

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA

SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

ALGUNOS ASPECTOS DE LA BIOLOGÍA REPRODUCTIVA Y SOCIAL DE LOS INDIVIDUOS REPRODUCTORES DENTRO DE UN GRUPO SILVESTRE DE MONOS CONGO (*Alouatta palliata* GRAY), HACIENDA LA PACÍFICA, CAÑAS, GUANACASTE. COSTA RICA.

Tesis sometida a la consideración de la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado en Biología, para optar al grado de Master Scientiae

ISABEL C. SALAS VINDAS

Ciudad Universitaria "Rodrigo Facio" Costa Rica

2001

DEDICATORIA

A mi familia por su paciencia

A mi profesora por su insistencia

A mis amigos por su apoyo

AGRADECIMIENTOS

A mi familia por creer en mi, por su paciencia y su apoyo.

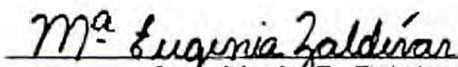
A María Eugenia Zaldivar por su apoyo, su orientación, su inquebrantable fe, su insistencia y su deseo de terminar. Por su dirección y constancia sin las cuales este trabajo nunca se habría presentado. Al Dr. Kenneth E. Glander por su ayuda, y apoyo sin el cual nunca habría realizado el trabajo de campo y por sus comentarios a versiones preliminares. A Don William Eberhard y Federico Bolaños por su paciencia y sus comentarios a versiones preliminares como miembros del comité de esta tesis.

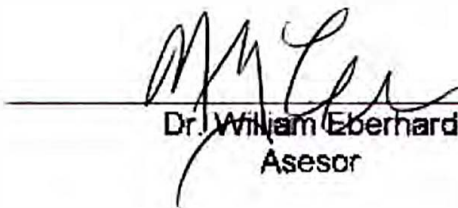
A Axel Retana, José Hernández, Valeria Solano, Mary Carmen Marín, Javier Rodríguez, y Élida Vargas por su amistad, palabras de apoyo e insistencia que no me dejaron abandonar lo empezado.

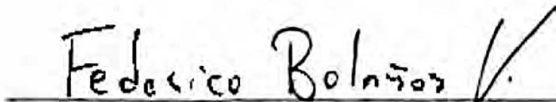
A Mandy, Camila, Nina, Bruno y Maggie por hacerme la vida placentera.

Esta tesis fue aceptada por la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado en Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar al grado de **Magister Scientae**.


Dr. José Manuel Mora
Representante de la Decana del Sistema de Estudios de Posgrado


Dra. María E. Zaldivar
Directora de Tesis


Dr. William Eberhard
Asesor


M.Sc. Federico Bolaños
Asesor


Dra. María Virginia Solís
Directora del Programa de Posgrado en Biología


Isabel C. Salas Vindas
Candidata

INDICE

Dedicatoria.....	ii
Agradecimientos.....	iii
Hoja de aprobación.....	iv
Índice.....	v
Prefacio.....	vi
Resumen.....	vii
Lista de Cuadros.....	xii

Capítulo 1 Algunos aspectos de la biología sexual de los adultos reproductores dentro de un grupo de monos congos (<i>Alouatta palliata</i> GRAY), Cañas, Guanacaste	1
Resumen.....	1
Introducción.....	1
Métodos.....	4
Resultados.....	9
Discusión.....	12
Referencias.....	16
Cuadros.....	22

Capítulo 2. Algunos aspectos de la biología social de los individuos reproductores dentro de un grupo de monos congos (<i>Alouatta palliata</i> GRAY), Cañas, Guanacaste	31
Resumen.....	31
Introducción.....	31
Métodos.....	34
Resultados	37
Discusión	39
Referencia.....	41
Cuadros.....	45

Apéndice. Literatura Citada.....	54
----------------------------------	----

PREFACIO

Esta tesis fue escrita de acuerdo con el reglamento del Sistema de Estudios de Posgrado en Biología de la Universidad de Costa Rica y está dividida en dos capítulos.

Salas Vindas. Isabel Cristina

Algunos aspectos de la biología reproductiva y social de los individuos reproductores dentro de un grupo silvestre de monos congo (*Alouatta palliata* GRAY), Hacienda La Pacifica, Cañas, Guanacaste, Costa Rica.

Tesis de Biología. – San José, C.R.

I.C. Salas V. 2001

60h.; 0 il. – 95 refs.

RESUMEN

La teoría de la selección sexual señala que los machos compiten entre sí por el acceso a las hembras y que las hembras pueden seleccionar entre los machos a su compañero sexual. La competencia macho-macho y la selección de pareja por parte de las hembras definen la variación en el éxito reproductivo de los machos. Esta misma teoría le asigna a las hembras un papel pasivo a la hora de buscar pareja sexual. Sin embargo, se ha visto que en muchas especies las hembras escogen su pareja e inician el contacto sexual (Halliday 1980, Ahensjo et al 1992, Berglund et al 1992, Fedigan 1992).

En muchas especies de animales, principalmente en mamíferos, las hembras invierten más tiempo y esfuerzo en las crías que los machos (Daly & Wilson 1983, Trivers 1985). La teoría de la selección sexual predice que bajo estas circunstancias, las hembras deberán ser selectivas al escoger al macho con el cual copularán. Por otro lado, la misma teoría predice que los machos, al no estar limitados ni por energía, ni por el cuidado a la cría, tratarán de obtener el mayor número de compañeras sexuales que puedan. Por esto, los machos tienen una mayor variación en cuanto al éxito de cópula, entendido como el llegar a fecundar a la hembra con la cual copuló (Halliday 1980, Daly & Wilson 1983, Trivers 1985).

En las especies que son sociales uno de los factores que puede determinar la variación en el éxito de cópula de los individuos es su posición dentro de la jerarquía del grupo (Clutton-Brock 1988, Keddy-Hector 1992, Ellis 1995). En general, los individuos con una posición más alta tienen mayor probabilidad de éxito al competir por acceso a compañeros sexuales (Clutton-Brock 1988, Keddy-Hector 1992, Ellis 1995). Sin embargo, en primates aún no se ha establecido una asociación clara entre la posición social y el éxito de cópula (Ellis 1995, Paul 1996). En algunas especies se demuestra una asociación positiva entre estas dos variables, en otras no se observa ninguna relación y en otras se observa una relación inversa (Ellis 1995).

Aún cuando la teoría de selección sexual establece que las hembras deben ser tímidas y muy selectivas al escoger a sus compañeros sexuales, algunas cópulas de más con otros machos podrían traer beneficios para ella y para sus crías. Las hembras podrían obtener beneficios de alimentación o de protección contra competidores y depredadores. También podrían obtener protección contra machos agresores (Hrdy 1979; Strusaker & Leland 1985, 1987; Smuts 1987a, 1987b; Pereira & Weiss 1991; Birkhead & Møller 1993; Manson 1994; Reichard 1995; Brockman & Whitten 1996; Wrangham 1997). Si las hembras obtienen beneficios adicionales de las cópulas podríamos esperar que exista competencia entre ellas por acceso a los machos. Hasta el momento ningún trabajo en primates ha demostrado una asociación entre el éxito de cópula de las hembras y su posición social (Ellis 1995).

En los pocos estudios realizados en los monos del nuevo mundo sobre este tema, parece haber una asociación positiva entre la posición social y el éxito de cópula. En *Saimiri oerstedii* o monos ardilla, los machos de mayor tamaño, que a su vez son los machos dominantes, copulan más que los machos de menor tamaño

(Boinski 1987) En *Cebus apella* y *Brachyteles arachnoides* los machos dominantes solicitan y copulan más que los machos subdominantes (Janson 1984, Milton 1985). Dentro del género *Alouatta* se ha encontrado que los machos dominantes copulan más y son los padres de la mayoría de las crías nacidas dentro de los grupos (Jones 1985, Pope 1990). Aunque también se ha encontrado que a menudo los machos dominantes rechazan solicitudes de algunas hembras para copular y que los machos subdominantes se aprovechan de este hecho para copular con las hembras (Glander 1980). También, se ha visto a una hembra de menor jerarquía de un grupo ignorar las solicitudes sexuales del macho dominante (Salas, observación personal).

Este trabajo tiene como propósito evaluar predicciones derivadas a partir de la teoría de selección sexual de Darwin dentro de un grupo de monos congo (*Alouatta palliata*). Se utilizan datos de rango social, días de estro de las hembras del grupo, solicitudes sexuales y cópulas, para determinar las siguientes predicciones: Primera, los machos del grupo invertirán más esfuerzo que las hembras en comportamientos de cortejo. Segunda, el esfuerzo para copular será mayor en los días en que la probabilidad de concepción sea más alta, es decir durante la primera mitad del periodo de estro. Tercera, el macho dominante tendrá mayor éxito de cópula que el macho subdominante.

En cuanto al comportamiento sexual, se encontró que las hembras cortejan más que los machos. El macho subdominante corteja más que el macho dominante cuando las hembras inician la serie de cortejo pero, aún así, ambos machos copulan con frecuencias similares. Además, se encontró que ambos sexos cortejan tanto dentro como fuera del estro, pero que las cópulas se dan mayormente dentro del periodo de estro. No se observaron diferencias en el número de cópulas de los

machos, tanto el macho dominante como el macho subdominante copulan con igual frecuencia

El presente trabajo también describe las interacciones sociales dentro del grupo, y la frecuencia y la variación de estas interacciones. Se espera encontrar que las hembras interactúen más con los machos que con las demás hembras del grupo, ya que no están emparentadas entre sí. Por último, se examinaron las relaciones de distancia entre los animales del grupo, utilizando la distancia espacial como un indicador de la distancia social entre los individuos. Se espera encontrar que existirá menos distancia espacial entre machos y hembras que entre los individuos del mismo sexo.

Los resultados muestran que existe una tendencia a que ciertos individuos del grupo realicen ciertas actividades sociales con más frecuencia que otros. La hembra de menor rango en general evita socializar, mientras que las hembras de rango social más alto tienden a socializar más. También se encontró que los machos no socializan mucho con las hembras y que no socializan entre ellos.

Estos resultados podrían reflejar una estrategia reproductiva por parte de las hembras para evitar el infanticidio, fenómeno común en algunas especies de primates incluyendo a los monos congo (*Alouatta palliata*). Al no estar relacionadas entre sí, las hembras de congos no forman coaliciones con las cuales puede defenderse o defender a sus crías. Proponemos que el copular con más de un macho les ayuda a confundir la paternidad de sus crías y así evitan que los machos ataquen a sus hijos. Aún cuando comúnmente no se ve a las hembras copular con machos satélites, es decir machos sin grupo que viven en el mismo territorio, o con machos de otro grupo, este fenómeno sí se ha documentado para otras especies de primates (Fedigan 1992, Gagneux et al 1997, Shah & Suárez 2001). Además, en congos no siempre es un macho desconocido el que usurpa la posición alfa

dentro del grupo, sino que en ocasiones algún macho joven del mismo grupo que no emigró puede ascender a esa posición (Clarke & Glander, 1994). Si esto ocurre, se podría reducir la posibilidad de infanticidio de las crías para las hembras que copularon con este macho.

Se debe hacer notar las grandes dificultades y limitaciones que tiene el estudio de primates en el campo. Tomando en cuenta sus complejas vidas sociales, la baja frecuencia de interacciones sociales y, en general, la larga duración de sus ciclos de vida, se hace casi imposible acumular suficientes datos, tan específicos como son el número de cópulas, en un periodo corto de tiempo. La escasez de datos puede mostrar tendencias que no son, o por el contrario, dejar de mostrar las que realmente son, las cuales seguro se verían más claramente con periodos de estudio más largos. Con más tiempo en el campo y más grupos e individuos, se podrían lograr resultados más claros que los obtenidos en este trabajo.

Palabras clave: MONOS CONGO; *Alouatta palliata*; ESCOGENCIA DE PAREJA; INTERACCIONES SOCIALES; INFANTICIDIO; ESTRATEGIAS REPRODUCTIVAS

Director de la investigación: Dra. Maria Eugenia Zaldivar Ruiz

Sistema de Estudios de Posgrado, Universidad de Costa Rica Maestría en Biología

LISTA DE CUADROS

CAPITULO 1.

Cuadro

Cuadro 1.1. Composición del grupo de estudio según la posición social, el sexo y la edad en meses de los individuos que lo conforman. Grupo # 7, según K.E. Glander, La Pacífica, 1992.....	22
Cuadro 1.2. Número de días y horas de observación de los animales focales del grupo número 7, La Pacífica, 1992.....	23
Cuadro 1.3. Cantidad de series de cortejo con sus respectivos números de eventos de cortejo.....	24
Cuadro 1.4. Número de series de cortejo iniciadas y el número de eventos de cortejo según del sexo de quien inicia.....	25
Cuadro 1.5. Número de series de cortejos y el número de eventos de cortejo que realiza cada individuo dentro del grupo.....	26
Cuadro 1.6. Número de series de cortejo y el número de eventos de cortejo realizados por cada sexo según estos ocurran dentro o fuera del período de estro de las hembras.....	27
Cuadro 1.7. Frecuencia con que cada sexo y cada individuo inicia una serie de cortejo.....	28
Cuadro 1.8. Número total de cópulas de cada individuo de cada sexo tanto fuera como dentro del período de estro de las hembras.....	29
Cuadro 1.9. Frecuencia de cópulas con o sin cortejo previo según la identidad de cada individuo	30

CAPITULO 2.

Cuadro

Cuadro 2.1. Composición del grupo # 7 Hacienda La Pacífica. Número de identidad, sexo, posición social y edad en meses de los individuos dentro del grupo. Según K.E. Glander, 1992.....	45
Cuadro 2.2. Lista y descripción de los tipos de interacciones sociales dentro de un grupo de monos congo.....	46
Cuadro 2.3. Frecuencia de ocurrencias de interacciones sociales entre los sexos según el sexo que sea emisor o receptor de cada interacción.....	47
Cuadro 2.4.A. Promedio y desviaciones estándar de las frecuencias de interacciones sociales por individuo, según actúe como emisor o receptor de cada comportamiento, Grupo # 7, La Pacífica.	48
Cuadro 2.4.B. Análisis de varianza con el tipo de interacción como respuesta y la identidad del emisor y del receptor como variables independientes.....	52
Cuadro 2.5. Número de interacciones de vecinos más cercanos, con el sexo del animal focal, el sexo del vecino más cercano y la frecuencia de las distancias relativas entre ellos y los resultados de las pruebas G.....	53

CAPITULO 1

ALGUNOS ASPECTOS DE LA BIOLOGIA SEXUAL DE LOS ADULTOS REPRODUCTORES DENTRO DE UN GRUPO DE MONOS CONGO (*Alouatta palliata* GRAY), CAÑAS, GUANACASTE.

RESUMEN

Se realizó un estudio de diez meses en un grupo silvestre de monos congo (*Alouatta palliata* GRAY) en Guanacaste, para tratar de determinar si los machos invierten más esfuerzo en comportamientos reproductivos, cortejos y cópulas, que las hembras. También se trató de determinar si los esfuerzos de los individuos reproductivos eran más altos durante los días en los cuales las probabilidades de concepción serían mayores. Por último, se trató de determinar si existe alguna diferencia en el éxito de cortejo entre los individuos del grupo. Se encontró que las hembras cortejan más que los machos y que la frecuencia de cortejos de las hembras no varía según la identidad del individuo que inicia la serie de cortejos. La frecuencia de cortejo de los machos sí varía cuando las hembras inician la serie, en este caso, el macho subdominante corteja más que el dominante. También se halló que ambos machos cortejan y copulan con frecuencias similares y que la frecuencia de cortejos no aumenta durante el pico del estro. El esfuerzo que invierten las hembras en el cortejo y las cópulas múltiples puede tener como fin asociarse con los machos y tratar de confundir al macho en cuanto a la paternidad de las crías. Un beneficio que esta asociación traería es el de reducir la agresión contra ellas y adicionalmente, proteger a sus crías contra la posibilidad de infanticidio.

INTRODUCCION

En su teoría sobre selección sexual Darwin propuso que los machos compiten entre sí por el acceso a las hembras y que las hembras pueden seleccionar entre los machos a su compañero sexual. La competencia macho-macho y la escogencia de pareja por parte de las hembras definen la variación en el éxito reproductivo de los machos. La teoría de selección sexual le asigna a las hembras un papel pasivo a la hora de conseguir pareja sexual. Sin embargo, en muchas especies las hembras escogen su pareja e inician activamente el contacto sexual jugando un papel mucho más activo de lo que se ha creído tradicionalmente (Halliday 1980, Ahensjö et al 1992, Berglund et al 1992, Fedigan 1992).

En muchas especies de animales, principalmente en mamíferos, las hembras invierten más tiempo y esfuerzo en las crías que los machos (Daly & Wilson 1983, Trivers 1985). Las hembras producen gametos más grandes y en menor cantidad que los machos y continúan invirtiendo en las crías a través del desarrollo interno, la lactancia y el cuidado parental después del nacimiento. En esta situación la teoría de Darwin predice que las hembras deberán ser muy selectivas al escoger al macho con el cual copularán. Por otro lado, los machos, al no estar limitados energéticamente ni por el tiempo invertido en el cuidado de las crías, tratarán de conseguir el mayor número posible de compañeras sexuales (Halliday 1980, Daly & Wilson 1983, Trivers 1985). Con base en esto, es de esperar que los machos tengan una mayor variación en cuanto al éxito de cortejo que las hembras.

Uno de los supuestos que se ha adoptado al tratar de verificar esta teoría es que todas las cópulas tienen la misma probabilidad de producir una cría y que, por ende, se puede medir el éxito reproductivo de los machos contando el número de cópulas o el número de hembras con las cuales copula. Sin embargo, se ha observado que este supuesto no siempre se cumple (Ellis 1995). Han surgido nuevas escuelas de investigación que estudian la competencia entre espermia y la selección críptica por parte de las hembras para estudiar los eventos postcopulatorios que afectan la determinación de la paternidad (Eberhard 1996). Sin embargo, debido a limitaciones metodológicas, el presente estudio supone que todas las cópulas tienen la misma probabilidad de fecundar al óvulo.

En especies sociales, uno de los factores que determinan la variación en el éxito de cópula de los individuos es la posición de cada individuo dentro de la jerarquía de su grupo (Clutton-Brock 1988, Keddy-Hector 1992, Ellis 1995). Los individuos con una posición más alta en la jerarquía de su grupo tienen mayor probabilidad de éxito al competir por acceso a compañeros sexuales (Clutton-Brock 1988, Keddy-Hector 1992,

Ellis 1995). Además, los machos dominantes pueden tener mejor acceso a recursos tales como fuentes de alimento o sitios de anidación, lo cual a su vez puede contribuir a su "atractivo" como compañeros sexuales (Ver Ellis 1995, en roedores: Herrera & Macdonald 1993; en artiodáctilos: Hirota 1994; en pinípedos: Haley 1994, Haley et al 1994; y en carnívoros: Holstrun-López 1978, Owens & Owens 1985, 1996; Johnson & Asmudt 1985, Jenks & Ginsburg 1987, Shreeve 1987)

En primates aún no se ha establecido una asociación clara entre la posición social y el éxito de cópula (Ellis 1995, Paul 1996). En algunas especies se muestra una asociación positiva, en otras no se observa ninguna relación y, en otras, se observa una relación inversa entre estas dos variables. Para la gran mayoría de las especies se encuentran resultados ambiguos, por ejemplo en chimpancés unos estudios muestran una asociación positiva, otros no muestran asociación y otros muestran una asociación inversa (Ellis 1995). En monos del Nuevo Mundo se han realizado pocos estudios al respecto, pero éstos parecen demostrar que hay una asociación positiva entre la posición social del individuo y el número de cópulas que éste obtiene. En monos ardilla, *Saimiri oerstedii*, durante la época reproductiva, los machos de mayor tamaño, que a su vez son los machos dominantes, copulan más que los machos de menor tamaño (Boinski 1987). En *Cebus apella* y *Brachyteles arachnoides* los machos dominantes solicitan y copulan más que los machos subdominantes (Janson 1984, Milton 1985). Dentro del género *Alouatta* se ha encontrado que los machos dominantes copulan más y son los padres de la mayoría de las crías nacidas dentro de los grupos (Jones 1985, Pope 1990). Pero también se ha encontrado que los machos dominantes a menudo rechazan las solicitudes de las hembras para copular y que los machos subdominantes se aprovechan de esta actitud para copular con ellas (Glander 1980). Además, se ha observado a la hembra de menor jerarquía de un grupo rechazar e ignorar las solicitudes sexuales del macho dominante (Salas observación personal).

Aún cuando la teoría de selección sexual establece que las hembras deben ser tímidas y muy selectivas al escoger a sus compañeros sexuales, algunas cópulas de más podrían traer beneficios para ella y para sus crías. Las hembras podrían obtener beneficios de alimentación o de protección contra competidores y depredadores u obtener protección contra machos agresores (Hrdy 1979; Strusaker & Leland 1985, 1987; Smuts 1987a, 1987b; Pereira & Weiss 1991; Birkhead & Møller 1993; Manson 1994; Reichard 1995; Brockman & Whiten 1996; Wrangham 1997). Si las hembras obtienen beneficios adicionales de las cópulas, podríamos esperar que exista competencia entre ellas por acceso a machos dominantes. También podríamos esperar que las hembras de mayor rango social tengan mayor éxito de cortejos. Hasta el momento ningún trabajo en primates ha demostrado asociación entre el número de cópulas de las hembras y su posición social (Ellis 1995).

Este trabajo tiene como propósito evaluar predicciones derivadas a partir de la teoría de selección sexual de Darwin dentro de un grupo de monos congo (*Alouatta palliata*). Se utilizaron datos de posición social, días de estro de las hembras del grupo, solicitudes sexuales y cópulas para determinar las siguientes predicciones: Primero, que los machos del grupo invertirán más esfuerzo que las hembras en comportamientos de cortejo. Segundo, que el esfuerzo de cópula será mayor en los días en que la probabilidad de concepción sea más alta, es decir durante la primera mitad del periodo de estro. Tercero, que el macho dominante tendrá mayor éxito de cortejo que el macho subdominante.

MÉTODOS

Sitio de estudio

Este estudio se realizó en la Hacienda La Pacífica la cual está ubicada a 5 km al noroeste de la ciudad de Cañas, Guanacaste a 50 metros sobre el nivel del mar. La

Pacífica es una finca ganadera, una estación experimental y un centro turístico de unas 1980 ha de las cuales tal vez 600 ha han sido protegidas como bosques de galería, rompevientos y pequeños parches de bosque seco. El grupo de estudio ocupaba un área de bosque ripario con parches de bosque deciduo de un kilómetro por 600m de área a lo largo del río Corobicí, hacia el noreste de la carretera Panamericana. El territorio incluía también una plantación de mangos abandonada. Tanto el bosque seco como el ripario son estacionales produciendo flores y frutos entre los meses de noviembre y abril, los meses de menor precipitación (Jones 1980). Los monos congo dentro de esta hacienda han sido objeto de estudio por los últimos 25 años (Clarke 1983, 1990, Clarke & Glander 1981, 1984; Clarke, Zucker & Glander 1994; Glander 1975, 1978, 1980, 1981, 1992; Glander & DeVries 1991; Heltne et al 1976; Jones 1980, 1982, 1985; Moreno, Salas & Glander 1991; Stuart et al 1990).

La población de monos congo en La Pacífica consistía de unos 550 animales distribuidos en 44 grupos sociales diferentes (Glander comunicación personal). La mayoría de los animales dentro de la población están marcados de alguna manera, ya sea con tatuajes y placas, con ciertos patrones de rasurado, por cortes en las orejas o por una combinación de los métodos anteriores, haciendo posible la identificación individual de cada animal. También hay mapas de los territorios y rangos de cada grupo. La genealogía y demografía de uno de estos grupos, el número 7, han sido estudiadas detalladamente. Por los motivos expuestos anteriormente se escogió a este grupo para el presente estudio. Al inicio del período de estudio el grupo consistía en dos machos adultos, diez hembras adultas, tres juveniles y cinco infantes (Cuadro 1.1.). La composición del grupo cambió a lo largo del período de estudio de la siguiente manera: dos hembras murieron, la hembra satélite se integró al grupo y nacieron dos infantes. Además, dentro del territorio se hallaban un macho y una hembra periféricos.

Biología de la especie

Los monos congo viven en grupos conformados por varios individuos adultos y las crías asociadas a estos adultos (Crocket & Eisenberg 1987). Los adultos por lo general no se encuentran emparentados debido a que, tanto los machos como las hembras jóvenes emigran de su grupo natal al acercarse a la madurez sexual (Clarke & Glander 1984). El número promedio de machos dentro de los grupos es de 2.3 y la proporción de sexos es de 2.5 hembras por cada macho (Crocket & Eisenberg 1987). Los individuos dentro de cada grupo están organizados jerárquicamente según el sexo y la edad. Los adultos son dominantes sobre los juveniles, los machos sobre las hembras y los individuos adultos más jóvenes dominan sobre los más viejos (Jones 1980). La posición social dentro de esta jerarquía determina el acceso a los sitios preferidos de alimentación y descanso (Clarke & Glander 1984).

Las hembras de los congos se pueden reproducir en cualquier época del año y generalmente no existe traslape entre los periodos de estro de las hembras de un mismo grupo, aunque ocasionalmente sucede (Crocket & Eisenberg 1987). El período de estro dura entre 11 y 24 días con una duración promedio de 15 días (Glander 1980, Crocket & Eisenberg 1987). Estimar cuando una hembra se encuentra en estro utilizando indicadores visuales es muy difícil, sin embargo los indicadores de comportamiento son muy obvios. Las hembras solicitan activa y repetidamente a los machos durante este periodo (Glander 1980, Crocket & Eisenberg 1987). Además, los machos mantienen la proximidad con las hembras, son agresivos con los demás machos y solicitan a las hembras cuando éstas están en estro.

Metodología

Los datos para este estudio fueron tomados de febrero a noviembre de 1992. En vista de que este estudio se centra en el comportamiento sexual de los individuos, se

observaron únicamente individuos potencialmente reproductores, es decir aquellos individuos que podían llegar a presentar comportamientos de tipo sexual. De modo que dos hembras que en ese momento o se encontraban amamantando a sus crías no fueron incluidas, estas fueron Magnolia (Ma) y Simone (Si). La muestra del grupo que se estudió consistió de dos machos adultos, Gable (Ga) y Houdini (Ho) y de ocho hembras adultas. Cinco de esas ocho hembras, Lifac (Li), Fiona (Fi), Cleo (Cl), Lemon (Le) y Purple (Pu) presentaron comportamientos receptivos, mientras que tres de ellas nunca lo hicieron: Eliza (El), Buttercup (Bu) y Aruba (Ar). El y Bu estaban embarazadas al principio del estudio y Ar fue la hembra satélite que se integró al grupo en mayo. Cl y Li fueron animales focales solamente por dos y seis meses respectivamente ya que Cl quedó embarazada a mediados de abril y Li murió en julio. El macho satélite, Scott, nunca interactuó con ningún miembro del grupo, por lo que no se le incluyó en el estudio como animal focal.

Se utilizó el método de animal focal (Altmann 1974) para seguir a los animales de estudio por medio de una selección sistemática, cada día se escogía a un individuo y se le seguía durante los periodos de mayor actividad del grupo (de 5:30 a 11:00 a.m. y de 2:00 a 5:30 p.m) y se registraban todas sus interacciones con los demás animales. Cuando una hembra entraba en estro, se convertía inmediatamente en el animal focal y seguía siéndolo hasta que terminara su periodo de estro. Se obtuvo un total de 127 días de observaciones correspondientes a 1143 horas (Cuadro 1.2.).

Se observaron y anotaron dos tipos de interacciones sexuales: cortejo y cópula. Se utilizaron binóculos Minolta 10 X 35 para hacer las observaciones y se registraron con códigos específicos en una computadora portátil marca Tandy 200.

Comportamiento de cortejo

Se anotó toda ocasión en que un animal focal era receptor o emisor de un comportamiento de cortejo. Se observaron dos tipos de comportamientos de cortejo: el gesto con la lengua y la presentación del cuarto posterior de las hembras. Los gestos con la lengua los realizan tanto machos como hembras y consisten en movimientos de la lengua hacia afuera y adentro de la boca. El segundo tipo de cortejo, la presentación del cuarto posterior, lo realizan únicamente las hembras y consiste en colocar la vulva frente a la cara del macho a la vez que mueve el cuarto posterior para arriba y para abajo. Este movimiento lo pueden realizar simultáneamente con los gestos de lengua.

Cada evento de cortejo podía ocurrir tanto como un evento aislado, es decir, un individuo saca la lengua una sola vez, como en series de dos hasta de 24 eventos seguidos, intercalando los de dos individuos (Cuadro 1.3). Todas las series de cortejo involucraban únicamente a dos individuos un macho y una hembra. Se analizaron tanto las series de cortejo como el número de eventos por serie: clasificando las series según el sexo y la identidad del animal que la iniciara y los eventos de cortejo según la identidad del macho, la identidad de la hembra y según ocurriera dentro o fuera del período de receptividad de las hembras.

Comportamiento de cópula

Se anotó el número de veces que cada individuo copulaba y la identidad del individuo con el cual lo hacía. Por ser difícil corroborar si efectivamente ocurría una eyacuación, todos los eventos de monta se consideraron cópula. Tampoco fue posible medir la duración de las cópulas ya que éstas eran muy breves.

Cada evento se clasificó según la identidad del macho y la de la hembra, el día dentro del estro de la hembra en que ocurría y si había habido cortejo previo a cada cópula. Los periodos de estro se dividieron en DIA 1, DIA 2 y DIA 3. Como muy pocas

cópulas ocurrieron después del día dos, todas las que ocurrieron en el día tres o después se incluyeron en una sola categoría, DÍA 3.

Se examinó si existía asociación o no entre el sexo del individuo que inicia cada serie de cortejo, la identidad del macho y la identidad de las hembras y la frecuencia de las series y el éxito de cortejo, es decir, si hubo cópula o no. Se examinó si existía o no una asociación entre la frecuencia de cópula y la identidad del macho, la identidad de la hembra y el día en el cual ocurría cada evento. También se examinó si existía una asociación entre la identidad del macho, la identidad de la hembra y si ocurría o no cortejo previo a la cópula. Se asumió que la variación en la frecuencia de cópulas de los machos refleja el éxito de cópula de éstos (Fedigan 1983).

RESULTADOS

Comportamiento de cortejo

Se observaron 100 series de cortejos, de las cuales 20 fueron iniciadas por los machos y 80 por las hembras. Dentro de cada una de las series ocurren eventos de cortejo, se obtuvo un total de 412 eventos de cortejo dentro de las 100 series. De estos eventos, 372 fueron realizados por las hembras y 40 por los machos. Así mismo, 398 de ellos ocurrieron dentro del periodo de estró de alguna de las hembras y 14 ocurrieron fuera.

En el cuadro 1.4, se presenta el número de series de cortejo iniciadas y el número de eventos de cortejo realizados por cada sexo. Se realizó un análisis de varianza para determinar si existe una asociación entre el sexo del individuo y el número de series de cortejo que inicia o el número de eventos de cortejo que realiza. Se encontró que no existe asociación entre el sexo del individuo y el número de series que inicia ni entre el sexo del animal con respecto al número de eventos de cortejo que realiza.

En el cuadro 1.5. se presenta el número de series de cortejo iniciadas por cada individuo y el número de eventos de cortejo realizados por cada individuo. Se realizó una prueba de Chi-cuadrado para determinar si existen diferencias entre las identidades de los individuos del mismo sexo con respecto al número de series de cortejo que inicia o el número de eventos de cortejo que realiza. Se encontró que entre las hembras existen diferencias significativas en cuanto a las series iniciadas por las hembras ($\text{Chi} = 47.88$, g.l. = 4, $P < 0.001$) y el número de eventos de cortejo realizados por cada una ($\text{Chi} = 205.77$, g.l. = 4, $P < 0.001$). Li y Fi cortejan más de lo esperado, mientras que Pu y Le, las hembras de menor rango social y de más edad, cortejan menos de lo esperado. Para los machos, se encontró que no existen diferencias significativas con respecto al número de series que inicia cada uno ($\text{Chi} = 1.8$, g.l. = 1, $P > 0.05$), es decir, cada macho inicia series de cortejo con la misma frecuencia. Sin embargo, si se encontraron diferencias con respecto al número de eventos de cortejo hecho por cada macho ($\text{Chi} = 6.4$, g.l. = 1, $P < 0.05$); el macho subdominante, Ho, hace más cortejos que el macho dominante, Gable.

En el cuadro 1.6. se presenta el número de series de cortejos iniciadas y el número de eventos de cortejo realizado por cada sexo según ocurrieran dentro o fuera del período de estro. Para determinar si existe asociación entre el sexo del individuo que inicia una serie y el momento del estro y el número de eventos de cortejo con el momento del estro, se hicieron pruebas de Chi-cuadrado. Se encontró que entre las hembras sí existen diferencias estadísticamente significativas entre ambas variables; es decir, las hembras iniciaron más series de cortejo cuando se encontraban dentro del estro ($\text{Chi} = 57.8$, g.l. = 1, $P < 0.01$) y realizan más eventos de cortejos cuando están dentro del período del estro ($\text{Chi} = 303.48$, g.l. = 1, $P < 0.01$). Para los machos, se encontró que no hay diferencias estadísticamente significativas entre el número de series que inician y el período dentro del estro, es decir, ambos machos inician series de cortejo con

frecuencias similares tanto dentro como fuera del estro de las hembras ($\chi^2 = 0.8$, g.l. = 1, $P > 0.05$). Sin embargo, si se hallaron diferencias estadísticamente significativas entre el número de eventos de cortejo y el momento dentro del periodo de estro, es decir, los machos realizan más eventos de cortejo dentro del periodo de estro que fuera de éste ($\chi^2 = 8.1$, g.l. = 1, $P < 0.01$).

Comportamiento de cópulas

Se observó un total de 40 cópulas, de las cuales 14 ocurrieron sin cortejo previo y 26 ocurrieron con cortejo previo. De éstas últimas, siete ocurrieron dentro de las series iniciadas por machos, las 19 restantes ocurrieron dentro de series iniciadas por hembras.

En el cuadro 1.7 se presenta el número de series de cortejo, el sexo y la identidad del individuo que las inicia y la frecuencia de veces en que esas series terminan en cópulas. Para determinar si existe una asociación entre el sexo del individuo que inicia la serie de cortejo y la probabilidad de que ésta termine en cópula, se realizó una prueba de bondad de ajuste. No se encontró asociación entre estas dos variables ($G = 1.01$, g.l. = 1, $P > 0.05$): es decir, las series de cortejo iniciadas por machos tienen la misma probabilidad de terminar en cópula que una serie de cortejo iniciada por una hembra.

Para determinar si existe una asociación entre la identidad del individuo que inicia una serie de cortejo y la probabilidad de que esta serie termine en cópula, se realizó una prueba de bondad de ajuste. Se encontró que no existe asociación entre estas dos variables, es decir, todos los individuos tienen una probabilidad semejante de copular cuando inician una serie de cortejos ($G = 6.89$, g.l. = 5, $P > 0.05$). La mayoría de las series de cortejo no resultan en cópula, esto es cierto tanto para ambos sexos, como para todos los individuos que inician una serie de cortejo.

En el cuadro 1.8, se presenta el número total de cópulas, tanto dentro como fuera del estro, para cada individuo de cada sexo. Para determinar si los individuos de un

mismo sexo difieren en cuanto a la frecuencia de cópula, se realizó una prueba de Chi-cuadrado para las hembras y otra para los machos. Se encontró que no existe asociación entre la identidad del macho y la probabilidad de cópula: es decir, ambos machos tienen la misma probabilidad de copular ($\chi^2 = 0.16$, g.l. = 1, $P > 0.05$). Tampoco se encontraron diferencias estadísticamente significativas para ambas variables entre las hembras; es decir, todas las hembras tienen la misma probabilidad de copular ($\chi^2 = 8$, g.l. = 4, $P > 0.05$).

En el cuadro 1.9. se presenta la frecuencia de copulas según la identidad del individuo y según estas ocurrieran con o sin cortejo previo. Para determinar si existía asociación o no entre la identidad de la hembra y la ocurrencia o no de cortejo previo a la cópula se realizó una prueba de Chi – cuadrado. Se encontró que no existe asociación entre estas dos variables ($\chi^2 = 4.25$, g.l. = 4, $P > 0.05$), es decir, las hembras copulan con la misma frecuencia haya o no haya habido cortejo previo a la cópula.

DISCUSION

Una de las metas de este estudio era verificar predicciones derivadas de la teoría de selección sexual, utilizando datos de observaciones de comportamiento. Contrario a lo esperado, se encontró que las hembras cortejan más que los machos. Esto contrasta con los resultados de Jones (1985), quien encontró, en la misma población, que los machos eran los que solicitaban más frecuente y activamente a las hembras. Sin embargo, los resultados de este estudio si concuerdan con estudios realizados en otras especies de cébidos. En *Saimiri oerstedii* (Bonsio 1987) son las hembras las que cortejan más activamente a los machos. En *Cebus apella* también son las hembras las que realizan la mayor parte de las solicitudes sexuales, a tal grado que a veces los machos las evitaban e incluso las atacaban para defenderse del acoso (Janson 1984).

En esta misma especie, Phillips et al (1994) encontraron que eran las hembras las que iniciaban las interacciones sexuales más a menudo que los machos

Contrario a la segunda predicción, no se encontró asociación alguna entre el rango social de los machos y su éxito de cortejo o cópula. Ambos machos cortejaban a las hembras y copulaban con frecuencias similares, aun cuando las hembras cortejaban al macho dominante con mayor intensidad. Estos resultados nuevamente difieren de lo hallado por Jones (1985) quien encontró que el macho dominante no solo recibía más cortejos, sino que también cortejaba y copulaba más que el macho subdominante. Pope (1990) también encontró que en *A. seniculus* los machos dominantes logran la mayoría de las cópulas, aun cuando se ha visto que las hembras de estos grupos si copulan con machos periféricos (Agoramoorthy 2000). Pero son los machos dominantes los progenitores de la mayoría de las crías, y ninguno de los machos periféricos (Pope 1990). Sin embargo, debemos tomar en cuenta que en *A. palliata* el número de machos usualmente es de más de uno, mientras que en *A. seniculus* es sólo un macho (Clarke & Glander 84, Pope 1990).

Contrastando con la tercera predicción de este estudio, el esfuerzo de cortejo de los machos no aumentó durante el pico del estro de las hembras cuando la fertilidad de éstas es mayor. Estos resultados contrastan nuevamente con los de Jones (1985), quien encontró que los machos solicitaban más durante el pico del estro y que justo antes del pico del estro las hembras cortejaban a ambos machos con frecuencias similares. No se encontró tampoco ninguna diferencia en la tasa de cortejo de las hembras según el momento dentro del ciclo del estro. Estos resultados difieren con lo encontrado tanto en esta especie como en otras especies de cebidos, en los que se halló que la tasa de cortejo de las hembras aumentaba durante el pico del estro (Janson 1984, Jones 1985, Boinski 1987, Phillips et al 1994).

Ya que en monos congo, el macho no provee de recursos a las hembras ni a las crías, la adquisición de recursos a través del acceso sexual no parece influir sobre la decisión de cortejar repetidamente o copular con más de un macho.

Una posible explicación para el comportamiento de cortejo y cópula de las hembras podría ser que éstas tratan de establecer vínculos con los machos para así conseguir protección para ellas y para sus crías.

Otra posible explicación puede ser que las hembras están engañando a los machos con respecto a su probabilidad de paternidad para así proteger a sus futuras crías del posible peligro de infanticidio. El infanticidio ha sido reportado en varias especies de primates (Bornes 1997; Bornes et al 1999a, 1999b; Clarke 1983; Clarke, Zucker & Glander 1994; Crocket 1984; Crocket & Eisenberg 1987; Crocket & Pope 1988; Digby 1995; Hrdy 1974, 1979; Kirkpatrick-Tanner 1996; O'Connell & Cowlishaw 1994; Palombit 1999; Pereira & Weiss 1991; Reichard 1995; van Schaik & Kappeler 1997; Sekulic 1983; Soltis 1999; Steenbeek et al 1999; Struhsaker & Leland 1985, 1987; Swedell 2000; Weingrill 2000; Zhang et al 1999; Zunino et al 1985). En primates, el infanticidio generalmente ocurre después de que un macho ajeno al grupo desplaza al macho residente dominante (Bornes 1997; Clarke 1983; Clarke, Zucker & Glander 1994; Hausfater & Hrdy 1984; Swedell 2000; Zunino et al 1985). Sin embargo, también se ha reportado el infanticidio aún cuando no haya llegado un macho nuevo, o no haya habido cambios en la posición de los machos dentro de la jerarquía social del grupo (Clarke et al 1994; Hausfater & Hrdy 1984).

En congos se ha reportado la muerte o desaparición de infantes después de que un macho nuevo o un macho del mismo grupo desplaza al macho dominante (Clarke 1983; Clarke et al 1994; Sekulic 1983; Zunino et al 1985). Durante el periodo de estudio, se observó que uno de los infantes del grupo, Moses, apareció con heridas múltiples y profundas alrededor del cuello. También se observó que después de la muerte del único

macho residente del grupo número 19, el macho periférico tomó posesión del territorio y de las cuatro hembras que quedaron. Al poco tiempo, la cría de una de ellas desapareció sin dejar rastro. El cortejo y las cópulas múltiples pueden contribuir al futuro reproductivo de las hembras al reducir la probabilidad de infanticidio y aumentar la probabilidad de supervivencia de sus crías, ya que el copular con múltiples machos puede crear confusión en cuanto a la paternidad de las crías (Hrdy 1979; Struhsaker & Leland 1985; Smuts 1987a, 1987b; Pereira & Weiss 1991; Reichard 1995; Brockman & Whitten 1996; Wrangham 1997; Bomes et al 1999a, 1999b; Sottis et al 1999).

Lo que más llama la atención del presente estudio es el tiempo invertido en cortejo por ambos sexos. Proponemos que las hembras obtienen beneficios adicionales de los machos y que por ello juegan un papel sexual más activo. Además, se encontró que las hembras de posición social alta, Lilac y Fiona, tienden a solicitar más que las hembras de posición social inferior, Lemon y Purple. Estos resultados confirman que existen diferencias entre las hembras por acceso a los machos. Se encontró que son las hembras, y no los machos, las que invierten más esfuerzos en cortejar. Tampoco encontramos que los cortejos de los machos se concentraran más durante el pico del estro, sino que se distribuían por igual dentro o fuera del mismo. Finalmente, no se encontró relación entre la identidad de los machos, y por ende su posición social, y su éxito de cópula. Sin embargo, nuestros datos sí son consistentes con las predicciones acerca de la selección por parte de las hembras y con el comportamiento sexual de éstas, enfocado en sus ganancias reproductivas, como lo es el evitar la muerte de una cría.

Si tomamos en cuenta que en primates la inversión parental no es equitativa, y que son las hembras las que llevan la mayor parte de la carga de la crianza, tiene sentido que los intereses reproductivos de las hembras dirijan el comportamiento sexual, aún cuando sean los machos los que tengan mayor dominancia social.

REFERENCIAS

- Agoramcoorthy, G. y Hsu, M.J. 2000. Extragroup copulation among wild red howler monkeys in Venezuela. *Folia Primat.* 71: 147-151
- Ahensjö, I., A. Vincent, R. Alatalo, T. Halliday y W.J. Sutherland. 1992. The role of females in influencing mating patterns. *Behav. Ecol.* 4(2): 187-189.
- Altmann, J. 1974. Observation study of behavior: sampling methods. *Behavior.* 49: 227-267.
- Berglund, A., C. Magnhagen, A. Bisazza, B. König y F. Huntingford. 1992. Female-female competition over reproduction. *Behav. Ecol.* 4(2): 184-187.
- Birkhead, T. y A. Møller. 1993. Female control of paternity. *Trends in Ecology and Evolution* 4:100-104.
- Boinski, S. 1987. Mating patterns in squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii*). Implications for seasonal sexual dimorphism. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 21 13-21
- Borries, C. 1997. Infanticide in seasonally breeding multimale groups of Hanuman langurs (*Presbytis entellus*) in Ramangar (South Nepal). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 41:139-150.
- Borries, C., K. Launhardt, C. Epplen, J.J. Epplen y P. Winkler. 1999a. Males as infant protectors in Hanuman langurs (*Presbytis entellus*) living in multimale groups – defense pattern, paternity, and sexual behavior. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 46: 350-356.
- Borries, C., K. Launhardt, C. Epplen, J.J. Epplen y P. Winkler. 1999b. DNA analyses support the hypothesis that infanticide is adaptive in langur monkeys. *Proc. R. Soc. Lond.* 266: 901-904.
- Brockman, D.K. y P.L. Whitten. 1996. Reproduction in free ranging *Propithecus verreauxi*: Estrus and the relationship between multiple partner matings and fertilization. *Am. J. Phys. Anthropol.* 100: 57-69.
- Clarke, M.R. 1983. Infant-killing and infant disappearance following male takeovers in a group of free-ranging howling monkeys (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. *Am. J. Primat.* 5: 241-247.
- Clarke, M.R. 1990. Behavioral development and socialization of infants in a free-ranging group of howling monkeys *Alouatta palliata*. *Folia Primat.* 54: 1-15.
- Clarke, M.R. y Glander, K.E. 1981. Adoption of infant howling monkeys in Costa Rica. *Am. J. Primat.* 3: 469-472.
- Clarke, M.R. y Glander, K.E. 1984. Female reproductive success in a group of free-ranging howling monkeys (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. In: *Female Primates: Studies by Women Primatologists*, Alan R. Liss, Inc., New York. Pp. 111-126.

- Clarke, M.R., Zucker, E. y Glander, K.E. 1994. Group takeover by a natal male howling monkey (*Alouatta palliata*) and associated disappearance and injuries of immatures. *Primates*. 35(4): 435-442.
- Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D. y Guinness, F.E. 1988. Reproductive success: Studies of individual variation in contrasting breeding systems. University of Chicago Press, Chicago.
- Crocket, C.M. 1984. Family feuds *Natural History* 93(8): 54-63.
- Crocket, C.M. y Eisenberg, J.F. 1987. Howlers: variations in group size and demography. Pp. 54-68. In: *Primate Societies* (B. Smuts, D. Cheney, R. Seyfarth, R. Wrangham, and T. Struhsaker, eds.). The University of Chicago Press, Illinois. 577 pp.
- Crocket, C.M. y Pope, T. 1988. Inferring patterns of aggression from red howler monkey injuries. *Am. J. Primat.* 15: 289-308.
- Daly, M. y Wilson, M. 1983. Sex, evolution, and behavior. PWS Publishers, Boston.
- Darwin, C. 1997. El Origen de las especies. Editorial Porrúa, México, D.F. Pp.377.
- Digby, L. 1995. Infant care, infanticide, and female reproductive strategies in polygynous groups of common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37:51-61.
- Eberhard, W. 1996. Female control: Sexual selection by cryptic female choice. Princeton University Press. Pp. 502.
- Ellis, L. 1995. Dominance and reproductive success among nonhuman animals: A cross-species comparison. *Ethol. Sociobiol.* 16(4): 257-333.
- Fedigan, L. M. 1984. Dominance and reproductive success in primates. *Yrbk. Phys. Anthropol.* 26:91-129.
- Fedigan, L.M. 1992. Primate paradigms: sex roles and social bonds. University of Chicago Press. P.p. 386.
- Glander, K.E. 1975. Habitat description and resource utilization: A preliminary report on mantled howling monkey ecology. In: Tuttle, R.H. (ed.). *Socioecology and Psychology of Primates*. The Hague. Mouton. pp. 37-57.
- Glander, K.E. 1978. Howling monkey feeding behavior and plant secondary compounds: A study of strategies. In: Montgomery, G.G. (ed.). *The ecology of Arboreal Folivores*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. pp. 561-574
- Glander, K.E. 1980. Reproduction and population growth in free-ranging mantled howling monkeys. *Am. J. Phys. Anthropol.* 53: 25-36.

- Glander, K.E. 1981. Feeding patterns in mantled howling monkeys. In: *Foraging behavior: Ecological, ethological, and psychological approaches*. A.C. Kamil and T.D. Sargent (ed.), Garland Press, New York, N.Y. pp. 231-257.
- Glander, K.E. 1992. Dispersal patterns in Costa Rican mantled howling monkeys. *Internat. J. Primat.* 13(4): 415-436.
- Glander, K.E. y A. De Vries. 1991. Translocation of mantled howling monkeys in Costa Rica. *Am. J. Phys. Anthropol.* 84(Suppl. 2): 79.
- Haley, M.P. 1994. Resource holding power asymmetries, the prior residence effect and reproductive payoffs in male Northern elephant seals. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 34: 427-434.
- Haley, M.P., Deutch, C.J. y LeBoeuf, B.J. 1994. Size, dominance, and copulatory success in male northern elephant seals. *Mirounga angustirostris*. *Anim. Behav.* 48: 1249-1260.
- Halliday, T. 1980. *Sexual Strategy*. The University of Chicago Press Chicago. P 152
- Hausfater, G. y Hrdy, S.B. 1984. *Infanticide: comparative and evolutionary perspectives*. Aldine Publ. Co. N.Y. pp. 598.
- Heltne, P.G., Turner, D.C. y Scott, N.J. Jr. 1976. Comparison of census data on *Alouatta palliata* from C.R. and Panamá. In: Thorington, R.W.Jr. & Heltne, P.G. (eds) *Neotropical primates: field studies and consevation*. Nat. Acad. of Sciences. Washington D.C. pp. 10-19.
- Herrera, E. A. y Macdonald, D.W. 1993. Aggression, dominance, and mating success among capybara males (*Hydrochaeris hydrochaeris*) *Behav. Ecol.* 4(2): 114-119.
- Hirotañi, A. 1994. Dominance rank, copulatory behavior and estimated reproductive success in male reindeer. *Anim. Behav.* 48: 929-936.
- Holstrun-López, B. 1978. *Of wolves and men*. McMillan Publishing Co. p.p. 309
- Hrdy, S.B. 1974. Male-male competition and infanticide among the Langurs (*Presbytis entellus*) of Abu. Rajasthan. *Folia Primatol.* 22:19-58.
- Hrdy, S.B. 1979. Infanticide among animals: A review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females. *Ethol Sociobiol.* 1:13-40.
- Janson, C.H. 1984. Female choice and mating system of the brown capuchin monkey *Cebus apella* (Primates: Cebidae). *Z. Tierpsychology* 65: 177-200.
- Jenks, S.M. y Ginsburg, B.E. 1987. Socio-sexual dynamics in captive wolf packs. p. 375-399. In: H. Frank (ed.) *Man and wolf*. Dr. W. Junk Publishers. Dordrecht, Holanda.
- Jones, C.B. 1980. The functions of status in the mantled howler monkey, *Alouatta palliata* GRAY: Intraspecific competition for group membership in a folivorous neotropical primate. *Primates* 21(3): 389-405.

- Jones, C.B. 1982. A field manipulation of spatial relationships among male mantled howler monkeys. *Primates*. 23(1): 130-134.
- Jones, C.B. 1985. Reproductive patterns in mantled howling monkeys: estrus, mate choice and copulation. *Primates* 26(2): 130-142.
- Johnson, S.A. y Aamodt, A. 1985. *Wolf pack. Tracking wolves in the wild*. Lerner Publishing Co. Minneapolis. 96p.
- Keddy-Hector, A.C. 1992. Mate choice in non-human primates. *Amer. Zool.* 32: 62-70.
- Kirkpatrick-Tanner, M., C. Aeschlimann, & G. Anzenberger. 1996. Occurrence of an infanticide within a captive polygynous group of common marmosets, *Callithrix jacchus*. *Folia Primat.* 67: 52-58.
- Manson, J.H. 1994. Mating patterns, mate choice, and birth season heterosexual relationships in free-ranging rhesus macaques. *Primates* 35(4): 417-433.
- Milton, K. 1985. Mating patterns of woolly spider monkeys (*Brachyteles arachnoides*): Implications for female choice. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 17: 53-58.
- Moreno, L.I., I.C. Salas y K.E. Glander. 1991. Breach carrying and birth-related behaviors in wild mantled howling monkeys. *Am. J. Primat.* 23: 197-199.
- O'Connell, S.M. y Cowlishaw, G. 1994. Infanticide avoidance, sperm competition and mate choice: the function of copulation calls in female baboons. *Anim. Behav.* 48: 687-694.
- Owens, M. y Owens, D. 1985. *Cry of the Kalahari*. Houghton Mifflin Co. Boston. 341 p.
- Owens, M. y Owens, D. 1996. Social dominance and reproductive patterns in brown hyaenas, *Hyaena brunnea*. *Anim. Behav.* 51:535-551.
- Paul, A. 1996. Breeding seasonality affects the association between dominance and reproductive success in non-human primates. *Folia Primatol.* 58: 344-349.
- Palombit, R.A. 1999. Infanticide and the evolution of pair bonds in nonhuman primates. *Evol. Anthropol.* 7(4): 117-129.
- Pereira, M.E. y Weiss, M.L. 1991. Female mate choice, male migration, and the threat of infanticide in ringtailed lemurs. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28: 141-152.
- Phillips, K.A., Bernstein, I.S., Dettner, E., Devermann, H. y Powers, M. 1994. Sexual behavior in brown capuchins (*Cebus apella*). *Int. J. Primat.* 15(6): 907-92-15.
- Pope, T.R. 1990. The reproductive consequences of male cooperation in the red howler monkey: A paternity exclusion in multi-male and single-male troops using genetic markers. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 27: 439-446.
- Reichard, U. 1995. Extra-pair copulations in a monogamous gibbon (*Hylobates lar*). *Ethology* 100: 99-112.

- van Schaik, C.P. y Kappeler, P.M. 1997. Infanticide risk and the evolution of male-female association in primates. *Proc. Royal. Soc. of London* 264: 1687-1694.
- Sekulic, R. 1983. Male relationships and infant deaths in red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Z. Tierpsychology* 61: 185-202.
- Shah, N.F y Suarez, S.A. 2001. Recent progress in primate behavior and ecology. *Evol. Anthropol.* 10: 117-118.
- Shreeve, J. 1987. *Nature: The Other Earthlings*. McMillan Publishing Co. 288 p.
- Smuts, B.B. 1987a. Gender, aggression and influences. pp 400-412. In: *Primate Societies* (B. Smuts, D. Cheney, R. Seyfarth, R. Wrangham, and T. Struhsaker, eds.), The University of Chicago Press, Illinois. 577 pp.
- Smuts, B.B. 1987b. Sexual competition and Mate Choice. Pp. 385-399. In: *Primate Societies* (B. Smuts, D. Cheney, R. Seyfarth, R. Wrangham, and T. Struhsaker, eds.), The University of Chicago Press, Illinois. 577 pp.
- Soltis, J.; Thomsen, R., Matsubayashi y K.; Takenaka, O. 1999. Infanticide and female counter-strategies in wild japanese macaques (*Macaca fuscata*) on Yakushima Island, Japan. *Am. J. Primat.* 49(1): 103.
- Steenbeek, R., R.C. Pick, M. van Buul y J. van Hooff. 1999. Vigilance in wild Thomas's langurs (*Presbytis thomasi*): the importance of infanticide risk. *Behav Ecol Sociobiol.* 45:137-150.
- Struhsaker, T.T. y L. Leland. 1985. Infanticide in a patrilineal society of red colobus monkeys. *Z. Tierpsychology* 69:89-132.
- Struhsaker, T.T. y L. Leland. 1987. Colobines. Infanticide by adult males. Pp. 83-97. In: *Primate Societies* (B. Smuts, D. Cheney R. Seyfarth, R. Wrangham, and T. Struhsaker, eds.), The University of Chicago Press Illinois 577 pp.
- Stuart, M.D., L.L. Greenspan, K.E. Glander y M.R. Clarke. 1990. A coprological survey of parasites of wild mantled howling monkeys, *Alouatta palliata palliata*. *J. Wildlife Diseases* 26(4): 547-549.
- Swedell, L. 2000. Two takeovers in wild hamadryas baboons. *Folia Primat.* 71: 169-172.
- Trivers, R., 1985. *Social Evolution*. The Benjamin/Cummings Publ. Co., Inc. Santa Cruz, California. p.p. 461
- Weingill, T. 2000. Infanticide and the value of male-female relationships in mountain chacma baboons. *Behavior.* 137: 337-359
- Wrangham, R.W. 1997. Subtle, secret female chimpanzees. *Science* 277:774-775
- Zhang, S., Liang, B y Wang, L. 1999. Infanticide within captive groups of Sichuan golden snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*). *Folia Primat.* 70: 274-276

Zunino, G.E., Chalukian, S.C. y Rumiz, D.I. 1985. Infanticidio y desaparición de infantes asociados al reemplazo de machos en grupos de *Alouatta caraya*. A Primatologia No Brasil 2. An. 2º Congreso Brasil Primatologia Campinas. P. 185-190.

Cuadro 1.1. Composición del grupo de estudio según la posición social, el sexo y la edad en meses de los individuos que lo conforman. Grupo # 7, según K.E. Glander, La Pacifica, 1992.

Individuo	Rango (1)	Sexo	Edad (meses)
Gable	1	M	99
Houdini	2	M	200
Cleo	1	F	71
Fiona	2	F	70
Lilac	3	F	72
Buttercup**	4	F	79
Simone**	5	F	80
Magnolia	6	F	87
Eliza	7	F	81
Lemon	8	F	183
Purple	9	F	244
Aruba	10	F	36

(1) Posición en la jerarquía del grupo.

** Estas hembras fueron excluidas del estudio porque tenían infantes cuando se realizó el estudio. Además, fueron excluidos los infantes y los juveniles.

Cuadro 1.2. Número de días y horas de observación de los animales focales del grupo número 7, La Pacifica, 1992.

Nombre	No. Ident.	Días	Horas
Lilac	1	15	135 *
Cleo	2	5	54 "
Fiona	3	23	207
Lemon	4	25	225
Purple	5	22	198
Gable	6	17	153
Houdini	7	19	171
Total		127	1143

* No completaron el período de estudio. Lilac murió y Cleo quedó embarazada.

Cuadro 1.3. Cantidad de series de cortejo con sus respectivos números de eventos de cortejo.

Cantidad de series	Número de eventos de CT
25	1
19	2
15	3
11	4
7	5
8	6
2	7
5	8
1	9
2	11
1	13
2	16
1	23
1	24
100	412

Cuadro 1.4. Número de series de cortejo iniciadas y el número de eventos de cortejo según el sexo de quien inicia.

Variable	Sexo	Frecuencia	$X \pm s$
SERIES	Hembras	80	16 ± 13.83
	Machos	20	10 ± 4.24
EVENTOS	Hembras	372	74.4 ± 61.86
	Machos	40	20 ± 11.31
		Valor de F	Probabilidad
Análisis de varianza	SERIES	0.33	0.59
	EVENTOS	1.37	0.29

Cuadro 1.5. Número de series de cortejo y el número de eventos de cortejo que realiza cada individuo dentro del grupo.

VARIABLE	IDENT. del INDIV.	FRECUENCIA
SERIES	CL	14
	FI	24
	LI	35
	LE	7
	PU	0
	GA	7
	HO	13
TOTAL		100
EVENTOS	CL	55
	FI	35
	LI	158
	LE	49
	PU	0
	GA	12
	HO	28
TOTAL		372

Cuadro 1.6. Número de series de cortejo iniciadas y el número de eventos de cortejo realizados por cada sexo según estos ocurran dentro o fuera del periodo de estró de las hembras.

VARIABLE	MOMENTO	SEXO	FRECUENCIA
SERIES	DENTRO	MACHOS	6
		HEMBRAS	74
	FUERA	MACHOS	8
		HEMBRAS	6
EVENTOS	DENTRO	MACHOS	29
		HEMBRAS	354
	FUERA	MACHOS	11
		HEMBRAS	18

Cuadro 1.7. Frecuencia con que cada sexo y cada individuo inicia una serie de cortejo.

SEXO	Identidad del individuo	COPULA	NO COPULA
MACHOS	GA	2	5
	HO	5	8
TOTAL		7	13
HEMBRAS**	CL	4	10
	FI	6	18
	LI	5	30
	LE	4	3
TOTAL		19	61

** Pu nunca inició una serie de cortejo. por ende no está incluida en este cuadro

Cuadro 1.8. Número total de cópulas de cada individuo de cada sexo tanto fuera como dentro del período de estro de las hembras.

SEXO	Ident. del individuo	Cópulas
MACHOS	GA	24
	HO	16
TOTAL		40
HEMBRAS	CL	6
	FI	13
	LI	11
	LE	7
	PU	3
TOTAL		40

Cuadro 1.9. Frecuencia de cópulas con o sin cortejo previo según la identidad de cada individuo.

SEXO	IDENT. del INDIV.	CORTEJO PREVIO	SIN CORTEJO PREVIO
MACHOS	GA	15	9
	HO	11	5
TOTAL		26	14
	CL	6	1
	FI	7	6
	LI	7	4
	LE	6	1
	PU	1	2
TOTAL		26	14

CAPITULO 2

ALGUNOS DATOS SOBRE LA BIOLOGÍA SOCIAL DE LOS ADULTOS REPRODUCTORES DENTRO DE UN GRUPO DE MONOS CONGO (*Alouatta palliata* GRAY), CAÑAS, GUANACASTE.

RESUMEN

Se observaron las interacciones sociales dentro de un grupo de monos congo, para determinar si existe alguna relación entre la identidad y el sexo del animal y la frecuencia y el tipo de interacciones sociales que realiza. También se examinaron las relaciones de distancia entre los animales del grupo utilizando la distancia espacial como un indicador de la distancia social entre los individuos. Se encontró que sí existe una relación entre el sexo y la identidad de los individuos y el tipo de interacción que emiten o reciben. En general, los machos se evitan y los individuos de sexos opuestos se relacionan más que los individuos del mismo sexo. En cuanto a las relaciones de distancia entre individuos, se encontró que las hembras se mantienen alejadas unas de otras, que los machos no se asocian y que los machos y las hembras se mantienen cerca. La asociación entre machos y hembras puede favorecer el establecimiento de vínculos entre ellos, una de las ventajas derivadas de estos vínculos puede ser la protección de futuras crías.

INTRODUCCION

En Primates, la vida en grupos y el comportamiento social se han explicado tradicionalmente como el resultado de dos tipos de interacciones ecológicas: primero, la necesidad de reducir la mortalidad producto de la depredación y segundo, la necesidad de disminuir la competencia interespecífica e intraespecífica (van Schaik 1983, Cheney & Wrangham 1987, Janson 1988, Janson & van Schaik 1988, Treves & Chapman 1996, Koenig et al 1998, Treves 1999, Janson 2000).

Una de las ventajas de la vida en grupo, es que pueda proveer beneficios al reducir el riesgo de depredación por medio de la vigilancia y la defensa grupal ante los depredadores (van Schaik 1983, Cheney & Wrangham 1987, Janson & Goldsmith 1995, Treves 1999).

Otra ventaja de vivir en grupo, es que se aumenta la habilidad para defender parches con comida de alta calidad y, así, se incrementa la capacidad competitiva del grupo. También puede aumentar la habilidad de localizar o explotar fuentes de alimentación (Silk 1987, Janson 1988, Janson & van Schaik 1988, Treves & Chapman 1996, Koenig et al 1998, Janson 2000). Según Janson (2000), la necesidad de defender parches de alimento promueve la formación de alianzas entre hembras relacionadas genéticamente. Se esperaría encontrar este tipo de comportamiento especialmente en el caso de primates que comen frutos ya que los frutos son una fuente de alimentación con una distribución en parches o estacional.

Sin embargo, también existen desventajas al vivir en grupos. Una de ellas es que puede aumentar la competencia por recursos y la competencia sexual entre individuos del mismo grupo. En este contexto puede promoverse el infanticidio. Los machos que compiten entre sí, pueden beneficiarse de la muerte de las crías de otros machos, especialmente si estos machos no están relacionados genéticamente entre sí (Hrdy 1974, 1979, Grinnell & McComb 1996, Borries 1997, Borries et al 1999a, Borries et al 1999b, Palombit 1999, Weingrill 2000). Lo mismo ocurre con las hembras que compiten entre sí, ya que estas podrían beneficiarse de la muerte de las crías de otras hembras no relacionadas (Kirkpatrick-Tanner et al 1996, Tirado-Herrera et al 2000) pues esto puede significar menos competencia por alimento, por posición social, o mayor protección para sus propias crías, principalmente evitando el riesgo de infanticidio.

Las hembras de primates invierten mucho en sus crías, deben alimentarlas y cuidarlas antes y después del nacimiento. Por esto, es de esperar que desarrollen respuestas para aumentar la probabilidad de supervivencia de sus crías y, así, aumentar su propio éxito reproductivo. Una de esas estrategias sería evitar o reducir el riesgo de infanticidio. En las especies donde las hembras están genéticamente emparentadas, ellas pueden establecer coaliciones agresivas para ahuyentar a los machos atacantes

(Treves & Chapman 1996, Sterck et al 1997, van Schaik & Kappler 1997). Otra estrategia utilizada por las hembras es la de crear vínculos o lazos con los machos a cambio de protección contra otros machos que pudieran representar una amenaza para ellas o sus crías (Rowell 1988, Sterck et al 1997, Matsumoto-Oda 1999, Steenbeek et al 1999). En grupos con más de un macho, las hembras se benefician al crear vínculos con más de un macho. Uno de los mecanismos utilizados por las hembras para este propósito podría ser el comportamiento sexual, el copular un macho podría aumentar este vínculo. El copular con más de un macho también puede confundir a los machos con respecto a la paternidad de las crías y de esta forma reducir la probabilidad de infanticidio (Treves & Chapman 1996, Sterck et al 1997, Matsumoto-Oda 1999, Salas et al en preparación), aún cuando esto vaya contra los intereses de los machos.

En especies de primates no humanos, los patrones de transferencia entre grupos parecen tener efectos importantes en las relaciones intrasexuales del grupo (Wrangham 1997). En las especies en las cuales las hembras no abandonan su grupo natal, se desarrolla un vínculo muy fuerte entre ellas, el cual se evidencia en los patrones de acicalamiento y asociaciones frecuentes (Smuts 1987, O'Brien 1991, Cheney 1994). En *Cebus apella* (O'Brien 1991) las hembras se asocian y acicalan entre ellas mucho más que con los machos. Cuando las hembras se asocian con los machos, lo hacen principalmente con los machos dominantes.

En las especies donde las hembras abandonan su grupo natal, las relaciones entre hembras carecen de esa cohesión. Las hembras raramente descansan cerca de otras hembras y las relaciones de jerarquía entre ellas no se definen muy bien (Smuts 1987). De la misma manera, en las especies en las cuales los machos se transfieren a otros grupos, rara vez existe asociación entre ellos; con la excepción de parejas de hermanos, donde la asociación se mantiene (Smuts 1987). Las relaciones entre machos son mucho más relajadas fuera de la estación reproductiva, sin embargo las relaciones entre machos

son siempre menos fuertes que las asociaciones entre hembras. En general, en especies de transferencia de machos, los vínculos entre las hembras son más aparentes, mientras que en especies de transferencia de hembras las relaciones entre machos son más fuertes (Smuts 1987, Wrangham 1997).

Tipicamente los monos congo viven en grupos de más de un macho, donde los adultos, tanto machos como hembras, no tienen ningún parentesco (Glander 1980). De acuerdo con esto, es de esperar que el infanticidio represente para estas hembras una amenaza importante para su éxito reproductivo. En consecuencia también se esperaría que las hembras traten de vincularse con los machos para prevenir que maten a sus crías o para que les ayuden a proteger a las mismas. Predecimos que las interacciones macho-hembra serán más frecuentes que las interacciones entre los miembros del mismo sexo, ya que, al no estar emparentados, los individuos de mismo sexo estarían compitiendo entre sí por recursos, por pareja sexual o por ambos.

El presente trabajo describe las interacciones sociales dentro de un grupo de monos congo y la frecuencia y la variación de estas interacciones. Se estudiará si existe alguna relación entre el estatus social del animal o sexo y la frecuencia y el tipo de interacciones sociales que realiza. Se espera que las hembras interactúen más con los machos que con las demás hembras del grupo.

Por último, se examinaron las relaciones de distancia entre los animales del grupo utilizando la distancia espacial como un indicador de la distancia social entre los individuos. Se espera que, en general, existirá menos distancia entre machos y hembras que entre los individuos del mismo sexo.

MÉTODOS

Este estudio se realizó en un grupo de monos congo en la Hacienda La Pacífica, Cañas, Guanacaste. La Pacífica es una finca de ganado que incluye algunas tierras de

cultivos, un centro turístico y una estación de investigación. Está localizada a 45 metros sobre el nivel del mar, dentro del sistema de vida de bosque tropical seco según Holdridge e incluye tanto bosque seco estacional y bosque ripario estacional (Clarke & Glander 1984). El grupo de estudio ocupa un territorio con un área de un kilómetro de largo por 600 metros de ancho a lo largo de la ribera del Río Corobicí, en dirección noreste sobre la carretera Panamericana. Este territorio incluye tanto bosque seco como bosque.

Los monos congo de la Pacífica han sido objeto de estudio desde los años setenta (Clarke 1983, 1990; Clarke & Glander 1981, 1984; Clarke, Zucker & Glander 1994; Glander 1975, 1978, 1980, 1981, 1992; Glander & DeVries 1991; Hettré et al 1976; Jones 1980, 1982, 1985; Moreno, Salas & Glander 1991; Stuart et al 1990). La población de monos en el rancho a la fecha del estudio era de unos 550 animales distribuidos en 44 grupos diferentes. En la Pacífica el promedio de animales dentro de un grupo es de dos machos adultos, 6 hembras adultas, 3 juveniles y dos infantes (Glander, comunicación personal). La mayoría de los animales dentro de los grupos han sido marcados de alguna forma, ya sea con collares o con bandas en los tobillos, cortándoles una parte de las orejas, tatuándolos o rasurándolos, lo que hace que el reconocimiento de individuos sea 100 % posible. También se han hecho mapas detallados de los territorios y rangos de los grupos de monos dentro del área de la hacienda.

Toma de datos

Los datos analizados en este capítulo fueron tomados durante un periodo de diez meses en 1992. El grupo número 7, según K.E. Glander, se seleccionó para este estudio. En el momento del estudio, el grupo consistía de dos machos adultos, diez hembras adultas, tres juveniles y cinco infantes. También incluidos en el territorio estaban un macho y una hembra periféricos. La composición del grupo cambió varias veces durante el transcurso del estudio, por ejemplo, dos de las hembras murieron, una

cultivos, un centro turístico y una estación de investigación. Está localizada a 45 metros sobre el nivel del mar, dentro del sistema de vida de bosque tropical seco según Holdridge e incluye tanto bosque seco estacional y bosque ripario estacional (Clarke & Glander 1984). El grupo de estudio ocupa un territorio con un área de un kilómetro de largo por 600 metros de ancho a lo largo de la ribera del Río Corobicí, en dirección noreste sobre la carretera Panamericana. Este territorio incluye tanto bosque seco como bosque.

Los monos congo de la Pacífica han sido objeto de estudio desde los años setenta (Clarke 1983, 1990; Clarke & Glander 1981, 1984; Clarke, Zucker & Glander 1994; Glander 1975, 1978, 1980, 1981, 1992; Glander & DeVries 1991; Heltne et al 1976; Jones 1980, 1982, 1985; Moreno, Salas & Glander 1991; Stuart et al 1990). La población de monos en el rancho a la fecha del estudio era de unos 550 animales distribuidos en 44 grupos diferentes. En la Pacífica el promedio de animales dentro de un grupo es de dos machos adultos, 6 hembras adultas, 3 juveniles y dos infantes (Glander, comunicación personal). La mayoría de los animales dentro de los grupos han sido marcados de alguna forma, ya sea con collares o con bandas en los tobillos, cortándoles una parte de las orejas, tatuándolos o rasurándolos, lo que hace que el reconocimiento de individuos sea 100 % posible. También se han hecho mapas detallados de los territorios y rangos de los grupos de monos dentro del área de la hacienda.

Toma de datos

Los datos analizados en este capítulo fueron tomados durante un período de diez meses en 1992. El grupo número 7, según K.E. Glander, se seleccionó para este estudio. En el momento del estudio, el grupo consistía de dos machos adultos, diez hembras adultas, tres juveniles y cinco infantes. También incluidos en el territorio estaban un macho y una hembra periféricos. La composición del grupo cambió varias veces durante el transcurso del estudio, por ejemplo, dos de las hembras murieron, una

hembra se unió al grupo y hubo dos nacimientos. La composición del grupo por sexo, rango y edad se pueden ver en el Cuadro 2.1.

Se tomaron únicamente datos de individuos adultos utilizando el método del animal focal (Altmann 1974). Debido a que estos datos fueron complementarios en un estudio de comportamiento sexual (Salas et al, en preparación), los animales focales fueron solamente los individuos adultos potencialmente fértiles. Sin embargo, anotamos las interacciones sociales del animal focal con todos los individuos del grupo, fueran éstos potencialmente fértiles o no. Los animales se siguieron durante su período de mayor actividad, de las 5:30 a 11:00 a.m. y de las 2:00 a 5:30 p.m.

También se examinaron las relaciones de distancia entre los animales focales con respecto a los demás miembros del grupo, haciendo censos cada media hora. Utilizando al animal focal como centro de un círculo imaginario, se establecieron cuatro categorías de distancia: 1) Muy cerca, distancia aproximada al animal focal (d.a.) tocándolo directamente o hasta 1 metro de distancia, 2) Cerca, d.a. entre 1 – 3 metros, 3) Lejos, d.a. entre 3-5 metros, y 4) Muy lejos, d.a. a más de 5 metros. Para efectos de este trabajo se consideró que la proximidad física entre los individuos del grupo, eran un reflejo de sus relaciones sociales; es decir, si un animal descansa cerca de otro es porque por lo menos se toleran socialmente.

Algunos de los individuos se siguieron por menos tiempo que otros. Por ejemplo, Lilac murió en Agosto, Aruba se unió al grupo en mayo y Scott comenzó a interactuar con los adultos en agosto; y por esto, ninguno de los tres individuos completaron el período de estudio. El macho periférico nunca se observó interactuando socialmente con los animales focales y nunca se incluyó como animal focal. Se completó un total de 153 días para 1377 horas de observaciones.

Se utilizaron binóculos Minlota de 10 X 35 para hacer las observaciones y se anotaron, utilizando códigos específicos, en una computadora portátil Tandy 200.

RESULTADOS

Se observó un total de once interacciones durante el período de estudio (Cuadro 2.2). Aún cuando los monos congo realizan pocas interacciones sociales, encontramos que las más frecuentes son acercarse (AC) y alejarse (AL). Las menos frecuentes son acicalarse (AI), la ceremonia de bienvenida (CB), oler la vulva o la orina (OV), agredir (AG) e inspeccionar a los infantes (IN).

En el cuadro 2.3. se presenta el número de interacciones sociales entre los sexos según sean emisores o receptores de la interacción. Para determinar si existe asociación entre el sexo del emisor y el receptor y la frecuencia de la interacción se realizaron pruebas de bondad de ajuste. Se encontró que, para todos los tipos de interacción, hay una asociación altamente significativa ($\chi^2=1601.18$, $g.l= 1$, $P < 0.001$). Hay una cantidad mayor a lo esperado de interacciones entre individuos de sexos diferentes y una menor cantidad de la esperada de interacciones entre individuos del mismo sexo.

Para cada tipo de interacción se comparó la frecuencia de ocurrencia de cada interacción según la identidad del individuo (Cuadro 2.4.A). Para esto, se utilizó un análisis de varianza múltiple con la frecuencia de cada interacción como la respuesta y la identidad del emisor y la identidad del receptor de la interacción como las variables independientes, se hizo un análisis separado para cada una de las interacciones (Cuadro 2.4.B.). Se halló que algunos individuos se acercan (AC) más que otros. Fi lo hace con la mayor frecuencia, seguida de Ga, Li, Ho, y Cl; mientras que Sc, Pu, Le y Si se acercan menos. Hay ciertos individuos a los que se les aproximan más que a otros, principalmente a Pu.

Algunos individuos "siguen" (SG) más que otros. Fi y El siguen a los otros con mayor frecuencia, luego Ga y Ar; mientras que Ma, Pu, Sc y Si casi nunca lo hacen. Todos los animales son "seguidos" con frecuencias similares.

Los machos hacen la mayoría, sino todos los olfateos de vulva u orina (OV). Recordemos que la OV se realiza más que nada para chequear el estado reproductivo del animal receptor. Algunas hembras reciben más olfateos de vulva u orina que otras, estas son Fi y Pu, luego Ar, Bu, Li y Si

Algunos individuos suplantán (SU) más que otros tanto de sitios de alimentación como de descanso. Encontramos que Ga suplanta a Ar, Bu, Le, Li y Si más a menudo que a los demás, que Ho suplanta a Pu y a Si más a menudo que a los demás. También hallamos que Pu y Si rara vez suplantán. A algunos individuos se les suplanta más a menudo que a otros, ellos son Pu de primero, luego Le, Ar y Fi.

Se examinó si existía una asociación entre el sexo del animal focal, el sexo del animal "vecino" y la distancia relativa entre ellos. Se obtuvo un total de 971 observaciones de distancia entre pares de individuos (Cuadro 2.5). Para examinar esta relación, se realizó una prueba de bondad de ajuste (Prueba G). Se halló que a distancias más cortas hay menos parejas de hembra - hembra de las esperadas, es decir, que las hembras se mantienen alejadas unas de otras. A distancias mayores encontramos menos relaciones hembra - macho de las esperadas: es decir que las hembras y los machos se mantienen cerca. No parece haber ninguna asociación entre la distancia y la probabilidad de encontrar parejas de machos: es decir, que a cualquier distancia encontramos con la misma frecuencia parejas de machos

DISCUSION

Este trabajo analiza las interacciones sociales y la frecuencia y variación de éstas según el sexo y el rango social de los individuos dentro del grupo. Ya que los individuos adultos dentro de los grupos de congos por lo general no están relacionados genéticamente, esperábamos encontrar que los individuos del mismo sexo no presentarían cohesión social y que preferirían relacionarse con los individuos del sexo

opuesto. También se esperaba encontrar que las distancias entre machos y hembras fueran menores que las distancias entre los individuos del mismo sexo.

Entre monos congo, tanto machos y hembras migran, y por ende, los individuos adultos dentro de estos grupos no están relacionados genéticamente (Crocket & Eisenberg 1987, Glander 1992). De esta manera, no se esperaba que existan vínculos sociales fuertes entre los individuos del mismo sexo de un grupo. Como era de esperar, los machos de este grupo se evitaban y que la mayoría de sus interacciones eran con las hembras del grupo. Del mismo modo, se esperaba que las hembras socializan más con los machos que entre ellas mismas.

El análisis de relaciones de distancias muestran que los individuos del mismo sexo se evitan; es decir, la distancia entre ellos es mayor que la distancia entre los individuos del otro sexo, siendo esto mucho más obvio entre los machos. Las hembras se mantienen alejadas entre sí, aunque en menor grado que los machos. Ellas también prefieren estar cerca del macho dominante. Estos resultados podrían ser el producto de la competencia entre individuos del mismo sexo. Los machos que compiten por recursos y por acceso a las hembras, no se relacionan y puede decirse que se evitan. Las hembras, que compiten por recursos y hasta por acceso a machos preferidos, evitan interactuar con otras hembras y prefieren interactuar con los machos. También se encontró que el rango social determina el tipo de interacción social que ocurre dentro del grupo. Los individuos de posición social más alta, tanto machos como hembras, desplegaban más interacciones agresivas y de juego, mientras que los individuos de posiciones menores se mantenían aisladas del grupo o eran objeto de interacciones agresivas o de juego, siendo el mejor ejemplo, la hembra de menor posición social. Sin embargo, así como eran objeto de agresiones, los individuos de posiciones sociales menores también era objeto de más interacciones de bienvenida.

En otro estudio (Salas et al en preparación) se interpretan las interacciones sexuales entre los individuos como una estrategia de las hembras para minimizar las probabilidades de infanticidio. Puede ser que las hembras busquen interactuar principalmente con los machos para tratar de formar vínculos con ellos que les podría ayudar a obtener beneficios a partir de la posición social del macho como sería un mejor sitio de alimentación, apoyo ante un ataque, y como beneficio adicional está el tratar de proteger a su cría, o a su futura cría, de la posibilidad de morir en manos de un macho infanticida; ya que en el género *Alouatta* el infanticidio ha sido bien documentado (Clarke 1983, Sekulic 1983, Hausfater & Hrdy 1984, Zunino et al 1985, Clarke, Zucker & Glander 1994).

REFERENCIAS

- Altmann, J. 1974. Observation study of behavior sampling methods. *Behavior* 49: 227-267.
- Bornes, C. 1997. Infanticide in seasonally breeding multimale groups of Hanuman langurs (*Presbytis entellus*) in Ramnagar (south Nepal). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 41: 139-150.
- Bornes, C., Launhardt, K., Epplen, C., Epplen, J.T. y Winkler, P. 1999a. DNA analyses support the hypothesis that infanticide is adaptive in langur monkeys. *Proc. Roy. Soc. Lond.* 266: 901-904.
- Bornes, C., Launhardt, K., Epplen, C., Epplen, J.T. y Winkler, P. 1999b. Males as infant protectors in Hanuman langurs (*Presbytis entellus*) living in multimale groups – defence pattern, paternity and sexual behaviour. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 46: 350-356.
- Cheney, D.L. 1994. Intragroup cohesion and intergroup hostility: the relation between grooming distributions and intergroup competition among female primates. *Behavioral Ecology* 3(4):334-345.
- Cheney, D.L. y Wrangham, R.W. 1987. Predation. In: *Primate Societies*. (B. Smuts, D. Cheney, R. Seyfarth, R. Wrangham, and T. Struhsaker, eds.). The University of Chicago Press, Illinois. 227-239 pp.
- Clarke, M.R. 1983. Infant-killing disappearance following male takeovers in a group of free-ranging howling monkeys (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. *American Journal of Primatology* 5:241-247.

- Clarke, M.R. 1990. Behavioral development and socialization of infants in a free-ranging group of howling monkeys *Alouatta palliata*. *Folia Primat.* 54: 1-15
- Clarke, M.R. y Glander, K.E. 1981. Adoption of infant howling monkeys in Costa Rica. *Am. J. Primat.* 3: 469-472.
- Clarke, M.R. y Glander, K.E. 1984. Female reproductive success in a group of free-ranging howling monkeys (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. In: *Female Primates: Studies by Women Primatologists*. Alan R. Liss, Inc. 150 Fifth Avenue. New York, NY. Pp. 111-126.
- Clarke, M.R., Zucker, E. y Glander, K.E. 1994. Group takeover by a total male howling monkey (*Alouatta palliata*) and associated disappearance and injuries of immatures. *Primates* 35(4): 435-442.
- Crocket, C.M. y Eisenberg, J.F. 1987. Howlers: variations in group size and demography. Pp. 54-68. In: *Primate Societies*. (B. Smuts, D. Cheney, R. Seyfarth, R. Wrangham, and T. Struhsaker, eds.). The University of Chicago Press, Illinois. 577 pp.
- Fedigan, L.M. 1992. Primate paradigms: sex roles and social bonds. University of Chicago Press. P.p 386.
- Glander, K.E. 1975. Habitat and resource utilization: an ecological view of social organization in mantled howling monkeys. Ph.D. Dissertation, Univ Of Chicago, Chicago, Illinois.
- Glander, K.E. 1978. Howling monkey feeding behavior and plant secondary compounds: A study of strategies. In: Montgomery, G.G. (ed.), *The ecology of Arboreal Folivores*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. pp. 561-574.
- Glander, K.E. 1980. Reproduction and population growth in free-ranging mantled howling monkeys. *Am. J. Phys. Anthropol.* 53: 25-36.
- Glander, K.E. 1992. Dispersal patterns in Costa Rican mantled howling monkeys. *Internat. J. Primat.* 13(4): 415-436.
- Glander, K.E. y A. De Vries. 1991. Translocation of mantled howling monkeys in Costa Rica. *Am. J. Phys. Anthropol.* 84(Suppl. 2): 79.
- Grinnell, J. y McComb, K. 1996. Maternal grouping as a defense against infanticide by males: evidence from field playback experiments on African lions. *Behav. Ecol.* 7(9): 55-59.
- Hausfater, G. y Hrdy, S.B. editors 1984. *Infanticide: comparative and evolutionary perspective* Aldine, Publ. Co, N.Y
- Heltne, P.G., Turner, D.C. y Scott, N.J. 1976. Comparisons of census data on *Alouatta palliata* from Costa Rica and Panamá. In: *Neotropical Primates: Field Studies and Conservation*. R. Thorington, Jr. & P. Heltne (eds.). National Academy of Sciences, Washington, D.C., pp. 10-19.

- Hrdy, S.B. 1974. Male-male competition and infanticide among the Langurs (*Presbytis entellus*) of Abu, Rajasthan. *Folia Primatol.* 22:19-58.
- Hrdy, S.B. 1979. Infanticide among animals: A review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females. *Ethol. Sociobiol.* 1:13-40.
- Janson, C.H. 1988. Intra-specific food competition and primate social structure: a synthesis. *Behaviour.* 105: 1-17.
- Janson, C.H. 2000. Primate socio-ecology: the end of a golden age. *Evolut Anthropol.* 9(2): 73-86.
- Janson, C.H. y Goldsmith, M.L. 1995. Predicting group size in primates: foraging costs and predation risks. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 6(3): 326-336.
- Janson, C.H. y van Schaik, C.P. 1988. Recognizing the many faces of primate food competition: methods. *Behaviour* 105: 165-186.
- Jones, C.B. 1980. The functions of status in the mantled howling Monkey, GRAY: intraspecific competition for group membership in a folivorous neotropical primate. *Primates.* 21(3): 389-405.
- Jones, C.B. 1982. A field manipulation of spatial relationships among male mantled howler monkeys. *Primates.* 23(1): 130-134.
- Jones, C.B. 1985. Reproductive patterns in mantled howler monkeys: estrus, mate choice and copulation. *Primates.* 26(2): 130-142.
- Kirkpatrick-Tanner; Aeschlimann; M.C.; Anzenberger, G. 1996 Occurrence of an infanticide within a captive polygynous group of common marmosets. *Callithrix jacchus.* *Folia Primatol.* 67: 52-58.
- Koenig, A., Beise, J., Chalise, M.K. y Ganzhorn, J.U. 1998. When females should contest for food – testing hypotheses about resource density, distribution, size, and quality with Hanuman langurs (*Presbytis entellus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 42: 225-237.
- Matsumoto-Oda, A. 1999. Female choice in the opportunistic mating of wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) at Mahale. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 46: 258-266.
- Moreno, L.I., I.C. Salas y K.E. Glander. 1991. Breech delivery and birth-related behaviors in wild mantled howling monkeys. *Am. J. Primat.* 23:197-199.
- O'Brien, T.G. 1991. Female-male social interactions in wedge-capped capuchins: benefits and costs of group living. *Anim. Behav.* 41: 555-567.
- Palombit, R.A. 1999. Infanticide and the evolution of pair bonds in nonhuman primates. *Evolut. Anthropol.* 7(4): 117-129.
- Rowell, T.E. 1988. Beyond the one-male group. *Behaviour.* 104: 189-201

- van Schaik, C.P. 1983. Why are diurnal primates living in groups? *Behaviour*. **87**: 120-143.
- van Schaik, C.P. y Kappeler, P.M. 1997. Infanticide risk and the evolution of male-female association in primates. *Proc. R. Soc. Lond.* **264**: 1687-1694.
- Sekulic, R. 1983. Male relationships and infant deaths in red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Z. Tierpsych.* **61**: 185-202.
- Silk, J.B. 1987. Social behavior in evolutionary perspective In: *Primate Societies*. (B. Smuts, D. Cheney, R. Seyfarth, R. Wrangham, and T. Struhsaker, eds.). The University of Chicago Press, Illinois. pp. 318-329.
- Smuts, B.B. 1987a. Gender, aggression and influences. pp. 400-412. In: *Primate Societies* (B. Smuts, D. Cheney, R. Seyfarth, R. Wrangham, and T. Struhsaker, eds.). The University of Chicago Press, Illinois, 577 pp.
- Steenbeck, R.; Piek, R.C.; van Buul, M.; y van Hooff, J.A.R.A.M. 1999. Vigilance in wild Thomas's langurs (*Presbytis thomasi*): the importance of infanticide risk. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **45**: 137-150.
- Sterck, E.H.M.; Watts, D.P. y van Schaik, C.P. 1997. The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **41**: 291-309.
- Stuart, M.D., L.L. Greenspan, K.E. Glander y M.R. Clarke. 1990. A coprological survey of parasites of wild mantled howling monkeys. *Alouatta palliata palliata*. *J. Wildlife Diseases* **26**(4): 547-549.
- Tirado-Herrera, E.R.; Knogge, C. y Heymann, E.W. 2000. Infanticide in a group of wild saddle-back tamarins, *Saguinus fuscicollis*. *Am. J. Primat.* **50**: 153-157.
- Treves, A. 1999. Has predation shaped the social system of arboreal primates. *Internat. J. Primat.* **11**: 32-65.
- Treves, A. y Chapman, C. 1996. Conspecific threat, predation avoidance, and resource defense: implications for grouping in langurs. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **39**: 43-53.
- Weingrill, T. 2000. Infanticide and the value of male-female relationships in mountain chacma baboons. **137**. 337-359
- Wrangham, R.W. 1997. Subtle. Secret Female Chimpanzees. *Science*. **277**: 774-775.
- Zunino, G.E.; Chalukian, S.C. y Rumiz, D.I. 1985. Infanticidio y desaparición de infantes asociados al reemplazo de machos en grupos de *Alouatta caraya*. *A Primatologia No Brasil* **2**. An. 2º Congreso Brasil Primatologia, Campinas. Pp. 185-190.

Cuadro 2.1. Composición del grupo # 7. Hacienda La Pacifica. Número de identidad, sexo, posición social y edad en meses de los individuos dentro del grupo. Según K.E. Glander, 1992.

Nombre	Número de identidad	Sexo	Rango (1)	Edad (meses)
Gable	6	M	1	99
Houdini	7	M	2	200
Cleo	3	F	1	71
Fiona	5	F	2	70
Lilac	9	F	3	72
Buttercup	2	F	4	79
Simone	13	F	5	80 [□]
Magnolia	10	F	5	87 [□]
Eliza	4	F	7	81
Lemon	8	F	8	183
Purple	11	F	9	244
Aruba	1	F	10	36
Scott	12	M	11	20-24

(1) Posición social dentro del grupo.

□ No se siguieron como animales focales, ya que no serían sexualmente receptivas durante el periodo de estudio, pero sí fueron activas socialmente.

· Un macho inmaduro, se incluye en el estudio porque se relacionó socialmente con los otros miembros del grupo.

Esta obra es propiedad del
SIBDI - UCR

Cuadro 2.2. Lista y descripción de los tipos de interacciones sociales dentro de un grupo de monos congo.

Interacción	Descripción
Seguir (SG)	Un individuo se aleja y un segundo individuo (que acababa de acercarse al primero o que estaba echado junto a éste) lo sigue.
Agresión (AG)	Uno o más individuos inicia un ataque con otro individuo.
Inspeccionar infante (IN)	Hembras, que no son la madre del infante recién nacido, inspeccionan y hasta tratan de halar al infante lejos de su madre.
Alejarse (AJ)	Un individuo se acerca a otro y el segundo se aleja.
Pasar a la par de otro (PA)	Un individuo pasa a la par o por encima de otro que está descansando.
Jugar (JU)	Dos o más individuos se ponen a jugar, ya sea persiguiéndose, colgándose de las colas y halándose, halándose las manos, abrazándose, etc.
Acercarse (AC)	Un individuo se acerca a otro desde una distancia de más de dos metros, ya sea para acostarse cerca de él o para jugar con él.
Ceremonia De Bienvenida (CB)	Dos individuos, generalmente hembras, se dan la bienvenida oliéndose las axilas y la vulva.
Acicalamiento (AI)	Involucra la inspección de los collares.
Suplantar (SU)	Un individuo suplanta a otro de su sitio de alimentación o de descanso.
Olfatear vulva u orina (OV)	Un macho olfatea la vulva, la orina o el sitio en el que ella estuvo descansando.

Cuadro 2.3. Frecuencias de ocurrencias de interacciones sociales entre los sexos según el sexo que sea emisor o receptor de cada interacción.

Interac.	Macho a macho	Macho a hembra	Hembra a hembra	Hembra a macho	Total	G *
SG	0	22	10	77	109	69.89
AG	1	34	1	171	207	166.76
AJ	7	165	311	729	1212	296.55
PA	5	68	118	141	332	61.95
JU	0	81	52	433	566	286.76
PO	8	293	213	818	1332	644.68
SU	6	71	8	201	286	227.07
Total	27	734	713	2570	4044	1605.18

* Todas las pruebas de G tenían un g.l. = 1. y una $P < 0.001$.

Cuadro 2.4.A. Promedio y desviaciones estándar de las frecuencias de interacciones sociales por individuo, según actúe como emisor o receptor de cada comportamiento. Grupo #7, La Pacífica.

Interacción	Individuo	Emisor		Receptor	
		Promedio	Des. Estand.	Promedio	Desv. Estand..
AC	Ar	10.08	13.51	4.91	3.82
	Bu	12.67	8.16	12.00	16.09
	Cl	9.41	8.49	7.08	5.82
	El	10.58	9.57	13.42	11.87
	Fi	18.83	12.36	13.50	17.82
	Ga	16.83	18.11	9.58	12.98
	Ho	7.67	6.96	6.25	5.92
	Le	4.50	8.50	11.08	7.47
	Li	15.67	16.77	7.42	10.27
	Ma	5.75	4.26	6.33	5.91
	Pu	2.58	2.71	22.50	13.08
	Sc	0	0	1.83	6.35
Si	4.75	5.10	3.41	3.17	
SG	Ar	1.67	4.25	0.25	0.62
	Bu	0.42	0.90	0.42	0.90
	Cl	0.67	1.07	1.08	1.97
	El	0.92	0.90	2.00	3.95
	Fi	2.17	4.02	1.17	2.85
	Ga	1.83	2.80	0.42	1.16
	Ho	0.25	0.45	0.42	0.51
	Le	0.08	0.29	0.75	0.96
	Li	0.75	1.05	0.17	0.57
	Ma	0.33	0.65	0.33	0.77
	Pu	0.08	0.28	2.16	3.83
	Sc	0.25	0.45	0.24	0.62
Si	0.17	0.39	0.17	0.39	
AI	Ar	0.33	0.49	0	0
	Bu	0.50	1.00	0.08	0.29
	Cl	0.25	0.62	0.41	0.67
	El	0.33	0.65	0.041	0.90
	Fi	0	0	0.58	1.24
	Ga	0.42	1.16	0	0
	Ho	0	0	0	0
	Le	0.08	0.29	0	0
	Li	0.08	0.29	0.17	0.39
	Ma	0	0	0.80	0.28
	Pu	0	0	0	0
	Sc	0	0	0	0
Si	0	0	0.25	0.67	

Interacciones: AC = Acercamiento. SG = Seguir. AI = Acicalamiento. CB = Ceremonia de bienvenida. AG = Agresión. IN = Inspeccionar Infantes. AL = Alejarse. PA = Pasar a otros. JU = Jugar. OV = Olfatear vulva u orina. SU = Supplantar. Individuos: Ar = Aruba; Bu = Buttercup; Cl = Cleo; El = Eliza; Fi = Fiona; Ga = Gable; Ho = Houdini; Le = Lemon; Ma = Magnolia; Pu = Purple; Sc = Scott; Si = Simone.

Continuación cuadro 2.4.A.

Interacción	Individuo	Emisor		Receptor	
		Promedio	Desv. Estand.	Promedio	Desv. Estand.
CB	Ar	1.08	1.31	0.42	0.79
	Bu	0.83	0.83	1.42	1.83
	Cl	1.16	1.53	1.00	1.35
	El	1.83	1.80	0.58	0.67
	Fi	0.83	0.94	1.50	1.51
	Ga	0	0	0	0
	Ho	0	0	0	0
	Le	0.58	0.79	1.33	1.37
	Li	2.33	2.38	0.83	1.19
	Ma	0.50	0.79	0.50	0.67
	Pu	0.25	0.45	2.33	2.02
	Sc	0	0	0	0
Si	0.67	0.78	0.17	0.38	
AG	Ar	1.25	4.02	2.33	1.92
	Bu	2.50	2.35	0.83	1.56
	Cl	2.33	3.49	1.08	1.62
	El	1.75	2.63	1.83	2.95
	Fi	1.25	2.14	1.91	2.54
	Ga	2.08	1.62	0.17	0.39
	Ho	0.92	1.38	0.08	0.28
	Le	1.25	3.49	2.08	2.57
	Li	0.17	0.57	0.17	0.57
	Ma	2.67	4.03	1.67	1.69
	Pu	0.67	0.38	6.08	5.10
	Sc	1.50	2.54	0.08	0.29
Si	0	0	0	0	
IN	Ar	1.08	2.27	0	0
	Bu	1.42	2.87	3.42	5.12
	Cl	1.08	1.50	1.42	2.90
	El	2.17	3.54	1.33	2.60
	Fi	1.83	3.13	0.33	0.65
	Ga	0.42	0.79	0	0
	Ho	0.67	0.78	0	0
	Le	0.33	0.65	2.08	2.57
	Li	2.08	5.45	0.17	0.57
	Ma	0.25	0.62	1.67	1.69
	Pu	0.67	0.58	6.08	5.10
	Sc	0	0	0	0
Si	0.42	0.79	2.58	3.62	

Interacciones: AC = Acercamiento, SG = Seguir, AI = Acicalamiento, CB = Ceremonia de bienvenida, AG = Agresión, IN = Inspeccionar Infantes, AL = Alejarse, PA = Pasar a otros, JU = Jugar, OV = Offatear vulva u orina, SU = Supplantar. Individuos: Ar = Aruba; Bu = Buttercup; Cl = Cleo; El = Eliza; Fi = Fiona; Ga = Gable; Ho = Houdini; Le = Lemon; Ma = Magnolia; Pu = Purple; Sc = Scott; Si = Simone.

Continuación cuadro 2.4.A.

Interacción	Individuo	Emisor		Receptor	
		Promedio	Desv. Estand.	Promedio	Desv. Estand.
AL	Ar	6.33	3.85	7.67	13.77
	Bu	7.41	6.21	9.67	6.85
	Cl	7.33	5.60	10.08	9.53
	El	9.83	7.96	9.67	7.39
	Fi	15.83	19.68	13.00	11.82
	Ga	8.41	10.67	20.42	18.66
	Ho	6.08	5.05	7.25	5.44
	Le	10.83	5.90	6.00	7.90
	Li	3.75	6.78	6.25	5.74
	Ma	6.08	6.73	5.33	6.11
	Pu	21.08	11.85	5.17	3.51
	Sc	1.58	3.39	3.5	3.42
Si	2.08	2.06	3.67	3.31	
PA	Ar	1.58	1.88	2.00	1.48
	Bu	2.83	3.12	1.50	2.19
	Cl	2.50	2.71	1.91	1.62
	El	2.25	2.93	1.92	1.44
	Fi	4.58	6.95	2.25	2.77
	Ga	3.75	3.33	8.25	6.44
	Ho	2.33	2.30	4.67	2.84
	Le	1.41	2.02	2.16	1.85
	Li	1.67	3.47	0.41	0.67
	Ma	1.25	1.60	0.33	0.49
	Pu	2.33	2.87	2.92	2.31
	Sc	1.50	2.39	0	0
Si	1.67	1.95	0.83	1.75	
JU	Ar	1.41	2.87	1.16	1.47
	Bu	6.25	5.28	5.50	5.71
	Cl	7.17	9.11	5.50	5.47
	El	3.67	3.67	4.41	4.91
	Fi	6.16	4.49	7.75	9.50
	Ga	4.83	5.52	3.67	4.41
	Ho	2.50	2.27	1.08	1.08
	Le	0.58	0.67	2.16	1.80
	Li	7.58	5.09	4.75	4.67
	Ma	2.66	2.18	4.16	3.40
	Pu	0.33	0.49	5.16	4.11
	Sc	0.83	1.94	1.33	2.84
Si	4.50	4.27	1.83	2.88	

Interacciones: AC = Acercamiento, SG = Seguir, AI = Acicalamiento, CB = Ceremonia de bienvenida, AG = Agresión, IN = Inspeccionar Infantes, AL = Alejarse, PA = Pasar a otros, JU = Jugar, OV = Olfatear vulva u orina, SU = Supplantar. **Individuos:** Ar = Aruba; Bu = Buttercup; Cl = Cleo; El = Eliza; Fi = Fiona; Ga = Gable; Ho = Houdini; Le = Lemon; Ma = Magnolia; Pu = Purple; Sc = Scott; Si = Simone.

Continuación cuadro 2.4.A.

Interacción	Individuo	Emisor		Receptor	
		Promedio	Desv. Estand.	Promedio	Desv. Estand.
OV	Ar	0.08	0.29	0.17	0.39
	Bu	0.25	0.62	0.25	0.45
	Cl	0.25	0.87	0.67	1.49
	EI	0	0	0.58	1.44
	Fi	0.08	0.29	1.41	3.06
	Ga	3.25	3.39	0.08	0.29
	Ho	1.92	1.93	0	0
	Le	0.25	0.45	1.99	1.99
	Li	0.08	0.29	1.15	1.15
	Ma	0	0	2.33	2.33
	Pu	0.17	0.39	1.27	1.27
	Sc	0	0	0	0
Si	0.08	0.28	0.28	0.28	
SU	Ar	1.41	4.91	2.59	2.11
	Bu	1.33	1.61	1.58	1.62
	Cl	2.92	3.73	1.00	1.35
	EI	2.50	4.32	1.91	2.15
	Fi	2.58	3.42	3.08	3.14
	Ga	3.67	2.71	0.33	0.65
	Ho	2.83	2.59	0.83	1.75
	Le	1.67	4.31	3.83	3.21
	Li	1.58	1.78	0.41	1.16
	Ma	2.41	3.55	2.08	2.50
	Pu	0.17	0.39	8.67	4.98
	Sc	2.67	2.64	0.08	0.29
Si	2.67	1.07	0	0	

Interacciones: AC = Acercamiento, SG = Seguir, AI = Acicalamiento, CB = Ceremonia de bienvenida, AG = Agresión, IN = Inspeccionar Infantes, AL = Alejarse, PA = Pasar a otros, JU = Jugar, OV = Ofatear vulva u orina, SU = Supplantar. **Individuos:** Ar = Aruba; Bu = Buttercup; Cl = Cleo; EI = Eliza; Fi = Fiona; Ga = Gable; Ho = Houdini; Le = Lemon; Ma = Magnolia; Pu = Purple; Sc = Scott; Si = Simone.

Cuadro 2.4.B. Análisis de varianza con el tipo de interacción como respuesta y la identidad del emisor y del receptor como variables independientes.

Interacción	Variable Indep.	Valor de F	Probabilidad
AC	EMI	5.13	0.0001
	REC	4.67	0.0001
SG	EMI	1.79	0.0556
	REC	1.64	0.0883
AI	EMI	1.64	0.0877
	REC	1.91	0.0382
CB	EMI	7.70	0.0001
	REC	7.87	0.0001
AG	EMI	2.27	0.0160
	REC	7.66	0.0001
IN	EMI	1.58	0.1058
	REC	3.46	0.0002
AL	EMI	6.49	0.0001
	REC	4.70	0.0001
PA	EMI	2.83	0.0018
	REC	11.10	0.0001
JU	EMI	5.76	0.0001
	REC	3.95	0.0001
OV	EMI	9.10	0.0001
	REC	1.92	0.0372
SU	EMI	1.96	0.0324
	REC	12.68	0.0001

Cuadro 2.5. Número de interacciones de vecinos más cercanos, con el sexo del animal focal, el sexo del vecino más cercano y la frecuencia de las distancias relativas entre ellos, y resultados de las pruebas G.

Animal Focal	Sexo vecino	Distancias relativas			Total	G	G.I.	P
		1	2	3				
Hembra	Hembra	40	146	199	385	6.84	2	< 0.05
	Macho	60	140	132	332	7.66	2	< 0.05
Macho	Hembra	40	80	112	232	2.21	2	N.S.
	Macho	1	8	13	22	2.73	2	N.S.
Total		141	374	456	971	19.44	6	< 0.01

APENDICE

LITERATURA CITADA

- Agoramoorthy, G. and Hsu, M.J. 2000. Extragroup copulation among wild red howler monkeys in Venezuela. *Folia Primat.* 71: 147-151.
- Añnesjö, I.; Vincent A.; Alatalo, R., Halliday, T., Sutherland W.J. 1992. The role of females in influencing mating patterns. *Behav. Ecol.* 4(2): 187-189.
- Altmann, J. 1974. Observation study of behavior: sampling methods. *Behavior.* 49: 227-267.
- Berglund, A., Magnhagen, C., Bisazza, A., König, B., Huntingford, F. 1992. Female-female competition over reproduction. *Behav. Ecol.* 4(2): 184-187
- Birkhead, T.; Møller, A. 1993. Female control of paternity. *Trends in Ecology and Evolution* 4:100-104.
- Boinski, S. 1987. Mating patterns in squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii*). Implications for seasonal sexual dimorphism. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 21: 13-21
- Brockman, D.K.; Whitten, P.L. 1996. Reproduction in free ranging *Propithecus verreauxi*: Estrus and the relationship between multiple partner matings and fertilization. *Am. J. Phys. Anthropol.* 100: 57-69.
- Borries, C. 1997. Infanticide in seasonally breeding multimale groups of Hanuman langurs (*Presbytis entellus*) in Ramnagar (south Nepal). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 41: 139-150.
- Borries, C., Launhardt, K.; Epplen, C., Epplen, J.T.; Winkler, P. 1999a. DNA analyses support the hypothesis that infanticide is adaptive in langur monkeys. *Proc. R. Soc. Lond.* 266: 901-904.
- Borries, C.; Launhardt, K.; Epplen, C., Epplen, J.T.; Winkler, P. 1999b. Males as infant protectors in Hanuman langurs (*Presbytis entellus*) living in multimale groups – defence pattern, paternity and sexual behaviour. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 46: 350-356.
- Cheney, D.L. 1994. Intragroup cohesion and intergroup hostility: the relation between grooming distributions and intergroup competition among female primates. *Behav. Ecol.* 3(4):334-345.
- Cheney, D.L.; Wrangham, R.W. 1987. Predation. In: *Primate Societies*. (B. Smuts, D. Cheney, R. Seyfarth, R. Wrangham, and T. Struhsaker, eds.), The University of Chicago Press, Illinois. 227-239 pp.
- Clarke, M.R. 1983. Infant-killing: disappearance following male takeovers in a group of free-ranging howling monkeys (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. *Am. J. Prim.* 5:241-247.

- Clarke, M.R. 1990. Behavioral development and socialization of infants in a free-ranging group of howling monkeys *Alouatta palliata*. *Folia Primat.* 54: 1-15.
- Clarke, M.R.; Glander, K.E. 1981. Adoption of infant howling monkeys in Costa Rica. *Am. J. Primat.* 3:469-472.
- Clarke, M.R.; Glander, K.E. 1984. Female reproductive success in a group of free-ranging howling monkeys (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. In: *Female Primates: Studies by Women Primatologists*. Alan R. Liss, Inc. 150 Fifth Avenue, New York, NY. Pp. 111-126.
- Clarke, M.R.; Zucker, E.; Glander, K.E. 1994. Group takeover by a natal male howling monkey (*Alouatta palliata*) and associated disappearance and injuries of immatures. *Primates*. 35(4): 435-442.
- Clutton-Brock, T.H.; Albon, S.D.; Guinness, F.E. 1988. Reproductive success: studies of individual variation in contrasting breeding systems. University of Chicago Press, Chicago.
- Crocket, C.M. 1984. Family feuds. *Natural History*. 93(8): 54-63.
- Crocket, C.M.; Eisenberg, J.F. 1987. Howlers: variations in group size and demography. Pp. 54-68. In: *Primate Societies* (B. Smuts, D. Cheney, R. Seyfarth, R. Wrangham, and T. Struhsaker, eds.). The University of Chicago Press, Illinois. 577 pp.
- Crocket, C.M.; Pope, T. 1988. Inferring patterns of aggression from red howler monkey injuries. *Am. J. Primat.* 15: 289-308.
- Daly, M.; Wilson, M. 1983. Sex, evolution, and behavior. PWS Publishers, Boston.
- Darwin, C. 1997. El Origen de las especies. Editorial Porrúa, México, D.F. Pp.377.
- Digby, L. 1995. infant care, infanticide, and female reproductive strategies in polygynous groups of common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37:51-61.
- Eberhard, W. 1996. Female control: sexual selection by vryptic female choice. Princeton University Press. N.Y. Pp. 502.
- Ellis, L. 1995. Dominance and reproductive success among nonhuman animals: a cross-species comparison. *Ethol. Sociobiol.* 16(4): 257-333.
- Fedigan, L. M. 1984. Dominance and reproductive success in primates. *Ybk. Phys. Anthropol.* 26:91-129.
- Fedigan, L.M. 1992. *Primate Paradigms*. The University of Chicago Press. Chicago. Pp. 386.
- Glander, K.E. 1975. Habitat description and resource utilization: A preliminary report on mantled howling monkey ecology. In: Tuttle, R.H. (ed.), *Socioecology and Psychology of Primates*. The Hague, Mouton. pp. 37-57.

- Glander, K.E. 1978. Howling monkey feeding behavior and plant secondary compounds: A study of strategies. In: Montgomery, G.G. (ed.), *The ecology of Arboreal Folivores*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. pp. 561-574.
- Glander, K.E. 1980. Reproduction and population growth in free-ranging mantled howling monkeys. *Am. J. Phys. Anthrop.* 53: 25-36.
- Glander, K.E. 1981. Feeding patterns in mantled howling monkeys. In: *Foraging behavior: Ecological, ethological, and psychological approaches*. A.C. Kamil and T.D. Sargent (ed.), Garland Press, New York, N.Y. pp. 231-257.
- Glander, K.E. 1992. Dispersal patterns in Costa Rican mantled howling monkeys. *Int. J. Primat.* 13(4): 415-436.
- Glander, K.E. and A. De Vries. 1991. Translocation of mantled howling monkeys in Costa Rica. *Am. J. Phys. Anthrop.* 84(Suppl. 2): 79.
- Grinnell, J.; McComb, M. 1996. Maternal grouping as a defense against infanticide by males: evidence from field playback experiments on African lions. *Behav. Ecol.* 7(9): 55-59.
- Haley, M.P. 1994. Resource holding power asymmetries, the prior residence effect and reproductive payoffs in male northern elephant seals. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 34: 427-434.
- Haley, M.P.; Deutch, C.J.; LeBoeuf, B.J. 1994. Size, dominance, and copulatory success in male northern elephant seals, *Mirounga angustirostris*. *Anim. Behav.* 48: 1249-1260.
- Halliday, T. 1980. *Sexual strategy*. The University of Chicago Press, Chicago. Pp. 152.
- Hausfater, G. & Hrdy S.B. editors. 1984. *Infanticide: comparative and evolutionary perspective*. Aldine. Publ. Co. N.Y. pp. 598.
- Heitne, P.G., D.C. Turner, and N.J. Scott. 1976. Comparisons of census data on *Alouatta palliata* from Costa Rica and Panamá. In: *Neotropical Primates: Field Studies and Conservation*, R. Thorington, Jr. & P. Heitne (eds.), National Academy of Sciences, Washington, D.C., pp. 10-19
- Herrera, E. A.; Macdonald, D.W. 1993. Aggression, dominance, and mating success among capybara males (*Hydrochaeris hydrochaeris*). *Behav. Ecol.* 4(2): 114-119.
- Hirovani, A. 1994. Dominance rank, copulatory behavior and estimated reproductive success in male reindeer. *Anim. Behav.* 48: 929-936.
- Holstrun-López, B. 1978. *Of wolves and men*. McMillan Publishing Co p.p. 309
- Hrdy, S.B. 1974. Male-male competition and infanticide among the Langurs (*Presbytis entellus*) of Abu, Rajasthan. *Folia Primatol.* 22:19-58.

- Hrdy, S.B. 1979. Infanticide among animals: A review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females. *Ethol. Sociobiol.* 1:13-40.
- Janson, C.H. 1984. Female Choice and Mating System of the Brown Capuchin Monkey *Cebus apella* (Primates: Cebidae). *Z. Tierpsychology.* 65: 177-200.
- Janson, C.H. 1988. Intra-specific food competition and primate social structure: a synthesis. *Behaviour.* 105: 1-17.
- Janson, C.H. 2000. Primate socio-ecology: the end of a golden age. *Evolut. Anthropol.* 9(2): 73-86.
- Janson, C.H.; van Schaik, C.P. 1988. Recognizing the many faces of primate food competition: methods. *Behaviour.* 105: 165-186.
- Janson, C.H.; Goldsmith, M.L. 1995. Predicting group size in primates: foraging costs and predation risks. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 6(3): 326-336.
- Jenks, S.M.; Ginsburg, B.E. 1987. Socio-sexual dynamics in captive wolf packs. p. 375-399. In: H. Frank (ed.) *Man and wolf*. Dr. W. Junk Publishers. Dordrecht, Holanda.
- Johnson, S.A.; Aamodt, A. 1985. *Wolf pack: tracking wolves in the wild*. Lerner Publishing Co. Minneapolis. 96p.
- Jones, C.B. 1980. The functions of status in the mantled howling monkey. GRAY: intraspecific competition for group membership in a folivorous neotropical primate. *Primates.* 21(3): 389-405.
- Jones, C.B. 1982. A field manipulation of spatial relationships among male mantled howler monkeys. *Primates.* 23(1): 130-134.
- Jones, C.B. 1985. Reproductive patterns in mantled howler monkeys: estrus, mate choice and copulation. *Primates.* 26(2): 130-142.
- Keddy-Hector, A.C. 1992. Mate choice in non-human primates. *Am. Zool.* 32: 62 -70.
- Kirkpatrick-Tanner, M.; Aeschlimann, C.; Anzenberger, G. 1996. Occurrence of an infanticide within a captive polygynous group of common marmosets, *Callithrix jacchus*. *Folia Primatol.* 67: 52-58.
- Koenig, A.; Beise, J.; Chalise, M.K.; Ganzhorn, J.U. 1998. When females should contest for food – testing hypotheses about resource density, distribution, size, and quality with Hanuman langurs (*Presbytis entellus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 42: 225-237.
- Manson, J.H. 1994. Mating patterns, mate choice, and birth season heterosexual relationships in free-ranging rhesus macaques. *Primates.* 35(4):417-433.

- Matsumoto-Oda, A. 1999. Female choice in the opportunistic mating of wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) at Mahale. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 46: 258-266.
- Milton, K. 1985. Mating patterns of woolly spider monkeys (*Brachyteles arachnoides*): Implications for female choice. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 17: 53-59.
- Moreno, L.I.; Salas, I.C.; Glander, K.E. 1991. Breech delivery and birth-related behaviors in wild mantled howling monkeys. *Am. J. Primat.* 23:197-199.
- O'Brien, T.G. 1991. Female-male social interactions in wedge-capped capuchins: benefits and costs of group living. *Anim. Behav.* 41: 555-567.
- O'Connell, S.M.; Cowlshaw, G. 1994. Infanticide avoidance, sperm competition and mate choice: the function of copulation calls in female baboons. *Anim. Behav.* 48: 687-694.
- Owens, M.; Owens, D. 1985. *Cry of the Kalahari*. Houghton Mifflin Co. Boston. pp. 341
- Owens, M.; Owens, D. 1996. Social dominance and reproductive patterns in brown hyaenas. *Hyæna brunnea*. *Anim. Behav.* 51: 535-551
- Palombit, R.A. 1999. Infanticide and the evolution of pair bonds in nonhuman primates. *Evolut. Anthropol.* 7(4): 117-129.
- Paul, A. 1996. Breeding seasonality affects the association between dominance and reproductive success in non-human primates. *Folia Primat.* 68: 344-349.
- Pereira, M.E.; Weiss, M.L. 1991. Female mate choice, male migration, and the threat of infanticide in ringtailed lemurs. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28: 141-152.
- Phillips, K.A.; Bernstein, I.S.; Dettner, E. L.; Devermann, H.; Powers, M. 1994. Sexual behavior in brown capuchins (*Cebus apella*). *Int. J. Primat.* 15(6): 907-92-15.
- Pope, T.R. 1990. The reproductive consequences of male cooperation in the red howler monkey: A paternity exclusion in multi-male and single-male troops using genetic markers. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 27: 439-446.
- Reichard, U. 1995. Extra-pair copulations in a monogamous gibbon (*Hylobates lar*). *Ethol.* 100:99-112.
- Rowell, T.E. 1988. Beyond the one-male group. *Behaviour.* 104: 189-201.
- van Schaik, C.P. 1983. Why are diurnal primates living in groups? *Behaviour.* 87: 120-143.
- van Schaik, C.P.; Kappeler, P.M. 1997. Infanticide risk and the evolution of male-female association in primates. *Proc. R. Soc. Lond.* 264: 1687-1694.
- Sekulic, R. 1983. Male relationships and infant deaths in red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Z. Tierpsychology.* 61: 185-202.

- Shah, N.F. & Suarez, S.A. 2001. Recent progress in primate behavior and ecology. *Evo. Anthropol.* 10: 117-118.
- Shreeve, J. 1987. *Nature: The other earthlings*. McMillan Publishing Co. 288 p.
- Silk, J.B. 1987. Social behavior in evolutionary perspective In: *Primate Societies*. (B. Smuts, D. Cheney, R. Seyfarth, R. Wrangham, and T. Struhsaker, eds.). The University of Chicago Press, Illinois. P. 318-326.
- Smuts, B.B. 1987a. Gender, aggression and influences. pp. 400-412. In: *Primate Societies* (B. Smuts, D. Cheney, R. Seyfarth, R. Wrangham, and T. Struhsaker, eds.). The University of Chicago Press, Illinois. 577 pp.
- Smuts, B.B. 1987b. Sexual competition and mate choice. Pp. 385-399. In: *Primate Societies* (B. Smuts, D. Cheney, R. Seyfarth, R. Wrangham, and T. Struhsaker, eds.). The University of Chicago Press, Illinois. 577 pp.
- Soltis, J.; Thomsen, R.; Matsubayashi, K.; Takenaka, O. 1999. Infanticide and female counter-strategies in wild Japanese macaques (*Macaca fuscata*) on Yakushima Island, Japan. *Am. J. Primat.* 49(1): 103.
- Steenbeek, R.; Piek, R.C.; van Buul, M.; van Hooft, J.A.R.A.M. 1999. Vigilance in wild Thomas's langurs (*Presbytis thomasi*): the importance of infanticide risk. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 45: 137-150.
- Sterck, E.H.M.; Watts, D.P.; van Schaik, C.P. 1997. The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 41: 291-309.
- Struhsaker, T.T.; Leland, L. 1985. Infanticide in a patrilineal society of red colobus monkeys. *Z. Tierpsychology.* 69:89-132.
- Struhsaker, T.T.; Leland, L. 1987. Colobines: infanticide by adult males. Pp. 83-97. In: *Primate Societies* (B. Smuts, D. Cheney, R. Seyfarth, R. Wrangham, and T. Struhsaker, eds.). The University of Chicago Press, Illinois. 577 pp.
- Stuart, M.D.; Greenspan, L.L.; Glander, K.E.; Clarke, M.C. 1990. A coprological survey of parasites of wild mantled howling monkeys, *Alouatta palliata palliata*. *J. Wildlife Diseases.* 26(4): 547-549.
- Swedell, L. 2000. Two takeovers in wild hamadryas baboons. *Folia Primat.* 71: 169-172.
- Tirado-Herrera, E.R.; Knogge, C.; Heymann, E.W. 2000. Infanticide in a group of wild saddle-back tamarins, *Saguinus fuscicollis*. *Am. J. Primat.* 50: 153-157.
- Treves, A. 1999. Has predation shaped the social system of arboreal primates. *Internat. J. Primat.* 11:32-65.
- Treves, A.; Chapman, C. 1996. Conspecific threat, predation avoidance, and resource defense: implications for grouping in langurs. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 39: 43-53.
- Trivers, R. 1985. *Social Evolution*. The Benjamin/Cummings Publ. Co., Inc. Santa Cruz, California. p.p. 461

- Weingrill, T. 2000. Infanticide and the value of male-female relationships in mountain chacma baboons. 137.337-359.**
- Wrangham, R.W. 1997. Subtle, Secret Female Chimpanzees. Science. 277 774-775**
- Zhang, S., Liang, B., and Wang, L. 1999. Infanticide within captive groups of Sichuan golden snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus roxellana*). Folia Primat 70: 274-276.**
- Zunino, G.E.; Chalukian, S.C.; Rumiz, D.I. 1985. Infanticidio y desaparición de infantes asociados al reemplazo de machos en grupos de *Alouatta caraya*. A Primatologia No Brasil 2, An. 2º Congreso Brasil Primatologia, Campinas. P. 185-190**