no mostraron diferencias significativas entre ambos gritos (Tabla IV5, aunque las mediciones corresponden a una única grabación). La morfología del Grito “Ñá” tiene un mayor componente de ruido y su sonido es más “sucio” que los Gritos de escalera, como puede verse si comparamos el grito de la Fig. IV8 con el de la Fig. IV9. El Grito “Ñá” tiene una mayor modulación de frecuencia, la cual oscila al comienzo y descende bruscamente al final de la señal. Estas diferencias observadas en los espectrogramas resultan en que ambos sonidos se oyen diferentes. En la única grabación de este grito durante el juego, este tuvo una duración de 0.3 seg, una frecuencia mínima de 1180 Hz, una frecuencia máxima de 9271.8 Hz y una frecuencia enfatizada de 2487.1 Hz.

Fig. IV9:

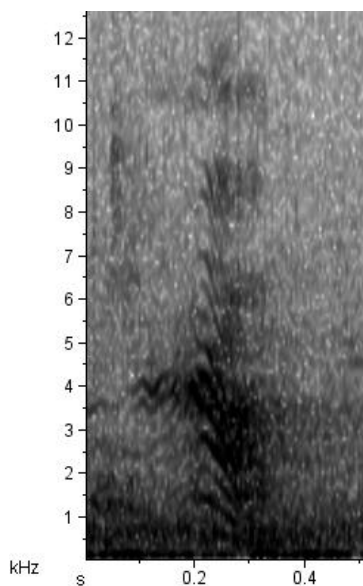


Fig. IV9: Morfología de único Grito “Ñá”, registrado durante una interacción de juego entre dos hembras juveniles.

“Uhu”:

Esta voz la registré una sola vez durante una interacción de juego entre un macho subadulto y una hembra adulta y fue el macho subadulto quién emitió esta voz. Nunca había escuchado esta voz (asociada generalmente al aislamiento de los individuos o al conflicto madre-cría), dentro de la vocalización de juego. Puede reconocerse tanto al oído como en la grabación la porción de inspiración y la de

expiración, característica de esta voz. Este “Uhu” no mostró diferencias significativas en los parámetros medidos con los “Uhu” registrados durante el aislamiento de los individuos o durante el conflicto madre-cría (tabla IV4), aunque sólo se trata de un único registro. La duración fue de 0.8 seg, con una fase corta de inspiración de 0.2 seg y una fase más larga de expiración de 0.5 seg, una frecuencia mínima de 109.9 Hz, una frecuencia máxima de 3458.2 Hz. y una frecuencia enfatizada de 409.1 Hz. A pesar de haberla grabado y oído una única vez en este contexto, constituyendo más que nada un dato anecdótico, esta voz fue tan conspicua que consideré importante mencionarla ya que puede ser parte del repertorio de voces que los monos realizan durante el juego, aunque a un frecuencia mucho menor que las otras.

Fig. IV10:

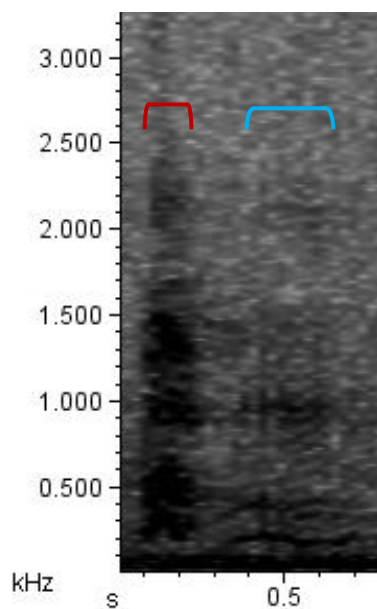


Fig. IV10: “Uhu” realizado por un macho subadulto durante una interacción de juego. Aunque la calidad de la grabación no es muy buena como la de la Fig. IV6, pueden distinguirse las porciones que constituyen esta voz (con llave en color rojo la parte de inspiración y con una llave en color celeste la porción de expiración) y puede verse la similitud en la estructura entre este “Uhu” y otros “Uhu” emitidos en los otros contextos.

A continuación se encuentra un sonograma de una interacción de juego entre dos individuos, mostrando las voces típicas de esta actividad descritas arriba.

Fig. IV11.

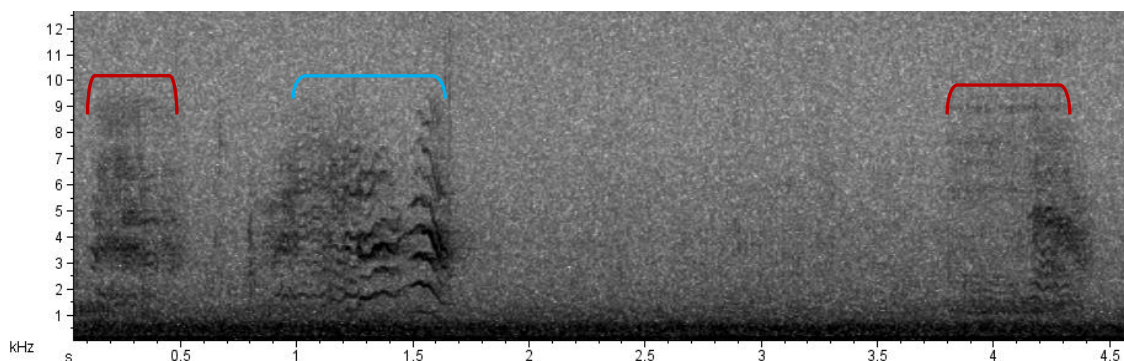


Fig. IV11: Sonograma que muestra una parte de una sesión de juego entre dos hembras juveniles, la sucesión de las voces descritas (a excepción del Grito “Ñá” y de las voz de “Uhu”) de forma natural en esta interacción. Están indicadas con una llave en color rojo las voces de “Aaarr”, en una llave color celeste un Grito en escalera.

Voces emitidas durante agresiones entre individuos:

Registré un total de 27 interacciones, a las cuales interpreté como agonistas entre individuos dentro de los grupos de estudio. Durante estas interacciones se emitieron las voces que se detallan a continuación. Algunas de las voces descritas en este contexto son compartidas con las voces de juego descritas anteriormente.

“Aaarr”:

Al igual que durante las interacciones de juego, registré durante las agresiones, los “Aaarr”. Las medidas acústicas tomadas en los “Aaarr” no mostraron diferencias significativas con los “Aaarr” emitidos durante el juego (tabla IV4) indicando que se trataría de la misma voz emitida en diferentes contextos. A simple oído ambas voces parecen idénticas y uno debe ver el contexto en el cuál se llevan a cabo para saber donde ubicarlos. Grabé un total de 54 “Aaarr” durante agresiones entre individuos, sobre las cuales pude realizar mediciones de sus parámetros acústicos. Generalmente esta vocalización corresponde a agresiones leves que pueden comprender manotazos, patadas y tirones de pelo. Los “Aaarr” emitidos durante las agresiones tuvieron una

duración media de 0.8 seg (± 0.7 DE). La frecuencia mínima media de estas voces 793.3 Hz (± 596.4 DE) y la frecuencia máxima media de 4365.2 Hz (± 1889.1 DE). La mayor cantidad de energía de esta voz se halla a una frecuencia media de 1708.9 Hz (± 787.4 DE, Fig. IV12).

Fig. IV12.

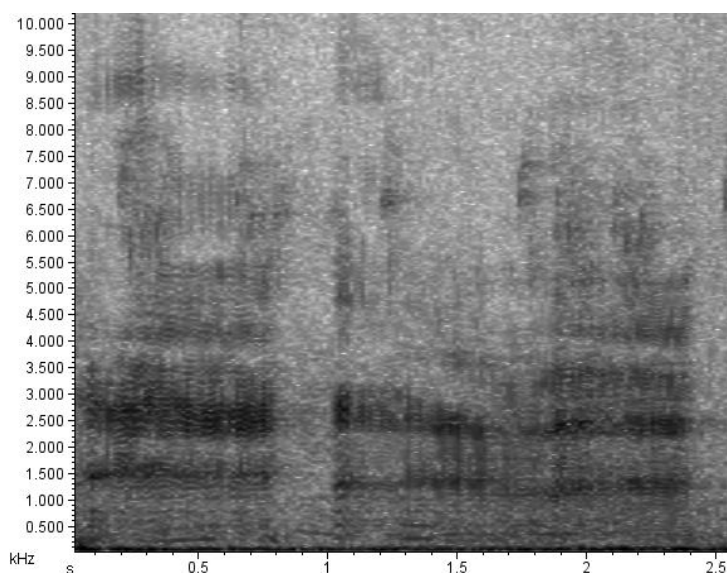


Fig. IV12: Dos voces de “Aarr” emitidas por una hembra juvenil durante una interacción agresiva con otra hembra juvenil.

Gritos de tipo escalera:

En las interacciones agonistas entre individuos, al igual que durante el juego, también registré Gritos de tipo escalera. Grabé un total de 70 Gritos de tipo escalera durante interacciones agonísticas entre individuos de los grupos. Sobre todos ellos pude hacer mediciones acústicas. No encontré diferencias acústicas significativas entre los Gritos de tipo escalera producidos durante interacciones agresivas entre los individuos y aquellos emitidos durante el juego (tabla IV4). La similitud de las voces es tal que, al igual que con los “Aarr”, uno debe observar la actividad de los animales para saber si el contexto de emisión de las mismas es de agresión o juego. La duración media de esta voz fue de 0.9 seg (± 0.4 DE) con una frecuencia media baja de 620.5 Hz (± 331.3 DE) y una frecuencia media máxima de 13913.9 Hz (± 6521.4 DE). La mayor cantidad de

energía de esta voz se halla a una frecuencia media de 2405.1 Hz (± 803.1 DE, Fig. IV13).

Fig. IV13:

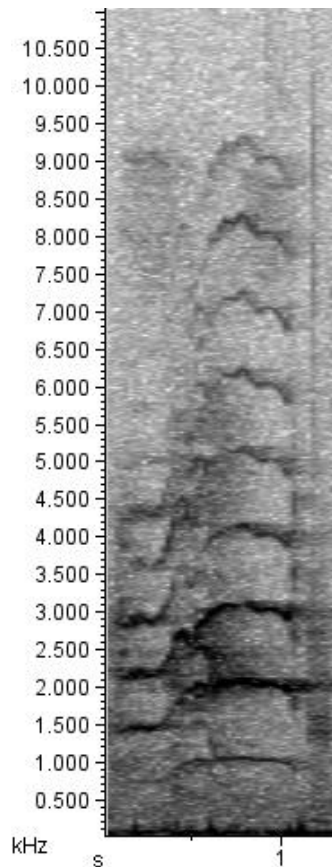


Fig. IV13: Un grito de escalera realizado por una hembra juvenil durante una interacción agresiva con otra hembra juvenil.

Inspiración-Espiración:

Grabé un total de 22 veces esta vocalización durante agresiones entre los individuos. La calidad de las grabaciones me permitió realizar mediciones acústicas sobre todas ellas. El nombre de esta voz, responde a la composición de la misma, en la que se reconocen dos porciones: una primera porción en la cual el animal inspira el aire y la otra porción en la cual el mismo exhala el aire contenido. La duración media de esta voz fue de 1.3 seg (± 0.4 DE). La duración media de la fase de inspiración es de 0.5 seg y la duración media de la fase de espiración es de 0.8 seg. La frecuencia media mínima

fue de 149.4 Hz (± 29.1 DE) y una frecuencia media máxima de 3715.4 Hz (± 963.2 DE), con una frecuencia media enfatizada de 887.2 Hz (± 391 DE).

Fig. IV14:

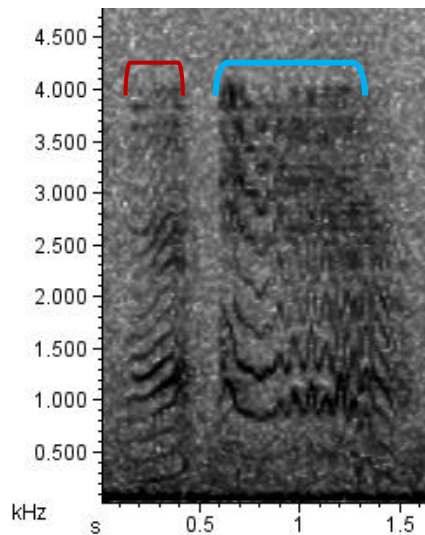


Fig. IV14: Voz de “Inpiración-espiración” de un macho juvenil durante una interacción agresiva con otro individuo. Con una llave en color rojo está indicada la porción de inspiración y con una llave en color celeste, la segunda porción de la voz de espiración.

“Muu”:

En una sola ocasión, grabé la emisión de “Muu” por un individuo que había sido agredido por su madre. Este individuo era un macho juvenil pequeño que quiso acercarse a su madre quien tenía en brazos a una nueva cría. La madre agredió al juvenil tirándole del pelo de la cabeza muy bruscamente, quién pocos segundos luego de la agresión emitió 2 “Muu”. En este caso los dos “Muu” emitidos por este individuo tuvieron una duración media de 1.5 seg (± 0.0 DE), con una frecuencia mínima de 124.6 Hz (± 15.9 DE) y una frecuencia máxima de 913.7 Hz (± 10.6 DE). La mayor cantidad de energía de esta voz estuvo ubicada a una frecuencia media de 258.4 Hz (± 197.9 DE Fig. IV15).

La morfología de este “Muu”, al igual que su sonido y los valores de los parámetros acústicos (tabla IV4) fue muy similar al descrito anteriormente durante la

separación de los individuos, indicando que se trataría de la misma voz en ambos contextos.

Fig. IV15.

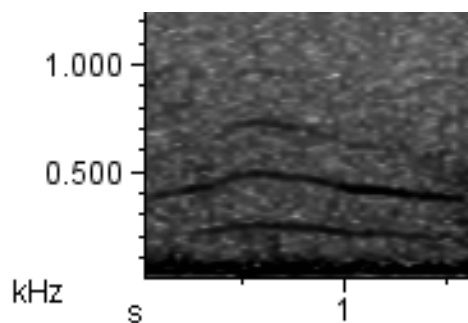


Fig. IV15: “Muu” realizado por el juvenil macho, agredido por su madre.

Las voces descritas anteriormente pueden sucederse a lo largo de una interacción agresiva entre dos o más individuos, sin ningún orden determinado y dependiendo de la intensidad del conflicto la interacción irá escalando hacia poseer una mayor frecuencia de gritos de escalera que de “Aaarr”. En el sonograma de la Fig. IV16 puede verse las voces producidas en una completa sesión de agresión entre dos individuos.

Fig. IV16:

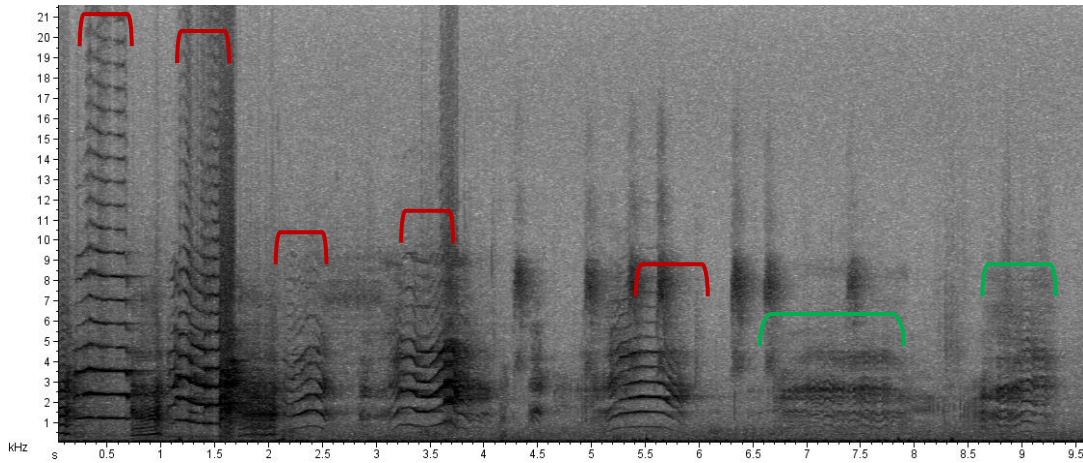


Fig. IV16: Segmento de las voces más conspicuas y frecuentes, registradas durante una interacción agresiva entre dos hembras juveniles. Con una llave en color rojo están indicados los Gritos de escalera y en color verde los “Aarr”.

“Wra-Wra-Wra”:

Nombré esta voz por la onomatopeya de su sonido. Esta vocalización la escuché sólo en dos ocasiones en este contexto y una sólo vez pude grabarla, aunque la grabación fue de muy baja calidad para realizar mediciones acústicas. El “Wra-Wra-Wra” lo escuché cuando varios individuos de un grupo estaban envueltos en una interacción agresiva, realizando los Gritos de escalera y las voces de “Aarr” cuando el macho adulto realizó el “Wra-Wra-Wra” (semejante al “Gorgoteo” emitido por los machos adultos dentro de una sesión de aullidos, ver más adelante). Es una voz de muy baja amplitud, casi imperceptible. El macho realiza esta voz abriendo y cerrando la boca al mismo tiempo que eleva y baja la cabeza como en un movimiento afirmativo.

Voces emitidas durante el conflicto madre-cría (infantes y juveniles pequeños)

Las voces dentro del contexto de “conflicto madre-cría” se dieron durante el período descrito anteriormente (ver Materiales y Métodos) y estuvieron realizadas por 3 individuos de ambos grupos estudiados (de entre 6 y 12 meses de edad).

Inspiración-Espiración:

Registré 15 veces esta vocalización pero en una sola ocasión y emitida todas las veces por un solo individuo juvenil hembra. Sobre el total de las 15 voces realicé mediciones acústicas. La duración media de esta voz fue de 1.8 seg (± 0.5 DE). Al igual que durante las voces de inspiración-espriación de las agresiones entre individuos, la fase de inspiración fue de una duración media menor (0.5 seg) que la fase de espiración (1.3 seg). La frecuencia mínima media de 137.3 Hz (± 22.6 DE) y una frecuencia media máxima de 1756 Hz (± 1133.3 DE). La mayor cantidad de energía de esta vocalización está contenida a una frecuencia promedio de 404.8 Hz (± 133.2 DE). En el sonograma de la figura IV17 estan indicadas las dos porciones (inspiración y espiración) de ésta vocalización. Los análisis mostraron diferencias significativas en cuanto a la frecuencia alta y pico con las voces de “Inspiración-Espiración” emitidas durante las agresiones entre individuos y el contexto de conflicto madre-cría (Tabla IV4).

Fig. IV17:

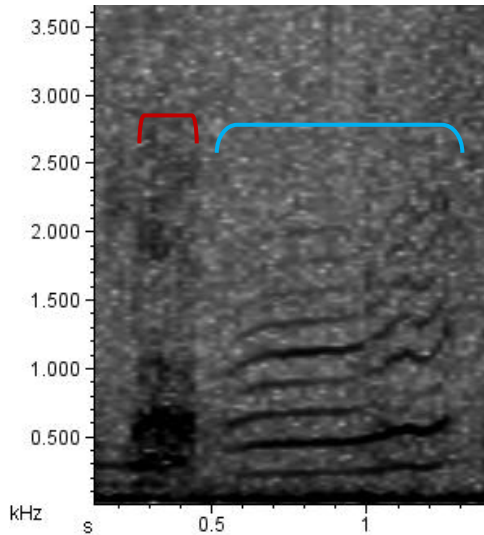


Fig. IV17: Voz de Inspiración-Espiración de una hembra juvenil. Con una llave en color rojo esta indicada la porción de inspiración y en color celeste la porción de espiración.

“Muu”:

En el contexto del conflicto madre-cría grabé esta vocalización solo en dos ocasiones emitidas por un mismo infante hembra. La duración media de esta voz fue de 1.1 seg (± 0.0 DE) con una frecuencia mínima de 173 Hz (± 0.0 DE) y una frecuencia máxima de 1236.5 Hz (± 352.6 DE) la frecuencia media pico de esta voz se encontró a 392.9 Hz (± 68.5 DE). El infante que emitió esta voz se desplazaba detrás de su madre, mientras intentaba subirse a su espalda y la madre la bajaba bruscamente.

La morfología del “Muu” registrado en este contexto (Fig. IV18), fue similar a la morfología de otros “Muu” registrados en los contextos descritos anteriormente, al igual que los valores de los parámetros acústicos medidos (voz de aislamiento e individuo agredido), indicando que independientemente del contexto se trataría siempre de la misma voz (Tabla IV4).

Fig. IV18:

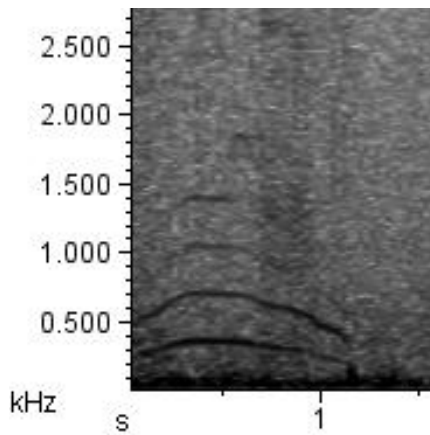


Fig. IV18: “Muu” de una hembra (“Azucena” de 6 meses de edad) durante un contexto de conflicto madre-cría.

“Iiaaa”:

A esta voz la grabé solamente en dos ocasiones sobre un solo individuo (“Azucena”), por lo que las mediciones acústicas son sobre las dos únicas voces grabadas. La hembra que emitió esta voz se encontraba desplazándose detrás de su madre, quien cargaba ventralmente a su nueva cría (de 1 mes de edad). El nombre de esta vocalización responde a la onomatopeya de su sonido que parece decir “Iiaaa”. La duración media de la voz fue de 1.2 seg (± 0.2 DE), con una frecuencia media mínima de 236.9 Hz (± 47.5 DE) y una frecuencia media máxima de 1576.5 Hz (± 640.1 DE Fig. IV19).

Fig. IV19

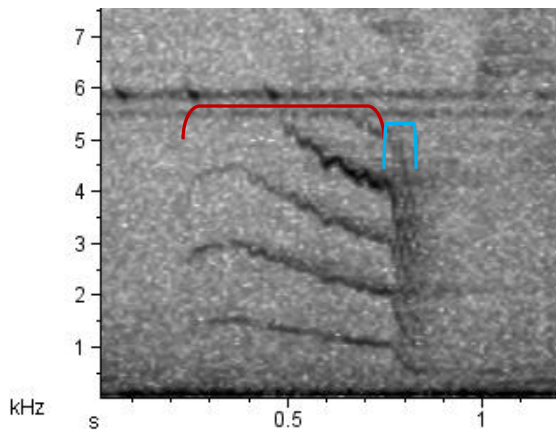


Fig. IV19: Voz “Iiiaaa” de una hembra caminando detrás de su madre. En el sonograma está indicada la porción de la voz que parece decir “Ii” con una llave en color rojo y la porción de “aaa” (descendente) en color celeste.

“Uhu”

Grabé la voz de “Uhu” en el contexto de conflicto madre-cría, 4 veces y sobre 3 de estas grabaciones tomé medidas. Las voces correspondieron a dos individuos diferentes (“Azucena” hembra y “Osama” macho, de 6 y 4 meses de edad respectivamente). En una de las ocasiones en las que grabé esta voz fue porque el individuo infante macho, quien iba cargado en el lomo de su madre, intentaba tomar leche de su pecho y esta con su brazo se lo impedía. Lamentablemente en la otra ocasión, la hembra estaba fuera de vista en el exacto momento de emitir la voz, pero debido a su comportamiento en ese día, siguiendo constantemente a su madre e intentando subirse a su espalda, indicaría que el “Uhu” de esta hembra fue emitido en este contexto. El “Uhu” durante el conflicto madre-cría, tuvo una duración media de 1.2 seg (± 0.3 DE), con la fase de inspiración de una duración media de 0.1 y una fase de espiración más larga de una duración media de 1.0 seg, con una frecuencia mínima de 207.1 Hz (± 61.5 DE) y una frecuencia máxima media de 1392.1 Hz (± 554 DE) y una frecuencia pico de 534.7 Hz (± 232 DE). No observé diferencias acústicas significativas entre los “Uhu” emitidos durante el aislamiento de los individuos y los emitidos por los infantes durante el período de conflicto con sus madres (tabla IV4).

Fig. IV20:

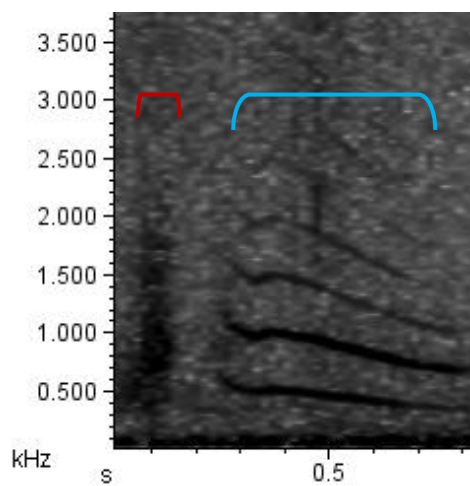


Fig. IV20:Voz de “Uhu” del macho “Osama” en el contexto de conflicto madre-cría. Con una llave en color rojo esta indicada la porción de inspiración y con una llave en color celeste la porción de espiración.

Repertorio vocal de corta distancia de *A. guariba clamitans*: descripción y contexto de las voces

El análisis de componentes principales de las voces de corta distancia de *A.guariba clamitans* mostró autovalores >1 en el eje 1 del análisis, extrayendo el 87.5 % de la variación (tabla IV6). Los cuatro parámetros acústicos medidos, mostraron altos pesos en el eje 1.

Tabla IV6:

| | PC1 | PC2 |
|--------------------------|------------------|-----------|
| Frecuencia baja | -0.922573 | 0.346427 |
| Frecuencia alta | -0.935090 | -0.264519 |
| Duración | -0.936660 | -0.183521 |
| Frecuencia pico | -0.949064 | 0.104989 |
| Autovalores | 3.50 | 0.23 |
| % de variación explicado | 87.5 | 5.86 |
| % Acumulado | 87.58 | 93.45 |

En la figura IV 21 puede verse como se distribuyen las voces de corta distancia de *A. guariba clamitans* en un espacio multivariado.

Fig. IV21:

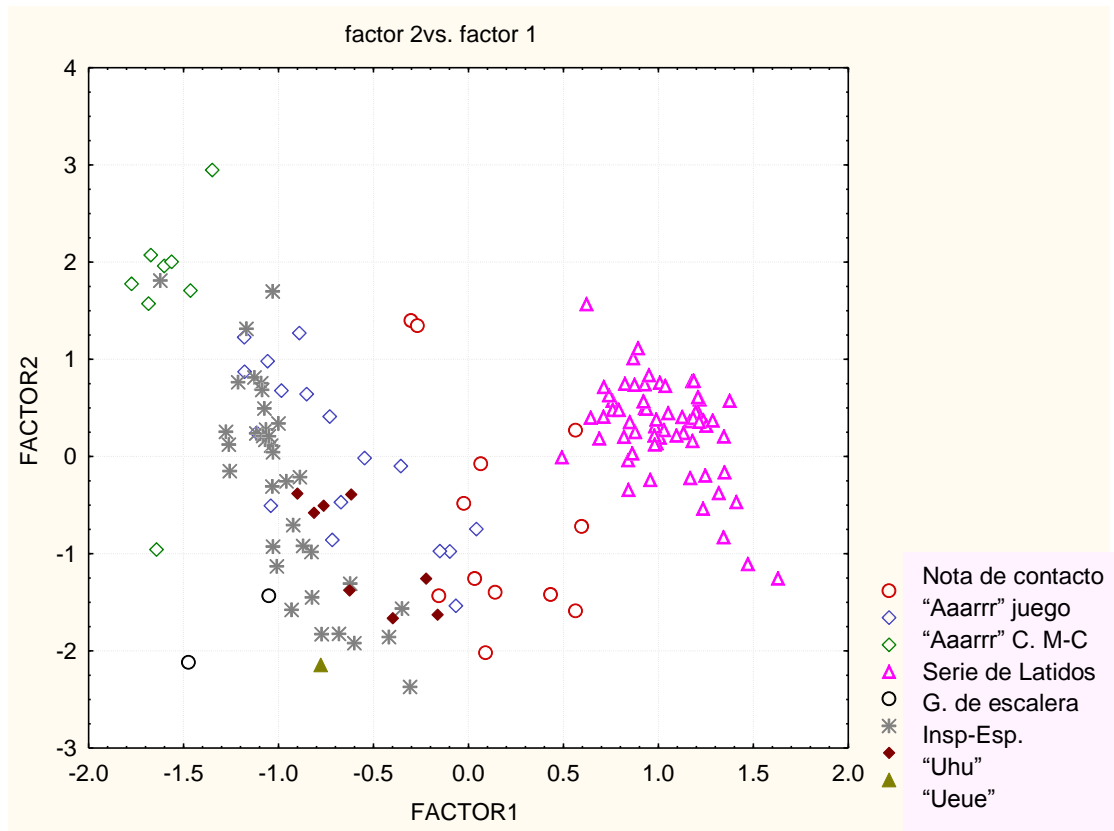


Fig. IV21: Voces de corta distancia identificadas de *A. guariba clamitans*, C. M-C: conflicto madre-cría.

El MANOVA realizado con todas las voces de corta distancia de *A. guariba clamitans* dio un resultado altamente significativo, indicando que hay diferencias entre las distintas voces analizadas (Wilks-Lambda=0.15, $F_{(28,491.78)}= 38.37$, $p=0.0000$). Luego realicé la comparación entre todas las voces a través del test *post hoc* de Tukey HSD para identificar aquellos parámetros acústicos con diferencias significativas entre las mismas. Al igual que para *A. caraya*, me encontré en *A. guariba clamitans* con voces “conflictivas” (voces muy similares, indistinguibles para mi por su sonido y

estructura, pero emitidas en contextos diferentes). Fue más sencillo en esta especie ya que una sola de las voces era “conflictiva”: la voz de **“Aaarr”** emitida tanto en contextos de juego como durante conflictos madre-cría. La diferencia de los **“Aaarr”** entre ambos contextos resultó ser significativa para 3 de los 4 parámetros medidos (Frecuencia baja, duración y frecuencia pico) indicando que probablemente se trate de dos voces diferentes. Los resultados se encuentran detallados en la tabla IV7, mostrando que la mayoría de las voces difirieron significativamente en al menos uno de los parámetros acústicos utilizados, facilitando su identificación y diferenciación de las demás.

Tabla IV7: Test de Tukey HSD para todas las voces de corta distancia identificadas de *A. guariba clamitans*, especificando los parámetros que fueron estadísticamente significativos entre las voces. NS: No significativo, FB: Frecuencia baja, FA: Frecuencia alta, FP: Frecuencia Pico, D: Duración

| | Nota de contacto | “Aaarr” juego | “Aaarr” Conflicto madre-cría | Serie de latidos | G. de escalera | Inspiración- expiración | “Uhu” | “Ueue” |
|------------------------------|------------------|---------------|------------------------------|------------------|----------------|----------------------------|-------|--------|
| Nota de cotacto | — | | | | | | | |
| “Aaarr” Juego | FB, FA, D, FP | — | | | | | | |
| “Aaarr” Conflicto madre-cría | FB, FA, D, FP | FB, D, FP | — | | | | | |
| Serie de latidos | FB, FA, D | FB, FA, D, FP | FB, FA, D, FP | — | | | | |
| G. de escalera | FA, D, FP | FA, D | FB, FA | FB, FA, D, FP | — | | | |
| Inspiración- expiración | FB, FA, D, FP | D, FP | FB, D, FP | FB, FA, D, FP | FA | — | | |
| “Uhu” | D | D | FB, FP | FB, FA, D, FP | FA | FA, FP | — | |
| “Ueue” | FA, D | NS | FB | FA, D, FP | NS | NS | FA | — |

Previo a describir el repertorio vocal de *A. guariba clamitans*, detallo a continuación los resultados de los análisis acústicos comparativos entre las voces similares (en sonido, estructura y contexto) de *A. caraya* y *A. guariba clamitans*. Esto facilitará la comprensión de futuras comparaciones entre ambas especies.

Comparación acústica entre voces similares de corta distancia de *A. caraya* y *A. guariba clamitans*

El MANOVA de los parámetros acústicos medidos entre aquellas voces muy similares en sonido, estructura y contexto entre ambas especies (como las voces de “Aaarr”, Notas de contacto, Series de latidos, Inspiraciones-espирaciones y “Uhu”) mostraron algunas diferencias y similitudes. En el caso de las voces de “Aaarr” y los “Uhu” los resultados no fueron estadísticamente significativos (“Aaarr” Wilks-Lambda=0.9, $F_{(4,54)}=1.1$, $p=0.3$; “Uhu” Wilks-Lambda=0.4, $F_{(4,6)}=2.1$, $p=0.1$), indicando que estas voces son muy similares acústicamente entre ambas especies. Los análisis sí resultaron estadísticamente significativos para las demás voces (Notas de contacto Wilks-Lambda=0.5, $F_{(4,19)}=4.4$, $p=0.01$, Series de latidos Wilks-Lambda=0.4, $F_{(4,124)}=38.8$, $p=0.000$ e inspiraciones-espирaciones Wilks-Lambda=0.2, $F_{(4,46)}=37.6$, $p=0.000$). Los resultados correspondientes al análisis *post-hoc* de Tukey HSD mostraron los parámetros acústicos en los cuales las mismas difirieron significativamente. En la tabla IV8 se encuentran detallados los resultados.

Tabla IV8: Test de Tukey HSD entre aquellas voces similares entre *A. caraya* y *A. guariba clamitans*. En color se hallan indicados los parámetros acústicos medidos con diferencias significativas entre las voces. NS: No significativo, FA: Frecuencia Alta, FB: Frecuencia Baja, FP: Frecuencia Pico, D: Duración.

| | "Aaarr" <i>A. caraya</i> | "Aaarr" <i>A. guariba clamitans</i> | N. de contacto <i>A. caraya</i> | N. de contacto <i>A. guariba clamitans</i> | S. de latidos <i>A. caraya</i> | S. de latidos <i>A. guariba clamitans</i> | Insp-esp. <i>A. caraya</i> | Insp-esp <i>A. guariba clamitans</i> | "Uhu" <i>A. caraya</i> | "Uhu" <i>A. guariba clamitans</i> |
|---|------------------------------------|---|---|--|--|---|--------------------------------------|--|----------------------------------|---|
| "Aaarr" <i>A. caraya</i> | - | | | | | | | | | |
| "Aaarr" <i>A. guariba clamitans</i> | NS | - | | | | | | | | |
| N. de contacto <i>A. caraya</i> | | | - | | | | | | | |
| N. contacto <i>A. guariba clamitans</i> | | | FA | - | | | | | | |
| S. de latidos <i>A. caraya</i> | | | | | - | | | | | |
| S. de latidos <i>A. guariba clamitans</i> | | | | | FB, FA, D | - | | | | |
| Insp-esp <i>A. caraya</i> | | | | | | | - | | | |
| Insp-esp <i>A. guariba clamitans</i> | | | | | | | FB, FA, D, FP | - | | |
| "Uhu" <i>A. caraya</i> | | | | | | | | | - | |
| "Uhu" <i>A. guariba clamitans</i> | | | | | | | | | NS | - |

Los análisis acústicos y visuales de las voces me ayudaron a identificar 8 voces distintas de corta distancia en *A. guariba clamitans*:

- 1) “Aaarr” de juego
- 2) “Aaarr” de conflicto madre-cría
- 3) Gritos de escalera
- 4) Inspiración-Espiración
- 5) Nota de contacto
- 6) Serie de Latidos
- 7) “Uhu”
- 8) “Ueue”

A continuación el detalle de los contextos en los que fueron registradas las voces y la cantidad de veces grabadas:

Vocalizaciones emitidas durante la alimentación: Notas de contacto (N=213).

Vocalizaciones emitidas durante el juego: “Aaarr” de juego(N=17).

Vocalizaciones emitidas en contexto de tensión: “Serie de latidos” (N=11).

Vocalizaciones emitidas durante el conflicto madre-cría: “Aaarr” (N=8), Gritos de escalera (N=1), Inspiración-espriación (N=36), “Uhu”(N=8).

Vocalización emitida en contexto desconocido: “Ueue” (N=1).

A continuación realizo la descripción acústica de cada una de las voces en el contexto en el cual se produjo.

Vocalizaciones emitidas durante la alimentación

Notas de contacto

Grabé un total de 213 notas de contacto emitidas por 8 individuos diferentes, representando todas las clases de edad y sexo. En el 92.4% de los registros (N=197) el individuo que emitió la voz se encontraba alimentándose. En las restantes veces no pude

ver que actividad realizaban los individuos que emitieron las voces. Al igual que para *A. caraya*, estas voces son muy difíciles de oír en el campo y por lo tanto de encontrar buenas grabaciones donde puedan realizarse las mediciones de los parámetros acústicos. Al igual que en *A. caraya*, en *A. guariba clamitans* la emisión de una nota de contacto de un individuo que se alimenta es acompañado por varias notas de contacto emitidas por individuos que se alimentan en la cercanía. La mayoría de las grabaciones de notas de contacto no fueron lo suficientemente buenas como para realizar mediciones acústicas. Sólo realicé las mediciones sobre 12 de las notas de contacto registradas. La duración media de esta voz fue de 0.2 seg (± 0.0 DE) con una frecuencia media mínima de 214.1 Hz (± 148.4 DE), una frecuencia media máxima de 2702.4 Hz (± 983.6 DE) y una frecuencia pico media de 433.3 Hz (± 202.4 DE). Observé diferencias significativas en relación a la frecuencia alta entre las notas de contacto realizadas por *A. caraya* y por *A. guariba clamitans* (tabla IV8). Sin embargo la morfología de las notas de contacto emitidas por *A. guariba clamitans* y *A. caraya* es muy similar.

Fig. IV22:

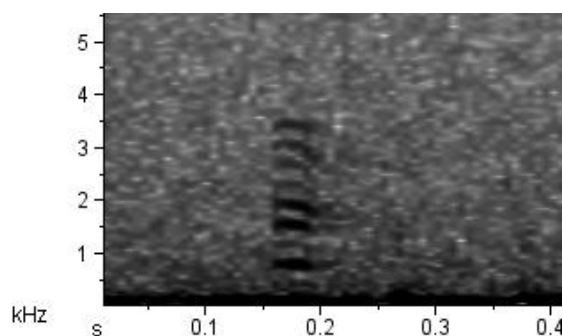


Fig. IV22: Nota de contacto de una hembra adulta de *A. guariba clamitans* durante una sesión de alimentación.

Vocalizaciones emitidas durante el juego

Registré solamente 5 interacciones a las cuales interpreté como juego, entre individuos de *A. guariba clamitans*, dentro de las cuales sólo registré la emisión de voces de “Aaarr”.

“Aaarr”:

Grabé la emisión de 17 voces de “Aaarr” sobre las cuales tomé medidas acústicas. Los “Aaarr” fueron las únicas voces realizadas por los individuos durante las interacciones de juego, a diferencia de las interacciones observadas en *A. caraya* en las cuales además hubo gritos y una voz de “Uhu”. Solo registré a los individuos machos juveniles jugando y realizando esta voz, a excepción de una vez en la que junto a los juveniles se encontraba jugando el macho adulto de uno de los grupos (AGC1), el cual también emitió “Aaarr” durante esta interacción. La duración media de estas voces fue de 0.8 seg (± 0.4 DE), con una frecuencia media mínima de 546.6 Hz (± 261 DE), una frecuencia media máxima de 3894.7 Hz. (± 703 DE) y una frecuencia pico media de 939.2 Hz (579.8 DE). Las voces de “Aaarr” emitidas por *A. caraya* y las emitidas por *A. guariba clamitans* no presentaron diferencias acústicas estadísticamente significativas (tabla IV8), así como tampoco en su morfología.

Fig. IV23.

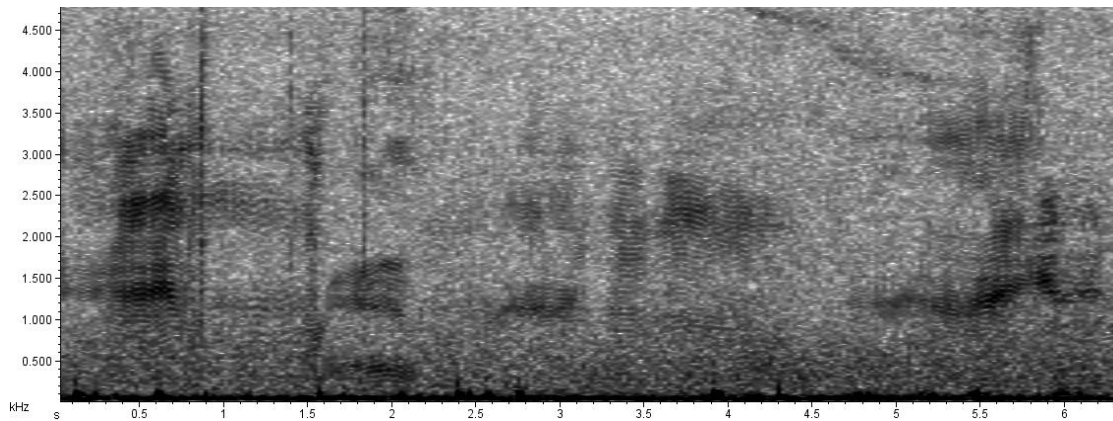


Fig. IV23: Varias voces de “Aaarr” realizadas por el mismo individuo (un macho juvenil) mientras jugaba con el macho adulto de su grupo. Como puede verse, a pesar de ser muy características en su estructura, poseen una gran variación en sus frecuencias mínimas y máximas.

Vocalizaciones emitidas durante situaciones de tensión

Serie de Latidos:

Grabé un total de 11 series de latidos diferentes. Realicé mediciones acústicas sobre 63 de los latidos grabados. Todas las series, a excepción de una en la cual no pude ver qué hacía la hembra que emitía la voz, fueron cuando los animales se desplazaban por el estrato bajo del bosque y a juzgar por la actitud y la mirada de los individuos que emitían la voz, los latidos grabados estaban dirigidos a nosotros (los observadores). Cuando nos alejábamos los animales dejaban de emitir esta voz. La duración de los latidos fue muy variable, ya que depende de la duración del estímulo que provoca esta voz. Cada una de las series grabadas tuvo una duración media de 43.2 seg (± 41.9 DE) con una media de 33 latidos (rango entre 5-113 latidos) por serie. Cada uno de los latidos de la serie estuvo separado del siguiente por un momento de silencio, el cual tuvo una duración media de 0.8 seg (rango entre 0.04 seg y 9.2 seg). Cada uno de los latidos de la serie tuvo una duración media de 0.1 seg (± 0 DE), una frecuencia media mínima de 108.2 Hz (± 28.2 DE), una frecuencia media máxima de 410.9 Hz. (± 152.4 DE) y una frecuencia media enfatizada de 203.3 Hz (± 83.6 DE). Los análisis mostraron diferencias significativas en cuanto a la frecuencia baja, alta y la duración entre los latidos de las series de *A. guariba clamitans* y los de *A. caraya* (Tabla IV8).

Fig. IV24.

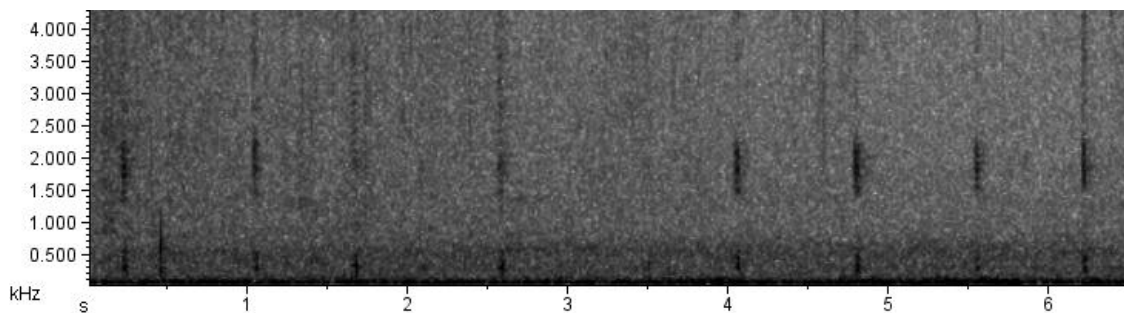


Fig. IV24: Sección de una serie de 8 latidos emitida por una hembra adulta de *A. guariba clamitans*.

Vocalización emitidas durante el conflicto madre-cría (infantes y juveniles pequeños):

Al momento de realizar las grabaciones había 3 infantes en total entre ambos grupos, aunque dos de ellos tenían menos de un mes de edad cuando comencé el estudio y eran cargados por sus madres continuamente. Hacia el final del estudio estos individuos estuvieron más independientes y comenzaron a interactuar más con su entorno aunque no los escuché nunca vocalizar. El tercer infante (“Teo” presente en el grupo AGC1), tenía 6 meses de edad cuando comencé a realizar las grabaciones y parecía estar atravesando el período de destete y conflicto con su madre, por lo que todas las grabaciones registradas en este contexto corresponden a este único individuo.

“Aaarr”

En el contexto de conflicto madre-cría grabé 8 emisiones de “Aaarr”. Estas voces tuvieron una duración media de 2.1 seg (± 1.4 DE), con una frecuencia mínima media de 1725.2 Hz (± 502.8 DE), una frecuencia media máxima de 4720.3 Hz (± 1310.7 DE) y una frecuencia media enfatizada de 2640.5 Hz (± 438.8 DE, Fig.IV25). Teo emitió las voces de “Aaarr” mientras se desplazaba detrás de su madre, especialmente al ser rechazados sus intentos por subirse a la espalda o tomar leche del pecho de su madre. Observé una diferencia acústica significativa entre los “Aaarr” realizados durante las interacciones de juego y aquellos realizados durante el conflicto madre-cría de *A. guariba clamitans* (en cuanto a la frecuencia baja, pico y la duración, tabla IV7).

Fig. IV25:

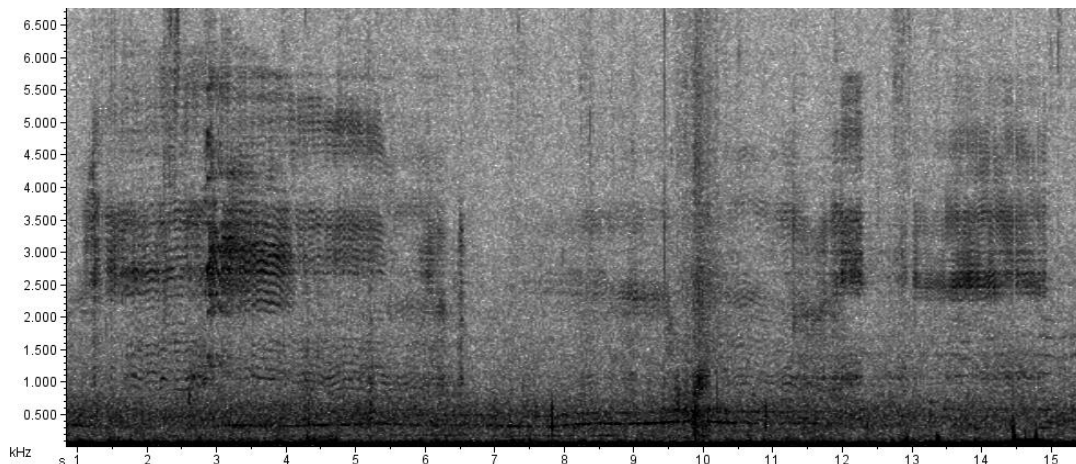


Fig. IV25: Voces de “Aaarrrr” de Teo siendo rechazado por su madre al querer subirse a la espalda de ésta.

Gritos de escalera:

Durante el período de conflicto de Teo con su madre, grabé una única vez la emisión de dos Gritos de escalera, sobre los cuales realicé mediciones acústicas. Los “Gritos de escalera” tuvieron una duración media de 1.7 seg (± 0.5 DE), una frecuencia mínima media de 346 Hz (± 132.5 DE), con una frecuencia media máxima de 14181 Hz (± 11063.7 DE) y una frecuencia enfatizada de 2034.9 Hz. (± 517.7 DE).

Los gritos en escalera de Teo fueron muy similares en estructura a los Gritos en escalera emitidos por individuos de *A. caraya*, aunque si difirió el contexto en el que fueron emitidos los gritos entre ambas especies ya que nunca escuché un individuo de *A. caraya* realizar un grito de escalera durante el período de conflicto con su madre.

Fig. IV26.

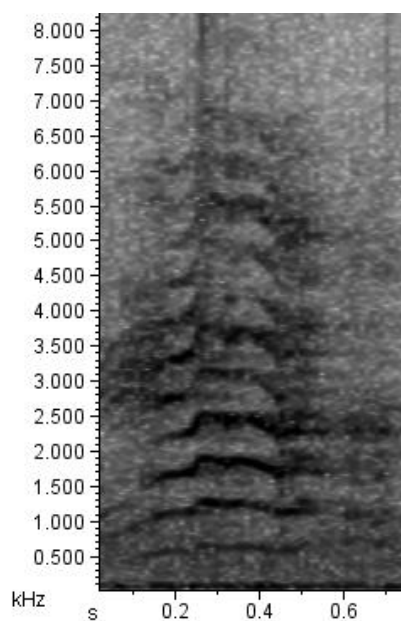


Fig. IV26: Voz de un Grito de escalera de un infante macho de *A. guariba clamitans*, desplazándose detrás de su madre.

Inspiración-Espiración:

Grabé la emisión de la voz de “Inspiración-Espiración” 36 veces y sobre todas estas grabaciones pude realizar mediciones. Al igual que para *A. caraya* esta voz esta compuesta por una etapa primera en la cual puede verse al individuo realizar una fuerte y profunda inspiración (en la cual su pecho se ensancha) y una segunda etapa en la cual el individuo exhala el aire contenido al tiempo que emite una voz tipo “aaaa”. La duración media de esta voz fue de 1.1 seg (± 0.2 DE), con una fase de inspiración de una duración media de 0.6 seg y una fase de espiración media de 0.55 seg. La frecuencia media mínima de 565.5 Hz (± 331.7 DE), una frecuencia media máxima de 4772.4 Hz (± 1009.3 DE) y una frecuencia media enfatizada de 1466.6 Hz (± 732.7 DE).

Los 4 parámetros acústicos medidos mostraron diferencias significativas entre las voces de “Inpiración-Espiración” de los infantes de *A. caraya* y los de *A. guariba clamitans* (Tabla IV8).

Fig. IV27:

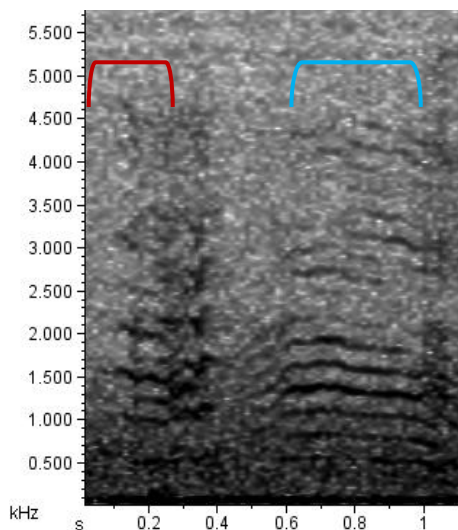


Fig. IV27: Voz de “Inspiración-Espiración” de un infante macho de *A. guariba clamitans* desplazándose detrás de su madre. En el sonograma se encuentran indicadas la porción de inspiración con una llave de color rojo y la porción de espiración con una llave de color celeste.

“Uhu”

Grabé un total de 8 “Uhu” emitidos por Teo y sobre todos ellos realicé mediciones acústicas. Estos “Uhu”, al igual que aquellos realizados durante el conflicto madre-cría de *A. caraya*, están compuestos por una primer porción en la cuál el individuo inspira fuertemente y una segunda porción en la que libera el aire contenido, al mismo tiempo que realiza una voz que asemeja a un sonido de “uuuuu”. La duración media de cada una de estas voces fue de 1.2 seg (± 0.1 DE), la duración de la fase de inspiración fue de 0.4seg y la de espiración de 0.8 seg. La frecuencia media mínima de 349.7 Hz (± 166.8 DE). La frecuencia media máxima de 3337.7 Hz (± 1434.3 DE) y una frecuencia media pico de 592.1 Hz (± 110.5 DE). No encontré diferencias significativas entre los “Uhu” durante conflictos madre-cría de *A. caraya* y *A. guariba clamitans* (Tabla IV8).

Fig. IV28.

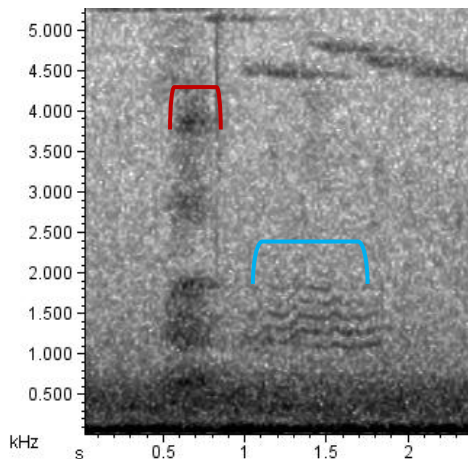


Fig. IV28: Voz de “Uhu” durante el conflicto madre-cría de un infante macho de *A. guariba clamitans* mientras se desplazaba detrás de su madre. Con una llave en color rojo esta señalada la porción de inspiración y con una llave en color celeste, la fase de espiración.

Vocalización emitida en contexto desconocido

“Ueue”:

Registré esta voz en una única ocasión. Lamentablemente para la única vez que escuché esta voz, 3 individuos machos juveniles se encontraban dentro de la copa de un árbol y no me fue posible observar que estaban haciendo, ni quien emitió la voz. Esta voz tuvo una duración de 0.8 seg, una frecuencia mínima de 214.1 Hz, una frecuencia máxima de 9690.5 Hz y una frecuencia en fatizada de 1033.6 Hz La voz no tiene ninguna forma definida. Futuros estudios podrán confirmar si se trata de una voz diferente o fue realizada por un individuo circunstancialmente.

Fig. IV29.

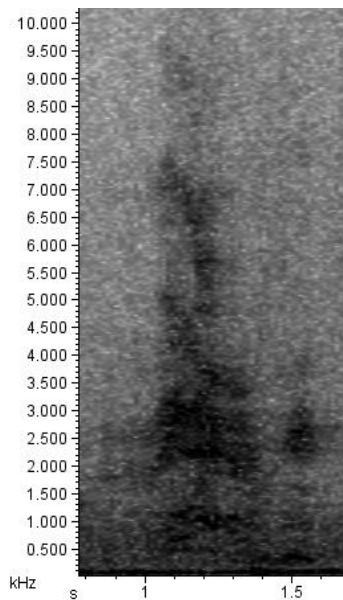


Fig. IV29: Voz de “Ueue” en contexto desconocido emitido probablemente por un individuo de *A. guariba clamitans*.

Voces de larga distancia (aullidos) de *A. caraya*

Las voces más conspicuas del repertorio vocal de los monos aulladores, son aquellas conocidas como “aullidos” y consideradas como voces de larga distancia. Grabé un total de 7 sesiones de aullidos en dos machos adultos diferentes (pertenecientes a los grupos de estudios AC1 y AC2).

Aullido básico:

Los aullidos básicos son voces compuestas por ciclos continuos de inspiración y espiración. Medí un total de 109 ciclos completos de inspiración-espiración, cada uno de los cuales tuvo una duración media de 1.6 seg (± 0.2 DE). La frecuencia máxima media fue de 1179.5 Hz (± 107.3 DE) y la frecuencia media pico de 301.6 Hz (± 26.9 DE, Fig. IV30). Los aullidos presentan sobretonos que pueden alcanzar frecuencias máximas mucho más altas (hasta los 10.000 Hz. e incluso mayores). Cuando uno escucha a los animales aullar, las fases de inspiración y espiración de los ciclos son bien diferenciables, pero muchas veces al ser la respiración continua, esta división entre ambas porciones pierde nitidez. La duración entre la porción de inspiración y de espiración es muy similar: la fase de inspiración con una duración media de 0.7 seg y la fase de espiración con una duración media de 0.8 seg. Si bien los ciclos de inspiración y espiración se suceden unos tras otros continuamente, ocurre con frecuencia que el animal que se encuentra aullando realiza pausas de silencio entre aullidos. Estas pausas de silencio pueden tener una duración de menos de un minuto (rango: de 1.3 seg y 54.6 seg), luego de las cuales el animal reinicia los ciclos de aullidos.

Fig. IV30:

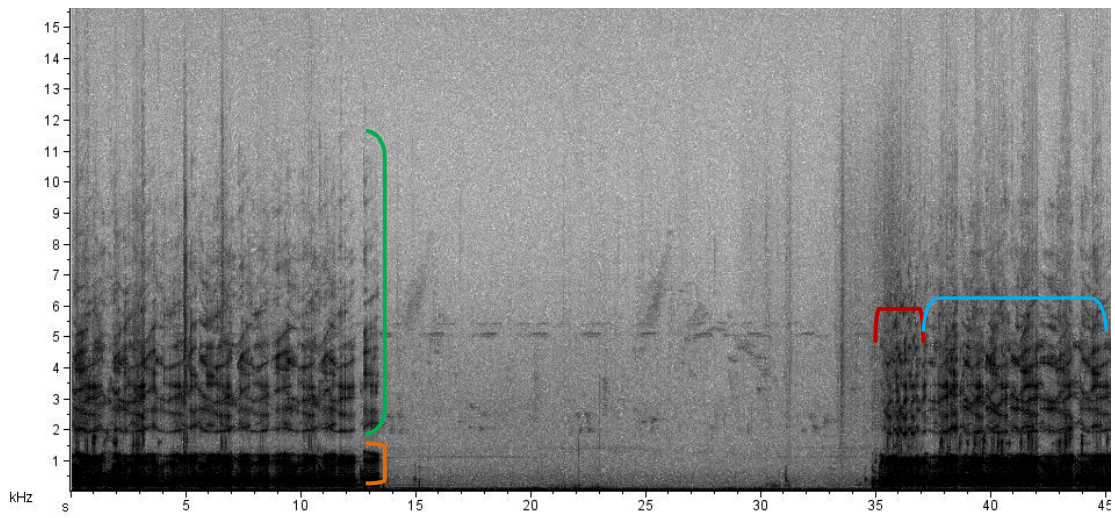


Fig. IV30: Aullidos de larga distancia de *A. caraya*. Indicado con una llave en color naranja se encuentra el aullido básico y por encima (indicado en color verde) los sobretonos. Luego de una pausa de silencio, los aullidos son reiniciados. Con una llave en color rojo puede diferenciarse la fase rápida del aullidos (descripta más adelante) y a continuación lo aullidos básicos indicados con una llave de color celeste.

En un sonograma con mayor detalle, se pueden ver los ciclos de inspiración y espiración continuos que componen el aullido básico.

Fig. IV31:

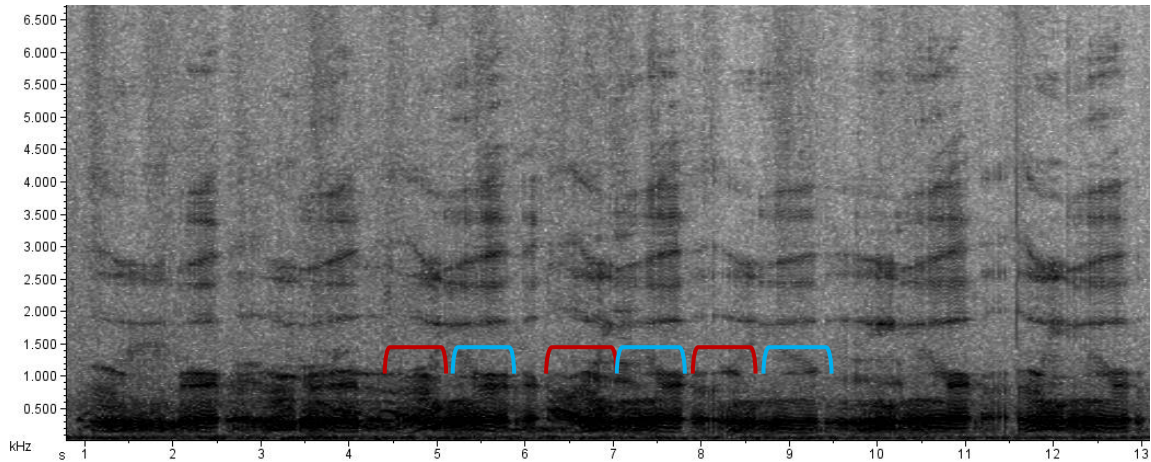


Fig. IV31: Los ciclos de inspiración y espiración se suceden unos a otros a lo largo del aullido básico. En color rojo se encuentra señalada la porción de inspiración del ciclo de aullidos y en color celeste la porción de espiración del mismo ciclo.

Además del aullido básico, existen otras variantes del aullido que a menudo están presentes durante una sesión.

Aullido rápido:

El aullido rápido, al igual que el aullido básico, esta compuesto por ciclos de inspiración y espiración pero de menor duración, por lo que los ciclos se suceden uno tras otro más rápidamente. Grabé un total de 13 aullidos rápidos, sobre los cuales realicé mediciones acústicas. La emisión completa de aullidos rápidos tuvo una duración media de 2.5 seg (± 0.8 DE), durante los cuales se emiten entre 3 y 6 inspiraciones y espiraciones que se suceden unas a otras muy rápidamente (como si fuera una respiración agitada). La duración de las fases de inspiración y espiración del aullido rápido, es mucho menor que la del aullido básico y las fases se suceden tan rápidamente que no me fue posible medir la duración de cada una. La frecuencia media máxima de los aullidos rápidos medidos fue de 1222.1 Hz (± 80.5 DE). La mayor energía de estos aullidos estuvo concentrada a una frecuencia media de 339.5 Hz (± 51.5 DE). Los aullidos rápidos pueden estar intercalados entre los aullidos básicos, por lo que el

animal que se encuentra emitiendo aullidos básicos, intercala una emisión de aullidos rápidos y luego continúa con los aullidos básicos. O los aullidos rápidos pueden encontrarse al inicio de una sesión de aullidos básicos, como se ve en la Fig. IV30 (en la cual queda en evidencia la diferencia entre los aullidos básicos y los aullidos rápidos).

Fig. IV32:

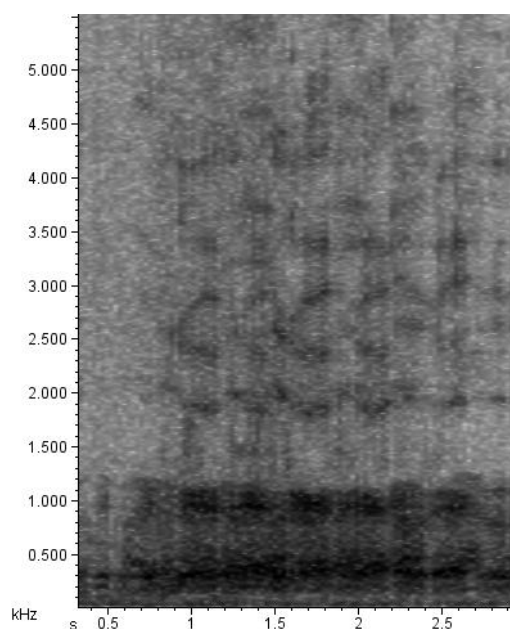


Fig. IV32: Fase rápida del aullido, en donde puede verse que los ciclos de inspiración y espiración que componen el aullido son de menor duración que en el aullido básico.

Aullido de las hembras:

El aullido de las hembras de otras especies de *Alouatta* spp. ha sido descrito generalmente como un aullido de acompañamiento, ya que generalmente las hembras emiten aullidos acompañando los aullidos emitidos por los machos de su grupo. Durante el período de estudio ninguna de las hembras aulló sola, siempre que aullaron lo hicieron acompañando la emisión de aullidos del macho adulto de su grupo (ver más adelante en el capítulo V de esta tesis). Por esta razón no pude realizar ninguna medición para caracterizar el aullido de las hembras. A pesar de esto los aullidos de las hembras, pueden reconocerse bien (uno puede saber que hay una hembra vocalizando)

por su contraste con las voces de los machos. El sonido del aullido de una hembra se escucha como un “Eurr”).

Fig. IV33:

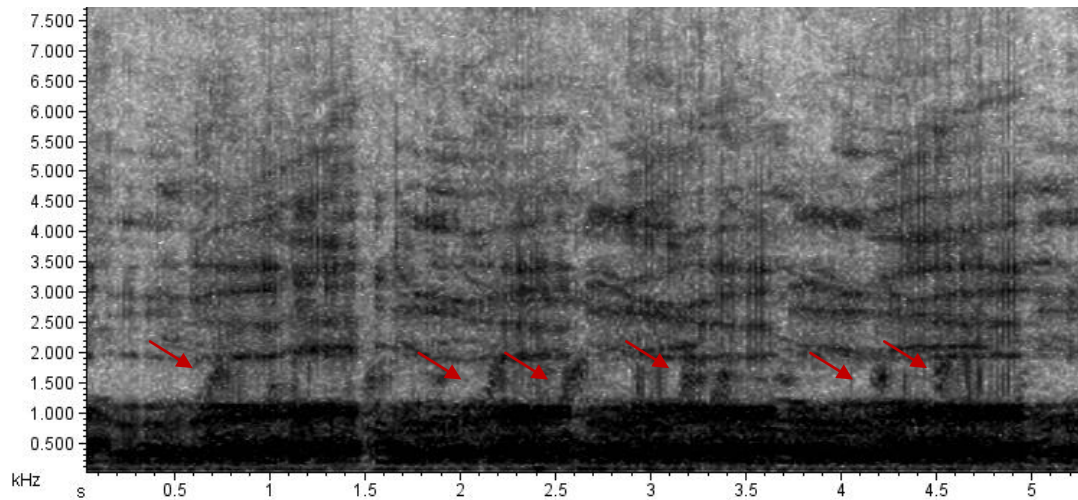


Fig. IV33: Con flechas en color rojo están señaladas en el sonograma las porciones del aullido de las hembras visibles dentro de un aullido básico de un macho. Estas intervenciones se escuchan como “Eurr”.

Otras voces que acompañan la emisión de los aullidos en los machos adultos y que frecuentemente son oídas junto a una sesión de aullidos son:

El Gorgoteo

Grabé la emisión de un sólo Gorgoteo y su sonido fue muy similar a la voz de corta distancia descrita anteriormente durante agresiones entre los individuos a la cual llamé “Wra-Wra-Wra”. La calidad de la grabación, sin embargo fue mala lo que impidió realizar mediciones de los parámetros acústicos sobre esta voz. El macho, cuando emitió el gorgoteo subió y bajó la cabeza (en movimiento de asentir). El sonido asemejaba a “wra-wra-wra”. Este Gorgoteo fue emitido al final de un aullido básico.

Gruñidos pre-aullido:

Grabé 12 gruñidos pre-aullido, todos provenientes del mismo macho (“Furia” del grupo AC2) pero en dos ocasiones diferentes. Estas voces se produjeron antes de

irrumper en el aullido básico. Como el nombre lo indica, al oído suenan como fuertes gruñidos (con un sonido semejante a “Grrru”). Realicé mediciones acústicas sobre 8 de los 12 gruñidos pre-aullido. La duración media de los gruñidos fue de 0.4 seg (± 0 DE) con una frecuencia media máxima de 670.4 Hz (± 101.2 DE) y una frecuencia pico de 376.8 Hz (± 69.5 DE, Fig. IV34). Los gruñidos se van volviendo de una duración menor (media de 0.2 seg.) y a estar separados por un espacio menor de tiempo hasta que luego el individuo irrumpe en un aullido (básico o rápido).

Fig. IV34:

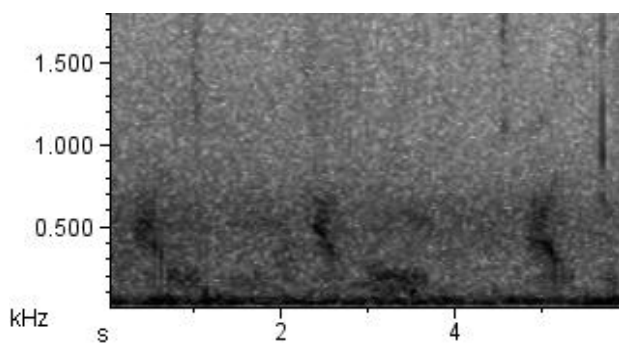


Fig. IV34: Tres gruñidos de un macho de *A. caraya* los cuales fueron seguidos por una sesión de aullidos básicos.

Voces de larga distancia (aullidos) de *A. guariba clamitans*

Registré un total de 10 aullidos de larga distancia emitidos por los dos machos adultos de los grupos bajo estudio (AGC1 y AGC2). Sobre todas las grabaciones pude realizar mediciones de los parámetros acústicos seleccionados y diferenciar distintas fases o voces que acompañan a los aullidos.

Aullido básico:

Al igual que los aullidos de *A. caraya*, los aullidos de *A. guariba clamitans* están integrados por ciclos continuos de inspiración y espiración, aunque con algunas marcadas diferencias que incluso permiten distinguir ambas especies por sus aullidos en campo. Los ciclos de inspiración y espiración de *A. guariba clamitans* son de mayor duración que los de *A. caraya*. Medí un total de 125 ciclos completos de inspiración y espiración (emitidos por ambos machos), cada uno con una duración media del ciclo completo de 2.3 seg (± 0.4 DE). En estos ciclos, la fase de inspiración es de menor duración que la de espiración. La duración media de la fase de inspiración de los ciclos medidos fue de 0.7 seg, mientras que la duración media de la fase de espiración fue de 1.5 seg. Ambas porciones de los ciclos pueden diferenciarse muy claramente, en la inspiración uno puede oír el aire con fuerza entrar en la laringe del animal en una inspiración donde pareciera que el aire es arrastrado con dificultad a través de la misma.

Los aullidos de *A. guariba clamitans* (a diferencia de los de *A. caraya*), se dividen en dos fajas, una inferior y otra superior (Fig. IV35). En la faja inferior la frecuencia media máxima se encuentra hasta 1103.5 (± 137.9 DE), en tanto que la faja superior se extiende hasta 1896 Hz (± 73.7 DE). La mayor cantidad de energía del aullido básico (frecuencia pico) se halla en la faja inferior de esta voz, con una frecuencia media pico media de 428.3 Hz. (± 198.1 DE). Al igual que en los aullidos básicos de *A. caraya*, en los de *A. guariba clamitans* se observan sobretonos hasta una frecuencia de 10.000 Hz. El perfil de los ciclos de inspiración y espiración que forma el aullido básico de *A. guariba clamitans* (Fig. IV35) se asemeja a suaves ondas ascendentes y descendentes, en donde puede verse (sobre todo en la faja inferior de la vocalización), como asciende rápidamente la frecuencia de la voz durante la fase de

inspiración y luego desciende nueva y más lentamente en la fase de espiración. Los aullidos básicos de *A. guariba clamitans* se oyen como si el sonido fuese arrastrado con dificultad a través de la garganta del animal (tanto en la fase de inspiración como la de espiración). Este componente tan “rasposo” de la voz es muy notable y es una de las características diagnósticas para diferenciarlo con una aullido básico de *A. caraya* en el campo.

Fig. IV35:

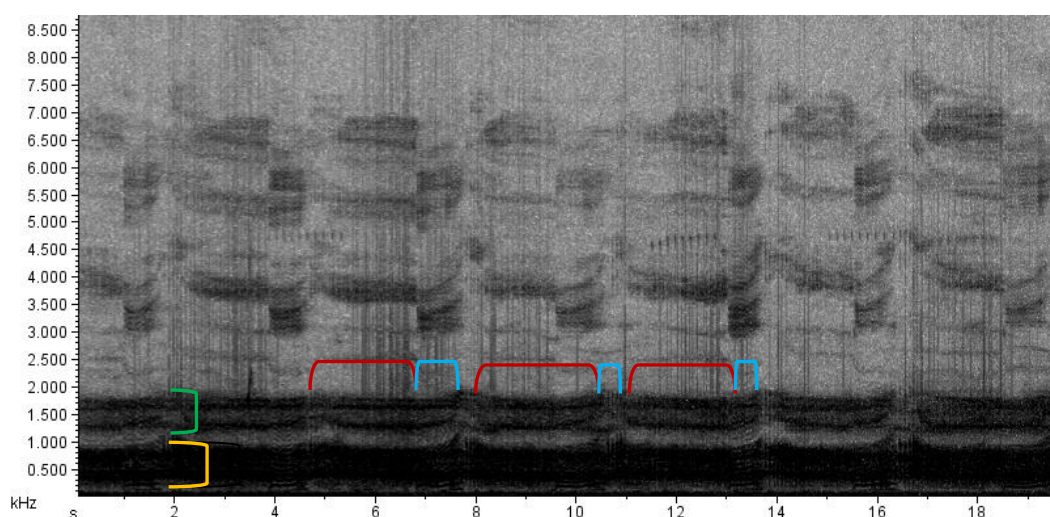


Fig. IV35: Aullido básico de un macho de *A. guariba clamitans*. Puede verse, indicado con una llave de color rojo la fase de espiración del aullido (más larga) y con una llave de color celeste la fase de inspiración (más corta). Con una llave de color naranja esta indicada la faja baja del aullido y con una llave de color verde la faja alta del aullido.

Los análisis mostraron diferencias estadísticamente significativas entre los aullidos básicos de *A. caraya* y *A. guariba clamitans* (Wilks-Lambda=0.10, $F_{(3,230)}=626.37$, $p=0.000$). El test de Tukey HSD mostró diferencias estadísticamente significativas en cuanto a frecuencia máxima y la duración entre los aullidos básicos de ambas especies.

Aullido rápido:

El aullido rápido, también esta compuesto por ciclos de inspiración y espiración pero de menor duración que el aullido básico. Grabé 11 aullidos rápidos sobre los cuales

realicé mediciones. La emisión de los aullidos rápidos completos, tuvo una duración media de 2.1 seg (± 0.5 DE) durante los cuales se suceden rápidamente entre 4 -8 ciclos de inspiración y espiración. Al igual que el aullido básico, en el aullido rápido se diferencian 2 fajas, una inferior (que se extiende hasta una frecuencia media máxima de 863 Hz (± 40.5 DE) y una faja superior que se extiende hasta una frecuencia máxima de 1845.2 Hz (± 64.1 DE). La emisión de los aullidos rápidos la registré en el medio de una emisión de aullidos básicos, luego de la cual el animal siguió vocalizando con la cadencia típica de estos últimos.

Fig. IV36:

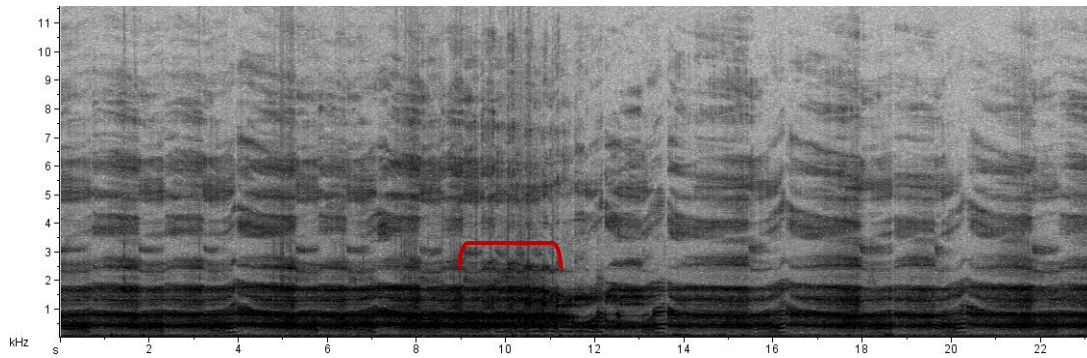


Fig. IV36: Emisión de aullidos rápidos (8 ciclos de inspiración/ espiración, indicados con una llave de color rojo). El macho que se encontraba emitiendo un aullido básico, realizó un aullido rápido y luego retomó la cadencia habitual de un aullido básico.

Fig. IV37:

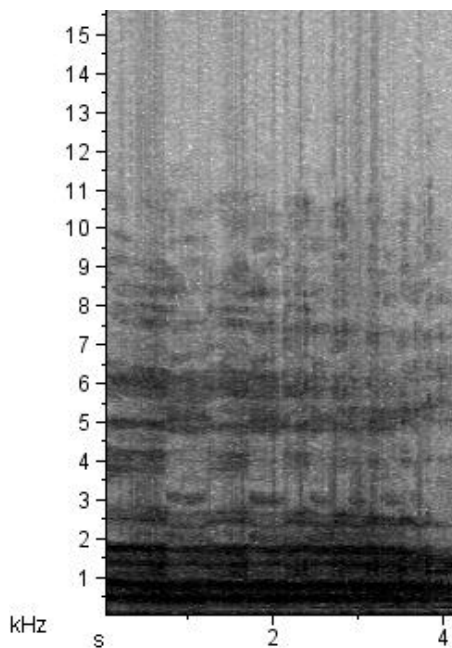


Fig. IV37: En detalle, el mismo aullido rápido mostrado en la fig. IV36.

Los análisis mostraron diferencias significativas entre los aullidos rápidos de *A. caraya* y los de *A. guariba clamitans* (Wilks-Lambda=0.05, $F_{(3, 20)}=108.8$, $p=0.000$). El test de Tukey HSD mostró diferencias estadísticamente significativas en cuanto a la frecuencia máxima y la frecuencia pico entre los aullidos rápidos entra ambas especies.

El latido:

El latido es la voz de larga distancia más característica de *A. guariba clamitans*, la cual nunca registré en *A. caraya*. El latido, es una voz con una cadencia muy característica en la cual el animal emite la voz en pulsos secos. Al igual que el aullido básico y el rápido, también esta compuesto por ciclos de inspiración y espiración que se suceden unos tras otros con gran rapidez. El animal realiza estos latidos con la boca abierta (a diferencia de la serie de latidos de corta distancia emitida en situación de tensión). Grabé 2 emisiones completas de latidos (de ambos machos). La duración media de estas emisiones fue sumamente variable, con una media de 30.23 seg. (rango: 2-295.5 seg.). El animal una vez que comienza a emitir los latidos, lo hace casi ininterrumpidamente, o puede hacer breves pausas de silencio (de menos de 1 seg.)

hasta terminar la sesión. Medí un total de 135 latidos. Cada latido tuvo una duración media de 0.2 seg (± 0 DE). Cada uno de estos latidos, tuvo una fase de inspiración de una duración media de 0.1 seg. y una fase de espiración de 0.1 seg. El sonido que hacen estos latidos, se asemeja mucho al del motor de un vehículo que no puede arrancar. Y el sonido más audible de cada latido se produce cuando el animal exhala (en la fase de espiración) el aire. Al igual que las demás voces de larga distancia descritas en esta especie, el latido también está formado por dos fajas, una inferior que se extiende hasta una frecuencia media máxima de 912.1 Hz (± 92.5 DE) y luego la superior, hasta una frecuencia media máxima de 1734.2 Hz (± 131.6 DE). La mayor cantidad de energía de cada latido (frecuencia pico) se halla en la faja baja con 349.1 Hz (± 176.9 DE). Puede ocurrir que el animal se encuentra emitiendo aullidos básicos y de pronto cambia y comienza a emitir “Latidos”. Contrariamente puede suceder que el animal se encuentra emitiendo “Latidos” e irrumpe en aullidos básicos.

Fig. IV38:

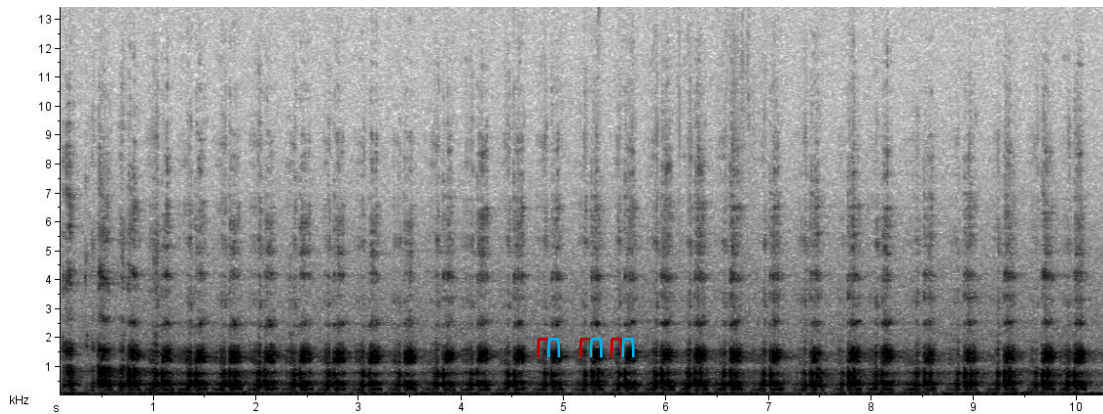


Fig. IV38: Segmento de una sesión de Latidos emitidos por un macho adulto de *A. guariba clamitans*. Pueden reconocerse 29 latidos (pulsos). Con una llave en color rojo está indicada la porción de inspiración y con una llave de color celeste la fase de espiración de tres latidos consecutivos dentro de una serie.

Aullido de transición (aullido lento):

Registré este tipo de aullido en una sola ocasión, emitido por uno solo de los machos adultos (Rasputín, macho del grupo AGC2). Este aullido pareciera ser una voz transicional entre un “Aullido básico” y un “Latido”. Está compuesto por ciclos de inspiración y espiración, en donde los ciclos de espiración son largos y parecen estar integrados por “Latidos” y luego al final el animal da una corta inspiración. Dentro de esta emisión grabé 17 ciclos de aullidos lentos sobre los cuales realicé mediciones. La duración de los ciclos completos del aullido lento fue de 3.4 seg (± 0.9 DE). La fase de inspiración fue corta, con una duración media de 1 seg en comparación con duración media de la larga fase de espiración (2.4 seg). Como las demás voces de larga distancia de *A. guariba clamitans*, el aullido lento se encuentra dividido en una faja inferior que se extiende hasta una frecuencia media máxima de 1058.8 Hz (± 93.7 DE) y la faja superior hasta 1913.5 Hz. (± 37.7 DE).

Fig. IV39:

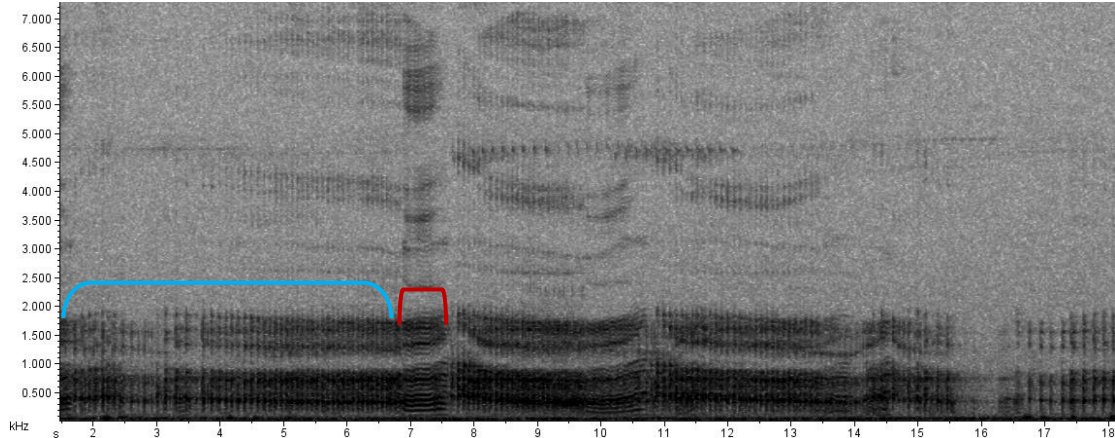


Fig. IV39: Un segmento de una sesión de aullidos de transición (lentos) de un macho de *A. guariba clamitans*. Puede verse como la fase de espiración (indicada con una llave de color celeste) es mucho más larga que la de inspiración (llave de color rojo) y además pareciera estar compuesta por latidos que se suceden.

Otras voces que acompañan a las voces de larga distancia en los machos de *A. guariba clamitans* son:

El Gorgoteo:

El gorgoteo es una voz que se emite muchas veces al finalizar una sesión de aullidos básicos. El sonido a oído desnudo de esta voz es muy similar al sonido de la voz suave descrita anteriormente durante las agresiones entre individuos de *A. caraya* (Wra-Wra-Wra). Al igual que en *A. caraya*, *A. guariba clamitans* también parece emitir esta voz dentro de un contexto de voces de larga distancia. El sonido es emitido con la boca abierta mientras el animal sube y baja la cabeza (como asintiendo). El sonido suena onomatopéicamente también como “Wra-wra-wra”. Es una grabación difícil de obtener y aunque la grabé en 3 ocasiones, solamente la calidad de la grabación fue buena como para realizar mediciones en una sola de ellas. La duración del “Gorgoteo” medido fue de 2.6 seg, con una frecuencia máxima media de 4624 Hz y una frecuencia enfatizada de 430.7 Hz (Fig IV40).

Fig. IV40:

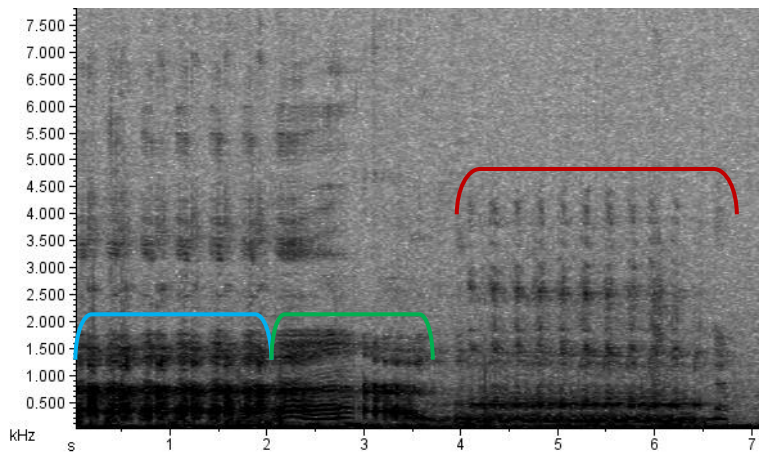


Fig. IV40: Segmento de voces de larga distancia de un macho adulto de *A. guariba clamitans* en la cual pueden distinguirse, con una llave de color rojo el “Gorgoteo”. Previamente al “Gorgoteo” pueden verse otros elementos: con una llave de color celeste se encuentra una serie de Latidos, luego una inspiración y espiración de un aullido básico (llave de color verde) y finalmente el animal emite el “Gorgoteo”, seguido de silencio.

Ladridos:

La mayoría de las veces los ladridos son emitidos luego de los aullidos rápidos o de los aullidos básicos o entre aullidos básicos. Los ladridos parecen tener la particularidad de ser emitidos en series de a dos ladridos, ya que siempre he grabado dos ladridos juntos. Los ladridos suenan como fuertes y rápidas exhalaciones de aire, y luego el animal continúa con el aullido básico o hace silencio. Relicé mediciones sobre 8 ladridos grabados registrando una duración media de 0.3 seg (± 0 DE), con una frecuencia media máxima de 1825.2 Hz (± 98.6 DE) y una frecuencia media pico de 495.2 Hz (± 221.5 DE, Fig. IV41).

Fig. IV41:

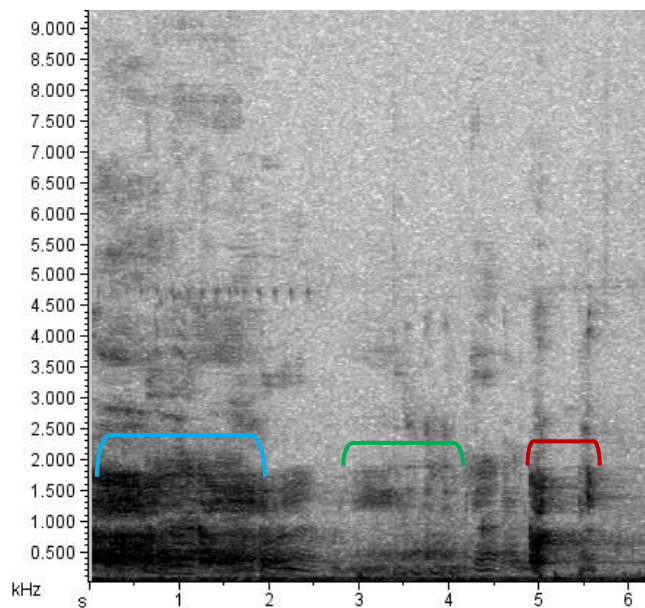


Fig. IV41: Sonograma de dos ladridos, indicados con una llave de color rojo, emitidos por un macho de *A. guariba clamitans* al final de una emisión de aullido básico. Anteriormente pueden reconocerse, el final de la sesión del aullido básico (llave de color celeste) y un gorgoteo muy suave (llave de color verde).

Aullidos de las hembras:

Las hembras de *A. guariba clamitans*, al igual que las de *A. caraya*, acompañan a los machos de su grupo en la emisión de los aullidos. Lamentablemente nunca registré a las hembras de los grupos de *A. guariba clamitans*, aullando solas y a diferencia de *A. caraya* no me fue posible reconocer (ni en el campo ni en las grabaciones), el aullido de las hembras dentro del coro junto con los machos.

Discusión

Los métodos utilizados para analizar las voces de corta y larga distancia de las dos especies de monos aulladores me permitieron reconocer 12 voces diferentes en el repertorio vocal de corta distancia de *A. caraya* y 8 voces en el repertorio vocal de corta distancia de *A. guariba clamitans*. La asociación de las voces a los diferentes contextos ecológicos y sociales fue clara y me permitió clasificar las voces de corta distancia según el contexto en el cual habían sido emitidas. Distinguí voces de corta distancia emitidas en 6 contextos ecológicos y sociales diferentes para *A. caraya* y en 5 contextos para *A. guariba clamitans*. Ambas especies emitieron voces de larga distancia (aullidos) cuyas características acústicas fueron tan específicas que me permitieron la identificación de las especies a través de sus aullidos en el campo. En ambas especies distinguí la existencia de un aullido básico y un aullido rápido y además, en *A. guariba clamitans* la presencia de otra voz de larga distancia a la cual nombré como el “Latido”.

Voces suaves y aullidos de *A. caraya*

Voces realizadas durante el contexto de alimentación:

Las voces emitidas durante los contextos de alimentación de *A. caraya* fueron los relinchos y las notas de contacto. Los relinchos fueron voces conspicuas y características de esta especie que también fueron registradas en otros estudios previos [Calegari-Marques & Bicca-Marques 1997; Orué 2005]. Si bien registré esta voz durante contextos de alimentación no registré si la frecuencia de emisión de relinchos variaba entre diferentes alimentos. Sin embargo estudios más profundos sobre la

calidad nutricional de estos alimentos y la emisión de relinchos serían necesarios para evaluar una posible función de comunicación sobre el valor nutricional del alimento consumido. Además de los relinchos emitidos en contextos de alimentación, en observaciones *ad libitum* (fuera del período de estudio) oí relinchos luego de que animales de un mismo grupo se reunieran después de haber estado separados. Futuros estudios podrían determinar la funcionalidad de esta voz, o si simplemente se trata de voces que reflejan el estado emocional del individuo que las emite (e.g. placer, relajación, distención), sin una función determinada.

Otra de las voces que registré durante los contextos de alimentación, fueron las notas de contacto. Esta voz no había sido descrita en estudios previos [Calegario-Marques & Bicca-Marques 1997; Orué 2005]. Esta voz es muy difícil de percibir a oído desnudo (sin la ayuda de un micrófono y un amplificador) lo que podría explicar que haya pasado desapercibida anteriormente. Incluso conociendo la existencia de las notas de contacto y habiéndolas grabado en muchas oportunidades, sólo pude realizar mediciones sobre una muy pequeña proporción de las mismas. Para evaluar si esta voz tiene una real función de mantener el contacto entre individuos del grupo, un análisis más profundo debería ser realizado y sustentado con datos tomados en el campo. Sería de suma ayuda observar por ejemplo, que los animales emitan más frecuentemente esta voz durante los desplazamientos de grupo, cuando la posibilidad de perderse o quedar separados, es mayor. En relación a las voces que son consideradas como “de contacto” o que pudieran contener una intencionalidad de reunión del grupo, se encierra un debate. Si bien es cierto que los investigadores en el campo, muchas veces tenemos esta percepción de “respuesta” a un estímulo vocal producido por algún individuo por parte de otros individuos, quizá podría tratarse más bien de la emisión de una voz simplemente como parte de un acto mecánico que refleja el estado mental de animal, más que una verdadera respuesta. A esta idea se la considera bajo la **Hipótesis del status personal**, la cual se encontraría en contraposición a la **Hipótesis de reunión** [da Cunha & Byrne 2009] bajo la cuál el animal tendría la intención de responder. La base de motivación envuelta en la hipótesis de reunión para tener en cuenta al momento de considerar la emisión de esta voz como una respuesta, sería que solamente los individuos que la emiten deben estar separados y que la emisión de la voz dependa del estado de aislamiento de los individuos [da Cunha & Byrne 2009].

Voces emitidas durante tensión

Las series de latidos estuvieron asociadas a situaciones de tensión para los animales. Las series de latidos descritas en esta tesis, corresponderían a las descritas por Orué [2005] como “Ladridos”. Estas situaciones de tensión estuvieron relacionadas a la presencia de los observadores demasiado cerca de los monos. Nunca observé en el área de estudio (a excepción de un individuo adulto de *Eira barbara*, ver más adelante) la presencia de un potencial predador para los monos aulladores. En relación a la posible función de esta voz, las series de latidos son voces muy suaves, poco audibles (al menos en relación a mi capacidad auditiva). Bajo un escenario frecuente en la vida de los monos aulladores en el cuál el grupo está disperso, inmerso en la vegetación alimentándose (o incluso descansando), preciera difícil que esta débil voz pudiera alertar al resto del grupo sobre la presencia de un predador y promover algún comportamiento de escape o evasión de ataque. Sin embargo, teniendo en cuenta que los animales emiten las series de latidos con la mirada fija en el objeto de su tensión, la misma podría tener una función de desalentar al predador a realizar el ataque, al señalar al mismo que ha sido descubierto. Un clásico trabajo sobre voces de alarma en primates, muestra que las voces de alarma son afectivas dependiendo de la estrategia de ataque del predador. Para aquellos predadores que atacan silenciosamente por sorpresa, las voces de alarma son efectivas, rápidas y alertan al resto del grupo de la presencia del predador [Zuberbühler 1997]. Sin embargo para aquellos predadores cuya estrategia de ataque se centra en la persecución de la presa, no tiene sentido emitir voces de alarma y lo más efectivo será correr lo más rápido posible y evitar ser atrapado [Zuberbühler 1997]. Estudios experimentales, utilizando modelos controlados de predadores, podrían ayudar a desentrañar si esta voz realmente tiene una función en evitar un ataque o es simplemente la expresión de un estado de ánimo de excitación del animal al descubrir un potencial peligro. Las situaciones en las que se han reportado ataques de predadores a monos aulladores, las voces que han sido descritas son las de larga distancia (aullidos) [Eason 1989; Peres 1990; Janson com. pers].

Voces emitidas durante el aislamiento de individuos

Las voces registradas durante el aislamiento de los individuos fueron los “Muu” y los “Uhu”. La estructura y el sonido de ambas voces, indicarían que ambas están estrechamente relacionadas entre sí. El “Muu” puede transformarse rápidamente en un

“Uhu” si el animal emite una fuerte inspiración. El “Muu” (con este mismo nombre en inglés, como *Moo call*) fue registrado también en previos estudios sobre las voces de *A. caraya* [da Cunha & Byrne 2009] y correspondería (junto con el “Uhu”) a las voces de “Gua-aumm” y Wrah-ha descritas por Orú [2005] en este mismo contexto. Registré la emisión de “Muu” y “Uhu” durante la separación y aislamiento de individuos, del resto de su grupo. Un trabajo realizado, analizando la funcionalidad de esta voz de “Muu” encontró sustento con las predicciones planteadas bajo la **Hipótesis de reunión**, ya que la voz fue emitida cuando el diámetro del grupo era mayor de los habitual (indicando una asociación entre la dispersión del grupo y la emisión de los “Muu”), seguida de una reducción en el diámetro del grupo luego del inicio de la emisión de “Muu” y por el hecho que fueron emitidos mayormente durante los desplazamiento de grupo (en los cuales la probabilidad de aislamiento y pérdida de individuos es mayor) [da Cunha & Byrne 2009].

Voces emitidas durante el juego y las agresiones

Muchas veces un contexto de juego puede convertirse en una agresión leve, ya sea porque uno de los individuos se aleja (comenzando persecuciones por las ramas) o porque el contacto físico del juego se torna un poco mas “duro y brusco” (manotazos y patadas). Por ello muchas voces son compartidas por ambos contextos. Las agresiones, si bien son leves, pueden tener graves consecuencias. Un breve dato anecdótico para ejemplificar la situación: en una ocasión un individuo daba manotazos y tirones de la cola a su hermana menor mientras ambos se desplazaban por los árboles, hasta que ella perdió el equilibrio y cayó al suelo (desde una altura de 15 m aproximadamente). La caída no tuvo consecuencias mayores y la madre de ambos bajó al suelo a buscar al individuo caído. El cambio de postura de los individuos cuando la interacción pasa de ser un juego a una agresión, es notorio ya que puede verse que uno de los individuos quiere alejarse y el otro lo persigue mientras le da manotazos. Simultáneamente con este cambio la interacción se torna más “gritona y escandalosa” en donde la frecuencia de “gritos de escalera” se hace mayor que las voces de “Aaarr”.

Dentro de las voces emitidas durante el juego, las más conspicuas y frecuentes fueron las de “Aaarr”. Los “Aaarr” fueron de duración muy variable, pudiendo culminar abruptamente en un grito o viceversa, de un grito pasar a un “Aaarr”.

Las voces de “Aaarr” fueron registradas también en el contexto de las agresiones. Los “Aaarr” emitidos durante el juego y las agresiones reales no mostraron diferencias acústicas significativas, indicando que en ambos contextos se trataría de la misma voz. Lo mismo ocurre con los gritos de escalera, los que emitidos en ambos contextos son indistinguibles. Esta situación coincide con la percepción que uno tiene en el campo donde hay que ver la actividad que realizan los individuos cuando emiten “Aaarr” o gritos de escalera para saber si están asociados a un juego o a una agresión. Los gritos de escalera coincidirían con las voces de “Gemidos” descritas por Orué [2005] en este contexto. Orué [2005] registró “Patinados” y voces de “Puerta” durante interacciones agresivas entre individuos del mismo grupo, que se corresponderían, por la descripción y su forma en el sonograma, con las voces de “Aaarr” aquí descritas. Otras de las voces descritas durante contextos agresivos (“Inspiración-Espiración”) en esta tesis, fueron también registradas por da Cunha [2004] dentro de lo que él describió como “Complejo de gritos” (*Screech complex*) con el nombre de “*Screeches*”, vocalización asociada a conflictos de intereses entre los individuos dentro del grupo [da Cunha 2004].

Voces emitidas durante el conflicto Madre-cría

Una de las voces más conspicuas emitidas por los infantes fue la de “Inspiración-Espiración”. Otras de las voces registradas en este contexto fueron los “Muu” y “Uhu”. Estudios previos también registraron la emisión de “Muu” y “Uhu” por parte de individuos infantes (probablemente atravesando la etapa de conflicto con su madre) [“Choros”: Calegare-Marques & Bicca-Marques 1997, “Moo call”: da Cunha 2004; “Lamentos” y “Llantos”: Orué 2005].

Un estudio realizado sobre los monos vervets *Chlorocebus cyanosuros* (especie antes referida como *Cercopithecus aethiops*) planteó la interesante duda de si las voces emitidas por los infantes durante este conflicto de intereses con sus padres, eran señales honestas o no [Hauser 1993]. La conclusión fue que la tasa de llamados del infante es un fiel reflejo de la condición de necesidad del mismo, pero que las voces realizadas durante estos contextos no son costosas de producir por lo que los infantes podrían estar emitiéndolas de forma tal de estar manipulando a su padres para conseguir más atención de la que realmente necesitan para sobrevivir [Hauser 1993].

Voces de larga distancia de *A. caraya* (Aullidos):

En relación a las voces de larga distancia de esta especie encontré gran similitud en las formas de aullidos básicos, descritos por Orué [2005] y Whitehead [1995]. Sin embargo, Orué [2005] describe formas derivadas de los aullidos (aullido incipiente y aullido sostenido) que yo no registré en los aullidos analizados. Cabe destacar que en el P.P. El Piñalito, los grupos aullaron con una frecuencia extremadamente menor a otros sitios (capítulo V de esta tesis), por lo que podría ser que yo no hubiera captado en este trabajo las llamadas o formas variantes de los aullidos menos frecuentes.

Los aullidos de *A. caraya* descritos en esta tesis están integrados por ciclos continuos de inhalación y exhalación como los descritos por Whitehead [1995]. Como fue propuesto por Whitehead [1995], *A. caraya* corresponde al grupo *non-palliata* en relación a que, a excepción de *A. palliata*, las demás especies de aulladores pueden sostener una respiración continua (cíclica) alternando ciclos de inspiración y espiración continuos, durante la emisión de los aullidos. La frecuencia enfatizada de estos aullidos se mantuvo dentro de los límites esperados y característicos a las voces de larga distancia (media de 301.6 Hz., rango: 118.4-344.5). Alternado a dichos ciclos, *A. caraya* suele emitir los “aullidos rápidos”. El “Gorgoteo” ha sido registrado previamente en otros trabajos y correspondería a la voz clasificada por Orué [2005] como “Lavarropas” y a la considerada como “Odleodleodle” en *A. palliata* por Baldwin & Baldwin [1976b]. Llama la atención la similitud entre la voz de “Wra-Wra-Wra” emitida por el macho, durante interacciones agresivas entre los individuos del grupo y el “Gorgoteo” al final del aullido. Lamentablemente al haber sido una voz tan pobremente registrada (en ambos contextos) no me fue posible realizar mayores análisis.

Voces suaves y aullidos de *A. guariba clamitans*

Este estudio constituye la primer descripción sobre el repertorio vocal de corta distancia de *A. guariba clamitans*.

Voces emitidas durante la alimentación:

Las voces que registré, asociadas a contextos de alimentación fueron las notas de contacto. Al igual que lo discutido para *A. caraya*, la evaluación de la intencionalidad

de establecer un contacto a través de estas voces debería ser evaluado más profundamente a través de nuevos datos de campo y experimentos controlados.

Las notas de contacto emitidas por *A. guariba clamitans* se diferenciaron acústicamente de las de *A. caraya* en cuanto a la frecuencia alta de la nota. A oído desnudo resulta imposible diferenciar las notas de contacto de una u otra especie en el campo.

Un hecho destacable fue la ausencia de registro de la voz de “relincho” (tan característica de *A. caraya*) durante la alimentación, en *A. guariba clamitans*. Es probable que la emisión de esta voz sea un rasgo propio y distintivo de *A. caraya*, ya que tampoco se ha reportado en otras especies de *Alouatta*.

Voces emitidas durante tensión:

Las series de latidos (al igual que para *A. caraya*) fueron las únicas voces registradas cuando los animales se enfrentaron a una situación de tensión, ya sea generada por los observadores o por el encuentro con un potencial predador. En una ocasión, presencié el encuentro entre uno de los grupos de estudio (AGC1) con un individuo adulto de *Eira barbara*. El macho adulto de este grupo comenzó a emitir una serie de latidos inmediatamente luego de avistar al predador y su mirada estaba fija en el animal. El encuentro fue muy breve, la *Eira barbara* se alejó rápidamente y el macho continuó con la actividad que estaba realizando previamente al encuentro (alimentación). El resto de los individuos del grupo se encontraba inmerso en la vegetación, alimentándose.

Las series de latidos de *A. guariba clamitans* y las de *A. caraya* mostraron diferencias significativas en cuanto a la frecuencia baja, alta y la duración de cada latido dentro de la serie. Sin embargo a oído desnudo en el campo no me fue posible notar la diferencia entre las series de latidos emitidas por ambas especies.

Voces durante el juego:

Las únicas voces de juego registradas en esta especie fueron las de “Aaarr”. No registré gritos (de ningún tipo) ni ninguna otra vocalización. Las actividades de juego no fueron muy frecuentes en los grupos de *A. guariba clamitans*.

No registré voces de agresión entre los individuos de los grupos de *A. guariba clamitans*. Las agresiones registradas entre los individuos fueron muy pocas y claramente no estimularon la producción de ninguna voz. Durante una única interacción agresiva (fuera del período de registro de las voces) entre dos individuos juveniles, en la cual un macho agredía a una hembra constantemente dándole manotazos e impidiéndole moverse, la hembra emitió una voz muy similar a la que luego registré como “inspiración-espирación” durante el contexto de “conflicto madre-cría”. Resulta extraño no haber registrado voces de agresión, futuros estudios serán muy útiles en establecer si el bajo registro de estas voces es producto de bajas tasas de agresión dentro de los grupos o si se debió a una particularidad de los grupos estudiados en esta tesis.

Las voces de “Aaarr” emitidas por *A. guariba clamitans* durante el juego también fueron registradas durante el período de conflicto madre-cría del único individuo infante de esta especie, mostrando diferencias acústicas significativas (en cuanto a la frecuencia baja, pico y la duración) entre ambos contextos, indicando que se trataría de voces diferentes. En cambio, la comparación entre las voces de “Aaarr” registradas durante el juego entre ambas especies no presentó diferencias significativas en cuanto a los parámetros acústicos medidos, lo que indicaría que la variación de estas voces podría ser mayor entre individuos de la misma especie (de diferentes edades) que entre individuos de diferentes especies.

Voces emitidas durante el conflicto-madre cría:

Al igual que para *A. caraya*, observé la emisión de diferentes voces durante el conflicto de un infante macho (“Teo”, del grupo AGC2) con su madre. Las voces emitidas por este individuo claramente expresaban el estado de perturbación del mismo al tiempo que intentaba subirse al lomo de su madre y mamar. Una de las veces en las cuales Teo emitió esta voz, iba desplazándose por los arboles, vocalizando fuertemente hasta que su hermano mayor (un macho juvenil) lo cargó en su lomo e intentó llevarlo. Sin embargo, Teo se bajaba constantemente de su espalda y seguía vocalizando, hasta que luego vino la madre de ambos, lo cargo y recién ahí Teo dejó de emitir estas voces. Esta situación, si bien anecdótica, refuerza el concepto de que el infante reclamaba la atención de su madre en particular y no la de cualquier individuo que se ofreciera a transportarlo. Las voces emitidas por Teo fueron las de Inspiración-espирación, los Gritos de escalera, las voces de “Aaarr” y los “Uhu”. Las voces de Inspiración-

espiración realizadas por los infantes de ambas especies durante este contexto mostraron diferencias significativas en cuanto a los 4 parámetros acústicos medidos. Las voces de “Uhu” solo las registré en esta especie asociadas a este contexto de conflicto madre-cría y no hallé diferencias significativas entre los “Uhu” de los infantes de *A. caraya* y los de *A. guariba clamitans*.

Voces de aislamiento y separación de individuos:

Otra de las cosas llamativas en el repertorio vocal de esta especie, fue la ausencia de voces durante el aislamiento y separación de los individuos. En una ocasión el macho adulto del grupo AGC2 permaneció junto a una hembra del grupo, separados ambos del resto. Durante este tiempo permanecieron muy tranquilos, alimentándose de los frutos maduros de un árbol de *Ficus* spp. y en ningún momento emitieron voces de perdido ni de aislado. Lamentablemente durante estos días no tuvimos contacto con el resto del grupo para ver si éstos sí emitían voces que pudieran ser interpretadas como de reunión. En otra oportunidad, encontramos a la mañana temprano al macho adulto del grupo AGC1, en compañía de una sola de las hembras de su grupo (la hembra de *A. caraya* que residía en este grupo). El macho adulto comenzó a emitir voces de larga distancia (aullidos) y a los pocos minutos las dos hembras faltantes del grupo aparecieron y se reunieron con el macho y la hembra. En esta misma especie ha sido reportado el uso de las voces de larga distancia con la finalidad de reunión de individuos del mismo grupo [Oliveira 2002; Steinmetz 2005].

Voces de larga distancia (Aullidos) de *A. guariba clamitans*:

En relación a las voces de larga distancia emitidas por los machos adultos de *A. guariba clamitans* encontré muchas similitudes con las descripciones realizadas por Oliveira [2002] y Whitehead [1995]. Una de las particularidades de los aullidos de *A. guariba clamitans* fue que presentaron dos fajas de frecuencias bien diferenciables en el sonograma. Whitehead [1995] reportó la existencia de 3 fajas de frecuencia diferentes dentro de los aullidos de esta especie aunque Oliveira [2002] también solo registró dos. Al igual que las demás especies del género que integran el grupo *non-palliatta*, los aullidos están compuestos por ciclos continuos alternados de inspiración y espiración, sostenidos por la capacidad de realizar una respiración cíclica [Whitehead 1995]. El aullido rápido, al igual que el Gorgoteo y los ladridos, también fueron voces registradas

por Oliveira [2002]. Los ladridos, a los cuales Oliveira [2002] llama “Tossidos” parecerían cumplir con una función más fisiológica, ya que durante estas exhalaciones fuertes de aire el animal puede eliminar la saliva que se le ha acumulado en la boca luego de haber aullado. Oliveira [2002] también registró la emisión de los “Tossidos” en series de a dos o tres juntos. El sonido producido por el “Gorgoteo”, emitido por *A. guariba clamitans* es muy similar al “Gorgoteo” de *A. caraya*, aunque lamentablemente no pude hacer comparaciones en base a los parámetros acústicos. Sin lugar a dudas la voz de larga distancia más característica y propia de esta especie, que no fue nunca registrada en *A. caraya* ni en ninguna otra especie del género [Whitehead 1995] fue “El Latido”, también descrito por Oliveira [2002].

Dos características bien distintivas que permiten diferenciar los aullidos de *A. guariba clamitans* y los de *A. caraya* fueron la emisión de los “Latidos” y la mayor duración de los ciclos de inspiración y espiración de los aullidos básicos de *A. guariba clamitans*. Ambas características permiten identificar a cada una de las especies en el campo a través de sus voces de larga distancia.

Teniendo en cuenta todas las voces (de corta y larga distancia) registradas en ambas especies durante este estudio, las únicas voces que fácilmente fueron distinguibles a oído desnudo en el campo, fueron los aullidos. Las voces de corta distancia mostraron bastantes similitudes entre ambas especies y las diferencias encontradas no podrían ayudar a identificar a las mismas en el campo. Aunque sin un análisis más profundo que esta descripción, estos resultados coincidirían con los esperables en relación a la hipótesis propuesta por Marler [1973], bajo la cuál las voces mas divergentes entre especies de primates simpátricas deberían ser aquellas de larga distancia que cumplen una función en la comunicación entre grupos fuera de vista. Sin embargo, tal como expuse en la introducción de este capítulo, la influencia mutua que ejerzan las especies simpátricas en el comportamiento vocal, dependerá del grado de contacto que tengan las mismas. En el caso de las especies de *Cercopithecus* spp. del estudio llevado a cabo por Marler [1973] ambas especies mantenían un contacto muy estrecho, pasaban gran parte del tiempo juntas y a menudo formaban tropas mixtas desplazándose juntas por un largo período de tiempo. En esta situación es válido pensar que ambas especies divergirán en aquellas voces que sean de comunicación estricta entre grupos de la misma especie, pudiendo convergir en las voces que pudieran tener un beneficio para ambas (e.g. voces de alarma). Este tipo de relación entre ambas

especies simpátricas no la observé en el P.P. El Piñalito. La interacción entre *A. caraya* y *A. guariba clamitans* se redujo a encuentros intergrupales esporádicos y breves (ver mas adelante en el capítulo V). Nunca observé a grupos de ambas especies desplazarse juntos, formando tropas mixtas. Por estas razones resulta difícil pensar que en un sitio como el P.P. El Piñalito, ambas especies de primates pudieran ejercer una influencia mutua en el repertorio vocal de corta distancia o que las diferencias en las voces de larga distancia observadas puedan deberse a la presencia de la otra especie y no a características propias de cada una.

Capítulo V

Función última de las voces de larga distancia de *Alouatta caraya* y *A. guariba clamitans* viviendo en sintopía: evidencia a favor de la defensa de parejas.

Introducción

Muchas especies animales utilizan voces de larga distancia para comunicarse (e.g., insectos: Alexander 1967; venados: Clutton-Brock & Albon 1979; ranas y sapos: Gerhard 1994; primates: Cowlishaw 1992; Zuberbühler et al. 1997 y carnívoros: Harrington & Mech 1978). La funcionalidad atribuida a estas voces de larga distancia, ha sido diversa y frecuentemente relacionada a la defensa del territorio o de las parejas, la atracción de potenciales parejas y/o la evasión de predadores. En especies que viven en grupo las voces de larga distancia podrían funcionar, tanto para la comunicación de los individuos dentro del grupo (ayudando a mantener la cohesión del mismo) como en las jaurías de lobos [Mech 1966], grupos de leones [Grinnell & McComb 1996], elefantes [Leighty 2008] y monos capuchinos [Robinson 1982]; así como también podrían participar en la comunicación entre grupos vecinos. En este último caso podrían servir para advertir a grupos vecinos sobre la posesión de un determinado territorio (e.g. leones: McComb et al. 1994; Grinnell et al. 1995 y lobos: Harrington & Mech 1978), el uso de una fuente de alimento (e.g. gibones de cresta negra: Peng-Fei et al. 2009) o la defensa de una potencial pareja (e.g. Babuinos de savana: Kitchen et al. 2004a).

Los monos aulladores (*Alouatta* spp.) son conocidos por sus aullidos de gran amplitud. Todas las especies del género son capaces de emitir poderosos aullidos que recorren grandes distancias (hasta ca. 1 km) [Baldwin & Baldwin 1976; Whitehead 1995]. Los machos están dotados de un hueso hioides agrandado que conforma un aparato hio-laríngeo y actúa como caja de resonancia [Kelemen & Sade 1960], amplificando los aullidos producidos. Estos aullidos son iniciados la mayoría de las veces por los machos adultos de la tropa, en tanto que el resto del grupo se acopla a este

coro o puede permanecer callado [Carpenter 1934; Kelemen & Sade 1960]. A pesar de que se ha observado que los monos aulladores pueden usar estos aullidos para localizar miembros de su propia tropa que se hubieran alejado circunstancialmente [Oliveira 2002; Steinmetz 2005; Holzmann pers. obs.], la mayor evidencia está relacionada al rol que desempeñan los mismos en la comunicación entre individuos de diferentes grupos [Chiarello 1995; Kitchen 2004; Sekulic 1982a; Whitehead 1987].

Desde el primer estudio sistemático realizado con el fin de describir el repertorio vocal de *Alouatta palliata* [Carpenter 1934] muchos trabajos han aportado valiosa información sobre la función próxima del comportamiento de aullar: los aullidos funcionarían como despliegues agresivos destinados a regular el uso del espacio entre grupos vecinos [Altmann 1959; Baldwin & Baldwin 1976; Carpenter 1934; da Cunha & Byrne 2006; da Cunha & Jalles Filho 2007; Whitehead 1987, 1989]. Los diferentes caminos (mecanismos próximos) a través de los cuales los aullidos mediarían el uso del espacio entre grupos vecinos parece ser distinto entre las diferentes especies de aulladores e incluso diferente, entre poblaciones de una misma especie [Baldwin & Baldwin 1976; da Cunha & Byrne 2006; da Cunha & Jalles Filho 2007; Kitchen 2004; Sekulic 1982a, b; Whitehead 1987, 1989]. La emisión de estos aullidos, podría generar diferentes respuestas y en consecuencia, diferentes patrones de espaciamiento entre los grupos. Por ejemplo, los aullidos pueden funcionar desalentando a un individuo solitario o a un grupo de moverse hacia el aullido (lo que resulta en la segregación y evasión del encuentro entre grupos) [Kitchen 2004; Kitchen et al. 2004b; Sekulic 1982b; Whitehead 1987, 1989] o por el contrario, podría funcionar atrayendo a individuos solitarios o grupos hacia los aullidos (promoviendo el encuentro entre grupos) [Kitchen 2004; Kitchen et al. 2004b; Whitehead 1987, 1989]. Varios estudios han mostrado que en *Alouatta pigra*, *A. guariba clamitans* y *A. seniculus*, los individuos utilizan los aullidos para evaluar la capacidad relativa de pelea (*relative fighting ability*) del grupo al que se enfrentan o la fuerza física de su oponente [Chiarello 1995; Kitchen 2004; Kitchen et al. 2004b; Sekulic 1982]. Esto demuestra que los grupos son capaces de evaluar la capacidad relativa de pelea del grupo y decidir cuando es conveniente provocar un encuentro con otro grupo o simplemente retirarse [Kitchen et al. 2004; Kitchen et al. 2006]. Grupos que se encuentran fuera del contacto visual pueden o no responder a los aullidos emitidos por otro grupo. Esto dependerá de la distancia a la cuál se encuentren,

la posición dentro de su área de acción y al número de machos adultos presentes en cada uno de los grupos, entre otros factores [Sekulic 1982a, Kitchen 2004].

A pesar de que la causa próxima de los aullidos pareciera ser la de regular el espacio entre grupos de vecinos, sigue sin ser clara cuál sería la/s causa/s última/s de este comportamiento. La evidencia conocida hasta el momento indicaría que los aullidos serían usados por cada grupo para proteger valiosos recursos de sus grupos vecinos. Siguiendo éste pensamiento, tres hipótesis (no mutuamente excluyentes) han sido consideradas. La **Hipótesis de la defensa del espacio/alimento** sostiene que los aullidos servirían para ganar acceso exclusivo a recursos alimenticios. Algunas observaciones sobre diferentes especies de aulladores, apoyan esta hipótesis. Por ejemplo el aullidos de *A. caraya* realizado desde diferentes posiciones dentro del área de acción, fue interpretado como una advertencia constante a grupos vecinos de la ocupación de la misma y de la posesión de los recursos alimenticios contenidos en su interior [da Cunha & Byrne 2006]. También, como fue observado en *A. guariba clamitans* en Brasil y *A. pigra*, el patrullaje activo de los bordes de las áreas de acción advertiría a los grupos vecinos el límite entre las áreas y la disponibilidad a defender los recursos alimenticios dentro de ella [Horwich & Gebhard 1983; da Cunha & Jalles Filho 2007]. Otra evidencia de la utilización de los aullidos en la protección de los recursos alimenticios, ha sido la observación de una mayor frecuencia de aullidos en la época seca del año cuando los recursos alimenticios están disponibles en menor cantidad (observado en *A. guariba clamitans* en Brasil [Chiarello 1995] y *A. seniculus arctoidea* [Sekulic 1982b]). La segunda hipótesis, **Hipótesis de la defensa de parejas**, propone que los aullidos asegurarían el acceso exclusivo a las parejas. Aportando una interpretación diferente de los datos, un estudio llevado a cabo en *A. seniculus arctoidea* en Venezuela, propuso que la función última de las voces de larga distancia durante encuentros entre grupos sería la de repeler machos externos al grupo para impedir que ingresen al mismo, en el contexto de competencia intra-sexual por las hembras [Sekulic 1982a]. Por último la tercer hipótesis, **Hipótesis de la evasión de infanticidio**, bajo la cual los aullidos podrían cumplir la función de desalentar a un macho (potencial infanticida) ajeno al grupo, de ingresar al mismo. Un estudio realizado en *A. pigra* ha mostrado que los machos de un grupo sólo responden a los aullidos de otro grupo (simulado con *play-back*) si lo superan en número de individuos, al menos que posean infantes no destetados dentro del mismo. Esta evidencia indica que la presencia de

infantes es un factor determinante al momento de decidir cuando aullar y cuando no [Kitchen 2004].

Todos los estudios relacionados a indagar en la funcionalidad de los aullidos en los monos aulladores, fueron llevados a cabo en áreas habitadas por una sola especie de aullador. En esta situación es extremadamente difícil diferenciar si los grupos aúllan para repeler a otro grupo de su alimento o de sus potenciales parejas, ya que ambos objetivos son de sumo interés para todos los individuos dentro de la misma población. La sintopía, i.e. co-ocurrencia de especies diferentes viviendo en el mismo hábitat dentro de una zona de simpatría, es una situación poco frecuente en las especies de monos aulladores y solo ha sido reportada en algunas zona de contacto [Agostini et al. 2008; Aguiar et al. 2007; Bicca-Márques et al. 2008; Cortéz-Ortiz et al. 2007; Chames & Olmos 1997; Defler 2004; Di Bitetti et al. 1994; Gregorin 2006; Iwanga & Ferrari 2002; Pinto & Setz 2000; Wallace et al. 1998]. Áreas de sintopía con una baja densidad de grupos mixtos e hibridación natural (e.g. P.P. El Piñalito), proveen una oportunidad única para poner a prueba las hipótesis sobre las causas últimas de los aullidos, ya que individuos de las diferentes especies presentes en el área exhiben una alta potencialidad para la competencia por los recursos alimenticios [Agostini et al. 2010a] pero una baja competencia por las parejas.

Objetivos específicos de este capítulo

Poner a prueba las tres hipótesis (anteriormente mencionadas) sobre las causas últimas de los aullidos en los monos aulladores, a través del estudio de dos especies (*A. caraya* y *A. guariba clamitans*) viviendo en sintopía en un área protegida de la provincia de Misiones (P. P. El Piñalito, capítulo III).

Hipótesis y predicciones

Hipótesis de la defensa del alimento/espacio

La dieta y los patrones temporales en el uso del espacio de ambas especies de aulladores en el P.P. El Piñalito se solapan ampliamente, indicando un alto potencial para la competencia [Agostini et al. 2010a, 2010b]. Si los monos aulladores utilizan los aullidos para defender los recursos alimenticios contenidos dentro de su área de acción, en sintopía esperaríamos que:

- 1) Tanto los encuentros entre grupos de especies diferentes (heteroespecíficos), así como encuentros entre grupos de la misma especie (conoespecíficos) fueran agresivos y transcurrieran con aullidos.
- 2) El grupo focal respondiera a aullidos oídos (emitidos por un grupo que se encuentra fuera de vista), independientemente de la especie que los produzca.
- 3) la frecuencia de aullidos debe exhibir variación estacional: ambas especies de aulladores deben aullar más en la época del año cuando los recursos alimenticios disponibles son menos abundantes (estación de escasez de alimento).

Los grupos podrían realizar dos tipos de estrategias alternativas para defender el alimento contenido en sus áreas de acción:

- 4) a través de la territorialidad: los monos aulladores deberían aullar más desde los límites de su área de acción y de esta forma proteger los recursos dentro de sus áreas de acción.
- 5) a través de la emisión de aullidos en la cercanía de recursos alimenticios valiosos y espacialmente agrupados dentro del área de acción (árboles con frutos maduros y hojas nuevas).

Hipótesis de la defensa de parejas

Si los monos aulladores aúllan para defender el acceso exclusivo a potenciales parejas, en sintopía esperaríamos que:

- 1) solo los encuentros entre grupos de la misma especie (conespecíficos) fueran agresivos y transcurran con aullidos, mientras que aquellos encuentros entre grupos de diferentes especies (heterospecíficos) no deberían involucrar aullidos.
- 2) los aullidos (producidos por un grupo fuera de vista), deberán ser respondidos con aullidos por el grupo focal, solo si ambos grupos pertenecen a la misma especie.
- 3) Los aullidos deben ser emitidos mayormente por los machos dentro de cada grupo, mientras que la participación de las hembras puede ser escasa o nula.
- 4) La frecuencia de los aullidos de los machos se correlacionará con el estado reproductivo de las hembras de su grupo: los machos aullarán más cuando las hembras de su grupo se encuentren en estro.

Hipótesis de evasión de infanticidio

El infanticidio es una estrategia reproductiva utilizada por los monos aulladores [Rudran 1979; Crockett and Janson 2000; Crockett 2003], en la cual machos nuevos que ingresan a un grupo tienden a matar a los infantes aún no destetados (hasta 9 meses de edad, Mack 1979) residentes en el mismo. En los monos aulladores se ha observado que la muerte de un infante que aún no ha sido destetado pone a su madre nuevamente en estro, acortando el período entre las crías de la misma [Crockett 2003]. Si los aullidos proveen una información honesta sobre el mínimo número de individuos que aúllan en un coro [Kitchen et al. 2004a; Kitchen 2006] y, como las hembras con infantes no destetados se encuentran amenazadas por el ingreso de un nuevo macho [Sekulic 1982a], el grado de participación de las hembras adultas variará en relación a su estado reproductivo. La participación de las hembras en los coros aumentaría el potencial de pelea del grupo (*group fighting ability*) pudiendo hacer al grupo menos atractivo para machos invasores. Si los monos aulladores aúllan para reducir el riesgo de infanticidio, esperaríamos que: 1) Los machos aullaran más frecuentemente cuando en el grupo hay infantes sin destetar, 2) Las hembras adultas con infantes sin destetar aúllen más, que aquellas hembras sin infantes y 3) Si grupos con un mayor número de hembras adultas son más atractivos para machos infanticidas [Crockett & Janson 2000], las hembras con

infantes sin destetar deberían aullar menos que aquellas sin infantes, escondiendo así su presencia para proteger a sus crías.

El testeo de estas hipótesis, utilizando la situación de sintopía entre ambas especies, se apoya en la aceptación de que los monos aulladores pueden ajustar finamente su comportamiento vocal en respuesta a las condiciones locales en las cuales viven (e.g., al grado de competencia por el alimento o por las parejas, ejercida por potenciales competidores incluyendo también a individuos de otras especies congénicas). Sería muy útil realizar en el futuro estudios que pongan a prueba la posibilidad de que los monos aulladores no respondan a los aullidos producidos por otra especie de aullador (tan enérgicamente cómo lo hacen a conespecíficos), debido a que las señales auditivas que produce un individuo de otra especie no sea un estímulo lo suficientemente fuerte, como resultado de la evolución de este comportamiento vocal en alopatría. En este caso, incluso aunque los individuos de otra especie de aullador, puedan competir por el alimento tan intensamente como lo hacen los conespecíficos, los aulladores carecerían de la capacidad de responder al estímulo que produce la presencia de la otra especie en el lugar o sus aullidos. A pesar de que esta posibilidad estaría teóricamente justificada, la frecuencia con la que han sido reportadas observaciones en las que los aullidos de los monos aulladores se producen en respuesta a truenos, motosierras y explosiones de motores [Baldwin & Baldwin 1976; Chiarello 1995; Horwich & Gebhard 1983; Holzmann pers. obs.] sugiere la poca especificidad del estímulo que gatilla un aullido, por lo que los monos aulladores deberían ser capaces de responder a los aullidos producidos por una especie diferente en co-existencia.

Materiales y Métodos

Sitio de estudio

Esta parte del estudio la llevé a cabo en el P.P. El Piñalito (la descripción detallada sobre el sitio de estudio se encuentra en el Capítulo III).

Grupos de estudio

El estudio lo llevé a cabo sobre cuatro grupos de monos aulladores, dos de *A. caraya* y dos de *A. guariba clamitans* (la descripción más detallada sobre los grupos de estudio se encuentra en el Capítulo III).

Durante los 3 (± 0.6 DE, rango 1-5) días de seguimiento mensual a cada grupo entre el período de diciembre de 2006 a noviembre de 2007, tomamos (I. Holzmann e I. Agostini) datos sobre la dieta y el comportamiento vocal de ambas especies.

Para evaluar si existía una relación entre la frecuencia de aullidos y la disponibilidad de alimento, realizamos censos de vegetación dentro de las áreas de acción de cada grupo [Agostini et al. 2010a]. Para estimar la variación estacional en la productividad vegetal, establecimos dos transectas de fenología (que parcialmente cruzaban las áreas de acción de los grupos) a lo largo de las cuales seleccionamos especies vegetales consumidas por los aulladores en el lugar. Monitoreamos (I. Holzmann e I. Agostini) las sendas de fenología una vez al mes durante el período de estudio, estimando la abundancia de cada fenofase (hojas maduras, seniles, nuevas, pimpollos, flores, frutos maduros y frutos inmaduros) [Agostini et al. 2010a]. En base a los patrones observados de disponibilidad de alimento, se dividió al período de estudio en dos estaciones: la estación de abundancia (septiembre –abril) y la estación de escasez (mayo-agosto) [Agostini et al. 2010a]. Para obtener datos sobre la dieta de los aulladores (especie vegetal e ítem consumido: hojas maduras, nuevas, frutos maduros e inmaduros, etc.), utilizamos el método de barrido (*scan*) [Altman 1974] a intervalos de 10 minutos. Dentro de cada *scan* tomamos datos sobre la dieta de todos los individuos localizados dentro de un período de 3 minutos de iniciado el *scan*. Durante los *scans* registramos también la posición espacial de cada grupo con un GPS (Garmin®). Todas las posiciones espaciales fueron tomadas con un error >20 mts.

Comportamiento vocal de larga distancia

Cada vez que el grupo focal (grupo seguido aquel día) emitía un aullido, registramos la identidad del individuo/s que estaban produciendo los aullidos y el contexto en el cual los aullidos eran realizados (alimentación, descanso, desplazamiento, encuentro entre grupos, etc.). También registramos los aullidos oídos (producidos por grupos fuera de vista), identificamos a la especie de aullador que las

producía y colectamos datos en relación a la reacción que mostraba el grupo focal (si respondía con aullidos a los aullidos oídos o no). Los aullidos que producen *A. caraya* y *A. guariba clamitans* son acústicamente diferentes (Whitehead 1995, capítulo IV de la presente tesis), lo que nos permitió diferenciar sin inconvenientes los aullidos en el campo. Existen una gran variedad de criterios, utilizados durante experimentos de playback realizados en monos aulladores, en relación al tiempo de latencia a ser considerado como una respuesta. Algunos autores consideran que un aullido producido hasta 1 hora y 30 minutos luego de que se produjo el primer aullido, es en respuesta a este estímulo [da Cunha & Byrne 2006; Kitchen 2004]. Otros autores consideran una respuesta más inmediata al primer estímulo y solo esperan 5 segundos [Whitehead 1987]. Basándome en mi experiencia durante el período preliminar de estudio (enero de 2005-noviembre de 2006) durante el cual puse a punto la metodología a ser usada, consideré que un grupo focal estaba respondiendo a otro aullido (producido por un grupo fuera de vista) si el grupo focal aullaba dentro del período de inicio hasta 10 minutos después de finalizado el aullido oído. Cada vez que el grupo focal se encontraba con otro grupo, registramos si el mismo transcurría con o sin aullidos, al igual que la identidad de los individuos que participaban en los aullidos. Consideré como un encuentro inter-grupal cada ocasión en la que dos o más grupos o individuos se acarcaran a menos de 50 mts., con contacto visual entre los individuos involucrados. Registramos los encuentros que se produjeron entre los 4 grupos en estudio y entre los grupos en estudio y otros grupos vecinos o individuos solitarios (no seguidos regularmente). Debido a que el número de encuentros entre grupos durante el período de estudio fue muy bajo (31 encuentros en 145 días de seguimiento) decidí considerar también aquellos encuentros producidos entre los grupos durante el período preliminar de estudio.

Análisis de los datos

Para comparar la frecuencia observada *vs.* la frecuencia esperada entre la estación de escasez y la estación abundante, realicé un test de Chi-cuadrado (la frecuencia esperada la calculé en base al esfuerzo de muestro dedicado a cada grupo en cada una de las estaciones del año). También realicé tests de Chi-cuadrado para comparar la independencia en la producción de los aullidos durante encuentros entre grupos (conespecíficos *vs.* heterospecíficos), respuestas a aullidos producidos por

grupos fuera de vista (conespecíficas vs. heterospecíficas) y para evaluar si la frecuencia de aullidos de los machos y de las hembras era dependiente o no de la presencia de infantes sin destetar en el grupo. En algunos casos, dependiendo de la hipótesis testada, estos tests de Chi-cuadrado los realicé juntando a los grupos, ya que el tamaño de la muestra era demasiado pequeño para relizarlos por especie y grupo por separado. Sin embargo es importante aclarar que las sesiones de aullidos presentadas aquí fueron independientes, ya que: 1) más de 10 minutos transcurrieron entre sesiones de aullidos sucesivas de un mismo grupo, 2) sesiones sucesivas de un mismo grupo ocurrieron en locaciones diferentes y 3) aullidos de grupos diferentes, que ocurrieron uno en respuesta del otro, fueron registradas como un único evento independiente.

Para testear si las sesiones de aullidos se encontraron más cerca de recursos alimenticios concentrados dentro de cada área de acción, para cada grupo comparé las distancias entre las posiciones de aullidos y un mismo número de posiciones al azar (tomadas de los *scans*) al recurso alimenticio concentrado más cercano (árbol con frutos maduros u hojas nuevas). Estas distancias de las sesiones de aullidos y las posiciones al azar al recurso alimenticio concentrado más cercano, las medí dentro de cada mes de seguimiento en los cuales los aulladores hubieran aullado y utilizado un recurso alimenticio concentrado. Consideré como un recurso alimenticio espacialmente concentrado (e.g. copa de un árbol) aquel donde la mayoría del grupo hubiera pasado al menos 2 *scans* consecutivos (promediando >20 minutos) de consumo de frutos maduros u hojas nuevas. Las distancias desde posiciones de aullidos y posiciones al azar a la fuente de alimento concentrado más cercano las medí en un SIG, utilizando ArcView 3.2, donde mapeé todos estos elementos dentro de las áreas de acción de cada grupo. Para testear si las posiciones desde donde los monos aullaron estaban más cerca de los recursos alimenticios concentrados, que el mismo número de posiciones al azar, realicé un ANOVA de dos vías, con la estación del año como otro factor independiente. Previamente transformé las distancias a logaritmos naturales para alcanzar una distribución normal. Todos los análisis estadísticos los realicé a dos colas con un nivel de α 0.05 y con el software Statistica 5.5 (Statsoft, Inc.).

Resultados

Durante el período de estudio registré un total de 79 sesiones de aullidos a lo largo de 145 días de seguimiento, con los cuatro grupos (N=45 correspondientes a los dos grupos de *A. guariba clamitans* y N=34 a los grupos de *A. caraya*). Las sesiones de aullidos se produjeron en los siguientes contextos: vocalizaciones espontáneas (N=53), encuentros entre grupos (N=17) y respuestas a aullidos producidos por grupos fuera de vista (N=9).

Durante el período preliminar y el de estudio (enero de 2005-noviembre de 2007), registré 47 encuentros entre grupos (N=7 entre grupos de *A. guariba clamitans*, N=11 entre grupos de *A. caraya* y N=29 entre grupos de ambas especies). Los encuentros se produjeron mayormente entre grupos establecidos (N=43) y ocasionalmente entre un grupo establecido y un macho solitario (N=4). Los monos aulladores mostraron una mayor tendencia a aullar durante encuentros producidos con un grupo (o individuo) de la misma especie (conespecíficos, 83.3% de los 18 encuentros conespecíficos) que durante encuentros producidos con grupos (o individuos solitarios) de la otra especie presente en el sitio (heterospecíficos, 20.6% de los 29 encuentros heteroespecíficos, $X^2= 17.63$, $gl =1$, $p<0.0001$; Figura V1a).

Fig. VIa

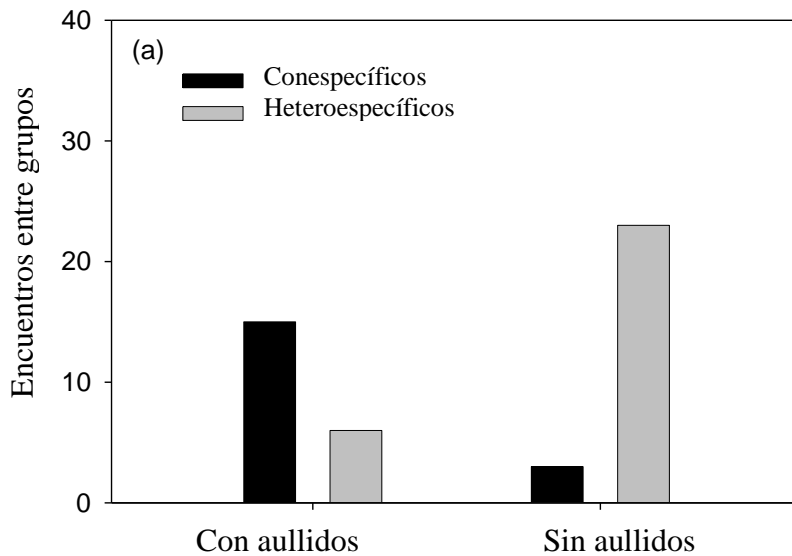


Fig. VIa: Número de encuentros entre grupos que transcurrieron con y sin aullidos entre grupos de la misma especie (conespecíficos) y grupos de diferentes especies (heteroespecíficos), durante el período de estudio y el período preliminar de estudio.

Registré 49 interacciones en donde los aullidos de otro grupo o individuo fueron oídos (sin haberse registrado un encuentro entre los mismos) por individuos del grupo focal (N=4 entre grupos/individuos de *A. guariba clamitans*, N=10 entre grupos/individuos de *A. caraya* y N=35 entre grupos/individuos de ambas especies). Tanto los grupos de *A. caraya* como los de *A. guariba clamitans* mostraron un claro patrón de respuesta: sólo aquellos aullidos producidos por un grupo/individuo de la misma especie (conespecíficos) provocaron una respuesta (en el 57.1% de las ocasiones) y los aullidos entre grupos o individuos de diferentes especies (heteroespecíficos) fueron siempre ignorados, a excepción de una ocasión ($X^2=19.65$, $gl=1$, $p<0.00001$, Figura VIb).

Fig. V1b

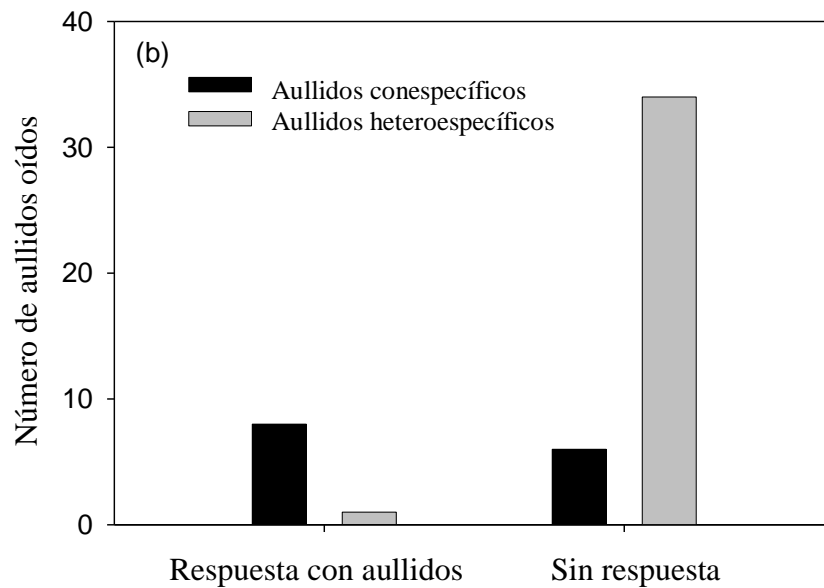


Fig. VIb: Interacciones vocales entre grupos/individuos. Respuesta vocal (con aullidos) o ausencia de respuesta vocal del grupo focal a los aullidos producidos por otro grupo/individuo de la misma especie (conespecíficos) y de la otra especie (heteroespecíficos) fuera de vista.

Del total de sesiones de aullidos registradas durante el período de estudio (N=79), no encontré ningún patrón estacional en la producción de aullidos: la frecuencia de aullidos registrada en la estación de escasez y en la estación de abundancia no fueron diferentes de las esperadas por azar, para cada una de las especies ($X^2=1.58$, $gl=1$, $p=0.20$ para ambos grupos de *A. guariba clamitans* y $X^2=0.50$, $gl=1$, $p=0.82$ para ambos grupos de *A. caraya*; Figuras V2a y b, respectivamente).

Fig. V2a

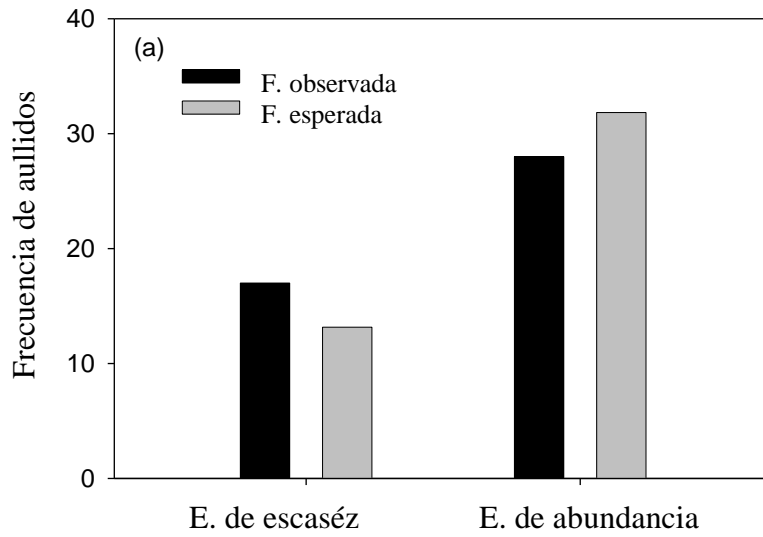


Fig. V2b:

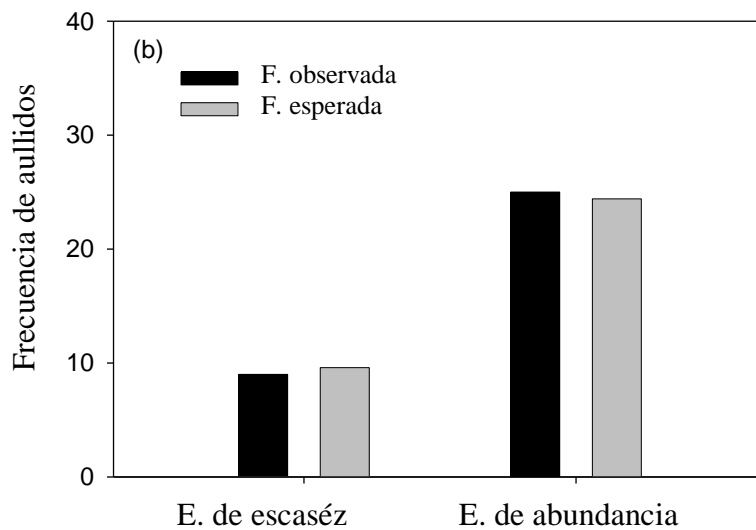


Fig. V2: Variación en la frecuencia de aullidos entre la estación de escasez y la de abundancia: (a) de los dos grupos de *A. guariba clamitans* y (b) de los dos grupos de *A. caraya*.

En relación a la disposición espacial de las sesiones de aullidos registradas, no encontré ninguna relación entre estas sesiones de aullidos y los límites de las áreas de

acción (Figuras V3 a,b,c,d). Como puede verse en las figuras, los aullidos no fueron realizados en los límites de las áreas de acción de cada uno de los grupos.

Fig. V3:

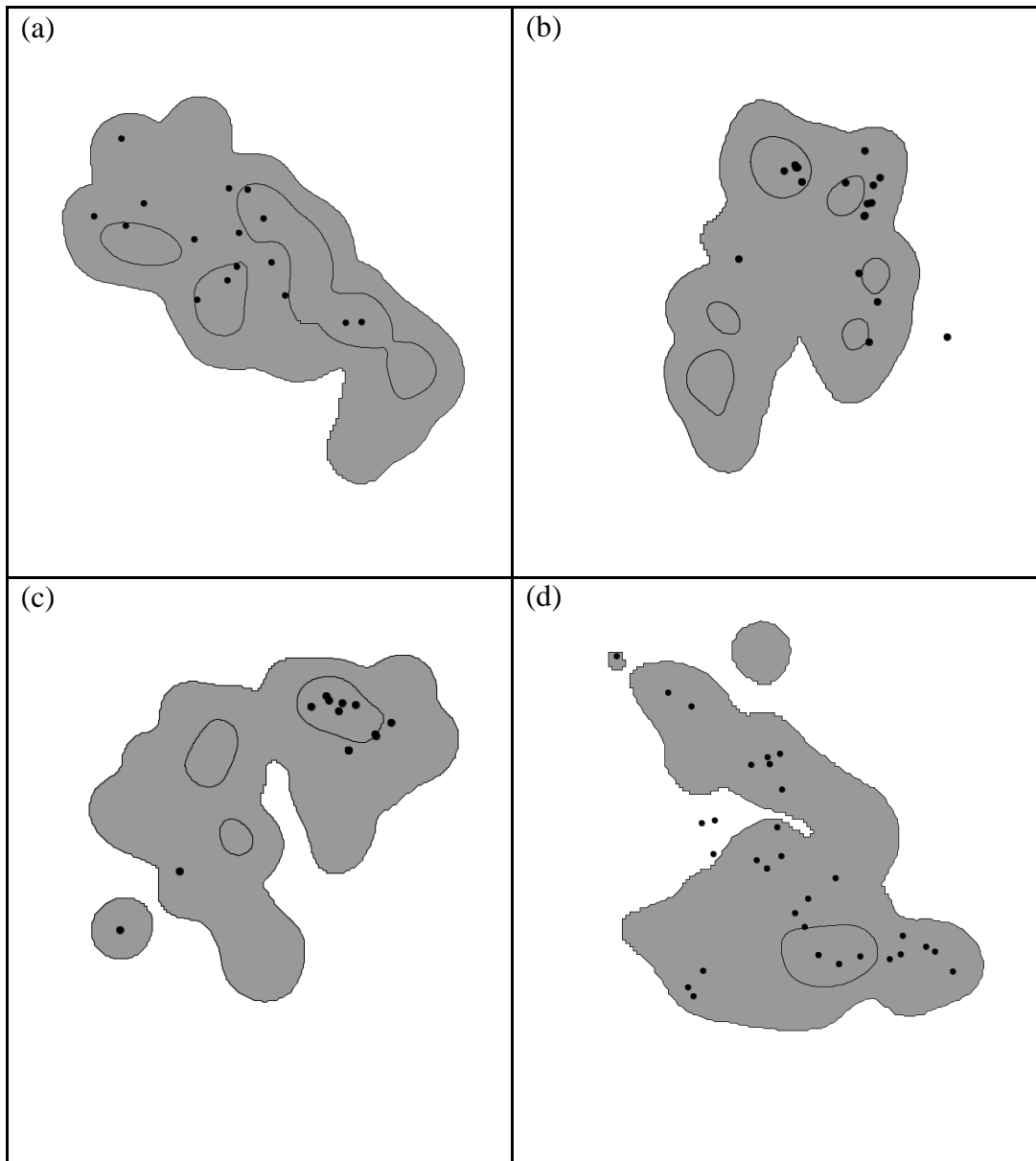


Fig. V3: Distribución espacial de las sesiones de aullidos de cada grupo dentro de su área de acción (puntos negros): (a) grupo AC1, (b) grupo AC2, (c) grupo AGC1, y (d) grupo AGC2.

A pesar de no haber observado que las sesiones de aullidos se ubicaran en los límites de las áreas de acción, la distribución de las mismas no fue al azar para todos los grupos. En las figuras V3 (b y c) puede verse que los grupos AC2 y AGC1 agruparon la mayor parte de sus sesiones de aullidos en determinadas porciones de sus áreas de acción. Sin embargo las sesiones de aullidos no estuvieron espacialmente asociadas a recursos alimenticios concentrados (frutos maduros o árboles con hojas nuevas). La distribución de las posiciones desde donde los grupos emitieron sus aullidos no fue significativamente más cercana a recursos alimenticios que el mismo número de posiciones al azar ($F_{1, 112} = 2.47$, $p = 0.119$, Figura V4). No observé un efecto estacional en este patrón ($F_{1, 112} = 2.40$, $p = 0.124$) ni tampoco una interacción con la estación ($F_{1, 112} = 0.84$, $p = 0.363$).

Fig. V4

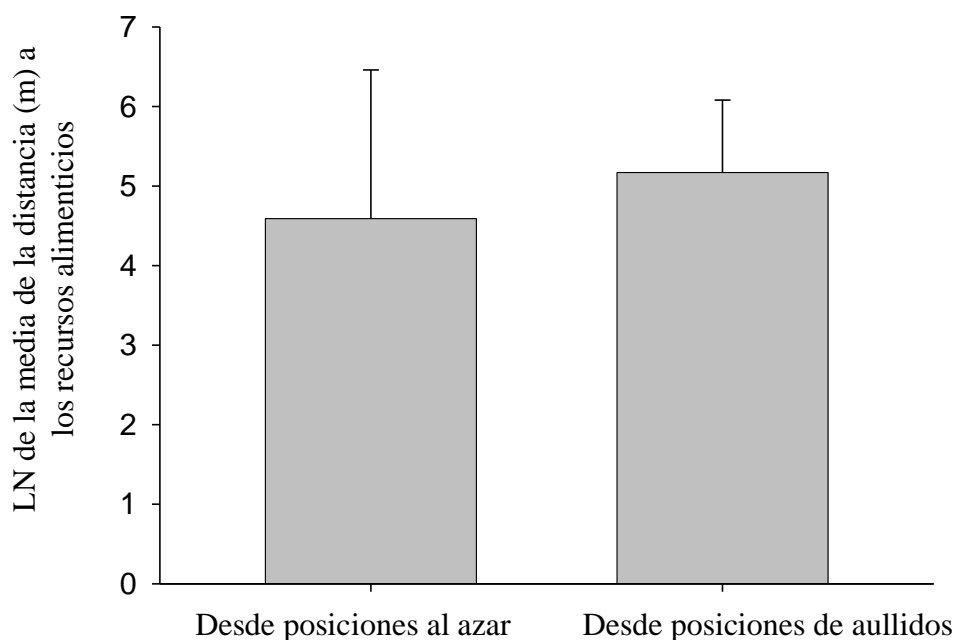


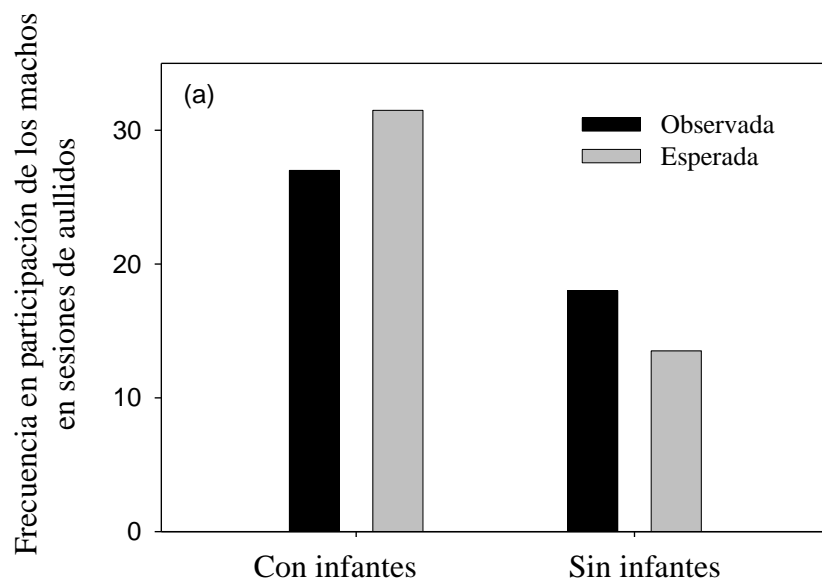
Fig. V4: LN de la media de las distancias hacia las principales fuentes de alimento (frutos maduros u hojas nuevas) distribuidas dentro de las áreas de acción de cada grupo, desde las posiciones donde cada grupo emitió los aullidos y desde el mismo número de posiciones tomadas al azar (N=58). Sobre las barras se encuentra indicado el desvío estándar.

De las 79 sesiones de aullidos registradas, en 23 de ellas registré la participación vocal de hembras (29.1%). La mayoría de las veces en las cuales al menos una hembra vocalizó junto al macho, fue en sesiones espontáneas de aullidos (N=14, 9 de hembras de *A. guariba clamitans* y 5 de hembras de *A. caraya*), encuentros entre grupos (N=8, 6 conoespecíficos y 2 heteroespecíficos). En una sólo ocasión en la cuál el macho alfa de un grupo respondió a un aullido emitido por un grupo fuera de vista (de su misma especie), una hembra lo acompañó.

Los machos no aullaron más frecuentemente cuando en el grupo había infantes aún sin destetar ($X^2=2.12$, $df=1$, $p=0.14$ para los machos de *A. guariba clamitans*, $X^2=0.19$, $df=1$, $p=0.88$ para los machos de *A. caraya*, Figuras V5a y b respectivamente).

Fig. V5

a)



b)

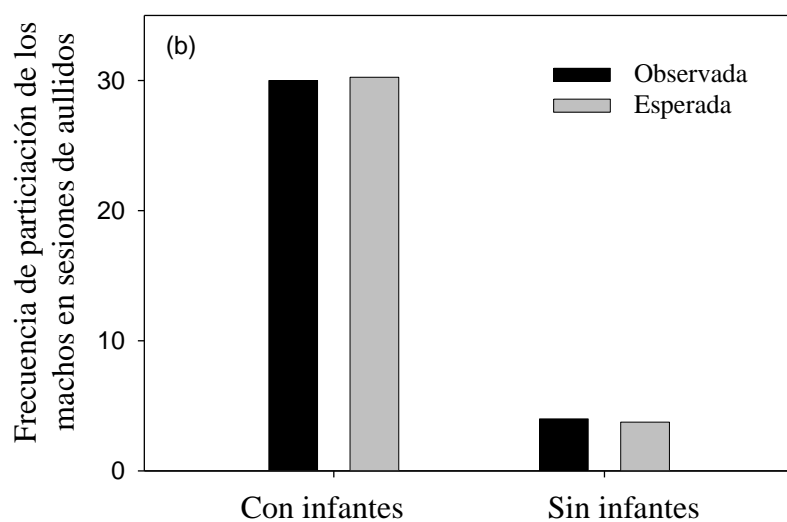
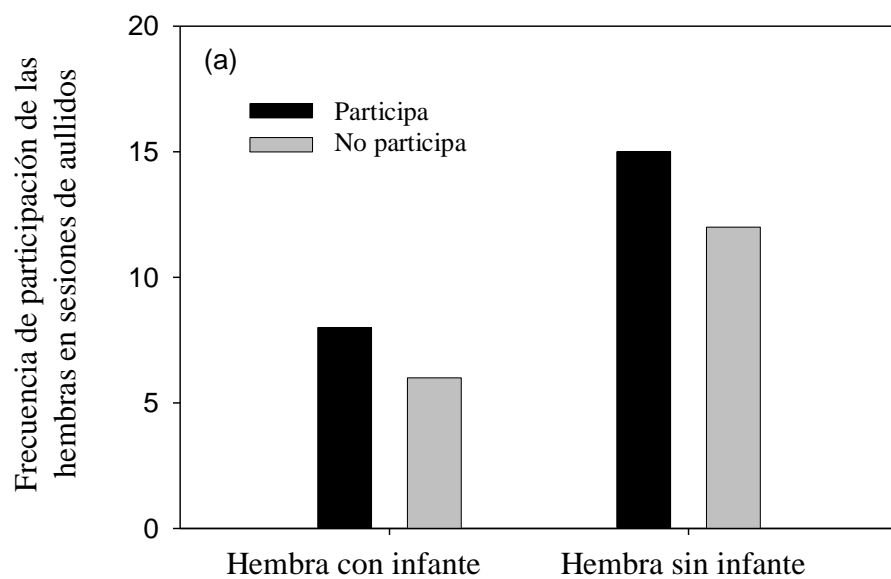


Fig. V5: Frecuencia de aullidos de los machos con presencia y ausencia de infantes sin destetar en el grupo, a) ambos grupos de *A. guariba clamitans*, b) ambos grupos de *A. caraya*.

En cuanto a las hembras, tampoco observé diferencias en cuanto a la participación en sesiones de aullidos de aquellas hembras (madres) de infantes sin destetar y hembras que no tuvieran infantes a su cargo ($X^2= 0.01$, $df=1$, $p= 0.92$ para las hembras de *A. guariba clamitans*, $X^2=0.15$, $df=1$, $p= 0.69$ para las hembras de *A. caraya*, Figuras V6a y b, respectivamente).

Fig. V6

a)



b)

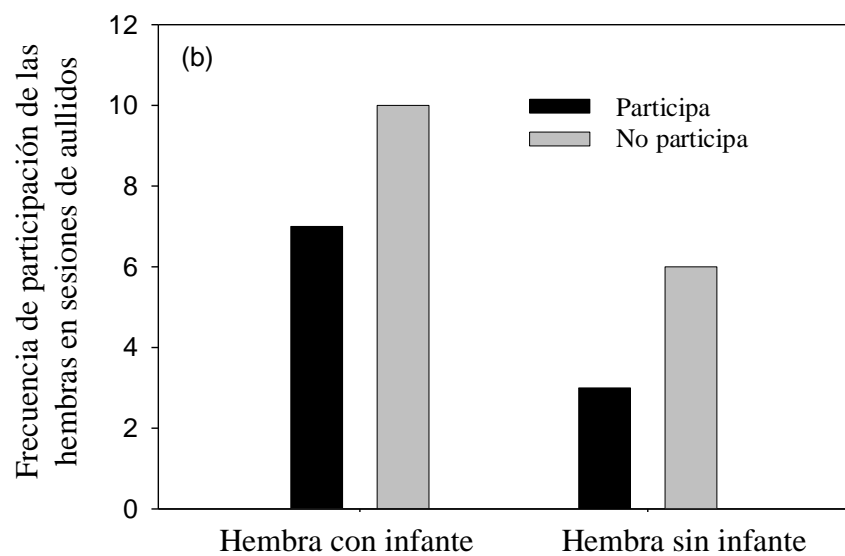


Figura V6: Participación de las hembras en los coros de aullidos según su estado reproductivo (con infante/sin infante): a) hembras de *A. guariba clamitans*, b) hembras de *A. caraya*.

Discusión

En este capítulo de mi tesis evalué tres posibles hipótesis (no mutuamente excluyentes) para la función última de los aullidos en *A. guariba clamitans* y *A. caraya* viviendo en sintopía: La defensa del alimento/espacio, la defensa de parejas y la evasión de infanticidio.

Los resultados que obtuve mostraron ser consistentes con la hipótesis de la defensa de las parejas ya que, los grupos de ambas especies aullaron significativamente más durante encuentros con grupos de la misma especie (que durante encuentros con grupos de la otra especie), respondieron casi exclusivamente a aullidos conespecíficos producidos por un grupo fuera de vista y sólo los machos llevaron a cabo la mayoría de las sesiones de aullidos (las hembras participaron sólo en una pequeña porción de las mismas). La hipótesis de la defensa del alimento/espacio no estuvo sustentada por mis resultados ya que ninguna de las dos especies aulló más en la época del año cuando el alimento estaba disponible en menor cantidad (estación de escasez), ninguno de los cuatro grupos bajo estudio aulló más desde los límites de sus áreas de acción y no encontré una relación espacial entre los recursos alimenticios agrupados (hojas nuevas y frutos maduros) y las sesiones de aullidos. Tampoco hallé en mis resultados sustento para la hipótesis de la evasión del infanticidio, ya que ni los machos ni las hembras aullaron más cuando en los grupos se encontraban presentes infantes sin destetar.

En P. P. El Piñalito existe un amplio solapamiento en el nicho trófico entre ambas especies, lo que representaría un amplio potencial de competencia inter-específica por el alimento [Agostini et al. 2010a]. El análisis del solapamiento en la dieta en el nivel más detallado (items especie-específicos) mostró ser muy alto: (45.64% (ES=2.97) de acuerdo con el Método de Porcentaje y 0.60 (\pm 0.05 SE) de acuerdo con el índice de Morisita-Horn (C_H) [Agostini et al. 2010a]. Este solapamiento en la dieta entre ambas especies, no varió significativamente entre la estación abundante y la estación de escasez y fue similar entre grupos de la misma especie que entre grupos de especies diferentes [Agostini et al. 2010a]. El solapamiento en el nicho trófico encontrado entre ambas especies de aulladores en el P. P. El Piñalito fue uno de los más altos, comparado con muchas otras especies de primates estudiadas en simpatría [Agostini et al. 2010a]. Si los aullidos hubieran evolucionado en los monos aulladores para asegurar el uso

exclusivo del recurso alimenticio, hubiera esperado que los grupos de aulladores consideraran a otro grupo vecino (sin importar de qué especie fuera), como un potencial competidor ya que los cuatro grupos se solapaban extensamente en el uso del alimento. Por el contrario a lo esperado, durante los encuentros entre grupos aquellos que incluyeron aullidos fueron casi exclusivamente los que involucraron grupos de la misma especie. Por otro lado, si la función última de estas vocalizaciones es la de restringir el acceso a las hembras dentro de cada grupo, es altamente probable que el objetivo de los aullidos sean otros machos [Sekulic 1982a] pero solamente aquellos de la misma especie. Los machos solitarios o que residen en otro grupo pero que no tienen acceso a las hembras fértiles, pueden ser considerados como los principales “enemigos” del macho alfa por el control de las hembras dentro de cada grupo [Sekulic 1982a]. En el P. P. Piñalito ambos riesgos potenciales para los machos alfa de los grupos, se encontraban presentes: tres de los cuatro grupos en estudio contenían machos sin acceso a hembras fértiles y 4 de los encuentros que reporté en este capítulo fueron entre grupos estables e individuos solitarios. Cópulas extra-tropa (entre miembros de dos tropas diferentes) fueron observadas y reportadas en diferentes especies de monos aulladores [Kowalewski & Garber 2010; Sekulic 1983], lo que podría indicar que el macho alfa del grupo debería evitar la presencia de otro macho cerca de sus hembras. Durante el período de estudio, observé dos cópulas extra-tropa, las cuales ocurrieron durante encuentros intergrupales conespecíficos. La naturaleza más agresiva (con aullidos) de los encuentros conespecíficos entre grupos, comparados con la naturaleza más pacífica de aquellos heterospecíficos, aporta apoyo a la hipótesis de la defensa de las parejas. Los resultados correspondientes a las interacciones entre grupos (o individuos) fuera de vista, también muestran que los monos aulladores en el P. P. El Piñalito responden a los aullidos producidos por otro grupo (o individuo) fuera de vista, solo si ambos son de la misma especie, aportando más evidencia a favor de la hipótesis de la defensa de las parejas.

Es importante destacar que la mayoría de los encuentros entre grupos (29 de 47) y de las interacciones vocales entre grupos fuera de vista (35 de 49) registradas, fueron entre grupos de diferentes especies (heterospecíficos). Este sesgo podría deberse al hecho que en el P. P. El Piñalito los grupos de diferentes especies de aulladores solapan en una gran proporción sus áreas de acción, en tanto que los grupos de la misma especie, muestran un pequeño (o nulo) solapamiento de sus áreas (Figura V7, Agostini

et al. 2010b), lo que reduciría notablemente las oportunidades de encontrar (u oír) a un grupo de la misma especie.

Fig. V7

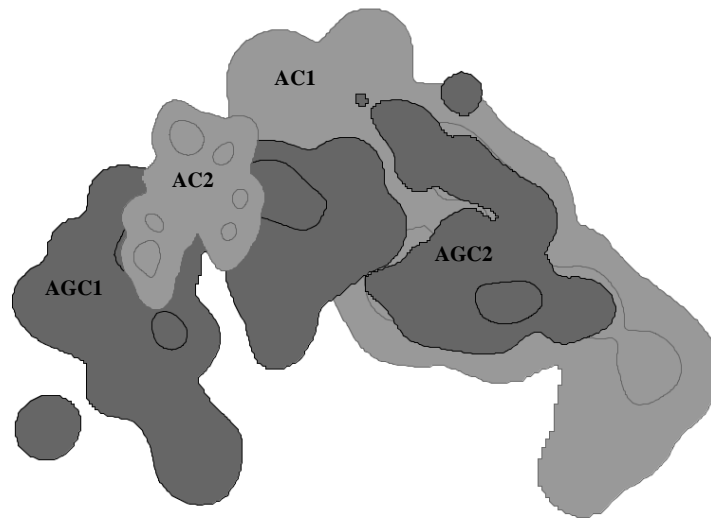


Fig. V7: Relación espacial entre las áreas de acción de los cuatro grupos de estudio. En gris oscuro las de ambos grupos de *A. guariba clamitans* y en gris claro ambos grupos de *A. caraya*. Las áreas de acción de los grupos heterospecíficos se solapan extensamente, mientras que las áreas de acción de grupos de la misma especie, lo hacen en una pequeña porción (AC1 y AC2) o no se solapan (AGC 1 y AGC2).

Ha sido reportado que *Alouatta guariba clamitans* en Brasil [Chiarello 1995] y *A. seniculus arctoidea* [Sekulic 1982b] aullaban más frecuentemente durante la estación seca del año, en la cual los recursos alimenticios eran escasos. Este aumento en la frecuencia de los aullidos se debería a un aumento del número de encuentros entre grupos, debido a una mayor convergencia de los mismos en las escasas fuentes de alimento disponibles en esta época del año (e.g. árboles con hojas nuevas y *Ficus* spp. con frutos). Los resultados que obtuve para el P. P. El Piñalito, fueron diferentes. A pesar de que en el P. P. El Piñalito la disponibilidad de alimento cambio notablemente para los monos aulladores durante el año, marcando dos estaciones diferentes (de

abundancia y de escasez) [Agostini et al. 2010a, b], la frecuencia de los aullidos no cambió entre ambas estaciones. Es posible que esto se deba, en parte, a que en el P. P. El Piñalito los grupos no se encontraron más frecuentemente durante la época de escasez del alimento [Agostini 2010a] por lo que la probabilidad de emitir más aullidos, como resultado de un mayor número de encuentros con otro grupo, no ocurrió en mi sitio de estudio. Árboles con frutos maduros u hojas nuevas, como en los casos reportados por Chiarello [1995] y Sekulic [1982a] debido a su concentrada distribución espacial representan recursos alimenticios monopolizables. Los aullidos podrían ayudar a señalar la posesión de estos recursos y evitar de esta forma que otros grupos tengan acceso a esta fuente de alimento. Sin embargo en el P. P. El Piñalito, durante la época de escasez de alimento los grupos de aulladores se alimentaron mayormente de hojas maduras (un recurso con distribución menos concentrada) y en una mínima proporción de frutos maduros y hojas nuevas [Agostini et al. 2010a]. Por lo que las diferencias encontradas entre los sitios en relación al uso diferencial de los aullidos, podría deberse a distintos patrones de distribución del alimento (y a diversos regímenes competitivos, directa vs. indirecta) entre los sitios.

Los monos aulladores en el P. P. El Piñalito, parecen no utilizar una estrategia territorial para defender los recursos alimenticios dentro del área de acción, como fue propuesto para otras especies de aulladores (*A. guariba clamitans* en Brasil y *A. pigra* en Belize) [da Cunha & Jalles-Filho 2007; Horwich & Gebhard 1983, aunque ver Cornick & Marcowitz 2002]. La distribución espacial de las sesiones de aullidos no se encuentra en los límites de las áreas de acción, lo que hubiera sido esperable bajo la estrategia más económica de defensa de un área exclusiva de recursos [Brown 1969]. Sin embargo, para dos de los grupos en estudio (AC2 y AGC1) los aullidos no se distribuyeron al azar, sino mas bien agrupados en una porción de las áreas de acción. Una posible explicación a esta agrupación de sesiones en determinadas porciones del área de acción puede estar relacionada al solapamiento de las áreas de acción entre grupos conoespecíficos. El grupo AC2 agrupa sus sesiones de aullidos en la porción de su área de acción que se solapa con el único otro grupo de su misma especie (AC1). La explicación para la agrupación de aullidos de AGC1 es similar y muestra que las sesiones grupadas ocurren en la porción del área de acción donde se produjeron varios encuentros conoespecíficos con un grupo (que no pertenecía a los grupos bajo estudio), lo que indicaría que quizá esta porción del área de acción de AGC1 estuviera solapada con

un tercer grupo de *A. guariba clamitans*. Otra de las estrategias de defensa del alimento propuesta, fue que los monos aulladores defendieran los recursos de alimento (especialmente concentrados) indicando mediante sus aullidos la posesión y utilización de los mismos, sin embargo no hallé que los aullidos que cada uno de los grupos emitió se produjeran en la cercanía de estas fuentes de alimento.

Como era esperado bajo la hipótesis de la defensa de parejas, los machos participaron de la gran mayoría de las sesiones en tanto que las hembras sólo en una pequeña porción de las mismas. Fuertes comportamientos agonistas entre machos, con una baja participación de las hembras, fueron observados en otras especies de monos aulladores (*Alouatta pigra* y *A. seniclus arctoidea*) [Kitchen 2006; Sekulic 1983], brindando mayor soporte a la hipótesis que los aullidos serían despliegues agresivos utilizados en el contexto de competencia por las parejas más que en la competencia por el alimento.

La predicción con mayor solidez bajo la hipótesis de la defensa de las parejas, estaba basada en una frecuencia de aullidos de los machos mayor durante períodos en los cuales al menos una hembra del grupo estuviera reproductivamente activa. Lo correcto hubiera sido coleccionar evidencia directa, a través de muestras hormonales sobre el ciclo estral de las hembras presentes en mis grupos de estudio, lamentablemente no me fue posible realizar esto. Durante el período de estudio sólo observé 6 cópulas y aunque Van Belle [2009] demostró que *A. pigra* concentra las cópulas durante el período periovulatorio (cuando la concepción es más probable), existe evidencia que en otras poblaciones de aulladores las hembras copulan durante todo su ciclo [Herrick et al. 2000; Kowalewski & Garber 2010], por lo que la actividad reproductiva no sería un indicador confiable del estado reproductivo de las hembras. La ausencia de una estacionalidad reproductiva en los monos aulladores [Di Bitetti & Janson 2000; Strier et al. 2001] excluye la posibilidad de analizar y realizar una correlación general entre la frecuencia de los aullidos en los machos y la época del año donde se observaran la mayoría de los nacimientos.

En el P. P. El Piñalito los machos no aullaron más frecuentemente cuando infantes, aún sin destetar, estaban presentes en el grupo como sí ha sido observado en *A. pigra* [Kitchen 2004]. En el caso de las hembras, mis resultados tampoco apoyaron la predicción de que las hembras con infantes debían aullar más o menos (siguiendo cualquiera de las dos estrategias alternativas) ya que las hembras con infantes no

exhibieron un comportamiento vocal diferente de aquellas hembras que no los tenían. Un estudio realizado en *Alouatta pigra* mostró similares resultados a los hallados en el P. P. El Piñalito y resaltó que el mejor predictor para la participación de las hembras en interacciones agresivas con otros grupos no fue la presencia de infantes, sino la cantidad de machos residentes en relación a la cantidad de machos presentes en el otro grupo invasor. Este estudio demostró que las hembras no participan de estas interacciones en contra de otro grupo si el número de machos del otro grupo supera en número a los machos residentes de su grupo, demostrando que las hembras son capaces de evaluar la capacidad de batalla de su propio grupo y decidir si participar o no del encuentro [Kitchen 2006]. A la luz de estas evidencias, la presencia de infantes sin destetar no parece ejercer un efecto al momento de la decisión de las hembras en si participar o no de las sesiones de aullidos junto a los machos. Durante los casi tres años que pasé en el P. P. El Piñalito nunca observé un recambio de machos o un intento de ingreso de otro macho a ninguno de los grupos de estudio. En los monos aulladores casi todas las situaciones de infanticidio se hallan asociadas al recambio del macho alfa del grupo [Crockett and Sekulic 1984; Crockett 2003]. Es posible que la estructura social estable de mi sitio de estudio, al menos durante el período de estudio, pueda ser la razón de no haber encontrado una correlación entre los aullidos y la presencia de infantes no destetados: ni machos ni hembras tendrían la necesidad de proteger a los infantes a través de los aullidos. Resultados diferentes podrían observarse bajo condiciones sociales diferentes.

En la mayoría de los sitios, en donde la simpatría de *A. caraya* y *A. guariba clamitans* ha sido registrada, una alta proporción de de grupos mixtos (compuestos por individuos de ambas especies) e individuos potencialmente híbridos, fueron observados (Aguiar *et al.* 2007; Bicca-Marques *et al.* 2008). En El Piñalito, todos los grupos censados (N=9), eran monoespecíficos a excepción de uno (AGC2) que desde 2005, contenía un hembra adulta de *A. caraya*. De el total de 62 individuos observados en mi sitio de estudio, solo 2 fueron híbridos potenciales (ambos nacidos de la misma hembra de *A. caraya* mencionada arriba). La relativa pequeña proporción de grupos mixtos al igual que el bajo número de individuos híbridos indican que la hibridación es una situación rara en el Piñalito (Agostini *et al.* 2008). Aunque los resultados mostraron claramente que fueron los encuentros entre grupos de la misma especie los que transcurrieron con vocalizaciones, una pequeña proporción (20.9%) de los encuentros

entre grupos de diferentes especies (heteroespecíficos) transcurrió con vocalizaciones. Sería importante determinar en una futura investigación si la defensa de parejas a través de los aullidos, podría involucrar también a potenciales parejas de la otra especie existente en el área de sintopía.

La tasa de aullidos de los grupos en el P. P. El Piñalito fue muy baja en comparación con la frecuencia de aullidos registrados en otros sitios [Chiarello 1995; da Cunha and Byrne 2006; da Cunha and Jalles-Filho 2007]. Esta diferencia podría deberse a la baja densidad poblacional en el P. P. El Piñalito: 0.10 ind/ha y 0.15 ind/ha para *A. guariba clamitans* y *A. caraya* respectivamente [Agostini et al. 2010b]. La baja densidad poblacional en el P. P. El Piñalito podría ser la razón por la cual los aullidos en este sitio sea utilizados en la defensa de las parejas y no de alimento (como fue propuesto para otros sitios). Es probable que en otros sitios donde la densidad poblacional es mayor la utilización de los aullidos en la defensa por el alimento sea más evidente.

Capítulo VI

Conclusiones generales y futuras líneas de investigación

La presente tesis doctoral abordó dos aspectos diferentes de la historia natural de *Alouatta caraya* y *A. guariba clamitans*: la distribución geográfica potencial de ambas especies y el comportamiento vocal de corta y larga distancia. Ambos tópicos se integraron de manera complementaria para dar una mayor y más profunda perspectiva de la situación del conocimiento de los factores que afectan la distribución y el comportamiento vocal de especies sintópicas de monos aulladores en particular y de especies animales en general.

En relación a la distribución geográfica, unifiqué en una base de datos, las localidades de presencia dispersas en diferentes publicaciones, así como una gran cantidad de datos no publicados para países menos estudiados como Bolivia y Paraguay. A los datos ya publicados, sumé datos de presencia que obtuve a través de mis relevamientos en la provincia de Misiones. La reunión de estas localidades con presencia de ambas especies en estudio, dejó en evidencia la necesidad de una actualización de los límites de la distribución geográfica actual para ambas especies, ya que varias de las localidades con presencia comprobada, quedan por fuera de la distribución geográfica propuesta por la IUCN [Fernández-Duque et al 2008; Mendes et al. 2008]. La porción centro-norte de la provincia de Misiones en Argentina, no está considerada como área de distribución natural de *A. caraya*, lo cual es importante corregir. Esta actualización sería de suma importancia ya que la IUCN es el organismo encargado de la categorización del estado de conservación de las especies y el rango de distribución geográfica de las mismas es uno de los criterios utilizados para determinar a qué categoría pertenecen [IUCN 2001]. La base de datos de presencia reunida en esta tesis, con seguridad no comprende la totalidad de los datos disponibles. Un futuro trabajo que sería menester realizar, es la integración de datos confiables aportados por personas (profesionales o no) en una única base de datos. Mucho es el esfuerzo necesario para reunir datos de presencia (tanto en el campo, como la posterior

recopilación de material publicado) que muchas veces termina siendo subaprovechado por falta de comunicación e integración entre los investigadores, naturalistas y responsables de instituciones de conservación y manejo de vida silvestre. Muchas veces se invierte tiempo y dinero en reiterar muestreos en áreas ya relevadas o realizar nuevas bases de datos, que muy probablemente quedarán perdidas en el mar de publicaciones generadas continuamente. Hoy en día, con la gran proliferación de artículos científicos y de divulgación es muy difícil seguir la aparición de nuevas publicaciones, lo que haría fundamental que cada investigador integrara su/s datos/s a una base de datos de libre acceso, compartida y generada por todos los países que forman parte de la distribución natural de las especies. La IUCN sería la institución ideal para encarar esta tarea. De esta forma la construcción de la información se lograría de forma más ordenada y con resultados más prolíficos.

La aplicación del modelo de nicho ecológico MaxEnt mostró que la distribución potencial de ambas especies se extiende más allá de los límites conocidos hasta el momento. Algunas de las áreas identificadas por el modelo con potencialidad de contener alguna o ambas especies de aulladores, requerirían de mayores esfuerzos de búsqueda para confirmar la presencia de las mismas. El análisis más detallado en la provincia de Misiones mostró pocas localidades de presencia para ambas especies, lo cual deja de manifiesto la necesidad de relevamientos serios, exhaustivos y a largo plazo de monos aulladores en esta provincia y demás provincias de Argentina. Si tenemos en cuenta que MaxEnt señaló toda la provincia de Misiones con potencialidad de albergar a ambas especies y que, más allá de las causas biogeográficas y ecológicas que hubieran impedido la llegada y/o asentamiento de las especies en ciertos lugares de la provincia, sólo por causas antrópicas (uso de suelo) la posibilidad de presencia se ve mucho más restringida. Este relevamiento muestra que la situación en la provincia de Misiones es preocupante para ambas especies, no sólo para *A. guariba clamitans*. Si bien *A. caraya* se encuentra distribuída en otras provincias de Argentina en altas densidades, en Misiones las densidades son bajas y su distribución pareciera encontrarse relegada a las áreas protegidas. Futuros relevamientos deberían concentrar un mayor esfuerzo de muestreo en áreas no protegidas de la provincia. Muchas de las personas que han nacido y vivido toda su vida en áreas rurales de Misiones (zona de chacras) no conocen casi a los monos ni a las diferentes especies de monos que allí habitan. Realizar trabajos de divulgación con las personas que habitan en el lugar, aumentaría considerablemente

el aprovisionamiento de datos de presencia muy útiles a los fines de futuros relevamientos y ayudaría a promover una actitud positiva hacia los monos y su hábitat natural. La organización de un censo a nivel nacional de ambas especies de aulladores, como el realizado exitosamente para las diferentes especies de camélidos de Argentina [Baigún et al. 2008], sería fundamental y pondría en perspectiva real la situación de estos primates en nuestro país. Debido a que en algunas provincias como Chaco y Corrientes, las poblaciones de *A. caraya* alcanzan altas densidades, se consideró históricamente a esta especie como fuera de peligro y casi no se le ha otorgado ninguna protección legal. Pensar que las poblaciones de un mamífero arborícola, de gran porte, lenta tasa de crecimiento y reproducción pueden soportar (sin ningún compromiso) los alarmantes y rápidos cambios que se están produciendo en el paisaje, principalmente la pérdida y degradación de los bosques, es una necesidad. El Bosque Atlántico de la provincia de Misiones ha sido y aún está siendo devastado por la tala indiscriminada de especies vegetales (incluso protegidas por ley) y, por más flexibles que sean los monos aulladores (en comparación con otras especies de primates) no podrán seguramente lidiar con la desaparición del ambiente ni adaptarse a la tasa que demandan estas modificaciones. Si a esto le sumamos los eventos reiterados de fiebre amarilla, que azotan a sus poblaciones (Holzmann et al. 2010), deberíamos ajustar nuestra equivocada percepción de que *A. caraya* es una especie abundante y común, si queremos conservar sus poblaciones. Futuras acciones concretas centradas en la conservación de los ambientes para mantener y aumentar la conectividad entre las áreas protegidas, así como la suma de una mayor cantidad de áreas, serán necesarias para asegurar la presencia de primates a largo plazo en nuestro país. Estimar el número de individuos nacidos en estado silvestre que se pierden anualmente a través del tráfico ilegal, sería otra línea importante a seguir. Detectar las principales rutas de tráfico ilegal de especies en nuestro país contribuiría a establecer las zonas prioritarias donde aplicar normas estrictas de control. Tanto *A. caraya* como *A. guariba clamitans* se hallan incluídas en el Apéndice II de CITES (Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora silvestres) debido a que su comercialización y explotación podrían causar serios problemas en un futuro y ser incompatibles con su supervivencia en vida silvestre.

En relación al comportamiento vocal de ambas especies de aulladores, el presente estudio contribuyó tanto desde una perspectiva descriptiva de las voces, como

funcional y poniendo a prueba distintas hipótesis sobre la función última que cumplen los llamados de larga distancia en los monos aulladores. La caracterización de las voces que integran el repertorio vocal de ambas especies en sintopía ayudará a generar y responder futuras preguntas en relación a la evolución y valor adaptativo de las voces de estos primates. Es necesario reforzar el conocimiento generado hasta el momento, sobre todo en relación a las voces de corta distancia de *A. guariba clamitans*. A partir de los resultados obtenidos en esta tesis sería muy interesante, en estudios futuros, ver si ambas especies en sintopía reconocen y diferencian las voces de corta distancia de la otra especie de aullador presente. Los análisis acústicos revelaron diferencias entre algunas voces (serie de latidos y algunas de las voces del conflicto entre la madre y su cría, por ejemplo), sin embargo estas diferencias no son percibidas a oído desnudo. A través de experimentos de *play-back* podría evaluarse la reacción de los individuos al escuchar las voces de corta distancia de la otra especie. Sería interesante ver si las madres responden a las mismas voces realizadas por infantes de la otra especie, para evaluar el nivel de reconocimiento específico e individual en las voces de estos primates. Esta tesis, al igual que estudios anteriores [Calegari-Marques & Bicca-Marques 1997, Orué 2005], han relacionado las “series de latidos” a los momentos de tensión, por lo que el contexto en el cual se emite esta voz es claro. Sin embargo queda la incógnita de cual es la función de estas voces y si realmente podrían interferir y evitar el ataque de un predador o no.

El abordaje del estudio de la función última de las voces de larga distancia en sitios con sintopía de dos o más especies, es sumamente novedoso y ofrece una rica perspectiva para futuros estudios. Establecer estudios a largo plazo en estas áreas, ayudaría a reforzar los hallazgos realizados en esta tesis y a proponer nuevas funciones últimas o diferentes mecanismos próximos de espaciamiento entre grupos. Realizar estudios experimentales a través de *play-back* ayudaría a plantear diferentes escenarios donde poner a prueba otras hipótesis sobre los aullidos de estos primates. Por los resultados de esta tesis, al igual que otro estudio previo [Whitehead 1995] sabemos que los aullidos de las diferentes especies de aulladores son diferenciables y permiten la identificación de las mismas, incluso a oído desnudo en el campo. En el capítulo V de esta tesis mostré que ambas especies reconocen la identidad a nivel específico del aullido y responden o permanecen en silencio dependiendo, en parte, de esta identidad. Plantear en estudios futuros el diseño de experimentos de *play-back* para explorar si es

posible una identificación a nivel individual a través de los aullidos y si los machos responden en forma diferencial a los aullidos de machos vecinos dependiendo del conocimiento que tengan de los mismos, daría una perspectiva más completa sobre la función de estas voces en la comunicación entre grupos. Otro aspecto, abordado en esta tesis doctoral, pero que sigue siendo un desafío y merece una atención particular es el referido al comportamiento vocal de larga distancia de las hembras. Hasta el momento, los estudios llevados a cabo (incluyendo éste) han contribuído más a establecer qué factores afectan la probabilidad de emisión de aullidos de las hembras (como la tenencia de infantes en el grupo), pero es probable que otros factores tengan importancia también. En estudios futuros sería muy importante determinar primeramente a quién están dirigidos los aullidos de las hembras, si a los machos o a las hembras de otros grupos. Sería interesante explorar con mayor profundidad la posibilidad de que el aullido de las hembras también sea un comportamiento que refleje una fuerte competencia intra-sexual en los monos aulladores. Finalmente, un área de investigación aún no explorada es la posible existencia de desplazamiento de caracteres en las vocalizaciones entre áreas de simpatria/sintopía y áreas donde aparece solo una especie.

Bibliografía

- Agostini, I. (2009). Ecology and Behavior of two howler monkey species (*Alouatta guariba clamitans* and *Alouatta caraya*) living in sympatry in Northeastern Argentina. Doctoral Thesis, Università La Sapienza Rome, Italy.
- Agostini, I., Holzmann, I., & Di Bitetti, M.S. (2008). Infant hybrids in a newly formed mixed-species group of howler monkeys (*Alouatta guariba clamitans* and *Alouatta caraya*) in northeastern Argentina. *Primates*, 49, 304–307.
- Agostini, I., Holzmann, I., & Di Bitetti, M. (2010a). 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., Holzmann, I., & Di Bitetti, M. (2010b). Ranging patterns of two syntopic howler monkey species (*Alouatta guariba clamitans* and *A. caraya*) in Northeastern Argentina. *International Journal of Primatology*, 31, 363–381.
- Aguiar, L.M., Mellek, D.M., Abreu, K.C., Boscarato, T.G., Bernardi, I.P., Miranda, J.M.D., & Passos, F.C. (2007a). Sympatry between *Alouatta caraya* and *Alouatta clamitans* and the rediscovery of free-ranging potential hybrids in Southern Brazil. *Primates*, 48, 245–248.
- Aguiar, L.M., Ludwing, G., Svoboda, W.K., Teixeira, G.M., Hilst, L.S.C., Shiozawa, M.M., Malanski, L., Mello, A.M., Navarro, I.T. & Passos, F.C. (2007b). Use of traps to capture black and gold howlers (*Alouatta caraya*) on the islands of the Upper Paraná River, Southern Brazil. *American Journal of Primatology*, 69:241-247.
- Aguiar, L.M., Pie, M.R., & Passos, F.C. (2008). Wild mixed groups of howler species (*Alouatta caraya* and *Alouatta clamitans*) and new evidence for their hybridization. *Primates* 49, 149–152.
- Aguiar, L.M., dos Reis, N.R., Ludwig, G., Rocha, V.J. (2003). Dieta, área de vida, vocalizações, e estimativas populacionais de *Alouatta guariba* em uma remanescente Florestal no norte do estado de Paraná. *Neotropical Primates*, 11:78-86.
- Alexander, R.D. (1967). Acoustical communication in Arthropods. *Annual Review of Entomology*, 12, 495–526.
- Altmann, S.A. (1959). Field observations on a howling monkey society. *Journal of Mammalogy*, 40, 317–330.
- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49, 227–267.
- Alves, S.L. & Scarambone Zaú, A. (2007). Aspectos ecológicos de *Alouatta guariba clamitans* Cabrera 1940, na Área de relevante interesse ecológico Floresta da Cicuta, Rio de Janeiro Brasil. *Neotropical Primates*, 14:127-130.
- Alves Garcia, V.L. & de Andrade Filho, J.M. (2002). Muriquis no Parque Nacional da Serra dos Órgãos. *Neotropical Primates*, 10:97.
- Anderson, S. (1997). Mammals of Bolivia Taxonomy and Distribution. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 231:1-652.
- Anderson, R.P., Martínez-Meyer, E., (2004). Modeling species' geographic distributions for preliminary conservation assessments: an implementation with the spiny pocket mice (*Heteromys*) of Ecuador. *Biological Conservation*, 116: 167–179.

- Antonietto, L.A. & Cardoso Mendes, F.D. (1994). São Francisco Xavier: A new site for primatological Research and conservation in the Brazilian Atlántic Forest. *Neotropical Primates*, 2:3-4.
- Arditi, S. I. & Placci, G.L.(1990). Hábitat y densidad de *Aotus azarae* y *Alouatta caraya* en Riacho Pilagá, Formosa. *Boletín Primatológico Latinoamericano*, 2: 29-47.
- Arroyo-Rodríguez, V. & Días, P.A.D. (2010). Effects and habitat fragmentation and disturbance on Howler monkeys: A Review. *American Journal of Primatology*, 72:1-16.
- Baigún, R.L., Balkovic, M.L., Aued, M.B., Li Puma, M.C. & Scandalo, R.P. (2008). Manejo de Fauna Silvestre en Argentina. Primer Censo Nacional de Camélidos Silvestres al Norte del Río Colorado. Dirección de Fauna Silvestre, Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable. Jefatura de Gabinete de Ministerios.
- Baldwin, J.D., & Baldwin, J.I. (1976a). Vocalizations of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in southwestern Panama. *Folia Primatologica*, 26: 81–108.
- Baldwin, J.D. & Baldwin, J.I. (1976b). Primate populations in Chiriqui, Panama. En *Neotropical primates: field studies and conservation*. Thorington, R.W.Jr, Heltne, P.G. (eds.). Washington DC: National Academy of Sciences.
- Barreto de Almeida, M.A., Dos Santos, E., Da Cruz Cardoso, J., Fernandes Da Fonseca, D., Noll, C.A., Silveira, D.R., Yurika Maeda, A., De Souza, R.P., Kanamura, C., Araújo Brasil, R. (2011). Yellow fever outbreak affecting *Alouatta* populations in Southern Brazil (Rio Grande do Sul), 2008-2009. *America Journal of Primatology*, 73:1-9.
- Benites, M. & Mamede, S.B. (2008). Mamíferos e Aves como instrumentos de educação e conservação ambiental em corredores de Biodiversidade do Cerrado, Brasil. *Mastozoología Neotropical*, 15:261-271.
- Barbisan Fortes, V. (2002). Um caso do rapto ou tranferência acidental de um infante entre bandos vizinhos de *Alouatta guariba clamitans*. *Neotropical Primates*, 10:122-124.
- Barros Henriques, R.P. & Jardim Cavalcante, R. (2004). Survey of a gallery forest primate community in the Cerrado of the Distrito Federal, Central Brazil. *Neotropical Primates*, 12:78-83.
- Bateson, P., Mendl, M.& Faeever, J. (1990). Play in the domestic cat is enhanced by rationing of the mother during lactation. *Animal behaviour*, 40:514-525.
- Bateson, P. & Young, M. (1981). Separation from the mother and the development of play in cats. *Animal Behaviour*, 29: 173-180.
- Bekoff, M. & Byers J.A. (1998). *Animal Play: Evolutionary, Comparative and Ecological Perspectives*. Cambridge University Press, Cambridge MA.
- Bertolini, P. & Gil, G. (1999). Plan de Manejo del P.P. Provincial Uruguay-í. Ministerio de Ecología y RNR de la provincia de Misiones, Delegación Regional Nordeste Argentino de la Administración de Parques Nacionales. Pp:1-96.
- Bertonati, C. (1995). El comercio de primates en la República Argentina. *Neotropical Primates*, 3:35-37.
- Bicca-Marques, J.C.(1994). Padrão de utilização de uma Ilha de Mata por *Alouatta caraya* (Primates: Cebidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 54:161-171.
- Bicca-Marques, J.C., Mattje Prates, H., Rodrigues Cunha de Aguiar, F., & Jones, C.B. (2008). Survey of *Alouatta caraya*, the black-and-gold howler monkey, and *Alouatta guariba clamitans*, the brown howler monkey, in a contact zone, State of Rio Grande do Sul, Brazil: evidence for hybridization. *Primates*, 49: 246–252.

- Bicca-Marques, J.C., Barboza Muhle, C., Mattje Prates, H., Garcia de Oliveira, S., Calegario-Marques, C. (2009). Habitat impoverishment and Egg predation by *Alouatta caraya*. *International Journal of Primatology*, 30:743-748.
- Biedzicki de Marques, A.A. (1996) Ecology and behavior of brown howlers in Araucaria Pine Forest, Southern Brasil. *Neotropical Primates*, 4:91-92.
- Bocchiglieri, A. (2010). Mamíferos de meio y grande porte em uma área alterada no Cerrado: estrutura da comunidades, sobreposição de nicho e densidade. Tesis doctoral, Universidad de Brasilia, Brasilia.
- Bolin, I. (1981). Male parental behavior in black howler monkeys (*Alouatta palliata A. pigra*) in Belize and Guatemala. *Primates* 22:349-60.
- Bonvicino, C.R., Lemos, B., Seuánés, H.N. (2001). Molecular phylogenetics of howler monkeys (*Alouatta*, Platyrrhini) a comparison with karyotypic data. *Chromosoma*, 110:241-246.
- Borries, C. (1997). Infanticide in seasonal breeding multimale groups of Hanuman Langurs (*Presbytis entellus*) in Ramnagar (South Nepal). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41:139-150.
- Boubli, J.P. & de Lima, M.G. (2009). Modeling the geographical distribution and fundamental niches of *Cacajao* spp. and *Chiropotes israelita* in Northwestern Amazonia via a Maximum Entropy Algorithm. *International Journal of Primatology*, 30:217-228.
- Bradbury, J.W. & Vehrencamp, S.L.(1998). *Principles of animal communication*. Sunderland: Sinauer Associates.
- Bravo, S.P. & Sallenave, A. (2003). Foraging behavior and activity patterns of *Alouatta caraya* in Northeastern Argentinean Flooded Forest. *International Journal of Primatology*, 24:825-846.
- Brooks, T.M., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B., Rylands, A.B., Konstant, A.B., Flick, W.R., Pilgim, P., Oldfield, J., Magin, G.& Hilton-Taylor, C. (2002). Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation biology*, 16: 909-923.
- Brown, J. (1964). The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bulletin*, 76, 160–169.
- Brown, A.D., Zunino, G.E. (1990). Dietary variability in *Cebus apella* in extreme habitats: evidence for adaptability. *Folia Primatologica*, 54:187-195.
- Brown, A.D., Placci, L.G., Di Bitetti, M.S., Castelino, M., Johnson, A., (1993). Conservación y estado poblacional del mono aullador rojo en Argentina. *Libro de Resúmenes de las VIII Jornadas Argentinas de Mastozoología*, Bariloche, Argentina.
- Bryant, J., Wang, H., Cabezas, C., Ramirez, G., Watts, D., Russell, K., Barrett, A. (2003). Enzootic transmission of yellow fever virus in Peru. *Emerging Infectious Diseases*, 8:926–933.
- Büntge, A.B. & Pyritz, L.W. Symapatry occurrence of *Alouatta caraya* and *Alouatta sara* at the Río Yacumana in The Beni Department, Northern Bolivia. *Neotropical Primates*, 14:82-83.
- Burghardt, G. M. (2005). *The Genesis of Animal Play: Testing the Limits*. Cambridge, Massachusetts: MIT Press.
- Buss, G. (1996). Urban Monkeys-*Alouatta fusca*-in the municipality of Porto Alegre. *Neotropical Primates*, 4:61-62.
- Buss, G. & Romanowski, H.P. (2002). Estudo preliminar do monitoramento do Bugio Ruivo, *Alouatta guariba clamitans*, através da contagem de bolos fecais no

- Parques Estadual do Itapuã Rio Grande do Sul Brasil. *Neotropical Primates*, 10:76-79.
- Cabrera, A.L. & Willink, A. (1980). Biogeografía de América Latina. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Programa regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. Washington DC: 1-122.
- Cáceres, N.C., Bornschein, M.R., Lopes, W.H., Percequillo, A.R. (2007). Mammals of the Bodoquena Mountains, southwestern Brazil: an ecological and conservation analysis. *Revista Brasileira de Zoologia*, 24:426-435.
- Calegario-Marques, C. & Bicca-Marques, J.C (1996). Emigration in a black howling monkey group. *International Journal of Primatology*, 17:229-237.
- Calegario-Marques, C. & Bicca-Marques, J.C. (1997). Vocalizações de *Alouatta caraya* (Primates Cebidae). *A primatologia no Brasil*, 5:129-140.
- Carpenter, C.R. (1934). A field study of the behaviour and social relations of howling monkeys (*Alouatta palliata*). *Comp. Psychol. Monogr.*, 10, 1-168.
- Clarke, M.R. (1983). Infant killing and infant disappearance following male take-overs in a group of free ranging howling monkeys (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. *American Journal of Primatology*, 5:241-247.
- Clarke, M.R. & Glander, K.E. (1984). Female reproductive success in a group of free ranging howling monkeys (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. En *Female primates: Studies by women primatologists*. M. Small (ed.). New York: Alan R. Liss.
- Clarke, M.R., Crockett, C.M., Zucker, E.L., Zaldivar, M. (2002). Mantled howler population of Hacienda La Pacífica, Costa Rica, between 1991 and 1998: Effects of deforestation. *American Journal of Primatology*, 56: 155-163.
- Clarke, M.R. & Glander, K.E (2008). Natal emigration by both sexes in the La Pacífica population of Mantled howlers: When do some stay? *American Journal of Primatology*, 70:195-200.
- Clutton-Brock, T.H., & Albon, S.D. (1979). The roaring of red deer and the evolution of honest advertisement. *Behaviour*, 69: 145-170.
- Cords, M. & Fuller, J.L. (2010). Infanticide in *Cercopithecus mitis stuhlmanni* in the Kakamega Forest, Kenya: Variation on the occurrence of an adaptive behavior. *International Journal of Primatology*, 31:409-431.
- Cornick, L.A. & Markowitz, H.(2002). Diurnal vocal patterns of the black howler monkey *Alouatta pigra* at Lamai Belize. *Journal of Mammalogy*, 83:159-166.
- Cortés-Ortiz, L; Bermingham E; Rico C; Rodríguez Luna E; Sampaio I; Ruíz-García M. (2003). Molecular Systematics and Biogeography of the Neotropical Monkey genus, *Alouatta*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26:64-81.
- Cortés-Ortiz, L., Duda (Jr), T.F., Canales-Espinosa, D., García Orduña, F., Rodríguez Luna, E., & Bermingham, E. (2007). Hybridization in large bodied New World primates. *Genetics*, 176: 2421-2425.
- Cosenza, B.A.P. & de Mello, F.R.(1998). Primates of the Serra do Brigadeiro State Park, Minas Gerais Brasil. *Neotropical Primates*, 6:18-20.
- Cowlshaw, G. (1992). Song function in Gibbons. *Behaviour*, 121: 131-153.
- Crespo, J.A. (1954). Presence of the reddish howling monkey (*Alouatta guariba clamitans*) in Argentina. *Journal of Mammalogy*, 35:117-118.
- Crespo, J.A. (1974). Comentarios sobre nuevas localidades para mamíferos de Argentina y Bolivia. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, Zoología Tomo XI: 9-10.

- Crespo, J.A. (1982). Ecología de la comunidad de mamíferos del Parque Nacional Iguazú, Misiones. *Revista Museo Argentino Ciencias Naturales*, Ecología, III 2:1-172.
- Crockett, C.M. (1986). Diet, dimorphism and demography: Perspectives from howlers to hominids. En *Primates models for the evolutions of human behavior*. W.G. Kinzey (ed.). Nueva York SUNY Press.
- Crockett, C.M. (1996). The relation between red howler monkey (*Alouatta seniculus*) troops size and population growth in two habitats. En *Adaptative radiations of Neotropical primates*. Norconk, M., Rosenberg, A. & Garber P. (eds.). Plenum Press. New York. Pp:489-510.
- Crockett, C.M. (1998). Conservation of the genus *Alouatta*. *International Journal of Primatology*, 19:549-578.
- Crockett, C.M. (2003). Re-evaluating the sexual selection hypothesis for infanticide by *Alouatta* males. En *Sexual Selection and Reproductive Competition in Primates: New Perspectives and Directions*. C. B. Jones (ed.). Pp. 327-365: American Society of Primatologists.
- Crockett, C.M. & Sekulic, R. (1982). Gestation length in Red howler monkeys. *American Journal of Primatology*, 3:291-294.
- Crockett, C.M., & Sekulic, R. (1984). Infanticide in red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). En *Infanticide: Comparative and Evolutionary perspectives*. G. Hausfater & S.B. Hrdy (eds). New York, Aldine. Pp: 173–191.
- Crockett, C.M., & Eisenberg, J.F. (1987). Howlers: Variation in group size and demography. En *Primate Societies*. B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker (eds.). University of Chicago Press, Chicago. Pp: 54-68.
- Crockett, C.M., & Rudran, R. (1987). Red howler monkey birth data I: Seasonal variation. *American Journal of Primatology*, 13, 347–368.
- Crockett, C.M. & Pope, T.R. (1993). Consequences on sex differences in dispersal for juvenile red howler monkeys. En *Juvenile primates life history, development and behavior*. Pereira M.B. & Fairbanks, L.A. (eds.), Oxford University press. New York. Pp:104-118.
- Crockett, C.M., & Janson, C.H. (2000). Infanticide in red howlers: female group size, male membership, and a possible link to folivory. En: *Infanticide by males and its implications*. C.P. Van Schaik & C.H. Janson (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, UK. Pp: 75–98.
- Cullen, L Jr., Bodmer, R.E., Valladares Pádua, C. (2000). Effects of hunting in habitat fragments of the Atlantic Forest Brazil. *Biological Conservation*, 95:49-56.
- Chame, M., & Olmos, F. (1997). Two howler species in southern Piauí, Brazil? *Neotropical Primates*, 5: 74–77.
- Cherem, J.J., Simões-Lopes, P.C., Althoff, S., Graipel, M.E. (2004). Lista dos mamíferos dos estado de Santa Catarina Sul do Brasil. *Mastozoología Neotropical*, 11:151-184.
- Chiarello, A.G. (1992). Dieta, padrão de atividades e área de vida de um grupo de bugíós (*Alouatta fusca*) na Reserva de Santa Genebra. Campinas SP. Ms. Thesis, Universidad Estadual de Campinas, SP.
- Chiarello, A.G. (1993a). Activity pattern of the brown howler monkey *Alouatta fusca*, Geoffroy 1812, in a Forest Fragment of Southern Brazil. *Primates*, 34:289-293.
- Chiarello, A.G. (1993b). Home Range of the brown Howler monkey, *Alouatta fusca*, in a Forest Fragment of Southeastern Brazil. *Folia Primatologica*, 60: 173-175.

- Chiarello, A.G. (1995). Role of loud calls in brown howler monkeys, *Alouatta fusca*. *American Journal of Primatology*, 36, 213–222.
- Chiarello, A. (1999). Effects of fragmentation of the Atlantic Forest of mammal communities in south-eastern Brazil. *Biological Conservation*, 89:71-82.
- Chiarello, A.G. (2003). Primates of the Brazilian Atlantic Forest: the influence of forest fragmentation on survival. En *Primates in Fragments*. L Marsh (ed.). Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York. Pp: 99-118.
- Chiarello, A.G. and de Melo, F.R. (2001). Primate population densities and sizes in Atlantic Forest remnants of Northern Espírito Santo, Brazil. *International Journal of Primatology*, 22: 379-396.
- Chiver, D.J. (1969). On the daily behaviour and spacing of howling monkey groups. *Folia primatologica*: 10:48-102.
- da Cunha R.G.T. (2004). A functional analysis of vocalizations of black howler monkeys (*Alouatta caraya*). Thesis submitted to the School of Psychology of the University of St. Andrews for the degree of Doctor of Philosophy.
- 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.
- da Cunha, R.G.T. & Jalles Filho, E. (2007). The Roaring of Southern Brown Howler Monkeys (*Alouatta guariba clamitans*) as a Mechanism of Active Defense of Borders. *Folia Primatologica*, 78, 259–271.
- Da Cunha, R.G.T & Byrne, R.W. (2009). The Use of vocal communication in keeping the spatial cohesion of Groups: Intentionality and specific functions. En: *South American Primates: Comparative perspectives in the study of behavior, ecology and conservation*, Garber, P.A; Estrada, A., Bicca-Márques, J.C, Heyman, E.W., Strier, K.B. (eds.). Pp:341-363. Springer Science + Business Media.
- Da Silva et al. (2005). Plano de manejo do Parque Estadual do Turvo, Rio Grande do Sul, Porto Alegre 2005. Secretaria Estadual do Meio Ambiente, Departamento de Florestas e Areas protegidas.
- Dawkins, R. & Krebs, J.R. 1978. Animal signals: information or manipulation? En *Behavioural Ecology*, 1st edition, Krebs, J.R & Davies, N.B (eds.), Pp:282-309. Oxford: Blackwell Scientific publications.
- De Amoura, A.C., McKonkey, K.R. (2007). The capuchin, the howler, and the Caatinga: Seed dispersal by monkeys in a Threatened Brazilian Forest. *American Journal of Primatology*, 69:220-226.
- De Angelo, C.D. (2009). El Paisaje del Bosque Atlántico del Alto Paraná y sus efectos sobre la distribución y estructura poblacional del Jaguar (*Panthera onca*) y el Puma (*Puma concolor*). Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires.
- De Carvalho Oliveira, L., Câmara, E.M.V.C., Hirsh, A., Oliveira Paschoal, A.M., Alvarenga, R.M., Belarmino, M.G., (2003). *Callithrix geoffroyi* (Primates: Callitrichidae) and *Alouatta caraya* (Primates: Atelidae) in the Serra do Cipó National Park, Minas Gerais Brasil. *Neotropical Primates*, 11:86-89.
- Defler, T.R. (2004). Primates of Colombia. *Conservation International*, Bogota.
- De Marco, A., Cozzolino, R., Dessi-Fugheri, F., Thierry, B. (2010). Conflict induce affiliative interactions among bystanders in a tolerant species of Macaque (*Macaca tonkeana*). *Animal Behaviour*, 80:197-203.
- DeMatteo, K.E., Loiselle, B.A. (2008). New data on the status and distribution of the bush dog (*Speothos venaticus*): Evaluating its quality of protection and directing research efforts. *Biological conservation*, 141: 2494-2505.

- de Waal, F. B. M. & van Hooff, J. A. R. A. M. (1981). Side-directed communication and agonistic interaction in chimpanzees. *Behaviour*, 77, 164-198.
- Diaz, G.B. & Ojeda, R.A.(2000). Libro Rojo de Mamíferos Amenazados de la Argentina (SAREM) Sociedad Argentina para el estudio de mamíferos
- Di Bitetti, M. S. (2003). Outlook for Primate Conservation in Misiones. En *The State of the Hotspots: The Atlantic Forest of South America: Biodiversity Status, Threats, and Outlook*. C. Galindo Leal & I. De Guzman Camara (eds.). Island Press, Center for Applied Biodiversity Science at Conservation International, Washington D.C. Capítulo 17, pp. 194-199.
- Di Bitetti, M.S., Placci, G., Brown, A.D., & Rode, D.I. (1994). Conservation and population status of the brown howling monkey (*Alouatta fusca clamitans*) in Argentina. *Neotropical Primates*, 2: 1-4.
- Di Bitetti, M.S., & Janson, C.H. (2000). When will the stork arrive?: Patterns of birth seasonality in Neotropical Primates. *American Journal of Primatology*, 50: 109-130.
- Di Bitetti, M.S., Placci, G., Dietz, L.A. (2003). A biodiversity Vision from the Upper Parana Atlantic Forest Ecoregion.: Designing a Biodiversity conservation landscape and setting priorities for conservation action. World Wildlife Fund. Washington DC. Pp 154.
- Di Fiore, A. & Campbell, C.J. (2007). The Atelines. Variation in Ecology, behavior and social organization. En: *Primates in Perspective*. C.J. Campbell, A. Fuentes, K.C. MacKinnon, M. Panger, and S.K. Beader (eds.). New York: Oxford University Press. Pp. 155-185.
- Di Giacomo, A.G. & Krapovickas, S.F. (2005). Historia Natural y paisaje de la Reserva El Bagual, Provincia de Formosa, Argentina. Inventario de la fauna de vertebrados y de la flora vascular de un área protegida del Chaco Húmedo. Temas de Naturaleza y Conservación-Monografías de Aves Argentinas, Número 4.
- Donaldson, T.M., Newberry, R.C., Špinková, M. & Cloutier, S. (2002). Effects of early play experience of play behavior of piglets after weaning. *Applied Animal Behaviour Science*, 79:221-231.
- Dunbar, R.I.M. (1987). Demography and reproduction. En: B.Smuts et al (eds) *Primate Societies*. Chicago University Press, Chicago.
- Eason, P. (1989). Harpy Eagle attempts predation on adult howler monkey. *The Condor*, 91:469-470.
- Eisenberg, J.F. (1979). Habitat, economy and society: some correlations and hypotheses for the Neotropical primates. En *Primate ecology and human origins*. Bernstein, I.S., Smith, E.O. (eds.). New York: Garland STPM. Pp: 215-262.
- Elith, J., Graham, C. H., Anderson, R. P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R. J., Huettmann, F., Leathwick, J. R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L. G., Loiselle, B. A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J. McC., Peterson, A. T., Phillips, S. J., Richardson, K. S., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R. E., Soberón, J., Williams, S., Wisz, M. S. & Zimmermann, N. E. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29: 129-151.
- Elith, J., Phillips, J.S., Hastie, T., Dudík, M., En Chee, Y. & Yates, C.J. (2011). A statistical explanations of Maxent for Ecologists. *Diversity and Distributions*, 17:43-57.
- Elton, N.W. (1955). Anticipated progress of yellow fever in Guatemala and Mexico, 1955-1959. *American Journal of Public Health* 45:923-927.

- Estrada, A., Mendoza, A., Castellanos, L., Pacheco, R., Van Belle, S., García, Y. & Muños, D. (2002). Population of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in a fragmented landscape in Palenque, Chiapas, Mexico. *American Journal of Primatology*, 58:45-55.
- Faria Franco Negrão, M. & Valladares-Pádua, C. (2006). Registros de mamíferos de maior porte na Reserva Florestal do Morro Grande, San Pablo. *Biota Neotropical*, 6:2-13.
- Fernández-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>.
- Fichtel, C. (2004). Reciprocal recognition of Sifaka (*Propithecus verreauxi verreauxi*) and Red-fronted lemur (*Eulemur fulvus rufus*) alarm calls. *Animal Cognition*, 7:45-52.
- Fiedler de Abreu Jr., E. & Köhler, A.(2009). Mastofauna de meio e grande porte na RRPPN da UNISC, RS, Brasil. *Biota Neotropical*, 9:169-174.
- Fontes, V.B & Bicca-Márques, J.C. (2008). Abnormal pelage color in an isolated population of *Alouatta guariba clamitans* Cabrera, 1940 in South Brazil. *International Journal of Primatology*, 29:717-722.
- Galetti, M., Pedroni, F., Morellato, M.P.C.(1994). Diet of the brown howler monkey *Alouatta fusca* in a forest fragment in southeastern Brazil. *Mammalia* 58:111-118.
- Galindo-Leao, C. & Gusmão Câmara, I. (2003). Atlantic Forest Hotspot Status: An Overview. En: The Atlantic Forest of Southamerica. Biodiversity, Status, Threats and Outlook. Galindo-Leao, C. & Gusmão Câmara, I. (eds.). Center for Applied Biodiversity Science at Conservation International. Pp: 3-11.
- Gallardo, A.M. et al. (1986). Plan de relevamiento faunístico de la Cuenca del Arroyo Urugua-í, Misiones (informe final). Ministerio de Ecología y RNR de la Provincia de Misiones, Electricidad Misiones SA y Museo Argentino de Ciencias Naturales B. Rivadavia.
- Gerhardt, H. C. (1994). The evolution of vocalization in frogs and toads. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25, 293–324.
- Glander, K.E. (1978). Howling monkey feeding behavior and plant secondary compounds: A study of strategies. En *Ecology on arboreal folivores*, G.C. Montgomery (ed.). Washington DC:Smithsonian Institution press.
- Glander, K.E. (1980). Reproducion and population growth in free ranging mantled howling monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, 53:25-36.
- Godoy, K.C.I., Odalía-Rimoli, A. & Rímoli, J. (2004). Infecção por endoparasitas em um grupo de Bugios-pretos (*Alouatta caraya*) em um fragmento florestal no estado do Matto Grosso do Sul, Brasil. *Neotropical Primates*, 12:63-68.
- Gouzoules, H. & Gouzoules, S.(2002). Primate communication: by nature honest or by experience wise? *International Journal of Primatology*, 23:821-848.
- Gregorin, R. (2006). Taxonomia e variação geográfica das espécies do gênero *Alouatta* Lacépède (Primates, Atelidae) no Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23: 64–144.
- Grinnell, J., Packer, C., & Pusey, A.E. (1995). Cooperation in male lions: kinship, reciprocity or mutualism? *Animal Behaviour*, 49: 95–105.
- Grinnell, J., & McComb, K. (1996). Maternal grouping as a defense against potentially infanticidal males: evidence from field playback experiments on African lions. *Behavioral Ecology*, 7: 55–59.
- Groves C.P. (2001). Primate taxonomy. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.

- Guedes Pereira, L. & Geise, L. (2009). Non-flying mammals of Chapada Diamantina (Bahia, Brasil). *Biota Neotropical*, 9: 185-196.
- Haldane, M.A. (1922). Sex Ratio and Unisexual sterility in Hybrid animals. *Journal of Genetics*. XII:7-109.
- Hanley, J. A. & McNeil, B. J. (1982). The meaning and use of the area under a Receiver Operating Characteristic (ROC) curve. *Radiology*, 143: 29-36.
- Happel, R.E., Noss, J. F. & Marsh, C.W. (1987). Distribution, abundance, and endangerment. En *Primate Conservation in the Tropical Rain Forest*. Marsh, C.W. & Mittermeier, R.A. (eds.). Alan R. Liss, New York. Pp. 63-82.
- Harrington, F.H., & Mech, L.D. (1978). Wolf howling and its role in territory maintenance. *Behaviour*, 68: 207-249.
- Harris, E.E, Gifalli-Iughetti, C., Hirano Braga, Z., Koiffmann, C.P. (2005). Cytochrome b sequences show subdivisions between populations of the brown howler monkey (*Alouatta guariba*) from Rio de Janeiro and Santa Catarina, Brazil. *Neotropical Primates*, 13: 16- 21.
- Hauser M.D.(1993). Do Vervet monkey infants cry wolf? *Animal Behaviour*, 45:1242-1244.
- Held, S.D.E. & Špinka M. (2011). Animal play and Animal Welfare. *Animal Behaviour*, 81:891-899.
- Herrick, J.R., Agoramorthy, G., Rudran, R., Harder, J.D. (2000). Urinary progesterone in free-ranging red howler monkeys (*Alouatta seniculus*): preliminary observations of the estrous cycle and gestation. *American Journal of Primatology*, 51:257-263.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25:1965-1978.
- Hirsh, A., Subirá, R.J., Landau, E.C. (1994). Levantamento de primatas e zoneamento das matas na região do Parque estadual do Ibitipoca, Minas Gerais Brasil. *Neotropical Primates*, 2:4-6.
- Hirsh, A., Landau, E.C., de M. Tedeschi, A.C. & Menegheti, E.J.O. (1991). Estudo Comparativo das espécies do Género *Alouatta* Lacépède 1799 (Platirrhini Atelidae) e sua distribuição geográfica na América do Sul. *A Primatología no Brasil*, 3:238-262.
- Hirsch, A., Dias, L. G., de Oliveira Martins, L., Ferreira Campos, R., Landau, E. C., & Almeida Teixeira Resende, N. (2002). BDGEOPRIM, Database of geo-referenced localities of neotropical primates. *Neotropical Primates*, 10, 79-84.
- Holz, S. & Placci, G. (2003). Socioeconomic roots of biodiversity loss in Misiones. En *The Atlantic Forest of Southamerica: biodiversity status, threats and outlook* (States of the Hotspots 1). I. Guzmano-Camara & C. Galindo- Leal (eds.). Center for applied biodiversity science. Conservation international. Island Press. Washington DC.
- Holzmann I., Agostini I., Areta J.I., Ferreira, H., Beldomenico, P., Di Bitetti, M.S. (2010). Impact of Yellow fever outbreaks on two howler monkey species (*A. guariba clamitans* and *Alouatta caraya*) in Misiones, Argentina. *American Journal of Primatology*, 72:475-480.
- Horwich, R.H., & Gebhard, K. (1983). Roaring rhythms in Black Howler Monkeys (*Alouatta pigra*) of Belize. *Primates*, 24, 290-296.
- Hutchinson, G.E., (1957). Concluding remarks. En *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22, 415-427.

- Ingberman, B., Fusco-Costa, R., Monteiro-Filho, E.L.A. (2009). Population survey and demographic features of a coastal population of *A. guariba clamitans* in Atlantic Forest, Southeastern Brazil. *International Journal of Primatology*, 30:1-14.
- Isbell, L.A. (1994). Predation on primates: ecological patterns and evolutionary consequences. *Evolutionary Anthropology*, 3: 61-71.
- Isbell, L.A. & Young, T.P. (2002). Ecological models of female social relationships in primates: similarities, disparities and some directions for future clarity. *Behaviour* 139, 177-202.
- Iwanaga, S., & Ferrari, F.S. (2002). Geographic distribution of red howlers (*Alouatta seniculus*) in Southwestern Brazilian Amazonia, with notes on *Alouatta caraya*. *International Journal of Primatology*, 23, 1245–1256.
- Janson, C.H. (2000). Primate Socio-ecology: The end of a golden age. *Evolutionary Anthropology*, 9: 73-86.
- Janson, C.H & Goldsmith, M.L.(1995). Predicting group size in primates: foraging costs and predation risk. *Behavioral Ecology*, 3: 326-336.
- Jardim, M.M. de Assis, (1992). Aspectos ecológicos e comportamentais de *Alouatta fusca clamitans* (Cabrera, 1940) na estação ecológica de Aracuri, RS, Brasil (Primates, Cebidae). Dissertação submetida ao curso de Bacharelado em Ciências Biológicas da Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Jiménez-Valverde, A., Lobo, J.M., Hortal, J. (2008). Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modelling. *Diversity and Distribution*, 14:885–890.
- Johns, A. D., and Skorupa, J. P. (1987). Responses of rain-forest primates to habitat disturbance: A review. *International Journal of Primatology*, 8: 157-191.
- Jones, C.B. (1998). A broad-band contact call by female mantled howler monkeys: Implications for heterogeneous conditions. *Neotropical primates*, 6:38-40.
- Juaréz, C.P., Dvoskin, R., Fernández-Duque. (2005). Structure and composition of wild black howlers troops (*Alouatta caraya*) in Gallery Forests of the Argentinean Chaco. *Neotropical primates*, 13:19-22.
- Kelemen, G., & Sade, J. (1960). The vocal organ of the howling monkey (*Alouatta palliata*). *Journal of Morphology*, 107: 123–140.
- Kernohan, B. J., Gitzen, R. A., & Millspaugh, J. J. (2001). Analysis of animal space use and movements. En *Radio tracking and animal populations*. J. J. Millspaugh & J. M. Marzluff (eds.). Pp: 125–166. San Diego: Academic.
- Kinzey, W.G. (1982). Distribution of primates and forest refuges. En *Biological Diversification in the Tropics*, Prance, G.T. (ed.). New York: Columbia University Press. Pp: 455-482.
- 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.
- Kitchen, D.M. (2006). Experimental test of female black howler monkey (*Alouatta pigra*) responses to loud calls from potentially infanticidal males: Effects of numeric odds, vulnerable offspring, and companion behavior. *American Journal of Physical Anthropology*, 131: 73–83.
- Kitchen, D.M., Cheney, D.L., & Seyfarth, R. M. (2004a). Factors mediating Inter.-group encounters in Savannah Baboons (*Papio cyanocephalus ursinus*). *Behaviour*, 141, 197–218.

- Kitchen, D.M., Horwich, R.H., & Roxie, A. J. (2004b). Subordinate male Black Howler monkey (*Alouatta pigra*) responses to loud calls: Experimental evidence for the effects of intra-group male relationships and age. *Behaviour*, 141, 703–723.
- Koch, F. & Bicca-Marques, J.C. (2004). Substrate manipulation of *Alouatta guariba clamitans* in solving a locomotor problema. *Neotropical Primates*, 12:138-139.
- Kowalewski, M. M., & Zunino, G. E. (1999). Impact of deforestation on a population of *Alouatta caraya* in northern Argentina. *Folia Primatologica*, 70: 163–166.
- Kowalewski, M., & Zunino, G. (2004). Birth seasonality in *Alouatta caraya* in Northern Argentina. *International Journal of Primatology*, 25: 383–400.
- Kowalewski, M., & Garber, P. (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*, 71: 1–15.
- Krebs, J.R. & Dawkins, R. 1984. Animal signals: Mind-reading and manipulation. En *Behavioral ecology: An evolutionary approach*. Krebs, C.J & Davies N.B (eds.), Pp380-402. Oxford Blackwell scientific publications.
- Leighty, K.A., Soltis, J., Wesolek, C.M., & Savage, A. (2008). Rumble vocalizations mediate interpartner distance in African elephants, *Loxodonta africana*. *Animal Behaviour*, 67, 125–139.
- Leiroz Codenotti, T., da Silva, V.M., de Albuquerque, V.J., Camargo, E.V., Martins Silveira, R.M. Distribuição e situação atual de conservação de *Alouatta caraya* (Humboldt 1812) no Rio Grande do Sul, Brasil. *Neotropical primates*, 10:132-141.
- Li, Y., Guo, S., Weihong, J., He, G., Wang, X. & Li, B. (2011). Social play behavior in infant Sichuan Snub nosed Monkeys (*Rhinopithecus roxellana*) in Qinling Mountains, China. *American Journal of Primatology*, 73:845-851.
- Limeira, V.L.A.G. (1997). Behavioral ecology of *Alouatta fusca clamitans* in a degraded Atlantic Forest Fragment in Rio de Janeiro. *Neotropical Primates*, 5:116-117.
- López, M. Noceda, C., Colcombet, L. & Gauto, J. (2000). El sector agrario de la provincia de Misiones. INTA (Instituto Nacional de tecnología Agropecuaria), Estación Experimental Agropecuaria Montecarlo/Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Misiones, Eldorado. Reporte para FVSA (Fundación Vida Silvestre Argentina). Buenos Aires.
- Lundberg, J.G., Maeshal, L.G., Guerrero, J., Horton, B., Malabarba, C.S.L., Wesselingh, F. (1998). The stage of Neotropical fish diversification: a history of tropical South American rivers. En *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes.*: Malabarba, L.R., Reis, R.E., Vari, R.P., Lucena, Z.M., Lucena, C.A.S. (Eds.), Porto Alegre, pp. 13–48.
- Maciej, P., Fisher, J. & Hammerschmidt, K. (2011). Transmission characteristics of Primate Vocalizations: Implications for acoustic analyses. *PLoS ONE* 6(8): e23015. doi:10.1371/journal.pone.0023015
- Mack, D. (1979). Growth and development of infant red howling monkeys (*Alouatta seniculus*) in a free ranging population Vertebrate Ecology in the Northern Neotropics. J.F. Eisenberg, ed. Washington, D.C., Smithsonian, pp 127-136
- MacKenzie, D.I. (2006). Modelling the probability of use: the effect of, and dealing with detecting a species imperfectly. *Journal of wild management*, 70:367-374.
- Marler, P. (1957). Specific distinctiveness in the communication of signals of birds. *Bevaiour*, 11:13-39.

- Marler, P. (1965). Communication in monkeys and apes. En *Primate Behavior*, Devore, I., Holt, Rinehart & Winston (ed.), New York, pp. 544–584.
- Marler, P. (1973). A comparison of vocalizations of Red-tailed Monkeys and Blue Monkeys, *Cercopithecus ascanius* and *C. mitis*, in Uganda. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 33: 223-247.
- McComb, K., Packer, C., & Pusey, A.E. (1994). Roaring and numerical assessment in contests between groups of female lions, *Panthera leo*. *Animal Behaviour*, 47: 379–387.
- Mamede, S.B. & Alho, C.J.R. (2006). Response of wild mammals to seasonal shrinking-and-expansion of habitats due to flooding regime of the Pantanal, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 66:991-998.
- Marinho-Filho, J., Rodrigues, F.H.C., Guimarães, M.M., Reis, M.L. (1998). Os mamíferos da estação biológica Aguas Emendadas, Planaltina, DF. En *Vertebrados estação biológica Aguas Emendadas-Historia Natural e Ecologia em um fragmento de Cerrado do Brasil Central*, Marinho-Filho, J., Rodrigues, F.H.G., Guimarães, M.M. (eds.). GDF/SEMARH/IBAMA, Brasília Pp, 34-63.
- Martínez-Crovetto, R. (1963). Esquema fitogeográfico de la provincial de Misiones (República Argentina). *Bonplandia* I: 171-223.
- Mech, L. D. (1966). The wolves of Isle Royale. U.S. Fauna Series 7, Washington.
- Mendes, S.L. (1989). Estudo ecológico de *Alouatta fusca* (Primates: Cebidae) na Estação Ecológica de Caratinga. M. G. *Revista Nordestina de Biologia*, 6:71-104.
- Mendes, S.L., Rylands, A.B., Kierulff, M.C.M. & de Oliveira, M.M. (2008). *Alouatta guariba ssp. Guariba, spp clamitans*. En: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. <www.iucnredlist.org>.
- Milton, K. (1980). The foraging strategy of howler monkeys: A study in primates economics. New York: Columbia University Press.
- Milton, K. (1998). Physiological Ecology of Howlers (*Alouatta*): Energetic and Digestive Considerations and Comparison with the Colobinae. *International Journal of Primatology*, 19: 513–548.
- Milton, K., Windsor, D.M., Morrison, D. & Estribi, M.A. (1982). Fruiting phenology of two Neotropical *Ficus* species. *Ecology*, 63:752-762.
- Ministerio de Salud Pública y Bienestar Social Paraguay.(2008). Brote de Fiebre Amarilla en Paraguay. Boletín epidemiológico N 7 Año 6. Semana epidemiológica de 10 al 16/2/2008. 2p.
- Ministerio da Saúde do Brasil Secretaria de Vigilância em Saúde. (2008). Número de Mortes de *Alouatta* sp. notificados no Brasil, período de 2007 a maio de 2008. Gerência Técnica da Febre Amarela/COVEV/CGDT/DEVEP/SVS/MS. 1p.
- Miranda, J.M.D., Barbardi, I.P., Moro-Rios, R.F., Aguiar, L.M., Ludwig, G., Passos, F.C. (2004). Social structure of *Alouatta guariba clamitans*: A group with a dominant female, *Neotropical primates*, 12:135-138.
- Miranda, J.D.M. & Passos, F. (2004). Hábito alimentar de *Alouatta guariba* (Humboldt) (Primates, Atelidae) en Floresta de Araucaria, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 21:821-826.
- Miranda, J.M.D, Aguiar, L.M., Ludwig, G., Moro-Rios, R.F., Passos, F.C. (2005). The first seven months of an infant of *Alouatta guariba* (Humboldt) (Primates Atelidae): interactions and the development of behavioral patterns. *Revista brasileira de Zoologia*, 22:1191-1195.
- Mitani, J.C. & Stuht, J. (1998). The evolution of nonhuman primates loud calls: Acoustic adaptation for long distance transmission. *Primates*, 39: 171-182.

- Mittermeier, R.A., Turner, W. R., Larsen, F. W., Brooks, T.M. & Gascon, C. (2011). Global biodiversity conservation: The critical Role of Hotspots. En *Biodiversity Hotspots. Distribution and protection of conservation priority areas*. Zachos, F.E. & Habel, J.C. (eds.). Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2011.
- Mittermeier, R. A. (1987). Framework for primate conservation in the Neotropical region. En *Primate conservation in the Tropical Rain Forest*, Marsh, C.W. & Mittermeier, R. A. (eds.). Alan R. Liss, New York, Pp. 305-320.
- Mittermeier, R.A., Rylands, A. B., & Coimbra-Filho, A.F. (1988). Systematics: Species and subspecies-An update. En *Ecology and Behavior of Neotropical Primates*, Mittermeier, R.A., Rylands, A.B., Coimbra-Filho, A., & Fonseca, G.A.B. (eds.), Vol. 2, WWF, Washington, DC, pp. 13-75.
- Morellato, P.C. & Haddad, C.F.B. (2000). Introduction: The Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica*, 32:786-792.
- Morelli, T.L., King, S.J., Pochron, S.T., Wright, P. (2008). The rules of disengagement: takeovers, infanticide and dispersal in a rainforest lemur, *Propithecus edwardsi*. *Behaviour* 146: 499-523.
- Morton, E. S. (1977). On the occurrence and significance of motivation-structural rules in some bird and mammal sounds. *American Naturalists* 111: 855-869.
- Mudry, M.D., Nieves, M., Steinberg, E.R., Zunino, G.E. (2006). Orden Primates. En *Mamíferos de Argentina Sistemática y Distribución*. Bárquez, R.M., Díaz, M.M., Ojeda, R.A. (eds.). Pp: 86-89.
- Murray, C.M., Wroblewski, E., Pusey, A.E. (2007). New case of intra group infanticide in the Chimpances of Gombe National Park. *International Journal of Primatology*, 28:23-37.
- Napier, J.R. & Napier, P.H. (1967). A handbook of living primates. London: Academic Press.
- Neville, M.K. (1972). Social relationships within troops of red howler monkeys (*A. seniculus*). *Folia Primatologica* 18:47-77.
- Neville, M. K., Glander, K. E., Braza, F., and Rylands, A. B. (1988). The howling monkeys, genus *Alouatta*. En *Ecology and Behavior of Neotropical Primates*, Mittermeier, R. A., Rylands, A. B., Coimbra-Filho, A., & Fonseca, G. A. B. (eds.), Vol. 2, WWF, Washington, DC, Pp. 349-453.
- Oda, R. & Masataka, M. (1996). Interspecific responses of Ringtailed Lemurs to playback of Antipredator Alarm Calls given by Verreaux's Sifakas. *Ethology*, 102:441-453.
- 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.
- Oliveira, D.A.G. (2002). Vocalizações de longo alcance de *Alouatta fusca clamitans* e *Alouatta belzebul belzebul*: estrutura e contextos. Universidade de São Paulo.
- Oliveira-Filho, A.T. & Fontes, M.A.L. (2000). Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica*, 32:793-810.
- Orué, M.E. (2005). Descripción del repertorio vocal del mono aullador (*Alouatta caraya*) en una población del Noreste Argentino. Tesis de grado. Universidad Nacional de Mar del Plata. Departamento de Biología Facultad de Ciencias Exactas y Naturales Universidad Nacional de Mar del Plata

- Owren, M.J., Dieter J., Seyfarth R.M. & Cheney D.L. (1993). Vocalizations of Rhesus (*Macaca mulatta*) and Japanese (*M. fuscata*). *Developmental Psychobiology*, 26:389-406.
- Pautasso, A.A. (2008). Mamíferos de la provincia de Santa Fe, Argentina. Comunicaciones del Museo Provincial de Ciencias Naturales “Florentino Ameghino” (Nueva Serie), 13: 1-248.
- Pavé, R., Kowalewski, M.M., Peker, S., Zunino, G.E.(2010). Preliminary study of mother-offspring conflict in black and gold howler monkeys (*Alouatta caraya*). *Primates*, 51:221-226.
- Pelagi, E. (2008). Sharing the motivation to play: the use of signals in adult bonobos. *Animal behaviour*, 75:887-896.
- Peng-Fei, F., Wen, X., Sheng, H., & Xue-Long, J. (2009). Singing Behavior and Singing Functions of Black-Crested Gibbons (*Nomascus concolor jingdongensis*) at Mt. Wuliang, Central Yunnan, China. *American Journal of Primatology*, 71: 539–547.
- Pereira, R.F., Gonçalves, A.M., de Melo, F.R., Feio, R.N.(1995). Primates of the vicinity of Viçosa, Minas Gerais Brazil. *Neotropical Primates*, 3:171-173.
- Peres.(1990). A Harpy eagle successfully captures an adult male red howler. *The Wilson Bulletin*, 102:561-562.
- Phillips, S.J., Dudík, M., Schapire, R.E., (2004). A Maximum Entropy approach to species distribution modeling. Proceedings of the 21st International Conference on Machine Learning, Banff, Canada, 2004.
- Phillips, S.J., Anderson, R.O., Schapire, R.E. (2006). Maximum Entropy modeling for species geographic distribution. *Ecological modeling*, 190:231-259.
- Phillips, S.J., Dudík, M., Elith, J., Graham, C.H., Lehman, A., Leathwick, J., Ferrier, S. (2009). Sample selection bias and presence-only distribution models: implications of background and pseudo-absence data. *Ecological Applications*, 19:181-197.
- Pinto, L.P., Costa, C.M.R, Strier, K.B., da Fonseca, G.A.B. (1993). Habitat, Density and Group size of Primates in a Brazilian Tropical forest. *Folia Primatologica*, 61:135-143.
- Pinto, L.P., & Setz, E.Z.F. (2000). Sympatry and new locality for *Alouatta belzebul discolor* and *Alouatta seniculus* in the Southern Amazon. *Neotropical Primates*, 8, 61–93.
- Placci, L. (1995). Estructura y comportamiento fenológico en relación a un gradiente hídrico en bosques del Este de Formosa, Argentina [PhD Dissertation]. Universidad Nacional de La Plata, Argentina.
- Podgaiski, L.R. & Jardim, M.M. (2009). Early behavioural development of a free ranging howler monkey infant (*Alouatta guariba clamitans*) in Southern Brazil. *Neotropical Primates*, 16:27-31.
- Printes, R.C. (1999). The Lami Biological Reserve, Rio Grande do Sul, and the danger of power lines to howlers in urban reserves. *Neotropical Primates*, 7:135-137.
- Printes, R.C., Liesenfeld, M.V.A., Jerusalinsky, L. (2001). *Alouatta guariba clamitans* Cabrera 1940: A new Southern limit for the species and neotropical primates, *Neotropical Primates*, 9:118-121
- Pulliam, H.R. (2000). On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3: 349–361.
- Pyritz, L.W., Büntge, A.B.S., Herzog, S.K., Kessler, M. (2010). Effects of habitat structure and fragmentation on diversity and abundance of primates in Tropical deciduous Forests in Bolivia. *International Journal of Primatology*, 31:796-812.

- Ramakrishnan, U. & Coss, R.G. (2000). Recognition of heterospecific alarm vocalizations by Bonnet Macaques (*Macaca radiata*). *Journal of Comparative Psychology*, 141:3-12.
- Ramírez-Llorens, P., Di Bitetti, M.S., Baldovino, M.C., Janson, C.H. (2008). Infanticide in black capuchin monkeys (*Cebus apella nigrurus*) in Iguazú National Park, Argentina. *American Journal of Primatology*. 70:472-484.
- Reddy, S., Dávalos, L.M., (2003). Geographical sampling bias and its implications for conservation priorities in Africa. *Journal of Biogeography*, 30, 1719–1727.
- Rocha-Mendes, F., Mikich, S.B., Bianconi, G.V., Pedro, W.A. (2005). Mamíferos do Município de Fênix Paraná, Brasil: etnozoológia y conservaçãon. *Revista Brasileira de zoología*, 22:991-1002.
- Rodrigues, F.H.G., Silveira, L., Jácomo, A.T.A., Carmignotto, A.P., Bezerra, A.M.R., Cunha Coelho, E., Garbogini, H., Pagnozzi, J. & Hass, A. (2002). Composição e caracterização da fauna de mamíferos do Parque Nacional das Emas, Goiás, Brasil. *Revista brasileira de Zoologia*, 19:589-600.
- Ruch TC. (1959). Diseases of laboratory primates. Philadelphia: Saunders. 598p
- Rudran, R. (1979). The demography and social mobility of a red howler (*Alouatta seniculus*) population in Venezuela. En *Vertebrate Ecology in the Northern Neotropics*, J.F. Eisenberg, (ed.). Washington, D.C, Smithsonian Institution Press, Pp: 107–126.
- Rudran, R. & Fernández-Duque, E. (2003). Demographic changes over thirty years in a red Howler monkey population in Venezuela. *International Journal of Primatology*, 24:925-947.
- Rumiz, D. (1990). *Alouatta caraya*: Population density and demography in Northern Argentina. *American Journal of Primatology*, 21: 279–294.
- Ryan, S.J., Philip, T.S., Milton, K. & Getz, W.M. (2008). Intersexual conflict and group size in *Alouatta palliata*: A 23-year Evaluation. *International Journal of Primatology*. 29:405-420.
- 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.
- Rylands, A., Mittermeier, R.A., Rodríguez Luna, E. (1995). A species list for the New World primates (Platirrhini): Distribution by country, Endemism, and conservation status according to the Mace-Land system. *Neotropical Primates 3* (suplemento):113-160.
- Santa Cruz, A.C.M., Borda, J.T., Patiño, E.M., Gómez, L., Zunino, G. (2000). Habitat fragmentation and parasitism in howler monkeys (*Alouatta caraya*). *Neotropical primates*, 8:146-148.
- Santos Angonesi, P., Almeida-Silva, B., Lucena Mendes, S., dos Santos Pyrrho, A. (2009). Endoparasitos em Muriquis-do-Norte Isolados em Pequeno Fragmento de Mata Atlântica. *Neotropical Primates*, 16:15-18.
- Scott, J.M., Heglund, P.J., Morrison, M.L., Haufler, J.B., Raphael, M.G., Wall, W.A., Samson, F.B. (Eds.), (2002). Predicting Species Occurrences: Issues of Accuracy and Scale. Island Press, Washington, DC.
- Schaller, G. (1983). Mammals and their biomass on a brazilian Ranch. *Arquivos de Zoologia*, 31:1-36.
- Segatto Melo, E. & Santos-Filho, M. (2007). Efetos da BR-070 na provincia cerrana de Cáceres, Mato Grosso sobre a comunidades de vertebrados silvestres. *Revista brasileira de Zoociências*, 9:185-192.

- 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.
- Sekulic, R. (1983). The effect of female call on male howling in red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *International Journal of Primatology*, 4, 291–305.
- Sekulic, R. & Chivers, D.J. (1986). The significance of call duration in howler monkeys. *International Journal of Primatology*, 7: 183-190.
- Seyfarth, R.M. & Cheney, D.L. (1986). Vocal development in vervet monkeys. *Animal Behaviour*. 34:1640-1658.
- Seyfarth, R.M. & Cheney, D.L (1997a). Some general features of vocal development in non human primates. En *Social influences on vocal development*, M. Hausberger & CM Snowdon (eds.), pp:249-273. Cambridge. Cambridge University Press.
- Seyfarth, R.M. & Cheney. D.L (1997b). Behavioral mechanism underlying vocal communication in nonhuman primates. *Animal Learning and Behavior*, 25:249-267.
- Shlichte, H.J. (1978). A preliminary report on the habitat utilization of a group of howler monkey (*Alouatta villosa pigra*) in the National Park of Tikal, Guatemala. En *The ecology of arboreal folivores*, GG Montgomery (ed.). Washington DC. Smithsonian Institution Press.
- Shoemaker, A.H. (1978). Observations on howler monkeys, *Alouatta caraya* in captivity. *Der Zoologische Garten* 48:225-234.
- Silva Jr., E.C., (1981). A preliminary survey of brown howler monkeys (*Alouatta fusca*) at the Cantareira Reserve. *Revista Brasileira de Biología*, 41:897-909.
- Simon, M.F., Grether, R.P., De Queiroz, L., Skema, C., Pennington, R.T., Hughes, C.E. (2009). Recent Assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by insitu evolution of adaptations to fire. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0903410106, 106:20359-20364.
- Snowdon, C.T. (1990). Language capacities of nonhuman primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 33:215-243.
- Steinmetz, S. (2005). Vocalizações de longo alcance como comunicação intra-grupal nos bugios (*Alouatta guariba*). *Neotropical Primates*, 13, 11–15.
- Strier, K., Mendes, S., & Santos, R. (2001). Timing of births in sympatric Brown howler monkeys (*Alouatta fusca clamitans*) and Northern Muriquis (*Brachyteles arachnoides hypoxanthus*). *American Journal of Primatology*, 55: 87–100.
- Sussman, R. & Garber, P. A.(2004). Rethinking sociality. Cooperation and Aggression among primates. En: *The Origins and Nature of Sociality*. R.W.Sussman & A. Chapman (eds.). Aldine De Gruyter, New York. Pp. 161-190.
- Thorington, R.W. Jr., Rudran, R. & Mack, D. (1979). Sexual dimorphism of *Alouatta seniculus* and observations on capture techniques. En *Vertebrates Ecology in the Northern Neotropics*, J.F. Eisenberg (ed.). Washington DC: Smithsonian Institution Press.
- Thorington, R.W. Jr., Ruíz, J.C., Eisenberg, J.F.(1984). A study of a black howling monkey (*Alouatta caraya*) population in Northern Argentina. *American Journal of Primatology*, 6:357-366.
- Tognelli, M.F., Roig-Juñent, S.A., Marvaldi, A.E., Flores, G.E. & Lobo, J.M., (2009). An evaluation for methods on modelling distribution of Patagonian insects. *Revista Chilena de Historia Natural*, 82: 347-360.
- Trivers, R.L. (1974). Parent–offspring conflict. *Am Zool* 14:249–264.

- 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. *American Journal of Primatology*, 71, 153–164.
- Van Schaik, C. P. & Kappeler PM (1997). Infanticide risk and the evolution of male-female association in primates. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 264: 1687-1694.
- Vaz, S.M. (1998). Primates in the Desengano State Park, Rio de Janeiro Brazil. *Neotropical primates* 6:127-128.
- Vaz, S.M. (2005). Mamíferos coletados en Pedra Branca, Municipio de Paraty, Rio de Janeiro Brasil. *Revista brasileira de Zoología*, 22:1164-1169.
- Viégas Sallis, E.S., Reis Souza de Barros, V.L., Garmátz, S.L., Almeida Figuera, R., Luhers Graca, D. (2003). A case of yellow fever in a brown howler monkey (*Alouatta fusca*) in Southern Brazil. *Journal of Veterinary Diagnostic Investigation* 15:547–576.
- Villalba, J.S., Priogini, C.M., Sappa, A.C. (1995). Sobre la posible presencia de *A. caraya* en Uruguay. *Neotropical primates*, 3:173-174.
- Voland E. (1977). Social play behavior of common marmoset (*Callithrix jacchus* Erxl., 1777) in captivity. *Primates*, 18:883–901.
- Wallace, R.B., Painter, R.L.E., & Taber, A.B. (1998). Primate diversity, habitat preferences, and population density estimates in Noel Kempff Mercado National Park, Santa Cruz Department, Bolivia. *American Journal of Primatology*, 46, 197–211.
- Wallace, R.B., Painter, R.L.E., Rumiz, D.I., Taber, A.B. (2000). Primate diversity, distribution and relative abundances in the Rios Blanco y Negro Wildlife Reserve, Santa Cruz Department, Bolivia. *Neotropical Primates*, 8:24–28.
- Wallace, R.B., H. Lopez-Strauss, N.I. Mercado & Z.R. Porcel. (2011). Base de Datos Nacional de Mamíferos Medianos y Grandes de Bolivia. DVD.Wildlife Conservation Society, La Paz, Bolivia. *En prensa*.
- Wang, E. & Milton, K. (2003). Intragroup social relationships of male *Alouatta palliata* on Barro Colorado Island, Republic of Panama. *International Journal of Primatology*, 24:1227-1243.
- Whitehead, J.M. (1987). Vocally mediated reciprocity between neighbouring groups of mantled howling monkeys, *Alouatta palliata palliata*. *Animal Behaviour*, 35, 1615–1627.
- Whitehead, J.M. (1989). The effect of the location of a simulated intruder on responses to long-distance vocalizations of mantled howling monkeys, *Alouatta palliata palliata*. *Behaviour*, 108, 73–103.
- Whitehead, J.M. (1995). Vox Alouattinae: a preliminary survey of the acoustic characteristics of long distance calls of howling monkeys. *International Journal of Primatology*, 16, 121–144.
- Wilson, S.C. & Kleiman, D.G. 1974. Eliciting play: A comparative Study. *American Zoologist*, 14:341-370.
- Wilson, D.E. & Reeder, D.M. (2005). Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference (3rd Ed.). J. Hopkins Unniversity Press, 2-142 pp.
- Wolfheim, J. H. (1983). *Primates of the World*, University of Washington Press, Seattle
- Wrangham, R.W. (1980). An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour*, 75, p. 262-300.

- Wright, P.C. (1995). Demography and life history of free ranging *Propithecus diadema edwardsi* in Ranomafana National Park, Madagascar. *International Journal of Primatology*, 16:835-854.
- Zahavi, A. (1977). The cost of honesty (Further remarks on the handicap principle). *Journal of Theor. Biology*, 67:603-605.
- Zuberbühler, K., Noë, R., & Seyfarth, R. (1997). Diana monkey long-distance calls: messages for conspecifics and predators. *Animal Behaviour*, 53, 589–604.
- Zuberbühler, K. (2000). Interspecific semantic communication in two forest monkeys. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 267: 713-718.
- Zunino, G.E. (1986). Algunos aspectos de la ecología y etología del mono aullador negro (*Alouatta caraya*) en hábitats fragmentados. Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.
- Zunino, G. E. (1996). Reproducción del mono aullador negro *Alouatta caraya* (Primates, Cebidae) en el noreste de la Argentina. Museo Argentino de Ciencias Naturales. *Extra*, 133 (Nueva Serie), 1–10.
- Zunino, G. E., & Bravo, S. P. (1996). Characteristics of two types of habitat and the status of the howler monkey (*Alouatta caraya*) in Northern Argentina. *Neotropical Primates*, 4: 48–50.
- Zunino, G. E., Gonzalez, V., Kowalewski, M. M., & Bravo, S. P. (2001). *Alouatta 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, 966–975.

Apéndice I

Tabla II2: Localidades de *A. caraya* (provenientes de las tres fuentes mencionadas en la sección de Materiales y Métodos del Capítulo II), utilizadas para modelar la distribución potencial de esta especie en Sudamérica. PN: Parque Nacional, PP: Parque Provincial, PE: Parque Estadual, Rva: Reserva, R: Río, Faz: Fazenda (Estancia). E. Bio: Estación Biológica. En los casos de especímenes depositados en Museos está incluido también el nombre del colector y el lugar donde se encuentra depositado el espécimen.

| ESPECIE | PAÍS | LOCALIDAD | LATITUD | LONGITUD | FUENTE |
|------------------|--------|---------------------------------|---------|----------|----------------------------------|
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Burití (Parnaguá) | -10.30 | -44.65 | A.Wachsmund (MHN de Viena) |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | PN Serra do Capivara | -8.90 | -42.75 | de A. Moura & McConkey 2007 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Mato Grosso | -15.08 | -59.95 | J. Natterer (MHN de Viena) |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Villa María NNE Cáceres | -16.07 | -57.68 | J. Natterer (MHN de Viena) |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Cuiabá | -15.53 | -56.08 | J. Natterer (MHN de Viena) |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Ciudad de Mato Grosso | -15.02 | -59.95 | J. Natterer (MHN de Viena) |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Rancho Descalvados | -16.75 | -57.7 | K. P. Schmidt MHN Field (GBIF) |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Alto Xingú | -11.42 | -53.83 | Hirsh et al. 1991, Gregorin 2006 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Faz. Brilhante, Campo Grande | -20.45 | -54.35 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Ilha de Taimão | -12.65 | -56.87 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Paratubal | -16.70 | -57.73 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | R. das Mortes | -13.85 | -53.05 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | R. Jaburu | -16.15 | -57.00 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | R. do Quilombo | -15.45 | -55.73 | Bonvicino et al. 2001 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Pocone | -16.22 | -56.62 | Rodrigues et al. 2002 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Barão de Melgaço | -16.18 | -55.95 | Rodrigues et al. 2002 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Rva. Bio. Municipal Mario Viana | -14.70 | -52.35 | Bocchiglieri 2010 |

| ESPECIE | PAÍS | LOCALIDAD | LATITUD | LONGITUD | FUENTE |
|------------------|--------|-------------------------------------|---------|----------|-----------------------------------|
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Rva. N. Nova Querência | -20.72 | -54.92 | Godoi et al. 2004 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Barra do Ivinheima | -22.27 | -52.65 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Corumba | -19.00 | -57.65 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Caçeres | -16.07 | -57.65 | Segatto Melo & Santos -Filho 2007 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Aquidauana | -20.30 | -55.75 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Miranda | -20.23 | -56.35 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Paianguás Corumba | -18.38 | -57.17 | Rodrigues et al. 2002 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Bodoquena Mountains | -20.70 | -56.85 | Cáceres et al. 2007 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Pantanal (Faz. Nhumirim) | -18.98 | -56.65 | da Cunha & Byrne 2006 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | R. Negro E. bio. UNIDERP Pantanal | -30.30 | -55.30 | Mamede & Alho 2006 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Faz. Acurizal (Pantanal) | -17.75 | -57.62 | Schaller 1983 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Mata do Bugio | -23.37 | -53.75 | Aguiar et al.2007a |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Paredão das Araras | -23.35 | -53.73 | Aguiar et al.2007a |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | PN Ilha Grande | -23.25 | -53.67 | Aguiar et al. 2007a |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Isla Mutum | -22.76 | -53.32 | Aguiar et al. 2007 b |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Isla Puerto Rico | -22.75 | -53.27 | Aguiar et al. 2007 b |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Isla Gaviota | -22.77 | -53.36 | Aguiar et al. 2007b |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Isla Japonesa | -22.79 | -53.34 | Aguiar et al. 2007 b |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Isla Bandeirantes | -23.10 | -50.35 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Isla Longa, Querencia do Norte | -23.08 | -53.48 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Isla das sete Quedas (Ilha Grande) | -23.75 | -54.05 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | R. Paracai | -23.68 | -53.95 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Cerro dos Negros | -29.55 | -54.97 | Bicca Marques et al. 2008 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Alegrete | -29.62 | -56.28 | Bicca Marques 1994 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | São Borja | -28.53 | -55.80 | M. Repening (observación) |

| ESPECIE | PAÍS | LOCALIDAD | LATITUD | LONGITUD | FUENTE |
|------------------|--------|---|---------|----------|------------------------------|
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Boa vista do Incra (Faz. do Itapevi) | -28.90 | -53.50 | Leiroz Codenotti et al. 2002 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Tupanciretá (Legao do Celso) | -29.10 | -53.97 | Leiroz Codenotti et al. 2002 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Tupanciretá (Granja part. Sr. Castro) | -28.97 | -53.62 | Leiroz Codenotti et al. 2002 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Boa Vista do Incra (Faz. Lagoa) | -28.92 | -53.35 | Leiroz Codenotti et al. 2002 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Campos Borges (Campos do S. Pedro) | -28.87 | -52.95 | Leiroz Codenotti et al. 2002 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Fortaleza dos Valos (Faz. do Angico) | -28.92 | -53.35 | Leiroz Codenotti et al. 2002 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Boa Vista do Incra (Faz. Santa María) | -28.98 | -53.47 | Leiroz Codenotti et al. 2002 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Bozano (Ijuí) Granja Costa de beber | -28.95 | -53.63 | Leiroz Codenotti et al. 2002 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Cruz Alta (Faz. tres capoes) | -28.82 | -53.60 | Leiroz Codenotti et al. 2002 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Jari (propiedad partiular) | -29.28 | -54.20 | Leiroz Codenotti et al. 2002 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Julio de Castillos (Faz. Coixinha bonita) | -29.02 | -53.58 | Leiroz Codenotti et al. 2002 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Bossoroça (Escoteiros Guaranis) | -28.70 | -54.78 | Leiroz Codenotti et al. 2002 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Santiago (terreno particular urbano) | -29.17 | -54.87 | Leiroz Codenotti et al. 2002 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | São Francisco de Assis | -29.08 | -55.15 | Leiroz Codenotti et al. 2002 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Beco Xavier | -29.00 | -53.67 | Bicca-Marques et al 2009 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Faz. Casamata. (L. Gonzaga) | -28.42 | -54.95 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Faz. Morais (L. Gonzaga) | -28.42 | -54.95 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Santa Rita de Cássia (Ibipetuna) | -11.83 | -44.87 | Chame & Olmos 1997 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Cotegipe | -11.83 | -44.20 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Carinhanha | -14.33 | -43.47 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Cotegipe R. das Neves | -11.83 | -44.20 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Faz. Pé de Jose, Bambusada | -14.33 | -43.72 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Malhada | -14.33 | -43.47 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Santa Rita de Cassia | -11.32 | -44.50 | Hirsh et al. 1991 |

| ESPECIE | PAÍS | LOCALIDAD | LATITUD | LONGITUD | FUENTE |
|------------------|----------|-------------------------------------|---------|----------|--------------------------------------|
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Sin nombre | -16.00 | -50.0 | L. Westin GBIF Suecia |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Aragarsas | -15.88 | -52.22 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Barra do R. S. Domingo | -16.18 | -48.75 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | PN das Emas | -18.25 | -52.88 | Rodrigues et al. 2002 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Parque Nacional Chapada Diamantina | -11.23 | -41.72 | Guedes Pereira & Geise 2009 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Municipio de Serranopolis | -18.28 | -51.97 | Benites & Mamede 2008 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Alto Paranaíba | -9.10 | -45.97 | Chamé & Olmos 1997 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Teresopolis | -22.43 | -42.9833 | Museo Field |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | PN Serra do Cipó | -19.25 | -43.52 | De Carvalho Oliveira et al. 2003 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | PN Grande Sertão Varedas | -14.77 | -45.78 | sin autor |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Faz. Cagado, Presidente Olegario | -18.57 | -46.52 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Curvelho | -18.75 | -54.42 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. caraya</i> | Brasi | Ser. De Santa María. Pirapora | -17.33 | -44.88 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Volta Grande | -21.77 | -42.53 | Bochiglieri 2010 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Faz. Agua limpia | -15.93 | -47.90 | Barros H. & Jardim Cavalcante 2004 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | PN de Brasilia | -15.70 | -47.97 | Bochiglieri 2010 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | E. bio. Aguas Emendadas, Planaltina | -15.48 | -47.68 | Marinho-Filho et al. 1998 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Concepcion do Araguaia | -8.25 | -49.27 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Itapura | -20.63 | -51.50 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | R. Grande (Mato Grosso de Barretos) | -23.87 | -46.47 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Jatai | -21.55 | -47.85 | Bochiglieri 2010 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | PE Vassununga | -21.72 | -47.58 | Bochiglieri 2010 |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Pequeno | -12.38 | -61.13 | Iwanaga & Ferrari 2002 |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | E. bio. Los Tres Gigantes | -20.08 | -58.13 | H. del Castillo et al. (observación) |

| ESPECIE | PAÍS | LOCALIDAD | LATITUD | LONGITUD | FUENTE |
|------------------|----------|---|---------|----------|--|
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | Ea. 42 35 km (NO de Puerto Bahía Negra) | -20.05 | -58.17 | R. Clay et al. (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | Ea. Sorpresa | -19.78 | -58.67 | H. del Castillo & JK (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | Establecimiento Fortín Patria | -19.92 | -58.58 | J.K et al. (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | Kamba akâ | -19.83 | -58.73 | Güyra-Paraguay |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | Ea. Chovoreka | -19.58 | -58.68 | Güyra-Paraguay |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | Línea 14 Camp | -19.78 | -59.37 | H. del Castillo & JK (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | Fuerte Olimpo | -21.03 | -57.87 | H. Del Castillo & PDS (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | Ea. Faro Moro | -21.73 | -60.02 | A. Giordano (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | Ea. Rancho Aroma | -24.05 | -58.58 | H. del Castillo (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | Ea. La Gauloise, ruta 9 | -24.67 | -57.67 | H. del Castillo & R. Clay (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | Arroyo Tagatiyami | -22.67 | -57.55 | JK et al. (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | Ea. Garay cue S.A. Massimo Coda | -22.70 | -57.38 | H. del Castillo (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | PN Serrania San Luis | -22.60 | -57.43 | MNHNP (1996) Güyra-Paraguay |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | Rva. Privada Estrella (Ea. Estrella) | -22.10 | -57.72 | H. del Castillo & M. Velilla (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | PN Paso Bravo, | -22.42 | -57.17 | A. Vida (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | Ea. Primavera, playa Primavera | -23.07 | -57.50 | H. del Castillo (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | Mariano Roque Alonso, ruta 3. | -25.17 | -57.42 | H. del Castillo (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | PN YPACARAY: San Bernardino | -25.25 | -57.33 | H. del Castillo (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | Arroyos y Esteros | -25.00 | -57.00 | H. del Castillo (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | Laguna Blanca | -23.85 | -56.30 | H. del Castillo & PDC (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | Ea. Ka'i rague (Amambay) | -23.23 | -56.20 | H. del Castillo (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | Estero Milagro | -23.48 | -57.40 | H. del Castillo, RE, JLC, JK (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | Rva. Natural Bosque Mbaracayú | -24.12 | -55.38 | Güyra-Paraguay |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | PN Mbaracayú, Salto del Guairá | -24.05 | -54.28 | Güyra-Paraguay |

| ESPECIE | PAÍS | LOCALIDAD | LATITUD | LONGITUD | FUENTE |
|------------------|----------|---|---------|----------|-------------------------------|
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | Ea. Tapytá | -26.23 | -55.97 | Güyra-Paraguay |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | Rva. Natural Privada Dtado. Rivas | -24.33 | -54.42 | Güyra-Paraguay |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | Rva. Bio. Carapá, ITAIPU | -24.27 | -53.53 | Guyra-Paraguay |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | EA. La Graciela (Arasapé). | -26.57 | -56.82 | Güyra-Paraguay |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | Yacyreta, Isla y Bosque de Arary | -27.45 | -56.80 | Güyra-Paraguay |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | Ea. de Victor Viveros (Guazu cua). | -26.87 | -57.82 | Güyra-Paraguay |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | Ea. Redondo, ex retiro de Ea. Yacaré | -26.57 | -58.05 | H. del Castillo (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | Ea. Cambushi (Kambushi=Cántaro) | -26.38 | -57.77 | H. del Castillo (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | Ea. SQP (Salvese Quien Pueda) | -26.58 | -57.78 | H. del Castillo (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | Pilar, capital Dpto. Ñeembucú | -26.87 | -58.30 | H. del Castillo (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | Estancia San Solano | -27.08 | -58.90 | H. del Castillo (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | San Rafael, Neu (Nueva) Gambach | -26.63 | -55.65 | Güyra-Paraguay |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | San Rafael, Kanguery, Guyra Paraguay | -26.52 | -55.77 | Güyra-Paraguay |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | Rva. N privada Golondrina | -24.58 | -55.30 | H. del Castillo & MCV |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | Kaaguy rory, Caaguazú | -24.73 | -55.67 | Güyra-Paraguay |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | Ea. Arakanguy (D. A. Retamozo) | -25.92 | -55.17 | Güyra-Paraguay |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | Rva. Bio. Itabo | -25.03 | -54.70 | Güyra-Paraguay |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | Tati Yupi, Refugio Biológico de Itaipu. | -25.37 | -54.57 | Güyra-Paraguay |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | Rva. Bio. Limoy, ITAIPU | -24.72 | -54.37 | Güyra-Paraguay |
| <i>A. caraya</i> | Paraguay | Puerto Ibabobo | -23.70 | -57.2 | GT Seton MHN Field (GIBF) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | PN Kempf Mercado (Lago Caimán) | -13.60 | -60.92 | Wallace et al. 1998 |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | PN Kempf Mercado (Las Gamas) | -14.80 | -60.38 | Wallace et al. 1998 |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Rva. de R. Negro y R. Blanco (Pajalar) | -14.95 | -63.52 | Wallace et al. 2000 |

| ESPECIE | PAÍS | LOCALIDAD | LATITUD | LONGITUD | FUENTE |
|------------------|---------|--|---------|----------|------------------------------------|
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Santa Cruz | -17.80 | -63.17 | Anderson et al. 1997 |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Rio Parapeti (Guaripembi) | -19.43 | -63.52 | Anderson et al. 1997 |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | J. Botanico de Santa Cruz de la Sierra | -17.77 | -63.05 | Pyritz et al. 2010 |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Cordillera | -18.87 | -62.35 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Chiquitos | -17.83 | -60.72 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Andres Ibanhez | -18.10 | -63.53 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Florida | -18.03 | -63.87 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Ichilo | -17.30 | -63.70 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Ichilo | -17.42 | -63.83 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Ñuflo de Chaves | -16.50 | -61.83 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Ichilo | -17.20 | -63.62 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | M. M. Caballero | -17.85 | -64.35 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Rio Beni, Orión | -14.50 | -67.1667 | A.M Olalla, GBIF Suecia |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | 70km al N. de Trinidad | -14.78 | -64.95 | A. B. Hennessey (Macaulay Library) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Agua dulce (Mamoré) | -13.07 | -64.8167 | ML Kuns MHN Field (GIBF) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | R. Yacumaná (a 10 km N. S.Rosa) | -14.17 | -66.87 | Büntge & Pyritz 2007 |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Cerca del Rio Mamoré | -12.43 | -65.18 | Anderson et al. 1997 |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Boca del Rio Machupo | -12.57 | -64.42 | Anderson et al. 1997 |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Agua dulce 10 km de S Joaquin | -13.00 | -64.82 | Anderson et al. 1997 |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Cerca de San Joaquin | -13.07 | -64.82 | Anderson et al. 1997 |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | 15 km al SO de San Joaquin | -13.17 | -64.92 | Anderson et al. 1997 |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | 8 km al norte de Exaltación | -13.20 | -65.25 | Anderson et al. 1997 |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | 12 k al norte de Magdalena | -13.22 | -64.13 | Anderson et al. 1997 |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Yutiolo | -13.25 | -64.82 | Anderson et al. 1997 |

| ESPECIE | PAÍS | LOCALIDAD | LATITUD | LONGITUD | FUENTE |
|------------------|---------|--------------------------|---------|----------|----------------------------------|
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | 6 km boca del rio Yacuma | -13.63 | -65.45 | Anderson et al. 1997 |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Puerto Caballo | -13.72 | -65.35 | Anderson et al. 1997 |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Los Totumu | -14.00 | -63.08 | Anderson et al. 1997 |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Boca del rio Yacuma | -13.63 | -65.38 | Anderson et al. 1997 |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Espíritu | -14.13 | -66.40 | Anderson et al. 1997 |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Mojos (Orión) | -14.43 | -67.00 | Anderson et al. 1997 |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Boca del Rio Ibare | -14.62 | -64.95 | Anderson et al. 1997 |
| <i>A. caraya</i> | bolivia | Gral. Jose Ballivian | -14.13 | -66.40 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Yacuma | -13.63 | -66.07 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Yacuma | -13.75 | -66.12 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Yacuma | -13.73 | -66.13 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Yacuma | -13.75 | -66.15 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Yacuma | -13.80 | -66.13 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Yacuma | -13.75 | -66.03 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Yacuma | -13.73 | -66.05 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Yacuma | -13.72 | -65.82 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Yacuma | -13.72 | -66.42 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Gral. Jose Ballivian | -13.82 | -66.48 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Marban | -15.13 | -64.75 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Marban | -15.38 | -64.60 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Mamoré | -13.93 | -64.43 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Mamoré | -13.60 | -64.98 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Marban | -15.47 | -64.55 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Marban | -15.43 | -64.58 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |

| ESPECIE | PAÍS | LOCALIDAD | LATITUD | LONGITUD | FUENTE |
|------------------|-----------|--|---------|----------|---|
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Marban | -15.51 | -64.52 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Marban | -15.42 | -64.57 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Gral. Jose Ballivian | -13.82 | -66.48 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Marban | -15.30 | -64.80 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Marban | -15.25 | -64.20 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Marban | -15.20 | -64.78 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Marban | -15.13 | -64.72 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Marban | -15.17 | -64.67 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Marban | -15.20 | -64.67 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Marban | -15.22 | -64.72 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Itenez | -13.68 | -63.78 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Itenez | -13.25 | -63.70 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | Abel Iturralde (Ixiamas) | -13.75 | -68.13 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |
| <i>A. caraya</i> | Bolivia | PN Carrasco | -17.35 | -65.00 | Wallace et al. 2011. (en prensa) |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | Puerto Deseado (Misiones) | -25.78 | -54.01 | Bertolini & Gil 1999 |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | Cnia. Lanusse (Falso Urugua-í, Misiones) | -26.00 | -54.28 | Gallardo et al. 1986 |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | PN Iguazu (seccional Mbocay), Misiones | -25.67 | -54.50 | P. Tujague y Gpaque. R. Melzew |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | Arroyo Uruguaí, Misiones | -25.94 | -54.26 | J. Crespo MACN B. Rivadavia |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | Sin nombre | -25.9 | -54.6 | PS Humphrey Museo Peabody |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | PP Papel Misionero, Misiones | -26.98 | -54.15 | I. Holzmann, J. Segovia & C. Maciel (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | Rva. privada Itacuarahyg, Misiones | -26.43 | -54.49 | I. Holzmann & JI Areta (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | Yacutinga Lodge, Misiones | -25.58 | -54.07 | I. Holzmann (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Brasil | Cerca de Pau de Ferro, Rio G. do Sul | -28.08 | -55.50 | I. Holzmann & C. Acosta (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | PP El Piñalito, Misiones | -26.43 | -53.83 | Di Bitetti et al. 1994; Agostini et al. 2008 |

| ESPECIE | PAÍS | LOCALIDAD | LATITUD | LONGITUD | FUENTE |
|------------------|-----------|---|---------|----------|----------------------------------|
| <i>A. caraya</i> | Argentina | Rva. Vida Silvestre Yaguarundy, Misiones | -26.70 | -54.27 | G. Pugnali (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | Prop. Privada Güira pé, Misiones | -25.51 | -54.12 | Jl. Areta (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | PP Horacio Foerster, Misiones | -25.85 | -53.87 | Gpaque. E. Pizzio (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | PP Salto Encantado, Misiones | -27.06 | -54.83 | Gpaque. Abramson (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | PP Uruguái (destacamento Uruzú), Misiones | -25.85 | -54.17 | Gpaque. Peña R. (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | PP Crovetto, Misiones | -27.74 | -55.57 | Gpaque. C. Chavés (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | PP Cañadón de Profundidad, Misiones | -27.56 | -55.72 | Gpaque. C. Chavés (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | PP Caá Yará, Misiones | -26.88 | -54.23 | Gpaque. V. Maciel |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | Isla Brasileira | -27.33 | -58.67 | Kowalewsky & Garber 2010. |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | PN Chaco | -26.8 | -59.6 | R. Pfoh (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | R.Paraguay a 10 Km de Pto. Bermejo | -26.92 | -59.50 | Thorington et al. 1984 |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | Canrya | -27.50 | -61.00 | AE Ros (GBIF Suecia) |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | Rio Oro | -27.00 | -59.00 | AE Ros (GBIF Suecia) |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | Las Palmas y el Perdido | -26.81 | -58.81 | Nazara & Amigo MACN B. Rivadavia |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | Cerca de Resistencia | -27.42 | -59.00 | E. Lestani (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | Ilha Yuruhata | -28.28 | -59.28 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | Rincon Santa Maria (Ituzaingo) | -27.58 | -56.68 | I. Roesler (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | San Juan de Poriahu Loreto | -27.77 | -57.27 | I. Roesler (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | Conia. Garabi | -28.22 | -55.78 | I. Roesler (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | Estancia Rincón de Luna, Concepción | -28.47 | -58.24 | Crespo JA MACN B. Rivadavia |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | Manantiales | -27.92 | -58.10 | I Apóstol MACN R. Rivadavia |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | Rio Aguapey | -27.80 | -55.99 | WH Partridge MACN R. Rivadavia |

| ESPECIE | PAÍS | LOCALIDAD | LATITUD | LONGITUD | FUENTE |
|------------------|-------------|--|----------------|-----------------|-------------------------------------|
| <i>A. caraya</i> | Argentina | Ituzaingó | -27.47 | -56.73 | Santa Cruz et al. 2000 |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | PN Mburucuyá | -27.98 | -58.00 | Jl Areta (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | E. bio. De Corrientes EBCO | -27.50 | -58.68 | Rumiz 1990; Zunino et al. 2007 |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | Cerca del Río Paraná, Bella Vista | -28.50 | -59.05 | Oregon Reg. Primate Rsch. MHN Field |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | Goya | -29.14 | -52.26 | Exp. Museo MCN de La Plata |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | Ea. Santa Tecla | -27.63 | -56.37 | A. Umana MCN de La Plata |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | Candelaria | -27.46 | -55.74 | MCN de La Plata |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | Ea. Guaycolec | -25.90 | -58.22 | Juárez et al. 2005 |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | Rva El Bagual | -26.17 | -58.93 | Di Giacomo & Krapovickas 2005 |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | PN Pilcomayo | -25.07 | -58.10 | I. Roesler (observación) |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | Gral. Obligado (Florencia) | -28.04 | -59.22 | Romana C. MACN B. Rivadavia |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | Gral. Obligado (Arroyo Los Amores) | -28.17 | -59.60 | Pautasso 2008 |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | Gral. Obligado (Villa Ocampo) | -28.33 | -59.42 | Pautasso 2008 |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | Gral. Obligado (Arroyo el Ceibal) | -28.05 | -57.12 | Pautasso 2008 |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | Gral. Obligado (entre Florencia y R. Paraná) | -28.05 | -59.15 | Pautasso 2008 |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | Gral. Obligado (estancia El Rabón) | -28.18 | -59.48 | Pautasso 2008 |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | Gral. Obligado (Isla La Fuente) | -28.78 | -59.47 | Pautasso 2008 |
| <i>A. caraya</i> | Argentina | Gral. Obligado (Islas frente a Villa Ocampo) | -28.48 | -59.35 | Pautasso 2008 |

Tabla II3: Localidades de *A. guariba clamitans* (provenientes de las tres fuentes mencionadas en la sección de Métodos del Capítulo II), utilizadas para modelar la distribución geográfica potencial de esta especie en Sudamérica.

| ESPECIE | PAÍS | LOCALIDAD | LATITUD | LONGITUD | FUENTE |
|-----------------------------|--------|-----------------------------|---------|----------|--------------------------------------|
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Alrededores de Teresópolis | -27.83 | -48.67 | Dr.Steindachner, MHN Viena |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Boa Vista | -22.03 | -43.18 | Limeira 1997 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | PE El Desengano | -21.77 | -41.62 | Vaz et al. 1998 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | PN da Serra dos Órgãos | -22.37 | -42.97 | Alves Garcia & de Andrade Filho 2002 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Floresta da Cicuta | -22.40 | -44.15 | Alves & Scarambone Zaú 2007 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Boa Fe | -22.37 | -41.88 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Seropedica | -22.73 | -43.70 | Harris et al. 2005 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Poço das Antas | -22.58 | -42.28 | Harris et al. 2005 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Pedra Branca (Paraty) | -23.15 | -44.75 | Vaz 2005 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Rio Luz, Joinville | -26.33 | -48.82 | R. Franke MHN de Viena |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Pedra Branca | -27.92 | -50.03 | Jl Areta (observación) |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | PE Ilha do Cardoso | -25.07 | -47.91 | Ingberman et al, 2009 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Indaial (Morro Geisler) | -26.89 | -49.22 | Oliveira, 2002 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | São Joaquim | -28.24 | -50.25 | M. Repening (observación) |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | PN Serra do Itajaí | -27.20 | -49.35 | Neotropical Primates 2004, 12: 101 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Faz. Boa Esperanza, Chapeco | -27.08 | -52.62 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Faz. Rio Turvo | -26.02 | -48.85 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Ibirama | -27.05 | -49.53 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Praia Grande | -29.18 | -49.95 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Ribera Luz Vitoia, Jaragua | -26.50 | -49.08 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Blumenau | -26.92 | -49.07 | Harris et al. 2005 |

| ESPECIE | PAÍS | LOCALIDAD | LATITUD | LONGITUD | FUENTE |
|-----------------------------|--------|---------------------------------|----------|----------|-------------------------------------|
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | São Bento de Sul | -26.25 | -49.38 | Harris et al. 2005 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Corupa | -26.42 | -49.23 | Cherem et al. 2004 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Brusque | -27.08 | -48.92 | Harris et al. 2005 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Garuva | -26.02 | -48.85 | Cherem et al. 2004 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Jacinto Machado | -28.98 | -49.75 | Cherem et al. 2004 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Meleiro | -28.82 | -49.63 | Cherem et al. 2004 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Paulo Lopes | -27.95 | -48.68 | Cherem et al. 2004 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | São Joaquin | -28.28 | -49.92 | Cherem et al. 2004 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Sideropolis | -28.58 | -49.42 | Cherem et al. 2004 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Tres Barras | -26.10 | -50.32 | Cherem et al. 2004 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Urubici | -28.00 | -49.58 | Cherem et al. 2004 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Jacagua | -29.6667 | -55.25 | K. Fritsche (GBIF Suecia) |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Santa Catarina | -27.0 | -51.0 | GBIF Suecia |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Ibirama, Serra Do Palmito | -27.05 | -49.54 | A. de Souza NMNH |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Ibirama, Jose Boiteux | -26.96 | -49.63 | A. de Souza NMNH |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | São Joaquim Rio Lava Tudú | -28.31 | -50.27 | I. Holzmann (observación) |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Iguapé (Serra de Paranapiacaba) | -24.73 | -47.52 | Krone/Brasilien-Exped. MHN de Viena |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Ipanema | -23.43 | -47.60 | J. Natterer, MHN de Viena |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Itararé | -24.10 | -49.38 | J. Natterer, MHN de Viena |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Mato Dentro | -22.90 | -44.92 | J. Natterer, MHN de Viena |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Campinas (Santa Genebra) | -22.82 | -47.01 | Galetti et al. 1994 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | PE Cantareiras | -23.35 | -46.48 | da Cunha & Jalles Filho, 2007 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | PE Intervalos | -24.20 | -48.01 | Steinmetz 2005 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | San Francisco Xavier | -23.20 | -45.87 | Antonietto & Cardoso Mendes 1994 |

| ESPECIE | PAÍS | LOCALIDAD | LATITUD | LONGITUD | FUENTE |
|-----------------------------|--------|------------------------------|---------|----------|---|
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Embu | -23.63 | -46.85 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Faz. Barreiro Rico | -22.68 | -48.15 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Pinheros | -22.52 | -44.88 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | São Sebastian | -23.80 | -45.42 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Serra da Cantareira | -23.42 | -46.63 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Apiai | -24.50 | -48.83 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Mariporã | -23.32 | -46.58 | Harris et al. 2005 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Faz. Rio Claro | -22.77 | -48.92 | Cullen Jr. et al. 2000 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Faz. Tucano | -22.50 | -52.50 | Cullen Jr. et al. 2000 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | PE Morro do Diabo | -22.50 | -52.27 | Cullen et al. 2000 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Faz. Mosquito | -22.73 | -51.00 | Cullen et al. 2000 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | RF. do Morro Grande | -23.65 | -47.02 | Faria F. Negrão & Valladares-Pádua 2006 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Faz. Varjão | -21.66 | -49.75 | AM Olalla, MHN Field |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | E.Bio Caetetus | -22.73 | -49.70 | Cullen et al. 2000 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Mato do Bugio | -23.37 | -53.75 | Aguiar et al. 2007a |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Paredão das Araras | -23.35 | -53.73 | Aguiar et al. 2007a |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | PN Ilha Grande | -23.25 | -53.67 | Aguiar et al. 2007a |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Chacara Payquere, Balsa Nova | -25.48 | -49.65 | Miranda et al 2005 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Mata Doralicé | -23.27 | -51.05 | Aguiar et al. 2003 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Chacara Payquere | -25.48 | -49.65 | Miranda et al. 2004 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Castro | -24.78 | -50.00 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Faz. Sant Catarina | -23.08 | -53.48 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Icaraima | -23.38 | -53.62 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Porto camargo | -23.37 | -53.73 | Hirsh et al. 1991 |

| ESPECIE | PAÍS | LOCALIDAD | LATITUD | LONGITUD | FUENTE |
|-----------------------------|--------|----------------------------------|---------|----------|----------------------------|
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Cerro dos Negros | -29.55 | -54.97 | Bicca Marques et al. 2008 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | E. Bio. Aracurí | -28.22 | -51.17 | Biedzicki de Marques, 1996 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Mariana Pimentel | -30.33 | -51.58 | M. Repening (observación) |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Guaiba | -30.15 | -51.40 | M. Repening (observación) |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | San Francisco de Paula | -29.45 | -50.55 | M. Repening (observación) |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Vacaria | -28.27 | -50.74 | M. Repening (observación) |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Fenix | -23.90 | -51.97 | Rocha-Mendes et al. 2005 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Bom Jesus | -28.70 | -50.40 | M. Repening (observación) |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Maquiné | -29.69 | -50.19 | M. Repening (observación) |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Maquiné | -29.72 | -50.27 | M. Repening (observación) |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Vacaria | -28.22 | -50.99 | M. Repening (observación) |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Jaquirana | -28.80 | -50.32 | M. Repening (observación) |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Arroio do Meio | -29.41 | -51.88 | M. Repening (observación) |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Reserva do Lami | -30.23 | -51.10 | Printes, 1999 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Município de Cristal | -31 | -52.06 | Printes et al. 2001 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Canta Galo | -31.16 | -52.31 | Printes et al. 2001 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | PE de Itapuã (Morro do Campista) | -30.38 | -51.03 | Buss & Romanowski 2002 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Município Santa Maria | -29.71 | -53.7 | Barbisan Fortes 2002 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Morro da extrema (Porto Alegre) | -30.2 | -51.06 | Koch & Bicca Marques, 2004 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | PE Itapua (Viamão) | -30.38 | -51.5 | Podgaiski & Jardim, 2009 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Sta. Cruz do Sul | -29.7 | -52.41 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Panambi | -28.28 | -53.48 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Sapiranga | -29.55 | -51.05 | Hirsh et al. 1991 |

| ESPECIE | PAÍS | LOCALIDAD | LATITUD | LONGITUD | FUENTE |
|-----------------------------|--------|----------------------------------|---------|----------|-------------------------------------|
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Vila Mellos | -29.9 | -51.75 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | PE do Turvo | -27.15 | -53.86 | Da Silva et al. 2005 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | RPPN da UNISC | -29.38 | -52.51 | Fiedler de Abreu Jr & Köhler 2009 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | São João de Montenegro | -29.67 | -51.4 | H. Smith, NMNH |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Puerto Alegre | -30.02 | -51.22 | Buss 1996 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | E. bio Caratinga | -19.83 | -41.83 | Strier et al. 2001 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | PE Ibitipoca | -21.7 | -43.88 | Hirsh et al. 1994 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | PE do Rio Doce | -19.7 | -42.55 | Neotropical Primates (1994) 2:17-18 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Campo de Instrucción Santa Maria | -29.73 | -53.7 | Fontes & Bicca Marques 2008 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Ciudad de Viçosa | -20.75 | -42.85 | Pereira et al. 1995 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | PE Serra do Brigadeiro | -20.56 | -42.36 | Cosenza & de Melo 1998 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Faz. Boca da Mata | -19.6 | -41.63 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Faz. Boca do Matao | -19.78 | -42.13 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Faz. do Paraiso, Vicoso | -20.75 | -42.88 | Mexia Y., Arctos (GIBF) |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Municipio Santa María de Jetibá | -20.03 | -40.68 | Santos Angonesi et al. 2009 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Colatina | -19.53 | -40.61 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Santa Teresa | -19.93 | -40.58 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Pau Gigante | -19.83 | -40.36 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Rio da Pedra. Sta. Leopoldina | -20.1 | -40.51 | Hirsh et al. 1991 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | E. Bio Sooretama | -19.18 | -40.08 | Chiarello 1999 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | E. Bio Santa Lucia | -19.96 | -40.53 | Chiarello 2003 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Rva municipal San Lorenzo | -19.93 | -40.6 | Chiarello 2003 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Fragmento de bosque (M7/317) | -19.8 | -40.11 | Chiarello 1999 |

| ESPECIE | PAÍS | LOCALIDAD | LATITUD | LONGITUD | FUENTE |
|-----------------------------|-----------|--|---------|----------|--|
| <i>A. guariba clamitans</i> | Brasil | Rva bio. Augusto Ruschi | -19.63 | -40.66 | Pinto et al. 1993 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Argentina | Cnia. Lanusse | -26 | -54.28 | Gallardo et al. 1986 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Argentina | San Pedro (Tobuna) | -26.46 | -53.89 | MACN |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Argentina | San Pedro | -26.62 | -54.10 | MACN |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Argentina | P.P Cruce Caballero, Misiones | -26.51 | -53.99 | I. Holzmann (observación) |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Argentina | P.P Caá-Yarí, Misiones | -26.88 | -54.23 | I. Holzmann (observación) |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Argentina | P.P Moconá, Misiones | -27.14 | -53.90 | I. Holzmann (observación) |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Argentina | P.P El Piñalito, Misiones | -26.42 | -53.82 | Di Bitetti et al. 1994, Agostini et al. 2008 |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Argentina | Tobuna, Misiones | -26.44 | -53.90 | Flia. De Barba (observación) |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Argentina | San Vicente, Misiones | -27.03 | -54.55 | M. Higa (observación) |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Argentina | Ruta 22 hacia paso Rosales, Misiones | -26.61 | -53.78 | A. Bodrati (observación) |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Argentina | Limite de la biosfera Yaboty, Misiones | -26.72 | -53.91 | Gpaque. Madders E. (observación) |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Argentina | Rva. Guarani-UNAM, Misiones | -26.9 | -54.11 | Rosalino, comunidad Mbyá "Caramelito" |
| <i>A. guariba clamitans</i> | Argentina | PP Papel Misionero, Misiones | -26.98 | -54.166 | Gpaque. C. Maciel (observación) |

