



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS
DEPARTAMENTO DE CIENCIAS AMBIENTALES
CENTRO DE ESTUDIOS E INVESTIGACIONES EN COMPORTAMIENTO

EL REPERTORIO CONDUCTUAL DEL MONO AULLADOR *ALOUATTA PIGRA*: ESTUDIO OBSERVACIONAL

TESIS QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIA DEL COMPORTAMIENTO
OPCIÓN ANÁLISIS DE LA CONDUCTA

PRESENTA:

MARÍA EUGENIA SOTO TERRAZAS

Director: Dr. François Tonneau

Comité: Dr. Carlos Fernando Aparicio Naranjo
Dr. José Enrique Burgos Triano
Dr. Félix Héctor Martínez Sánchez
Dr. Emilio Ribes Iñesta

Guadalajara, Jalisco, Febrero del 2002

EL REPERTORIO CONDUCTUAL DEL MONO AULLADOR

ALOUATTA PIGRA: ESTUDIO OBSERVACIONAL

Reconocimientos

Quisiera agradecer el soporte del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca de maestría número 136664 (código 699000708) y por su apoyo al Programa de Posgrado del CEIC, que sustentó el viaje y la estancia en el sitio de estudio (comunidad de Pacchen) del 15 de junio al 15 de julio del 2000.

Agradecimientos

Antes que nadie a Dios que me dio la capacidad, la salud y la fe para realizar una aventura en la selva de Quintana Roo y en el CEIC.

A Juan Carlos Serio que me brindo la inspiración y la idea para emprender la búsqueda en la investigación de primates no humanos. por su apoyo incondicional. su mano siempre atenta a mi carencia de información y por sus incontables "E-mail" de aliento.

A mi prima Poly que me dio hospedaje, empuje para caminar por la selva en la búsqueda de los monos. que me dio alimento. compañía y nunca me perdió la fe.

A mis padres que nunca dudaron de mí. que rezaron para que no me perdiera en la selva y volviera con bien. Son mi mayor sostén. mi tabla de salvación y mi fuerza.

A mis hermanos que aun que creen que estoy loca y que los psicólogos se mueren de hambre. pero siempre están cuando los he necesitado.

A mi querido tutor. maestro y amigo François Tonneau que ha tenido la paciencia de enseñarme desde redactar hasta a graficar. que ha sido mi mejor fuente de información y mi peor enemigo. pero que sin él este proyecto no seria legible.

A los doctores Héctor Martínez, José Burgos, Carlos Aparicio y Emilio Ribes, por sus enseñanzas, sus críticas y sus sugerencias, gracias por su granito de arena para que esta tesis deje de estar en mi cabeza y sea una realidad.

A Carmen, Lupita, Felipe, Américo y Antonio por su comprensión, ayuda, su apoyo, por sus sugerencias, por ayudarme a buscar información, por consolarme, por ser compañeros y amigos.

Y a mi amado Ramses Vega que me apoyó, escuchó, ayudó y estuvo de mi lado en cada rechazo, cada paso hacia atrás hasta el final.

ÍNDICE

RESUMEN	6
INTRODUCCION	7
Biodiversidad en México.....	7
Primates mexicanos	8
ANTECEDENTES	11
Una aproximación entre etología y laboratorio	12
Evolución y conducta humana.....	13
Taxonomía de los primates.....	14
El método comparativo.....	17
Estudios en cautiverio.....	19
Laboratorio y campo.....	25
Estudios de campo	27
PROYECTO DE ESTUDIO OBSERVACIONAL	30
El género <i>Alouatta</i> : Datos generales	31
Diferenciación entre las especies <i>Alouatta palliata</i> y <i>A. pigra</i>	33
Estudios conductuales con <i>Alouatta palliata</i> y <i>A. pigra</i>	35

MÉTODO	37
Sitio de estudio.....	37
Sujetos.....	38
Método de muestreo.....	38
Análisis de datos.....	39
RESULTADOS	41
DISCUSIÓN	49
Otros estudios de <i>Alouatta</i>	50
Comparaciones entre primates.....	54
Perspectiva comparativa.....	55
REFERENCIAS	58
APÉNDICE	71

RESUMEN

Hasta la fecha, la mayoría de los datos ecológicos y conductuales sobre primates mexicanos provienen de las especies *Alouatta palliata mexicana* o *Ateles geoffroyi vellerosus*. El conocimiento básico sobre la conducta de *Alouatta pigra* es escaso. La presente investigación muestra resultados de un estudio observacional sobre la conducta del mono aullador *Alouatta pigra*. El sitio de estudio fue en parte de la localidad denominada Pacchen, en la parte central del estado de Quintana Roo, y se llevó a cabo durante los meses de Junio y Julio del 2000.

El objetivo de este estudio consistió en obtener datos generales sobre el repertorio conductual de una tropa de monos aulladores negros (un macho adulto, una hembra adulta, un juvenil y un infante), mediante el método de muestreo del animal focal con modalidad de grupo focal, obteniendo datos sobre el tiempo que cada sujeto destinó a las actividades más frecuentes durante el día: por ejemplo, alimentación, descanso y locomoción. En todos los individuos la conducta de vigía tuvo una tendencia a decrecer a lo largo de los días, de manera compatible con un proceso de habituación. Los datos de alimentación, descanso y locomoción fueron parecidos a los obtenidos con *Alouatta palliata*.

La observación de la conducta de los monos aulladores *Alouatta pigra* se puede ubicar dentro de varias perspectivas (psicológicas, ecológicas, biológicas). Aparte de su interés intrínseco para la recaudación de información conductual sobre esta especie, los datos presentados aquí contribuyen a la psicología comparativa de los primates.

INTRODUCCIÓN

El concepto de biodiversidad se refiere a la variedad de especies dentro de una región geográfica; engloba la variedad de ecosistemas terrestres y acuáticos, los complejos ecológicos de que forman parte, la diversidad entre especies y la que existe dentro de cada una de ellas. La mayor parte de la biodiversidad que aloja la tierra se encuentra en las zonas tropicales (Guichard, 1994).

Biodiversidad en México

Actualmente doce países se consideran megadiversos: entre ellos están México, Colombia y Ecuador. México tiene el primer lugar en el mundo en riqueza de reptiles, el segundo en mamíferos y el cuarto en anfibios y plantas. Esto representa el 10% de la biodiversidad terrestre. México posee una elevada proporción de especies de vertebrados endémicos, entre los cuales predomina la herpetofauna con 60% de anfibios y 53% de reptiles. La biodiversidad alcanza sus niveles más altos en la porción sur y tropical de México (OCED, 1998) y disminuye hacia el extremo septentrional, aunque ahí aumenta el número de endemismos.

En casi todos los grupos taxonómicos se observa que al menos una de cada cinco especies muestra cierto riesgo de extinción. En México se calcula que aproximadamente 129 especies de mamíferos, 272 de aves, 218 de reptiles y 126 de peces dulceacuícolas

están en peligro actualmente, lo cual representa el 50% de los vertebrados de este país. En el grupo de mamíferos en peligro de extinción encontramos tres especies de monos: una especie de mono araña (*Ateles geoffroyi*) y dos de monos aulladores (*Alouatta palliata* y *A. pigra*).

Primates mexicanos

En una revisión de literatura sobre los primates mexicanos, López-Wilchis (1995) señala la poca información disponible en el tema. Los resultados de su revisión indican que hasta 1981, las publicaciones de primates proporcionaban datos incompletos de distribución y taxonomía. A partir de este año, las investigaciones cuentan con datos ecológicos básicos concentrados en los monos *Alouatta palliata* y en menor grado, en los *Ateles geoffroyi*. Sobre la especie *Alouatta pigra*, en 1993 únicamente se habían publicado 19 reportes. El primero de ellos apareció en 1917 y el último en 1988; destacan los trabajos de Lawrence (1933), Smith (1970), Gaumer (1917: por su información taxonómica) y Alvarez del Toro (1952: por su información biológica).

En México la mayoría de los estudios con primates silvestres se han enfocado en aspectos de morfología y fisiología. Existe poca información básica sobre la ecología de los monos *Alouatta pigra*; tampoco tenemos muchos datos sobre su conducta. La recolección de datos conductuales sobre *Alouatta pigra* permitiría incrementar el conocimiento básico sobre esta especie y la comprensión de las relaciones generales entre evolución y conducta, incluyendo la conducta humana (Byrne, 1997). Así que aparte de su interés intrínseco para

el estudio de la biodiversidad, la recaudación de información conductual sobre *Alouatta pigra* (información ahora muy escasa) contribuye al conocimiento básico en psicología comparativa y en las ciencias bio-conductuales en general.

ANTECEDENTES

En los años treinta y cuarenta del siglo pasado, los estudios conductuales en laboratorio brindaron a la psicología un periodo de optimismo acerca de una teoría comprensible de la conducta. Al principio de los cuarenta por ejemplo, Hull (1943) trató de formular una teoría sistemática para todas las ciencias sociales. A pesar de las críticas de Miller (1959), que propuso la formulación concurrente de modelos múltiples, este tipo de concepción general se filtró en análisis de la conducta (Skinner, 1956). La mayor parte de los conceptos básicos en el análisis de la conducta se han derivado de estudios de laboratorio realizados con palomas y ratas (p. ej. Skinner, 1938; ver también cualquier número del *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*). En algunos casos, los resultados de estos estudios han sido transferidos de una situación a otra por analogía.

Esta concepción general, según la cual la conducta de cada especie ocurre de acuerdo al mismo conjunto de leyes básicas, ha sido criticada por muchos etólogos y psicólogos (p. ej., Hinde y Hinde 1973; Lorenz, 1985; Seligman, 1970; Timberlake, 2001). Según Lorenz (1985), por ejemplo, el principal problema de los estudios de laboratorio ha sido la falta de información acerca de las características típicas de cada especie (como las conductas adaptativas de los sujetos en libertad), la falta de conocimiento del etograma de los sujetos, y la negligencia de los efectos específicos de los programas de privación. Dentro de una perspectiva etológica, el aprendizaje de nuevas respuestas se hace por el medio de variables típicas de cada especie (Hinde y Hinde, 1973). Estas restricciones

pueden involucrar la edad de los sujetos (Etienne, 1973) y diferencias de contextos (laboratorio contra campo), entre otros factores.

A un nivel empírico, el rango de aplicabilidad de los principios supuestamente generales de aprendizaje tuvo que enfrentarse a estudios de atención selectiva (Baerends y Kuijt, 1973; Mackintosh, 1973), impronta (Baterson, 1973), y mecanismos de homeostasis (McFarland, 1973) entre otros. En un artículo clásico, Seligman (1970) hizo una recensión crítica de los principios tradicionales de la teoría del aprendizaje, encontrando casos (como la aversión de sabores) donde el enfoque generalista (*general-process theory*) parece por lo menos incompleto. Seligman (1970) especuló que los principios de aprendizaje por sí mismos varían según las características biológicas de los organismos, es decir, las diferencias típicas de cada especie.

De manera similar, la aplicación de la ley del efecto a estudios de campo (por ejemplo en la enseñanza de habilidades complejas en animales en libertad) han revelado una serie de anomalías. Estas anomalías se demuestran, por ejemplo, en experimentos de enseñanza del lenguaje de signos con chimpancés (Gardner y Gardner, 1988). Las técnicas que tuvieron éxito y las que fallaron muestran patrones relacionados con la naturaleza de los estímulos empleados y las respuestas que evocan de manera incondicional.

Este tipo de resultado sugiere que los resultados descritos como "reforzamiento" en la literatura emergen a partir de, y son restringidos por unidades biológicas típicas de cada especie. La existencia de tales unidades puede ser demostrada empíricamente. Por ejemplo, en chimpancés juveniles nacidos en laboratorio como en los observados en condiciones de libertad, se registraron emisión de vocalizaciones específicas ante situaciones "positivas"

(como la proximidad de la madre) y “negativas” (como el acercamiento de un depredador: Ekman, 1973, citado en Gardner y Gardner, 1988). Más generalmente, se puede constatar que muchos patrones de conducta no son moldeados de manera arbitraria por el reforzador sino adquiridos por contigüidad (Gardner y Gardner, 1988) a partir de unidades biológicas preestablecidas.

Hinde y Hinde (1973) han sugerido que los principios de psicología experimental tradicional carecen de generalidad biológica, por la diferencia entre los ambientes y los organismos estudiados en laboratorio, y los de las especies en libertad. El ambiente de las cámaras de condicionamiento operante designadas para los estudios de reforzamiento, por ejemplo, parece artificial en lo extremo (Lorenz, 1985). La búsqueda de formulaciones generales supone información sobre las restricciones o limitaciones bio-conductuales de diversas especies; en el caso del análisis de la conducta, cualquier formulación general supone la integración de las restricciones biológicas en el aprendizaje, de los diferentes componentes involucrados en los procesos psicológicos (por ejemplo la habituación, la impronta, los patrones rítmicos, etc.), y el análisis de patrones básicos de respuesta particulares a cada especie (ver Gardner y Gardner, 1988).

Una aproximación entre etología y laboratorio

Los modelos de Timberlake (*niche-related*: 2001), y de Gardner y Gardner (1988, 1998), buscan alternativas a la psicología experimental tradicional y proponen respuestas a los problemas empíricos encontrados por Seligman (1970). Ambos modelos se enfocan

sobre el estudio de la conducta en contextos ecológicos. Timberlake (2001) menciona la importancia de integrar en el mismo contexto el modelo *niche-related* y los principios de proceso general del aprendizaje.

Según Timberlake (2001), el modelo de proceso general provee herramientas para explorar y analizar el control del estímulo, las respuestas, la contribución del ambiente, y brinda métodos para la solución de problemas técnicos particulares. El enfoque *niche-related*, por su parte, se concentra en la adaptación de los animales a su medio ambiente, clarifica como interactúan los sujetos con los procedimientos y los aparatos del laboratorio, y presta atención a la neurofisiología, genética y evolución de los sujetos (ver Shettleworth, 1998). La relación entre psicología comparativa y teoría de la evolución es un tema particularmente importante para entender la conducta.

Evolución y conducta humana

La teoría sintética de la evolución constituye hoy la razón de ser de la mayoría de los estudios realizados sobre los primates en psicología comparativa, etología y biología en general. El estudio de primates en relación con la conducta humana tiene sentido solamente en relación con la taxonomía biológica (ver Byrne, 1997; Villet, 1981). Antes de Darwin (1859), los animales se clasificaban según diferencias de estructura, observando las analogías y desemejanzas anatómicas. Sin embargo, con el establecimiento de la teoría de la evolución por ascendencia común y selección natural, las distinciones anatómicas no parecieron suficientes ni necesariamente relevantes (Villet, 1981). Las clasificaciones se

enfocaron sobre la relación o parentesco de los animales entre sí, de modo que el grado de homología entre los animales determina los grupos en que son clasificados (Dollander y Frenart, 1986).

Actualmente la especie es la unidad básica de los estudios de taxonomía. Entre las características que destacan para su clasificación están: (a) la presencia de estructuras fenotípicas definidas que difieran de las de los demás grupos, (b) la presencia de bordes geográficos más o menos definidos (Hickman, 1967), y (c) una marcada tendencia a no presentar comportamiento sexual con otras especies, es decir, a reproducirse exclusivamente entre una población dada, en condiciones naturales (Mayr, 1999). Entre las técnicas que se utilizan actualmente para la diferenciación de las especies están el análisis del material genético (Byrne, 1997) por medio del examen del cariotipo o por electroforesis, así como el estudio morfológico y fisiológico (Groves, 1993).

Taxonomía de los primates

Los datos reunidos por la zoología y la paleontología han permitido reconstruir de manera aproximada la afiliación de muchas especies animales. En cada uno de estos casos la filiación se presenta bajo el aspecto ramificado de un cuadro genealógico (Dollander y Frenart, 1986). Se han nombrado aproximadamente 1.8 millones de especies (de 5 a 30 millones existentes: Futuyma, 1998) divididas en varios órdenes. Linneo (1758) aplicó el término *Mammalia* (del latín *mamma*) al grupo de animales que son nutridos por leche materna (ver Futuyma, 1998). Entre sus características principales destacan un cuerpo

cubierto de pelo. un tegumento con glándulas sudoríparas. sebáceas y mamalias. párpados móviles u oídos externos carnosos; los mamíferos son endotérmicos y tienen la mandíbula inferior conformada por un solo par de huesos (López-Wilchis, 1995).

La clase *mamalia* se divide en dos subclases: la subclase *Prototheria*, que incluye los *monotremas* (o mamíferos que ponen huevo), y la subclase *Theria*. Esta última incluye dos infraclases: la infraclase *Metatheria*, con el orden de los marsupiales, y la infraclase *Eutheria*, con los otros órdenes, todos los cuales son placetarios. Estos órdenes incluyen a los primates.

El orden de los primates abarca más de 200 especies vivientes y cerca de 500 especies monotípicas y subespecies (ver Figura 1, página siguiente). Todos los primates, vivientes o extintos, tienen en común adaptaciones para la vida arbórea y todos los primates vivientes comparten la habilidad de trepar asiéndose (Thorington y Anderson, 1984). Los primates representan el producto final de una rama que se separó pronto de otros mamíferos y que ha conservado muchas características ancestrales.

Para separar a los primates del resto de los mamíferos se considera una serie de caracteres diagnósticos de tipo óseo. Por ejemplo: ser pentadáctilo: tener el radio y la ulna no fusionados, al igual que la tibia y la fibula; tener clavículas, una dentición heterodonta, un hallux usualmente oponible, y dígitos provistos de uñas planas (Thorington y Anderson, 1984).

El orden de los primates se divide en dos subordenes: *Strepsirhini* y *Haplorhini*. El suborden *Haplorhini* incluye a los hipo-ordenes *Tarsiiformes* y *Antropoidea*, los cuales se dividen a su vez en dos infraordenes, *Catarrhini* y *Platyrrhini* (Figura 1).

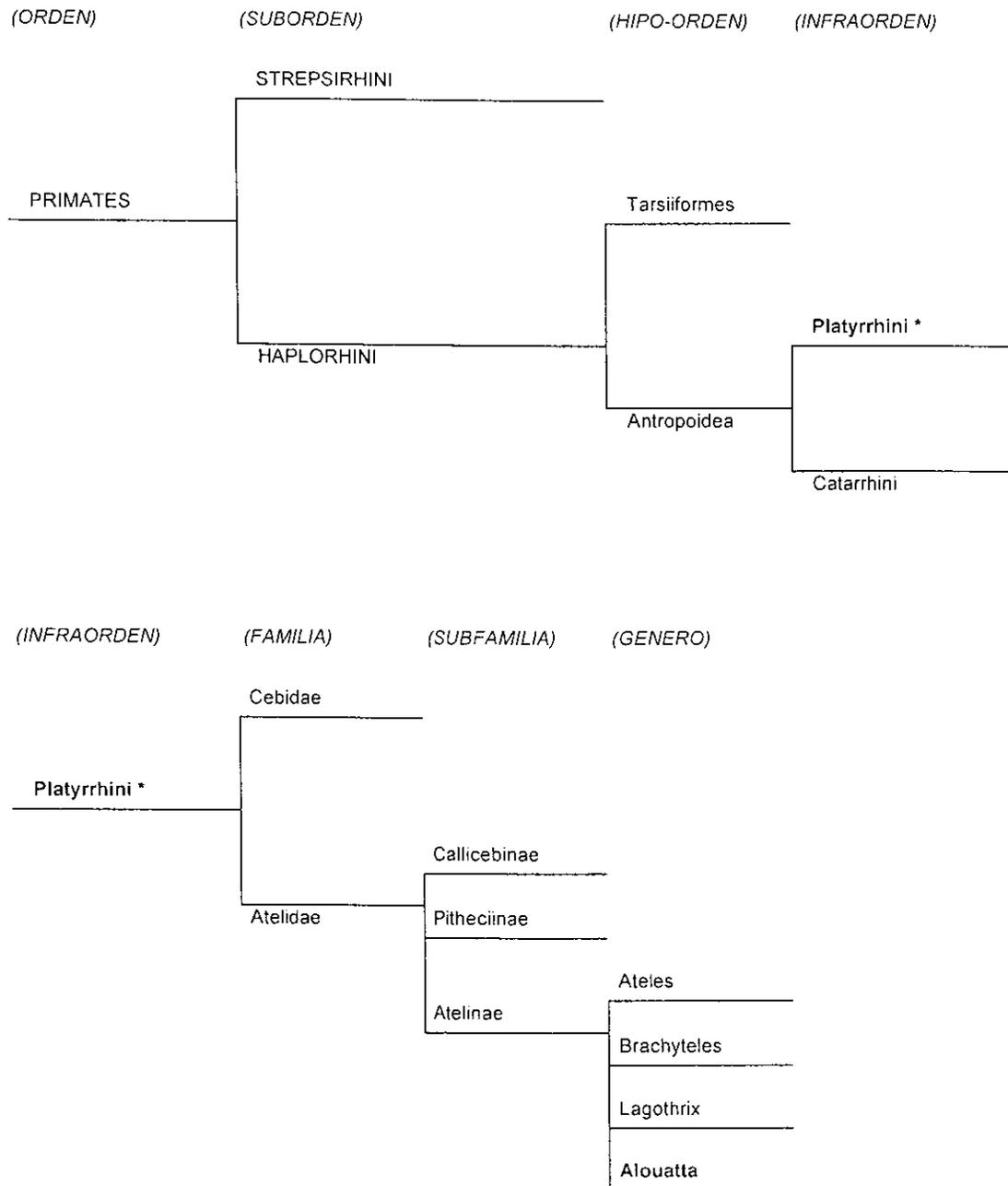


Figura 1: Taxonomía de los primates. El panel superior muestra las relaciones generales entre primates. El infraorden *Platyrrhini* (monos del nuevo mundo) aparece expandido en el panel inferior. Adaptado de la taxonomía visible en: www.nyu.edu/projects/difiore/primateecology/taxonomy.html

La principal razón para elegir a los primates no humanos como sujetos experimentales es el reconocimiento de homologías entre primates no humanos y humanos. Esto ha motivado el desarrollo de varios modelos para comprender aspectos de la conducta animal y humana (Estrada, 1999; Erwin, 1981), sus relaciones y diferencias (Shettleworth, 1998). Sin embargo, todavía existen muchos desacuerdos sobre la interpretación de la evolución humana. Tenemos diferentes interpretaciones de la evidencia encontrada (huesos fósiles y artefactos) y diferentes hipótesis sobre la naturaleza y origen de muchos rasgos conductuales humanos (por ejemplo el lenguaje: Pinker y Bloom, 1990). Entre las tácticas de resolución de estos problemas se encuentran los modelos computacionales, la continua búsqueda de evidencia morfológica a partir de fósiles y la observación de la conducta de especies vivas relacionadas. Es esta última táctica que nos ocupará aquí.

El método comparativo

La tarea de inferir cambios en la evolución de los humanos con base en especies vivas es un trabajo difícil pero no imposible (Byrne, 1997). El método comparativo de los etólogos (ver Bramblett, 1984) juega un papel fundamental en este contexto, y permite en principio establecer si algunos patrones de conducta constituyen rasgos compartidos y derivados (Futuyma, 1998). Para aumentar la confiabilidad de los datos comparativos es recomendable encontrar diferencias conductuales estables entre las especies y analizar como éstas afectan el éxito reproductivo (*fitness*) en diversas circunstancias (Cosmides y

Tooby, 1987), infiriendo presiones plausibles de selección que hayan favorecido los cambios observados (Byrne, 1997).

Con primates no humanos al igual que con otras especies, se puede estudiar la plasticidad fenotípica (“aprendizaje”) y la estereotipia de diversas conductas. Las clases de conductas más relevantes incluyen habilidades sociales, habilidades de dominio y de caudillaje, conductas en estado de privación, búsqueda de alimento y patrones motores implicados en los actos comunicativos. Además se puede estudiar la organización de la conducta en espacio, sus patrones temporales y su desarrollo (ver Tinbergen, 1981).

Los estudios sistemáticos del comportamiento de los primates no humanos son una aplicación tanto de la psicología comparativa como de otras ciencias relativamente recientes. La primatología, por ejemplo, es una disciplina joven, definida más por la especie animal que por la especialidad académica del investigador, y consiste en una amalgama de ciencias sociales, naturales y médicas (Bramblett, 1984). Últimamente se ha producido un crecimiento del número de estudios sobre primates, tanto en el campo como en el laboratorio. Psicólogos, etólogos, primatólogos, médicos y biólogos han destacado la necesidad de recopilar información etológica, conductual y ecológica básica acerca de este grupo zoológico (Estrada, 1999).

En esta línea, y al contrario del análisis experimental de la conducta (cf. Skinner, 1956, 1969), una larga tradición en psicología comparativa ha evaluado posible homologías entre primates humanos y no humanos. Los estudios relevantes abarcan varias diferencias y semejanzas conductuales entre especies de primates, incluyendo la nuestra.

Estudios en cautiverio

Uno de los primeros estudios sistemáticos de la conducta de los primates fue el de Wolfgang Köhler, quien trabajó con chimpancés entre 1913 y 1917 en las islas Canarias (citado por Bramblet, 1984). Las observaciones de Köhler brindaron una importante documentación sobre la resolución de problemas en chimpancés. Entre 1929 y 1930 Robert M. Yerkes fue uno de los investigadores fundamentales en el estudio de primates en cautiverio. Fundó el primero de los grandes laboratorios norteamericanos de cría de primates en Florida (citado por Bramblet, 1984). Otros estudios clásicos que apoyan la búsqueda de analogías entre primates humanos y no humanos son los de Harlow y Harlow (1965), enfocados a las conductas afectivas y el desarrollo infantil de los *Macaca mulata*. Más recientemente los estudios con primates no humanos en cautiverio bajo condiciones controladas han explorado diversas áreas de la conducta, como las preferencias alimenticias (Domínguez-Domínguez, 1994), los cambios conductuales por el efecto de drogas (Glowa, Jeffreys y Riley, 1991; Hughes y Branch, 1991; Skjoldager, Winger y Woods, 1991; Spear y Katz, 1991), la conducta social (Mason, 1965), la adquisición de competencias proto-lingüísticas (Hayes y Nissen, 1971; Gardner y Gardner, 1998), y la solución de problemas (Call, 2000) entre otros*.

* En el caso de la investigación biomédica, los monos y los simios silvestres son indispensables para la elaboración de productos biológicos y para evaluar la eficacia de diversas drogas. La elaboración de fármacos contra la amibiasis, la poliomielitis, la hepatitis, entre otras, así como estudios sobre la fertilidad y los efectos de fármacos sobre el sistema neuroconductual se encuentran entre las áreas de mayor prioridad en México (Estrada, Rodríguez-Luna, et al., 1993). Ver Tabla 1, página siguiente.

Estudios de ecología y comportamiento	Estudios en ciencias de la conducta	Investigaciones biomédicas Y programas de salud pública
Ecología básica	Modelos animales	Modelos animales
Papel ecológico de los primates en la selva	Etología: conducta agresiva, social, sexual, y estudio de su ontogenia	Farmacología
Regeneración natural, reciclaje de nutrientes y energía		Neurofisiología
Evolución		Cirugía experimental
Reproducción y Conservación		Producción de sustancias biológicas
		Epidemiología

Tabla 1. Areas de aprovechamiento de los primates en México. Adaptación de Estrada y Coates-Estrada (1993)

Una revisión exhaustiva estaría fuera del alcance de este trabajo, pero podemos examinar algunos estudios representativos de la investigación comparativa actual con primates.

Una rama importante de la investigación se enfoca a competencias conductuales básicas y sus variaciones inter- e intra-especie. Por ejemplo, Hook y Rogers (2000) encontraron evidencia de preferencia manual en simios y gorilas. Se observó por 22 meses a un grupo de 15 monos Titís (*Callithrix Jacchus*), anotando con que mano se llevaban la comida a la boca y registrando su postura corporal al hacerlo. En los resultados se obtuvo un sesgo grupal en dirección de la preferencia bimanual en los primeros dos meses de edad:

esta tendencia decremento de los cinco a los ocho meses, probablemente como efecto de la maduración o de la experiencia. Se observó que la mitad de los monos Titi (*Callithrix jacchus*) (adultos) prefirieron tomar la comida y llevarla a la boca con la mano izquierda y el resto con la mano derecha: los sujetos mantuvieron la misma preferencia manual a lo largo de los veintidós meses que duraron las observaciones. Otro resultado fue una correlación positiva entre la postura adoptada durante la alimentación y la preferencia manual en los monos Titi juveniles (de cinco a ocho meses). La adaptación de la postura tripedal se correlacionó positivamente con el uso de la mano derecha; y una correlación negativa se encontró entre el porcentaje de adopción de la postura tripedal y la frecuencia de uso de la mano izquierda.

En la misma línea, Leavens y Hopkins (1999) compararon la frecuencia de gestos típicos de la especie humana (por ejemplo: señalar con el dedo índice) entre infantes humanos de un año y monos infantes en cautiverio. Encontraron que los monos exhiben más frecuentemente la conducta de mantener la mirada fija en un objeto, mientras que los humanos señalan más con el dedo. En este estudio se hicieron también observaciones de monos en libertad. Resalta que la conducta de señalar con un dedo es una conducta espontánea y esporádica poco típica de los primates no humanos; se presenta con más frecuencia en monos en cautiverio, en ambos casos sin entrenamiento explícito.

Otros estudios se han enfocado a conductas instrumentales complejas como el uso de herramientas. Westergaard y Fragaszy (1987) por ejemplo, compararon el uso y manufactura de herramientas entre simios (Chimpancés) y monos (Capuchinos) en cautiverio. Para este estudio se consideraron *herramientas* a los artículos que los monos

obtienen de su medio ambiente y que funcionan como extensión del propio cuerpo para alcanzar una meta inmediata: se definió la manufactura de herramientas como la modificación de estos objetos para hacerlos más efectivos.

Los sujetos eran nueve monos capuchinos en cautiverio. En un primer experimento, se introdujo a la jaula hogar una fuente de alimento diseñada para inducir la conducta de *probing* (sacar la comida con una cánula), dejando cánulas en el suelo de la jaula y registrando si los sujetos las utilizaban para obtener el jugo dentro de la fuente. En un segundo experimento, la fuente de alimento se ponía en la jaula de los monos para inducir la conducta de exploración y el uso de herramientas. En el último experimento, se introdujo la fuente de alimento sin cánulas por 15 días, antes de añadir las cánulas en el piso de la jaula. Los resultados de las dos primeras pruebas confirmaron el uso espontáneo y la manufactura de herramientas en los monos capuchinos. La tercera prueba confirmó las observaciones iniciales relativas al uso de herramientas. Este estudio constituye el primer reporte sobre manufactura espontánea de herramientas en un grupo de monos; el uso de herramientas y la conducta de manufactura observada en los monos capuchinos parecen similares en forma, función y ontogenia a los reportados en chimpancés.

Más generalmente la emisión (aparentemente espontánea) de conductas complejas tiende a ser discutida en términos cognitivos. Las conductas de reconocimiento del propio cuerpo en un espejo, por ejemplo, se atribuyen habitualmente a una capacidad de autoconciencia (ver Parker y Michell, 1999). De hecho, la mayoría de los estudios realizados con primates no humanos sugieren una discontinuidad filogenética en el auto-reconocimiento en un espejo (*mirror self-recognition*), capacidad que separa los grandes

simios de los humanos en relación con los demás primates. Basándose en esta hipótesis Ujhelyi, Merker, Buk y Geissmann (2000) realizaron un estudio con monos gibones, en vista de la cercana relación filogenética entre los gibones y los grandes simios y por la escasez de información descriptiva de la conducta de esta especie frente de espejos. Se utilizó tres gibones de diferente edad, sexo y condiciones de crianza, los cuales fueron vídeo grabados durante ocho días al ser expuestos a un espejo en su caja hogar. Los tres sujetos exhibieron grandes diferencias en su reacción ante el espejo: exploración detrás del espejo, conducta agresiva poco frecuente o ausente, observación de las partes no visibles del cuerpo (como plantas de los pies y boca abierta), etc.

Otro concepto cognitivo usado para describir la conducta de primates es el de "teoría de la mente" (Byrne y Whiten, 1988). Este concepto se refiere a la capacidad de los simios de atribuir estados mentales en ellos mismos y en otros, y usar estos estados para predecir y explicar la conducta de otro (Premack, 1988). La posesión de una "teoría de la mente" permite habilidades sociales complejas. Call y Tomasello (1998) por ejemplo, estudiaron si chimpancés, orangutanes e infantes humanos (de tres años) podían distinguir entre acciones "accidentales" y acciones "intencionales". Para empezar se entrenó a los sujetos a utilizar una señal particular para seleccionar un rectángulo/recompensa. Durante las pruebas, el experimentador colocaba una etiqueta de plástico en el rectángulo que contenía el reforzador, para que los sujetos vieran la localización de la recompensa. Durante los ensayos de prueba el experimentador dejaba caer otra etiqueta "accidentalmente" en un rectángulo sin recompensa (de manera que siempre hubo dos

rectángulos marcados, uno intencionalmente y uno accidentalmente). En prueba, los sujetos de las tres especies seleccionaron preferencialmente los casos de marca con intención.

Posterior al estudio de Call y Tomasello (1998), Reaux, Theall y Povinelli (1999) realizaron un experimento longitudinal con chimpancés sobre percepción visual, intención y preferencias. En este experimento los sujetos discriminaban si el experimentador los podía ver o no, si volteaba la cara de lado o si cerraba los ojos. El resultado de mayor relevancia fue que en el curso de los años la preferencia de los chimpancés por que el experimentador no los viera aumentó significativamente; también aumentó la preferencia por gesticulaciones o movimientos típicos de esta especie. En este estudio los autores concluyeron que sus resultados pudieran ser análogos a la conducta humana. Los chimpancés y los niños pequeños parecen discriminar la atención de un tercero por la orientación de la cara y de los ojos.

Una última área de interés para los estudios comparativos es la investigación del lenguaje, el cual se consideraba exclusivo de la especie humana. Entre los estudios de competencias proto-lingüísticas se encuentran los realizados por los Gardner y Gardner (1971) con Washoe, por Premack (1976) con Sarah y por Rumbaugh (1977) con Lana. Los Gardner concluyeron que Washoe alcanzó un nivel de lenguaje semejante al de un infante humano de dos o tres años (Gardner y Gardner, 1975); por su parte Patterson, que trabajó con un gorila llamado Koko, concluyó que “el lenguaje no es exclusivo del dominio de los humanos” (Patterson, 1978).

Sin embargo, más recientemente Sanders (1985) revisó de manera crítica el proyecto Nim de Terrace, Petitto, Sanders y Bever (1979), el cual replicaba el trabajo de los

Gardner con Washoe, registrando en vídeo grabadora conversaciones en señas de un chimpancé y sus entrenadores. El objetivo era determinar si el primate no humano utilizaba la imitación en el aprendizaje del lenguaje de forma semejante los infantes humanos. La evidencia encontrada por Sanders (1985) sugiere que las expresiones del chimpancé Nim carecen de la semántica y organización sintáctica encontrada en las expresiones de la mayoría de los niños. Aparentemente, la imitación tiene como propósito funcional para Nim la obtención de recompensas (Terrace, 1979). Más generalmente, según Sanders (1985) los simios aprenden a usar gesticulaciones como respuestas instrumentales no simbólicas y bajo el control de estímulos. El tema de las competencias proto-lingüísticas en simios queda actualmente en un estado de controversia.

Laboratorio y campo

Los estudios de primates en cautiverio (ver arriba) son necesarios, pero no suficientes, para investigar posibles homologías entre primates humanos y no humanos. Dichos estudios tienen que ser complementados por estudios observacionales en el campo. Estos últimos permiten estudiar a los animales en su ambiente natural y examinar sus respuestas conductuales a la ecología y a la geografía de los hábitat. En contraposición, en los estudios de cautiverio o de laboratorio se pueden examinar los límites de las respuestas al medio por la manipulación de variables seleccionadas (Estrada, 1999); obviamente, las características de los dos métodos se complementan (Altmann, 1974).

Una de las funciones en las investigaciones consiste en maximizar la validez interna de las conclusiones, es decir, minimizar el número plausible de hipótesis alternativas que sean compatibles con los datos. Por su parte, la validez externa se logra cuando los datos son generalizables a diferentes contextos o poblaciones. Los estudios de laboratorio garantizan habitualmente una alta validez interna, mientras que la validez externa supone estudios más naturalistas. Las características generales de los estudios de laboratorio y de campo se pueden fácilmente resumir (Tabla 2).

	Laboratorio	Campo
Control de sujetos:	Riguroso	Mínimo
Especies más usadas en los primeros estudios:	Roedores, humanos y aves	Pájaros, insectos y peces
Medidas:	Análisis de respuestas objetivas, empleando aparatos eléctricos o mecánicos	Registro detallado de todas las conductas, empleando cine y video
Foco de atención:	Conducta adquirida o plástica	Acciones con variación intra-especie mínima ("instintos")

Tabla 2. Tabla comparativa de diferencias entre estudios de campo y estudios de laboratorio. Tomada con modificaciones de Brain (1989).

Tanto en los estudios de laboratorio como en los de campo, la observación de la conducta juega un papel fundamental (Almann, 1974); la observación sistemática es una aproximación particular de la cuantificación de la conducta (Bakerman y Gottman, 1994)

que lleva consigo la observación de estructuras de comportamiento definidas y funcionalmente conectadas. En la observación sistemática de los estudios de campo se utilizan varios procedimientos enfocados en la frecuencia total o relativa de las conductas. Los programas de muestreo son adaptables a las condiciones, variables y objetivos de los estudios de campo.

El método *ad libitum* esta constituido por las típicas notas de campo sin restricciones. El método de *registro total* consiste en registrar todas las ocurrencias de algunas conductas. Esta limitado a excelentes condiciones de observación, es decir, cuando el sujeto que se esta registrando pasa por lo menos un 90% del tiempo dentro del campo visual del observador; este método se recomienda cuando las conductas de interés son de baja frecuencia. En el *muestreo de secuencia* se registran las secuencias de interacción de un individuo con los otros. Este método brinda información básica sobre las conductas sociales. Por último, el método de *animal focal* es el más utilizado por los investigadores de campo. Este método se practica cuando es posible mantener a todos los sujetos en observación continua durante el periodo de muestreo, y cuando los sujetos pueden ser diferenciados, ya sea por edad, sexo o señas particulares (Altmann, 1974).

Estudios de campo

Los primeros trabajos de campo con primates vivos se realizaron en 1902 cuando se descubrió el gorila de montaña (Alvarez del Toro, 1991). Otro estudio pionero fue realizado por Clarence Ray Carpenter (1934), quien logró reunir datos concernientes a la conducta.

organización social y modo de vida de los monos aulladores de Barro Colorado (Panamá). Este primer estudio observacional sistemático con primates silvestres en su hábitat natural, motivó a un número creciente de investigadores que se dieron a la tarea de conocer con más detalles el comportamiento de diversas especies de primates. Los trabajos más conocidos dentro de esta perspectiva son los de Jane Goodall (1965) con chimpancés, Dian Fossey (1972) con gorilas y Biruté Galdikas (1985) sobre orangutanes.

Las conductas adaptativas, la adquisición de patrones típicos de la especie, la selección del ámbito hogareño, así como otros despliegues conductuales suelen ser estudiados en situaciones de libertad. De hecho, la mayoría de las conductas de los primates en libertad parecen rutinarias y estereotipadas (ver Jay, 1965). Estas conductas repetitivas pueden ser categorizadas fácilmente por los observadores; categorías como “juego,” “sexo” y “dominancia” se encuentran en la mayoría de los reportes (Bernstein, 1964; Collias y Southwick, 1952; Jay, 1965; Kinzey, 1997). La rutina diaria de actividad de los monos, así como de los simios, inicia con periodos de actividad en la mañana, seguidos por descanso y alimentación al medio día. Por la tarde se ha observado otro periodo de actividad, en el cual el grupo regresa a su ámbito hogareño (Jay, 1965).

La búsqueda de comida es una de las conductas que más tiempo consume en la mayoría de los primates (ver Bernstein, 1964; Richard, 1970), exceptuando a los *Alouatta* (ver abajo). La búsqueda de alimento en primates incluye un conjunto de pasos como la selección eficiente de las rutas de viaje, la anticipación de posiciones o movimientos de fuga, la manipulación de la comida, y ocasionalmente su extracción usando herramientas (Call, 2000). En la búsqueda de alimento, los primates tienen un patrón de distribución de

comida, tiempo y espacio, accesibilidad de los alimentos y de defensa de predadores. En algunas ocasiones responden a las demandas de estas actividades (accesibilidad de alimento y defensa de los predadores) para localizar la comida o efectuar las manipulaciones necesarias para obtenerla.

Es importante notar que los primates tienen la capacidad de responder apropiadamente a situaciones novedosas y producir soluciones igualmente novedosas. Si la ruta que se había usado en el pasado es bloqueada, por ejemplo, los monos, así como los simios, utilizan rutas alternas o medios alternos para llegar a su objetivo (Call, 2000). De manera semejante, muchos de los estudios hechos sobre localización múltiple de comida han observado viajes eficientes y una búsqueda de alimento cercana a lo óptimo (Cézilly, 1989; Kamil, 1989). En una gran variedad de especies de primates estos viajan de manera eficiente, es decir, por las rutas más cortas (Call, 2000). Así que la estereotipia observada en la conducta de los primates parece depender de la estabilidad de las condiciones ambientales.

PROYECTO DE ESTUDIO OBSERVACIONAL

Debido a la pobreza de la información sobre su conducta (ver Introducción) y a su proximidad geográfica, decidimos estudiar el repertorio conductal de la especie de mono aullador *Alouatta pigra*. El género *Alouatta* (Figura 1, pág. 14), subfamilia *Alouattinae*, incluye nueve especies de primates: *A. palliata*, *A. pigra*, *A. seniculus*, *A. belzebul*, *A. fusca*, *A. caraya*, *A. aretoidea*, *A. sara* y *A. coibensis* (Groves, 1993). Tres especies de primates están presentes en la selva del sur de México: una especie de mono araña (*Ateles geoffroyi*) y dos de las especies de monos aulladores (*Alouatta palliata* y *A. pigra*). En el pasado el *Alouatta palliata* tenía una distribución más amplia en el sureste del país, y las tropas de *Alouatta pigra* se encontraban en el sur de Tabasco y Campeche (Hill, 1962).

Actualmente los monos aulladores *A. palliata* se encuentran distribuidos en el sur del estado de Veracruz, mientras que el *Alouatta pigra* se encuentra en el sur de Tabasco, Quintana Roo y Campeche, cerca de la frontera con Guatemala (Serio-Silva, 1992). Esto representa la distribución más norteña de los primates silvestres del continente americano. La destrucción del hábitat natural de los primates es el factor principal que actúa negativamente sobre las poblaciones de los monos en México. Tal transformación ha provocado que la distribución original de los primates mexicanos se haya reducido drásticamente (Estrada y Coates-Estrada, 1995).

El género *Alouatta*: Datos generales

De las especies de primates mexicanos dos han pasado por estudios de campo descriptivos y taxonómicos (Serio-Silva, 1994). Entre los pocos estudios realizados sobre los *Alouatta* se han registrados datos sobre su morfología, alimentación, hábitat, y organización social. Los monos aulladores, como se les conoce comúnmente a los *Alouatta*, son primates folívoros y frugívoros (Kinzey, 1997), que se congregan en pequeños grupos sociales permanentes. Cada uno de estos grupos o tropas utilizan una área o terreno determinado, denominado *ámbito hogareño*, el cual puede variar de 1 km² a 10 km².

Los aulladores deben su nombre al bramido mencionado, rugido metálico de gran volumen ejecutado por los machos adultos y audible a distancias considerables a través de la selva (Bramblett, 1984). Este bramido funciona como un mecanismo de esparcimiento entre las tropas, evitando así enfrentamientos directos y manteniendo el monopolio de los recursos dentro del ámbito hogareño. Los *Alouatta* son cuadrúpedos y se desplazan sobre las ramas de los árboles, con un peso que oscila entre 6 y 12 kg (Estrada, 1999; Fleagle, 1999; Kinzey, 1997; Milton, 1988). Estos primates tienen una preferencia alimenticia por las hojas jóvenes de los árboles. Lo cual explica también su preferencia por las copas de los mismos, y por las flores y frutos (Kinzey, 1997; Milton, 1993).

En los *Alouatta* como en los primates en general, el desarrollo temprano del comportamiento social se da en interacción íntima con la madre. Estos mamíferos pasan gran parte de su vida en contacto físico con la madre, asidos a su pelaje en una posición

ventro-ventral y más tarde sobre su lomo. La capacidad de asimiento del infante depende de pautas reflejas básicas (Estrada, 1999).

La relación madre/hijo aparece también en un contexto social compuesto por una gran variedad de conductas (ver Howard y Keenan, 1993). En los primeros tres meses de vida del infante, se ha observado en los *A. palliata* que las hembras examinan frecuentemente el área genital de los infantes de la tropa. Las madres de los lactantes en algunos casos responden con agresión, ya que la conducta de "secuestro," en la cual el infante es retirado de la madre por otra hembra, es bastante común (Serio-Silva y Rodríguez-Luna, 1992).

En el caso del mono aullador del sureste de México, la madre no permite que otros miembros de la tropa se acerquen a su hijo hasta el tiempo del destete, cuando el infante empieza a establecer diversas interacciones sociales, las cuales se extienden hasta incluir a otros infantes, jóvenes y adultos. El desarrollo social implica inicialmente un largo periodo de aprendizaje donde el mantenimiento de las actividades del grupo se da principalmente por imitación. Poco a poco el mono aullador forma su propia red de interacciones sociales (Estrada, 1999).

El desarrollo de las interacciones sociales ocurre con facilidad en los monos aulladores, puesto que la distancia social es muy tolerante; además en la organización social de los aulladores se ha observado todo tipo de combinaciones de macho, hembra y juveniles. Estos pueden dormir juntos, o moverse con cotidianeidad uno frente a otro. Se han identificado también grupos de aulladores cohesivos, donde el espacio entre aulladores llega a ser de un rango de más de cinco metros pero menos de quince (Serio-Silva, 1995).

En algunos datos recabados, se ha reportado un comportamiento protector de los machos dominantes hacia las hembras con infante, esperándolas al avanzar la tropa. Cuando en ocasiones un infante queda atrapado en alguna rama y la madre esta alejada o no puede ayudarlo, el macho dominante rescata al infante y lo regresa al grupo (Estrada, 1999).

Diferenciación entre las especies *Alouatta palliata* y *A. pigra*

Desde 1970 el *Alouatta pigra* es considerado como una especie diferente de *A. palliata* (ver Horwich y Johnson, 1986), que reside en la península de Yucatán (México) y en el Petén (Guatemala y Belice). Smith (1970) hizo una distinción entre las dos especies basándose en las diferencias de tamaño y de forma del cráneo, de características de la dentición, de vocalización (debida al tamaño de la caja de resonancia), y por último de color de pelaje.

El pelaje varía entre los *A. palliata* y los *A. pigra*. Al nacer y durante los primeros meses de vida estos últimos son negros del lomo y con un manto amarillo bajo las axilas; y en la madurez son totalmente negros (Smith, 1970). Por su parte, los *A. palliata* nacen con el pelaje de color gris; a partir de la quinta semana el pelaje se torna del café oscuro característico de su especie (Serio-Silva y Rodríguez-Luna, 1992).

Una diferencia relevante es el peso y tamaño de los aulladores. El *Alouatta pigra* es considerado el primate no humano de mayor tamaño en América, llegando a pesar de 4

hasta 12 kg. Su altura oscila entre 56 y 90 cm. diferencia saliente en comparación con las demás especies de aulladores (Tabla 3).

GENERO <i>Alouatta</i>			
Nombre Común	Especie	Peso promedio (Kg)	
		Macho	Hembra
Aullador rojo	<i>Alouatta seniculus</i>	6.6	5.2
Aullador rojo con negro	<i>Alouatta belzebul</i>	7.7	5.2
Aullador café	<i>Alouatta fusca</i>	6.7	4.3
Aullador de manto	<i>Alouatta palliata</i>	7.1	5.3
Aullador negro (mexicano)	<i>Alouatta pigra</i>	11.4	6.4
Aullador negro	<i>Alouatta caraya</i>	6.4	4.3

Tabla 3. Peso promedio de los monos aulladores por sexo (macho/hembra) en seis especies de monos aulladores. Adaptado de Fleagle (1999).

Otra diferencia entre los *A. palliata* y *A. pigra* son los genitales masculinos. En los primeros, los testículos no descienden hasta la etapa juvenil: en cambio, en los *A. pigra* los testículos aparecen descendidos después de tres o cuatro meses y presentan un color rosado (Horwich, 1993).

Finalmente el tamaño de la tropa difiere entre las dos especies. Las tropas de los *Alouatta palliata* llegan a tener más de diez individuos, hasta 35 miembros (Fleagle, 1999;

Horwich, 1993), a diferencia de las tropas de *A. pigra* que tienen seis sujetos en promedio. Uno de los factores relevantes es que los *A. pigra* muestran una tendencia marcada a la monogamia, con grupos de un solo macho y una sola hembra adulta (Horwich y Johnson, 1986).

Estudios conductuales con *Alouatta palliata* y *A. pigra*

A la fecha se han llevado a cabo un gran número de estudios con la especie *Alouatta palliata*, la mayoría de ellos relacionados con el patrón diario de actividades y los hábitos alimenticios (Serio-Silva, 1995; Whitehead, 1986). Los estudios de campo con *Alouatta palliata* han tenido como principal fin de relacionar el patrón diario de actividades con el hábitat que ocupan los animales: estos estudios han aportado información sobre la división diaria del tiempo para desarrollar cada tipo de actividad.

Los antecedentes que se tienen sobre el patrón de actividades provienen de investigaciones hechas en la isla de Barro Colorado en Panamá, en las que se examinaron las relaciones entre el nivel de actividades de los animales y las condiciones ambientales. Estos estudios han coincidido en señalar que los aulladores distribuyen su tiempo con regularidad, dedicando la mayor parte del día a las actividades de descanso, alimentación y locomoción. (Carpenter, 1934; Mittermeier, 1973; Milton, 1993).

Según Milton (1988) el patrón diario de actividades de los monos aulladores, con relación al tiempo, es notablemente uniforme día a día y mes a mes, y los saraguatos permanecen descansando una proporción de su tiempo relativamente alta. Al contrario de

otros primates (ver arriba), la búsqueda de comida no consume la mayoría del tiempo de estos monos. Milton (1988) ha ubicado a los monos aulladores en la categoría de consumidores primarios generalistas a los que denomina “folívoros conductuales”. debido a que carecen de estructuras anatómicas en el tracto digestivo asociado al consumo de hojas y frutos. Esta carencia digestiva provoca dificultad en la ingestión de hojas, por lo cual, los monos aulladores ocupan largos periodos de descanso con el fin de efectuar este trabajo digestivo (Serio-Silva, 1992).

Hasta la fecha, la información conductual básica sobre *Alouatta pigra* es escasa (ver Silver et al., 1998). Las diferencias y semejanzas conductuales con *Alouatta palliata*, en particular, han sido poco estudiadas. La meta principal del estudio presente consiste en procurar tal información.

MÉTODO

El estudio fue planeado y llevado a cabo en la selva de Quintana Roo, al fin de obtener información sobre el mono negro aullador. Se realizó del 15 de Junio al 15 de Julio del 2000. Las categorías que se registraron eran parecidas a las mencionadas en la literatura (Chivers, 1969; Milton, 1980; Serio-Silva, 1992): locomoción, alimentación y descanso. Una categoría adicional que fue incluida fue la de vigía (ver abajo para una definición).

Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo a un kilómetro de Pacchen, comunidad Maya en la selva de la península de Yucatán, en el estado de Quintana Roo. Esta zona esta situada entre las coordenadas 20°30'-21°00' de latitud norte y 87°30'-88°00' de longitud oeste a nivel medio del mar, a 6 kilómetros de la reserva natural Punta Laguna (reserva del mono araña: Anexo 1). De acuerdo con los datos recolectados en el tiempo de observación, el clima es cálido húmedo, con lluvias frecuentes (lo que confirma lo reportado por el INEGI en el año 2000). En la zona de observación se registró una temperatura máxima de 37° C. y una temperatura mínima de 29° C. La zona presenta una vegetación natural densa.

Sujetos

Para el presente estudio se seleccionó un tropa de monos aulladores *Alouatta pigra* compuesta por un macho adulto, identificado por testículos pigmentados y obvios, así como por su complexión robusta; una hembra adulta, identificada por su complexión media y la ausencia de testículos; un macho juvenil, de complexión media y testículos pigmentados; y un infante (cría de la hembra, no se identificó su sexo). La tropa de monos seleccionada fue observada en visitas diarias del 15 de Junio del 2000 al 15 de Julio del mismo año. No hubo captura de sujetos.

Método de muestreo

Se obtuvo información sobre el patrón diario de actividades de la tropa en libertad. Así mismo se logró establecer comparaciones entre los datos registrados y los provenientes de otros sitios de estudio con otras especies de aulladores (ver abajo). El tiempo dedicado a la realización del estudio fue de un mes, del 15 de Junio al 15 de Julio del 2000.

Durante los primeros seis días, del 15 al 20 de Junio, se seleccionó la tropa de entre dos que residían en los alrededores y se delimitó la zona de observación (un cenote seco de aproximadamente 100 metros de diámetro). También se hicieron ajustes en las categorías de observación (ver abajo), tomando en cuenta primeras impresiones sobre el repertorio conductual de los sujetos.

Después, durante un periodo de muestreo de 244 horas se aplicó el método de muestreo de animal focal, con la modalidad de grupo focal (Altmann, 1974). Diariamente se efectuaron observaciones de todos los miembros de la tropa (ubicados en arboles) a una distancia promedio de 10 metros (es decir, la distancia entre el suelo, donde se quedaba el observador, y los monos).

El tiempo dedicado cada día a las observaciones fue de 8:30 horas, iniciando a las 7:00 de la mañana para concluir a 15:30. Una vez llegando al sitio de estudio, se localizaba la tropa seleccionada con ayuda de binoculares, se iniciaba el registro de las variables de interés en una ficha elaborada para este trabajo, en la cual se hicieron registros de actividad cada 15 minutos para cada miembro de la tropa (ver Anexo 2). Las observaciones (normalmente en una cantidad de 33 por sujeto por día) fueron realizadas por el investigador durante 24 días consecutivos.

Debido a las condiciones, obviamente no hubo registro de confiabilidad: sin embargo, los resultados presentes se pudieron comparar con los datos publicados sobre *A. palliata* y los provenientes de un solo estudio publicado sobre *A. pigra* (ver Discusión).

Análisis de datos

Las categorías de actividad utilizadas para la observación eran las siguientes:

Locomoción (cualquier cambio autoinducido de localización, como: caminar, trepar, correr, formar puentes, ascender y descender).

Alimentación (manipulación de alimento o ingestión del mismo: incluye agua).

Descanso (el individuo se queda en silencio, sentado o acostado).

Vocalización (bramido emitido por el sujeto).

Autoaseo (el individuo se lame cualquier parte del cuerpo o examina con sus manos el estado de su pelo).

Conducta afiliativa (aseo de un individuo a otro con las manos o la lengua).

Vigía (el individuo mantiene una postura corporal fija, siguiendo al observador con la cabeza y los ojos).

Las seis primeras categorías fueron adaptadas de las propuestas por Suomi, Mineka y DeLizio (1983); la última categoría (Vigía) fue añadida sobre la base de los primeros cinco días de observación informal. Las siete categorías usadas son de hecho excluyentes, porque (por ejemplo) el bramido no se emite durante la locomoción ni tampoco durante la vigía o el autoaseo.

Los registros de actividad (cada actividad representada por un código distinto: ver Anexo 2) fueron analizados bajo el programa Microsoft© Excel 97 para obtener las frecuencias absolutas de cada conducta por sujeto y por día, y calcular índices derivados. En cuatro días, algunos registros faltaron de las 7:00 a las 8:15 de la mañana por ausencia de la tropa. Las celdas vacías correspondientes fueron tomadas en cuenta para los cálculos de porcentajes.

RESULTADOS

Las conductas de vocalización y autoaseo, como la conducta afiliativa, se presentaron con frecuencias bajas (porcentaje máximo $\approx 4\%$; porcentaje mínimo $\approx 0\%$) y por lo tanto se excluyeron de los análisis. A continuación se muestran los resultados para las conductas de vigia, locomoción, alimentación y descanso.

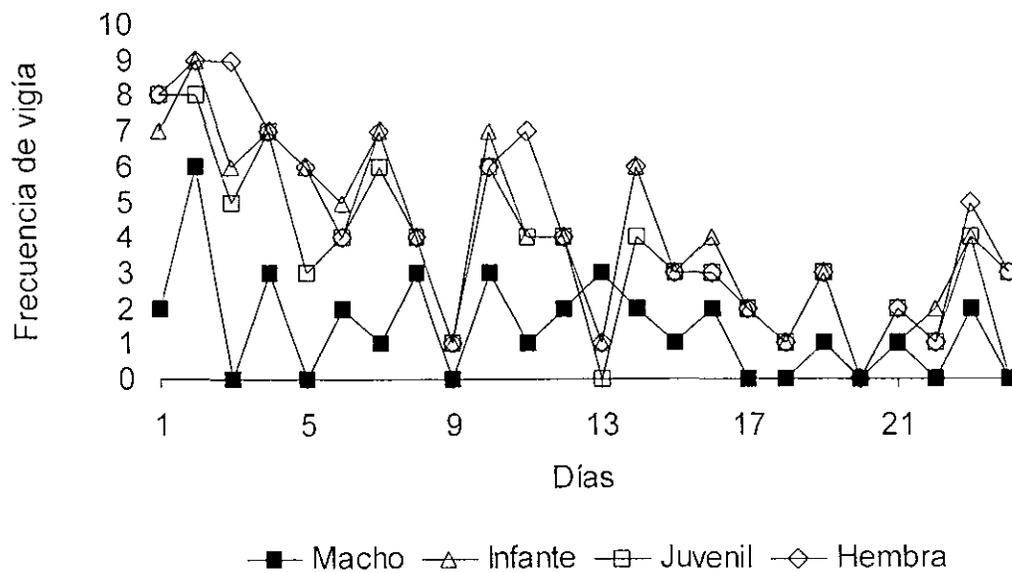


Figura 2. Frecuencia de la conducta de vigia para cada sujeto en función de los días. (Notar que la frecuencia máxima posible por día es de 33.)

La Figura 2 muestra la frecuencia en que la conducta de vigía se registró en los sujetos de la tropa. En todos los individuos esta conducta tiende a bajar en frecuencia (= número de ocurrencias por día) a lo largo de los días, de manera compatible con procesos de habituación o familiarización (p. ej. Donahoe y Wessells, 1980). La hembra (rombos vacíos) presenta la mayor frecuencia de vigía con 102 ocurrencias en total, seguida por el juvenil (cuadros vacíos), el infante (triángulos vacíos) y el macho (cuadros negros).

	Hembra	Juvenil	Infante
Macho	.44	.59	.59
Hembra		.90	.90
Juvenil			.89
Infante			

Tabla 4: Coeficientes de correlación entre sujetos para la frecuencia absoluta de vigía (calculada a lo largo de los días).

En la Tabla 4 se observa una alta correlación ($r = .90$) a lo largo de los días entre las frecuencias de vigía entre la hembra y el juvenil, así como con el infante; por el contrario, se observa una baja correlación entre el macho y los demás miembros de la tropa.

La Figura 3 (página siguiente) muestra, para cada uno de los sujetos, el número diario de cambios de una actividad a otra a lo largo de los días. El macho de la tropa

(cuadros negros) presentó el mayor número total de cambios (318 cambios), seguido por la hembra (265 cambios, rombos vacíos), el juvenil (252 cambios, cuadros vacíos) y el infante (triángulos vacíos, 248 cambios).

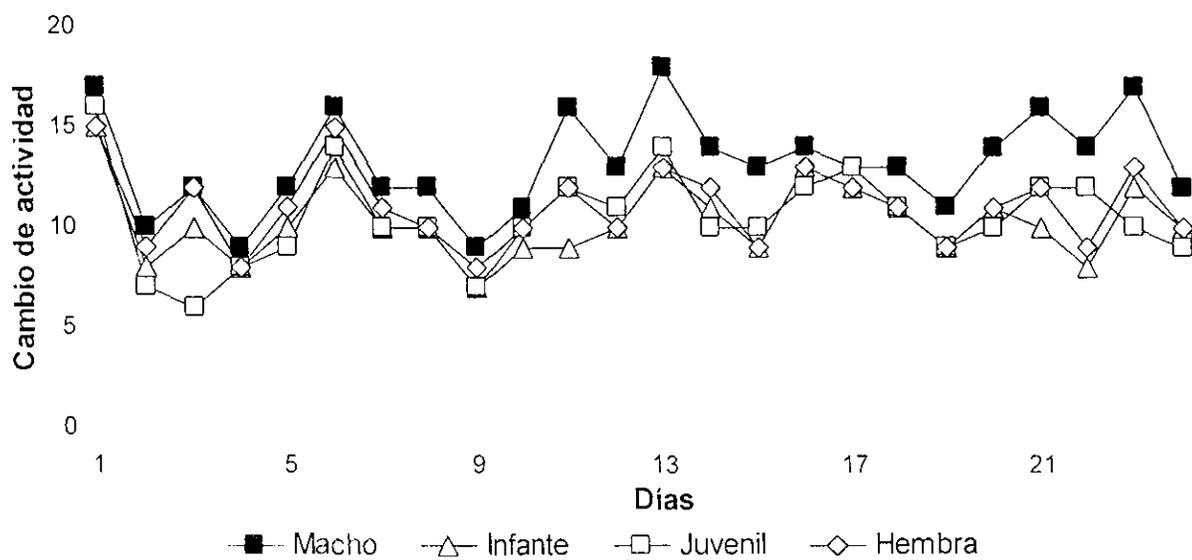


Figura 3: Número diario de cambios de una actividad a otra, por cada individuo, a lo largo de los días.

La Tabla 5 (página siguiente) muestra el nivel de correlación entre sujetos para las frecuencias diarias de cambio de actividad. En general, se obtuvo una alta correlación

positiva entre todos los individuos: la correlación la más alta fue entre la hembra y el infante ($r = .90$), seguido por el macho y la hembra ($r = .81$).

	Hembra	Juvenil	Infante
Macho	.81	.78	.73
Hembra		.69	.90
Juvenil			.73
Infante			

Tabla 5: Coeficientes de correlación entre sujetos para la frecuencia de cambio de actividad (calculada a lo largo de los días).

La Figura 4 (página siguiente) muestra los porcentajes de tiempo promedio asignados a las conductas de descanso, alimentación, locomoción y vigía en cada individuo. En todos los sujetos la conducta de descanso (barra blanca) es de mayor porcentaje, seguida por las conductas de alimentación (barra gris claro), de locomoción (barra gris oscuro) y de vigía (barra negra) en este orden.

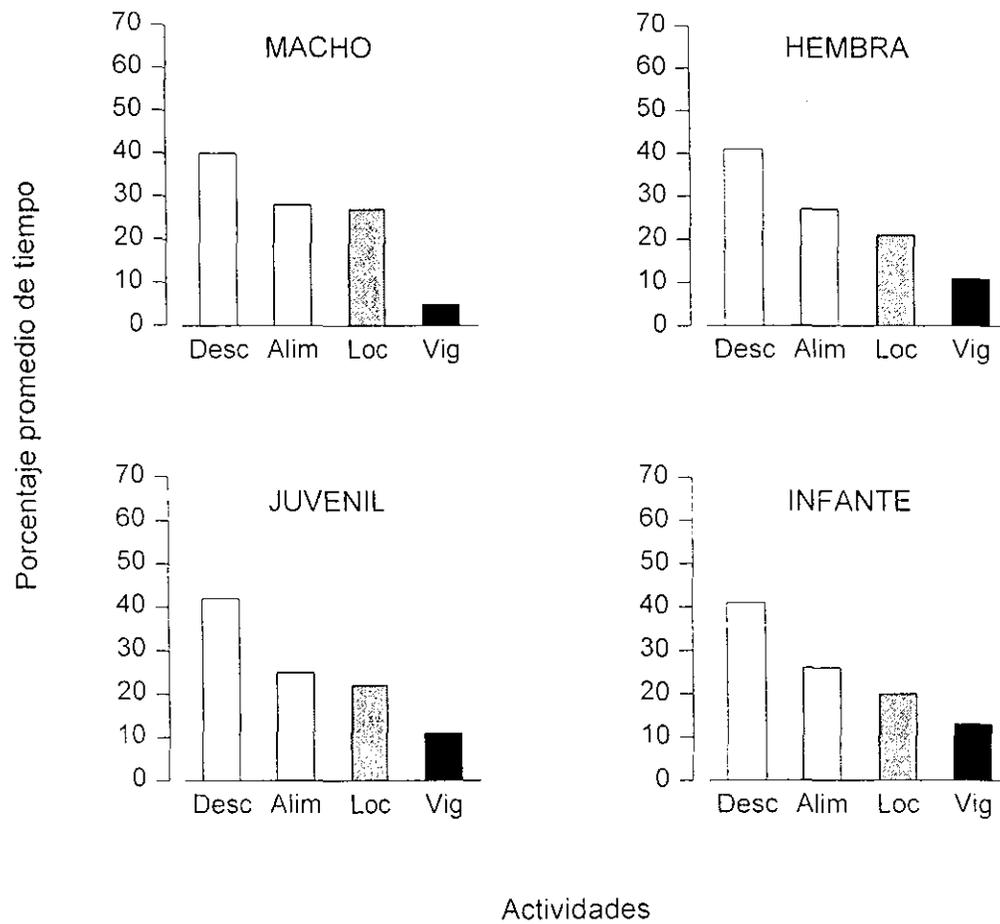


Figura 4: Porcentaje promedio de tiempo asignado a las conductas de descanso (barras blancas), alimentación (barras gris claro), locomoción (barras gris obscuro) y vigia (barras negras) para cada individuo.

La Figura 5 (página siguiente) presenta la proporción de tiempo promedio de la conducta de descanso a lo largo del día, para los cuatro individuos, en bloques de 4 días. La

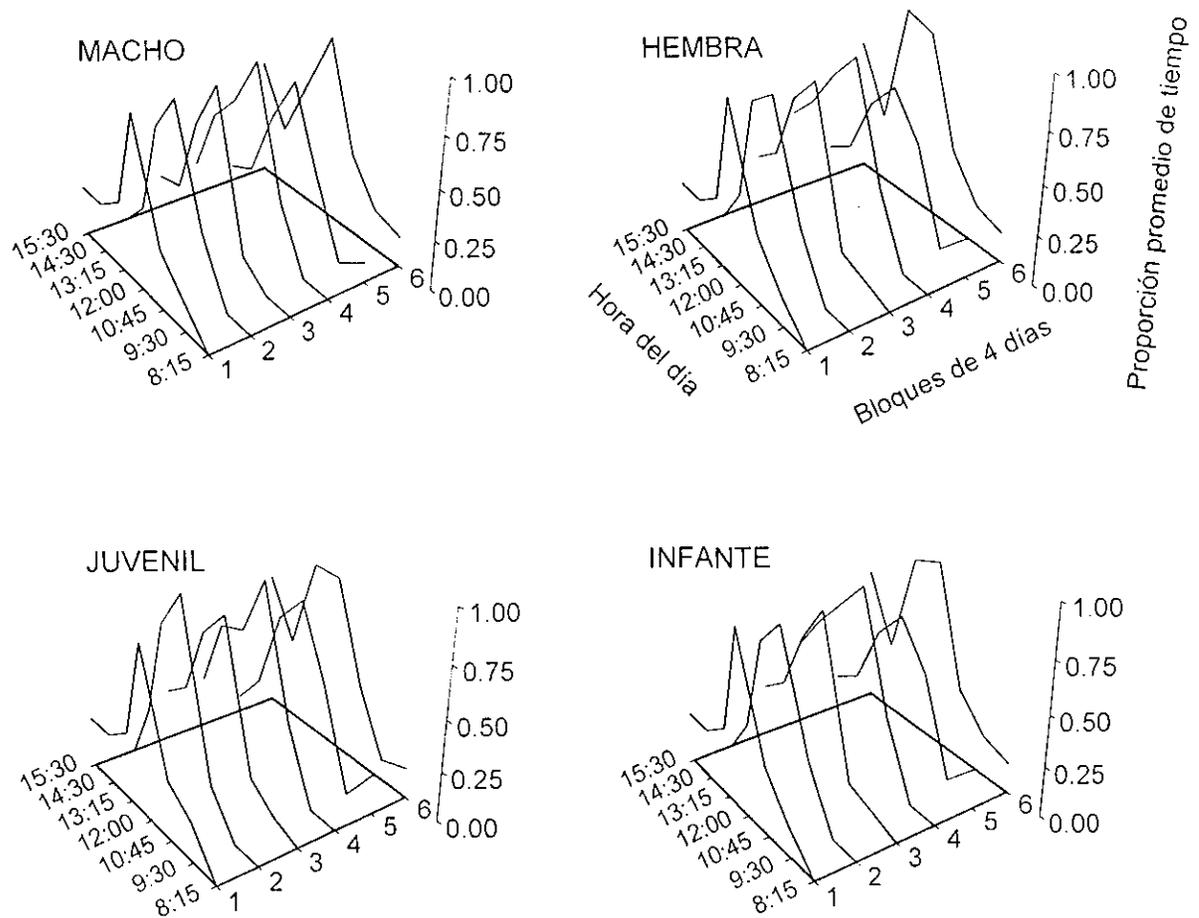


Figura 5: Para cada individuo se muestra la proporción promedio de tiempo de la conducta de descanso a lo largo del día (de 8:15 a 15:30) por periodos de 1 hora 15 minutos, por bloques de cuatro días.

menor frecuencia de la conducta de descanso se observó a las 8:15 horas, mostrando la mayor frecuencia entre las 12:00 y las 13:15 horas, decreciendo a las 14:15. Esta distribución se presenta con alta regularidad en los seis bloques y en cada individuo. Los perfiles correspondientes para las conductas de locomoción, alimentación y vigía no se presentan porque eran menos regulares a lo largo del día o del estudio.

La Figura 6 (página siguiente) muestra la proporción de tiempo y su distribución promedio a lo largo del día (de 8:15 a 15:30) para las conductas de locomoción (círculos vacíos), alimentación (círculos llenos) y descanso (línea punteada). La conducta de vigía fue excluida de esta gráfica porque dicha conducta era inestable a lo largo del estudio (ver Figura 2).

La conducta de locomoción presenta en todos los sujetos su mayor frecuencia a las 8:15, decreciendo a las 12:00 horas (llegando a una proporción cercana a 0), e incrementado hasta más de 0.25 % a las 15:30 horas. La conducta de alimentación presenta su mayor frecuencia a las 9:30 horas, decreciendo hasta 0 de las 12:30 horas a las 13:15 horas en todos los sujetos, e incrementando su frecuencia al final del día (15:30 horas). Obviamente, el descanso ocupa el mayor tiempo del día con un pico de 12:00 a 13:35.

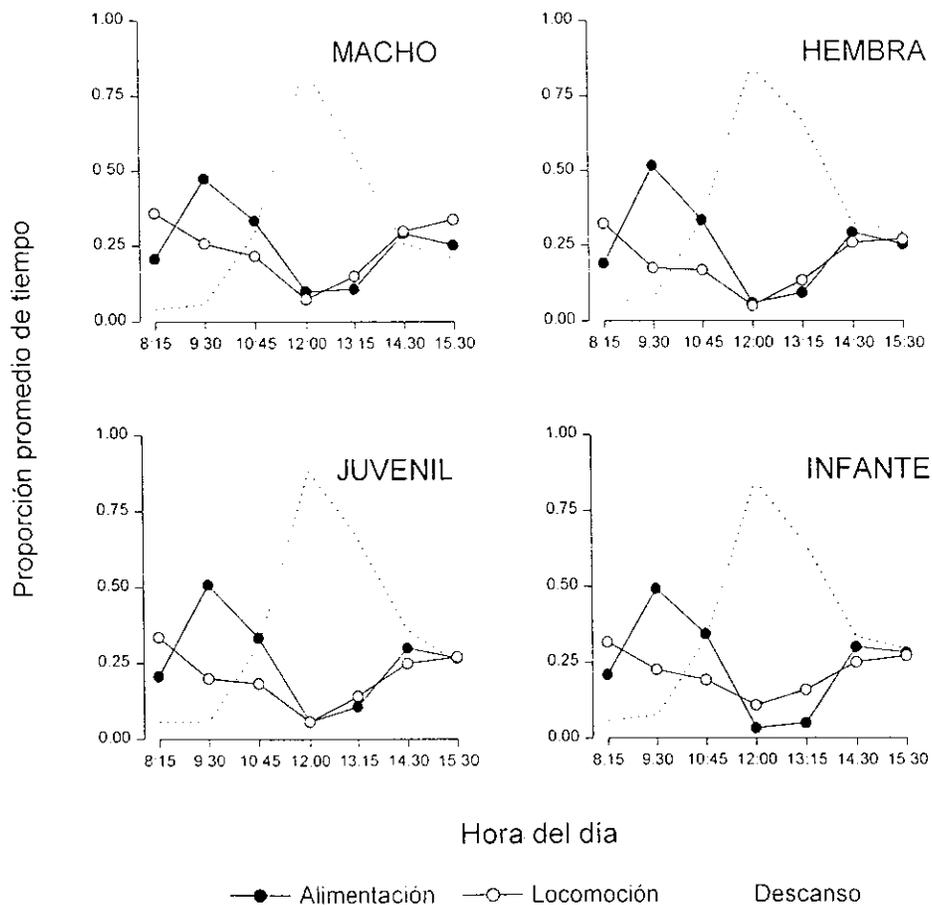


Figura 6: Proporción promedio de tiempo asignado a la alimentación, la locomoción y el descanso a lo largo del día (8:15 a 15:30 horas). Para cada sujeto, los círculos llenos corresponden a la conducta de alimentación, los círculos vacíos a la conducta de locomoción, y la línea punteada al descanso. Las proporciones fueron calculadas por bloques de 1 hora y 15 minutos.

DISCUSIÓN

En este trabajo se obtuvo una muestra del repertorio conductual del mono aullador *Alouatta pigra*. Se analizó en términos de los patrones diarios de una tropa de esta especie, procurando incrementar el conocimiento básico sobre *Alouatta pigra*.

Los resultados obtenidos se dividieron en varias conductas. La primera que se analizó fue la conducta de vigía. Dicha conducta se presentó en todos los individuos con una mayor frecuencia en los primeros cinco días de la observación y fue disminuyendo a lo largo del registro. En la hembra se registró la mayor frecuencia de la conducta de vigía, resultado que es compatible a la información recabada en *Alouatta palliata*: las hembras de una tropa suelen emitir la conducta de "secuestro", en la que el infante es retirado de la madre por otra hembra. Por lo tanto, la madre está constantemente observando a posibles raptos (Serio-Silva, 1992).

El decremento en la conducta de vigía es compatible con un proceso de habituación, entendiéndose este como la disminución en la frecuencia de una respuesta no aprendida por repetición de la presentación del estímulo que la controla (Harris, 1943). La habituación depende de la experiencia individual (Donahoe y Wessells, 1980; Harris, 1943); por lo tanto, es factible que la diferencia de frecuencia de vigía entre los sujetos se deba a su experiencia individual, o a una predisposición al aprendizaje típica de la especie que permite a los monos adaptarse a ciertos cambios del ambiente y hacerlos parte de su hábitat (Lorenz, 1985). Los coeficientes de correlación en la conducta de vigía entre los miembros de la tropa son compatibles con los datos de Serio-Silva (1992); en ellos también se

confirma la conducta de cuidado de la madre por los infantes de la tropa (Serio-Silva y Rodríguez-Luna. 1992).

En general el número de cambios de conducta de los miembros de la tropa no superó los 20 cambios al día (de 8:15 a 15:30 horas), dato que confirma que esta especie de primates no tiene mucha actividad diaria; los monos aulladores pasan la mayor parte del tiempo dormidos. En algunos casos se ha registrado hasta un 71% del tiempo gastado en la conducta de descanso (Serio-Silva. 1995; 1997).

Los altos coeficientes de correlación de los cambios de actividad entre los miembros de la tropa, con un rango de $r = .78$ (entre la hembra y el juvenil) hasta $r = .90$ (entre el juvenil y el infante), son acordes a los encontrados por otros autores en *Alouatta palliata* (Bernstein, 1964; Collias y Southwick, 1952; Serio-Silva. 1997; Serio-Silva y Rodríguez-Luna. 1992). En estos estudios se ha observado una elevada cohesión entre los individuos de la tropa con una alta correlación entre sus actividades, esto provocado tal vez por la corta distancia entre sujetos. Comúnmente los miembros de una tropa se quedan en un rango de 0 a 5 metros (Serio-Silva, 1997), ya que los monos aulladores aparentan tolerancia a la proximidad y al contacto (Bernstein. 1964).

Otros estudios de *Alouatta*

En el análisis de los datos los porcentajes de las conductas de locomoción, alimentación y descanso se pueden comparar con las mostradas por otros autores en

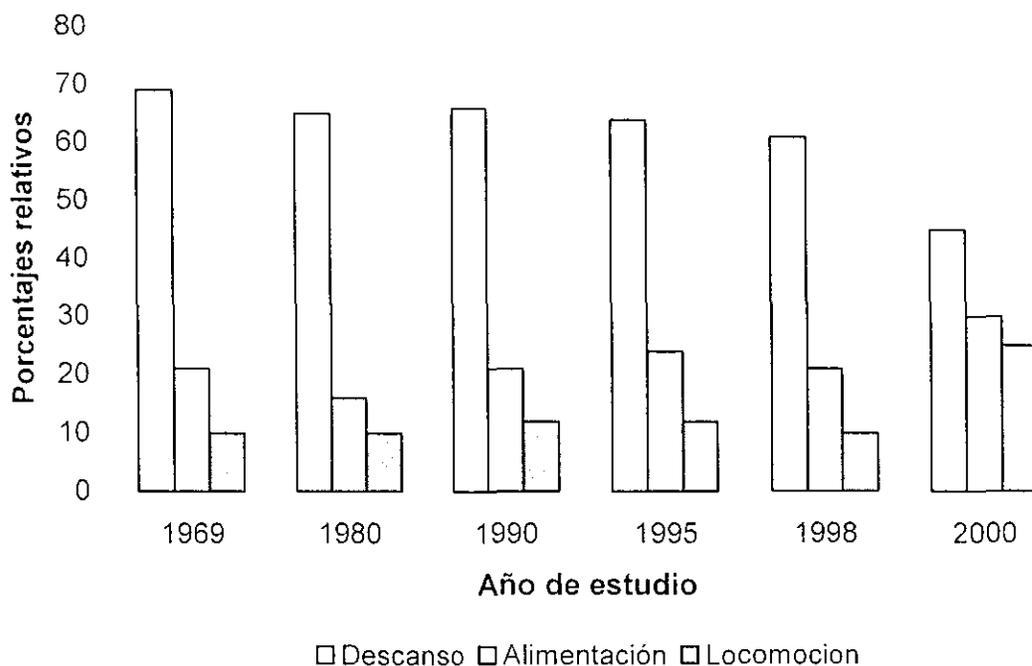


Figura 7: Porcentajes relativos de tiempo en las conductas de descanso (barra vacía), alimentación (barra gris claro) y locomoción (barra gris oscuro) reportados en la literatura.

estudios de *Alouatta palliata* (Chivers, 1969; Milton, 1980; Rodríguez et al., 1995; Serio-Silva, 1990) y de *Alouatta pigra* (Silver et al., 1998).

La Figura 7 presenta un resumen global de seis diferentes estudios realizados con *Alouatta palliata* y *A. pigra* respecto a las actividades de descanso, alimentación y locomoción. En el eje vertical indica los porcentajes relativos de las actividades de descanso (barra vacía), de alimentación (barra gris claro) y locomoción (barra gris oscura). En el eje horizontal se presentan los años en los cuales fueron los estudios realizados. Los datos numéricos correspondientes aparecen en la Tabla 6, la cual presenta en todos los

casos el mayor porcentaje en la conducta de descanso seguida por la de alimentación y locomoción.

Porcentajes relativos en *Alouatta palliata*:

	Año	Descanso	Alimentación	Locomoción
Chivers	1969	69 %	21 %	10 %
Milton	1980	65 %	16 %	10 %
Serio-Silva	1990	66 %	21 %	12 %
Rodríguez et al.	1995	64 %	24 %	12 %

Porcentajes relativos en *Alouatta pigra*:

Silver et al.	1998	61 %	21 %	10 %
Soto	2000	45 %	30 %	25 %

Tabla 6: Porcentajes de tiempo asignado al descanso, la alimentación y la locomoción en *Alouatta palliata* y *A. pigra* (datos reportados en la literatura).

En todos los estudios presentados en la Tabla 6, el porcentaje relativo de la conducta de descanso fue el mayor, seguido por la conducta de alimentación, con un porcentaje menor al 50% en relación con el descanso en todos de los estudios. La conducta de locomoción fue la de menor porcentaje, confirmándose nuevamente que los monos aulladores pasan la mayor parte del día descansando o con poca actividad.

Se ha sostenido que la conducta de los primates a lo largo del día está influenciada o limitada a dos factores: los predadores y la escasez de alimento o necesidad de búsqueda (Branblett, 1984). En el caso del mono aullador *A. pigra* no existe tal escasez de alimento y

el único predador (aparte del hombre) que se le conoce es el casi extinto jaguar (Alvarez del Toro, 1991); por lo tanto la aparente estereotipia temporal de las conductas de descanso, alimentación y locomoción (Figuras 5 y 6) se debe a otras causas.

Aunque las conductas estereotipadas se le ha adjudicado comúnmente a los primates no humanos, estudios modernos de campo sugieren que la conducta de estos mamíferos es plástica, variable según el contexto y que al observar a los sujetos de manera individual también se encuentran algunas diferencias (Bramblett, 1984; Jay, 1965).

En la Figura 5 (página 46) se observa un claro pico de descanso entre las 12:00 y las 13:15 horas, en todos los sujetos, con una leve variación entre el macho y los demás sujetos, así como una alta correlación entre la hembra y el infante, resultados congruentes con los cambios de actividad y los porcentajes de tiempo promedio de las actividades (ver también Bramblett, 1984).

La Figura 6 (página 48) presenta la proporción promedio del tiempo de las conductas de alimentación, locomoción y descanso. Las primeras tienen su menor promedio entre 12:00 y 13:15 horas, de manera casi excluyente en relación con la mayor frecuencia de la conducta de descanso. De esta forma los picos de las conductas de locomoción y alimentación están desfasados: es decir, el mayor promedio en la conducta de alimentación se encuentra a las 9:30 horas en los cuatro sujetos, y el mayor promedio de la conducta de locomoción se encuentra a las 8:15 horas. Estos datos coinciden con la afirmación de que existe una rutina diaria de actividad de los monos, así como en los simios: esta inicia con periodos de actividad en la mañana, seguidos por descanso y alimentación al medio día (Jay, 1965).

Comparaciones entre primates

En lo que concierne a la conducta existen dos “estrategias” básicas favorecidas por la selección natural. En primer lugar, la selección natural puede favorecer la adquisición de especializaciones anatómicas, las cuales a su vez tienen repercusiones conductuales. Por ejemplo, un tubo digestivo especializado puede permitir un ahorro de tiempo y energía en la búsqueda de alimentos. Los monos colombinos, de Asia y Africa, tienen un tubo digestivo diferente del típico de los primates (incluido el del ser humano): presentan un estomago saculado, que es funcionalmente análogo al de las vacas y otros rumiantes. Gracias a esta especialización anatómica, procesan la fibra con un mayor rendimiento (ver Milton, 1993), y por lo tanto invierten menos tiempo en la búsqueda de alimento y más en las conductas de locomoción, acicalamiento, afiliación, etc.

La segunda estrategia es estrictamente conductual. Las especies pueden optar por alimentarse selectivamente de los alimentos más nutritivos. Ante la escasez de éstos y su distribución heterogénea en la selva, tal estrategia requiere la adopción de conductas que ayuden a minimizar la inversión de energía en la búsqueda de alimento (Milton, 1993), como la elección de rutas más cortas y tiempos de descanso más prolongados.

Una estrategia o otra priman en diversos grados en diferentes especies. Por ejemplo el mono araña (*Ateles geoffroyi*) y el mono aullador (*Alouatta palliata*) son dos monos que optan por dietas distintas, a pesar de su antepasado común, de un tamaño corporal semejante (en relación a su peso) y del mismo hábitat. La base fundamental de la dieta del mono aullador son las hojas inmaduras (Serio-Silva, 1992), mientras que la del mono araña

son los frutos maduros (Richard, 1970). El mono araña y el mono aullador difieren en su morfología por las diferencias de sus extremidades y por lo tanto de su locomoción (Estrada, 1999), pero el rasgo más distintivo radica en su digestión. En un experimento realizado por Milton (1993), se observó que el mono aullador tardaba 20 horas en eliminar marcadores químicos depositados en su comida y el mono araña solamente 4 horas (tiempo que necesita para la fermentación eficiente del material vegetal). Este dato comparativo sugiere que diferencias de digestión influyen sobre los rasgos conductuales típicos de estas especies (ver Richard, 1970), incluyendo los observados en el presente estudio: las horas de descanso (menores en los monos araña), las interacciones entre miembros de la tropa (mayores en los monos araña) y la locomoción (menor en el mono aullador). Un mapeo más completo de las características de digestión de varios primates, en relación con el tiempo asignado a la locomoción y las interacciones sociales, permitiría evaluar la generalidad de esta hipótesis.

Perspectiva comparativa

Para entender el comportamiento de los humanos, se puede recurrir a un examen de homologías observables en el comportamiento de grupos primitivos contemporáneos (Eibl-Eibesfeldt, 1987) y de aquellos organismos emparentados con la especie humana (Byrne, 1997). Aun cuando los póngidos (gorilas) son los primates más cercanos al hombre desde el punto de vista filogenético (Estrada, 1999), varias especies de primates no humanos

exhiben homologías con la conducta humana (por ejemplo: comportamiento maternal, comportamiento agresivo, etc.).

La evidencia conductual acerca de las especies de los primates no humanos modernos muestra rasgos que se han transmitido de generación en generación. Por ejemplo se ha deducido, por medio de fósiles y a partir del sistema social ancestral de algunos primates, que la monogamia, sistema muy parecido al del apareamiento de los monos *Alouatta pigra* (Silver et al., 1998) así como al de los humanos, se encuentra desde el chimpancé ancestral (Byrne, 1997).

Obviamente cada especie (incluyendo al *Homo sapiens*) mantiene diferencias con las demás. Según Bramblett (1984), gran parte de la diferencia entre nuestra especie y las otras esta relacionada con la conducta verbal y social. En la observación de las sociedades humanas, por ejemplo, se registran patrones conductuales con grandes diferencias; sin embargo, según Estrada (1999), esta variación superficial es confundida con semejanzas fundamentales. Estas semejanzas sociales varían desde la existencia de un lenguaje simbólico, de religiones, de un sistema político dominado habitualmente por machos, de un comportamiento territorial, de la conducta maternal, de la existencia de juego social, del uso y manufactura de herramientas, etc. Estos rasgos conductuales comunes a todas las etnias fueron probablemente adquiridos durante la evolución (Estrada, 1999). Incluyen patrones conductuales detallados y con alto grado de generalidad. Por ejemplo, Eibl-Eibesfeldt (1987) hizo una comparación de los movimientos expresivos en diversos primates y reportó un gran número de afinidades. Entre otras conductas: la mirada fija enseñando los dientes se presenta en el humano, el chimpancé, el macaco y el lemúrido.

También la conducta de fruncir los labios se observó en lactantes humanos, chimpancés, macaco, pavián y lemúrido.

Un ejemplo particularmente misterioso en la ausencia de perspectiva filogenética es la presentación de las nalgas (Eibl-Eibesfeldt, 1987), que se ha observado en diversas culturas como comportamiento de burla o de agresión. En el presente estudio también se observó la conducta de voltear el cuerpo y presentar las nalgas, esto en dos ocasiones. Esta conducta fue realizada por la hembra con la aparente intención de defecar al observador.

Al interés intrínseco por el análisis de la conducta le aunamos en el presente trabajo, la importancia del conocimiento de la ecología y del comportamiento de las poblaciones naturales de primates en México (necesidad nacional), en particular del mono *Alouatta pigra* (Estrada y Coates-Estrada, 1995).

El mono negro aullador es parte de la riqueza natural de México, no solo por ser una de las dos únicas especies de mono aullador del país, sino por ser una materia de investigaciones relacionadas a su diversidad conductual, semejanzas y diferencias con el hombre. El conocimiento de las diversas relaciones de los *Alouatta pigra* con los demás habitantes de las selvas mexicanas, involucra muchos de los fenómenos ecológicos de la selva mexicana y aspectos de organización de su comunidad biológica (cf. Real, 1994), información importante para los biólogos, los zoólogos y los psicólogos comparativos.

REFERENCIAS

- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: Sampling methods. *Behavior*, 69, 227-67.
- Alvarez del Toro, M. (1952). *Los animales silvestres de Chiapas*. Tuxtla Gutiérrez. Chiapas: Gobierno del Estado.
- Alvarez del Toro, M. (1991). *Los mamíferos de Chiapas*. Chiapas: Serie científica del Gobierno del Estado de Chiapas.
- Baerends, M. y Kuijt, M. (1973). Stimulus selection. En R. A. Hinde y S. J. Hinde (Eds.), *Constraints on learning: Limitations and predispositions* (pp. 23-50). London: Academic press.
- Bakeman, R. y Gottman, J. M. (1994). *Observing interaction: An introduction to sequential analysis*. New York: Cambridge University Press.
- Bernstein, I. S. (1964). A field study of the activities of howler monkey. *Animal Behavior*, 12, 92-97
- Bateson, P. P. G. (1973). Internal influences on early learning in birds. En R. A. Hinde, y S. J. Hinde (Eds.), *Constraints on learning: Limitations and predispositions* (pp. 101-116). London: Academic press.
- Brain, P. F. (1989). Ethology and experimental psychology: From confrontation to partnership. En R. J. Blanchard, P. F. Brain, D.C. Blanchard y S. Parmigiani (Eds.),

- Ethoexperimental approaches to the study of behavior* (pp. 18-27). Boston, MA: Kluwer Academic Publishers.
- Bramblett, C. A. (1984). *El comportamiento de los primates*. México: Fondo de Cultura Económica.
- Byrne, R. (1997). *The thinking apes: Evolutionary origins of intelligence*. New York: Oxford University Press.
- Byrne, R. W. y Whiten, A. (1988). *Machiavellian intelligence: Social expertise and the evolution of intellect in monkeys, apes and humans*. New York: Oxford University Press.
- Call, J. (2000). Representing space and objects in monkey and apes. *Cognitive Science*, 24, 397-422.
- Call J. y Tomasello, M. (1998). Distinguishing intentional from accidental action in orangutans (*Pongo pygmaeus*), chimpanzees (*Pan troglodytes*) and human children (*Homo sapiens*). *Journal of Comparative Psychology*, 112, 192-206.
- Carpenter, C. R. (1934). A field study of the behavior and social relations of howling monkey (*Alouatta palliata*). *Comparative Psychology Monographs*, 10, 1-168.
- Cézilly, F. (1989). Time horizons and foraging decision: Reciprocal contribution from behavioral ecology and experimental psychology. En R. J. Blanchard, P.F. Brain, D.C. Blanchard y S. Parmigiani (Eds.), *Ethoexperimental approaches to the study of behavior* (pp. 78-86). Boston, MA: Kluwer Academic Publishers.
- Chivers, D. (1969). On the daily behavior and spacing of howler monkey groups. *Folia Primatologica*, 10, 48-102.

- Collias, N. y Southwick, C. (1952). A field study of population density and social organization in howling monkeys. *American Philosophical Society*, 96, 143-156.
- Cosmides, L. y Tooby, J. (1987). From evolution to behavior: Evolutionary psychology as the missing link. En J. Dupré (Ed.), *The latest on the best* (pp. 277-306). Cambridge: The MIT Press.
- Darwin, C. (1859). *The origin of species*. London: John Murray.
- Dollander, A. y Frenart, R. (1986). *Elementos de embriología*. México: Limusa.
- Domínguez-Domínguez, L. E. (1994). Preferencias alimenticias y comportamiento agonístico de *Alouatta palliata* en condiciones de cautiverio. *La Ciencia y el Hombre*, 18, 105-125.
- Donahoe, J. W. y Wessells, M. G. (1980). *Learning, language and memory*. New York: Harper & Row.
- Eibl-Eibesfeldt, I. (1987). *El hombre preprogramado*. México: Alianza.
- Erwin, J. (1981). The comparative nature of primate biology. *American Journal of Primatology*, 1, 125-127.
- Estrada, A. (1999). *Comportamiento animal: El caso de los primates*. México: Fondo de Cultura Económica.
- Estrada, A y Coates-Estrada, R. (1993). Aprovechamiento y conservación de primates *Alouatta y Ateles* en la investigación científica básica y aplicada en México. En A. Estrada, E. Rodríguez-Luna, E. Lopez-Wilchis y R. Coates-Estrada (Eds.), *Estudios primatológicos en México* (pp. 175-194). México: Universidad Veracruzana.

- Estrada, A. y Coates-Estrada, R. (1995). La contracción y fragmentación de las selvas y las poblaciones de los primates silvestres: El caso de los Tuxtlas, Veracruz. En E. Rodríguez-Luna, L. Ortiz-Cortés, J. Martínez-Contreras (Eds.), *Estudios primatológicos en México* (pp. 25-60). México: Universidad Veracruzana.
- Etienne, A. (1973). Developmental stages and cognitive structures as determinants of what is learned. En R. A. Hinde y S. J. Hinde (Eds.), *Constraints on learning: Limitations and predisposition* (pp. 371-396). London: Academic press.
- Fleagle, J. G. (1999). *Primates adaptation and evolution*. New York: Academic Press.
- Fossey, D. (1972). Vocalizations of the mountain gorilla (*Gorilla gorilla berengeti*). *Animal Behavior*, 20, 36–53.
- Futuyma, D. J. (1998). *Evolutionary biology*. Sunderland, MA: Sinauer.
- Galdikas, F. B. M. (1985). Indonesia's Orangutans, living with the great orange apes. *National Geographic*, 157, 830-853.
- Gardner, R. A. y Gardner, B. T. (1971). Two way communication with an infant chimpanzee. En M. Shrier y F. Stollnitz (Eds.), *Behavior of nonhuman primates* (Vol. 4, pp. 117-184). New York: Academic Press.
- Gardner, R. A. y Gardner, B. T. (1975). Evidence for sentence constituents in the early utterances of child and chimpanzee. *Journal of Experimental Psychology*, 104, 244-267
- Gardner, R. A. y Gardner, B. T. (1988). Feedforward versus feedbackward: An ethological alternative to the law of effect. *Behavioural and Brain Sciences*, 11, 429-493.

- Gardner, R. A. y Gardner, B. T. (1998). *The structure of learning: From sign stimuli to sign language*. Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Gaumer, G. F. (1917). *Monografía de los mamíferos de Yucatán*. México: Secretaria de Fomento.
- Glowa, J. R., Jeffreys, R. D. y Riley, A. L. (1991). Drug discrimination using a conditioned taste aversion paradigm in Rhesus monkey. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 56, 303-312.
- Goodall, J. (1965). Chimpanzees of the Gombe stream reserve. En I. De Vore (Comp.), *Primate behavior: Field studies of monkeys and apes* (pp.425-473). New York: Holt, Rinehart and Winston.
- Groves, C. P. (1993). Order primates. En: D. E. Wilson y D. M. Reeder (Eds.), *Mammal species of the world: A taxonomic and geographic references* (pp. 243-277). Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Guichard, R. (1994). Consideraciones acerca de los programas de conservación en los zoológicos: El caso de los primates. *La Ciencia y el Hombre*, 18, 111-120.
- Hayes, K. J. y Nissen, C. H. (1971). Higher mental functions of a home-raised chimpanzee. En A. M. Schrier y F. Stollnitz (Eds.), *Behavior of nonhuman primates* (Vol. 4, pp. 60-105). New York: Academic Press.
- Harlow, H. F. (1959). Love in infant monkeys. *Science*, 200, 68-74.
- Harlow, H. F. y Harlow, M. K. (1965). The affectional systems. En A. M. Schrier, H. F. Harlow y F. Stollnitz (Eds.), *Behavior of nonhuman primates* (Vol. 2, pp. 287-334). New York: Academic Press.

- Harris, D. (1943). Habituated response decrement in the intact organism. *Psychological Bulletin*, 40, 385-422.
- Hickman, C. P. (1967). *Principios de zoología*. Chile: Universidad de Chile.
- Hill, W. C. (1962). *Primates: Comparative anatomy and taxonomy. Cebidae, Part B*. (Vol. 4). Edimburgh: University Press of Edimburgh.
- Hinde, R. A. y Hinde, S. J. (1973). *Constraints on learning: Limitations and predispositions*. London: Academic press.
- Hook, M. y Rogers, L. (2000). Development of hand preferences in marmosets (*Callithrix jacchus*) and effects of aging. *Journal of Comparative Psychology*, 114, 263-271.
- Horwich, R. H. (1993). Species status of the black howler monkey, *Alouatta pigra*, of Belize. *Primates*, 24, 288-289.
- Horwich, R. H. y Johnson, E. D. (1986). Geographical distribution of the black howler (*Alouatta pigra*) in Central America. *Primates*, 27, 56-62.
- Howard, M. y Keenan, M. (1993). Outline for functional analysis of imitation in animals. *Psychological Record*, 42, 185-204.
- Hughes, C. E. y Branch, M. N. (1991). Tolerance and residual effects of cocaine in Squirrel monkeys depend on reinforcement schedule parameter. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 53, 345-360.
- Hull, C. L. (1943). *A behavior system*. New Haven, CT: Yale University Press.
- Jay, P. (1965). Field studies. En A. M. Schrier, H. F. Harlow y F. Stollnitz (Eds.), *Behavior of nonhuman primates* (Vol. 2, pp. 525-591). New York: Academic Press.

- Kamil, A. (1989). Studies of learning and memory in neutral contexts: integrating functional and mechanistic approaches to behavior. En R. J. Blanchard, P. F. Brain, D. C. Blanchard y S. Parmigiani (Eds.), *Ethoexperimental approaches to the study of behavior* (pp. 30-50). Boston, MA: Kluwer Academic Publishers.
- Kinzey, W. G. (1997). *New world primates: Ecology, Evolution and behavior*. New York: Aldine de Gruyter.
- Lawrence, B. (1933). Howler monkey of the *Palliata* group. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 75, 313-353.
- Leavens, D. y Hopkins, W. (1999). The whole-hand point: The structure and function of pointing from a comparative perspective. *Journal of Comparative Psychology*, 113, 417-425.
- López-Wilchis, R. (1995). Estudios taxonómicos en primates. En E. Rodríguez-Luna, L. Ortiz-Cortés, J. Martínez-Contreras (Eds.), *Estudios primatológicos en México* (pp. 7-12). México: Universidad Veracruzana.
- López-Wilchis, R. y Gaona, S. (1995). Clasificación sistemática y filogenia en primates. En E. Rodríguez-Luna, L. Ortiz-Cortés, J. Martínez-Contreras (Eds.), *Estudios primatológicos en México* (pp. 13-24). México: Universidad Veracruzana.
- Lorenz, K. (1985). *Evolución y modificación de la conducta*. México: Siglo Veintiuno.
- Mackintosh, N. J. (1973). Stimulus selection: Learning to ignore stimuli that predict no chance in reinforcement. En R. A. Hinde y S. J. Hinde (Eds.), *Constraints on learning: Limitations and predispositions* (pp. 75-100). London: Academic press.

- Mason, W. (1965). Determinants of social behavior in young chimpanzees. En A. M. Schrier, H. F. Harlow y F. Stollnitz (Eds.), *Behavior of nonhuman primates* (Vol. 2, pp. 335-363). New York: Academic Press.
- Mayr, E. (1999). *This is biology: The science of the living word*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- McFarland, D. J. (1973). Stimulus relevance and homeostasis. En R. A. Hinde y J. S. Hinde (Eds.), *Constraints on learning: Limitations and predisposition* (pp. 141-156). London: Academic press.
- Miller, N. E. (1959). Liberalization of basic S-R concepts: Extensions to conflict behavior, motivation and social learning. En S. Koch (Ed.), *Psychology: A study of a science* (Vol. 2, pp. 196-292). New York: McGraw Hill.
- Milton, K. (1980). *The foraging strategy of howler monkeys: A study in primate economics*. New York: Columbia University Press.
- Milton, K. (1988). Foraging behavior and evolution of primate intelligence. En R. W. Byrne y A. Whiten (Eds.), *Machiavellian intelligence* (pp. 289-306). New York: Oxford University Press.
- Milton, K. (1993). Dieta y evolución de los primates. *Investigación y Ciencia*, Octubre 93, 56-63.
- Mittermeier, R. A. (1973). Group activity and population dynamics of the howler monkey on Barro Colorado Island. *Primates*, 14, 1-19.
- Organización para la Cooperación y el Desarrollo Económico. (1998). *Análisis del desempeño ambiental*. México: OCED.

- Parker, S. y Mitchell, R. (1999). *The mentalities of gorillas and orangutans: Comparative perspectives*. New York: Cambridge University Press.
- Patterson, F. G. (1978). The gestures of gorilla: Sign language in another pongid species. *Brain and Language*, 5, 72-97.
- Pinker, S. y Bloom, O. (1990). Natural language and natural selection. *Behavioral and Brain Sciences*, 13, 707-784.
- Premack., D. (1988). Does the chimpanzee have a theory of mind? Revisited. En R. W. Byrne y A. Whiten (Eds.), *Machiavellian intelligence: Social expertise and the evolution of intellect in monkeys, apes and humans* (pp. 160-179). New York: Oxford University Press.
- Premack, D. (1976). *Intelligence in ape and man*. New York: Erlbaum.
- Real, A. L. (1994). *Behavioral mechanisms in evolutionary ecology*. Chicago, IL.: University of Chicago Press.
- Reaux, J., Theall, L. y Povinelli, D. (1999). A longitudinal investigation of chimpanzees understanding a visual perception. *Child development*, 70, 275-290.
- Richard, A. (1970). A comparative study of the activity patterns and behavior of *Alouatta villosa* y *Ateles geoffroyi*. *Folia Primatológica*, 12, 241-263.
- Richelle, M. y Lejeune, H. (1980). *Time in animal behavior*. London: Pergamon Press.
- Rodríguez-Luna E., Martínez, M., Serio-Silva, J. C. y Domínguez-Domínguez, L. E. (1995) En E. Rodríguez-Luna, L. Ortiz-Cortés y J. Martínez-Contreras (Eds.), *Estudios primatológicos en México* (pp. 173-187). México: Universidad Veracruzana.

- Rumbaugh, D. M. (1977). *Language learning by a chimpanzee: The Lana project*. New York: Academic Press.
- Sanders, R. J. (1985). Teaching apes to apes language: Explaining the imitative and no imitative signing of chimpanzee (*Pan troglodite*). *Journal of Comparative Psychology*, 99, 197–210.
- Schrier, A. M., Harlow, H. F. y Stollnitz, F. (1965). *Behavior of nonhuman primates*. New York: Academic Press.
- Seligman, E. P. (1970). On the generality of the laws of learning. *Psychological Review*, 77, 405–418.
- Serio-Silva, J. C. (1992). *Patrón diario de actividades y hábitos alimenticios de Alouatta palliata en semilibertad*. Tesis inédita de Licenciatura en Biología. Universidad Veracruzana.
- Serio-Silva, J. C. (1994). Primates: Primeros estudios de campo. *La Ciencia y el Hombre*, 18, 23-30.
- Serio-Silva, J. C. (1995). Distancia social entre monos aulladores. En E. Rodríguez-Luna, L. Ortiz-Cortés y J. Martínez-Contreras (Eds.), *Estudios primatológicos en México* (pp. 173-187). México: Universidad Veracruzana.
- Serio-Silva, J. C. (1997). Studies of howler monkeys (*Alouatta palliata*) translocated to a neotropical rainforest fragment. *Laboratory Primate Newsletter*, 36, 11-14.
- Serio-Silva, J. C. y Rodríguez-Luna, E. (1992). Howler monkey (*Alouatta palliata*) behavior during the first weeks of life. En J. J. Roeder, B. Thierry, J. R. Anderson y

- N. Herrenchmidt (Eds.), *Current primatology (pp. 309-313)*. Strasbourg, France: Université Louis Pasteur.
- Shettleworth, S. J. (1998). *Cognition, evolution and behavior*. New York: Oxford University Press.
- Silver, S. C., Ostro, L. E. T., Yeager, C. P. y Horwich, R. (1998). Feeding ecology of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in northern Belize. *American Journal of Primatology*, 44, 263-279.
- Skinner, B. F. (1938). *The behavior of organisms*. New York: Appleton-Century.
- Skinner, B. F. (1956). A case history in scientific method. *American Psychologist*, 11, 221-233.
- Skinner, B. F. (1969). *Contingencies of reinforcement: A theoretical analysis*. New York: Appleton-Century-Crofts.
- Skjoldager, P., Winger, G. y Woods, J. H. (1991). Analysis of fixed-ratio behavior maintained by drug reinforcers. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 56, 331-343.
- Smith, J. D. (1970). The systematic of the black howler monkey *Alouatta pigra* Lawrence. *Journal of Mammalogy*, 51, 358-369.
- Soto, M. E. (2000, Octubre). *Estudio observacional sobre el repertorio conductual del mono aullador negro (Alouatta pigra)*. Trabajo presentado en El Quinto Congreso Internacional sobre Conductismo y Ciencias de la Conducta. Xalapa, México.

- Spear, D. J. y Katz, J. L. (1991). Cocaine and food as reinforcers: effects of reinforcer magnitude and response requirement under second order, fixed ratio and progressive ratio schedules. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 56, 445-454.
- Suomi, S. J., Mineka, S. y DeLizio, R. D. (1983). Short and long term effects of repetitive mother infant separations on social development in rhesus monkeys. *Developmental Psychology*, 19, 770-786.
- Terrace, H. S. (1979). Is problem solving language? *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 31, 161-175.
- Terrace, H. S., Pettito, L. A., Sanders, R. J. y Bever, T. G. (1979). Can an ape create a sentence? *Science*, 206, 891-902.
- Thorington, R. W. y Anderson, S. (1984). Primates. En S. Anderson y J. K. Jones. (Eds.), *Orders and families of recent mammals of the world* (pp. 187-217). New York: Wiley.
- Tinbergen, H. (1981). *El estudio del instinto*. México: Siglo Veintiuno.
- Timberlake, W. (2001). Integrating niche-related and general process approaches in the study of learning. *Behavioural Processes*, 54, 79-94.
- Ujhelyi, M., Merker, B., Buk, P. y Geissmann, T. (2000). Observations on the behavior of gibbons (*Hylobates leucogenys*, *H. gabriellae*, and *H. lar*) in the presence of mirrors. *Journal of Comparative Psychology*, 114, 253-262.
- Villee, C. A. (1981). *Biología*. México: Interamericana.

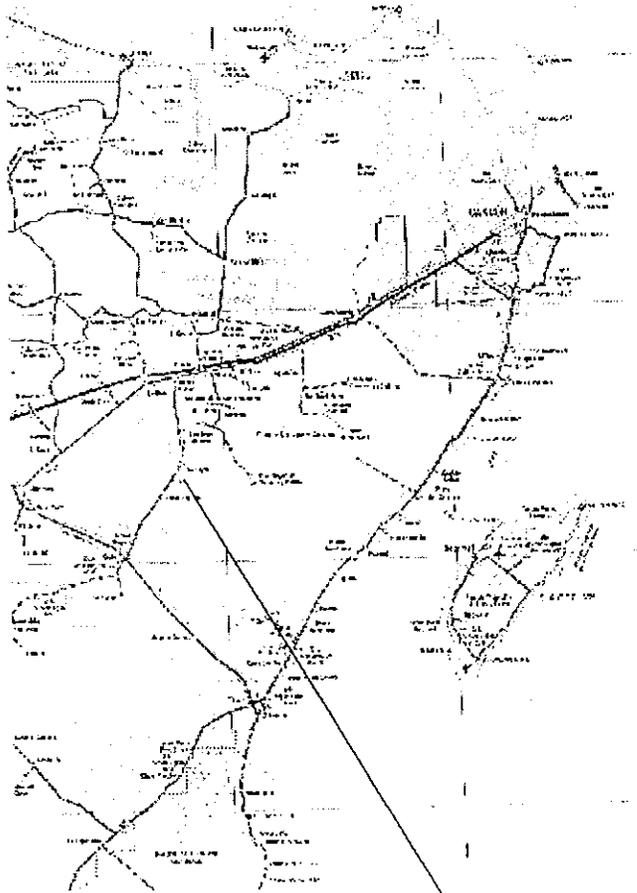
- Westergaard, G. C. y Fragaszy, D. M. (1987). The manufacture and use of tools by capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 101, 159-168.
- Whitehead, J. M. (1986). Development of feeding selectivity in mantled howling monkeys, *Alouatta palliata*. En J. G. Else y P. C. Lee (Eds.), *Primate ontogeny, cognition and social behavior* (pp. 105-117). New York: Cambridge University Press.

APÉNDICE

Anexo 1: Mapa con la ubicación geográfica de Pacchen (zona de estudio).

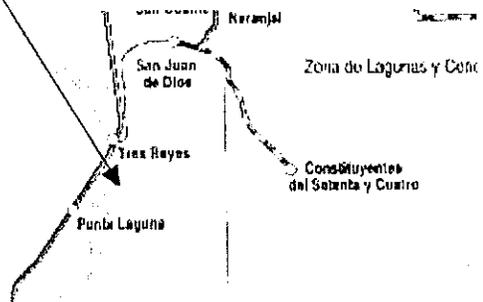
UBICACIÓN GEOGRÁFICA

(PACCHEN)



LATITUD 20°30' - 21°00'

LONGITUD 87°30' - 88°00'



Anexo 2: Ejemplo de hoja de registro utilizada para la recaudación de datos.

Hora	Macho	Cambios	Infante	Cambios	Juvenil	Cambios	Hembra	Cambios	Notas
7:45	Alim	1	Alim	1	Alim	1	Alim	1	
8:00	Alim		Alim		Alim		Alim		<> 2Mts entre ellos
8:15	V	1	Vig	1	Vig	1	Vig	1	
8:30	AA	1	Vig		V	1	Vig		M Agresión hacia H
8:45	V	1	Vig		V		Vig		
9:00	V		Vig		V		Vig		
9:15	Loc	1	Vig		Vig	1	Vig		
9:30	Loc		Loc	1	Loc	1	Loc	1	
9:45	Loc		Loc		Loc		Loc		<>5Mts entre M y HJl
10:00	Alim	1	Alim	1	Alim	1	Alim	1	
10:15	Alim		Alim		Alim		Alim		
10:30	Alim		Alim		Alim		Alim		
10:45	Alim		Alim		Alim		Alim		
11:00	D	1	D	1	D	1	D	1	
11:15	D		D		D		D		
11:30	D		D		D		D		
11:45	D		D		D		D		
12:00	D		D		D		D		
12:15	D		D		D		D		
12:30	D		D		D		D		
12:45	AA	1	D		D		D		
13:00	AA		D		AA	1	D		
13:15	D	1	D		Af	1	Af	1	
13:30	D		D		D	1	D	1	
13:45	D		D		D		D		
14:00	V	1	Loc	1	Loc	1	Loc	1	
14:15	V		Vig	1	Vig	1	Vig	1	
14:30	Loc	1	Loc	1	Loc	1	Loc	1	
14:45	Loc		Loc		Loc		Loc		
15:00	Alim	1	Alim	1	Alim	1	Alim	1	
15:15	Alim		Alim		Alim		Alim		
15:30	Alim		Alim		Alim		Alim		
15:45	Alim		Alim		Alim		Alim		

Alimentación: Alim.
Vocalización: V.
Descanso: D.
Locomoción: Loc.

Vigia: Vig.

Otras conductas de menor frecuencia:

Afiliativas: Af.
Autoaseo: AA.