

UNIVERSIDAD NACIONAL DEL LITORAL
FACULTAD DE BIOQUÍMICA Y CIENCIAS BIOLÓGICAS



Tesis para la obtención del Grado Académico de Doctor en Ciencias Biológicas

**EL CONFLICTO MADRE-INFANTE EN EL MONO AULLADOR NEGRO Y
DORADO (*Alouatta caraya*) Y SU COMPARACIÓN EN DOS SITIOS DEL
NORESTE ARGENTINO**

Lic. Romina Elizabeth Pavé.

Director: Dr. Martín Kowalewski.

Co-Director: Dr. Alejandro R. Giraud.

Lugar de realización: Estación Biológica Corrientes (EBCo-CONICET).

Agradecimientos

Voy a intentar comenzar por un orden cronológico. Así que en primer lugar quiero agradecer a mi director, Dr. Martin Kowalewski quien fue la primera persona en darme la oportunidad de estudiar a los monos en estado silvestre, lo cual siempre anhelé desde que comencé a estudiar la carrera de Licenciatura en Biodiversidad (UNL). Por lo cual le estoy muy agradecida. También les quiero agradecer a mi co-director, Dr. Alejandro Giraudo y mi director de beca, Dr. Gabriel Zunino por todas las enseñanzas, la paciencia, y sobre todo la ayuda en análisis de datos. Aprendí muchísimo con cada uno de ellos discutiendo sobre alguna idea, sobre alguna observación que traía del campo, en fin gracias por guiarme y transmitirme el conocimiento científico de la manera en que lo hicieron!. Sin la ayuda de los asistentes de campo, este trabajo hubiese sido imposible, así que agradezco a Amparo, Dana, Nancy, Ma. Clara, Marta, Fredy, Tabaré, Beto, Iki, Adriana, Johana, Marcelo, Sara, Adriana, Lucia, Moro, Carolina, Ma. Victoria Torres, Luis, Guido, Sally, Alma, Jessica, Natanael, Ayelen, Liliana, Johana, Noelia, Francisco, Santiago, Ma. Emilia, Norma, Matthew, Maiden, Carolina y Julio. Gracias por la paciencia que me tuvieron con mis exigencias en la toma de datos y los tiempos compartidos. A las personas que me ayudaron con los estudios de vegetación, Chupali, Félix, Jorge e Ito, cuanto aprendí de plantas con ellos!. También agradezco a Silvana Peker por enseñarme a manejarme en el campo y a Vanina Fernandez por las campanas compartidas, algunas difíciles pero siempre aprendiendo. A las instalaciones de la Estación Biológica Corrientes (EBCo), sede de mis campañas en San Cayetano y en especial a los técnicos, Baroncho, Chupali y Ezequiel. A Mario Bartoli, Mario y Titina Gallo por ofrecerme las instalaciones de sus casas y la buena predisposición en Isla Brasilera. A Ricardo Vanni (IBONE), Jose Luis Fontana (UNNE), Mario Chatellenaz (UNNE) y Pablo Picca (UBA) por la ayuda en la identificación de algunas especies vegetales. A los jurados de tesis, M. Andrea Previtali, Gustavo Fernández y Marcelo Tejedor por sus revisiones detalladas y contribuciones en el manuscrito de tesis.

Por último, pero no menos importante, agradezco a mi padres y hermanos en especial a mis padres Elba y Salo por permitirme estudiar una carrera universitaria y apoyarme aunque los comienzos como Licenciada fueron muy difíciles. Sé que están orgullosos de mis logros! A mis amigos que supieron entender las ausencias. A Julián y Leo, mis compañeros de vida, gracias por la paciencia, las esperas, el apoyo incondicional y la buena onda! Y por supuesto a los monos, que me permitieron entrometerme en sus mundos de siestas interminables, de juegos revoltosos, de anécdotas inolvidables algunas hermosas y otras no tanto y a las monas madres que sin pensarlo me enseñaron a ser madre. Los recuerdos del campo junto a ellos me acompañaran por siempre.

La realización de esta tesis fue posible gracias a las becas de posgrado tipo I y II otorgadas por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas y a los subsidios Latin American Student Field Research otorgado por la American Society of Mammalogists, Copito de Nieve del Parque Zoológico de Barcelona y a Idea Wild, Biodiversity Conservation Organization. Agradezco también a la Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas (UNL), sede del Doctorado en Ciencias Biológicas por la admisión a la carrera de doctorado y por la buena predisposición de la Secretaria de Posgrado.

INDICE.

LISTA DE TABLAS.

LISTA DE FIGURAS.

RESUMEN.

ABSTRACT.

TABLA DE CONTENIDOS.

CAPITULO 1 (INTRODUCCION): *Desarrollo infantil y conflicto madre-infante.*

1.1- Desarrollo infantil.....	1
1.2- Conflicto madre-infante.....	3
1.2.1- Variables utilizadas para estimar el POC.....	9
1.2.2- Hipótesis alternativas para explicar el conflicto madre-infante.....	10
1.2.3- Variables que afectan el conflicto madre-infante.....	11
1.2.4- Estudios del conflicto madre-infante en primates no-humanos.....	13
1.3- El género <i>Alouatta</i>	14
1.3.1- Estudios sobre desarrollo infantil en monos aulladores.....	16
1.4- La especie <i>Alouatta caraya</i>	17
1.4.1- ¿Es <i>Alouatta caraya</i> un buen modelo para estudiar el conflicto madre-infante?.....	19
1.5- Objetivos.....	21
1.6- Hipótesis y predicciones.....	21

CAPITULO 2: *Materiales y Métodos.*

2.1- Sitios de estudio.....	22
2.1.1- Isla Brasilera (IB).....	22
2.1.2- San Cayetano (SC).....	23
2.2- Estudios ecológicos.....	26
2.2.1- Fenología vegetal.....	26
2.2.2- Condiciones abióticas.....	27
2.3- Sujetos y grupos de estudio.....	27

2.4- Datos de Historia de vida.....	31
2.5- Datos comportamentales.....	32
2.5.1- Obtención de datos.....	32
2.5.2. Análisis de datos.....	36
2.6- Análisis estadísticos.....	37

CAPITULO 3: *Ecología e Historia de vida.*

3.1- Introducción.....	44
3.2- Descripción del hábitat de <i>Alouatta caraya</i> en Isla Brasilera y en San Cayetano.....	45
3.2.1- Metodología.....	45
3.2.2- Resultados.....	45
3.2.2.1- Fenología vegetal.....	45
3.2.2.2- Condiciones abióticas.....	53
3.2.3- Discusión.....	55
3.3- Historia de vida.....	55
3.3.1- Metodología.....	55
3.3.2- Resultados.....	56
3.3.2.1- Nacimientos.....	56
3.3.2.2- Mortalidad infantil.....	58
3.3.2.3- Intervalo entre nacimientos.....	61
3.3.3- Discusión.....	61
3.4- Conclusiones.....	66

CAPITULO 4: *Desarrollo comportamental y patrón de actividad.*

4.1- Introducción.....	67
4.2- Metodología.....	67
4.3- Patrón de actividad de la díada madre-infante.....	68
4.3.1- Resultados.....	68
4.3.1.1- Patrón de actividad general.....	68
4.3.1.2- Comportamiento alimenticio independiente.....	73
4.3.1.3- Amamantamiento.....	86
4.3.1.3.1- Amamantamiento por madres y alo-madres.....	86
4.3.1.3.2- Intentos de amamantamiento hacia madres y alo-madres.....	89

4.3.1.4- Descanso.....	92
4.3.1.5- Movimiento y traslado.....	95
4.3.1.6- Exploración, movimiento-exploración y juego individual.....	100
4.3.2- Discusión.....	103
4.4- Interacciones sociales.....	112
4.4.1-Resultados.....	112
4.4.1.1- Interacciones con madres.....	112
4.4.1.2- Interacciones con otros individuos.....	115
4.4.2- Discusión.....	121
4.5- Comparación entre los sitios.....	127
4.5.1-Resultados.....	127
4.5.2- Discusión.....	129
4.6- Conclusiones.....	131

CAPITULO 5: *Conflicto madre-infante en monos aulladores negros y dorados.*

5.1- Introducción.....	132
5.2- Metodología.....	133
5.3- Resultados.....	135
5.3.1- Tiempo en contacto.....	135
5.3.2- Establecer y romper contacto.....	138
5.3.3- Rechazo maternal.....	142
5.3.4- <i>Distress</i> infantil.....	148
5. 4-Discusion.....	151
5.5- Conclusiones.....	161

CAPITULO 6: *Conclusiones generales.*

6.1- Introducción.....	162
6.2- Principales conclusiones.....	163
6.3- Perspectivas futuras en la investigación y consideraciones finales.....	167

APENDICE.....	169
---------------	-----

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS.....	174
---------------------------------	-----

LISTA DE TABLAS

Tabla 1.1. Estudios de conflicto madre-infante realizados en algunas especies.....7 de Primates.	7
Tabla 2.1. Diferencias ecológicas y demográficas entre los sitios de estudio.....25	25
Tabla 2.2. Composición y tamaño de los grupos estudiados al comienzo del seguimiento.....28 de los infantes.	28
Tabla 2.3. Horas de observación y puntos de muestreo instantáneos para los infantes.....39 estudiados en los sitios de estudio, Isla Brasilera y San Cayetano.	39
Tabla 2.4. Horas de observación para las hembras adultas (madres) estudiadas.....42 en los sitios de estudio, Isla Brasilera y San Cayetano.	42
Tabla 3.1. Resultado del modelo lineal mixto tipo que muestra la comparación de.....53 disponibilidad de fenofases entre Isla Brasilera y San Cayetano.	53
Tabla 4.1. Tiempo invertido en diferentes actividades para los infantes y sus madres.....76	76
Tabla 4.2. Proporción del tiempo de alimentación invertido en el consumo de diferentes recursos.....78 alimenticios para cada una de las clases etarias analizadas de infantes y sus madres en San Cayetano e Isla Brasilera.	78
Tabla 4.3. Resultado del modelo lineal mixto que muestra la comparación de la.....78 proporción del tiempo de alimentación invertido en el consumo de diferentes recursos alimenticios por estación para las 3 clases etarias analizadas (3-5 meses, 6-8 meses, 9-11 meses) de los infantes de San Cayetano e Isla Brasilera.	78
Tabla 4.4. Proporción del tiempo de alimentación invertido en el consumo de diferentes recursos.....80 alimenticios por estación para infantes y sus madres en San Cayetano e Isla Brasilera.	80
Tabla 4.5. Porcentaje de cuidado alo-maternal brindado por individuos del grupo.....117 hacia los infantes de San Cayetano e Isla Brasilera durante todo el periodo infantil.	117
Tabla 4.6. Resultado del modelo lineal mixto que muestra la comparación entre.....128 los sitios de estudio del tiempo invertido por los infantes en patrón de actividad e interacciones sociales por edad de los infantes.	128
Tabla 4.7. Estudios sobre patrón de actividad de <i>Alouatta caraya</i> , realizados en Argentina y Brasil.....130	130
Tabla 6.1. Hipótesis alternativas para explicar el conflicto madre-infante y observaciones.....166 del presente trabajo que apoyan a cada una de ellas.	166

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.1. Fases de la lactación a través del nacimiento, destete y vida independiente.....2	2
Figura 1.2. Relación entre el conflicto madre infante (POC) y las variables que lo afectan.....13	13
Figura 1.3. Individuos del mono aullador negro y dorado (<i>Alouatta caraya</i>).....18	18
Figura 2.1. Ubicación de los sitios de estudio, Isla Brasilera y San Cayetano.....24	24
Figura 2.2. Marcas naturales y artificiales de los individuos pertenecientes.....29 a los grupos de estudio.	29
Figura 3.1. Disponibilidad media mensual total de recursos vegetales.....46 (hojas + flores + frutos + otros recursos) para Isla Brasilera y San Cayetano	46

entre Enero de 2008 y Noviembre de 2010. Cada punto representa la suma del índice de abundancia mensual de cada estructura vegetal para todas las especies vegetales estudiadas.

Figura 3.2. Disponibilidad media mensual de hojas maduras y hojas nuevas.....	46
para Isla Brasileira y San Cayetano entre Enero de 2008 y Noviembre de 2010.	
Figura 3.3. Disponibilidad media mensual de brotes.....	47
para Isla Brasileira y San Cayetano entre Enero de 2008 y Noviembre de 2010.	
Figura 3.4. Disponibilidad media mensual de flores para Isla Brasileira y San Cayetano.....	47
entre Enero de 2008 y Noviembre de 2010.	
Figura 3.5. Disponibilidad media mensual de frutos inmaduros.....	48
para Isla Brasileira y San Cayetano entre Enero de 2008 y Noviembre de 2010.	
Figura 3.6 Disponibilidad media mensual de frutos maduros.....	48
para Isla Brasileira y San Cayetano entre Enero de 2008 y Noviembre de 2010.	
Figura 3.7. Gráficos de disponibilidad de recursos vegetales obtenidos.....	50
mediante la Estadística Circular para San Cayetano.	
Figura 3.8. Gráficos de disponibilidad de recursos vegetales obtenidos.....	52
mediante la Estadística Circular para Isla Brasileira.	
Figura 3.9. Variación de la temperatura mensual para Isla Brasileira y San Cayetano.....	54
durante el periodo de estudio (Septiembre 2008-Noviembre 2010).	
Figura 3.10. Variación de la precipitación mensual (mm) para Isla Brasileira y.....	54
San Cayetano durante el periodo de estudio (Septiembre 2008-Noviembre 2010).	
Figura 3.11. Histogramas circulares mostrando la distribución mensual de nacimientos.....	56
en San Cayetano e Isla Brasileira.	
Figura 3.12. Distribución mensual de nacimientos en Isla Brasileira y San Cayetano.....	58
Figura 3.13. Tasas medias mensuales de mortalidad infantil para Isla Brasileira y San Cayetano.....	59
durante Septiembre de 2008 y Noviembre de 2010.	
Figura 3.14. Daños producidos en el hueso parietal del cráneo del infante.....	60
(grupo Gritones-Isla Brasileira) que fue atacado por el macho central de un grupo vecino durante un encuentro entre grupos, en Enero de 2009.	
Figura 4.1. Patrón de actividad de los infantes de San Cayetano e Isla Brasileira entre.....	70
los 0 y 11 meses de edad.	
Figura 4.2. Composición de la dieta de infantes y sus madres en San Cayetano e isla Brasileira.....	75
Figura 4.3. Tiempo invertido en alimentación para infantes (línea con puntos) y.....	76
madres (puntos solos) de San Cayetano e Isla Brasileira.	
Figura 4.4. Composición estacional de la dieta de infantes y sus madres en San Cayetano.....	81
e Isla Brasileira entre Septiembre de 2008 y Noviembre de 2010.	
Figura 4.5. Porcentaje de tiempo invertido en amamantamiento más fuera de vista lactación.....	87
de madres y otras hembras adultas para los infantes de San Cayetano e Isla Brasileira.	
Figura 4.6. Duración de las sesiones de amamantamiento con madres y alo-madres en Isla Brasileira.....	88
y San Cayetano.	
Figura 4.7. Frecuencia de intentos de amamantamiento hacia madres e.....	90

intentos aceptados de amamantamiento hacia madres para los
infantes de San Cayetano e Isla Brasilera.

Figura 4.8. Porcentaje de tiempo invertido en descanso para infantes y madres.....93
de San Cayetano e Isla Brasilera.

Figura 4.9. Posición (ventral, dorsal y otra) sobre madres y otros individuos del grupo,.....94
adoptada durante el descanso para los infantes de San Cayetano e Isla Brasilera.

Figura 4.10. Porcentaje de tiempo invertido en traslado de los infantes por parte de madres.....96
y otros individuos y porcentaje de traslado realizado por madres y otros individuos,
para San Cayetano e Isla Brasilera.

Figura 4.11. Porcentaje de tiempo invertido en los distintos tipos de traslado de los infantes.....97
(ventral, dorsal y lateral) por parte de madres y otros individuos en su conjunto, para
San Cayetano e Isla Brasilera.

Figura 4.12. Porcentaje de tiempo invertido en movimiento independiente para infantes y madres.....98
de San Cayetano e Isla Brasilera.

Figura 4.13. Porcentaje de tiempo invertido en exploración más movimiento-exploración.....101
de los infantes de San Cayetano e Isla Brasilera.

Figura 4.14. Porcentaje de tiempo invertido en juego individual más colgado de cola (Cc).....102
de los infantes de San Cayetano e Isla Brasilera.

Figura 4.15. Porcentaje de tiempo invertido en interacciones sociales con madres y otros.....113
individuos del grupo para los infantes de San Cayetano e Isla Brasilera.

Figura 5.1. Porcentaje de tiempo en contacto entre los infantes y sus madres en San Cayetano e Isla.....136
Brasilera.

Figura 5.2. Porcentaje de tiempo en contacto entre los infantes y sus madres en función.....136
de la actividad de las madres en San Cayetano e Isla Brasilera.

Figura 5.3. Diferencia mensual entre establecer y romper contacto por parte de los infantes.....139
hacia sus madres. Frecuencia media (\pm DS) mensual en que las madres establecieron y
rompieron contacto con sus infantes para San Cayetano e Isla Brasilera.

Figura 5.4. Contribución de infantes y madres en establecer y romper contacto.....140
(Índice de Hinde y White) para San Cayetano e Isla Brasilera.

Figura 5.5. Frecuencia media (\pm DS) de rechazo maternal. Porcentaje de rechazos agresivos y.....143
no agresivos a lo largo del periodo infantil para los infantes de San Cayetano e Isla Brasilera.

Figura 5.6. Frecuencia media de rechazos a lo largo del periodo infantil según el contexto.....144
en el que ocurrieron (intento de amamantamiento, fin de lactación, traslado, cuidado/confort, otro),
para los infantes de San Cayetano e Isla Brasilera.

Figura 5.7. Frecuencia de intentos de amamantamiento (ITTm) y la respuesta de la madre,.....146
es decir frecuencia de intentos aceptados (ITTm aceptados) y frecuencia de rechazos para
los infantes de San Cayetano e Isla Brasilera.

Figura 5.8. Porcentaje de tiempo invertido en *distress* infantil (llantos y berrinches) de.....149
los infantes de San Cayetano e Isla Brasilera.

Figura 6.1. Variables que pueden afectar el conflicto madre-infante.....167

Resumen

En esta tesis se evaluó la importancia de los factores que influyen en la relación entre madres e infantes en monos aulladores negros y dorados (*Alouatta caraya*). En particular se examinó la relación entre la intensidad y la duración del conflicto madre-infante y características ecológicas y de historia de vida de 11 grupos de aulladores en 2 bosques con diferente estructura y composición florística del noreste argentino. La hipótesis más importante de este trabajo fue que el hábitat con mayor abundancia y disponibilidad constante de alimento a través del año, permite a las hembras acortar el intervalo entre nacimientos y el tiempo de inversión parental. Durante 27 meses (entre Septiembre de 2008 y Noviembre de 2010) se estudió el comportamiento de 37 díadas madre-infante, 21 pertenecientes a 6 grupos en los bosques semidecíduos y fragmentados de San Cayetano, Corrientes (27° 30' S - 58° 41' O) y 16 díadas pertenecientes a 5 grupos se estudiaron en Isla Brasilera, Chaco (27° 18' S - 58° 38' O) que corresponde a una isla de inundación con bosque continuo. Ambos sitios están distantes a 18 km y no varían en temperatura, precipitación, fotoperíodo o latitud. Para registrar los datos comportamentales se utilizaron 2 técnicas: 1) el muestreo focal continuo en madres e infantes durante 1 día de observación por mes de vida del infante y 2) puntos de muestreo instantáneo en infantes, tomados cada 5 minutos durante el muestreo focal. En ambos sitios se realizaron además muestreos mensuales de disponibilidad de recursos vegetales en las especies más importantes en la dieta de los aulladores. Se registraron los nacimientos y muertes de infantes ocurridos en los grupos de estudio. Con respecto a los estudios de vegetación, los resultados indican que los sitios de estudios variaron en la abundancia y disponibilidad mensual de recursos alimenticios, siendo mayor y más disponible en Isla Brasilera. En ambos sitios los nacimientos ocurrieron a lo largo del año pero existieron picos en otoño-invierno (Abril-Junio) y no se encontraron diferencias con respecto al intervalo entre nacimientos ($13,07 \pm 2,46$ meses en San Cayetano y $13,63 \pm 1,80$ meses en Isla Brasilera). Por otro lado, se encontraron diferencias con respecto a mortalidad infantil (10,53% en San Cayetano y 57,14% en Isla Brasilera). También se encontraron diferencias entre los sitios con respecto al tiempo invertido en las distintas actividades que conforman el patrón de actividad. Los infantes invirtieron más tiempo en interacciones sociales afiliativas con madres y otros individuos del grupo social (3,2% en Isla Brasilera y 3,1% en San Cayetano) que en interacciones agonísticas (0,2% en Isla Brasilera y 0,16% en San Cayetano). Por último, las variables utilizadas para medir el conflicto madre-infante (rechazo maternal, *distress* infantil, tiempo en contacto y establecer/romper contacto) indicaron que el conflicto fue mayor en Isla Brasilera con respecto a San Cayetano. La principal conclusión de esta tesis es que la comida disponible en los ambientes no puede ser considerada como el único factor determinante de los cambios producidos en la relación madre-infante. La intensidad y duración del conflicto madre-infante

puede verse influenciado por un efecto multicausal de factores que varían en el tiempo e incluyen factores sociales, demográficos, de historia de vida y ecológicos.

Abstract

This dissertation evaluated the importance of factors that affect the relationship between mothers and infants in black and gold howler monkeys (*Alouatta caraya*). In particular, this research examined the interrelation between the intensity and timing of the parent-offspring conflict and ecological and life-history traits of 11 groups of howlers in two forests in northern Argentina that vary in floristic composition and vegetation structure. The most important hypothesis of this research was that the forest with higher and more constant food availability across the year, allow females to shorten the interbirth interval and the timing of parental investment. I studied the behavior of 37 mother- infant dyads during 27 months (September 2008 and November 2010), 21 dyads belonging to 6 social groups in semideciduous and fragmented forests on San Cayetano, Corrientes (27° 30' S - 58° 41' W) and 16 dyads belonging to 5 social groups in flooded and continuous forests on Isla Brasilera, Chaco (27° 18' S - 58° 38' W). Both sites are 18 km one from the other and they do not vary in temperature, precipitation, photoperiod or latitude. Continuous focal samples on mothers and infants and instantaneous point samples (every 5 min) sampling techniques were used during one day by infant's month of life to record the behavior of the dyad. In both site, I performed monthly sampling of food availability of the most important vegetal species in the diet of howlers. Also, I registered births and deaths of infants occurred on the study groups. The results indicated that these sites varied on monthly abundance and availability of food resources. Abundance and availability of food resources were higher at Isla Brasilera than on San Cayetano. In both sites, births occurred throughout the year but there were peaks on autumn and winter (April-June) and inter-births interval was similar ($13,07 \pm 2,46$ months in San Cayetano and $13,63 \pm 1,80$ months on Isla Brasilera). There were differences on infant mortality (10,53% on San Cayetano and 57,14% on Isla Brasilera). Also, there were differences on time spent on all the activities of the activity budget. Infant invested more time in affiliative interactions with mothers and other group members (3,2% at Isla Brasilera and 3,1% atn San Cayetano) than in agonistic interactions (0,2% at Isla Brasilera and 0,16% at San Cayetano). Finally, the variables used to measure parent-offspring conflict (maternal rejection, infant distress, contact time and make/break contact) indicated that conflict was higher on Isla Brasilera than in San Cayetano. The main conclusion of this dissertation is that food availability on the forests cannot be considered the single factor that determines the changes in the mother-offspring relationship. The intensity and

duration of mother-offspring conflict may be influenced by other factors such as social, demographical, of life-history, and ecological.

CAPITULO 1

Desarrollo infantil y conflicto madre-infante

1.1- Desarrollo infantil

Este trabajo de tesis se centra en algunos aspectos de la evolución de la sociabilidad de los primates y los factores que restringen la relación entre madres e infantes. Esta investigación examina la relación entre el conflicto madre-infante en monos aulladores negros y dorados (*Alouatta caraya*) y sus características de historia de vida y ecológicas en dos bosques con diferente estructura y composición florística del noreste argentino.

Comparado con otros mamíferos de similar tamaño, los Primates tienen un desarrollo lento y una infancia prolongada, y por lo tanto, alcanzan la madurez sexual más tarde debido a que tienen vidas más largas (Harvey y Clutton-Brock 1985; Charnov y Berrigan 1993; Janson y van Schaik 1993; Ross 1998). El período infantil que se extiende desde el nacimiento hasta el final del proceso de destete varía entre las distintas especies de Primates y esto se debe a variaciones en tamaño corporal, patrones dietarios y filogenia (Harvey y Clutton-Brock 1985; Leigh 1994; Strier 2000; Godfrey et al. 2003). En general, los primates Strepsirhini (lémures y lorises) son más altriciales en comparación con los Haplorhini (társidos, monos, simios y humanos), los cuales nacen con un peso mayor relativo al peso de sus madres (Strier 2000). Por otro lado, se considera que especies de primates más folívoras, como por ejemplo los aulladores negros y dorados (*A. caraya*), colobos negros y blancos (*Colobus guereza*) y gorilas (*Gorilla gorilla*) tienden a tener una mayor tasa de crecimiento durante la infancia cuando se las compara con especies más frugívoras, como los monos araña (*Ateles geoffroyi*), capuchinos (*Cebus apella*) y chimpancés (*Pan troglodytes*) (Leigh 1994).

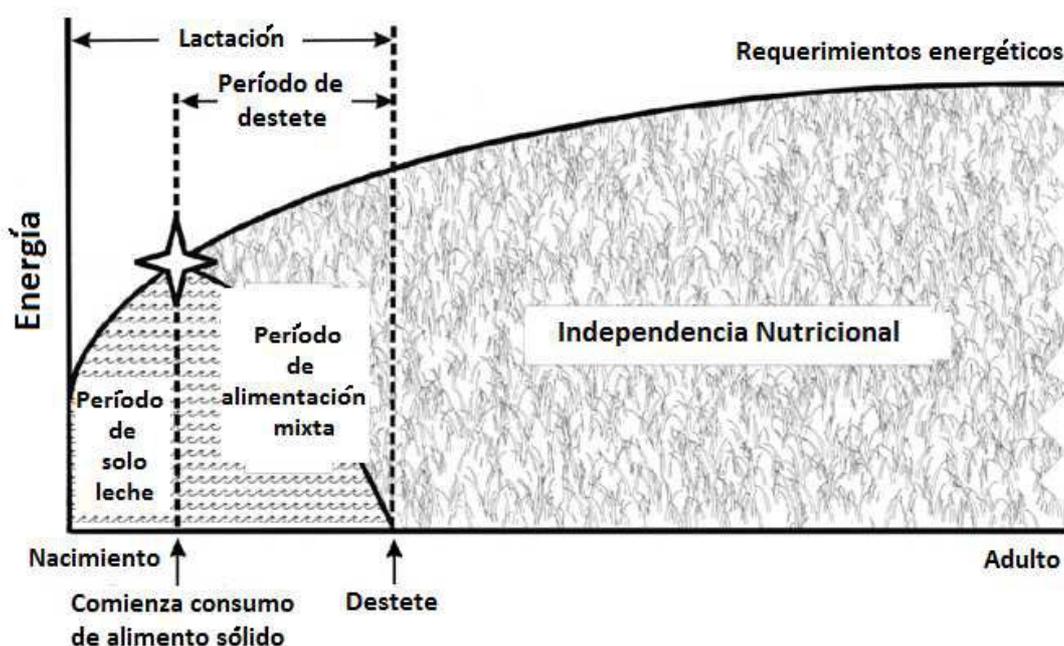
Durante la infancia, los individuos desarrollan habilidades motoras, manipulativas y sociales que les permitirán sobrevivir y desarrollarse de una manera exitosa en su vida de adultos (Altmann 1980). En las primeras semanas del desarrollo, en general los infantes de primates interactúan solo con la madre y a partir del segundo o tercer mes de vida comienzan a interactuar además con otros individuos del grupo, principalmente a través del juego (Altmann 1980; Clarke 1990).

Durante todo el transcurso del desarrollo, los infantes son dependientes de sus madres y otros individuos del grupo en cuanto a sus necesidades nutricionales, de traslado y protección (Clutton-Brock 1991; Strier 2000; Silk 2005). En gran parte de las especies de Primates, y aun en la mayoría de las especies de mamíferos, las madres son las únicas que invierten principal o exclusivamente en los infantes (Trivers 1972). Trivers (1972: 139) definió la inversión parental como "cualquier inversión del progenitor en su hijo actual que aumenta la probabilidad de supervivencia de este infante y por lo tanto su éxito reproductivo, pero que reduce la capacidad del progenitor para

invertir en hijos futuros”. Esto se debe principalmente a que las hembras han desarrollado la lactación, considerada como la forma más costosa de inversión maternal debido a que las madres deben convertir sus nutrientes y reservas en leche (Oftedal 1984, 1985; Lee 1987a).

La lactación permite a las madres proveer a sus hijos de la energía y nutrientes necesarios para el crecimiento y desarrollo (Lee 1987a; Peaker 1989). La inversión maternal a través de la lactación puede dividirse en dos períodos (Langer 2008). El período inicial y más corto que consiste en el suministro exclusivo de leche denominado lactación exclusiva y el período final denominado alimentación mixta en el cual el infante además de consumir leche, comienza con su alimentación independiente. El paso de un período a otro ocurre cuando se alcanza un pico de producción de leche, luego del cual la madre no puede seguir sosteniendo el crecimiento del infante a través de la lactación y por lo tanto este es forzado a ingerir alimento sólido como complemento para cubrir sus requerimientos nutricionales (Figura 1.1). La transición entre los dos períodos no es abrupta y en la mayoría de las especies de Primates no-humanos, el período de alimentación mixta es más largo que el de lactación exclusiva. Luego del período de alimentación mixta, el infante cesa de amamantarse y se alimenta de manera independiente (Langer 2008).

Figura 1.1. Fases de la lactación a través del nacimiento, destete y vida independiente. La estrella indica el punto de máximo suplemento de leche por parte de la madre, luego del cual comienza el período de alimentación mixta en el cual disminuye el consumo de leche y se incrementa el consumo de alimento sólido. Cuando finaliza el destete comienza la independencia nutricional del individuo (Adaptado de Langer 2008: *The phases of maternal investment in eutherian mammals*. *Zoology* 111: 148-162).



En relación al cuidado paternal, en un menor número de especies de Primates no-humanos los machos participan, en diferente grado, en el cuidado de los infantes (Wright 1990). Esto ocurre en especies monógamas que tienen un solo infante por vez (ej: *Callicebus* spp. y *Aotus* spp.) o mellizos (ej: *Callithrix* spp. y *Saguinus* spp.) y en especies polígamas donde los machos tienen alta probabilidad de paternidad (Kleiman y Malcolm 1981). La inversión paternal incrementa el éxito reproductivo de los machos, de la misma manera que ocurre en las hembras (Strier 2000). Además de los machos, otros individuos del grupo social participan en el cuidado de los infantes. En general, el cuidado que brindan otros individuos a excepción de las madres, denominado cuidado alomaternal, lo brindan principalmente los hermanos mayores y hembras juveniles o subadultas no emparentadas (Riedman 1982). El cuidado incluye el traslado, cuidado, protección y amamantamiento y se ha reportado en una amplia variedad de especies de Primates (Nicolson 1987). El cuidado alomaternal permite a las madres incrementar su tiempo para alimentarse, descansar y realizar actividades sociales mientras sus hijos quedan al cuidado de alomadres, lo cual incrementa las probabilidades de supervivencia de los infantes (Nicolson 1987; O'Brien y Robinson 1991; Stanford 1992; Mitani y Watts 1997; Ross y MacLarnon 2000).

Existen numerosos estudios sobre desarrollo infantil en primates no-humanos, tanto en condiciones naturales como de cautiverio. En especial estos estudios comprenden a primates del Viejo Mundo, como diferentes especies de babuinos (Altmann 1980, 1998; Bentley-Condit 2003), cercopitecos (Lee et al. 1991; Hauser 1993a; Foerster y Cords 2002), chimpancés (van Lawick-Goodall 1967; Horvat y Kraemer 1982; Hirata 2009), gorilas (Maestriperi et al. 2002; Nowell y Fletcher 2007), langures (Zhao et al. 2008), lemures (Gould 1990; Tarnaud 2004; Volampeno et al. 2011), macacos (Hinde y White 1974; Johnson 1986; Brown y Dixson 2000) y orangutanes (Horr 1977). El estudio de las primeras etapas de la ontogenia, como son el período infantil y juvenil, contribuye con información vital para responder preguntas relacionadas a los procesos evolutivos, debido a que el *fitness* depende de cómo los individuos responden a su ambiente, social y ecológico, durante los distintos estados del desarrollo y alcanzan su éxito reproductivo (Williams 1966; Altmann 1998).

1.2- Conflicto madre-infante

A medida que el infante crece, se independiza gradualmente de su madre en cuanto a la alimentación y motricidad y en esa transición comienzan a manifestarse conflictos comportamentales entre ambos (Clarke 1990; Strier 2000; Zhao et al. 2008). En 1974, Robert Trivers desarrolló un marco teórico para explicar la naturaleza de la relación entre padres e hijos y las características del conflicto que observó en distintas especies de aves y mamíferos incluyendo Primates humanos y no-humanos. Trivers propuso que el conflicto comportamental madre-infante

(POC, por las siglas en inglés de *Parent-Offspring Conflict*) sobre la inversión parental es la consecuencia de un conflicto genético de intereses entre el infante y su madre, en el cual el infante está seleccionado para demandar mayor inversión de la que los padres están seleccionados para dar. Los padres que están igualmente relacionados a todos sus hijos, actuales y futuros, están seleccionados para balancear la inversión entre cada uno de ellos, en cambio los hijos que están relacionados en parte a sus hermanos, están seleccionados para demandar mayor inversión parental a expensas de sus hermanos. En otras palabras, el POC ocurre porque el *fitness* de los padres y el de los hijos se maximiza a diferentes niveles de la inversión parental (Trivers 1974; Godfray 1995a).

Según Trivers (1974), el conflicto comportamental ocurrirá en algún momento del desarrollo del infante, y en este sentido, los infantes demandarán mayor duración de cuidado parental durante la etapa de dependencia y un período más prolongado de inversión parental durante la finalización de la dependencia. Sin embargo, la demanda de cuidados extras involucra costos y beneficios, en términos de reproducción y supervivencia, para la madre y el infante. Para la madre, el costo principal es la reducción de su capacidad para reproducirse nuevamente, sin este costo no habría conflicto, y por otro lado, si bien puede retomar su ciclo reproductivo y de esta manera maximizar su *fitness*, puede poner en riesgo la supervivencia de su actual infante al reducir la eficiencia de la lactación. Para ella, el beneficio que resulta del conflicto es la mayor probabilidad de supervivencia de los hijos (Trivers 1974; Dunbar 1984). Al reducirse el cuidado maternal, el infante incrementa el gasto de energía, pierde peso porque sus oportunidades de alimentarse disminuyen y está expuesto a elecciones equivocadas de ciertos alimentos, debiendo ajustar sus comportamientos para sobrevivir (Dunbar 1984).

La manifestación más evidente del conflicto madre-infante es el proceso de destete. Durante este proceso, que ocurre sobre un período extenso de tiempo y comienza en las primeras etapas del desarrollo infantil de los primates, el infante consume leche y alimento sólido para cubrir sus requerimientos energéticos necesarios para el crecimiento (Lee et al. 1991; Lee 1996; Strier 2000; Langer 2008). El pasaje del consumo de leche (alimento nutricionalmente balanceado y digerible) a la incorporación de alimento sólido, constituye una transición difícil para el infante porque debe aprender a consumir alimentos adecuados y además el sistema digestivo no está desarrollado completamente para digerir de manera eficiente el alimento como ocurre en un adulto. Este proceso es comparativamente más difícil en especies folívoras debido a que las plantas tienen fibras que son poco digeribles y compuestos secundarios que pueden reducir la digestibilidad o ser tóxicos (Lee 1996; Strier 2000; Langer 2008). La reducción y posterior cese de la lactación desencadena el POC porque madres e infantes no coinciden en el momento óptimo para el destete, debido a que los infantes intentarán prolongar este período de suministro de leche (Trivers 1974). En la madre, el amamantamiento tiene un efecto inhibitorio de la ovulación y extiende el intervalo entre nacimientos.

Por lo tanto, en cuanto el infante pueda cubrir personalmente sus necesidades nutricionales, la madre podrá finalizar la lactación, retomar la ovulación y reproducirse nuevamente (McNeilly et al. 1985; Lee 1987a).

En los primates, la duración del destete no es una característica especie-específica sino que puede depender de las oportunidades de la madre para reproducirse nuevamente (Bateson 1994) y de las condiciones ambientales espacio-temporales (Lee 1996). Por ejemplo, en ambientes con baja calidad de alimentos, si las madres obtienen insuficiente energía para producir leche prolongarían la lactación para permitir el crecimiento y supervivencia de los infantes (Lee 1996). De todas maneras, en muchas especies de mamíferos, Primates y no Primates, se encontró que el infante es destetado cuando alcanza un peso umbral, que corresponde a cuatro veces su peso de nacimiento, por debajo del cual tiene bajas probabilidades de sobrevivir (Lee et al. 1991; Lee 1996). Por ejemplo, en simios como los chimpancés y orangutanes, los infantes son destetados entre los 5 y 7 años respectivamente (Clark 1977; Galdikas y Wood 1990), en humanos el destete ocurre alrededor de los 2 años (Kennedy 2005) y en los monos aulladores en promedio a los 12 meses (Raguet-Schofield y Pavé, en prensa).

El conflicto comportamental entre madres e infantes ha sido observado en primates no-humanos durante diversas actividades como amamantamiento (Altmann 1980; Horvat y Kraemer 1982; Gomendio 1991; Barrett y Henzi 2000; Zhao et al. 2008; Pavé et al. 2010a; Volampeno et al. 2011), descanso (Horr 1977; Altmann 1980; Pavé et al. 2010a), alimentación/forrajeo (Altmann 1980; Clarke 1990; Barrett et al. 1995), desplazamiento (Altmann 1980; Horvat y Kraemer 1982; Johnson 1986; Clarke 1990; Pavé et al. 2010a) y actividad sexual de la madre (DeVore 1963; Jay 1963; Nash 1978; Gomendio 1991; Schino et al. 2001). Por ejemplo, si una madre debe optimizar su tiempo diario de alimentación (y aun seleccionar los alimentos de mejor calidad) para satisfacer sus necesidades y la de su infante a través de la lactación, es evidente que durante esta actividad rechace los intentos de amamantamiento de su hijo. En la Tabla 1.1 se presentan gran parte de los estudios sobre POC en Primates humanos y no-humanos. Se puede observar que el POC se da durante gran parte del periodo infantil en todas las especies y además en diferentes contextos según la especie considerada. Por ejemplo en humanos y varias especies de primates (ej. *Pan troglodytes*, *Papio cynocephalus*, *Trachypithecus leucocephalus*, *Macaca mulatta*, *Alouatta caraya*, *Eulemur flavifrons*) ocurre durante el momento oportuno para la lactación.

Luego de la formulación de la teoría de Trivers para explicar el conflicto madre-infante sobre la inversión parental, surgieron varios modelos que intentaron explicar cómo el conflicto se resuelve en la naturaleza (Parker y Macnair 1978, 1979; Godfray 1995a, 1995b). Estos modelos incorporan supuestos sobre la interacción fenotípica comportamental entre padres e hijos. Los modelos de resolución (Parker y Macnair 1978, 1979) asumen que las estrategias utilizadas por hijos y padres

(de demanda y respuesta, respectivamente) para resolver el conflicto han co-evolucionado y se mantienen en las poblaciones por selección natural (estrategias evolutivamente estables). Por ejemplo, Parker y Macnair (1978, 1979) propusieron un modelo genético teórico de resolución de conflicto en el cual padres e hijos llegan a una situación óptima en la asignación de los recursos, es decir los padres responden a las solicitudes de los hijos y en consecuencia los hijos solicitan menos cuidado, por lo tanto ambos ganan. Por otro lado Godfray (1995b) propuso el modelo de las señales honestas que predice que los padres obtienen información certera de la condición de los hijos a través de las señales emitidas por estos y en consecuencia los padres asignan la cantidad óptima de recursos a sus hijos. Si bien los modelos fueron propuestos para explicar las bases genéticas del conflicto entre padres e hijos, la mayoría de las investigaciones llevadas a cabo en insectos y aves, se basan en las predicciones fenotípicas de los mismos y poco se conoce todavía sobre la genética de la interacción madre-infante. En este sentido, Smiseth et al. (2008) propusieron un nuevo enfoque que incorpora los conocimientos de la ecología comportamental y la genética cuantitativa para explicar la interacción entre madres e hijos. El mismo se basa en las normas de reacción comportamental, las cuales describen la respuesta de un individuo a variaciones en el ambiente social. A diferencia de ideas previas sobre el conflicto, este nuevo enfoque incorpora información sobre las bases heredables del comportamiento e intenta responder preguntas relacionadas a la evolución de la interacción madre-infante. De esta manera se propone crear nuevos modelos para explicar cómo las normas de reacción han co-evolucionado en el contexto de la interacción madre-infante, es decir cómo evolucionó el comportamiento de demanda de los hijos y el comportamiento de respuesta de los padres.

Tabla. 1-1. Estudios de conflicto madre-infante realizados en algunas especies de Primates.

Especie	Lugar de estudio	Método de muestreo ¹	Horas de estudio	Numero de días ²	Edad de estudio (meses)	IBI (meses)	Destete (meses)	Actividades con POC	Referencia
<i>Homo sapiens</i>	Ngotto Forest, Congo	Focal a niños	387	21 Agricultores 22 Forrajeador	18-59	2-3 (Agric.) 4-5 (Forraj.)	2 (Agric.) 4 (Forraj.)	Lactación (solo en Agricultores)	Fouts et al. 2005
<i>Papio cynocephalus</i>	Parque Nacional Amboseli, Kenia	Focal y Puntos a madres	1800	18	1-12	23	18	Descanso, Alimentación, Lactación,	Altmann 1980
	Drakensberg Mountains, Sudáfrica	Scan a madres e hijos	1340	5	1-17	38	>17	no observado	Lycett et al. 1998
	De Hoop Nature Reserve, Sudáfrica	Scan y focal a madres e infantes	210	10	1-18	–	13	Lactación	Barret y Henzi 2002
<i>Theropithecus gelada</i>	Parque Nacional Simen Mountains, Etiopia	Scan y focal a madres e infantes	aprox. 2000	8	1-10	–	>9	Alimentación, actividades sociales	Barrett et al. 1995
<i>Trachypithecus leucocephalus</i>	Chongzuo Nature Reserve, Guangxi, China	Focal a infantes	686	3	2-22	–	19-21	Lactación	Zhao et al. 2008
<i>Cercopithecus aethiops</i>	Parque Nacional Amboseli, Kenia	Focal y Puntos a madres e infantes	aprox. 670	14 (Pantano) y 10 (Monte Seco)	1-6	12 (Pantano) 24 (Monte Seco)	>6	Conflicto mayor en pantano	Hauser y Fairbanks 1988
	Cautiverio	Focal y Puntos a infantes	aprox. 47	17	1-6	11	–	Menor que en condiciones silvestres	
<i>Macaca fuscata</i>	Cautiverio	Uno-Cero; Puntos a	415	15	6,7	–	–	Actividad sexual	Schino et al. 2001

		madres							
<i>M. mulatta</i>	Cautiverio	Focal a infantes	216	12	4-12	13 o 25		Lactación, Actividad sexual	Gomendio 1991
<i>Pan troglodytes</i>	Cautiverio	<i>Scan</i>	437	5	23-89	61	57	Desplazamiento, Lactación	Horvat y Kraemer 1982
<i>Eulemur flavifrons</i>	Ankarafa Forest, Madagascar		608	13 madres 22 infantes	1-8	12	6	Lactación	Volampeno et al. 2011
<i>Callithrix jaccus</i>	Cautiverio	Uno-Cero	378	9	1-6	5	3,5	Desplazamiento	Locke-Haydon y Chalmers 1983
<i>Alouatta caraya</i>	Isla Brasilera, Chaco, Argentina	Todas las ocurrencias	712	5	1-17	14,3	11-15	Descanso, Desplazamiento, Lactación	Pavé et al. 2010a
<i>Alouatta palliata</i>	Finca La Pacífica, Costa Rica	Focal a infantes; <i>Ad libitum</i>	750	11	1-37	22	18	Alimentación, desplazamiento	Clarke 1990

¹Los métodos de muestreo son *Scan* (*Scan sampling* o método de barrido, se registra la actividad de todos los individuos del grupo cada cierta cantidad de tiempo, por ejemplo cada 10min); Puntos (Puntos de muestreo instantáneo, es similar al *Scan* pero solo se registra la actividad de un solo individuo cada cierta cantidad de tiempo, por ejemplo cada 10m.); Focal (Animal focal, se registra la actividad de un solo individuo en un periodo de tiempo determinado, por ejemplo durante 30min o durante todo el día de observación); Todas las ocurrencias (se registran todas las ocurrencias de los comportamientos de interés, por ejemplo rechazo maternal, *distress* infantil, copulas de la madre); Uno-Cero (se registra si ciertos comportamientos, por ejemplo rechazo maternal y berrinche, se manifiestan en un periodo de tiempo corto); *Ad libitum* (se registran los comportamientos de interés que quedan fuera del intervalo de tiempo del método que se está empleando) (Altmann 1974).

²Se refiere al número de díadas madre-infante estudiadas.

1.2.1- Variables utilizadas para estimar el POC

El conflicto madre-infante se estudia en términos de intensidad y duración (Maestripiéri 2002). Con respecto a la intensidad, se utilizan principalmente cuatro parámetros: 1) la frecuencia de rechazo maternal, 2) la frecuencia de llantos y berrinches (*distress* infantil) que manifiestan los infantes frente al rechazo maternal, 3) el tiempo en contacto y 4) el papel jugado por madres e infantes en establecer o romper el contacto (Horvat y Kraemer 1982; Locke-Haydon y Chalmers 1983; Hauser y Fairbanks 1988; Gomendio 1991; Schino et al. 2001). Se considera que el conflicto es más intenso cuando, por ejemplo, las madres incrementan la frecuencia de rechazo frente a la insistencia del infante para ser amamantado, traduciéndose en una mayor frecuencia de llantos por parte del infante.

Con respecto a las llamadas de *distress* emitidas por los infantes para obtener cuidado maternal, por ejemplo llamadas para ser transportados o amamantados, Trivers (1974) propuso que las llamadas no tienen costo para los infantes. Por lo tanto, los infantes emiten más llamadas de lo necesario y en consecuencia las madres no siempre reaccionan a estas llamadas. Por su parte, Godfray (1991) sugirió que las llamadas de *distress* son señales honestas de necesidad por parte del infante y con un costo alto (a nivel de gasto energético y por la atracción a los predadores). En este sentido, los infantes solamente las utilizarían cuando fuera estrictamente necesario. Los estudios sobre estas cuestiones han encontrado que existe variación en la intensidad de las llamadas emitidas por los infantes y en la respuesta de las madres a lo largo del periodo infantil. Por un lado, las madres no siempre responden a las solicitudes de cuidado de sus hijos, la respuesta disminuye cuando los infantes crecen y cuando la tasa de emisión de llamadas es alta; posiblemente a edades tempranas los infantes emiten pocas llamadas y se espera que sean señales honestas (Berman et al. 1993; Hauser 1993; Maestripiéri 1996).

Por otro lado, el POC se estudia en términos de duración, en decir cuándo comienza y finaliza la manifestación del conflicto a lo largo del periodo infantil. La longitud del período de conflicto varía según las distintas especies de primates, pero en general, en la mayoría de las especies estudiadas comienza a manifestarse en las primeras etapas del desarrollo infantil aunque varía más la fase de finalización (Tabla 1.1). Por ejemplo: en macacos (*Macaca* spp.) el conflicto comienza en el primer mes de vida del infante y se prolonga hasta los 10-12 meses (Maestripiéri 1994). En langures (*Trachypithecus leucocephalus*) el conflicto se manifiesta entre los meses 1 y 21 de vida del infante (Zhao et al. 2008). De manera similar, en monos aulladores (*Alouatta caraya*) el conflicto se manifiesta a partir del segundo mes de vida y se prolonga hasta los 23 meses (Pavé et al. 2010a).

1.2.2- Hipótesis alternativas para explicar el conflicto madre-infante

Algunos autores cuestionaron la interpretación del conflicto comportamental entre padres e hijos como un conflicto de intereses genéticos (Altmann 1980; Bateson 1994; Godgray 1995a; Agrawal et al. 2001). Además, este grupo de investigadores argumentan que si bien la teoría de Trivers (1974) se basa en supuestos genéticos, la gran mayoría de los estudios sobre conflicto madre-infante se enfocan en fenotipos comportamentales, como por ejemplo el rechazo maternal de amamantamiento (Godgray 1995a; Agrawal et al. 2001; Kolliker y Richner 2001; Smiseth et al. 2008). Las dos alternativas propuestas (Altmann 1980; Bateson 1994) para explicar el conflicto madre-infante consideran a la díada madre-infante como un sistema inter-independiente, donde el objetivo de ambos es alcanzar la independencia del infante mientras que se maximiza el *fitness* de ambos.

Altmann (1980) realizó un estudio a largo plazo sobre desarrollo infantil e interacción madre-infante en babuinos (*Papio cynocephalus*) en Kenia, África. La autora, además de cuestionar que el conflicto comportamental observado entre madres e infantes sea resultado de un conflicto genético de intereses, fue la primera en poner en duda los supuestos implícitos de la hipótesis de inversión parental y de la teoría de intereses genéticos (Trivers 1972, 1974). Altmann (1980) argumentó que los costos y beneficios de la inversión maternal asumidos por Trivers, si existen deberían ser medidos en unidades de supervivencia y éxito reproductivo. Si durante diferentes momentos del desarrollo, un infante “gana” más cuidado del que su madre está seleccionada para brindarle, esto debería traducirse en un incremento de la probabilidad de muerte de su madre (debido a ineficiencia de forrajeo o a mantenerse con el grupo y/o exposición a predadores) o en un retardo en la concepción de futuros hijos (Altmann 1980: 180). Sin embargo, no existen evidencias empíricas de esto.

En este contexto, Altmann (1980) sugirió que el conflicto de intereses genéticos no conduce necesariamente a conflicto comportamental porque éste conlleva costos para madres e infantes. La autora propuso la hipótesis del *Timing* o de la reestructuración del tiempo de cuidado maternal como un proceso por el cual madres e infantes resuelven el conflicto de intereses (sobre la inversión parental) mediante cooperación y compromiso. Altmann (1980) observó que a medida que el infante crece, su presencia en el pecho de la madre comienza a interferir en las actividades de ella (principalmente alimentación y desplazamiento), lo que genera rechazo maternal y situaciones de estrés para los infantes. Bajo estas situaciones la autora predijo que los infantes aprenden a obtener cuidado (leche o contacto) en momentos convenientes que no interfieran con la actividad de la madre. En este sentido, para una madre resulta menos costoso proveer cuidado durante el descanso que durante el forrajeo o el desplazamiento, en términos de eficiencia de alimentación, detección de predadores o mantenerse junto al grupo. Por su parte, para un infante es menos costoso solicitar

cuidado en momentos adecuados para la madre que invertir tiempo en berrinches y peleas con su madre, tiempo que podría dedicarlo a alimentarse o a otras actividades (Altmann 1980).

De una manera similar, Bateson (1994) sugirió que el proceso de destete en mamíferos es más dinámico que conflictivo y que en ocasiones los infantes se destetan solos. El autor propuso que madres e infantes coincidirán en el momento óptimo del destete debido a que ambos monitorean la condición del otro y responden en consecuencia. En este marco, Bateson (1994) propuso que si el infante crece lentamente, la madre retardará su próxima concepción para invertir en el infante actual que asegure la supervivencia del mismo. Por otro lado, el infante deberá monitorear la condición de su madre y ajustar su desarrollo en función a eso, debido a que las madres no solo responden al estado de su infante actual sino también a su propia condición nutricional y reproductiva (Bateson 1994). El estudio de Barrett y Henzi (2000) en babuinos (*Papio cynocephalus ursinus*) provee evidencias empíricas al modelo de Bateson, al mostrar que solo 3 infantes de los 10 estudiados manifestaron señales de *distress* durante su primer año de vida; 2 infantes manifestaron *distress* en verano cuando la disponibilidad de comida de destete era muy baja y el otro infante durante una epidemia que afectó el estado de salud de su madre. Sin embargo, muchos ejemplos utilizados por Bateson para explicar sus argumentos provienen de estudios en laboratorio con ratas y gatos domésticos, donde las madres tienen varios hijos a la vez y por lo tanto, los infantes cambian de manera abrupta la leche por alimento sólido para cubrir sus necesidades nutricionales.

En una revisión sobre conflicto madre-infante, Maestriperi (2002) señala que los costos del conflicto para madres e infantes están contemplados y son consistentes con la teoría del POC. Por ejemplo, Trivers observó que el conflicto de destete en los babuinos se prolonga por semanas y meses, e incluye peleas, llantos y berrinches en una especie que está seleccionada para permanecer en silencio (por la detección de los predadores). Por lo tanto, estas evidencias de costos e ineficiencia del conflicto comportamental son los argumentos más claros para sostener que el conflicto tiene una base genética (Trivers 1974). De todas maneras, ninguna de las hipótesis propuestas para explicar el conflicto madre-infante, que son mutuamente compatibles, puede ser rechazada debido a los escasos conocimientos actuales y en especial reducidos a pocas especies de primates.

1.2.3- Variables que afectan el conflicto madre-infante

La intensidad y duración del conflicto madre-infante puede estar afectada por variables intrínsecas y extrínsecas. Dentro de las intrínsecas se incluyen variables comportamentales y de historia de vida, como la edad de la madre (Trivers 1974), el retorno a la actividad sexual de la madre (DeVore 1963; Jay 1963; Nash 1978; Schino et al. 2001), la concepción de la madre (Lee

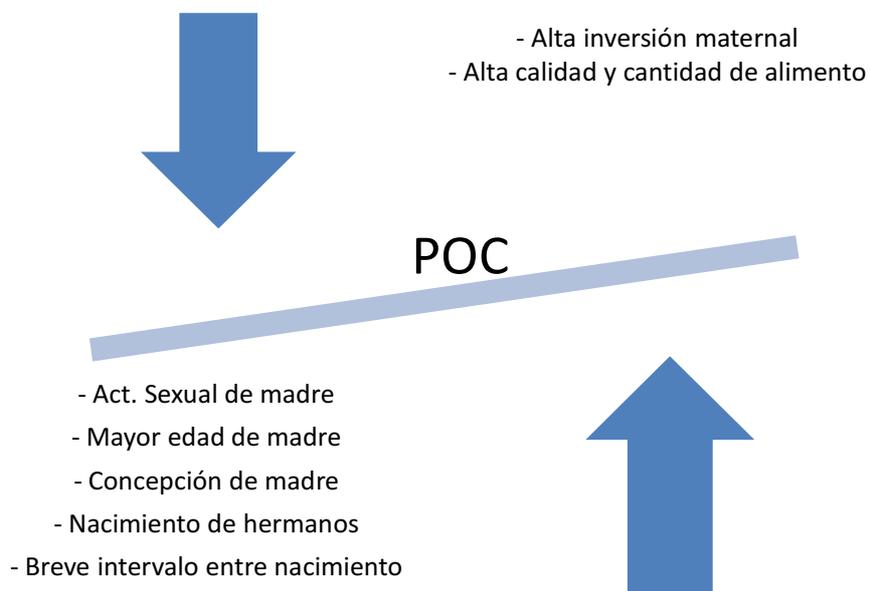
1987a; Gomendio 1991) y el nacimiento de nuevos hijos (Horr 1977; Devinney et al. 2003; Pavé et al. 2010a). Por ejemplo, en *Macaca mulatta* el *distress* infantil (medido por la frecuencias de llantos y berrinches) estudiado en 12 díadas madre-infante se incrementó alrededor del 50% cuando las madres retornaron a la actividad sexual (Gomendio 1991). En *A. caraya*, el 100% de los intentos de amamantamiento de los 3 infantes de estudio fueron rechazados por las madres luego del nacimiento de nuevos hermanos (Pavé et al. 2010a).

Por otro lado, se conoce que las condiciones ecológicas afectan las características de historia de vida y el comportamiento social de los primates (Altmann 1980; Janson y van Schaik 1988; van Schaik 1989; Chapman et al. 1995; Altmann y Alberts 2005). Por ejemplo, distintos estudios mostraron la relación existente entre características ecológicas, como calidad de hábitat y disponibilidad de alimento, y características de historia de vida, como intervalo entre nacimientos y estacionalidad de nacimientos (Zunino 1996; Koenig et al. 1997; Di Bitetti y Janson 2000; Hill et al. 2000; Borries et al. 2001; Kowalewski y Zunino 2004). En babuinos, se estudió el efecto de variables ambientales en la fecundidad de hembras pertenecientes a 14 poblaciones de *Papio cynocephalus* y se encontró que el intervalo entre nacimientos se alarga cuando la calidad de alimento disminuye (Hill et al. 2000).

Además, algunos autores han sugerido que las características ecológicas y de historia de vida afectan el POC, aunque existen escasas evidencias y solo en monos del Viejo Mundo (Lee 1987a; Hauser y Fairbanks 1988; Lycett et al. 1998). El estudio de Hauser y Fairbanks (1988) encontró que en las hembras de *Cercopithecus aethiops* varía la duración del intervalo entre nacimientos (IEN) según las características del hábitat (Tabla 1.1). En ambientes con disponibilidad constante de alimento de alta calidad a través del año, las hembras tienen un IEN breve, dedican un tiempo breve al cuidado de sus infantes y de esta manera el POC es más intenso que en ambientes donde la calidad del alimento es baja y las hembras tienen un IEN más prolongado (1 vs. 2 años). De manera similar, Lycett et al. (1998) estudiaron la relación madre-infante de *Papio cynocephalus* en 2 tipos de ambientes, montaña y sabana, que varían en condiciones térmicas y disponibilidad del alimento (Tabla 1.1). El estudio mostró que las hembras que viven en el ambiente más riguroso (montaña) exhiben mayores niveles de inversión maternal e intervalos entre nacimientos más largos que las hembras que viven en ambientes más favorables (38 vs. 25 meses) y además las hembras de la montaña no manifiestan conflicto con sus hijos. Estos resultados muestran que una misma especie viviendo en ambientes distintos puede desarrollar estrategias fenotípicamente variables para adecuarse a la situación ecológica imperante (Kolliker y Richner 2001). Es decir, las estrategias parentales que emplean los padres para resolver el conflicto con sus hijos varían según las características del ambiente en que se encuentren, por ejemplo en términos de disponibilidad de

alimento y presencia/ausencia de predadores (Kolliker y Richner 2001). La relación entre el POC y las variables que lo afectan se expresa en la Figura 1.2.

Figura 1.2. Relación entre el conflicto madre infante (POC) y las variables que lo afectan.



1.2.4- Estudios del conflicto madre-infante en primates no-humanos

El conflicto madre-infante ha sido estudiado en un amplio rango de especies animales. Existen estudios en insectos (ej: escarabajos [Rauter y Moore 1999], hemípteros [Agrawal et al. 2001]), aves (ej: alcatraces [Villaseñor y Drummond 2007], gaviotas [Pugesek 1990; Graves et al. 1991], loros [Stamps et al. 1985]) y mamíferos (ej: leones y lobos marinos [Trillmich y Wolf 2008]), incluidos los Primates humanos (ej: Lumsden 1984; Lazarus y Inglis 1986; Mc Dade 2001; Fouts et al. 2005; Apostolou 2009) y no-humanos. Dentro de los primates no-humanos, existen diversos estudios en condiciones naturales y de cautiverio en prosimios (lorises [Ehrlich y MacBride 1989], lemures [Gould 1990]), simios (chimpancés [Horvat y Kraemer 1982], orangutanes [Horr 1977]) y monos del Viejo Mundo (ej: babuinos [DeVore 1963; Nash 1978; Altmann 1980; Barrett et al. 1995; Lycett et al. 1998; Barrett y Henzi 2000], cercopitecos [Hauser y Fairbanks 1988], langures [Jay 1963; Zhao et al. 2008], macacos [Hinde 1977; Johnson 1986; Gomendio 1991; Schino et al. 2001; Deviney et al. 2003]). En menor cantidad existen estudios en monos del Nuevo Mundo (aulladores [Pavé et al 2010a], calitriquinos [Ingram 1977; Locke-Haydon y Chalmers 1983]). En la tabla 1.1 se detallan algunos de los estudios llevados a cabo en Primates humanos y no-humanos.

Para monos del Nuevo Mundo, Ingram (1977) y Locke-Haydon y Chalmers (1983) estudiaron en condiciones de cautiverio la interacción entre infantes y sus padres en *Callithrix jacchus*, especie que tiene cuidado biparental. Ambos estudios coinciden en que el rechazo hacia el infante se incrementa con la edad del mismo y que la madre es la responsable de promover la independencia del infante mediante el rechazo. Por otro lado, Pavé et al. (2010a) estudiaron en forma preliminar el conflicto madre-infante en un grupo silvestre de monos aulladores negro y dorado, *Alouatta caraya*, en la selva de inundación de la provincia de Chaco, Argentina. Si bien el número de muestras fue limitado (3 infantes y 2 juveniles), es el único trabajo que específicamente estudió el POC en primates del Nuevo Mundo en condiciones silvestres. Los resultados mostraron que el rechazo maternal de amamantamiento se manifestó a los 2 meses de edad del infante y se prolongó hasta los 23 meses de edad de los juveniles. Los intentos exitosos de amamantamiento disminuyeron en función de la edad de los inmaduros y del nacimiento de nuevos infantes. El conflicto de traslado comenzó a los 3-4 meses y las madres dejaron de trasladar a sus infantes a los 7 meses de edad. Otros estudios sobre desarrollo infantil en monos aulladores que aportan algunos datos sobre POC muestran que en *A. palliata* el rechazo maternal de amamantamiento comienza a los 2-3 meses de edad de los infantes y el amamantamiento se prolonga hasta los 15 meses (N=11) (Clarke 1990). Por otro lado, en *A. guariba*, el rechazo maternal comienza cuando los infantes tienen 5-6 meses (N=2) (Miranda et al. 2005; Podgaiski y Biedzicki de Marques 2005).

1.3- El género *Alouatta*

Los primates neotropicales o del Nuevo Mundo están agrupados en el Infraorden Platyrrhini, el cual incluye a la Superfamilia Ateloidea compuesta por tres familias: Cebidae, Pitheciidae y Atelidae (Schneider 2000). La Familia Atelidae, que incluye a los monos neotropicales de mayor tamaño y de cola prensil, se divide en dos subfamilias, Alouattinae (*Alouatta*) y Atelinae (*Ateles*, *Brachyteles*, *Lagothrix* y, según algunos autores, *Oreonax*) (Rylands y Mittermeier 2009). No obstante, la validez de *Oreonax* (para muchos autores corresponde a la especie *Lagothrix flavicauda*) está discutida debido a gran escasez de material en colecciones de museos y las dificultades para hallar caracteres diagnósticos que realmente justifiquen su separación como género diferente de *Lagothrix* (Rosenberger y Matthews 2008). *Alouatta* se considera el género basal de los Atelidae, debido a que se separó del resto hace aproximadamente 15 millones de años (Schneider 2000). Las diferencias entre las dos subfamilias están relacionadas principalmente con la dieta, las características de historia de vida y la organización social (Di Fiore y Campbell 2007).

Alouatta es el género más ampliamente distribuido de los Atelidae y en él se reconocen actualmente 12 especies: *A. arctoidea*, *A. belzebul*, *A. caraya*, *A. discolor*, *A. guariba*, *A. macconnelli*, *A. nigerrima*, *A. palliata*, *A. pigra*, *A. sara*, *A. seniculus* y *A. ululata* (Cortes-Ortiz et

al., en prensa). Todas las especies son dimórficas (es decir que los machos son aproximadamente 25% más pesados que las hembras) y dos especies, *A. caraya* y *A. guariba* son dicromáticas (es decir que los individuos adultos presentan distinto color). Las especies de aulladores se distribuyen desde el sureste de México (18-20° N, *A. palliata*) hasta el noreste de Argentina y sur de Brasil (27-30° S, *A. caraya* y *A. guariba*). Debido al amplio rango geográfico del género, estas especies habitan desde selvas deciduas hasta selvas tropicales (Di Fiore y Campbell 2007). Todas las especies se identifican comúnmente como monos aulladores, debido a las vocalizaciones de larga distancia que emiten por tener bien desarrollado el hueso hioides que funciona como una caja de resonancia potente (Schon-Yabarra 1986).

Los aulladores son diurnos, principalmente arborícolas y junto a los otros atelinos son los monos neotropicales de mayor tamaño, pesan alrededor de 7 kg los machos y 5 kg las hembras (Milton 1980; Crockett 1998; Di Fiore y Campbell 2007). La dieta de los aulladores es folívora-frugívora aunque carecen de modificaciones en la morfología del estómago que le permitan procesar de manera eficiente las hojas. Debido a estas limitaciones, necesitan un tiempo considerable para la digestión de los carbohidratos estructurales de las hojas (Milton 1980). Por lo tanto, los aulladores siguen una estrategia de minimización de energía, en donde diariamente se mueven poco (aproximadamente 15% de las horas diurnas) y descansan por largos periodos de tiempo (aproximadamente 65% del día) (Milton 1980; Crockett 1998; Di Fiore y Campbell 2007).

Los aulladores viven en grupos sociales de composición y tamaño muy variable, desde grupos pequeños de un macho adulto y 1-2 hembras adultas a grupos multimacho-multihembra (con 2-5 machos adultos y 2-5 hembras adultas) (Di Fiore y Campbell 2007). Exhiben dispersión bisexual y en consecuencia los grupos están compuestos generalmente por animales adultos de ambos sexos no emparentados. Sin embargo, los grupos son cohesivos y en general los miembros interaccionan de manera tolerante, coordinada y cooperativa (Garber y Estrada 2009). Por ejemplo, en grupos de *A. caraya* se ha observado que el macho central tolera que otros machos adultos residentes del grupo copulen con las hembras adultas, pero luego todos intervienen cooperativamente cuando machos extra-grupo intentan ingresar al grupo y copular con las hembras (Kowalewski y Garber 2010).

En el género *Alouatta*, el período de gestación es de 5-6 meses y las hembras paren un único infante por vez (Di Fiore y Campbell 2007). Con respecto a los nacimientos, los monos aulladores exhiben menor estacionalidad que los monos frugívoros de similar tamaño (Di Bitetti y Janson 2000). Por ejemplo, para *A. guariba* y *A. palliata* los nacimientos ocurren a través del año (Glander 1980; Di Fiore y Campbell 2007). Sin embargo, en el P. N. Santa Rosa de Costa Rica, *A. palliata* concentra los nacimientos en la estación seca (Fedigan y Rose 1995). De manera similar, *A. caraya* presenta dos patrones de nacimientos, uno que es estacional y ocurre en invierno en las selvas en galería del NE argentino y otro que ocurre a través del año en las islas del río Paraná (Rumiz 1990;

Zunino 1996; Kowalewski y Zunino 2004). Para *A. arctoidea* y *A. pigra*, la estación de nacimientos coincide con la estación seca (Di Fiore y Campbell 2007). El intervalo entre nacimientos varía entre 16 meses en *A. caraya* a 22.5 meses en *A. palliata* y los infantes son destetados entre los 7 y 18 meses de edad (Glander 1980; Clarke 1990; Rumiz 1990; Kowalewski y Zunino 2004; Pavé et al. 2010a; Raguét-Schofield y Pavé, en prensa).

1.3.1- Estudios sobre desarrollo infantil en monos aulladores

Con respecto a los monos aulladores existen limitados estudios sobre desarrollo infantil, y en general, los más completos se han realizados en el mono aullador de manto, *A. palliata* (Baldwin y Baldwin 1973; Whitehead 1986; Clarke 1990; Serio-Silva y Rodríguez-Luna 1994; Lyall 1996; Bezanson 2006; 2009; Arroyo-Rodríguez et al. 2007; Raguét-Schofield 2010). Otras especies estudiadas incluyen *A. caraya* (Bicca-Marques y Calegari-Marques 1994; Prates y Bicca-Marques 2008), *A. guariba* (Miranda et al. 2005; Podgaiski et al. 2009) y *A. seniculus* (Mack 1979). El estudio más intensivo, en cuanto a número de individuos estudiados (N=11) y período de estudio (22 meses), se realizó en *A. palliata* en Costa Rica (Clarke 1990). El estudio muestra que los infantes comienzan a explorar su ambiente a partir de la primera semana de vida, a partir de las 7 semanas comienzan a viajar independientemente de sus madres y a partir de las 10 semanas, los infantes comienzan a ingerir alimentos sólidos y a participar en sesiones de juego con otros individuos (Clarke 1990). Este patrón de desarrollo infantil es similar al de otras especies de monos aulladores (Raguét-Schofield y Pavé, en prensa).

En general los estudios llevados a cabo con infantes de monos aulladores se concentran en las interacciones sociales. Por ejemplo, existen reportes de adopción para gran parte de las especies, como *A. caraya* (Pavé et al. 2010b), *A. palliata* (Clarke y Glander 1981), *A. pigra* (Schneider et al. 1999) y *A. arctoidea* (Figuerola 1989; Izawa 1989; Agoramorthy y Rudran 1992). Los estudios muestran que hembras adultas y subadultas adoptan infantes ajenos, emparentados o no, y en ciertos casos los amamantan. Otros estudios se refieren a cuidados alomaternal y fueron realizados en *A. caraya* (Calegari-Marques y Bicca-Marques 1993a), *A. guariba* (Biedzicki de Marques y Ades 2000), *A. palliata* (Clarke et al. 1998) y *A. pigra* (Bolin 1981). Estos estudios revelan que las hembras, especialmente las subadultas y juveniles, trasladan y brindan confort a infantes de otras hembras. Otros trabajos se refieren al juego social y se realizaron en *A. caraya* (Raguét-Schofield y Pavé, en prensa), *A. guariba* (Kats y Otta 1991; Miranda et al. 2005) y *A. palliata* (Baldwin y Baldwin 1978; Clarke 1990; Serio-Silva y Rodríguez-Luna 1994; Lyall 1996; Raguét-Schofield y Pavé, en prensa). Estos estudios muestran que el juego social en los infantes comienza temprano, alrededor de los 3 meses con un pico de actividad alrededor de los 7 meses y luego disminuye con la edad.

1.4- La especie *Alouatta caraya*

Comúnmente denominada mono carayá o mono aullador negro y dorado, esta especie de aullador es dicromática y dimórfica sexualmente, lo que significa que los machos adultos son negros y más grandes y pesados (aproximadamente 25%) que las hembras, las cuales son doradas (Crockett y Eisenberg 1987; Rumiz 1990) (Figura 1.3). Cuando nacen, los individuos son de color dorado y a medida que crecen y maduran sexualmente, los machos se van oscureciendo hasta alcanzar el color negro (Rumiz 1990). *Alouatta caraya* es la especie que se distribuye más al sur de los monos aulladores. Habita en el norte de Argentina (Corrientes, Misiones, este de Chaco y Formosa y noreste de Santa Fe), Brasil (Goiás, Mato Grosso, Minas Gerais, Paraná, Rio Grande do Sul y São Paulo), nordeste de Bolivia y Paraguay (Brown y Zunino 1994; Hirsch et al. 2002). En Argentina, esta especie vive en ambientes amenazados debido a la deforestación en la región noreste (Brown y Zunino 1994; Giraud y Moggia 2007; Zunino et al. 2007; Agostini et al. 2012).

El tamaño de los grupos en *A. caraya* es variable, entre 2 a 19 individuos, en donde hay 1-5 machos adultos, 1-5 hembras adultas, junto a individuos subadultos, juveniles e infantes (Rumiz 1990; Kowalewski y Zunino 2004; Zunino et al. 2007). En general, en los ambientes fragmentados de tierra firme predominan los grupos unimacho (1 macho adulto y 1-3 hembras adultas) y en los ambientes de islas donde el bosque es continuo, los grupos son predominantemente multimacho (2-4 machos adultos y 2-5 hembras adultas) (Rumiz 1990; Kowalewski y Zunino 2004; Zunino et al. 2007; Kowalewski 2007).

Figura 1.3. Individuos del mono aullador negro y dorado (*Alouatta caraya*). De izquierda a derecha: Macho adulto, hembra adulta, hembra adulta con infante hembra de 3 meses, hembra juvenil de 2 años.



El período medio de gestación de *A. caraya* es de 187 ± 7 días (N=10) (aproximadamente 6,2 meses) y el intervalo medio entre nacimientos, cuando el infante sobrevive el año de vida, es de 16 meses ± 3.73 meses (N=30) (Rumiz 1990; Kowalewski y Garber 2010). Por lo tanto, las hembras retoman la ovulación y pueden quedar preñadas cuando sus infantes tienen alrededor de 8-10 meses de edad. Además, *A. caraya* presenta al menos dos patrones de nacimientos, lo cual está probablemente relacionado con la disponibilidad del alimento (Zunino 1996; Kowalewski y Zunino 2004). En hábitats donde la disponibilidad de alimento es estacional, los nacimientos están concentrados en los meses con baja disponibilidad de alimentos, pero al momento del destete los infantes encuentran una alta abundancia de alimentos de alta calidad (como hojas nuevas). En cambio, en hábitats donde el alimento está disponible regularmente a través del año, los nacimientos no presentan ningún patrón particular y ocurren indistintamente durante todos los meses (Kowalewski y Zunino 2004). Estos estudios demuestran que las características de historia de vida no son especie-específicas sino que están vinculadas a condiciones ecológicas y sociales (Lee 1996). Por otro lado, Rumiz (1990) sugirió que existen diferencias en el intervalo entre nacimientos de hembras de *A. caraya* que habitan ambientes con disponibilidad de alimento diferente. Este autor

estimó el intervalo entre nacimientos de 16 meses para las hembras que habitan los bosques de tierra firme en el noroeste de la provincia de Corrientes, donde la disponibilidad del alimento es estacional. Si bien la información sobre el intervalo entre nacimientos en hábitats con disponibilidad constante de alimento a través del año es escasa, se estimó un valor medio de 13.2 ± 1.72 meses (N=5) en las selvas continuas de inundación de la provincia de Chaco (Pavé et al. 2010a). En este contexto, diferencias en disponibilidad de alimento pueden afectar el intervalo entre nacimientos y la intensidad del conflicto madre-infante en *A. caraya*.

1.4.1- ¿Es *Alouatta caraya* un buen modelo para estudiar el conflicto madre-infante?

El mono aullador negro y dorado en el noreste argentino constituye un modelo excelente para realizar un estudio comparativo de conflicto madre-infante por diversas razones. En los dos sitios propuestos para llevar a cabo esta investigación, los aulladores, la composición florística y la disponibilidad de alimentos han sido estudiados por más de 15 años y los grupos están habituados a la presencia de observadores. La estructura de la selva en ambos sitios de estudio permite una muy buena visión para el seguimiento de los animales y de sus comportamientos. Existe información sobre algunas características de historia de vida, tamaño y estructura social de los grupos, composición de la dieta, disponibilidad de alimento y estructura y composición de las selvas en ambos sitios de estudio (Rumiz et al. 1986; Rumiz 1990; Bravo y Sallenave 2003; Kowalewski y Zunino 2004; Peker et al. 2006, 2008; Kowalewski 2007; Oklander 2007; Zunino et al. 2007; Pavé et al. 2009; Kowalewski y Garber 2010; Pavé et al. 2012). Estudios comparativos realizados en el noreste argentino mostraron variabilidad fenotípica de esta especie de monos aulladores. Por ejemplo, los grupos de *A. caraya* varían en tamaño y composición, dieta, estacionalidad de nacimientos y frecuencia de infanticidio en diferentes tipos de ambientes forestales (Zunino et al. 1986; 2001; 2007; Rumiz 1990; Kowalewski y Zunino 2004; Kowalewski 2007). Por último, estudios preliminares y observaciones anecdóticas indican la existencia de conflicto madre-infante en ambos sitios de estudio (Pavé et al. 2010a; Raguet-Schofield y Pavé, en prensa).

Dada la variabilidad fenotípica que caracteriza a los monos aulladores (Rumiz 1990; Strier 1996; Clarke et al. 2002; Jones 2005), el estudio de POC en *A. caraya* bajo diferentes condiciones ecológicas permite poner a prueba distintas hipótesis vinculadas a la relación entre el POC y características ambientales y de historia de vida. Aunque los trabajos existentes demuestran la existencia de una diferencia en la disponibilidad de alimento para los aulladores entre diferentes sitios, todavía no se ha comprobado si la baja disponibilidad de alimentos en un sitio con respecto al otro repercute en forma negativa en el *fitness* de los individuos, o inclusive si los aulladores pasan por periodos de desnutrición.

Esta propuesta comprende un estudio a largo plazo del desarrollo de infantes de *A. caraya* y constituye el primer estudio intensivo de conflicto madre-infante en primates neotropicales. El mismo aporta datos originales para la especie y permite la comparación con otras especies del género y con primates del Viejo y Nuevo Mundo.

1.5- Objetivos

Los objetivos de este trabajo de tesis doctoral son los siguientes:

- El objetivo general es estudiar el conflicto madre-infante para comprender su función adaptativa y determinar cómo ciertas variables ambientales, de historia de vida y comportamentales influyen en la intensidad y duración del mismo.
- El objetivo específico es comparar, en *Alouatta caraya*, el comportamiento de los infantes y sus madres en dos sitios del noreste argentino que varían en estructura y composición florística de sus bosques y en la disponibilidad temporal del alimento y analizar si estas diferencias ecológicas afectan la intensidad y duración del conflicto madre-infante.

1.6- Hipótesis (H) y predicciones (P)

Las hipótesis puestas a prueba en este trabajo de tesis y sus predicciones son las siguientes:

H1. La duración del intervalo entre nacimientos (IEN) depende de la calidad y disponibilidad del alimento a lo largo del año.

P1- El IEN será menor en el ambiente donde exista disponibilidad constante de alimento de alta calidad (hojas nuevas y frutos) a lo largo del año.

H2. La intensidad del POC varía según la disponibilidad y calidad de recursos alimenticios.

P2- Se registrará mayor frecuencia de rechazo maternal y *distress* infantil (llantos y berrinches) en el ambiente donde la disponibilidad constante de alimento de alta calidad a través del año les permita a las hembras acortar el IEN y el tiempo de inversión parental.

H3. La duración del POC varía según la disponibilidad y calidad del alimento.

P3- El rechazo maternal y *distress* infantil comenzarán más temprano en el ambiente con disponibilidad constante de alimento de alta calidad a través del año debido a que esta condición le permite a las hembras acortar el IEN.

CAPITULO 2

Metodología general

2.1- Sitios de estudio

El estudio se llevó a cabo en dos sitios cercanos del noreste argentino distantes, en línea recta a 27km: uno es Isla Brasilera, en la provincia de Chaco y el otro es San Cayetano, en la provincia de Corrientes (Figura 2.1). Estos ambientes forestales no varían en temperatura, precipitación, fotoperíodo o latitud, pero sí en disponibilidad y estacionalidad del alimento, estructura y composición florística (Rumiz 1990; Kowalewski y Zunino 2004). El área presenta un clima subtropical, con temperatura media anual de 21.6° C y precipitaciones media anual de 1.200 mm (Rumiz et al. 1986; Servicio Meteorológico Nacional 2000-2004).

2.1.1- Isla Brasilera (IB)

Isla Brasilera (27° 18' S - 58° 38' O) se encuentra a 5 km al sur de la confluencia de los ríos Paraná y Paraguay (Figura 2.1). La isla tiene una superficie de 292 ha, de las cuales aproximadamente 140 ha están cubiertas por selvas y el resto por lagunas y pastizales. La vegetación de la isla corresponde a una selva de inundación continua, dominada por *Banara arguta* (Flacourtiaceae), *Inga uruguensis* (Legumisosae), *Nectandra falcifolia* y *Ocotea diospyrifolia* (Lauraceae) (Rumiz 1990). En un estudio previo, la selva se subdividió en dos comunidades principales, la selva alta ubicada en los albardones, localizados en el centro de la isla y la selva baja en los márgenes de la isla (González 1998); esta división se mantiene en la actualidad (Kowalewski 2007). Posiblemente a causa de que la isla está rodeada por grandes ríos, presenta un microclima uniforme con temperaturas aproximadamente constantes a lo largo del año y con menos días helados, en comparación a tierra firme (Neiff et al. 1985). La isla experimenta inundaciones anuales que varían en intensidad y duración, y por lo tanto la isla puede estar inundada por algunos centímetros o varios metros de agua durante varios días o meses, incluso un año (Franceschi y Lewis 1979; Neiff 1990). Las inundaciones depositan nutrientes y sedimentos a la vegetación de la isla, la cual tiene una alta capacidad de recuperación y resistencia a estas inundaciones periódicas (Eskuche y Fontana 1996). Entre Noviembre de 2009 y Junio de 2010 ocurrió una inundación intensa que inundó completamente Isla Brasilera y por este motivo se suspendió la colección de datos. El agua comenzó a bajar lentamente en Junio de 2010 y el trabajo de campo se retomó en Agosto de 2010.

La selva de la isla produce constantemente hojas nuevas y maduras, por lo tanto existe disponibilidad de alimento a lo largo del año para los monos aulladores (Kowalewski y Zunino

2004). La isla carece de asentamientos humanos permanentes, sin embargo, en las orillas se establecen pescadores de manera temporal, que rara vez se internan en la isla. A lo largo de aproximadamente 15 años de estudios intensivos en este sitio, nunca se observó un evento de predación a los monos aulladores; sin embargo, existen distintas especies animales que podrían preñar principalmente infantes o juveniles de *A. caraya*, como curiyú (*Eunectes notaeus*), ñacurutú (*Bubo virginianus*), aguilucho pampa (*Busarellus nigricollis*), zorros (*Cerdocyon thous*), yaguarundíes (*Herpailurus yaguarondi*) y perros domésticos.

En Isla Brasilera, la densidad ecológica media de *A. caraya* es de 3,25 individuos/hectárea y el tamaño medio de los grupos es de 9,7 individuos (rango= 3-20; 27 grupos) (Kowalewski y Zunino 2004). En el presente estudio, la densidad ecológica fue de 2,74 individuos/hectárea y el tamaño medio de los 5 grupos de estudio fue de 11,2 individuos (rango= 8-14). En el sitio, la cantidad de grupos unimacho (61,54%) es levemente mayor a la de multimacho (38,46%) (Pavé et al. 2012). Los nacimientos ocurren a lo largo del año y el intervalo entre nacimientos, en el caso de infantes que sobreviven el año de vida, es de 14,07 meses (rango=11-17 meses; 15 intervalos) (Kowalewski y Zunino 2004; Pavé et al. 2012). Por otro lado, la mortalidad infantil (desde el nacimiento hasta el año de vida) es de 38% (43 de 113 infantes nacidos) y dentro de las causas que se pudieron reconocer se encuentran el infanticidio producto del reemplazo de machos o de ataques intergrupo (7,96%), el efecto de inundaciones sobre la disponibilidad de alimento (7,08%) y problemas congénitos (1,77%) (Pavé et al. 2012). En Tabla 2.1 se muestran las características principales de Isla Brasilera.

2.1.2- San Cayetano (SC)

La sexta sección rural “San Cayetano” (27° 30’ S - 58° 41’ O) forma parte del Departamento Capital y se encuentra rodeando parte del río Riachuelo (Figura 2.1). La vegetación terrestre conforma una matriz de bosque denso y semidecídúo, bosque ribereño en galería, bosque abierto con palmeras (principalmente *Copernicia alba*, Arecaceae) y pastizales. El bosque semidecídúo que constituye el principal hábitat de los monos aulladores, se encuentra formando parches de vegetación. Este bosque está dominado por *Ficus luschnathiana* (Moraceae), *Handroanthus heptaphyllus* (Bignoniaceae), *Phytolacca dioica* (Phytolaccaceae), *Enterolobium contortisiliquum* y *Gleditsia amorphoides* (Fabaceae) (Rumiz 1990). Estos bosques han sido muy modificados por la tala selectiva, la incorporación de especies vegetales exóticas, el pastoreo debido a la presencia de ganado e incendios intencionales (Zunino et al. 2007). En el área, el invierno (Junio-Agosto) es la época más seca y pueden ocurrir heladas (Rumiz 1990). La estacionalidad climática provoca variabilidad temporal en la disponibilidad de alimento para los monos aulladores; la producción de hojas nuevas baja entre Mayo y Julio y la de frutos entre Julio y Agosto (Kowalewski y Zunino

2004). En cercanía a los parches de monte habitados por los monos, existen asentamientos humanos permanentes. En San Cayetano se han registrado ataques incluso mortales de perros domésticos hacia los monos. Otras especies animales que pueden predar a los monos, principalmente cuando estos cruzan por el suelo de un parche a otro, son los zorros (*Lycalopex gymnocercus*) y yaguarundís (*Herpailurus yaguarondi*).

En San Cayetano, la densidad ecológica media de *A. caraya* es de 1,04 individuos/hectárea, el tamaño medio de los grupos es de 6,82 individuos (rango= 2-19; 34 grupos) y existe un predominio de grupos unimacho (79,4%) en comparación a multimacho (20,6%) (Zunino et al. 2007). En el presente estudio, la densidad ecológica fue de 2,17 individuos/hectárea y el tamaño medio de los 6 grupos de estudio fue de 8,58 individuos (rango= 5-14). Los nacimientos son estacionales (ocurren principalmente entre Marzo y Septiembre) y el intervalo medio entre nacimientos, en el caso de infantes que sobreviven el año de vida, es de 16 meses (rango=12-26 meses; 30 intervalos) (Rumiz 1990; Zunino 1996; Kowalewski y Zunino 2004). Finalmente, la mortalidad infantil estimada es de 35% y la única causa de mortalidad reconocida es el infanticidio producto del reemplazo de machos (Zunino et al. 1986; Rumiz 1990). En Tabla 2.1 se muestran las características principales de San Cayetano.

Figura 2.1. Ubicación de los sitios de estudio, Isla Brasilera (IB) y San Cayetano (SC). Esta figura fue obtenida de Oklander et al. (2010)

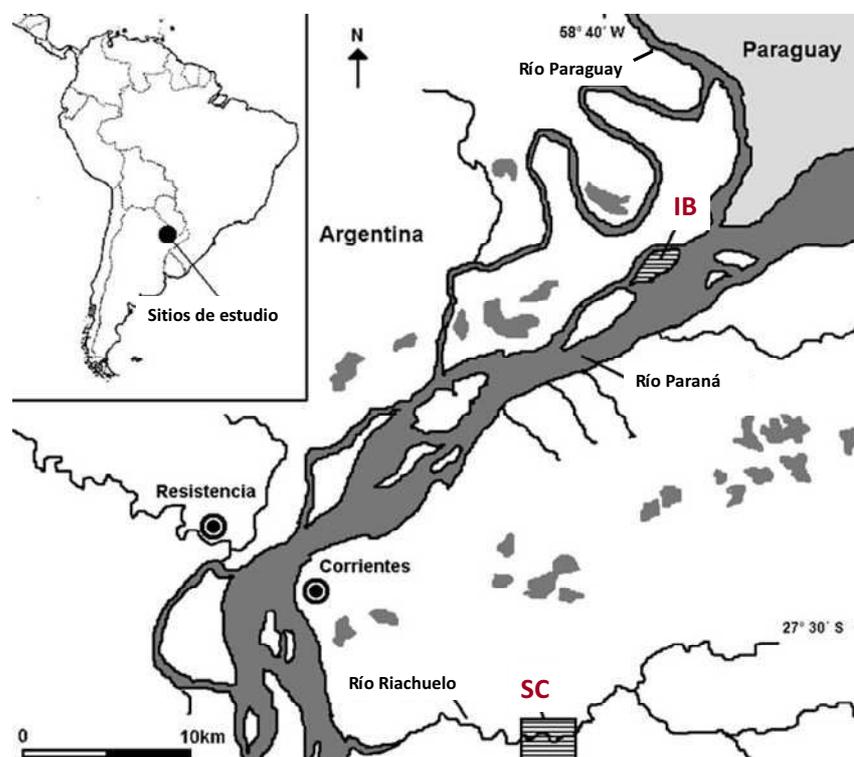


Tabla 2.1. Diferencias ecológicas y demográficas entre los sitios de estudio.

Sitio	Isla Brasilera	San Cayetano
Hábitat	Selva de inundación (Chaco)	Bosque semidecídúo (Corrientes)
Clima	Microclima uniforme	Estacionalidad climática
Inundaciones	Inundaciones periódicas	Lechos antiguos de ríos
Vegetación	- Selva continua - Baja diversidad y riqueza de especies - Presencia de árboles, arbustos y enredaderas - Menor densidad de árboles - DAP (diámetro a altura de pecho) > a 30 cm	- Bosque en parches rodeados por pastizales - Alta diversidad y riqueza de especies - Menor presencia de arbustos y enredaderas - Mayor densidad de árboles - DAP entre 10-30 cm
Predación	No hay predación	Bajo nivel de predación
Densidad	3,25 individuos/hectárea	1,04 individuos/hectárea
Tamaño de grupo	9,7 individuos	6,82 individuos
% de grupos multimacho	38,46%	20,6%
Nacimientos	a lo largo de año	estacionales (Marzo-Septiembre)
Intervalo entre nacimientos	14,07 meses	16 meses
Mortalidad infantil	38,05%	35%

2.2- Estudios ecológicos

2.2.1- Fenología vegetal

Para determinar la disponibilidad y estacionalidad de los recursos alimenticios, se realizó en cada sitio de estudio un registro fenológico mensual de las especies vegetales principales en la dieta de *A. caraya*. Los datos fenológicos se tomaron en cada mes en que se colectaron datos comportamentales. En cada sitio, se relevaron mensualmente 10 individuos por especie. Los árboles siempre fueron los mismos y se marcaron con un número colocado en placas de aluminio para poder ser reconocidos. Se seleccionaron individuos maduros que no mostraban signos obvios de enfermedad; en caso de evidencia de enfermedad o muerte estos individuos fueron reemplazados por otros. En Isla Brasilera se estudiaron 11 especies vegetales y en San Cayetano 17 especies que representaron el 84 y 71%, respectivamente, de la dieta de los monos. Para estimar la presencia y abundancia de cada estructura vegetal (brote, hoja nueva, hoja madura, flor, fruto maduro, fruto inmaduro) se utilizó una escala relativa entre 0 (ausencia total de fenofases) y 4 (100% de disponibilidad de fenofases) en cada individuo de la misma especie. Estas estructuras se pueden clasificar en alimentos de alta y baja calidad de acuerdo a sus propiedades. Los primeros corresponden a los frutos que aportan azúcares no estructurales (fuente de energía) y las hojas nuevas por su alto contenido de proteínas, humedad, su mayor digestibilidad y su menor cantidad de compuestos secundarios (Milton 1980; Zunino 1996). Por el contrario, las hojas maduras se consideran elementos de baja calidad debido al menor contenido de humedad y proteínas necesarios para los aulladores, la menor digestibilidad y porque además estas estructuras tienen frecuentemente un mayor contenido de compuestos secundarios (Milton 1980; Zunino 1996).

Con los valores de disponibilidad de los individuos de cada especie obtenidos por mes de estudio, se obtuvo un índice fenológico por especie (IFE); para lo cual se promediaron los valores de disponibilidad de los 10 individuos de cada especie estudiados para cada mes y estructura vegetal. Este índice brinda información sobre la disponibilidad mensual de recursos alimenticios para los monos aulladores. Este índice permite también obtener información sobre la variación estacional de la disponibilidad de las estructuras vegetales y fue utilizado en estudios previos realizados en ambos sitios de estudio (Zunino 1989; Kowalewski y Zunino 2004; Kowalewski 2007; Raño 2010). Además se obtuvo el índice de abundancia mensual (IAM) de cada estructura vegetal por especie vegetal, que muestra la contribución de cada especie a la producción mensual del bosque (Sayers y Norconk 2008) y fue utilizado previamente (Pavé et al. 2012). Una vez calculado este índice por especie, se promediaron los valores de todas las especies vegetales de cada mes por separado. La fórmula de este índice es la siguiente:

$$IAM = IFE_i \times \text{área basal}_i$$

donde IFE = promedio A_i/n_i (A_i es la abundancia mensual de cada estructura vegetal; n_i es el número de individuos); área basal_i es el área del tronco a la altura de pecho en m^2/ha , todos para la especie i .

2.2.2- Condiciones abióticas

Para cada mes se calculó un valor promedio de temperatura que incluye los días en que se realizó el seguimiento de los monos y además se obtuvo el valor total mensual de precipitación para el periodo de estudio (Septiembre 2008-Noviembre 2010) del Servicio Meteorológico Nacional. Para ambos sitios de estudio se utilizaron los valores de la estación Corrientes Aero ($27^\circ 45' S-58^\circ 76' O$) ubicada a 18 km NO de San Cayetano y a 17 km SE de Isla Brasilera. Estos datos se utilizaron para comparar la variación de temperatura y precipitación con la variación mensual de la disponibilidad de alimento, el patrón de nacimiento y el patrón de actividad de la diada madre-infante.

2.3- Sujetos y grupos de estudio

En total se estudió el comportamiento de 37 díadas madre-infante. En Isla Brasilera se estudiaron 16 díadas pertenecientes a 5 grupos y en San Cayetano se estudiaron 21 díadas pertenecientes a 6 grupos. La composición y tamaño de los grupos se detallan en la tabla 2.2.

Tabla 2.2. Composición y tamaño de los grupos estudiados al comienzo del seguimiento de los infantes.

Isla Brasilera										
	MA	MSA	HA	HSA	MJ	HJ	MI	HI	ISD	total
Casa Quebracho 2009	3	1	3	1		3	2		1	14
Empanada 2008	2		3		3	1	2			11
Empanada 2010	1		2	1	1			1		6
Gritones 2008	1		3		3		1			8
Gritones 2010	1	2	3		1		2	1		10
Marley 2008	2		3		2	2	2	1		12
Marley 2010	2	4	1	1	1	2		1		12
Xeneizes 2008	1	1	2	1	3	2	2			12
Xeneizes 2009	1	2 [‡]	2	3	2		2 [‡]	1		13
San Cayetano										
Alicia 2008	2		4		2	2	2	1		13
Alicia 2009	2		4		4	2		2		14
Alicia 2010	2		4		4	3		1		14
Bety 2009	1		2				2			5
Huerta 2008	2		2	2	1	2		2		11
Huerta 2009	1		2	2	1	3	1	1		11
Huerta 2010	1		2	3	1	3	2			12
Media Luna 2008	1		3	1		1	2			8
Media Luna 2009	1		3 [†]	1*	1	1	1	1		9
Sena 2009	1	1	2		2			1		7
Tacuara 2009	2 [°]		2	1				1		6
Tacuara 2010	1		2	1		1	1			6

MA: Machos adultos, MSA: Machos subadultos, HA: Hembras adultas, HSA: Hembras subadultas, MJ: Machos juveniles, HJ: Hembras juveniles, MI: Machos infantes, HI: Hembras infantes, ISD: Infantes de sexo desconocido. [‡]Un MSA desaparece en Junio 2009. [‡]Un MI desaparece en Junio 2009. [†]Una HA (vieja) desaparece en Febrero 2010. *La HSA desaparece en Marzo 2010. [°]Un MA desaparece en Febrero 2010.

El área de acción de los grupos de estudio en San Cayetano fue en promedio de $7,26 \pm 4,09$ ha (Alicia: 11,4 ha; Bety: 0,75 ha; Huerta: 11,4 ha; Media Luna: 9 ha; Sena: 2,8 ha; Tacuaral: 8,2 ha). De los grupos de estudio en SC, 3 (Alicia, Sena y Tacuaral) vivían en un mismo fragmento de bosque y cada grupo superponía su área de acción con 2 o 3 grupos vecinos. Huerta utilizaba 3 fragmentos de bosques y en 1 de estos fragmentos superponía su área de acción con un grupo vecino. Bety utilizaba en exclusivo 2 fragmentos. Por último, Media Luna utilizaba 1 fragmento y superponía su área de acción con un grupo vecino. En Isla Brasilera, el área de acción de los grupos de estudio fue en promedio de $4,08 \pm 1,01$ ha (Casa Quebracho: 4 ha; Empanada: 4,2 ha; Gritones: 4,5 ha; Marley: 2,3 ha; Xeneizes: 5,4 ha); en este caso todos los grupos superponían sus áreas de acción con 2 o 3 grupos vecinos. Los grupos de estudio fueron reconocidos por su ubicación y porque algunos individuos de cada grupo presentaban marcas naturales (patrón de coloración, cortes en orejas, cicatrices, presencia de carnosidades, pigmentación en algún área del cuerpo) o marcas artificiales (caravanas en orejas, tobilleras de colores) (Figura 2.2). Los grupos de estudio tuvieron 1 o más machos adultos (unimacho o multimacho, respectivamente) y 2 o más hembras adultas (multihembra). En San Cayetano se estudiaron 10 infantes hembras y 11 machos. Por su parte, en Isla Brasilera se estudiaron 4 infantes hembras, 10 infantes machos y 2 infantes de sexo desconocido (Tabla 2.3-al final del capítulo). En todos los casos, las madres de los infantes eran hembras multíparas y algunas de ellas tuvieron entre 1 y 3 infantes durante el estudio que formaron parte de los sujetos de estudio (Tabla 2.3-al final del capítulo).

Figura 2.2. Marcas naturales y artificiales de los individuos pertenecientes a los grupos de estudio.



La clasificación de los individuos por edad y sexo se realizó siguiendo los criterios de Rumiz (1990) y Kowalewski (2007). Sin embargo, se hicieron algunas modificaciones con respecto al período infantil. La clasificación sexo-etaria que se empleó fue la siguiente:

- Infantes (0-1 año): Se utilizó como criterio de período infantil desde el nacimiento hasta que el individuo alcanza el año de vida (donde 0 es el mes de nacimiento y 11 es el último mes del período infantil), este mismo criterio fue utilizado por Crockett y Rudran (1987) para *A. seniculus* y por Clarke (1990) para *A. palliata*. Si bien el período de lactación de los individuos de estudio varió entre los 7 y 13 meses de edad, los individuos de 7-11 meses se comportan como infantes y no como juveniles totalmente independientes de su madre. Los infantes nacen con escaso pelaje y por lo tanto es bien visible la piel rosada. Durante los primeros días de vida mantienen la cola enrollada y permanecen en el vientre de la madre. En el transcurso de unas semanas crece el pelaje, de color marrón muy claro o dorado. A partir de los 3 meses aproximadamente los machos se vuelven paulatinamente más oscuros que las hembras, siendo más notorio el cambio de coloración en la frente, cabeza y espalda. Además cambia la forma del pelaje de la cabeza, en los machos se hace prominente y cuadrada en la frente y se destaca más la barba, en comparación a las hembras. Generalmente a partir de los 4 meses, en algunos individuos incluso desde el nacimiento, se puede distinguir el sexo de los infantes, siendo más notorio en el caso de las hembras por la presencia del clítoris largo y delgado. Estas características de coloración y forma del pelaje facial y distinción de los genitales, además del comportamiento, ayudaron a determinar la edad de aquellos infantes que no fueron estudiados desde su nacimiento.
- Juveniles (1-3 años en hembras, 1-4 años en machos): En general estos individuos ya están destetados, aunque algunos siguen intentando amamantarse. Las hembras tienen clítoris largo y delgado, labios vulvares angostos y color de pelaje más claro que las hembras adultas. Los machos son de mayor tamaño que las hembras a la misma edad. Además, los machos se oscurecen de manera gradual comenzando por la frente, cabeza, hombros, miembros anteriores y posteriores y este cambio finaliza cuando se hacen completamente oscuros.
- Subadultos (3-4,5 años en hembras, 4-5 años en machos): Son individuos no reproductivos aunque a esta edad comienzan a copular. Las hembras tienen el clítoris corto y grueso y el tamaño corporal es menor al de las hembras adultas. Los machos son de tamaño similar al de las hembras adultas, tienen testículos blanquecinos y pelaje marrón o negro con algunos sectores más claros.
- Adultos (a partir de 4,5-5 años en hembras- después del primer parto-, desde los 5 años en machos): Son individuos reproductivos. Las hembras tienen el clítoris apenas perceptible, labios vulvares anchos con pigmentación irregular, signos de amamantamiento (desarrollo mamario y/o pezones alargados) y pelaje corporal dorado siendo en el dorso más oscuro. La existencia de

pezones alargados permite distinguir si una hembra preñada es múltiparas o por el contrario, primípara (sin pezones alargados). Los machos son completamente negros, tienen testículos anaranjados y son de mayor tamaño que las hembras.

2.4- Datos de Historia de vida

La fecha de nacimiento de los infantes se estimó (en un periodo de 15 días) teniendo en cuenta características físicas del infante (tamaño corporal y cantidad y color del pelaje) y en el caso de infantes que nacieron en los grupos en que se estaban colectando datos, se tuvo en cuenta la última fecha en que se siguió a ese grupo y la fecha en que se observó por primera vez el nuevo infante. Se registró la distribución mensual de nacimientos en cada sitio de estudio, dividiendo el número de infantes nacidos en cada mes por el número de hembras adultas presentes en los grupos observados cada mes, siguiendo a Crockett y Rudran (1987a) y Kowalewski y Zunino (2004). Este control se realizó debido a que el número de grupos estudiados por mes entre Septiembre de 2008 y Noviembre de 2010 difirió mes a mes.

El intervalo entre nacimientos se calculó para hembras cuyos infantes sobrevivieron al periodo infantil (12 meses). Debido a que los infantes nacieron a lo largo del año en ambos sitios de estudio, no se pudo evitar que existan diferencias de disponibilidad de fenofases por especie por estación. Por lo tanto, en una determinada edad, los diferentes infantes estudiados encontraron distintos alimentos. Cuando un individuo menor o igual a 12 meses desapareció de su grupo, se asumió su muerte debido a que por más de 10 años de estudio en ambos sitios, nunca observamos un individuo menor o igual a 1 año de edad emigrar de su grupo. El mes de muerte se asignó a aquel en que no se encontró al inmaduro en su grupo. La tasa de mortalidad infantil para cada sitio de estudio se calculó como el número de infantes que desaparecieron en un mes dividido por el número de infantes presentes en el mes previo, siguiendo a Pavé et al. (2012). Debido a que se observaron ataques y desapariciones de infantes asociados a ataques de machos adultos, se consideró que ocurrió un infanticidio cuando observamos un ataque que condujo a la muerte del infante. Finalmente, se consideró un infanticidio sospechado cuando un infante desapareció durante los 2 primeros meses luego de que un nuevo macho inmigró en un grupo y reemplazara al macho adulto central (considerado el reemplazo como la expulsión del macho previo), siguiendo a Izawa y Lozano (1991), Crockett (2003) y Fedigan (2003). Debido a que no se realizaron estudios genéticos de los individuos de estudio (infantes y adultos), no fue posible determinar la paternidad de los infantes que murieron debido a infanticidios.

2.5- Datos comportamentales

2.5.1- Obtención de datos

Los datos comportamentales de las 37 díadas madre-infante estudiadas se tomaron entre Septiembre de 2008 y Noviembre de 2010 (27 meses). Los datos se tomaron de manera mensual, asignando un día de observación por díada, desde la mañana (aprox. 6:20 hs en verano y 7:30 hs en invierno) hasta el atardecer (aprox. 19:30 hs en verano y 18:30 hs en invierno). Los monos fueron observados mediante el uso de binoculares (8 x 40), aunque no siempre fue necesario utilizarlos debido a la baja altura en que los animales se encontraban. Los datos se colectaron con ayuda de asistentes de campo entrenados (entre 1 y 3 asistentes por mes). Siempre que fue posible se comenzó el estudio desde el mes de nacimiento (N= 11 infantes en SC, 4 infantes en IB), aunque en otros casos se comenzó el estudio meses después del nacimiento. En ambos casos, los infantes fueron estudiados hasta alcanzar el año de vida o hasta su desaparición, muerte, o surgimiento de lesión física (Liza del grupo Sena de SC sufrió una dislocación de uno de sus brazos en el mes 3 de vida y sobrevivió por lo menos hasta los 6 meses). Además, 3 infantes de SC (Cs, CC y Tevez) y 2 infantes de IB (Tania, Zoe) que nacieron en 2010, solo fueron estudiados durante los primeros meses de vida hasta que se completó el cronograma previsto.

Para registrar el comportamiento y las interacciones de madres e infantes se emplearon en forma complementaria y de manera continua durante el día de muestreo, los métodos de animal focal y puntos de muestreo instantáneos (Altmann 1974). Con el método animal focal se obtuvo la duración y ocurrencia de las actividades de los infantes y sus madres con respecto al patrón de actividad, interacciones sociales, conflicto madre-infante, altura y especie vegetal utilizada. Con esta información se comparó el patrón de actividad entre ambas clases etarias. En cambio, con los puntos de muestreo instantáneos se obtuvieron medidas de relaciones espaciales entre el infante y el resto de los individuos del grupo a lo largo del período infantil. Los puntos se tomaron cada 5 minutos durante el muestreo focal y se registró: a) actividad del infante, especie vegetal y altura en la que se encontraba; b) actividad de la madre y distancia entre el infante y su madre: 0 m (en contacto ventral, dorsal, lateral u otro y en contacto pero el infante está sobre la rama del árbol), \leq 0,5 m (infante al alcance de su madre), 0,5-2 m, 2-5 m, 5-10 m y >10 m; c) identidad, distancia al infante y actividad del individuo más cercano al infante, en el caso de que el individuo más cercano no sea la madre. Estos datos se tomaron siguiendo a estudios previos (ej: Altmann 1980; Hauser y Fairbanks 1988; Arroyo-Rodríguez et al. 2007). El muestreo mensual permitió registrar los cambios que se produjeron en el desarrollo de los infantes (independencia motriz y nutricional) y en la relación madre-infante. Durante los 2 o 3 primeros meses (meses 0 a 2), una sola persona tomaba datos de una díada madre-infante y a partir de los meses 2 o 3 del infante, una persona colectaba datos del infante (siempre que fue posible esta actividad estuvo a cargo de la responsable de la tesis

doctoral) y otra persona (un asistente de campo) colectaba datos de la madre. Dependiendo de la cantidad de asistentes disponibles por mes, no siempre se pudo colectar datos de ambos, madres e infantes, en los grupos donde había 2 o 3 días para estudiar y en estos casos se priorizó el seguimiento de los infantes. De todas maneras, siempre que el infante estuvo en contacto con su madre, se registraron estas interacciones a través de los métodos descriptos.

Las categorías de comportamiento registradas y la definición de las mismas se detallan a continuación:

Actividades generales

- Movimiento (Mov): cuando el individuo se desplaza dentro de un mismo árbol o entre árboles.
- Descanso (Desc): cuando el individuo se mantiene quieto, sentado o acostado, con los ojos abiertos o cerrados.
- Alimentación (Alim): cuando el individuo busca, manipula, ingiere y traga alimentos sólidos. Incluye los desplazamientos cortos que realizan los individuos entre bocados en el mismo árbol. Se registra la especie vegetal y la parte consumida (hoja madura, hoja nueva, flor, fruto maduro, fruto inmaduro, corteza, tallo, peciolo, néctar). Incluye el consumo de agua, ya sea de lagunas o de agujeros de árboles.
- Exploración (Expl): cuando un individuo se encuentra sentado o parado y manipula y/o se lleva a la boca distintos objetos como hojas y ramitas. Este comportamiento es más común en infantes y juveniles.
- Movimiento-exploración (Mov-Expl): cuando un infante se mueve mientras manipula objetos como hojas y ramitas. Este comportamiento se expresa durante el periodo infantil.
- Juego individual (JI): cuando un individuo, infante o juvenil, se mueve, corre, salta, sin ninguna dirección en particular y lo hace en un mismo árbol o entre 1 o 2 árboles cercanos.
- Colgado de cola (Cc): cuando un individuo permanece colgado de su cola, ya sea quieto o moviéndose de un lado a otro; el extremo de la cola se encuentra enrollado en una rama. Este comportamiento es característico de los infantes.
- Otras (O): orinar y defecar.

Actividades sociales generales

- Juego social (JS): cuando 2 o más individuos están involucrados en interacciones lúdicas. Incluye persecuciones, mordidas y manotazos. Generalmente estos comportamientos van acompañados de vocalizaciones características. Sin embargo también se registra si alguno de los individuos emite vocalizaciones de tipo queja (individuo que además intenta alejarse). Si previamente al juego, existe una invitación a juego (un individuo se aproxima a otro y lo toca o agarra la cola, le vocaliza y

mueve la cabeza en ambas direcciones) también se registra este comportamiento. Se registra quiénes participan en el juego.

- Acicalamiento (Ac): cuando 2 o más individuos se inspeccionan el pelaje en busca de ectoparásitos y extraen y/o consumen los mismos. Se registran los individuos que participan y la dirección de la interacción.
- Sexual (S): cuando un individuo toca o huele los genitales de otro individuo del sexo opuesto.
- Cópula (Co): cuando se produce el coito entre 2 individuos (incluye montada, intromisión y movimiento), con una duración aproximada de 40 segundos (Kowalewski y Garber 2010). Se registran los individuos que participan.
- Movimiento de cópula (MCo): cuando un individuo realiza movimientos de cópula sobre otro pero no existe intromisión. En general tiene una duración menor a 40 segundos. Se registran los individuos que participan.
- Aullido (Al): cuando los individuos, generalmente en conjunto, emiten las vocalizaciones fuertes características de la especie de primates en estudio.
- Vocalización de perdido (Vp): es una vocalización característica que emiten los individuos cuando se encuentran lejos del resto del grupo.
- Interacción agonística (Iag): cuando 2 o más individuos interaccionan físicamente de manera agresiva mediante manotazos y mordidas y/o emiten vocalizaciones fuertes tipo grito (consideradas no afiliativas), pero en ningún caso ocasionando heridas. Incluye suplantaciones (un individuo ocupa el lugar de otro), persecuciones, marcar con cuello (cuando un individuo adulto frota su cuello en una rama) y peleas (cuando 2 individuos distantes a 0,2-0,5 m se sacuden ramas unos a otros y vocalizan fuerte e inclusive pueden manotearse y morderse). Para el caso de una madre, incluye cuando le vocaliza, aleja, manotea, le muestra los dientes o muerde a otro individuo que toca o intenta tocar a su infante.

Actividades sociales relacionadas a los infantes

- Traslado (T): cuando el infante es transportado por la madre u otro individuo. Se registra quién traslada al infante y el tipo de traslado, ventral (Tv), dorsal (Td), lateral (Tl).
- Amamantamiento (Am): cuando el infante tiene la boca en contacto con el pezón de la madre o de otra hembra adulta (alo-madre). Cuando el infante pierde contacto oral con el pezón por 5 o más segundos, el encuentro se considera finalizado. Aunque se desconoce si realmente existe transferencia de leche (Cameron 1998), este criterio es utilizado en la mayoría de los estudios de infantes (ej: Altmann 1980; Clarke 1990; Lycett et al. 1998; Pavé et al. 2010a) debido principalmente a que es difícil observar en detalle la boca del infante y distinguir si este se

encuentra ingiriendo, en estudios de campo. Se registra quien termina el encuentro y de qué manera (pasivo o rechazo agresivo-no agresivo).

- Intento de amamantamiento (ITT): cuando el infante toca o muerde el cuerpo de la madre (ITTm) u otra hembra (ITTa) en el área cercana a la mama, intenta acercar su boca al pezón y/o emite una vocalización característica de este comportamiento. Se registra la actividad de la hembra de la cual quiere amamantarse y la respuesta de ella. De todos modos, no siempre que los infantes lactaron se registró este comportamiento, porque en muchos casos no fue una solicitud notoria, el infante directamente se acercaba al pezón de la hembra adulta y lactaba.

- Fuera de vista lactación (FVL): cuando el infante está junto al vientre de la madre u otra hembra adulta pero se desconoce si esta lactando debido a que su cara no está visible.

- Rechazo (R): cuando la madre u otro individuo le niega al infante establecer contacto, trasladarlo o acceder al pezón para amamantarse. Incluye, además, cuando la madre u otra hembra finaliza un encuentro de lactación alejando al infante del pezón. El rechazo puede ser: rechazo agresivo (Ra), cuando la madre aleja de manera agresiva, muerde, tira de los pelos, le muestra los dientes y/o vocaliza al infante, pero sin ocasionar heridas en el infante; rechazo no-agresivo (Rna), cuando la madre aleja suavemente al infante, se aleja del infante, se coloca con el pezón inaccesible, obstruye el acceso al pezón con un brazo, le da la espalda o acicala al infante; rechazo (Rec), cuando se desconoce el tipo de rechazo.

- Llantos (Ll) y berrinches (Be): son vocalizaciones emitidas por el infante en respuesta al rechazo maternal, cuando el infante no obtiene respuesta de la madre, cuando los infantes se quedan atrás mientras todo el grupo se mueve o cuando el infante se pelea con otro miembro del grupo. Los berrinches incluyen vocalizaciones fuertes, pequeños saltos junto a la madre y mordidas a ella.

- Establecer contacto: cuando la madre se aproxima al infante iniciando el contacto (1) o viceversa (0).

- Romper contacto: cuando la madre se aleja del infante terminando el contacto (1) o viceversa (0).

- Movimiento-llantos (Mll): cuando el infante se desplaza generalmente detrás de otro individuo y emite vocalizaciones. Este comportamiento en general lo realiza para ser transportado.

- Interés (In): cuando un individuo que no es la madre toca, abraza, agarra la cola, huele o fija la vista en un infante.

- Cuidado (Cu): cuando un infante se encuentra quieto sobre un individuo que no es la madre y el individuo se encuentra haciendo una actividad que no es traslado, por ejemplo descansando. El infante puede estar en posición ventral o dorsal y el individuo que lo sostiene puede estar o no abrazando al infante. Algunos autores lo denominan confort (ej: Calegario-Marques y Bicca-Marques 1993).

- Puente (Pu): cuando un individuo, madre u otro, hace un puente entre 2 ramas para permitir que el infante pase sobre el de un árbol a otro.
- Interacciones afiliativas (imaf): cuando una hembra adulta toca/abrazo/inspecciona a su infante.

Se obtuvieron un total de 3.732 horas de observación, de las cuales 2.297 horas corresponden a focales de infantes (1.586 hs para SC y 711 hs para IB) y 1.435 horas corresponden a focales de madres (989 hs para SC y 446 hs para IB). Aproximadamente se colectaron $10 \pm 1,5$ hs de observación por infante y por madre durante cada mes de vida de los infantes. Además se obtuvieron un total de 27.588 puntos de muestreo instantáneos (19.081 puntos para SC y 8.507 puntos para IB); aproximadamente 100 puntos por infante por mes de vida. La diferencia entre los datos obtenidos para San Cayetano e Isla Brasilera se debe al periodo sin estudio en Isla Brasilera debido a la inundación ocurrida entre Noviembre 2009 y Junio 2010. Las horas y los puntos de muestreo instantáneos obtenidos por infante se detallan en la tabla 2.3 (al final del capítulo). Las horas obtenidas por madre se detallan en la tabla 2.4 (al final del capítulo).

2.5.2. Análisis de datos

Para comparar los comportamientos entre los 2 sitios de estudio y obtener la frecuencia por hora de cada comportamiento por mes de vida del infante, se sumaron los comportamientos de cada día madre-infante por mes de vida de los infantes y se dividieron por el tiempo total de observación. Para evaluar la relación entre disponibilidad de alimento e intensidad del POC se realizaron junto al estudio de disponibilidad de ítems alimenticios, las siguientes comparaciones mensuales entre los sitios de estudio para cada mes de vida del infante: tiempo invertido en las distintas actividades por parte de los infantes, tiempo en contacto, frecuencia de rechazo maternal y *distress* infantil, frecuencia de establecer/romper contacto, siguiendo a Hauser y Fairbanks (1988) y Lycett et al. (1998). Para estimar la intensidad del conflicto madre-infante se midieron dos tipos de rechazos maternales. Por un lado, la frecuencia absoluta de rechazos (es decir, todas las instancias en que las madres rechazaron los intentos de amamantamiento, cuidado/confort y traslado de los infantes). Por otro lado, la frecuencia relativa de rechazo maternal de amamantamiento se obtuvo dividiendo la frecuencia de rechazo por la frecuencia total de intentos de amamantamiento. Esta medida refleja la proporción de intentos del infante para acceder al pecho de la madre que son rechazados por ella y se expresa como el número de rechazos por día de observación. La frecuencia relativa de rechazo maternal solo se obtuvo con respecto a los intentos de amamantamiento debido a que estos son los más conspicuos, en relación a los intentos de cuidado y traslado, para lo cual se registró la actividad que estaba haciendo la madre cuando rechazó al infante. Además se midió el tiempo invertido en *distress infantil* (tiempo de llantos y berrinches por día de observación) y el

tiempo en contacto (porcentaje de puntos de muestreo instantáneo en que cada día madre-infante está en contacto físico durante cada mes de vida del infante), siguiendo a Locke-Haydon y Chalmers (1983), Hauser y Fairbanks (1988), Gomendio (1991) y Schino et al. (2001). Por último, se estimó el papel jugado por madres e infantes en establecer y romper el contacto durante los 2 y 11 meses de vida del infante, utilizando la fórmula de Hinde y White (1974), siguiendo a Hauser y Fairbanks (1988), Schino et al. (2001) y Bentley-Condit (2003). Estos análisis no se realizaron entre los meses 0 y 1, debido a que los infantes pasan gran parte del tiempo junto a sus madres. La fórmula es la siguiente:

$$\frac{\text{Infante EC}}{\text{Infante EC} + \text{Madre EC}} \times 100 - \frac{\text{Infante RC}}{\text{Infante RC} + \text{Madre RC}} \times 100$$

donde EC es establecer contacto y RC romper contacto.

Se calcularon promedios mensuales para todos los individuos presentes por edad como unidades de análisis. Debido a que las horas de observación y los puntos de muestreo obtenidos no fueron iguales para todos los individuos estudiados, fue necesario hacer ajustes para comparar las actividades entre los meses de edad de un mismo individuo y entre individuos distintos. En el caso de los focales, el tiempo dedicado en cada actividad fue ajustado por el tiempo total en que cada individuo (infante o madre) fue observado. Lo mismo se hizo para los datos obtenidos con los puntos de muestreo.

2.6- Análisis estadísticos

Las hipótesis planteadas fueron analizadas utilizando distintos test con un nivel de significancia de 0,05 para pruebas de hipótesis de una cola (Sokal y Rohlf 1995; Zar 1999). Se utilizó el modelo lineal mixto (LMM) (Zuur et al. 2009) para comparar la disponibilidad de estructuras vegetales y el intervalo entre nacimientos entre los ambientes y examinar si existen diferencias entre las distintas edades de los infantes con respecto a patrón de actividad e interacciones sociales dentro de un mismo sitio de estudio y entre los sitios. Estos análisis se realizaron con el LMM debido principalmente a que éste controla las medidas repetidas de un mismo individuo en diferentes periodos muestrales, utilizando la identidad de cada infante o de cada ejemplar de una especie arbórea como variable aleatoria. Además, previamente a su utilización se realizaron observaciones gráficas de la distribución de los datos y las mismas sugerían que no presentaban una marcada asimetría. En todos los análisis con el LMM la variable aleatoria se modeló como una modificación del intercepto. Se realizaron regresiones y correlaciones mediante el coeficiente de correlación de Spearman (Siegel y Castellan 1988; Zar 1999). Todas estas

pruebas se realizaron con los programas Statistica 7.0 (StatSoft 2004) e IBM SPSS Statistics 19. También se utilizó la estadística circular (Zar 1999) con el programa Oriana 4.01 (Kovach 2012) para analizar picos mensuales de nacimientos y de disponibilidad de los recursos vegetales. La estadística circular permite examinar la distribución de datos como meses del año, donde no existe un punto 0, sino que el eje se divide igualmente en ángulos $\leq 360^\circ$ (Zar 1999). De todas maneras, los test utilizados en cada análisis serán detallados con precisión en el apartado de Resultados de cada capítulo.

Tabla 2.3. Horas de observación y puntos de muestreo instantáneos para los infantes estudiados en los sitios de estudio, Isla Brasilera y San Cayetano.

Grupos en IB	Infante	Sexo	Mes de nacimiento	Madre	Total de horas de observación y Puntos de muestreo por edad de los infantes (en meses)												
					0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	total
Casa Quebracho	Teo	macho	Marzo 2009	Sofia	0	0	0	0	0	10,04 121	9,35 115	12,06 147	0	0	0	0	31,46 383
	Alejo	macho	Abril 2009	Isabel	0	0	0	0	10,05 121	9,32 117	11,12 137	0	0	0	0	30,49 375	
	CE	descon.	Sept. 2009	Ester	10 120	11,27 138	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	21,27 258
Empanada	Roque	macho	Sept. 2008	Humita	0	0	8,51 107	9,24 118	11,09 139	8,41 108	10,06 119	10,13 115	8,45 106	9,51 118	9,27 114	10,06 124	96,36 1168
	Piti	macho	Enero 2008	Frita	0	9,19 114	10,45 127	9,19 114	9,17 106	9,39 115	9,26 112	8,19 101	⚡				66,06 807
	Zoe	hembra	Julio 2010	Humita	0	10,03 121	10,40 130	10,02 123	9,50 118	0	0	0	0	0	0	0	40,36 492
Gritones	Sapucai	macho	Marzo 2008	Monga	0	0	0	0	0	0	19 213	19,40 223	0	11,34 140	⚡		50,15 576
	Ulises	macho	Oct. 2008	Lola	0	10,10 118	11,46 141	10,34 131	10,13 120	9,53 119	9,40 117	10,24 125	⚡				72,41 871
	Niko	macho	Junio 2010	Lola	0	0	9,58 121	⚡									9,58 121
Marley	Juan	macho	Abril 2008	Ines	0	0	0	0	0	0	0	0	10,38 130	8,19 101	10,05 122	10,12 123	39,14 476
	Lara	hembra	Marzo 2008	Greta	0	0	0	0	0	0	0	0	7,19 83	10,17 121	8,18 102	9,21 104	35,16 410
	CG ^o	descon.	Julio 2009	Greta	10,10 122	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10,10 122
	Tania	hembra	Agosto 2010	Diente	10,03 121	10,17 124	9,30 115	9,58 120	0	0	0	0	0	0	0	0	39,49 480
Xeneizes	Simon	macho	Junio 2008	Gorda	0	0	0	0	0	0	11,19 138	11,10 130	8,42 110	10,57 134	8,16 100	9,34 115	61 727
	Jose*	macho	Junio 2008	Josefa	0	0	0	0	0	0	11,10 129	11,27 138	9,08 107	11,15 136	8,09 98	9,43 112	60,54 720
	Uma	hembra	Abril 2009	Ana	7,11 81	8,39 105	10,21 125	8,37 105	10,12 123	⚡							45 556
N° de infantes estudiados por edad y N° total					4	6	7	6	6	5	8	7	5	6	5	5	16
Horas totales de observación por edad y Horas totales					37,25	59,56	71,52	57,56	60,48	47,50	91,31	83,22	44,34	62,14	44,17	48,56	711
Puntos de muestreo por edad y Puntos de muestreo totales					463	727	870	735	755	594	1112	1031	562	757	563	603	8507

‡ significa mes de muerte del infante. ° CG desapareció del grupo junto a su madre Greta. * Jose quedó huérfano en los primeros días de Septiembre de 2008 y fue adoptado por la hembra adulta Gorda. El comienzo del estudio en Gorda y los 2 infantes (Simon y Jose) comenzó en Septiembre 2008 (Mes 3 de los infantes) pero debido a que ambos infantes tenían la misma edad y sexo, fue imposible diferenciarlos hasta el mes 6.

Grupos en SC	Infante	Sexo	Mes de nacimiento	Madre	Total de horas de observación y Puntos de muestreo por edad de los infantes (en meses)												
					0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	total
Alicia	Benito	macho	Agosto 2008	Gorda	0 0	0 0	0 0	10,23 128	8,22 105	10,44 131	9,31 124	9,45 120	9,05 113	8,06 111	9,49 118	10,26 126	86,13 1076
	Lucio	macho	Dic. 2008	Ana	0 0	9,59 121	11,06 133	11,34 140	9,42 119	10,27 127	9,35 114	10,31 126	10,10 124	9,16 108	8,53 107	10,33 123	112 1342
	Vicky	hembra	Mayo 2008	Sole	0	0	0	0	0	0	8,55 111	10,54 132	6,05 84	10,20 123	10,11 123	10,08 125	56,35 698
	Julia	hembra	Mayo 2009	Sole	9,28 114	10,13 123	10,14 124	10,33 129	11,13 135	11,13 135	8,12 98	12,01 131	10,46 133	10,24 123	9,45 115	9,38 116	126 1476
	Fany	hembra	Febrero 2009	Colo	0	11,09 134	9,15 116	10,31 126	9,27 113	10,25 125	9,58 121	10,25 127	10 124	8,06 113	9,31 114	10,42 129	109 1342
	CS	hembra	Abril 2010	Sole	9,29 117	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Bety	Avi	macho	Agosto 2009	Lucy	0	0	0	9,25 112	11,23 136	11,56 142	11,33 139	10,58 132	10,55 129	10,17 124	9,51 119	10,01 120	96,20 1153
	Xavier	macho	Nov. 2009	Juana		11,09 133	12 144	11,21 140	9,52 119	9,57 120	10,06 122	10,4 121	9,32 116	10,09 122	9,51 124	10,40 129	114 1390
Huerta	Eva	hembra	Abril 2008	Lila	0	0	0	0	0	22,29 255	21,20 251	9,38 112	7,30 89	10,56 135	10,27 123	8,56 107	91,19 1072
	Mora	hembra	Abril 2009	Lila	8,49 100	10,33 128	10,13 122	10,16 118	11,09 127	11,26 137	10,58 131	11,20 136	12,54 147	11,49 142	11,03 131	10,42 129	131 1548
	CD	hembra	Dic. 2008	Dora	10,05 124	‡											10,05 124
	Paco	macho	Oct. 2009	Dora	9,19 108	12,30 150	12,12 147	11,21 139	10,44 130	9,47 117	9,44 121	10,04 121	9,31 114	9,30 108	9,47 119	9,46 117	124 1491
	Tevez	macho	Abril 2010	Lila	10,11 117	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Media Luna	Iñaki	macho	Junio 2008	Rita	0	0	0	0	0	8,50 104	11,52 131	7,50 101	9,26 115	11,24 135	9,15 113	9,48 119	68,28 818
	Palermo	macho	Sept. 2009	Rita	8,03 119	10,30 126	10,54 132	12,30 147	9,59 120	11,16 136	9,47 113	10,36 129	10,10 122	10 120	10,01 120	9,59 120	123 1504
	Benicio	macho	Agosto 2008	Tete	0	0	0	0	6,43 81	8,23 103	9,54 119	11,48 138	9,07 111	9,50 119	9,01 106	10,20 124	75,06 901
	Mecha	hembra	Julio 2009	Tete	9,59 119	11,07 128	11,00 132	11,27 136	10,44 127	10,05 127	11,10 134	9,30 108	10,28 128	10,02 121	10,01 121	10,05 122	125 1503

	CT	macho	Julio 2010	Tete	10,08 122												10,08 122	
Sena	Liza	hembra	Mayo 2009	Violeta	9,40 116	9,21 113	10,27 120	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	28,28 349
Tacuaral	Alma	hembra	Junio 2009	Clara	0	0	0	0	0	10,46 118	9,34 122	10,26 123	7,25 108	10,06 115	10,17 122	9,36 115	68,11 823	
	CC	macho	Mayo 2010	Clara	9,36 115	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9,36 115
N° de infantes estudiados por edad y N° total					12	9	9	10	11	14	15	15	15	15	15	15	15	21
Horas totales de observación por edad y Horas totales					104,5	96,33	96,54	109,2	109,2	157,5	162	155,3	143	150,1	147,5	151,2	151,2	1586
Puntos de muestreo por edad y Puntos de muestreo totales					1400	1181	1187	1344	1356	1912	2005	1907	1763	1870	1808	1862	1862	19081

Tabla 2.4. Horas de observación para las hembras adultas (madres) estudiadas en los sitios de estudio, Isla Brasilera y San Cayetano. Las casillas grises se refieren a los meses en que fueron estudiados los infantes.

Grupos en IB	Madre	Infante	Total de horas de observación para madres por edad de los infantes (en meses)												
			0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	total
Casa Quebracho	Sofia	Teo						0	0	11,50					11,50
	Isabel	Alejo					0	0	11,07						11,07
	Ester	CE	10	0											10
Empanada	Humita	Roque			8,53	0	0	10,05	10,40	10,08	9,28	0	0	0	49,14
		Zoe		10,03	10,43	9,31	9,48								40,05
	Frita	Piti		9,19	10,36	0	9,16	0	9,27	0					38,39
Gritones	Monga	Sapucaí							0	11,39		0			11,39
	Lola	Ulises		10,08	10,54	0	10,45	10,49	9,47	9,22					62,45
		Niko			9,58										9,58
Marley	Ines	Juan									0	0	0	11,06	11,06
	Greta	Lara									0	0	0	0	0
		CG		10,10											10,10
	Diente	Tania	10,04	10,17	9,30	9,57									39,48
Xeneizes	Gorda ^ψ	Simon Jose				22,13	20,17	10,33	8,32	11,52	8,44	11,27	0	9,44	103,24
	Ana	Uma	7,12	8,39	10,22	0	10,12								36,25
Nº de madres estudiadas por edad del infante y Nº total			4	5	5	3	5	3	5	5	2	1	0	2	12
Hs totales de observación por madre y Nº total			38,42	48,34	72,49	42,15	61,49	31,39	50,17	54,33	19,14	11,27		21,02	446

^ψGorda adoptó a Jose (ver * en tabla de infantes estudiados en IB) y por lo tanto el focal en esta hembra corresponde a su interacción con el hijo biológico Simon y con el hijo adoptado Jose.

Grupos en SC	Madre	Infante	Total de horas de observación para madres por edad de los infantes (en meses)													
			0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	total	
Alicia	Gorda	Benito				0	0	11,34	0	9,16	0	9,07	0	0	29,57	
	Ana	Lucio		10,17	11,06	0	0	10,35	0	0	10,06	10,17	8,35	9,46	70,43	
	Sole	Vicky								0	0	0	0	10,24	0	10,24
		Julia		9,28	10,13	0	0	11,10	11,06	8,14	9,16	0	9,11	9,28	0	78,06
		CS		9,30												9,30
	Colo	Fany		11,14	0	10,32	0	0	0	10,55	11,16	8,05	10,44	0	62,46	
Bety	Lucy	Avi				9,25	11,16	0	0	10,56	10,52	10,16	9,48	10,01	72,35	
	Juana	Xavier		11,09	12,22	0	0	10	10,13	10,04	9,17	0	9,54	10,44	83,44	
Huerta	Lila	Eva						23,38	0	0	0	11,46	11,39	9,30	56,34	
		Mora		9,24	10,36	10,19	10,16	11,12	0	10,53	11,37	0	11,40	0	86	
		Tevez		9,42											9,42	
	Dora	CD		10,05											10,05	
		Paco		9,30	12,30	12,10	0	0	9,12	9,36	9,18	0	9,09	7,19	0	78,47
Media Luna	Rita	Iñaki						0	0	0	0	11,27	0	9,47	21,14	
		Palermo		8,02	10,24	10,53	12,31	0	0	9,43	10,36	0	9,56	9,28	9,20	90,56
	Tete	Benicio					0	0	0	11,27	0	9,44	8,23	0	29,35	
		Mecha		9,59	9,13	11	11,25	10,44	0	0	8,48	10,31	0	10,20	10,03*	92,6
		CT		10,03*												-
Sena	Violeta	Liza		9,40	9,21	10,27									29,28	
Tacuaral	Clara	Alma						0	9,13	10,31	7,36	10,06	10	9,39	57,07	
		CC		9,36												9,36
N° de madres estudiadas por edad del infante y N° total			11	9	6	6	5	6	6	11	5	12	12	7	12	
Hs totales de observación por madre y N° total			85	96	65	64	55	77,19	59,12	115,4	48,5	133	116	69	989	

* durante el mes 11 de Mecha (Julio 2010), Tete tuvo a CT y por lo tanto el tiempo de focal de Tete para ese mes está incorporado en la celda del mes 11 para Mecha y en la celda del mes 0 para CT.

CAPITULO 3

Ecología e Historia de vida

3.1- Introducción.

Distintos estudios han mostrado que ciertas variables ambientales como la calidad del hábitat y la disponibilidad del alimento afectan las características de historia de vida de los primates (Hauser y Fairbank 1988; Rumiz 1990; Chapman et al. 1995; Zunino 1996; Koenig et al. 1997; Lycett et al. 1998; Di Bitetti y Janson 2000; Hill et al. 2000; Borries et al. 2001; Kowalewski y Zunino 2004; Altmann y Alberts 2005; Pavé et al. 2012). Por ejemplo, Hauser y Fairbank (1988) estudiaron 2 poblaciones de *Cercopithecus aethiops* en Kenia, que ocupan distintos tipos de bosques. Dos grupos de estudio habitaban un pantano caracterizado por la presencia de una especie de acacia que aportaba el 50% de la dieta de los monos y que producía alimento rico en proteínas y azúcares y constante a lo largo del año. Otros 4 grupos habitaban un bosque seco en el cual predominaba otra especie de acacia que aportaba alimento de menor calidad en término de proteínas y azúcares. Los autores encontraron que la duración del intervalo entre nacimientos de las hembras pertenecientes a los grupos del pantano correspondía a la mitad del intervalo de las hembras del bosque seco. Este y los otros estudios citados anteriormente muestran que una misma especie viviendo en ambientes distintos puede desarrollar estrategias fenotípicamente variables para adecuarse a situaciones ecológicas determinadas (Kolliker y Richner 2001). En *Alouatta caraya* también se ha encontrado variación de ciertas características de historia de vida en poblaciones viviendo en distintas condiciones ambientales. Por ejemplo, Kowalewski y Zunino (2004) encontraron que la especie presenta dos patrones de nacimientos según el ambiente que habiten y lo relacionaron a la disponibilidad diferencial de recursos alimenticios. Teniendo en cuentas estos antecedentes, en el presente capítulo se pone a prueba la hipótesis 1: La duración del intervalo entre nacimientos (IEN) depende de la calidad y disponibilidad del alimento a lo largo del año. La predicción principal que se desprende de esta hipótesis es que el IEN será menor en el ambiente donde exista disponibilidad constante de alimento de alta calidad (en término de azúcares, proteínas y baja concentración de compuestos secundarios) a través del año. En este sentido, en el presente capítulo se describe la ecología y características de historia de vida del mono aullador negro y dorado (*Alouatta caraya*). Por un lado, se presentan los estudios de fenología vegetal de los 2 sitios de estudio, datos que son comparados entre ambos sitios. Y por el otro, se examinan características de historia de vida (nacimientos, muertes, intervalo entre nacimientos) de la díada madre-infante comparando ambos sitios

de estudio. Por último, se discuten los resultados encontrados y se los compara con otros estudios en monos aulladores y atelinos en general.

3.2- Descripción del hábitat de *Alouatta caraya* en Isla Brasilera y en San Cayetano.

3.2.1- Metodología.

Para evaluar la disponibilidad de recursos alimenticios, se estudiaron 28 especies de árboles y arbustos, 17 en San Cayetano y 11 en Isla Brasilera. Estas especies fueron analizadas para calcular su índice fenológico y con éste, el índice de abundancia mensual de cada estructura vegetal por especie vegetal (ver Capítulo 2). La disponibilidad mensual de los recursos vegetales se analizó mediante la estadística circular con el programa Oriana 4.01 (Kovach 2012) siguiendo a Janson y Verdolin (2005), Carnegie et al. (2011) y Pavé et al. (2012). Para comparar la disponibilidad de fenofases entre los sitios de estudios se utilizó el modelo lineal mixto (Zuur et al. 2009). En este caso, la variable de análisis fue el índice de abundancia mensual de cada estructura vegetal por mes de seguimiento (efecto fijo) y la variable aleatoria corresponde a los mismos individuos de las especies vegetales que fueron seguidos durante todo el estudio (ver Capítulo 2). Los factores analizados fueron sitio, estación y la interacción de ambos.

3.2.2- Resultados.

3.2.2.1- Fenología vegetal.

En San Cayetano, las 17 especies vegetales que se estudiaron para estimar la disponibilidad y estacionalidad de los recursos alimenticios de los monos aulladores fueron: *Achatocarpus praecox*, *Allophylus edulis*, *Celtis* sp., *Chrysophyllum marginatum*, *Enterolobium contortisiliquum*, *Eugenia uniflora*, *Ficus luschnathiana*, *Gleditsia amorphoides*, *Hexachlamys edulis*, *Maclura tinctoria*, *Myrcianthes pungens*, *Nectandra angustifolia*, *Phytolacca dioica*, *Ruprechtia laxiflora*, *Sebastiania brasiliensis*, *Sorocea sprucei* y *Tabernaemontana catharinensis* (ver Apéndice 1). Durante el presente estudio, estas especies representaron el 71% de la dieta de los aulladores. Los valores medios mensuales de disponibilidad de las distintas estructuras vegetales se muestran en las figuras 3.1 a 3.6. En la figura 3.1 se muestra la disponibilidad de recursos en ambos sitios de estudio. Las hojas maduras fueron el recurso más disponible durante todo el año, sin embargo, su producción disminuyó entre Julio y Octubre, con el menor valor registrado en Septiembre (Figura 3.2). El resto de los recursos alimenticios, considerados estacionales, se mantuvieron con baja disponibilidad en otoño e invierno y tuvieron picos de disponibilidad en primavera y verano. Por ejemplo, hubo picos en la producción de brotes en Agosto y Septiembre y de hojas nuevas en Septiembre y Octubre. Con respecto a las flores, hubo picos de

producción en Septiembre y Octubre. La disponibilidad de frutos inmaduros se incrementó entre Octubre y Diciembre. Sin embargo, la disponibilidad de frutos maduros se mantuvo relativamente baja y constante a lo largo de los meses.

Figura 3.1. Disponibilidad media mensual total de recursos vegetales (hojas + flores + frutos + otros recursos) para Isla Brasilera (Isla) y San Cayetano (SC) entre Enero de 2008 y Noviembre de 2010. Cada punto representa la suma del índice de abundancia mensual de cada estructura vegetal para todas las especies vegetales estudiadas.

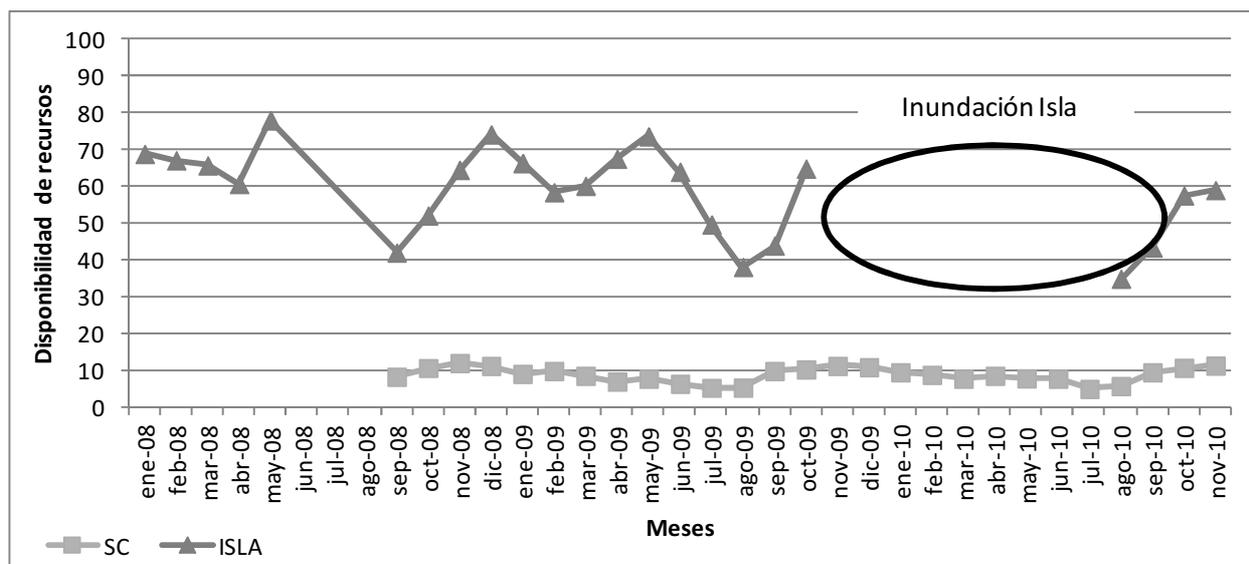


Figura 3.2. Disponibilidad media mensual de hojas maduras (HM) y hojas nuevas (HN) para Isla Brasilera (Isla) y San Cayetano (SC) entre Enero de 2008 y Noviembre de 2010. Cada punto representa el promedio del índice de abundancia mensual de cada estructura vegetal para todas las especies vegetales estudiadas.

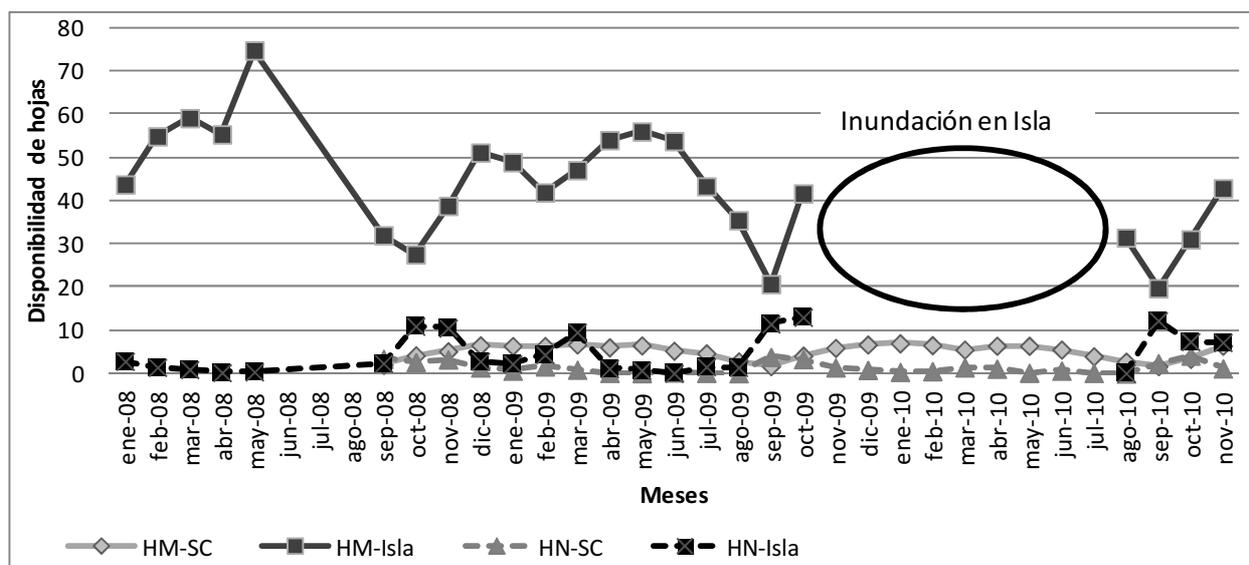


Figura 3.3. Disponibilidad media mensual de brotes para Isla Brasilera (Isla) y San Cayetano (SC) entre Enero de 2008 y Noviembre de 2010. Cada punto representa el promedio del índice de abundancia mensual de brotes para todas las especies vegetales estudiadas.

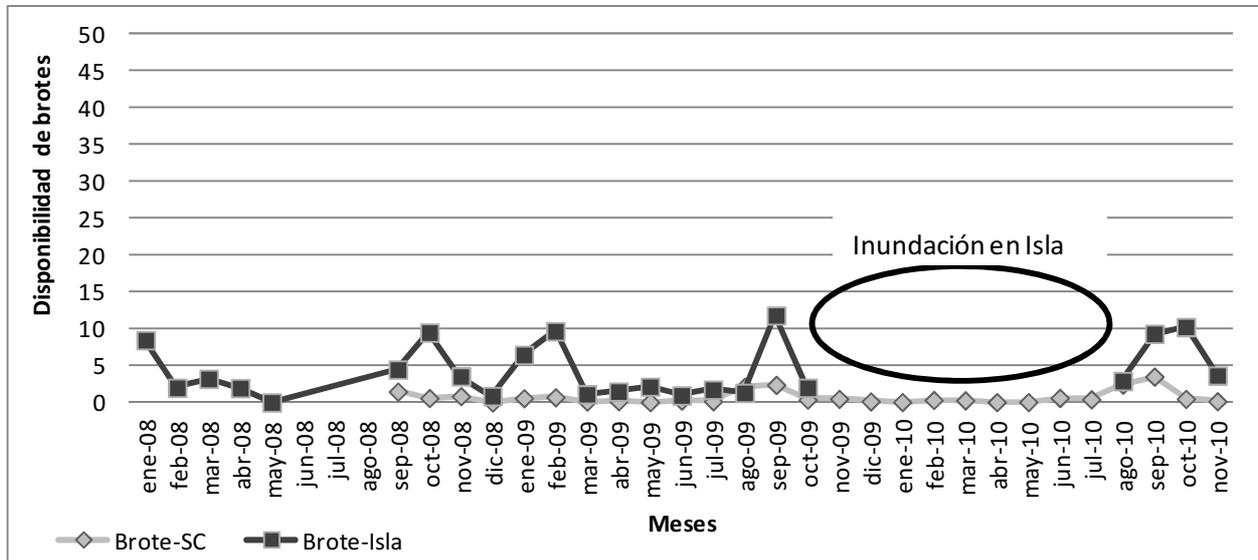


Figura 3.4. Disponibilidad media mensual de flores para Isla Brasilera (Isla) y San Cayetano (SC) entre Enero de 2008 y Noviembre de 2010. Cada punto representa el promedio del índice de abundancia mensual de flores para todas las especies vegetales estudiadas.

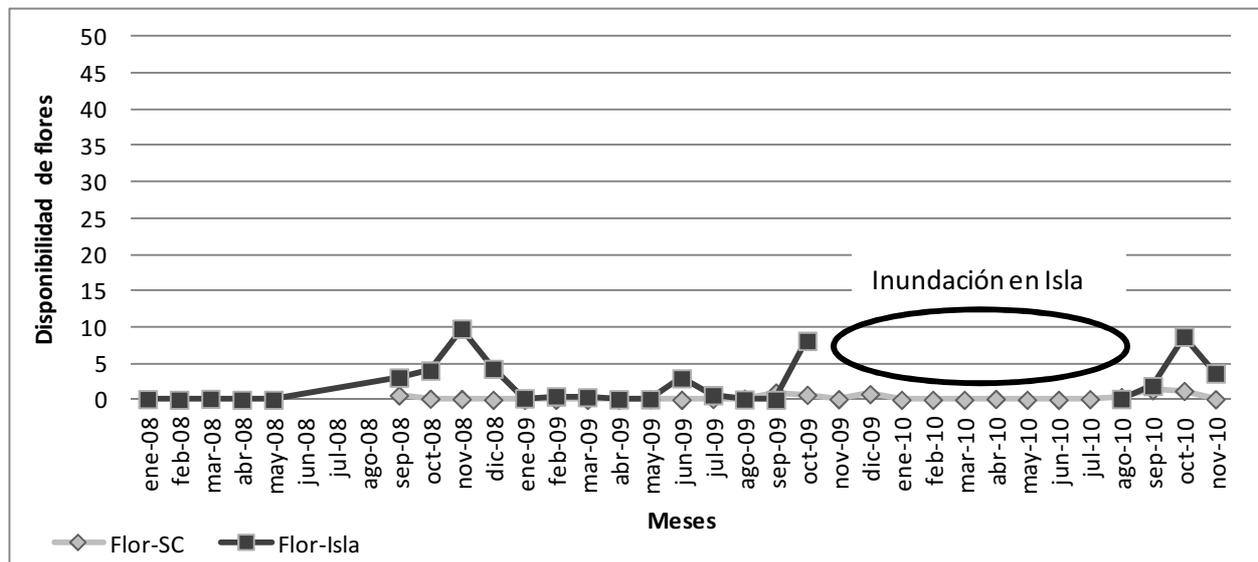


Figura 3.5. Disponibilidad media mensual de frutos inmaduros (FR Inm) para Isla Brasilera (Isla) y San Cayetano (SC) entre Enero de 2008 y Noviembre de 2010. Cada punto representa el promedio del índice de abundancia mensual de frutos inmaduros para todas las especies vegetales estudiadas.

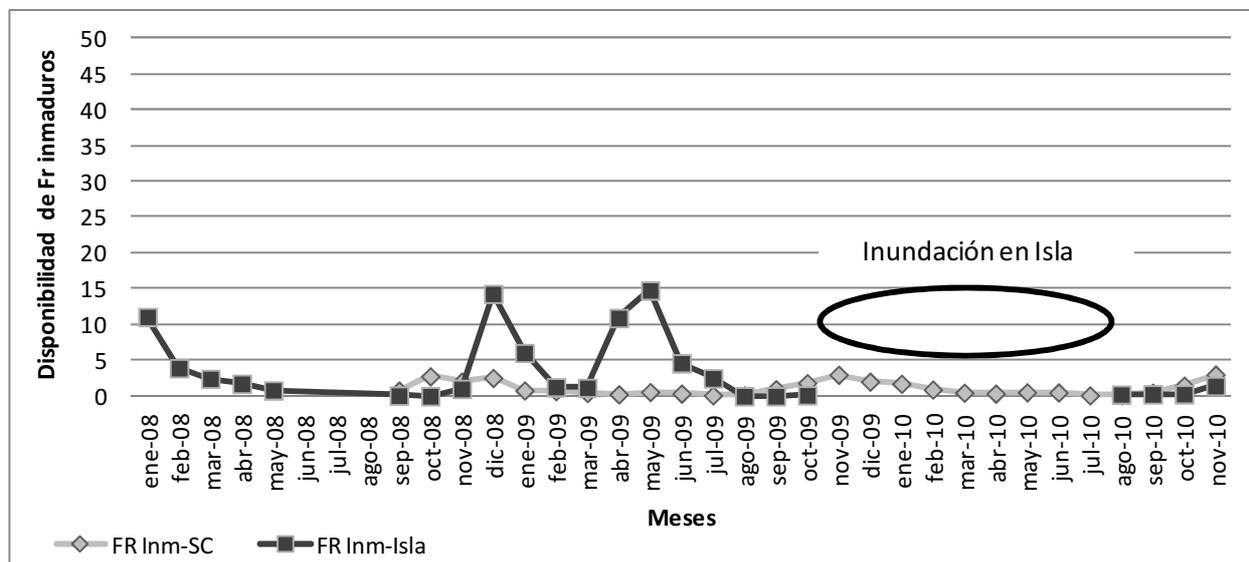
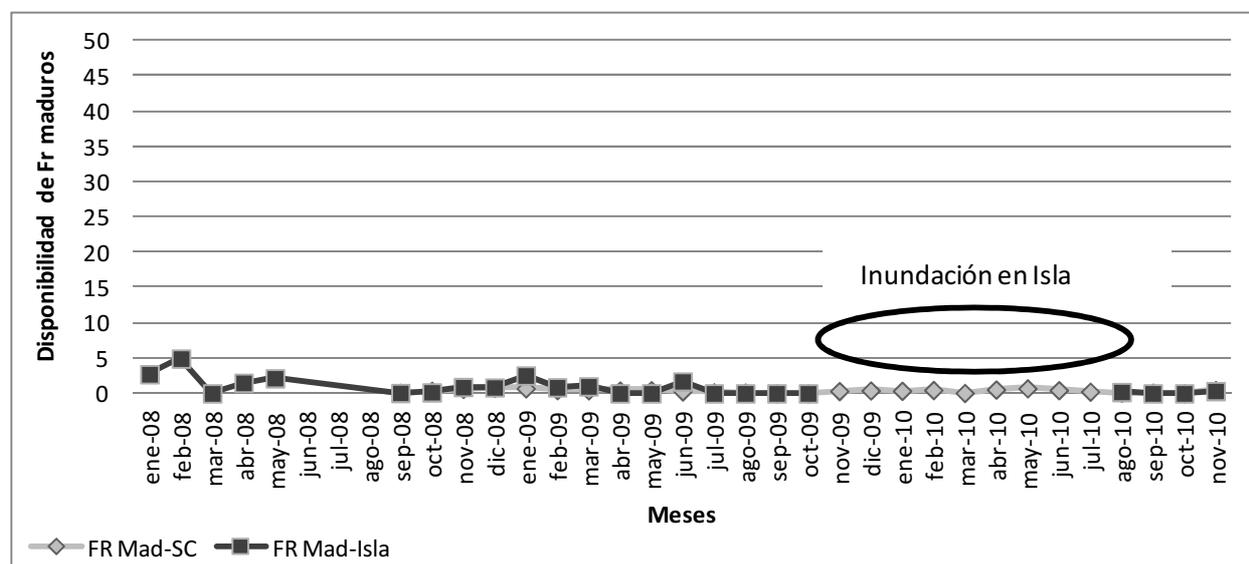
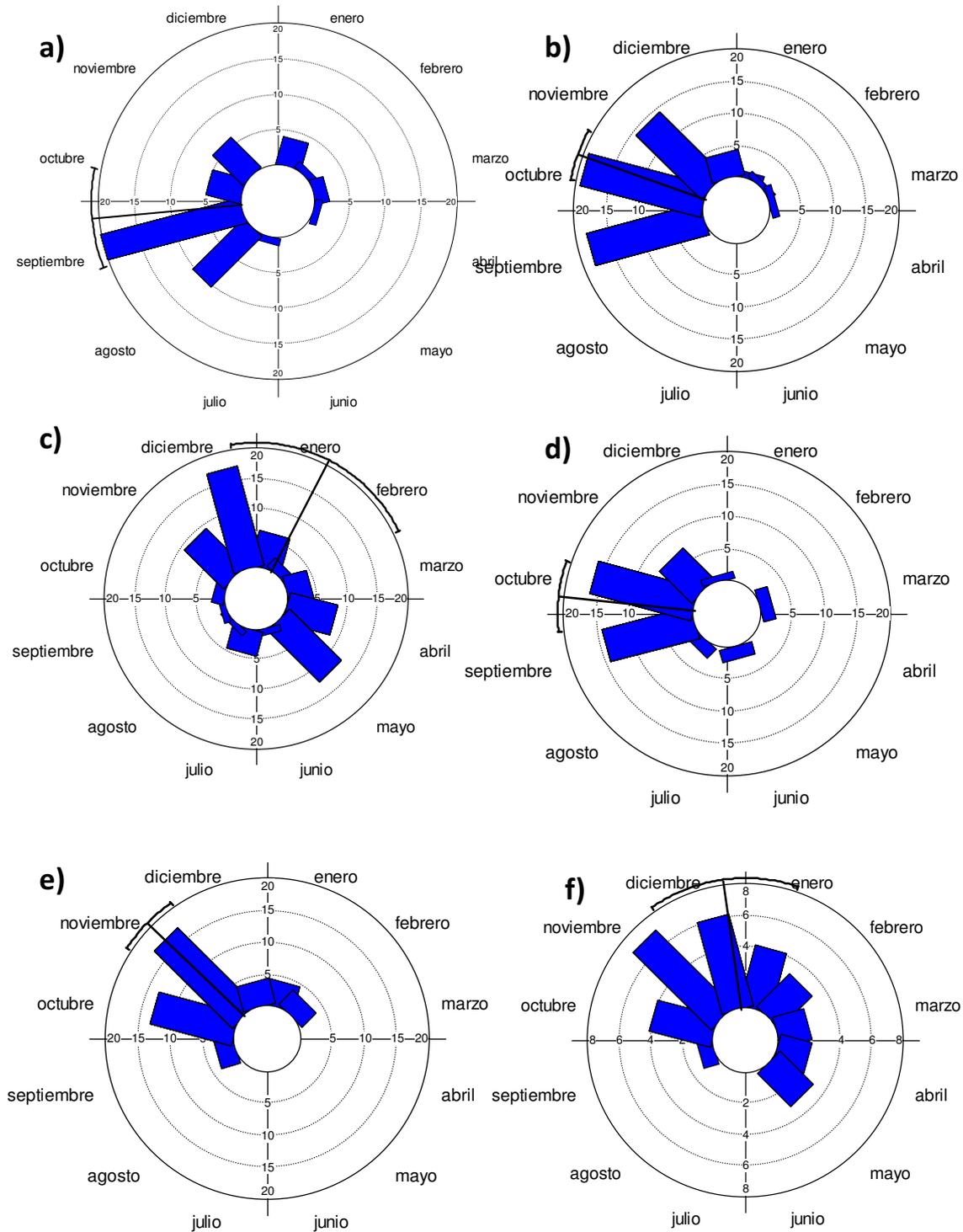


Figura 3.6. Disponibilidad media mensual de frutos maduros (FR Mad) para Isla Brasilera (Isla) y San Cayetano (SC) entre Enero de 2008 y Noviembre de 2010. Cada punto representa el promedio del índice de abundancia mensual de frutos maduros para todas las especies vegetales estudiadas.



La disponibilidad de recursos alimenticios a lo largo de los 27 meses estudiados en San Cayetano (entre 2008 y 2010) difirió de una distribución temporal aleatoria (test Rayleigh: brotes $Z=19,933$, $p<0,001$; hojas nuevas $Z=39,804$, $p<0,001$; hojas maduras $Z=4,479$, $p=0,011$; flores $Z=25,858$, $p<0,001$; frutos inmaduros $Z=28,858$, $p<0,001$; frutos maduros $Z=7,722$, $p<0,001$). La producción de brotes fue mayor en Septiembre, la de hojas maduras en Diciembre-Enero. La producción de hojas nuevas y flores en Septiembre-Octubre con un pico en Octubre, la de frutos inmaduros en Noviembre y la de frutos maduros en Diciembre (Figura 3.7).

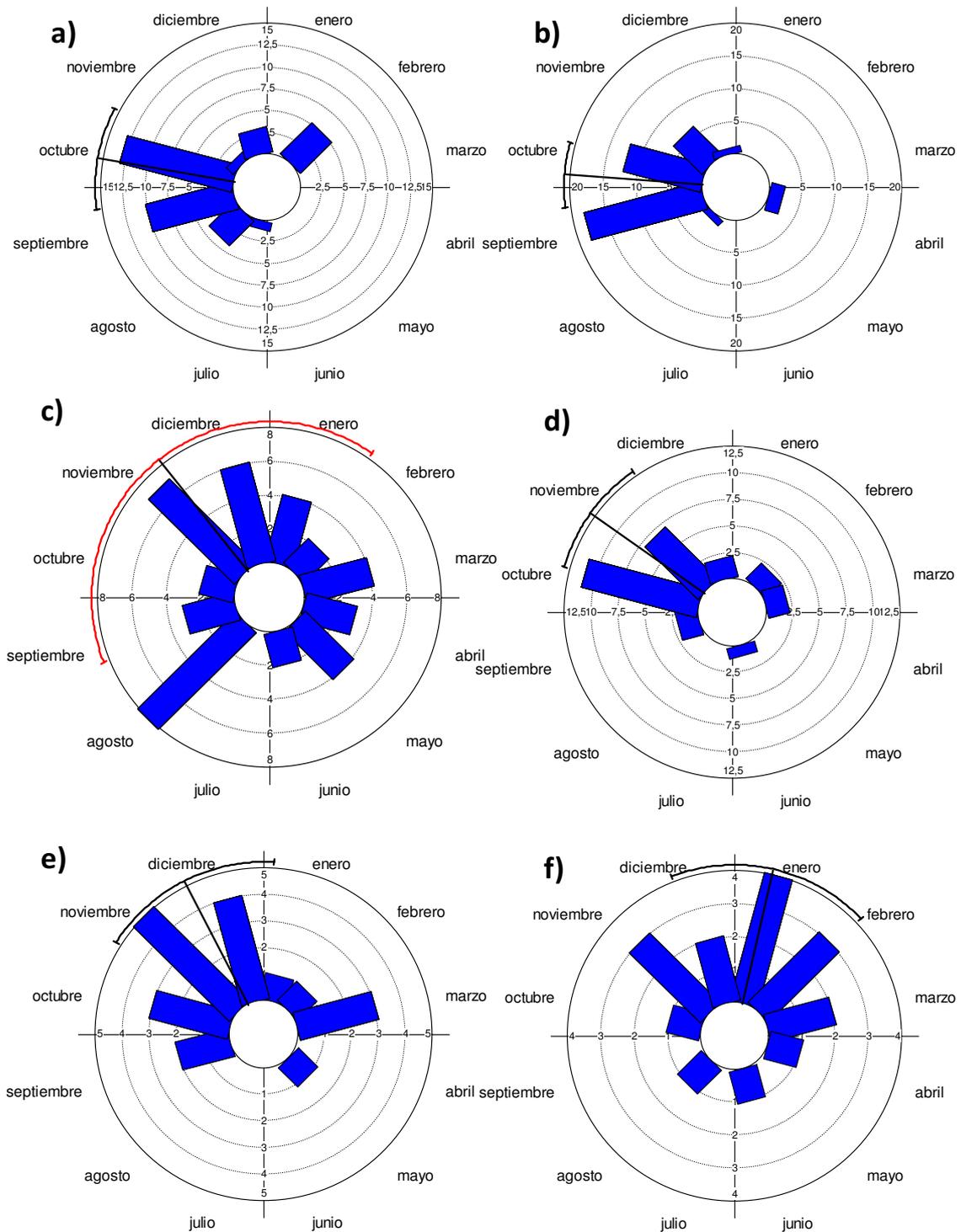
Figura 3.7. Gráficos de disponibilidad de recursos vegetales obtenidos mediante la Estadística Circular para San Cayetano. Se muestra la distribución y el mes pico de producción de brotes (a), hojas nuevas (b), hojas maduras (c), flores (d), frutos inmaduros (e) y frutos maduros (f) entre Septiembre de 2008 y Noviembre de 2010.



En Isla Brasilera, se estudiaron 11 especies vegetales para estimar la disponibilidad y estacionalidad de los recursos alimenticios de los monos aulladores. Las mismas fueron: *Albizia inundata*, *Banara arguta*, *Cecropia pachystachya*, *Eugenia burkartiana*, *Eugenia puniceifolia*, *Inga uraguensis*, *Ocotea diospyrifolia*, *Pouteria gardneriana*, *Psidium guajava*, *Tabernaemontana catharinensis* y *Zygia cataractae* (ver Apéndice 1). Los valores medios mensuales de disponibilidad de las distintas estructuras vegetales se muestran en las figuras 3.1 a 3.6. Para presentar los datos fenológicos más completos, que debieron ser interrumpidos a causa de la inundación, se incorporaron algunos meses de 2008 que habían sido registrados en un estudio previo (Pavé et al. 2012). En la figura 3.1 se observa que la disponibilidad total de recurso a lo largo de los meses fue mayor en Isla Brasilera con respecto a San Cayetano. De manera similar a lo ocurrido en San Cayetano, las hojas maduras fueron el recurso más disponible durante todo el año, aunque su producción disminuyó en Septiembre. Sin embargo, a diferencia de San Cayetano, la producción de recursos en Isla Brasilera, especialmente las hojas maduras, fue mayor. Esto es evidente cuando se analiza la disponibilidad de fenofases con el índice de abundancia mensual por especie. El resto de los recursos se mantuvo relativamente constante a lo largo del año. La disponibilidad de brotes y hojas nuevas se incrementó en primavera. Las flores tuvieron picos de producción en Octubre-Noviembre. Los frutos se mantuvieron con baja disponibilidad, aunque los frutos inmaduros tuvieron picos de producción en verano y otoño.

La disponibilidad de recursos alimenticios a lo largo de los 23 meses estudiados en Isla Brasilera (entre 2008 y 2010) mostró una distribución temporal no aleatoria, excepto para hojas maduras (test Rayleigh: brotes $Z=15,42$, $p<0,001$; hojas nuevas $Z=26,762$, $p<0,001$; flores $Z=11,804$, $p<0,001$; frutos inmaduros $Z=5,714$, $p=0,002$; frutos maduros $Z=4,713$, $p=0,007$). La producción de brotes, hojas nuevas y flores fue mayor en primavera, especialmente en Septiembre para hojas nuevas y Octubre para brotes y flores. La producción de frutos se incrementó en primavera-verano, sin embargo el pico de producción de frutos inmaduros fue en Diciembre y el de frutos maduros en Enero (Figura 3.8).

Figura 3.8 Gráficos de disponibilidad de recursos vegetales obtenidos mediante la Estadística Circular para Isla Brasilera. Se muestra la distribución y el mes pico de producción de brotes (a), hojas nuevas (b), hojas maduras (c), flores (d), frutos inmaduros (e) y frutos maduros (f) entre Enero de 2008 y Noviembre de 2010.



El análisis de disponibilidad de recursos alimenticios mediante el modelo lineal mixto indica que la interacción entre los factores, sitio y estación, afectaron significativamente la disponibilidad de todas las fenofases, excepto los frutos maduros (Tabla 3.1).

Tabla 3.1. Resultado del modelo lineal mixto que muestra la comparación de disponibilidad de fenofases entre Isla Brasilera y San Cayetano. * corresponden a los valores de $p \leq 0,05$.

Variable Dependiente	Efectos fijos	Denominador (grados de libertad)	F	p
Brotes	Sitio	25,371	35,054	<0,001*
	Estación	15,150	7,721	0,002*
	Interacción: Sitio x Estación	15,150	6,613	0,005*
Hojas nuevas	Sitio	30,264	22,298	<0,001*
	Estación	16,633	16,814	<0,001*
	Interacción: Sitio x Estación	16,633	7,200	0,003*
Hojas maduras	Sitio	32,401	570,104	<0,001*
	Estación	22,805	13,535	<0,001*
	Interacción: Sitio x Estación	22,805	9,145	<0,001*
Flores	Sitio	29,227	16,167	<0,001*
	Estación	19,441	8,274	0,001*
	Interacción: Sitio x Estación	19,441	5,159	0,009*
Frutos inmaduros	Sitio	21,963	10,362	0,004*
	Estación	13,914	3,246	0,054
	Interacción: Sitio x Estación	13,914	8,854	0,002*
Frutos maduros	Sitio	19,807	7,767	0,011*
	Estación	15,172	5,060	0,013*
	Interacción: Sitio x Estación	15,172	3,064	0,060

3.2.2.2- Condiciones abióticas.

Para ambos sitios de estudio, la temperatura media mensual varió entre 12,9° C en Julio y 27,8° C en Febrero (Figura 3.9). La variación mensual de la temperatura fue amplia, con valores mínimos en invierno de -0,2° C en Julio y valores máximos a fines de primavera y verano de 40° C en Noviembre-Diciembre. Los valores mínimos registrados en invierno ocasionaron heladas en San Cayetano. Sin embargo, en Isla Brasilera no se registraron heladas en el período de estudio, posiblemente debido al efecto atemperador del río.

La precipitación media anual para el área de estudio fue de 1266 mm. En general, los mayores valores se registraron en primavera-verano (Septiembre-Enero), aunque se observó una alta variabilidad interanual (Figura 3.10). Los mayores valores se registraron en primavera-verano de 2009

(Noviembre-Enero). En Noviembre de 2009 llovieron 591,5 mm, mes en el que comenzó la inundación en Isla Brasilera.

Figura 3.9. Variación de la temperatura mensual para Isla Brasilera y San Cayetano durante el periodo de estudio (Septiembre 2008-Noviembre 2010). Se indican los valores de temperatura (°C) media, máxima y mínima (Fuente: Servicio Meteorológico Nacional, Estación Corrientes Aero).

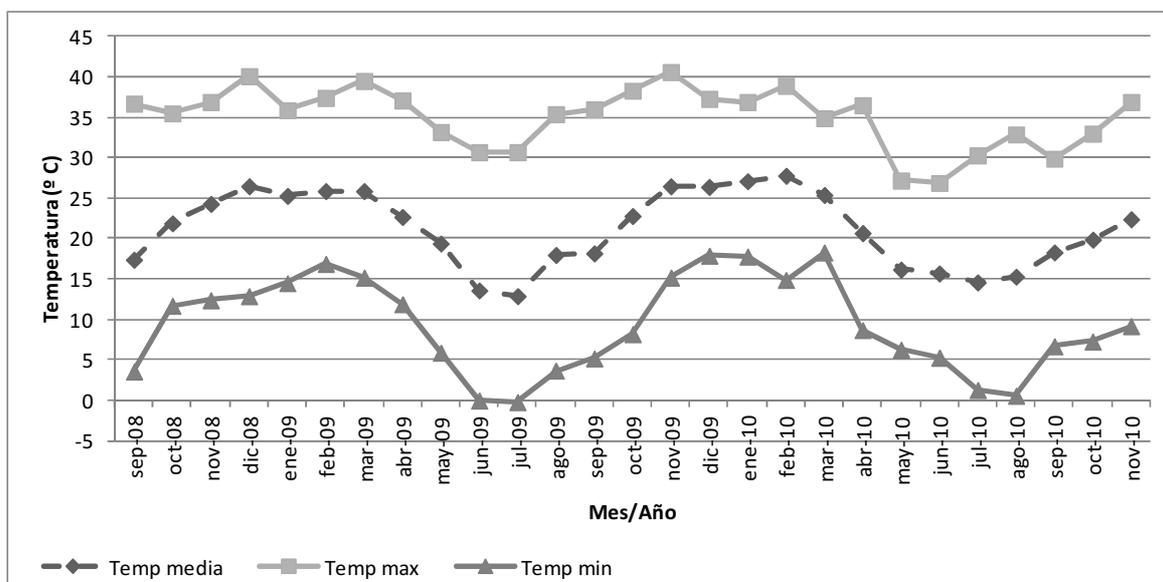
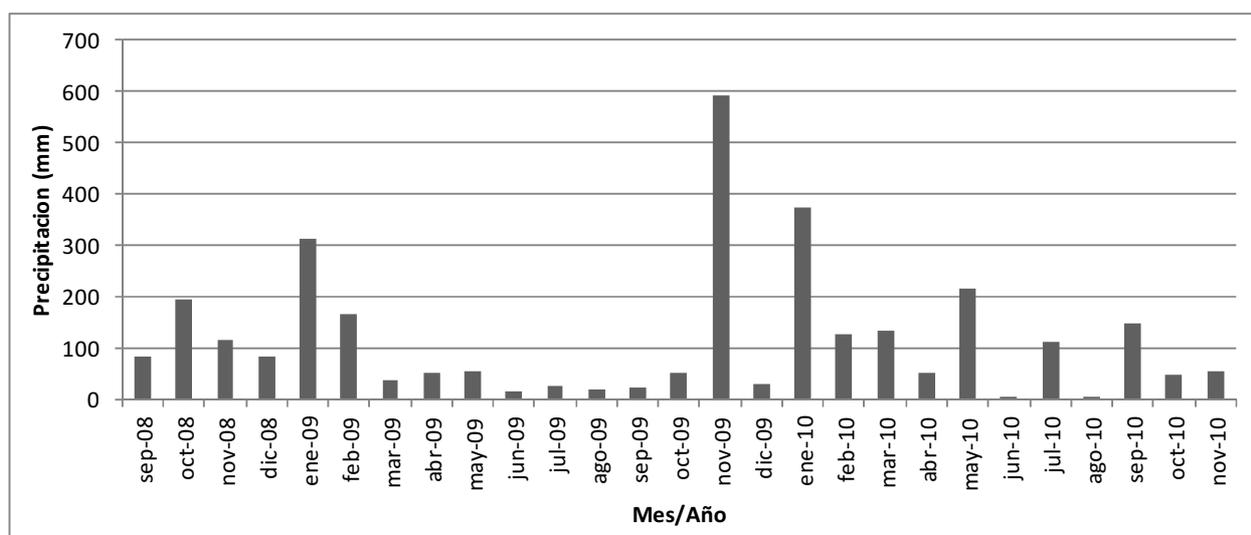


Figura 3.10. Variación de la precipitación mensual (mm) para Isla Brasilera y San Cayetano durante el periodo de estudio (Septiembre 2008-Noviembre 2010) (Fuente: Servicio Meteorológico Nacional, Estación Corrientes Aero).



3.2.3- Discusión.

Los sitios de estudio se diferenciaron en la disponibilidad mensual de recursos vegetales, resultado que coincide con estudios previos (Kowalewski y Zunino 2004). De todas maneras, aunque se destacó el invierno como estación con la menor disponibilidad de recursos en ambos sitios de estudio, esta disminución fue menor en Isla Brasilera donde, por ejemplo, las hojas maduras solo disminuyeron a fines de invierno.

En Isla Brasilera, la disponibilidad de recursos alimenticios fue similar a estudios previos (Bravo y Sallenave 2003; Kowalewski y Zunino 2004; Kowalewski 2007; Pavé et al. 2012). La disponibilidad de los distintos recursos se mantuvo relativamente constante a lo largo del año. Las hojas maduras fueron el recurso más disponible a lo largo del año, aunque su producción disminuyó en primavera. Primavera y verano fueron las estaciones con mayor disponibilidad de recursos, brotes, hojas nuevas, flores y frutos. En cambio, en otoño e invierno, hubo baja disponibilidad de recursos principalmente estacionales, aunque en otoño se registró un pico en la producción de frutos inmaduros.

En San Cayetano se observó una alta estacionalidad en la disponibilidad de recursos alimenticios. En primavera se incrementó la producción de brotes, hojas nuevas, flores y frutos inmaduros. Estos últimos también estuvieron una alta disponibilidad en verano. En invierno ocurrió la menor producción de recursos, aunque en Agosto se incrementó la producción de brotes. La disponibilidad de recursos alimenticios encontrada a lo largo del año en San Cayetano también fue muy similar a lo hallado en estudios previos (Zunino 1989; 1996; Kowalewski y Zunino 2004).

En resumen, Isla Brasilera fue el ambiente más estable a lo largo del año con respecto a la producción de recursos vegetales y en particular en la producción de recursos estacionales (brotes, hojas nuevas, flores y frutos).

3.3- Historia de vida.

3.3.1- Metodología.

Se estudiaron en total 37 díadas madre-infante, 21 pertenecientes a 6 grupos en SC y 16 pertenecientes a 5 grupos en IB. Para establecer si existieron picos mensuales de nacimientos se utilizó la estadística circular (Zar 1999) siguiendo a Janson y Verdolin (2005), Carneguié et al. (2011) y Pavé et al. (2012). No se pudo aplicar estadística circular para analizar picos mensuales de mortalidad infantil debido al bajo número de registros de muertes de infantes. Para determinar si los nacimientos y muertes de los infantes estuvieron relacionados con cambios en la disponibilidad mensual de recursos alimenticios y con las condiciones abióticas (temperatura y precipitación), se realizaron correlaciones

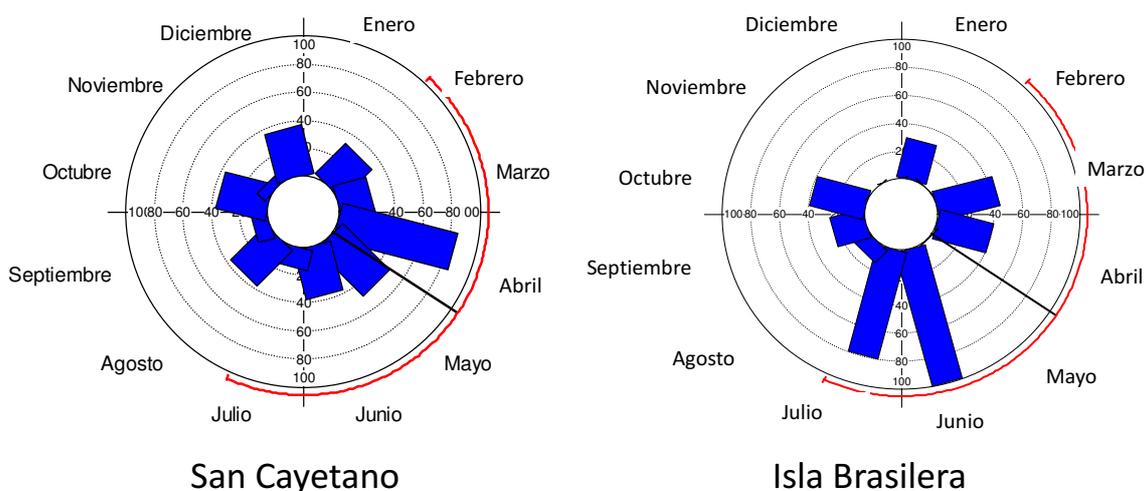
de Spearman siguiendo a Zunino (1996), Kowalewski y Zunino (2004) y Pavé et al. (2012). Para esto se utilizaron valores medios mensuales de disponibilidad de estructuras vegetales (hojas maduras, hojas nuevas, brotes, flor, fruto inmaduro, fruto maduro), temperatura y precipitación; con respecto a los nacimientos se utilizaron valores de infantes nacidos por hembra adulta presente por mes en los grupos de estudio. Para comparar el intervalo entre nacimientos (IEN) entre los sitios de estudios se utilizó el modelo lineal mixto (Zuur et al. 2009); la variable aleatoria utilizada fue la identidad de cada hembra adulta, en ambos sitios de estudio se utilizaron entre 1 a 3 duraciones de IEN pertenecientes a las mismas hembras adultas.

3.3.2- Resultados.

3.3.2.1- Nacimientos.

En San Cayetano se estimó el mes de nacimiento de 27 infantes pertenecientes a los 6 grupos de estudio. De estos infantes, 20 nacieron durante el período de registro de comportamientos (Septiembre 2008-Noviembre 2010) y 7 infantes nacieron antes de Septiembre de 2008. Los nacimientos ocurrieron a lo largo del año con la excepción de Enero. La frecuencia de nacimientos en SC difirió de una distribución al azar a lo largo del año (test Rayleigh: $Z=10,525$; $p<0,001$; $n=12$). El 46% de los nacimientos se concentraron entre Abril y Junio (otoño-principios de invierno) con un pico de nacimientos en Mayo (Figura 3.11).

Figura 3.11. Histogramas circulares mostrando la distribución mensual de nacimientos en San Cayetano ($Z=10.525$; $p<0.001$) e Isla Brasilera ($Z=8.839$; $p<0.001$).

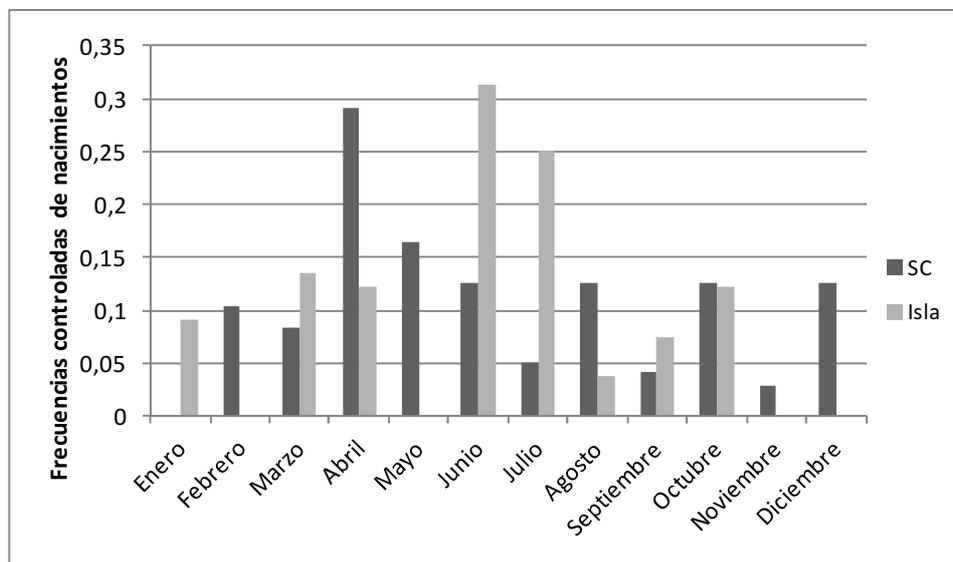


En SC, las relaciones entre nacimientos y variables ambientales mostraron, por un lado, que no se encontraron correlaciones significativas entre nacimientos y la disponibilidad de recursos alimenticios ($N=27$; $p>0,05$; hoja madura $r= 0,135$; hoja nueva $r= 0,06$; brote $r= -0,272$; flor $r= -0,005$; fruto inmaduro $r= -0,117$; fruto maduro $r= 0,027$). Por otro lado, tampoco se halló relación con temperatura media mensual ($N=27$; $r= 0,093$; $p>0,05$) y precipitación mensual total ($N=27$; $r= -0,213$; $p>0,05$). De los 27 infantes nacidos en SC, 13 fueron machos, 11 hembras y 2 de sexo desconocido.

En Isla Brasilera se estimó el mes de nacimientos de 22 infantes en los 5 grupos de estudio. De estos infantes, 16 nacieron durante el período de los estudios comportamentales (Septiembre 2008- Noviembre 2010) y 6 infantes nacieron antes de Septiembre de 2008. Los nacimientos ocurrieron a lo largo del año con la excepción de los meses de Febrero, Mayo, Noviembre y Diciembre. La distribución de nacimientos a lo largo del año difirió del azar (test Rayleigh: $Z=9,009$; $p<0,001$; $n=12$). El pico de nacimientos fue en Junio y el 74,8% de los nacimientos ocurrieron entre Marzo y Agosto (otoño-invierno) (Figura 3. 11). En IB tampoco se encontró una asociación entre nacimientos y disponibilidad de las distintas fenofases ($N=21$; hoja madura $r= -0,108$; hoja nueva $r= 0,006$; brote $r= 0,167$; flor $r= -0,044$; fruto inmaduro $r= -0,184$; fruto maduro $r= -0,33$; $p>0,05$), como así tampoco entre nacimientos y temperatura media mensual ($N=21$; $r= 0,137$; $p>0,05$) y precipitación mensual total ($N=21$; $r= -0,085$; $p>0,05$). De los 22 infantes nacidos, 12 fueron machos, 5 hembras y 5 de sexo desconocido.

En ambos sitios de estudio, los nacimientos se concentraron entre Abril y Julio (otoño-invierno). Sin embargo, en SC las mayores frecuencias ocurrieron en Abril-Mayo y en IB en Junio-Julio (Figura 3.12). En general, el menor número de nacimientos en ambos sitios de estudio, ocurrió entre Noviembre-Febrero (fin de primavera-verano).

Figura 3.12. Distribución mensual de nacimientos en Isla Brasilera (Isla) y San Cayetano (SC). Las frecuencias de nacimientos están controladas por el número de hembras adultas disponibles por grupo por mes.

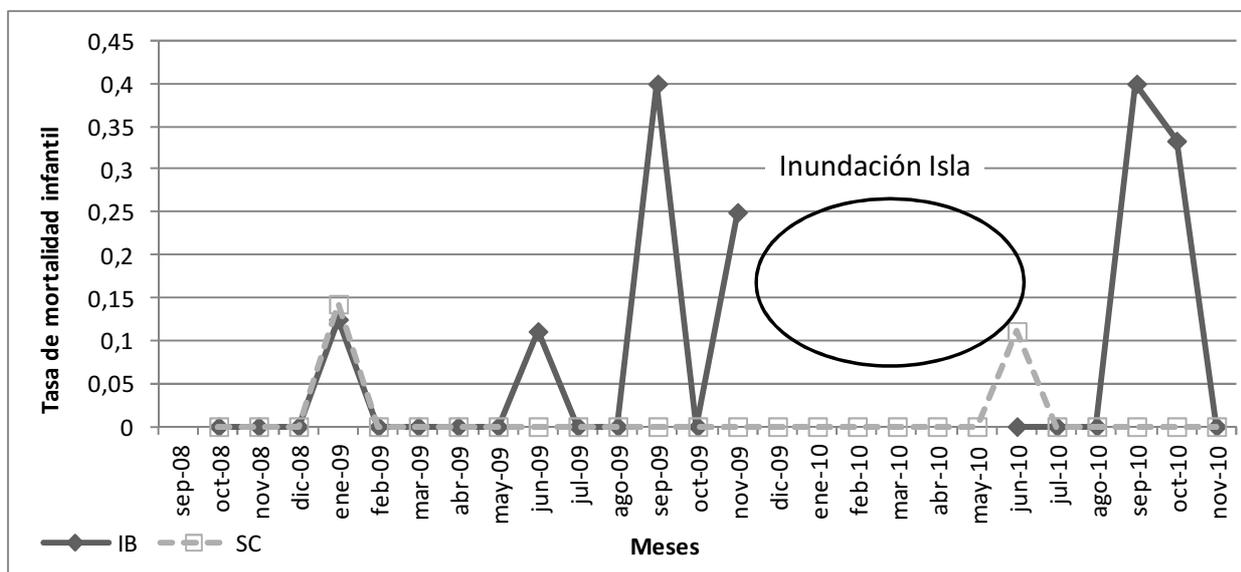


3.3.2.2- Mortalidad infantil.

De los 27 infantes nacidos en SC, para 19 se pudo determinar si sobrevivieron o murieron durante su primer año de vida. De los 8 restantes se desconoce si alcanzaron los 12 meses debido a que los estudios en sus grupos finalizaron en los meses cercanos al nacimiento a causa del cronograma previsto. De los 19 infantes, 17 (89,47%) alcanzaron los 12 meses de vida y 2 (10,53%) murieron antes. Un infante de sexo desconocido (grupo Huerta) murió durante su primer mes de vida, en Enero de 2009 y la causa de su muerte fue atribuida a un encuentro agresivo entre grupos vecinos, donde además la madre del infante perdió el extremo de su cola. El otro infante, un macho (grupo Tacuaral), murió a los 4 meses, en Junio de 2010, por causa desconocida.

La tasa media mensual de mortalidad infantil en SC entre Septiembre de 2008 y Noviembre de 2010 fue de $0,01 \pm 0,035$ (rango=0-0,14; n=26 meses; 22 infantes) (Figura 3.13).

Figura 3.13. Tasas medias mensuales de mortalidad infantil (eje Y) para Isla Brasilera (IB) y San Cayetano (SC) durante Septiembre de 2008 y Noviembre de 2010. Para IB no se calculó la tasa de mortalidad entre Diciembre de 2009 y Mayo de 2010 debido a la inundación.



De los 22 infantes nacidos en IB, para 14 se pudo determinar si sobrevivieron o murieron durante su primer año de vida. De los 6 restantes se desconoce si alcanzaron los 12 meses debido a la inundación ocurrida entre Noviembre de 2009 y Junio de 2010 o a que los estudios en sus grupos finalizaron en los meses cercanos al nacimiento a causa del cronograma previsto. De los 14 infantes, 6 (42,86%) alcanzaron los 12 meses de vida y 8 infantes (57,14%) murieron antes. La edad media al momento de la muerte de los 8 infantes fue de $5 \pm 3,2$ meses (rango=0-10). Cinco (62,5%) de estos murieron antes de alcanzar los 6 meses. Debido al bajo número registrado de muertes, no se pudo analizar estadísticamente la distribución mensual de la mortalidad. De todas maneras, 6 (75%) muertes ocurrieron en primavera y específicamente 4 (50%) en Septiembre.

Fue posible determinar las causas probables de muerte para 6 (75%) de los 8 infantes y fueron:

- Tres infantes (2 machos, 1 hembra; 3 meses de edad) pertenecientes al mismo grupo unimacho-multihembra (Gritones) murieron dentro de un período de 1-2 meses (Septiembre-Octubre 2010) luego de un reemplazo de machos. Estas muertes se consideraron producto de un infanticidio sospechado, debido a que no se observó el ataque pero si la desaparición de infantes dependientes de sus madres, dentro de los 2 primeros meses del ingreso de un nuevo macho adulto que expulsó al macho anterior.
- Un infante macho (grupo Gritones) murió luego de ser atacado 2 veces, a los 8 y a los 10 meses. El primer ataque, que fue observado, ocurrió durante un encuentro entre grupos en Noviembre de 2008, y

en esta oportunidad el macho adulto del grupo vecino Xeneizes se acercó al infante para morderlo en la pierna e ingle. Luego de este ataque el infante se recuperó. El segundo ataque ocurrió en Enero de 2009 y fue atribuido al mismo macho adulto. En este segundo ataque el infante fue gravemente herido en la espalda, pierna y cabeza, muriendo posteriormente. El mismo macho adulto cometió otros 2 infanticidios 9 meses antes del ataque al infante del grupo Gritones, al tomar de forma exitosa el grupo Xeneizes. El infante atacado fue el único del cual se pudo obtener el cuerpo y en él se observaron signos del ataque infanticida, como 2 orificios producido por mordeduras en el hueso parietal del cráneo (Figura 3.14).

- Un infante de sexo desconocido (grupo Xeneizes) murió dentro de las 24 hs de su nacimiento, debido posiblemente a algún problema de salud asociado al nacimiento (Octubre 2009). La madre del mismo había perdido otro infante de la misma manera en Septiembre de 2004, el cual fue analizado y sus mediciones (33 cm de largo total y aprox. 250 gramos) eran acordes a un recién nacido (Shoemaker 1979; Pastor Nieto 2004).

- Finalmente, un infante hembra de 5 meses (grupo Xeneizes) desapareció luego de un encuentro agresivo entre su grupo y un grupo vecino (Septiembre 2009).

La tasa media mensual de mortalidad infantil para IB entre Septiembre de 2008 y Noviembre de 2010 (excepto el periodo de inundación de Diciembre 2009-Junio 2010) fue de $0,08 \pm 0,14$ (rango=0-0,4; n=20 meses; 19 infantes). Las mayores tasas de mortalidad fueron: 0,4 en Septiembre de 2009 y 0,4 en Septiembre de 2010. En Septiembre de 2009, un infante macho murió de causa desconocida y un infante hembra murió durante un encuentro entre grupos. En Septiembre de 2010, 2 infantes, 1 macho y 1 hembra, murieron a causa de infanticidio producto de reemplazo de machos.

Figura 3.14. Daños producidos en el hueso parietal del cráneo del infante (grupo Gritones-Isla Brasilera) que fue atacado por el macho central de un grupo vecino durante un encuentro entre grupos, en Enero de 2009. Los orificios en el hueso son consistentes con un ataque infanticida.



3.3.2.3- Intervalo entre nacimientos.

El intervalo entre nacimientos para hembras cuyos infantes sobrevivieron el primer año de vida fue de $13,07 \pm 2,37$ meses en San Cayetano (rango=11-19 meses; n=10 hembras; 14 IENs) y de $13,63 \pm 1,72$ meses en Isla Brasilera (rango=11-16 meses; n=7 hembras; 11 IENs). No se encontraron diferencias entre los valores de IENs de los 2 sitios de estudio (test LMM: $F=0,167$; $p>0,05$; $N=25$).

3.3.3- Discusión.

Nacimientos

En ambos sitios de estudio, los nacimientos ocurrieron a lo largo del año; no obstante, se registraron picos de nacimientos en otoño-invierno, por el contrario, a fines de primavera y verano ocurrió el menor número de nacimientos. En SC hubo una mayor concentración de nacimientos en Abril-Junio con un pico en Mayo (Otoño). En IB hubo una mayor concentración de nacimientos en Marzo-Julio con un pico en Junio (Invierno). Estos resultados son similares a trabajos previos realizados en ambos sitios de estudio. En SC, se han registrado el 45% de los nacimientos en invierno, entre Junio y Agosto ($N=74$ nacimientos), durante un estudio realizado entre 1980 y 1984 (Rumiz 1990) y el 70,2% en otoño-invierno entre Mayo y Agosto ($N=77$ nacimientos) durante otro estudio realizado entre 1984 y 1992 (Zunino 1996). Por lo tanto, el patrón de nacimientos para el NO de la Provincia de Corrientes se mantendría a lo largo de los años. Sin embargo, los resultados para IB difieren de alguna manera con los de estudios previos (Kowalewski y Zunino 2004; Pavé et al. 2012). Kowalewski y Zunino (2004) registraron 140 nacimientos en IB durante 1997 y 1999 pero no encontraron picos de nacimientos sino que estos ocurrieron a lo largo del año. Los resultados del presente estudio son similares a los hallados por Pavé et al. (2012) realizado entre 2003 y 2010 ($N=113$ nacimientos) en que, en ambos estudios se registraron picos de nacimientos en invierno (en Junio y Agosto respectivamente) y menor ocurrencia a fines de primavera y verano (Noviembre-Febrero). Más aún, en este estudio, IB concentró el 74,8% de los nacimientos en otoño-invierno muy similar al patrón de SC.

En el presente estudio no se hallaron relaciones entre nacimientos y disponibilidad de alimento, temperatura y precipitaciones para SC e IB. Estos resultados pueden deberse a dos motivos, por un lado que estas variables no estén afectando el patrón de nacimientos en los sitios de estudio, aunque se desconoce si las mismas afectaron el momento de concepción de las hembras, o de lo contrario, esta falta de relaciones se deba al bajo número de nacimientos analizados (27 para SC y 22 para IB). Estudios previos, con un mayor número de nacimientos analizados (Zunino 1996: 77 nacimientos;

Kowalewski y Zunino 2004: 140 nacimientos; Pavé et al. 2012: 113 nacimientos), encontraron algunas relaciones con variables ambientales. Por ejemplo, para disponibilidad de alimento, se hallaron correlaciones negativas con hojas nuevas y frutos maduros para SC, correlaciones negativas con hojas nuevas y positivas con hojas maduras en IB (Kowalewski y Zunino 2004; Pavé et al. 2012). Con respecto a las condiciones ambientales, se hallaron correlaciones negativas de nacimientos con precipitación y temperatura sólo para SC (Zunino 1996; Kowalewski y Zunino 2004).

La distribución de nacimientos para los monos aulladores varía entre y dentro de cada especie. *A. guariba* no exhibe estacionalidad de nacimientos (Di Fiore y Campbell 2007). Por el contrario, en *A. palliata* la distribución de nacimientos varía entre sitios y años (Glander 1980; Fedigan y Rose 1995). Por ejemplo, en Hacienda La Pacífica, Costa Rica, existe una alta variabilidad interanual, en ciertos años los nacimientos ocurren a lo largo de los meses y en otros se concentran en los 2 o 3 meses de la estación seca (Glander 1980). Para *A. arctoidea* en Hato Masaguaral, Venezuela, los nacimientos ocurren a lo largo del año pero existe una concentración en la estación seca (Crockett y Rudran 1987a). Para *A. pigra* los nacimientos también se concentran en la estación seca (Di Fiore y Campbell 2007). En *A. caraya*, es evidente que la distribución de nacimientos varía entre sitios y en cada sitio entre años, y esta variación puede estar relacionada a distintas variables ambientales y sociales, como temperatura, precipitaciones, inundaciones y/o sequías intensas muy características de los sitios de estudio analizados, disponibilidad de alimento, condición de las hembras adultas, cambios en la composición de los grupos debido, por ejemplo, a reemplazo de machos e infanticidios o situaciones demográficas particulares. Es decir que *A. caraya* como otras especies de aulladores, no tiene un patrón característico de nacimientos.

Por otro lado, se conoce que la estacionalidad de nacimientos puede afectar la supervivencia de los infantes en ambientes donde existen estaciones marcadas (Butynski 1988). Por ejemplo, en *A. palliata* en Costa Rica, se encontró que la supervivencia infantil fue mayor (80%) cuando los nacimientos ocurrieron en la estación seca con respecto a la supervivencia (30%) de los ocurridos a lo largo del año (Glander 1980). En SC, Corrientes, la concentración de nacimientos en otoño-invierno generó una supervivencia del 70% (Zunino 1996); esto se debe a que los infantes inician la etapa de transición a la vida independiente durante primavera-verano donde existen mejores condiciones de temperatura y precipitaciones y mayor disponibilidad de alimentos de fácil digestibilidad como son las hojas nuevas (Zunino 1996).

Mortalidad infantil

La mortalidad infantil fue mucho mayor para IB (57,14%) con respecto a SC (10,53%). Los valores hallados para SC son bajos debido a que solo 2 de 19 infantes murieron antes de alcanzar los 12 meses de edad. Estos valores son menores a los que han sido previamente registrados en SC, de 30,4% (N=6 grupos) y 35% (N=11 grupos) (Rumiz 1990; Zunino 1996). Además, la mortalidad infantil de SC es menor a las encontradas para los monos aulladores en general, donde los valores varían entre 21.2% para *A. arctoidea* en Venezuela y 38% para *A. caraya* en Argentina (Crockett y Rudran 1987b; Pavé et al. 2012). La diferencia de mortalidad entre ambos sitios de estudio se debió al alto porcentaje de muertes por infanticidios en IB, donde el 50% de las muertes se atribuyó a esta causa. Este valor es superior a los encontrados para la especie en ambos sitios de estudio. En SC, se registró 25% de mortalidad atribuida a infanticidio (Zunino et al. 1986) y en IB, 18,6% (Pavé et al. 2012). Sin embargo, en otras especies de aulladores se han encontrado valores superiores. Por ejemplo, en *A. seniculus* en La Macarena, Colombia, la mortalidad infantil debido a infanticidio fue de 53% y entre 44 y 85% para *A. arctoidea* en Hato Masaguaral, Venezuela (Crockett 2003). Estas diferencias en los valores de mortalidad producto de infanticidio, en general están relacionadas a la tasa de reemplazo de machos adultos que es mayor en grupos con un solo macho (Janson y van Schaik 2000). Esto ocurre porque en grupos donde existen 2 o más machos adultos, todos participan en la defensa del grupo como así también de las hembras adultas (Leland et al. 1984; Kowalewski y Garber 2010). Si bien en IB existe mayor número de grupos multimacho con respecto a los unimacho (Kowalewski y Garber 2010; Pavé et al. 2012), los infanticidios ocurrieron en grupos unimacho.

En este sentido, 3 de los 4 casos de infanticidio registrados son consistentes con la hipótesis de selección sexual (Hrady 1974; 1979). Hrady (1974) argumentó que las condiciones requeridas para sustentar esta hipótesis incluyen: un reemplazo de machos adultos donde el macho reemplazante sea un macho extra-grupo, la matanza de infantes dependientes no emparentados con el macho infanticida, el acortamiento del intervalo entre nacimientos de las madres de los infantes muertos y que los nuevos machos adultos engendren los próximos infantes del grupo. En los tres casos registrados en este estudio, los infanticidios ocurrieron luego del reemplazo del macho central del grupo por parte de un macho extra-grupo y los infantes desaparecieron durante el período de dependencia alimenticia de sus madres, a la edad de 3 meses. Sin embargo, se desconoce la paternidad de los infantes atacados y además no se logró determinar el intervalo entre nacimientos de sus madres.

Por el contrario, el cuarto caso de infanticidio donde un infante de 10 meses (grupo Gritones) murió producto de ataques por parte del macho central del grupo vecino durante encuentros entre

grupos, es más consistente con la hipótesis de la agresión generalizada de machos (Bartlett et al. 1993). Primero, el ataque ocurrió 9 meses luego de que el macho infanticida se estableciera como macho central en su nuevo grupo. Segundo, las interacciones agresivas físicas entre machos adultos en Isla Brasilera son poco frecuentes (menos de 0,002 por individuos por hora), aunque las interacciones de este tipo entre grupos vecinos son raras pero más frecuentes que las agresiones intragrupo (Kowalewski 2007). Sin embargo, el macho infanticida participó en varias interacciones agresivas dentro de su nuevo grupo donde 2 infantes desaparecieron dentro de los 2 meses del ingreso del macho. Además, durante el mismo mes en que este macho atacó por primera vez al infante, se le adjudicaron 4 ataques a individuos de otro grupo vecino (1 infante, 2 juveniles, 1 hembra adulta). Dos de los individuos (1 infante, 1 juvenil) presentaban las mismas heridas encontradas en la pierna e ingle del infante muerto del grupo Gritones. La hipótesis de la agresión generalizada argumenta que bajo condiciones de alta densidad poblacional o durante períodos de inestabilidad social, existe un alto riesgo de que machos adultos que exhiben comportamientos agresivos ataquen individuos vulnerables como infantes o juveniles, como un subproducto de estas interacciones (Bartlett et al. 1993). Es decir que dentro de una misma población, pueden existir varias causas que llevan a los machos adultos a cometer infanticidio. En IB, los infanticidios estuvieron asociados a reemplazos de machos y a ataques entre grupos producto de agresión generalizada.

Intervalo entre nacimientos

Los intervalos entre nacimientos estimados fueron similares en ambos sitios de estudio, siendo de $13,07 \pm 2,37$ meses en SC y $13,63 \pm 1,72$ meses en IB. Por lo tanto, se rechaza la hipótesis 1 debido a que se esperaba obtener un valor menor de IEN en IB, ambiente con disponibilidad mayor y constante de alimento de alta calidad a través del año. La disponibilidad diferencial de recursos vegetales entre IB y SC no afectaría la longitud del intervalo entre nacimientos en hembras de *Alouatta caraya* como fue sugerido por Rumiz (1990).

Los valores obtenidos de IEN son similares aunque levemente menores a los registrados previamente en los sitios de estudio, siendo de 14 meses para IB (N=15) (Pavé et al. 2012) y 16 meses para SC (N=30) (Rumiz 1990). Más aún, en IB se han registrado intervalos entre nacimientos de 11 ± 3 meses con un valor mínimo de 9 meses en hembras cuyos infantes han desaparecido antes de alcanzar el año de edad y en SC el IEN más corto registrado en la misma situación fue de 12 meses (Rumiz 1990; Pavé et al. 2012). En comparación a poblaciones silvestres de otras especies de aulladores, los

valores hallados en este estudio son menores a los registradas para *A. arctoidea* en Venezuela (17,4 meses: Crockett y Rudran 1987b) y *A. palliata* en Costa Rica (22,5 meses: Glander 1980).

Por lo tanto, si bien existen diferencias con respecto a disponibilidad de recursos en ambos sitios de estudio, los resultados sugieren que las poblaciones de monos aulladores estudiadas vivirían bajo buenas condiciones ambientales con respecto a calidad y abundancia mensual de alimento, temperatura y precipitación, que les permite a las hembras producir aproximadamente un infante al año. Estos valores pueden variar por diferentes causas que afecten, entre otras cosas, las condiciones nutricionales de las hembras; por ejemplo, si ocurren sequías o inundaciones intensas el intervalo entre nacimiento puede alargarse y en el caso de reemplazo de machos y posteriores infanticidios, peleas entre grupos vecinos que ocasionan mortalidad de infantes dependientes, el intervalo entre nacimientos puede acortarse.

3.4. Conclusiones.

En este capítulo se analizó el efecto de las condiciones ambientales sobre características de historia de vida, en especial el intervalo entre nacimientos de dos poblaciones de monos aulladores y se puso a prueba la hipótesis de que el sitio con alimento constante a lo largo del año tendrá menor IEN.

Las principales conclusiones obtenidas fueron:

- ✓ San Cayetano e Isla Brasilera se diferenciaron en la abundancia y disponibilidad mensual de alimentos para los monos aulladores. En Isla Brasilera, hubo mayor y constante disponibilidad de recursos a lo largo del año.
- ✓ En ambos sitios de estudio los nacimientos se registraron a lo largo del año pero hubo mayor concentración en otoño-invierno. No se hallaron relaciones entre nacimientos y disponibilidad de alimento, temperatura y precipitaciones para San Cayetano e Isla Brasilera.
- ✓ La mortalidad infantil de Isla Brasilera (57,14%) fue mayor a la registrada para San Cayetano (10,53%) y se debió principalmente a infanticidio producto del reemplazo de machos.
- ✓ El intervalo entre nacimientos fue similar en ambos sitios de estudio (13,07 en San Cayetano y 13,63 en Isla Brasilera), por lo tanto la disponibilidad diferencial de recursos que existe en los sitios de estudio no estaría afectando esta característica de historia de vida.

CAPITULO 4

Desarrollo comportamental y patrón de actividad

4.1- Introducción.

Los monos aulladores negros y dorados, como las otras especies del género, son considerados folívoros comportamentales (Milton 1980; Crockett y Eisenberg 1987; Di Fiore y Campbell 2007), es decir que si bien tienen una dieta folívora-frugívora, en ciertos momentos del año pueden contar exclusivamente con las hojas como fuente principal de alimento. Considerando que las hojas proporcionan un bajo aporte energético sumado a que los aulladores tienen un sistema digestivo poco especializado para digerir este tipo de alimento (Milton 1980), los animales deben minimizar el gasto energético de ciertas actividades como el traslado e invertir gran parte del tiempo a descansar. Para los infantes, el paso del consumo de leche materna a la dieta de los adultos es un proceso que lleva tiempo y requiere adaptaciones fisiológicas y comportamentales en los individuos (Langer 2008). Más aun, Langer (2003) propuso que las especies folívoras de los mamíferos en general tienen una fase larga de alimentación mixta (periodo en el cual los infantes suplementan la leche materna con la alimentación independiente) debido a que tienen que compensar las dificultades de digerir una dieta basada en hojas. Varios estudios en monos aulladores han mostrado que los infantes invierten similar proporción de tiempo que los adultos en distintas actividades como alimentación-incluyendo consumo de distintos recursos en la dieta- y el descanso (Bicca-Marques y Calegari-Marques 1994; Pavelka y Knopff 2004; Koch y Bicca-Marques 2007; Kowalewski 2007; Prates y Bicca-Marques 2008; Raguet-Schofield 2010). Sin embargo, todavía se desconoce durante el periodo infantil cómo varía mes a mes el tiempo invertido en las distintas actividades hasta llegar al patrón comportamental de los individuos adultos, debido a que en general los estudios existentes no distinguen entre las edades de los infantes. En esta sección se describe el patrón de actividad de las 37 díadas madre-infante y el comportamiento social de los infantes en San Cayetano e Isla Brasileira y luego se los compara entre los sitios. Los datos obtenidos se comparan con otras poblaciones de monos aulladores negros y dorados, con otras especies del género y con otros primates no-humanos en general.

4.2- Metodología.

El tiempo invertido en cada una de los comportamientos analizados (alimentación, amamantamiento, amamantamiento más fuera de vista lactación-ver definición en Capítulo 2-, descanso, movimiento, traslado de infantes, exploración, juego individual e interacciones sociales) obtenidos a partir del muestreo focal, se expresan como porcentajes del tiempo total de actividad. A

su vez, el tiempo invertido en cada actividad por infante por edad se dividió por el tiempo total de actividad obtenido por infante por edad, debido a que el tiempo obtenido difirió para cada edad en cada estación y porque en ocasiones los infantes se perdían durante el seguimiento). El tiempo invertido en el consumo de los distintos ítems alimenticios (hoja, flor, fruto, tallo y otros) se dividió por el tiempo total de alimentación de todos los ítems en su conjunto. Para obtener el número de intentos de amamantamientos (ITTm) e ITTm aceptados, primero se dividieron las frecuencias de intentos por las horas focales obtenidas por cada infante por edad y luego a ese valor se lo multiplicó por las horas promedio de seguimiento obtenidas para cada estación (11hs primavera, 12hs verano, 11hs otoño, 10hs invierno). Este cálculo se realizó porque se obtuvieron distintas horas focales por individuo a lo largo de los meses (a causa de pérdidas o fuera de vista). Luego se calcularon los promedios mensuales de ITTm e ITTm aceptados como la unidad de análisis en la regresión lineal siguiendo a Gomendio (1991) y Pavé et al. 2010a.

Para las comparaciones realizadas en cada sitio y entre los sitios, con respecto a patrón de actividad, consumo de los distintos recursos vegetales e interacciones sociales se utilizó un modelo lineal mixto (Zuur et al. 2009). Para estos análisis se utilizaron los porcentajes del tiempo total invertido en cada una de las actividades y los factores de análisis fueron las edades de los infantes (la identidad de cada infantes se utilizó como variable aleatoria) y los sitios de estudio (efecto fijo); además se analizaron las interacciones entre ambos factores. Se realizaron regresiones lineares para analizar si los intentos de amamantamiento entre las edades de los infantes y además para comparar el tiempo invertido en las sesiones de amamantamiento entre las edades de los infantes. Los análisis se realizaron con los programas Statistica 7.0 (StatSoft 2004) e IBM SPSS Statistics 19 y se consideró el nivel de significancia para todos los análisis realizados de $p \leq 0,05$.

4.3- Patrón de actividad de la díada madre-infante.

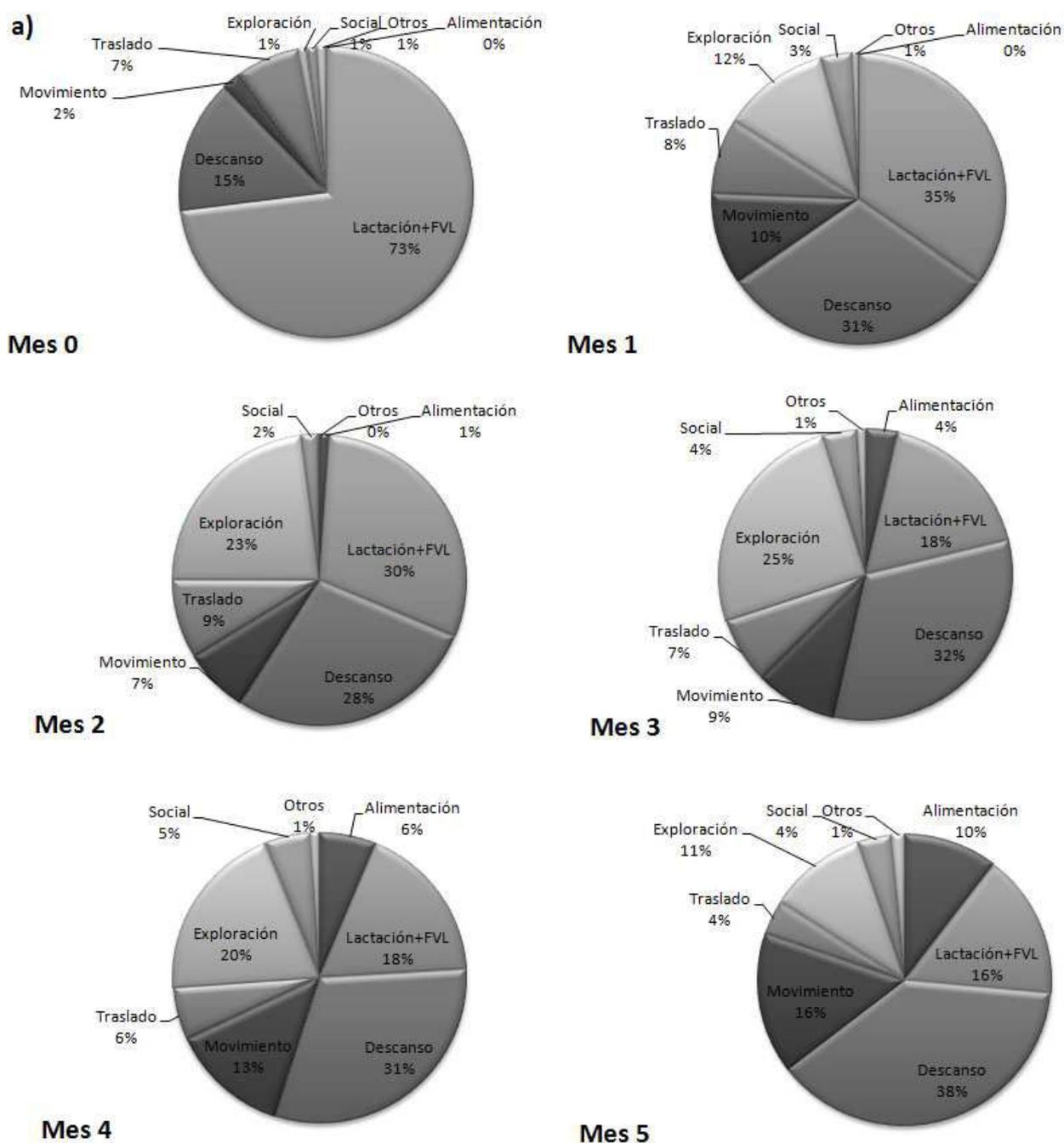
4.3.1- Resultados.

4.3.1.1- Patrón de actividad general.

En la figura 4.1 se muestra el patrón de actividad general por edad de los infantes de San Cayetano e Isla Brasilera. Para ambos sitios se observa un patrón similar para las distintas edades de los infantes. *Lactación y fuera de vista lactación* (suma de las dos actividades) fue la principal actividad de los infantes en el mes de nacimiento (mes 0) expresada con el 73-74% del tiempo total de actividad y fue disminuyendo a medida que los infantes crecieron. *Alimentación (consumo de alimento sólido y agua)* comenzó en el mes 1 con 0,03-0,33% y alcanzó el 24% en el mes 11, último mes del periodo infantil. El *descanso* fue aumentando a medida que los infantes crecieron, alcanzando 35-50% del tiempo total de actividad al final del periodo infantil. La actividad

movimiento (incluye dentro de un mismo árbol y de un árbol a otro) se incrementó entre los meses 6 y 9. Los infantes fueron *trasladados* por sus madres y otros individuos desde el mes de nacimiento y a partir del mes 5 esta actividad comenzó a disminuir hasta alcanzar el 0,02% en el mes 11. Los infantes comenzaron a *explorar* su ambiente en el mes 0, los mayores valores se expresaron entre los meses 2 y 4 cuando los infantes comienzan a alejarse de sus madres y luego esta actividad disminuyó alcanzando en promedio 0,5% al final del período infantil. Las *interacciones sociales* con madres y otros individuos (acicalamiento, intentos de amamantamiento, juego, puente, cuidado, interés, rechazo, pelea, suplantaciones) se mantuvieron con bajos valores a lo largo del periodo infantil, con un promedio de 3% del tiempo total de actividad. Cada una de las actividades será analizada a continuación de manera más detallada.

Figura 4.1. Patrón de actividad de los infantes de San Cayetano (a) e Isla Brasilera (b) entre los 0 y 11 meses de edad. Se presenta el porcentaje del tiempo total en alimentación (incluye consumo de agua), lactación mas fuera de vista lactación, descanso, movimiento, traslado, exploración (incluye movimiento-exploración), social (con madres y otros individuos) y otros (incluye vocalizaciones, defecación y caídas). Los valores se expresan como porcentajes promedios de todos los infantes presentes por edad.



a) continuación



Mes 6



Mes 7



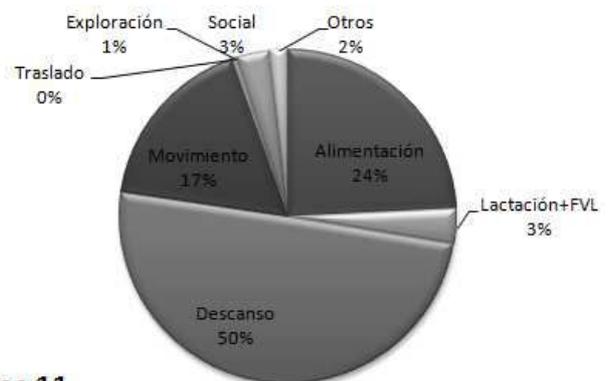
Mes 8



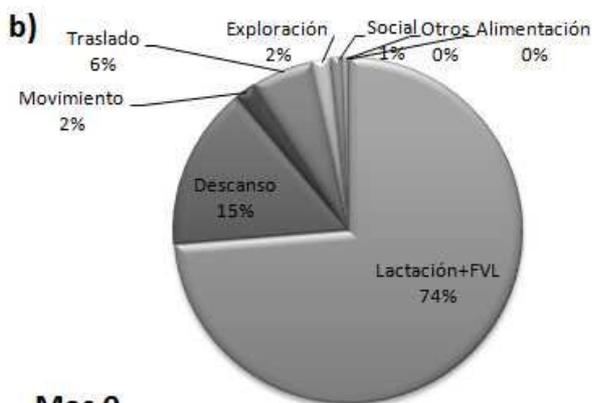
Mes 9



Mes 10



Mes 11



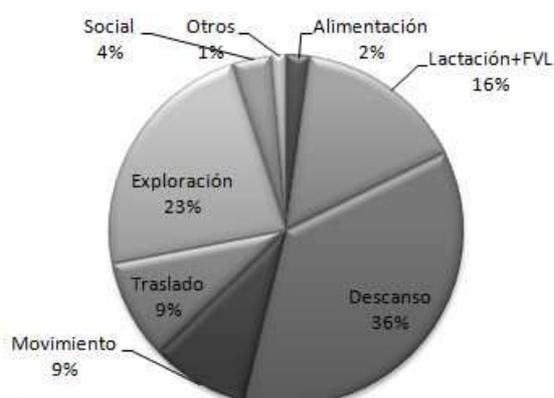
Mes 0



Mes 1



Mes 2



Mes 3



Mes 4

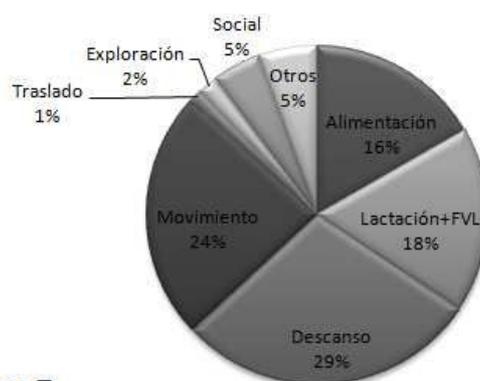


Mes 5

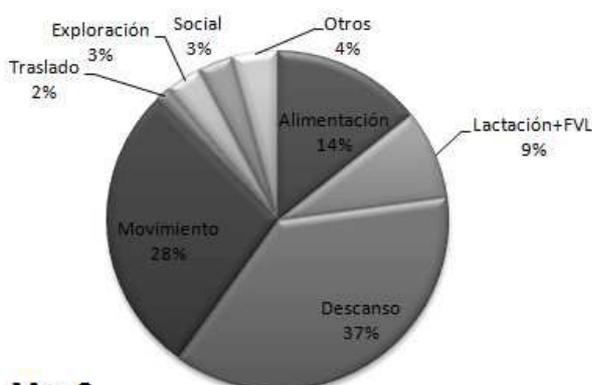
b) continuación



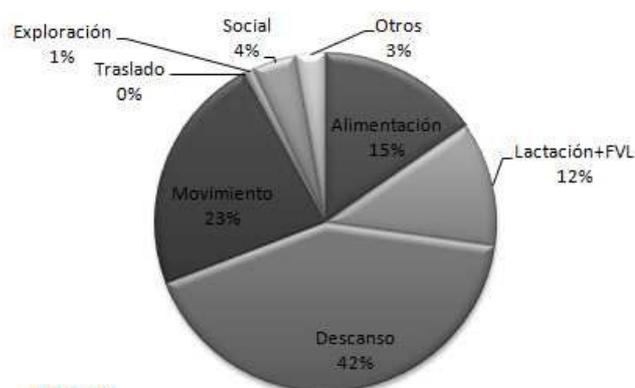
Mes 6



Mes 7



Mes 8



Mes 9



Mes 10



Mes 11

4.3.1.2- Comportamiento alimenticio independiente.

Infantes-San Cayetano

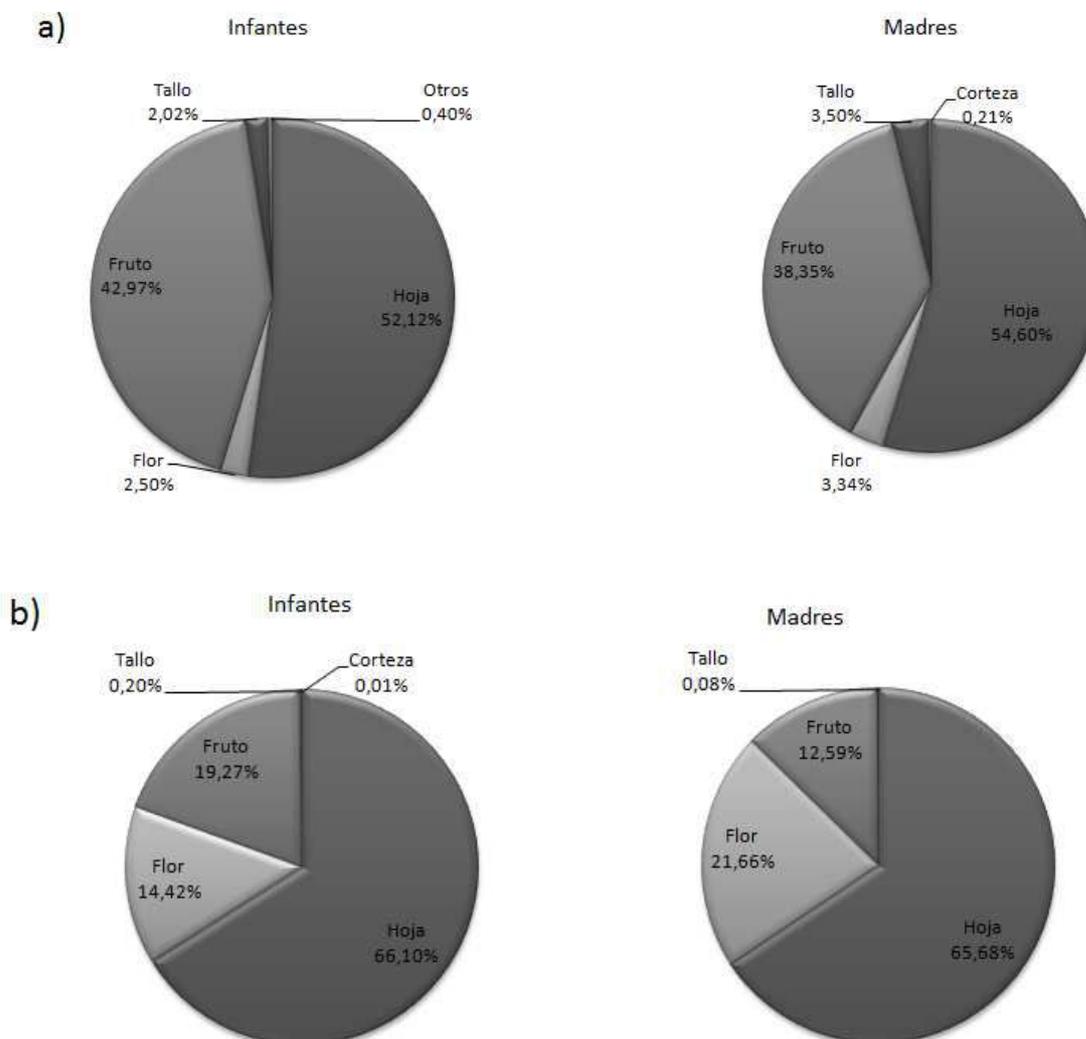
En el 61,89% (141 hs focales) del tiempo total de alimentación de los infantes (227 hs focales) se pudieron identificar las especies consumidas en los 6 grupos de estudio. Se registraron 61 especies vegetales, nativas y exóticas, pertenecientes a 33 familias, de las cuales 44 fueron árboles y arbustos, 15 enredaderas y epífitas y 2 palmeras (Apéndice 2). La dieta de los infantes fue variada, 5 especies arbóreas y enredaderas representaron el 56,4% del tiempo total de alimentación cuando el alimento fue conocido. Las especies fueron los árboles *Ficus luschnathiana* (18,85%),

Myrcianthes pungens (8,73%) y el exótico *Broussonetia papyrifera* (6,33%), el arbusto *Celtis sp.* (16,72%) y la enredadera *Forsteronia glabrescens* (5,73%).

Los infantes, de todas las edades en su conjunto, dedicaron gran parte del tiempo de alimentación a consumir hojas (52,11%) y frutos (42,97%), además consumieron flores (2,5%), tallos (2,02%) y otros recursos (0,4%) (Figura 4.2a). Dentro de esta clasificación general de fenofases, la categoría “hojas” incluye yema (0,24%), brote (9,72%), hoja nueva (5,94%), hoja madura (10,75%) y hoja sin determinar (25,47%). “Frutos” abarca fruto inmaduro (8,15%), fruto maduro (17,1%) y fruto sin determinar (17,72%). “Flores” incluye flor (2%) y pimpollo (0,5%). “Tallos” incluye tallo (1,35%) y peciolo (0,67%). Por último, “otros” abarca corteza (0,19%) y néctar (0,2%). Las hojas fueron consumidas principalmente de *Celtis sp.* (28,75%), *Forsteronia glabrescens* (9,88%), *Broussonetia papyrifera* (8,25%), *Gleditsia amorphoides* (8,16%) y enredaderas en general (5,07%). El 61% del consumo de frutos fue de *Ficus luschnathiana* (33,89%), *Myrcianthes pungens* (18,24%) y *Eugenia uniflora* (8,72%). *Handroanthus heptaphyllus* (43,05%) y *Salix humboldtiana* (21,4%) constituyeron al principal aporte de flores en la dieta de los infantes (Apéndice 2).

Los infantes comenzaron a ingerir alimentos sólidos en el mes 1 de vida (5 semanas). A esta edad, 4 de los 9 infantes presentes manipularon e ingirieron alimento mientras estaban en contacto con sus madres. En el 64,52% de los puntos de muestreo en que los infantes estaban comiendo (1635 de 2534 puntos para infantes entre 2 y 11 meses), su vecino más cercano (individuos principalmente adultos, pero también juveniles e infantes) también estaba comiendo. Además, en el 96,32% de los puntos de muestreo en el que se pudo conocer que comían el infante y su vecino más cercano (968 de 1005 puntos para infantes entre 2 y 11 meses), ambos comieron el mismo alimento. En el 3,68% restante, el infante comió un recurso distinto a su vecino más cercano.

Figura 4.2. Composición de la dieta de infantes y sus madres en San Cayetano (a) e isla Brasilera (b) entre Septiembre de 2008 y Noviembre de 2010 expresada con porcentaje de tiempo de alimentación de alimento conocido. La categoría “Hoja” incluye yema, brote, hoja nueva, hoja madura y hoja sin determinar. “Flor” incluye flor y pimpollo. “Fruto” incluye fruto inmaduro, fruto maduro y fruto sin determinar. “Otros” incluye néctar y corteza.



Los infantes entre 1 y 11 meses de edad difirieron significativamente en el tiempo que dedicaron a la alimentación independiente por mes, incrementándose con la edad (test LMM: $F=4177,854$; $p<0,001$; $N=154$) (Tabla 4.1; Figura 4.3). Si bien el tiempo de consumo de alimento sólido se incrementó de manera gradual, se registró un cambio notorio al pasar del mes 4 (6,31%) al 5 (10,56%) (Tabla 4.1). A la edad de 8-9 meses, el tiempo de alimentación de los infantes fue similar al de sus madres (Tabla 4.1).

Figura 4.3. Tiempo invertido en alimentación para infantes de San Cayetano e Isla Brasilera. Los puntos representan los valores medios (\pm DS) de todos los individuos presentes por edad.

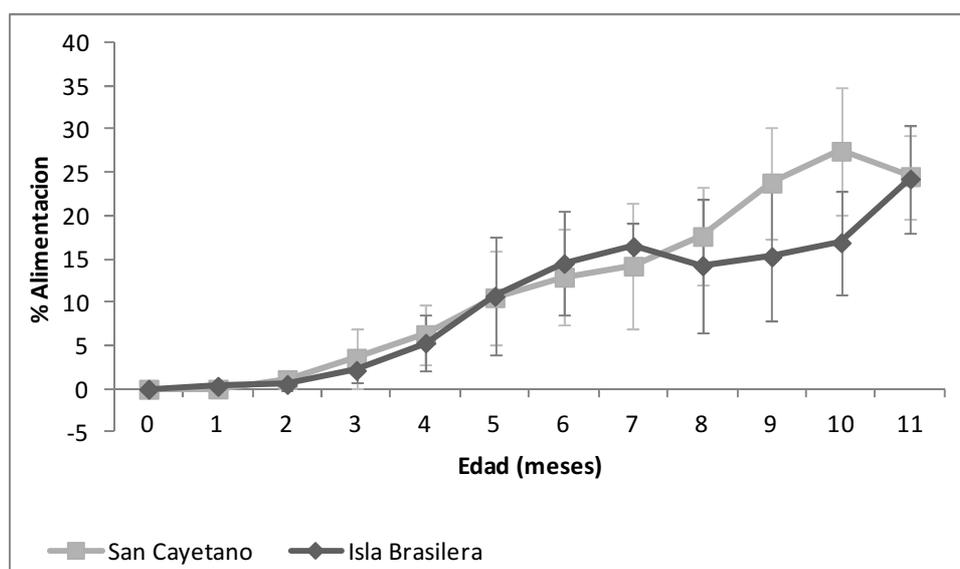


Tabla 4.1. Tiempo invertido en diferentes actividades para los infantes y sus madres. El tiempo se expresa como porcentaje del tiempo total de actividad, tomado de los focales. Los valores son medias de todos los infantes estudiados por edad. Alimentación (Aliment.) incluye consumo de alimento sólido y agua. Amamantamiento (Amam.) incluye el suministro de leche por madres y otras hembras adultas. FVL significa fuera de vista lactación. Traslado incluye traslado por madres y otros individuos.

San Cayetano							
Infantes por edad	Aliment.	Amam.	Amam. + FVL	Descanso	Traslado	Movimiento	Movimiento – exploración
0 (N=11)	0	2.26	71.58	14.52	12.23	2.16	0.9
1 (N=9)	0.03	3.62	34.67	30.62	9.92	10.37	11.79
2 (N=9)	1.11	6.29	30.24	27.67	9.73	7.17	22.95
3 (N=10)	3.6	5.77	17.62	32.34	7.57	9.01	25.31
4 (N=11)	6.31	7.84	17.77	30.93	5.86	13.05	20.02
5 (N=14)	10.56	6.21	16.06	38.12	3.87	15.68	10.83
6 (N=15)	12.93	5.27	16.15	33.42	2.89	18.24	8.6
7 (N=15)	14.22	6.07	13.75	41.59	1.44	19.4	4.11
8 (N=15)	17.64	5.66	18.40	37.34	0.36	16.93	2.44
9 (N=15)	23.82	4.46	13.21	35.77	0.14	18.82	1.75
10 (N=15)	27.49	1.47	13.74	36.47	0.02	16.84	0.58
11 (N=15)	24.56	0.67	3.34	49.61	0.02	17.29	0.44
Madres (N=12)	18.49	-	-	47.28	-	10.19	-

Isla Brasilera							
Infantes por edad	Aliment.	Amam.	Amam. + FVL	Descanso	Traslado	Movimiento	Movimiento – exploración
0 (N=4)	0	1.14	71.60	14.84	11.11	1.95	1.66
1 (N=6)	0.33	3.06	37.99	29.06	11.32	10.07	10.45
2 (N=7)	0.55	6.79	28.97	26.96	10.95	8.23	21.91
3 (N=6)	2.17	5.72	15.47	36.09	9.71	8.81	23.05
4 (N=6)	5.33	4.87	39.78	21.4	7.15	9.7	12.28
5 (N=5)	10.72	6.11	26.83	29.75	2.09	18.41	4.15
6 (N=8)	14.51	6.54	16.53	30.46	2.23	25.23	3.08
7 (N=7)	16.46	6.34	17.74	28.65	1.33	23.76	1.72
8 (N=5)	14.27	3.90	8.52	37.04	1.49	27.74	3.28
9 (N=6)	15.29	2.83	11.91	41.92	0.15	22.93	0.79
10 (N=5)	16.91	4.55	15.15	41.34	0.25	17.92	0.42
11 (N=5)	24.28	3.69	15.08	34.17	0.02	17.57	0.57
Madres (N=12)	23.06	-	-	34.33	-	10.93	-

A nivel general, la dieta de los infantes en cuanto al tipo de alimento consumido fue similar a la de sus madres; en todas las clases etarias analizadas de los infantes (3-5 meses, 6-8 meses, 9-11 meses) y sus madres, los principales recursos consumidos fueron hojas y frutos, luego flores, tallos y otros recursos (Tabla 4.2). En el análisis de la proporción de tiempo invertido en la alimentación de los distintos recursos vegetales con el LMM, la interacción entre los factores clase etaria y estación nunca fue significativa. Sin embargo, las clases etarias analizadas difirieron significativamente en cuanto a la proporción en el consumo de hojas, frutos y tallos, pero no se encontraron diferencias con respecto al consumo de flores (Tabla 4.3). “Otros recursos” (néctar y corteza) y agua no pudieron ser analizados con el LMM debido al bajo consumo de estos recursos por los infantes a lo largo del estudio. Los infantes de 3-5 meses consumieron más hojas y menos frutos y tallos que el resto de las clases etarias. El consumo de flores no difirió entre las clases etarias posiblemente debido a que siempre que hubo flores disponibles, todas las clases etarias las consumieron.

Tabla 4.2. Proporción del tiempo de alimentación invertido en el consumo de diferentes recursos alimenticios para cada una de las clases etarias analizadas de infantes y sus madres en San Cayetano e Isla Brasilera. Los valores son medias de todos los individuos estudiados por edad. . “Otros” de San Cayetano incluye néctar y corteza para infantes y corteza para madres.”Otros” de Isla Brasilera incluye tallo y corteza para infantes y tallo para madres.

San Cayetano					
	Hojas	Frutos	Flores	Tallos	Otros
3-5 meses	57.16	38.48	3.57	0.79	0
6-8 meses	49.21	46.14	2.07	1.97	0.61
9-11 meses	53.01	42.52	2.92	1.45	0.11
Madres	54.32	38.30	4.54	2.69	0.15

Isla Brasilera				
	Hojas	Frutos	Flores	Otros
3-5 meses	72.04	21.38	6.58	0
6-8 meses	58.01	30.27	11.48	0.24
9-11 meses	72.41	18.52	9.03	0.04
Madres	65.68	12.59	21.66	0.08

Tabla 4.3. Resultado del modelo lineal mixto que muestra la comparación de la proporción del tiempo de alimentación invertido en el consumo de diferentes recursos alimenticios por estación para las 3 clases etarias analizadas (3-5 meses, 6-8 meses, 9-11 meses) de los infantes de San Cayetano e Isla Brasilera. * corresponden a los valores de $p \leq 0,05$.

San Cayetano				
Variable Dependiente	Efectos fijos	Denominador (grados de libertad)	F	p
Hoja	Clase	59,152	3,534	0,035*
	Estación	56,829	11,253	<0,001*
	Interacción: Clase x Estación	52,908	0,681	0,666
Flor	Clase	17,611	2,376	0,122
	Estación	22,289	1,504	0,241
	Interacción: Clase x Estación	18,541	1,123	0,387
Fruto	Clase	66,733	3,771	0,028*
	Estación	72,071	12,648	<0,001*
	Interacción: Clase x Estación	61,925	0,794	0,578
Tallo	Clase	46,526	7,044	0,002*
	Estación	54,340	3,580	0,020*
	Interacción: Clase x Estación	52,335	1,766	0,124

Isla Brasilera

Variable Dependiente	Efectos fijos	Denominador (grados de libertad)	F	p
Hoja	Clase	7,742	1,203	0,351
	Estación	5,956	12,931	0,005*
	Interacción: Clase x Estación	4,932	1,493	0,337
Flor	Clase	12,449	18,989	<0,001*
	Estación	10,226	11,289	0,001*
	Interacción: Clase x Estación	12,400	7,381	0,002*
Fruto	Clase	5,499	9,582	0,016*
	Estación	3,669	73,023	0,001*
	Interacción: Clase x Estación	5,041	6,537	0,03*
Otros	Clase	4,310	0,618	0,581
	Estación	4,364	0,771	0,563
	Interacción: Clase x Estación	4,365	0,771	0,563
Agua	Clase	4,921	74,807	<0,001*
	Estación	5,041	94,937	<0,001*
	Interacción: Clase x Estación	5,040	57,565	<0,001*

A nivel estacional, en las 3 clases etarias analizadas de los infantes, las hojas fueron el principal recurso en otoño, invierno y primavera pero principalmente en invierno. En verano, los infantes consumieron más frutos que el resto de los recursos. Las flores fueron consumidas sobre todo en primavera y también en invierno. Por lo tanto se observó una preferencia por el consumo de recursos estacionales cuando estos estuvieron disponibles. Los infantes bebieron agua de huecos de árboles o del suelo durante todo el año, aunque su consumo se incrementó en otoño y primavera (Tabla 4.4; Figura 4.4). La comparación en el consumo de los recursos por las clases etarias analizadas en las distintas estaciones mediante el modelo lineal mixto indicó que el consumo de hojas, frutos y tallos difirió significativamente entre las estaciones pero no fue el caso para las flores (Tabla 4.3 y 4.4).

Tabla 4.4. Proporción del tiempo de alimentación invertido en el consumo de diferentes recursos alimenticios por estación para infantes y sus madres en San Cayetano e Isla Brasilera. Los valores son medias de todos los individuos estudiados por edad. “Otros” de San Cayetano incluye néctar y corteza.”Otros” de Isla Brasilera incluye tallo y corteza.

San Cayetano						
	Hojas	Frutos	Flores	Tallos	Otros	Agua
<i>Otoño</i>						
3-5 meses	60.73	36.93	0	2.34	0	0
6-8 meses	53.84	40.93	0.10	2.10	0.02	3.02
9-11 meses	52	44.17	0.65	1.32	0	1.87
Madres	50.45	41.59	0.06	5.60	0.48	1.82
<i>Invierno</i>						
3-5 meses	65.37	24.04	9.89	0.71	0	0
6-8 meses	72.38	15.76	3.73	6.35	0.21	1.56
9-11 meses	67.57	23.68	4.91	2.76	0.04	1.03
Madres	66.64	23.13	3.18	5.18	0.09	1.76
<i>Primavera</i>						
3-5 meses	61.22	27.77	8.08	0.35	0	2.58
6-8 meses	41.93	48.19	7.55	0	2.21	0.12
9-11 meses	43.46	49.31	7.06	0.17	0	0
Madres	64.77	24.46	10.06	0.61	0	0.10
<i>Verano</i>						
3-5 meses	48.31	50.11	0.21	0.18	0	1.19
6-8 meses	34.52	61.86	0.05	0.59	0.50	2.47
9-11 meses	37.90	60.67	0	0.73	0.54	0.17
Madres	41.76	57.18	0.09	0	0	0.97

Isla Brasilera					
	Hojas	Frutos	Flores	Otros	Agua
<i>Otoño</i>					
3-5 meses	68,67	29,47	1,86	0	0
6-8 meses	60,07	31,07	8,03	0,37	0,46
9-11 meses	71,85	11,77	16,38	0	0
Madres	62,69	25,35	11,76	0	0,20
<i>Invierno</i>					
3-5 meses	86,36	0,70	12,94	0	0
6-8 meses	99,45	0	0	0	0,55
9-11 meses	96,31	0	3,69	0	0
Madres	75,95	21,72	1,92	0	0,41
<i>Primavera</i>					
3-5 meses	76,72	12,87	10,41	0	0
6-8 meses	64,64	8,28	26,62	0,43	0,03
9-11 meses	-	-	-	-	-
Madres	52,09	15,06	31,85	0,17	0,83
<i>Verano</i>					
3-5 meses	56	44	0	0	0
6-8 meses	37,63	55,73	4,20	0,06	2,38
9-11 meses	59,90	34,50	3,11	0,11	2,39
Madres	39,24	59,64	0	0	1,12

Figura 4.4. Composición estacional de la dieta de infantes y sus madres en San Cayetano e Isla Brasilera entre Septiembre de 2008 y Noviembre de 2010. Los valores se expresan con porcentaje de tiempo de alimentación de alimento conocido. La categoría “Hoja” incluye yema, brote, hoja nueva, hoja madura y hoja sin determinar. “Flor” incluye flor y pimpollo. “Fruto” incluye fruto inmaduro, fruto maduro y fruto sin determinar. “Otros” de San Cayetano incluye néctar y corteza.”Otros” de Isla Brasilera incluye tallo y corteza.

San Cayetano

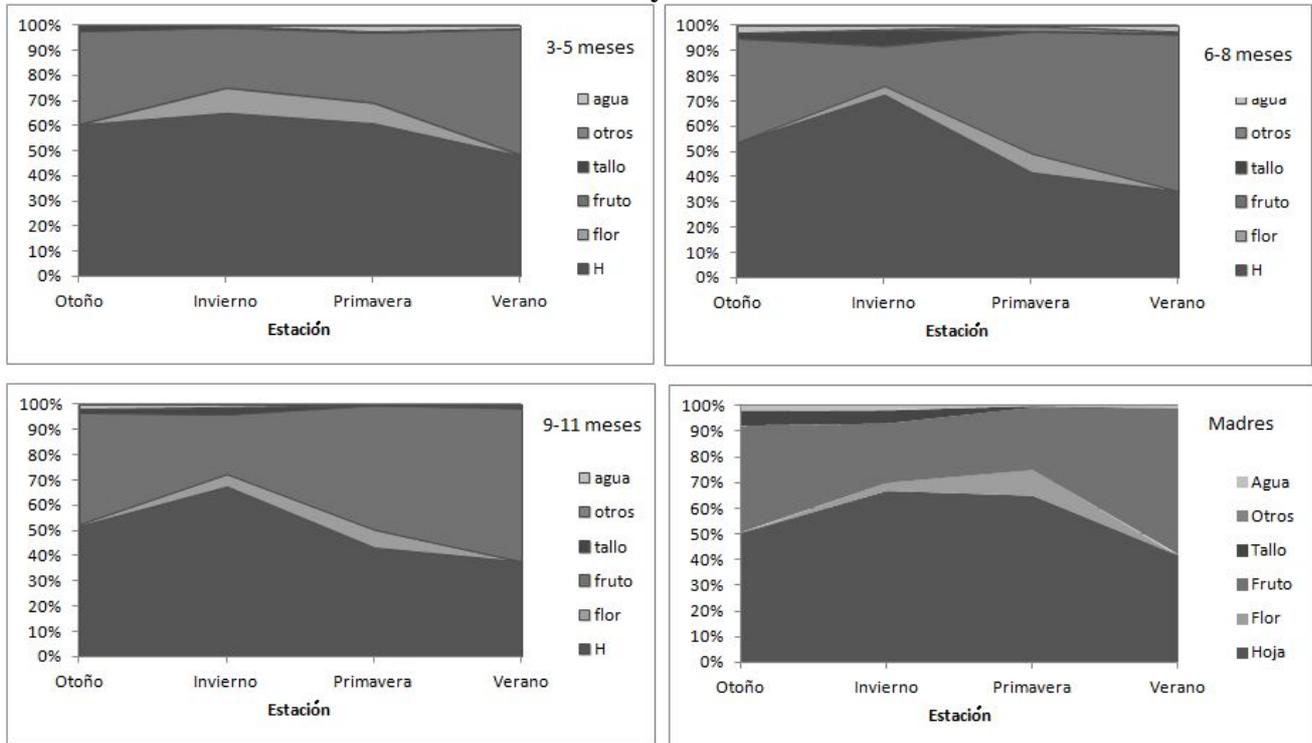
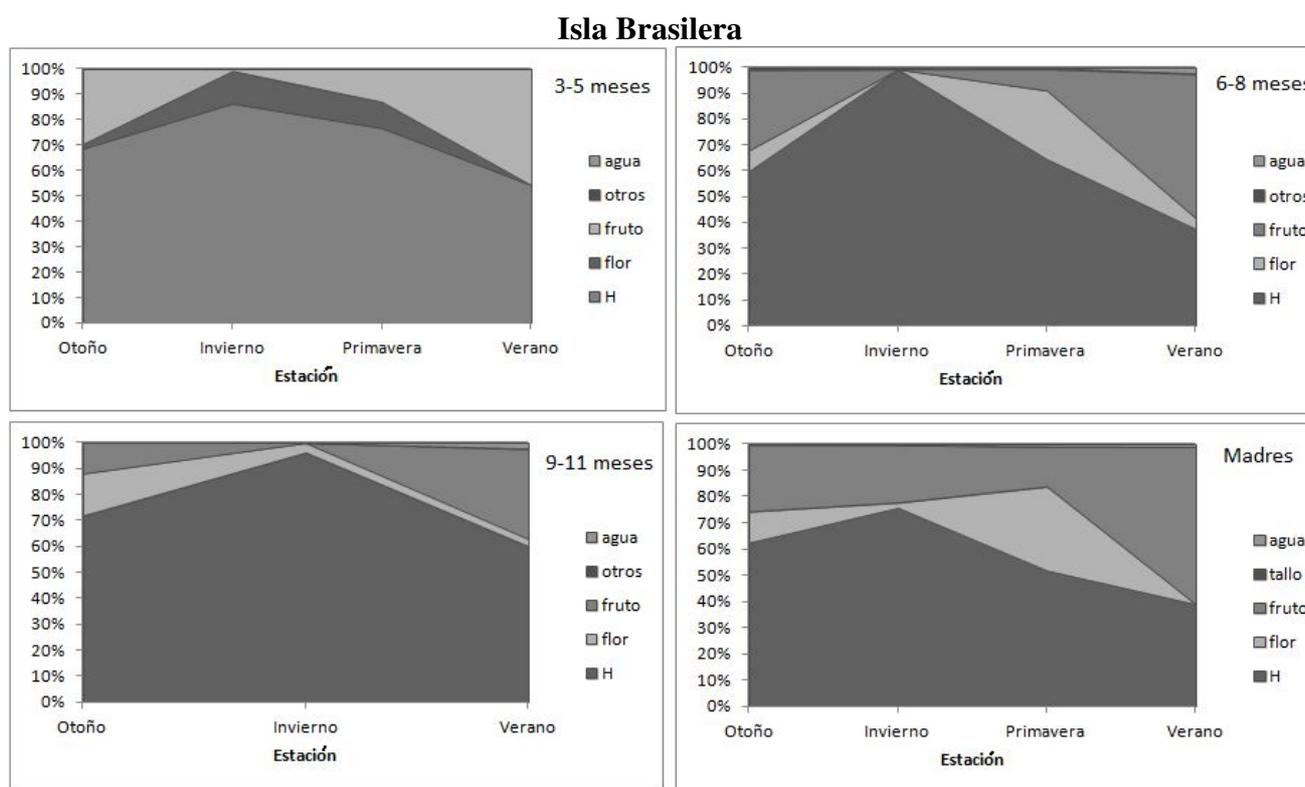


Figura 4.4. Continuación



Infantes-Isla Brasilera

En el 58,60% (42,6 hs focales) del tiempo total de alimentación de los infantes (72,7 hs focales) se pudo identificar las especies consumidas en los 5 grupos de estudio. Se registraron 39 especies vegetales, principalmente nativas, pertenecientes a 24 familias, de las cuales 22 fueron árboles y arbustos, 16 enredaderas, apoyantes, herbáceas y epífitas y 1 palmera (Apéndice 2). De estas especies, 5 árboles representaron el 69,28% del tiempo total de alimentación cuando el alimento fue conocido; los mismos fueron *Inga uraguensis* (20,43%), *Albizia inundata* (17,77%), *Banara argunta* (17,22%), *Cecropia pachystachya* (7,77%) y *Pouteria gardneriana* (6,09%).

Los infantes, de todas las edades en su conjunto, consumieron principalmente hojas (66,10%) y además consumieron frutos (19,27%), flores (14,42%), tallos (0,20%) y corteza (0,01%) (Figura 4.2b). Dentro de la categoría “hojas” se incluye yemas (1,55%), vainas (0,79%), brotes (12,05%), hojas maduras (16,42%), hojas nuevas (8,06%) y hojas sin determinar (27,23%). “Frutos” abarca frutos inmaduros (6,80%), frutos maduros (2,25%) y frutos sin determinar (10,22%). En “flores” se incluye flores (14,24%) y pimpollos (0,18%). Las hojas fueron consumidas principalmente de *Albizia inundata* (22,11%), enredaderas en general (20,29%), *Banara arguta* (13%) e *Inga uraguensis* (8,4%). La especie que más contribuyó con frutos en la

dieta de los infantes fue *Banara arguta* (28,44%) y luego *Pouteria gardneriana* (16,17%) y *Eugenia burkartiana* (15,07%). El mayor suministro de flores lo aportó *Inga uraguensis* (73,41%).

Los infantes comenzaron a ingerir alimentos sólidos en el mes 1 de vida (5 semanas). De 6 infantes presentes en el mes 1 (n=6 infantes, 4 hembras, 2 machos), 2 hembras manipularon e ingirieron alimento mientras estaban en contacto con otro individuo (madre u otra hembra) o moviéndose en cercanía a otro individuo. En el 66,01% de los puntos de muestreo en que los infantes estaban comiendo (573 de 868 puntos para infantes entre 2 y 11 meses), su vecino más cercano también estaba comiendo. Además, en el 96,7% de los puntos de muestreo en el que se registró el alimento consumido por el infante y su vecino más cercano (264 de 273 puntos para infantes entre 2 y 11 meses), ambos comieron el mismo recurso. En el 3,3% restante, el infante comió un recurso distinto a su vecino más cercano. Estos resultados son muy similares a los hallados en San Cayetano.

La edad de los infantes afectó significativamente el tiempo invertido en la alimentación independiente, incrementándose con la edad (test LMM: $F=32,773$; $p=0,001$; $N=70$) (Tabla 4.1; Figura 4.3). De igual manera a lo que se observó en San Cayetano, si bien el cambio entre las edades fue gradual, los infantes a los 5 meses (10,72%) dedicaron el doble de tiempo al consumo de alimento sólido con respecto a los 4 meses (5,33%). A diferencia de los infantes de San Cayetano, recién a la edad de 10-11, el tiempo de alimentación de los infantes fue similar al de sus madres (Tabla 4.1). A nivel general, la dieta de los infantes en cuanto al tipo de alimento consumido, fue similar a la de sus madres; en todas las clases etarias analizadas de los infantes (3-5 meses, 6-8 meses, 9-11 meses) y las madres, el principal recurso consumido fue hoja y luego fruto o flor, tallo y otros recursos.

El análisis de LMM mostró que la interacción entre los factores clases etarias y estaciones LMM fue significativa para el consumo de flores, frutos y agua pero no para el consumo de hojas y “otros recursos” (tallo y corteza) (Tablas 4.2, 4.3 y 4.4). Por lo tanto, se encontraron diferencias significativas entre las clases etarias analizadas en cuanto a la proporción en el consumo de flores, frutos y agua pero no con respecto al consumo de hojas y otros recursos (Tablas 4.2 y 4.3). Los infantes de 6-8 meses consumieron más frutos y flores que el resto de las clases. Con respecto a las estaciones, el consumo de hojas, flores, frutos y agua difirió significativamente entre las estaciones pero no fue el caso para “otros recursos” (Tabla 4.3). Es decir, los infantes aprovecharon los ítems disponibles en cada estación. Por ejemplo, si bien las hojas fueron el recurso más consumido durante todo el año, su consumo aumentó en primavera e invierno. Los infantes ingirieron flores en todas las estaciones pero principalmente en primavera. El consumo de frutos se incrementó en la estación con mayor disponibilidad que fue verano y prácticamente no se registró en invierno. Los

infantes bebieron poca cantidad de agua a lo largo de las estaciones (0,65% en el período 3-11 meses), aunque su consumo se incrementó en verano (1,7% en el período 3-11 meses), posiblemente debido a la mayor disponibilidad en lagunas temporales y huecos de árboles (Tabla 4.4; Figura 4.4).

Madres-San Cayetano

En el 56,78% (102 hs focales) del tiempo de alimentación de las madres (179 hs focales) se pudo identificar la especie consumida. Se encontraron 45 especies vegetales, nativas y exóticas, pertenecientes a 25 familias, de las cuales 37 fueron árboles y arbustos, 6 enredaderas y epifitas y 2 palmeras (Apéndice 2). Si bien se registró que los infantes consumieron 17 especies más que sus madres, esto se debería posiblemente a que se obtuvieron menos horas focales para las madres (989hs) con respecto a los infantes (1586 hs). Sin embargo, debido a que se registró el alimento consumido por el vecino más cercano al infante durante el muestreo focal, se pudo conocer que las madres consumieron 9 de estas 17 especies. Por último, se registró que las madres consumieron 2 especies vegetales que no fueron consumidas por los infantes (*Peltophorum dubium* y *Fraxinus pennsylvanica*). El 57,88% del tiempo total de alimentación de las madres cuando el alimento fue conocido estuvo representado por 5 árboles nativos, *Ficus luschnathiana* (18,71%), *Celtis* sp. (14,98%), *Maclura tinctoria* (8,72%), *Gleditsia amorphoides* (8,52%) y *Myrcianthes pungens* (6,95%) (Apéndice 2).

Las madres dedicaron $18,49 \pm 3,07\%$ (rango=14,08-26,05%; n=12) de su tiempo total de actividad a la alimentación. De manera similar a los infantes, las madres comieron principalmente hojas (54,60%) y frutos (38,35%), además de flores (3,34%), tallos (3,50%) y corteza (0,12%) (Figura 4.2a). A su vez, la categoría “hojas” se descompone en yemas (0,44%), brotes (7,22%), hojas nuevas (9,48%), hojas maduras (14,32%) y hojas sin determinar (25,27%). Dentro de “frutos” se incluye frutos inmaduros (5,49%), frutos maduros (16,52%) y frutos sin determinar (14,78%). “Flores” abarca flores (3,04%) y pimpollos (0,76%). “Tallos” incluye tallos (1,84%) y peciolo (0,70%). Para las madres, el principalmente aporte de hojas lo dieron *Celtis* sp. (24,6%), *Gleditsia amorphoides* (13,73%), *Forsteronia glabrescens* (8,37%) y enredaderas en general (6,97%). Los frutos fueron consumidos principalmente de *Ficus luschnathiana* (34,59%), *Myrcianthes pungens* (15,72%) y *Maclura tinctoria* (11,47%). *Handroanthus heptaphyllus* (43,05%) y *Salix humboldtiana* (21,4%) también constituyeron el principal aporte de flores para las madres.

De igual manera que para los infantes, las hojas fueron el principal recurso estacional para las madres a excepción de verano, donde consumieron más frutos que el resto de los recursos. Las hojas fueron muy importantes en invierno y primavera. Las flores fueron importantes recursos en

primavera (Tabla 4.4). Tallos y pecíolos (de *Ficus luschnathiana* y *Phytolacca dioica*) fueron consumidos principalmente en otoño e invierno, posiblemente debido a la menor disponibilidad de otros recursos como las hojas. El consumo de agua de huecos de árboles o del suelo ocurrió durante todo el año, pero disminuyó en primavera. La comparación en el consumo de los distintos recursos entre las estaciones mediante el modelo lineal mixto mostró que se encontraron diferencias significativas con respecto al consumo de hojas, flores, frutos, tallos y agua (test LMM: hojas-F=5,322, p=0,017; flores-F=5,566, p=0,009; frutos-F=12,740, p=<0,001; tallos-F=4,353, p=0,037; agua-F=5,050, p=0,007; N=42) y no se encontraron diferencias en el consumo de otros recursos (Tabla 4.3; Figura 4.4).

Madres-Isla Brasilera

En el 72,71% (67,5 hs focales) del tiempo total de alimentación (93 hs focales) se pudo identificar el alimento ingerido por las madres en los 5 grupos de estudio. Las madres consumieron 29 especies vegetales. Las especies consumidas pertenecen a 17 familias; 19 fueron árboles o arbustos, 9 enredaderas, apoyantes y herbáceas y 1 palmera (Apéndice 2). Los infantes consumieron 9 especies más que sus madres y por el contrario, en la dieta de las madres se registró 1 especie no consumida por los infantes (Myrtaceae 1). Sin embargo, 4 especies no consumidas por las madres fueron ingeridas por otros individuos adultos del grupo (el árbol *Ficus* sp., y las enredaderas *Canavalia bonariensis*, *Dolichandra unguis-cati* y *Pseudogynoxys benthamii*). Las especies más importantes en la dieta de las madres que representaron el 70,47% del tiempo total de alimentación fueron *Inga uraguensis* (25,26%), *Albizia inundata* (18,56%), *Banara arguta* (14,04%), *Eugenia burkartiana* (6,40%) y *Pouteria gardneriana* (6,21%). Las 3 primeras especies las comparten infantes y madres (Apéndice 2).

Las madres dedicaron $23,06 \pm 5,58\%$ (rango=12,23-30,42%; n=12) de su tiempo total de actividad a la alimentación. De manera similar a los infantes, las madres consumieron principalmente hojas (65,68%) y además flores (21,66%), frutos (12,59%) y tallos (0,08%) (Figura 4.2b). La categoría “hojas” incluye yema (0,94%), vaina (0,16%), brote (10,33%), hoja nueva (10,52%), hoja madura (16,10%) y hoja sin determinar (20,86%). “Frutos” incluye fruto inmaduro (6,71%), fruto maduro (2,14%) y fruto sin determinar (11,02%). De igual manera a los infantes, las madres consumieron hojas principalmente de *Albizia inundata* (28,67%), *Banara arguta* (17,08%), enredaderas en general (13,2%) e *Inga uraguensis* (6,54%). Las flores casi exclusivamente de *Inga uraguensis* (87,98%). Las especies que más contribuyeron con frutos a la dieta de las madres fueron *Eugenia burkartiana* (21,42%), *Pouteria gardneriana* (19,15%) y *Ocotea diospyrifolia* (16,84%).

Para las madres se observó una tendencia similar a los infantes con respecto a la dieta según las estaciones. Las hojas fueron el principal recurso en otoño, invierno y primavera. En primavera, el segundo recurso más importante fueron las flores. Los frutos fueron el recurso más consumido en verano, estación con mayor disponibilidad de este recurso. De la misma manera a los infantes, el consumo de agua se incrementó en verano, estación con mayor disponibilidad de agua y temperatura (Tabla 4.4; Figura 4.4). La comparación en el consumo de los distintos recursos entre las estaciones mediante el modelo lineal mixto indicó que se encontraron diferencias significativas con respecto al consumo de flores y frutos (test LMM: flores- $F=5,700$, $p=0,023$; frutos- $F=6,650$, $p=0,012$; $N=24$) y no se encontraron diferencias en el consumo de hojas, otros recursos y agua (test LMM: hojas- $F=3,781$, $p=0,054$; otros- $F=0,333$, $p=0,801$; agua- $F=0,760$, $p=0,554$; $N=24$) (Tabla 4.4; Figura 4.4).

4.3.1.3- Amamantamiento.

4.3.1.3.1- Amamantamiento por madres y alo-madres.

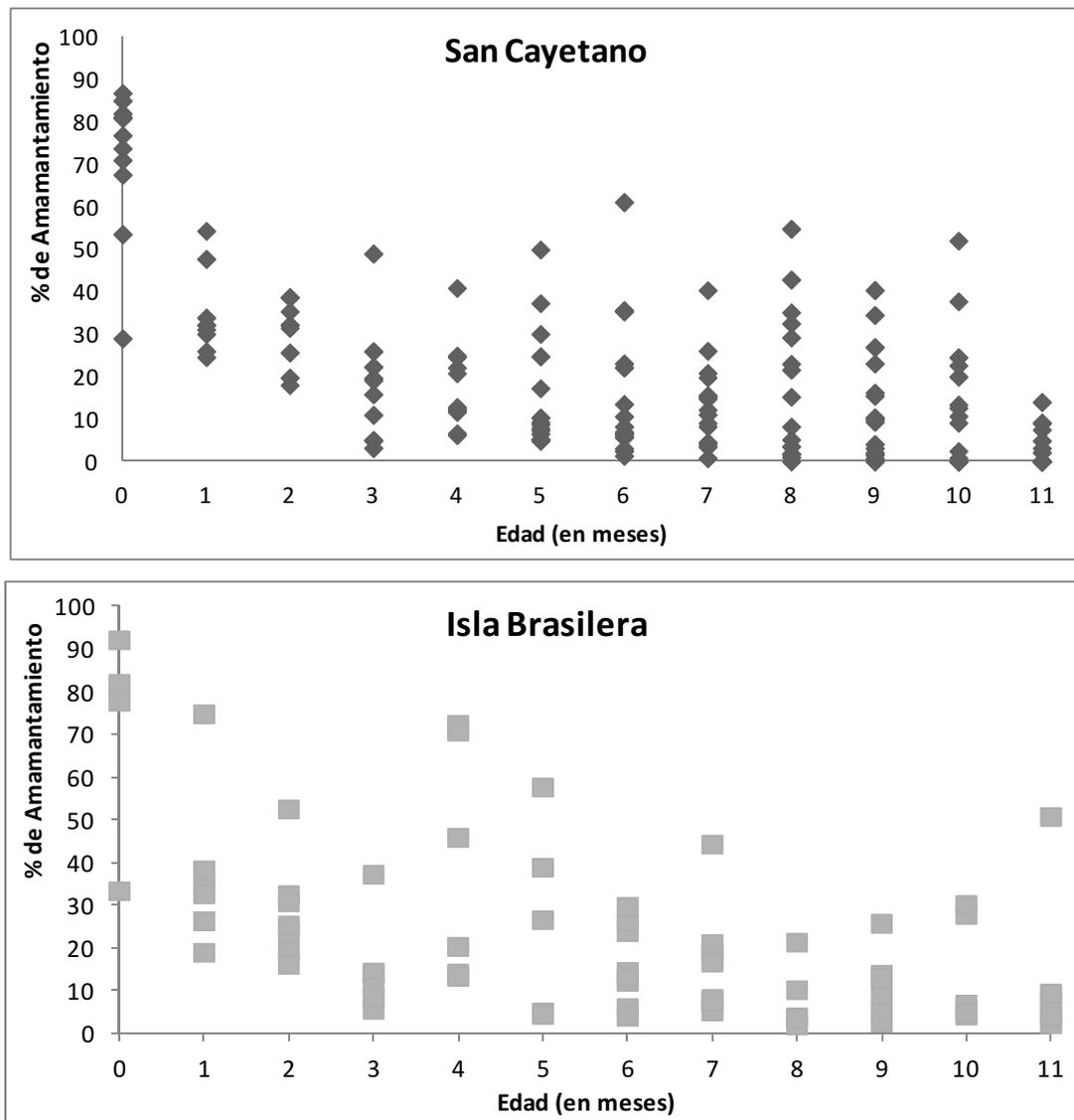
San Cayetano

Los infantes fueron amamantados por sus madres desde el nacimiento hasta los 11 meses de edad y por otras hembras adultas (alo-madres), entre los meses 1 y 11. El alo-amamantamiento representó el 0,80% del tiempo total de amamantamiento (71,74 horas totales) o el $0,03 \pm 0,27\%$ del tiempo total de actividad mensual de los infantes y solo 7 de los 21 infantes estudiados fueron amamantados por otras hembras. El tiempo dedicado al amamantamiento con madres y otras hembras adultas difirió significativamente entre las edades de los infantes, es decir que el tiempo disminuyó con la edad, considerando solamente amamantamiento (test LMM: $F=8,512$; $p<0,001$; $N=154$) o cuando se analizó conjuntamente amamantamiento más fuera de vista lactación (test LMM: $F=26,692$; $p<0,001$; $N=154$) (Tabla 4.1; Figura 4.5). En el mes de nacimiento los infantes pasaron 6,8 hs diarias amamantándose o fuera de vista lactación, es decir el 72% del tiempo total de actividad diario ($n=11$ infantes), este tiempo disminuyó a 1,7 hs diarias (o 18% del tiempo total de actividad diario) a los 4 meses ($n=11$ infantes). Considerando solo amamantamiento, a la edad de 11 meses los infantes invirtieron 0,07 hs diarias (4 minutos) o $0,67 \pm 1,14\%$ (rango=0-3,24%; $n=15$ infantes) del tiempo total de actividad.

Los infantes finalizaron la lactación (de sus madres y otras hembras) a una edad media de $9 \pm 1,52$ meses (rango=7-12 meses; $n=15$ infantes). A los 11 meses, 7 de los 15 infantes presentes (47%) lactaron de sus madres y alo-madres. Para entender si la presencia de nuevos hermanos afectó la lactación, se registró si las madres de los infantes a los 11 meses tenían o no nuevos hijos. Sin embargo, de los 8 infantes que no lactaron a los 11 meses, solo 1 madre tenía una cría nueva.

De manera similar, de los 7 infantes restantes que se amamantaron a los 11 meses, en 1 solo caso la madre tenía una nueva cría. De los 10 infantes que fueron estudiados hasta el mes 12 de vida solo 1 lactó de una alo-madre.

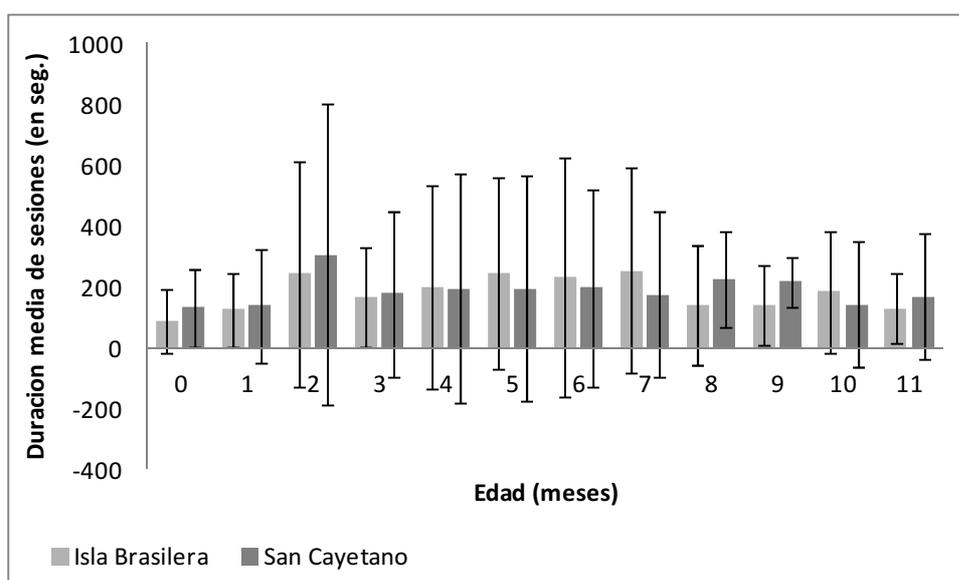
Figura 4.5. Porcentaje de tiempo invertido en amamantamiento más fuera de vista lactación de madres y otras hembras adultas para los infantes de San Cayetano e Isla Brasilera. Los puntos representan los valores medios de todos los infantes presentes por edad.



Las sesiones de amamantamiento entre los 0 y 11 meses de edad hacia madres y alo-madres tuvieron una duración muy variable, con un valor medio de 204 ± 160 segundos (rango=2-3266 seg.; n=1292 sesiones). A lo largo del periodo infantil se registraron 2 picos de duración, uno en el mes 2 (308 ± 492 seg.; rango=6-2732 seg.; n=73 sesiones) y otro menor en los meses 8 y 9 (267 ± 402 seg., n=101 y 224 ± 316 seg., n=91 sesiones respectivamente). En el periodo de 8-9 meses se excluyeron los valores muy altos (*outliers*) de un infante macho (mes 8=1001 seg.; mes 9=645 seg.)

que provocaban la más amplia dispersión de los datos. El análisis de regresión mostró que la duración de las sesiones de amamantamiento no depende de la edad de los infantes ($R^2= 0,001$; $F=0,17$; $p=0,68$) (Figura 4.6). Esta variabilidad encontrada en la duración de las sesiones de amamantamiento, considerando también los altos valores del infante que fueron excluidos del análisis, muestra que no siempre los infantes lactan cuando se encuentran en contacto con el pezón de la madre u otra hembra; tema que será abordado más ampliamente en la discusión.

Figura 4.6. Duración de las sesiones de amamantamiento con madres y alo-madres en Isla Brasilera y San Cayetano. La altura de las barras representa los valores medios (\pm DS) de todos los infantes presentes por edad.



Isla Brasilera

Los infantes fueron amamantados por sus madres desde el mes de nacimiento hasta los 11 meses y por alo-madres entre los meses 6 y 10. El alo-amamantamiento representó el 0,12% del tiempo total de amamantamiento (36,7 horas totales) o el 0,004% del tiempo total de actividad mensual de los infantes y solo 2 de los 16 infantes fueron amamantados por otras hembras. Se encontraron diferencias significativas en el tiempo dedicado al amamantamiento entre los meses 0 y 11 de los infantes, es decir que el tiempo disminuyó con la edad, considerando solo amamantamiento (test LMM: $F=5,440$; $p=0,009$; $N=70$) pero no cuando se analizó conjuntamente amamantamiento más fuera de vista lactación (test LMM: $F=4,307$; $p=0,072$; $N=70$) (Tabla 4.1; Figura 4.5). De todas maneras, aunque los valores medios por edad de amamantamiento más fuera de vista lactación no difirieron significativamente entre las edades, se registraron los mayores valores en el período de 0-5 meses, luego los valores disminuyeron gradualmente. Se registraron 2 picos, uno en los meses 0 y 1 ($71,6 \pm 22,49\%$ y $37,99 \pm 17,73\%$ respectivamente) y otro en el mes 4 ($39,79 \pm 25,13\%$) (Tabla 4.1; Figura 4.5). En el mes de nacimiento, los infantes estuvieron 6,7 hs o

72% del tiempo diario de actividad amamantándose y fuera de vista lactación (n=4), a los 4 meses este valor fue de 4 hs o 40% del tiempo de actividad diario. Considerando solo lactación, a los 11 meses los infantes invirtieron 1,5 hs o $15,08 \pm 18,16\%$ del tiempo diario total de actividad (rango=2,58-51,07%, n=5 infantes).

En Isla Brasilera, la lactación se prolongó hasta los $11,8 \pm 0,98$ meses (rango=11-13 meses; n=5 infantes). A diferencia de los infantes de San Cayetano, a la edad de 11 meses, el 100% de los infantes presentes (N=5) lactaron de sus madres e invirtieron más tiempo en esta actividad (3,69% en IB y 0,67% en SC). Además, ninguna de las madres de IB tuvo nuevos hijos en este período.

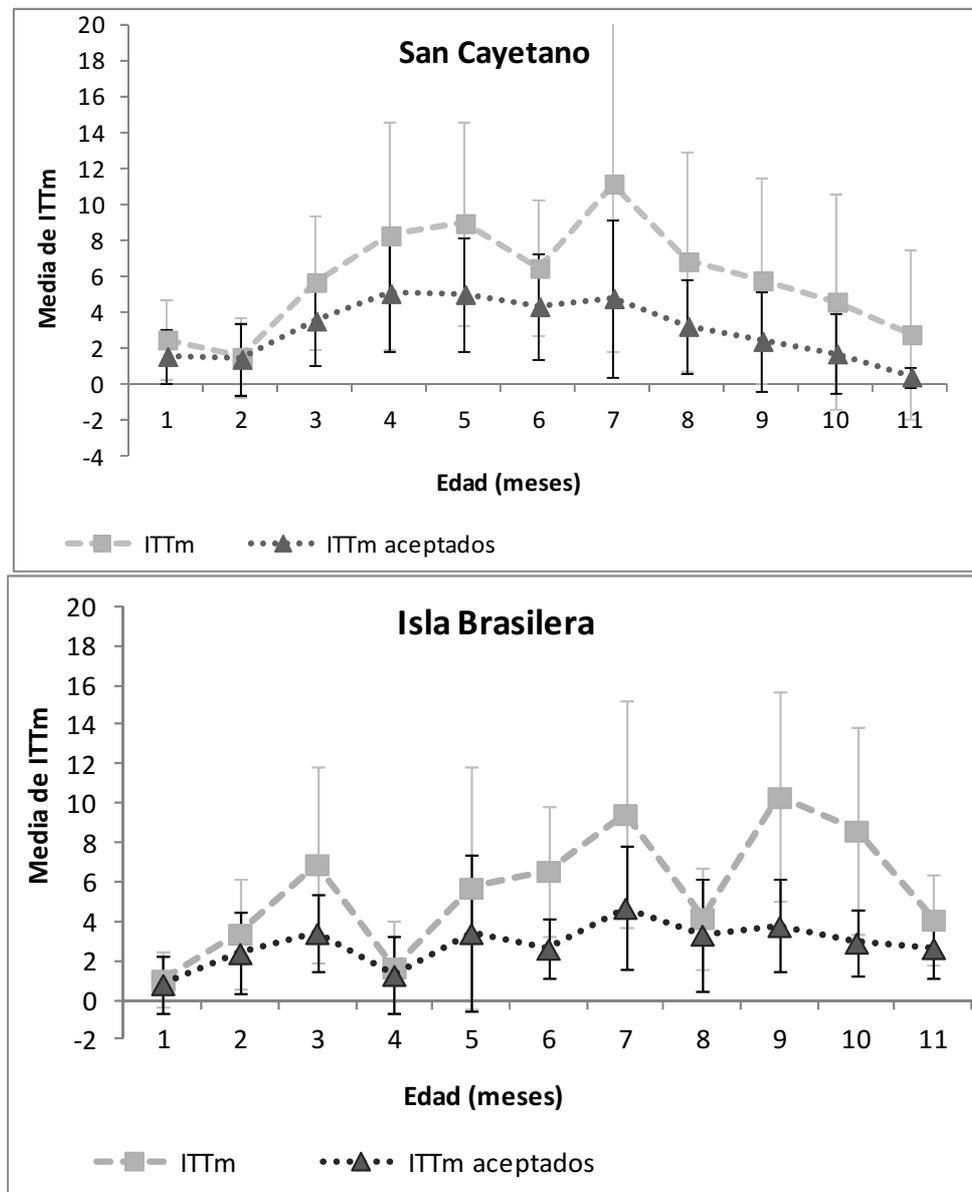
La duración de las sesiones de amamantamiento a lo largo del periodo infantil también fue altamente variable en Isla Brasilera, con una duración media de 194 ± 151 segundos (rango=3-2979 seg.; n=646 sesiones). No se encontró una relación entre las edades de los infantes y la duración de las sesiones ($R^2 = 0,005$; $F=0,31$; $p=0,58$) (Figura 4.6).

4.3.1.3.2- Intentos de amamantamiento hacia madres y alo-madres.

Infantes-San Cayetano

Los intentos de amamantamiento hacia las madres (ITTm) comenzaron en el mes de nacimiento y continuaron hasta los 11 meses de vida. A lo largo del periodo infantil, no se observó una relación entre la edad de los infantes y los ITTm ($R^2 = 0,00003$; $p=0,98$; Figura 4.7). Se registró un incremento de ITTm entre los meses 3 y 7 con un pico en el mes 7 ($11,15 \pm 9,27$ ITTm; rango=3-37,2; n=15) y a partir del mes 8 los intentos disminuyeron. Estos resultados posiblemente se deban a que en los primeros meses de vida, los infantes tiene alta accesibilidad al pecho de sus madres y en los últimos meses del periodo infantil, se disminuye la lactación y por lo tanto la frecuencia de intentos. A la edad de 11 meses, 7 de los 15 infantes presentes intentaron amamantarse de sus madres y 6 lo lograron. De los 774 ITTm que se registraron durante el muestreo focal, 393 (50,77%) fueron aceptados por las madres, 350 (45,22%) fueron rechazados de manera no agresiva (en general las madres se alejaron de los infantes) y los 31 ITTm restantes (4,01%) fueron rechazados agresivamente mediante mordidas, manotazos y vocalizaciones. Las madres comenzaron a rechazar de manera no agresiva los ITTm en el mes de nacimiento y de manera agresiva en el mes 1. Los ITTm aceptados dependieron directamente de la edad de los infantes ($R^2=0,03$; $p=0,037$; Figura 4.7), es decir que disminuyeron con la edad.

Figura 4.7. Frecuencia de intentos de amamantamiento hacia madres (ITTm) e intentos aceptados de amamantamiento hacia madres (ITTm aceptados) para los infantes de San Cayetano e Isla Brasilera. Los puntos representan los valores medios (\pm DS) de todos los infantes presentes por edad.



De los 774 ITTm observados, 747 (96,51%) ocurrieron entre las edades 0-11 meses mientras las madres estaban descansando, 17 (2,2%) entre los 0 y 10 meses mientras las madres comían y los 10 restantes ocurrieron mientras las madres se acicalaban, estaban en sesiones de acicalamiento con otro individuo, amamantaban a otro infante y durante la defecación. Como fue observado en babuinos, los infantes se aproximan para lactar por un corto período de tiempo mientras sus madres están defecando debido a que ellas se encuentran en una posición que deja accesible el pecho y en general no pueden moverse (Nicolson 1982). Por otro lado, las madres aceptaron amamantar a los

infantes durante el descanso hasta los 11 meses de edad, durante la alimentación hasta los 7 meses, durante el acicalamiento hasta los 7 meses y en la defecación hasta los 3 meses.

De los 21 infantes estudiados, 11 intentaron amamantarse de otras hembras adultas (ITTo) de su grupo social entre los meses 1 y 11 de vida. Los infantes intentaron lactar principalmente de hembras que estaban produciendo leche por estar preñadas o con infantes propios, pero también de hembras adultas y sub-adultas que no estaban produciendo leche. De los 10 infantes restantes que no intentaron amamantarse de alo-madres, 5 infantes fueron estudiados solo en el mes 0 de vida y por lo tanto estuvieron el 100% del tiempo en contacto con su madre; una infante hembra (Liza-Grupo Tacuaral) tenía en su grupo una hembra adulta que no estaba produciendo leche y por último, un infante macho (Lucio-Grupo Alicia) tenía en su grupo 3 hembras adultas con infantes dependientes pero no intentó amamantarse de ellas. De los 11 infantes que intentaron lactar de alo-madres, se registraron 82 ITTo que representó el 9,58% del total de intentos de amamantamientos hacia madres y otras hembras adultas (N=856). De los 82 ITTo, en 13 (15,85%) casos las alo-madres amamantaron a los infantes o estos estuvieron fuera de vista lactación, en 50 (60,98%) casos las hembras adultas rechazaron los intentos, alejándose o no se movieron de su lugar imposibilitando la lactación y en los 19 (23,17%) casos restantes, las hembras rechazaron a los infantes mediante agresiones físicas o vocalizaciones fuertes.

Infantes-Isla Brasilera

Los intentos de amamantamiento hacia las madres (ITTm) comenzaron en el mes 1 y continuaron hasta los 11 meses de vida. A diferencia de San Cayetano, a lo largo del periodo infantil los ITTm se relacionaron significativamente con la edad de los infantes ($R^2=0,11$; $p=0,006$; Figura 4.7), es decir que incrementaron la edad. El mayor número de intentos se registró en el mes 9 ($10,34 \pm 5,34$ ITTm; rango=1-17; $n=6$). A la edad de 10 meses, los 5 infantes presentes intentaron lactar de sus madres y 4 lo lograron y a la edad de 11 meses, 4 de los 5 infantes presentes intentaron amamantarse de sus madres y fueron aceptados por ellas. Posiblemente debido a que las madres no tuvieron nuevos hijos cuando sus infantes actuales estaban finalizando el período infantil, permitieron a sus infantes amamantarse. De los 338 ITTm que se registraron durante el muestreo focal, 168 (49,7%) fueron aceptados por las madres, 155 (45,86%) fueron rechazados de manera no agresiva (las madres se alejaron de los infantes, los alejaron suavemente o los acicalaron) y en 15 ocasiones (4,44%) las madres rechazaron agresivamente a los infantes mediante mordidas y vocalizaciones. Los rechazos no agresivos como respuesta a los ITTm comenzaron en el mes 1 de vida y los rechazos agresivos en el mes 3. No se encontró relación entre los ITTm aceptados por las madres y la edad de los infantes ($R^2=0,045$; $p=0,086$; Figura 4.7).

De los 338 ITTm observados, 313 (92,6%) ocurrieron entre las edades 1-11 meses mientras las madres estaban descansando, 13 intentos (3,85%) ocurrieron entre los 1 y 11 meses mientras las madres se acicalaban (auto-acicalamiento) o estaban en sesiones de acicalamiento con otro individuo, 7 (2,07%) ocurrieron entre los 2 y 10 meses mientras las madres defecaban, 2 (0,59%) mientras las madres comían y los 3 restantes ocurrieron mientras las madres amamantaban o interactuaban con otros infantes. Por otro lado, las madres aceptaron amamantar a sus infantes durante el descanso hasta los 11 meses de edad, durante la defecación hasta los 10 meses, durante el acicalamiento hasta los 7 meses. Los 2 ITTm registrados mientras las madres estaban comiendo, fueron aceptados.

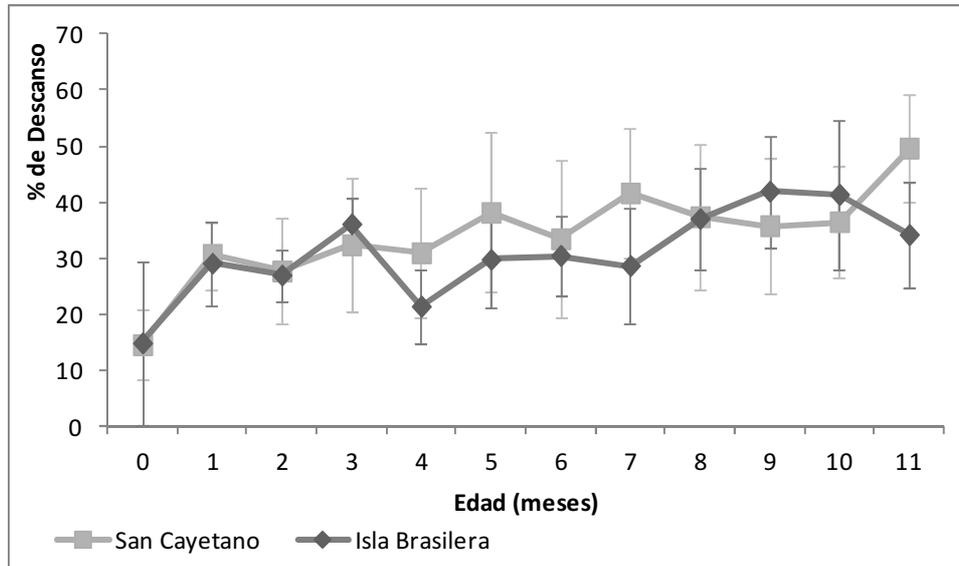
De los 16 infantes estudiados, 7 intentaron lactar de otras hembras adultas de su grupo social entre los meses 2 y 11. Los ITTo fueron dirigidos hacia hembras que estaban produciendo leche por tener infantes propios o por encontrarse en los últimos meses de preñez, pero también un infante de 3 meses intentó lactar de una hembra subadulta. De los 9 infantes restantes en que no se registró ITTo, 3 infantes fueron estudiados entre los meses 0 y 2 de vida y por lo tanto estuvieron gran parte del tiempo con sus madres; 5 infantes tenían disponibles en sus grupos hembras adultas que estaban produciendo leche aunque no intentaron amamantarse de ellas; y por último, 1 infante hembra (Zoe-Grupo Empanada) se encontraba sin hembras disponibles en su grupo que pudieran amamantarla. En total, se registraron 13 ITTo, que representó el 3,7% del total de intentos de amamantamiento hacia madres y otras hembras adultas (N=351). De estos 13 intentos, solo 2 fueron aceptados por las alo-madres, en 9 ocasiones las hembras rechazaron de manera no agresiva a los infantes y en 2 ocasiones pertenecientes a los mismos individuos (Jose y Ana-Grupo Xeneizes), la hembra mordió y empujó respectivamente al infante.

4.3.1.4- Descanso.

San Cayetano

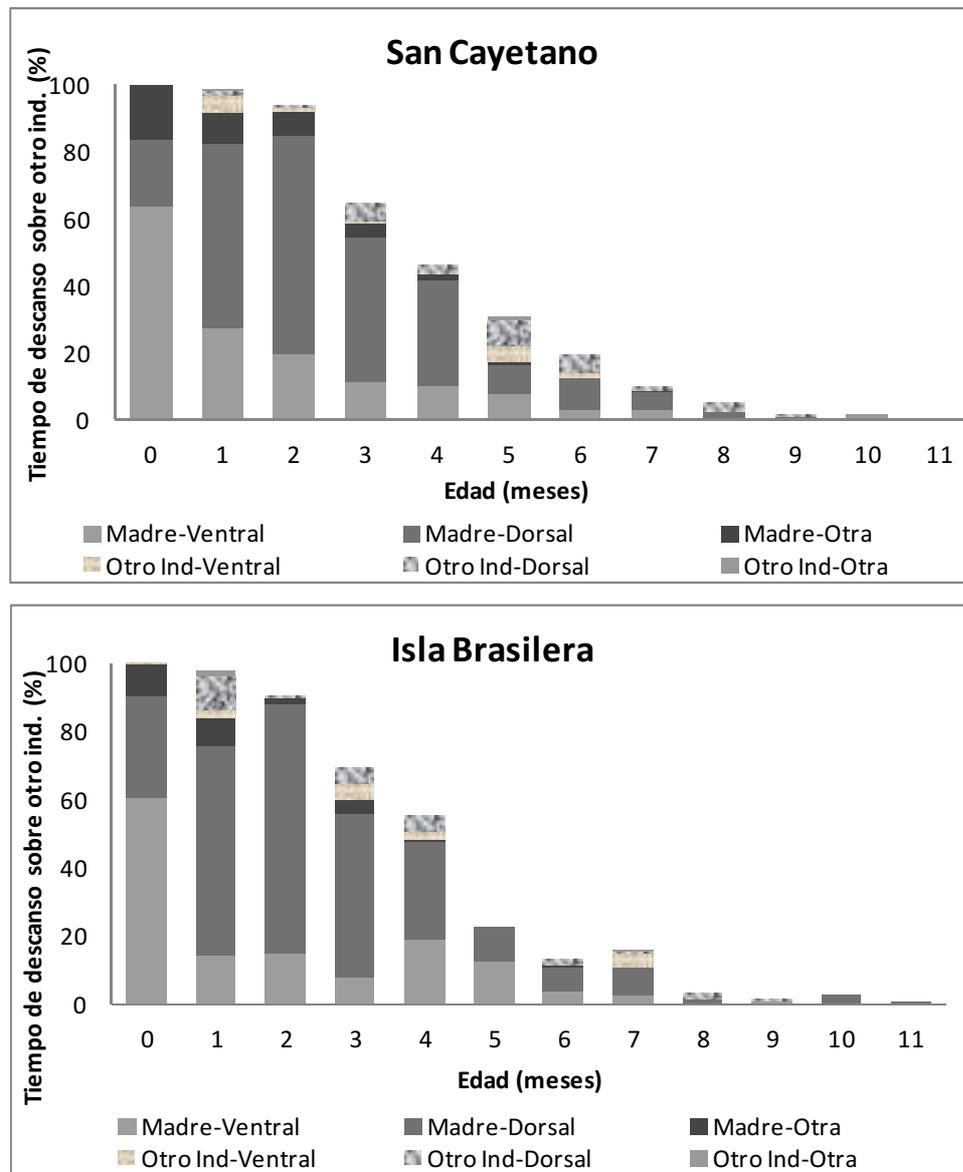
Los infantes entre 1 y 11 meses de edad difirieron significativamente en el tiempo invertido en descanso (test LMM: $F=20,007$; $p=<0,001$; $N=154$) (Tabla 4.1; Figura 4.8). A medida que los infantes crecieron, incrementaron el tiempo dedicado al descanso y a las edades de 10 y 11 meses invirtieron $36,47 \pm 10,02\%$ ($n=15$) y $49,61 \pm 9,58\%$ ($n=15$) respectivamente de su tiempo descansando, similar a lo registrado para sus madres ($47,28 \pm 9\%$; rango=28,51-61,96%; $n=12$) (Tabla 4.1).

Figura 4.8. Porcentaje de tiempo invertido en descanso para infantes de San Cayetano e Isla Brasileira. Los puntos representan los valores medios (\pm DS) de todos los individuos presentes por edad.



Con los puntos de muestreo se estudió quién fue el vecino más cercano al infante durante el descanso a lo largo de todo el período infantil; el análisis se basó en 6797 puntos de descanso obtenidos para los 21 infantes estudiados entre los 0 y 11 meses. La madre fue el vecino más cercano mientras el infante descansaba (66,56% madre; 33,44% otro individuo). Además, en promedio la madre fue el vecino más cercano al infante entre los meses 0 y 10 (madre 75,36%, rango=52-100%; otro individuo=24,63%, rango=0-0,48%), a diferencia del mes 11 donde otro individuo del grupo social (juvenil o subadulto de ambos sexos) fue el vecino más cercano (48% madre-52% otro individuo). Con los puntos de muestreo se analizó también, la frecuencia de descanso sobre la madre u otro individuo y la posición adoptada sobre los mismos (ventral, dorsal y otra parte del cuerpo). Los resultados muestran que durante el mes 0 de vida, los infantes descansaron solamente sobre sus madres (100% de los puntos) y principalmente en posición ventral (63,44%). A partir del mes 1, los infantes también descansaron sobre otros individuos del grupo social (principalmente juveniles y subadultos) y además, la principal posición adoptada fue la dorsal (Figura 4.9). A la edad de 10 meses solo 2 de 15 individuos descansaron sobre sus madres (1 en posición ventral y 1 en posición dorsal). A la edad de 11 meses solo 1 de 15 infantes descansó en posición dorsal sobre un individuo que no fue su madre (2,53% del tiempo total de descanso) (Figura 4.9).

Figura 4.9. Posición (ventral, dorsal y otra) sobre madres y otros individuos del grupo, adoptada durante el descanso para los infantes de San Cayetano e Isla Brasilera. La altura de los segmentos de cada barra, representa los valores medios de todos los individuos presentes por edad.



Isla Brasilera

La edad de los infantes no afectó significativamente el tiempo invertido en descanso (test LMM: $F=3,314$; $p=0,059$; $N=70$) (Tabla 4.1; Figura 4.8). Los mayores registros se obtuvieron a los 9 y 10 meses ($41,92 \pm 10,04\%$, $n=6$; $41,34 \pm 13,39\%$, $n=5$ respectivamente) pero también en los primeros meses durante el mes 3 ($36,09 \pm 4,57\%$, $n=6$). Para las madres, sin embargo, se obtuvo un valor promedio relativamente bajo de tiempo invertido en descanso ($34,33 \pm 14,64\%$; rango= $7,83-65,49\%$; $n=12$) comparado con las edades 9-10 de los infantes y con respecto a las madres de San Cayetano. Estos valores bajos de descanso se deberían a que gran parte de las madres fueron observadas entre las edades 0 y 7 meses de sus infantes, solo 3 hembras fueron estudiadas entre los

meses 8 y 11 de sus infantes. Por lo tanto, principalmente en el primer periodo infantil (meses 0-3), el tiempo de descanso de las madres también estuvo incorporado en la actividad fuera de vista lactación (FVL), en la cual la madre se encontraba quieta con el infante en posición ventral desconociéndose si el mismo estaba lactando o no. Por ejemplo, el menor valor obtenido de descanso (7,83%) corresponde a una madre (Greta-Grupo Marley) que fue observada solamente en el mes de nacimiento de su infante; durante el mismo mes, esta misma hembra invirtió 51,27% en FVL.

El análisis del vecino más cercano, a partir de los 2633 puntos de descanso obtenidos para los 16 infantes estudiados entre los 0 y 11 meses de edad, mostró que en general la madre fue el vecino más cercano mientras el infante estaba descansando (71,4% madre; 28,6% otro individuo). Sin embargo, el análisis por edad reveló que la madre fue el vecino más cercano en el período 0-9 y 11 meses (madre 76,69%, rango=52-100%; otro individuo 23,27%, rango=0,05%-48%), pero en el mes 10, otro individuo del grupo social (juvenil o subadulto de ambos sexos) fue el vecino más cercano mientras el infante descansaba (madre 45,72%, otro individuo 54,28%). Además se obtuvo que durante el primer mes de vida (mes 0), los infantes descansaron principalmente sobre sus madres (99,5% de los puntos) y en posición ventral (60,3%); solo 1 infante (cría Ester-Grupo Casa Quebracho) descanso ventralmente sobre una hembra juvenil, la cual se desconoce la relación de parentesco con la madre del infante. A partir del mes 1, la principal posición adoptada sobre la madre y otros individuos fue la dorsal. A los 10 y 11 meses, los infantes solo descansaron dorsalmente sobre sus madres y no sobre otros individuos del grupo (Figura 4.9).

4.3.1.5- Movimiento y traslado.

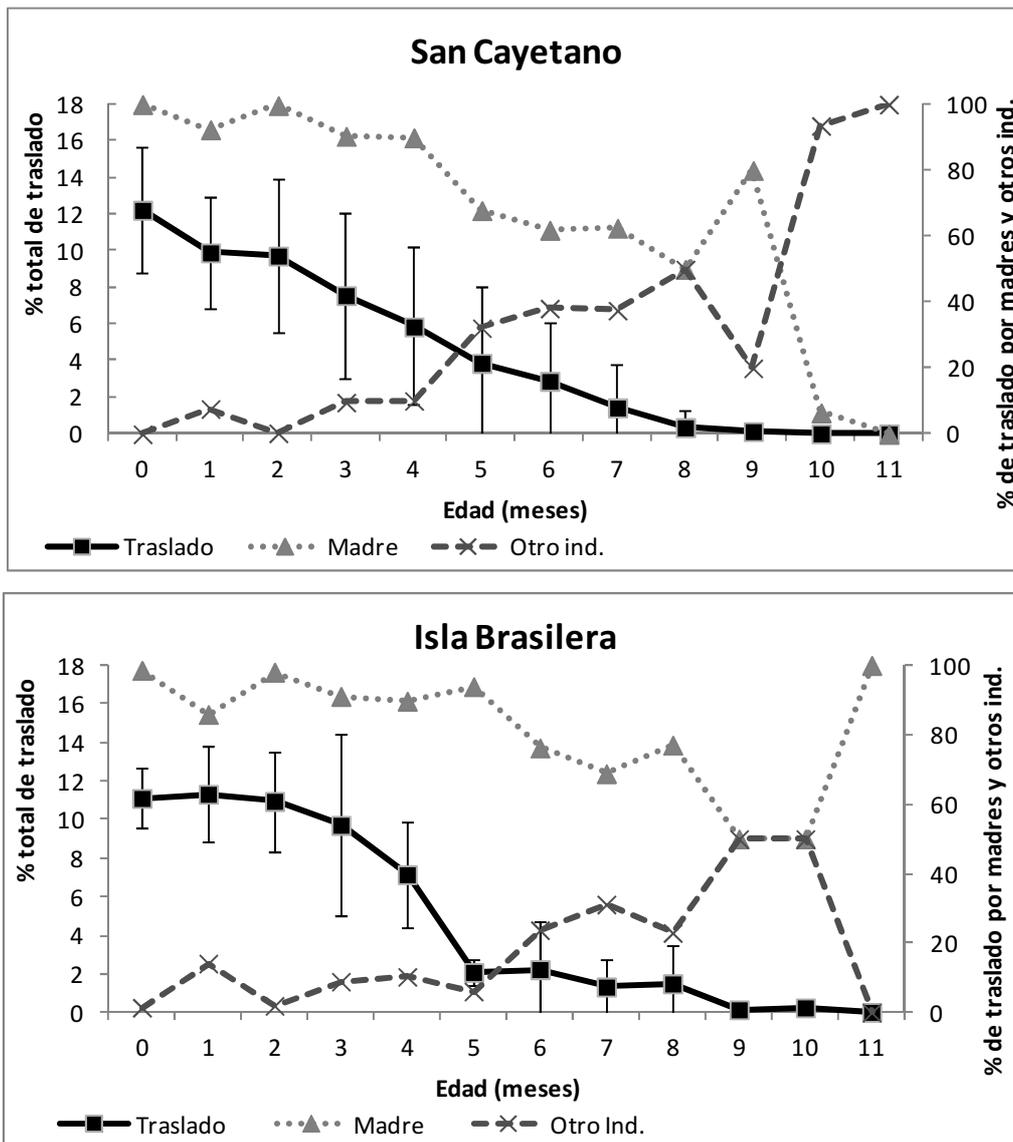
San Cayetano

El tiempo invertido en transporte de los infante, por parte de las madres y otros individuos del grupo, difirió significativamente entre los meses 0 y 11 de edad, disminuyendo con la edad (test LMM: $F=29,974$; $p<0,001$; $N=154$) (Tabla 4.1). En el mes de nacimiento, los infantes fueron transportados exclusivamente por sus madres (Figura 4.10).

Hasta el mes 4, las madres fueron los principales individuos en trasladar a los infantes y luego su participación disminuyó gradualmente hasta finalizar en el mes 10 (donde solo una madre de los 15 infantes presentes, trasladó a su infante de un árbol a otro durante un encuentro entre grupos). En general, el transporte de infantes grandes ocurrió principalmente durante encuentros entre grupos, cuando todo el grupo se movía rápidamente. Los infantes fueron transportados por otros individuos del grupo, principalmente hembras juveniles y subadultas, a partir del mes 1 y luego el traslado se incrementó gradualmente hasta el mes 11 (Figura 4.10). Durante todo el periodo

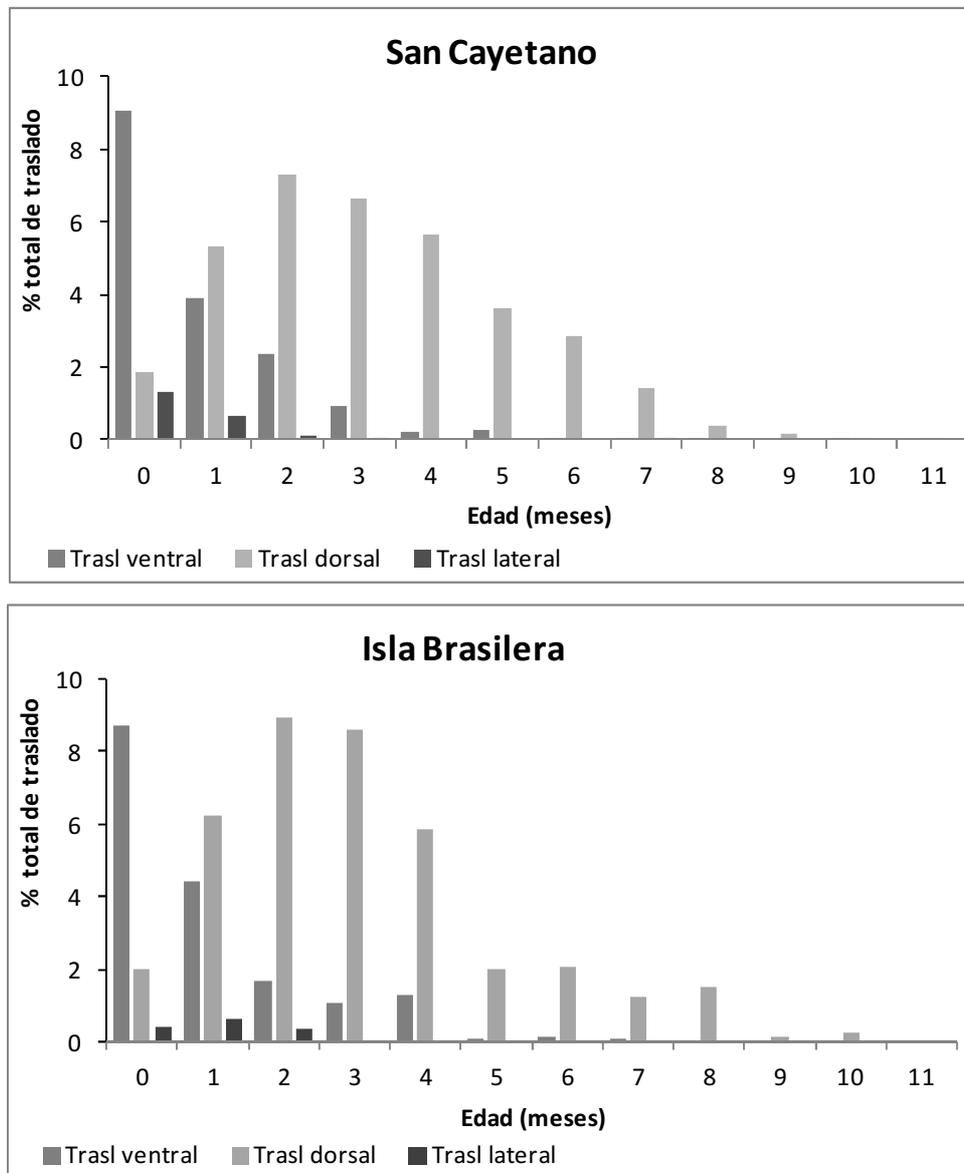
infantil, el traslado por parte de las madres representó el $3,22 \pm 4,84\%$ del tiempo total de actividad mensual de los infantes y el traslado por parte de otros individuos, el $0,54 \pm 2,03\%$.

Figura 4.10. Porcentaje de tiempo invertido en traslado de los infantes por parte de madres y otros individuos (eje vertical izquierdo) y porcentaje de traslado realizado por madres y otros individuos (eje vertical derecho), para San Cayetano e Isla Brasilera. Los puntos representan los valores medios (\pm DS) de todos los infantes presentes por edad.



Durante el mes de nacimiento (mes 0), las madres transportaron a sus infantes principalmente en el vientre (77,09% ventral; 9,01% lateral y 13,9% dorsal). Sin embargo a partir del mes 1, la principal posición de traslado, por parte de madres y otros individuos, fue la dorsal. El mayor registro de transporte lateral ocurrió entre los meses 0 y 2. Durante todo el periodo infantil, los otros individuos que trasladaron a los infantes lo hicieron casi exclusivamente en forma dorsal (Figura 4.11).

Figura 4.11. Porcentaje de tiempo invertido en los distintos tipos de traslado de los infantes (ventral, dorsal y lateral) por parte de madres y otros individuos en su conjunto, para San Cayetano e Isla Brasilera. La altura de las barras, representa los valores medios de todos los infantes presentes por edad.

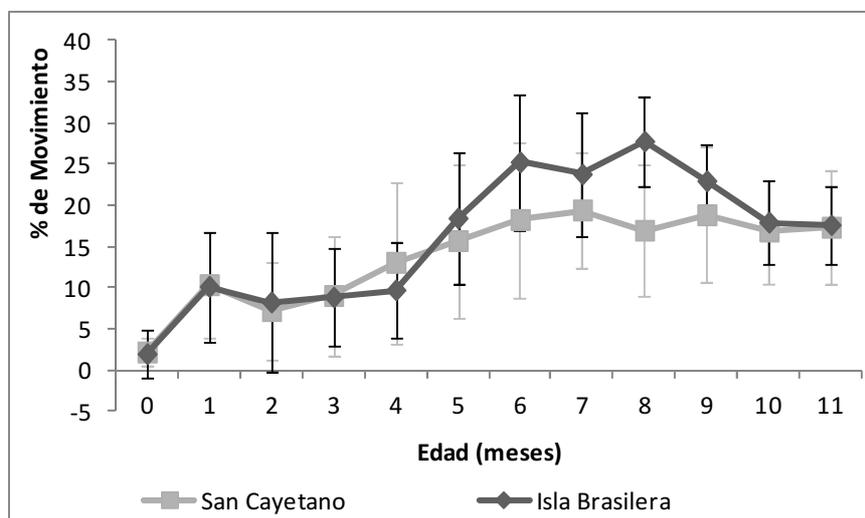


El tiempo invertido en movimiento independiente por parte de los infantes, difirió significativamente entre los meses 0 y 11 (test LMM: $F=24,984$; $p<0,001$; $N=154$); a medida que los infantes crecieron se incrementó el tiempo invertido en esta actividad (Tabla 4.1; Figura 4.12). En los meses 0 y 1, la locomoción de los infantes ocurrió enteramente sobre la madre u otro individuo y además sobre ramas pero junto a la madre o vecino más cercano. En el mes 2, los infantes comenzaron a moverse pequeñas distancias (10-50 cm) sobre las ramas siguiendo a la madre y solo 1 infante (Paco-Grupo Huerta, $n=9$) se trasladó de manera independiente de un árbol a otro. En general, a partir del mes 3, los infantes se trasladaron de un árbol a otro (6 de 10 infantes

presentes). Las madres de los infantes invirtieron $10,19 \pm 3,22\%$ (rango=4,03-15,98%; n=12) del tiempo total de actividad en movimiento.

Durante todo el estudio se registraron 2 caídas de infantes al suelo, que ocurrieron durante el muestreo focal. Un infante hembra a la edad de 4 meses (Mora-Grupo Huerta) cayó de aproximadamente 12 m mientras iba siendo trasladada por su madre en posición dorsal. Ambos individuos cayeron juntos al suelo, la madre golpeó el piso de costado y el infante permaneció prendido a su espalda. Sin embargo, luego de unos segundos la madre con el infante dorsal subió rápidamente a un árbol cercano. El otro infante, un macho a la edad de 5 meses (Iñaki, Grupo Media Luna), estaba defecando junto a su madre a una altura de 14 m, cuando una hembra subadulta se les acercó, en ese momento se les rompió la rama sobre la cual se encontraban y ambos individuos (infante y hembra subadulta) cayeron al suelo. Una vez en el suelo, el infante subió solo a un árbol pequeño más cercano y luego al árbol desde donde cayó. Además, se registraron otras 2 caídas pero fueron obtenidas de manera oportuna. En ambas situaciones, 2 infantes hembras de 2 y 4 meses respectivamente (Julia y Fany-Grupo Alicia) cayeron al suelo de 7 m y las madres bajaron al suelo a buscarlas.

Figura 4.12. Porcentaje de tiempo invertido en movimiento independiente para infantes de San Cayetano e Isla Brasilera. Los puntos representan los valores medios (\pm DS) de todos los individuos presentes por edad.



Isla Brasilera

La edad de los infantes afectó significativamente el tiempo invertido en el transporte por parte de la madres y otros individuos del grupo (test LMM: $F=38,265$; $p<0,001$; $N=70$) (Tabla 4.1). Es decir, se observó una disminución gradual en el traslado de los infantes a medida que los mismos crecieron, no obstante se registró un cambio notorio entre los meses 4 y 5 ($7,15 \pm 2,70\%$ y

2,09 ± 0,70% respectivamente) (Figura 4.10). En el mes de nacimiento (mes 0), las madres fueron las únicas en trasladar a sus infantes a excepción de uno (cría Ester-Grupo Casa Quebracho), el cual también fue transportado por hembras juveniles del grupo (94,3% por madres, 5,7% por hembras juveniles). En este caso particular, durante los meses 0 y 1 del infante, las juveniles se acercaban a la madre del infante (Ester), tomaban al infante de manera no agresiva y se alejaban de la madre; o por el contrario, el infante se pasaba de su madre a las juveniles cuando las mismas estaban en contacto con Ester. Se desconoce si algunas de las hembras juveniles que tomaban al infante eran hijas de Ester, debido a que Casa Quebracho fue un grupo estudiado por poco tiempo y no se conocían las relaciones de parentesco entre los individuos adultos y juveniles.

Las madres fueron los principales individuos en trasladar a los infantes durante todo el periodo infantil, a excepción de los meses 9 y 10 donde el transporte fue compartido entre las madres y otros individuos del grupo (Figura 4.10). A su vez, las madres trasladaron a sus infantes hasta el mes 11 (2 de 5 infantes presentes), pero estos traslados ocurrieron en contextos particulares. Para uno de los infantes (Juan-Grupo Marley), la madre lo transportó durante un encuentro entre grupos cuando todo el grupo debió alejarse rápidamente del grupo vecino que los corría. El otro infante (Roque-Grupo Empanada) fue transportado por su madre luego de haberse quedado último mientras todo el grupo se movía y comía. Los otros individuos del grupo, principalmente hembras juveniles y subadultas, trasladaron a los infantes entre los meses 0 y 10; sin embargo, se observó menor participación que en San Cayetano (Figura 4.10).

Durante el mes de nacimiento, los infantes fueron transportados por sus madres y otros individuos del grupo, principalmente en posición ventral (75,49% ventral; 4,01% lateral y 20,5% dorsal). Luego a partir del mes 1, la principal posición de traslado fue la dorsal. El transporte lateral se registró solamente entre los meses 0 y 3. Durante todo el periodo infantil, los otros individuos que trasladaron a los infantes lo hicieron casi exclusivamente en el dorso, sólo lo hicieron en el vientre y los laterales entre los meses 0 y 1 (Figura 4.11).

La edad de los infantes afectó significativamente el tiempo invertido en movimiento independiente (test LMM: $F=8,938$; $p<0,001$; $N=70$) (Tabla 4.1; Figura 4.12). Es decir, los infantes incrementaron el tiempo dedicado al movimiento independiente con la edad y se registraron 2 picos de expresión en los meses 6 y 8 (mes 6=25,23 ± 8,32%, n=8; mes 8=27,74 ± 5,34%, n=5). En los meses 0 y 1, los infantes se movieron sobre la madre o vecino más cercano, o junto a ellos pero sobre la misma rama. En el mes 2, los infantes comenzaron a desplazarse distancias de 0,5-2 m dentro de un mismo árbol, siguiendo a la madre o individuo que se encontraba a cargo del infante, cuando estos se movían mientras se alimentaban y siempre seguían el mismo patrón de alejarse y acercarse. En general, en el mes 3, los infantes se trasladaron

independientemente de un árbol a otro, siguiendo a la madre (4 de 6 infantes presentes en el mes 3; los 2 infantes restantes lo hicieron en el mes 4). A su vez, las madres de los infantes invirtieron $10,93 \pm 1,09\%$ (rango=9,36-12,51%, n=12) del tiempo total en movimiento.

Durante el muestreo focal, se registraron 2 caídas de infantes. En un caso, un infante macho (Piti-Grupo Empanada) a la edad de 1 mes, estaba moviéndose sobre su madre que descansaba en un timbó a 13 m de altura, cuando la madre se levantó para comenzar a moverse e irse del árbol, y en ese momento el infante cayó aproximadamente 7 m sobre unas enredaderas. Unos segundos después, la madre bajó a buscarlo. En el otro caso, un infante macho a la edad de 7 meses (Simon-Grupo Xeneizes) estaba intentando cruzar de un árbol a otro y cayó al suelo de aproximadamente 9 m. El infante subió solo al árbol y se aproximó a la madre que estaba descansando. Además, se registró oportunísimamente otra caída de un infante de 8 meses (Juan-Grupo Marley). El infante se estaba moviendo en un timbó y cayó al suelo. Dos hembras del grupo (1 adulta y otra juvenil) bajaron unos metros y lo miraron, la madre del infante siguió descansando en el timbó de donde cayó el infante; éste subió por su cuenta al mismo árbol.

4.3.1.6- Exploración, movimiento-exploración y juego individual.

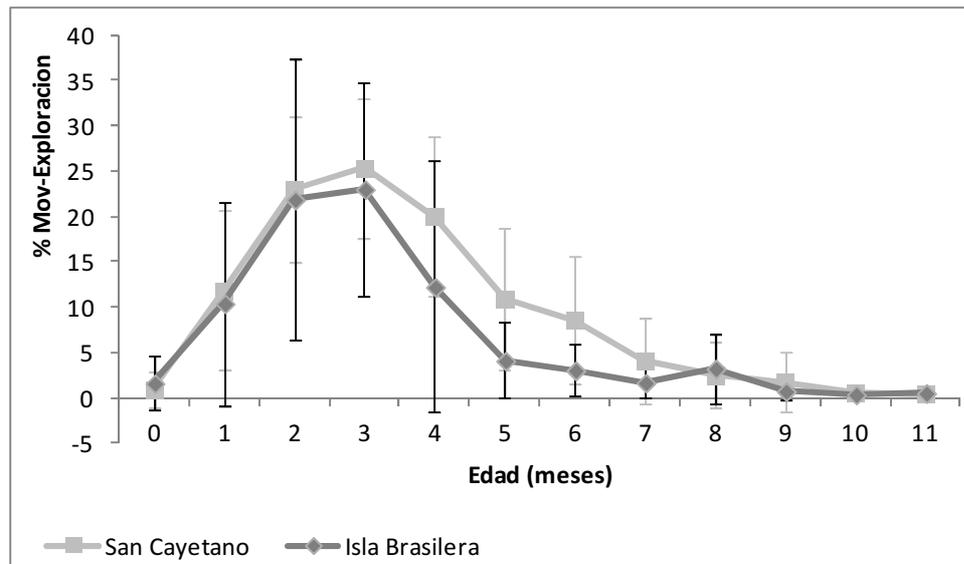
Para los infantes, se analizaron en forma conjunta los comportamientos exploración y movimiento-exploración y por otro lado, juego individual y permanecer colgado de cola (ver definiciones de comportamientos en Capítulo 2). A su vez, exploración es realizado por todas las clases etarias y movimiento-exploración es exclusivo de los infantes, sin embargo durante la infancia el objetivo es el mismo, explorar el ambiente. A través del juego individual y colgado de cola, los infantes comienzan a desarrollar sus habilidades motrices, lo que les permite controlar y manejar su cuerpo y también el ambiente que los rodea.

San Cayetano

Se observó una diferencia significativa entre las edades de los infantes con respecto a exploración y movimiento-exploración (test LMM: $F=24,455$; $p<0,001$; $N=154$) (Tabla 4.1; Figura 4.13). A su vez, estas actividades fueron más importantes entre los meses 1 y 6; los mayores valores se registraron en el mes 2 ($22,95 \pm 8,06\%$; n=9), en el mes 3 ($25,31 \pm 7,75\%$; n=10) y en el mes 4 ($20,02 \pm 8,85\%$; n=11), cuando los infantes comenzaron a alejarse de sus madres para explorar los alrededores hasta aproximadamente 2 m de la madre. Con los puntos de muestreo se pudo conocer que durante todo el periodo infantil, los infantes se dedicaron a explorar principalmente mientras su madre o vecino más cercano estaba descansando o hasta el mes 6, mientras su madre o vecino más cercano estaba alimentándose. Es decir, mientras el individuo a

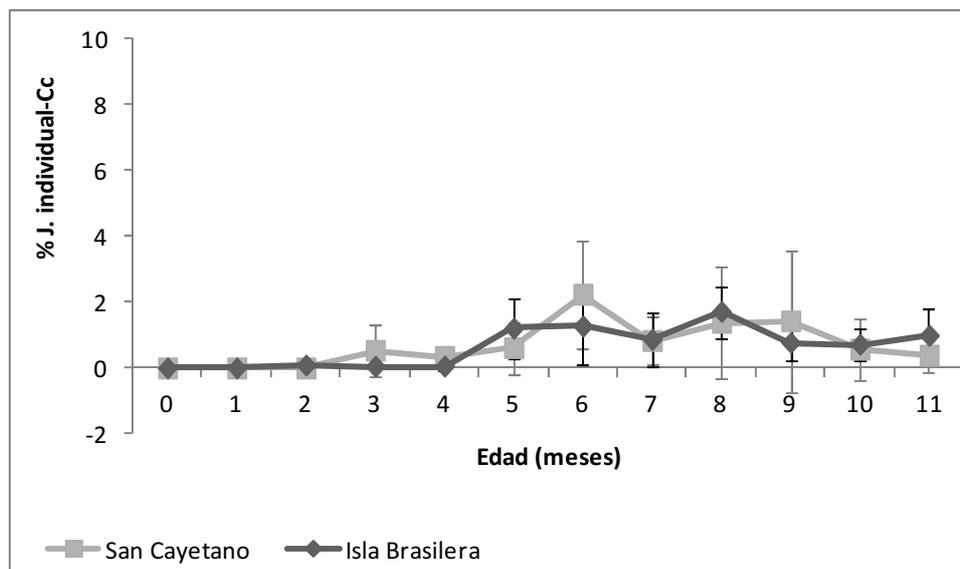
cargo del infante estaba descansando o comiendo, el infante se alejaba para agarrar, romper y/o morder ramitas ya sea sentado o colgado de la cola, manipular y morder hojas o el alimento que estuviera comiendo su vecino más cercano. Las madres, por su parte, dedicaron $0,02 \pm 0,03\%$ (rango=0-0,12%; n=12) de su tiempo total de actividad a la exploración del ambiente.

Figura 4.13. Porcentaje de tiempo invertido en exploración más movimiento-exploración de los infantes de San Cayetano e Isla Brasilera. Los puntos representan los valores medios (\pm DS) de todos los individuos presentes por edad.



Los infantes comenzaron a permanecer colgados enrollando su cola en una rama, ya sea en movimiento o descansando, a partir del mes 3 cuando tienen más control de su propio cuerpo. Por otro lado, el juego individual se manifestó entre los meses 5 y 9. En general, estos comportamientos fueron más evidentes entre los meses 5 y 10 y se registró un pico de expresión en el mes 6 ($2,24 \pm 1,65\%$; n=15) (Figura 4.14). No se comparó el tiempo invertido en estas actividades entre las distintas edades del período infantil mediante un LMM debido a los bajos valores y reiterados ceros (es decir falta de expresión de estos comportamientos).

Figura 4.14. Porcentaje de tiempo invertido en juego individual más colgado de cola (Cc) de los infantes de San Cayetano e Isla Brasilera. Los puntos representan los valores medios (\pm DS) de todos los individuos presentes por edad.



Isla Brasilera

Para los infantes de Isla Brasilera se obtuvo un patrón muy similar al observado en San Cayetano con respecto a exploración y movimiento-exploración (Figura 4.13). Además, el tiempo dedicado a esta actividad en su conjunto difirió significativamente entre las edades de los infantes (test LMM: $F=5,478$; $p<0,001$; $N=70$) siendo mayor en las primeras edades y luego disminuyendo a partir del mes 5 (Tabla 4.1). Los mayores valores se registraron en el mes 2 ($21,91 \pm 15,45\%$; $n=7$) y en el mes 3 ($23,05 \pm 11,73\%$; $n=6$). De manera similar a San Cayetano, con los puntos de muestreo se pudo conocer que los infantes de Isla Brasilera exploraron el ambiente mientras sus madres o vecino más cercano estaban principalmente descansando o alimentándose. Las madres de los infantes invirtieron $0,02 \pm 0,04\%$ (rango=0-0,13%; $n=12$) del tiempo total en exploración.

Los infantes comenzaron a colgarse de su cola en el mes 2 (un mes antes que los infantes de San Cayetano) y el juego individual se manifestó entre los meses 2 y 7. También en IB, estos comportamientos fueron principalmente desarrollados entre los meses 5 y 10, y se registró un leve aumento en el mes 8 ($1,71 \pm 0,79\%$; $n=5$) (Figura 4.14). Tampoco se analizó la variación de estos comportamientos a lo largo del periodo infantil con el LMM por las mismas razones especificadas para los infantes de SC.

4.3.2- Discusión.

Patrón de actividad

En ambos sitios de estudio, se registró un patrón general de desarrollo de los infantes a lo largo de los meses. Durante el primer mes de vida (primeras 4 semanas), los infantes fueron totalmente dependientes de sus madres en cuanto a nutrición, traslado y protección y comenzaron a socializar con otros individuos debido al interés que genera un recién nacido en un grupo. En la tercera semana, algunos infantes comenzaron a explorar el ambiente cercano a su madre (hasta 0,50 m). En los meses 1 y 2, realizaron movimientos cortos (hasta 2 m), manipularon objetos como hojas y ramitas en cercanía a su madre y la gran mayoría de los infantes comenzó a comer alimento sólido. A partir del mes 3, si bien los infantes eran todavía dependientes de sus madres en cuanto a la nutrición, comenzaron a realizar actividades características del resto de los miembros del grupo social, por ejemplo todos los infantes ingirieron alimentos sólidos y comenzaron a trasladarse por su cuenta para seguir al grupo. En definitiva, desde temprana edad los infantes de *Alouatta caraya* comienzan a incorporarse a la vida social de sus grupos. A la edad de 9-10 meses los infantes comenzaron a invertir similar proporción de tiempo diario (alrededor de 45%) que sus madres en descansar, período en el cual también se registró una proporción de tiempo invertido en alimentación similar a sus madres (entre 19 y 23%) y una disminución en el tiempo invertido en movimiento (alrededor de 18%). Además, entre los 9 y 10 meses invirtieron alrededor de 3% del tiempo diario en amamantarse. Si bien no existen estudios detallados al respecto, estos resultados sugieren que a una edad aproximada de 9 meses los infantes comienzan a desarrollar el sistema digestivo en cuanto a su capacidad para procesar compuestos secundarios y prepararlo para una ingesta de una dieta de un individuo juvenil/subadulto, además de tener el primer molar permanente y posiblemente también el segundo molar, necesarios para triturar los alimentos (Coppo y Resoagli 1978). Como fue observado por Milton (1980), los aulladores son folívoros comportamentales debido a su capacidad de explotar alimentos como las hojas con lo cual pueden minimizar el tiempo utilizado en traslado e invertir gran parte del tiempo a descansar. El rápido desarrollo comportamental observado es posible debido a que los aulladores, como otros atelinos, en especial *Ateles geoffroyi*, se caracterizan por tener una tasa de crecimiento acelerada con respecto a otros primates como *Macaca* y *Cercopithecus* (Froehlich et al. 1981; Leigh 1994), que les permite alcanzar rápidamente la adultez.

Comportamiento alimenticio independiente

En ambos sitios de estudio, el inicio del consumo de alimento sólido por parte de los infantes ocurrió en el mes 1, al igual que fue observado en otras especies del género *Alouatta*: *A. guariba*

(Miranda et al. 2005), *A. palliata* (Serio-Silva y Rodriguez-Luna 1994; Lyall 1996) y *A. seniculus* (Mack 1979). Sin embargo, otros estudios en aulladores han registrado que el comienzo de la alimentación independiente comienza más tarde, entre los meses 2 y 4 (*A. guariba*: Kats y Otta 1991; Podgaiski y de Assis Jardim 2009; *A. palliata*: Clarke 1990). Los infantes comenzaron a probar pedacitos de lo que sus madres comían mientras estaban en contacto con ellas, dorsal o ventralmente. A la edad de 2 meses en San Cayetano y a los 3 meses en Isla Brasilera, todos los infantes presentes por edad ingirieron alimento sólido. Como indican los resultados, el tiempo invertido en alimentación se incrementó con la edad de los infantes en ambos sitios de estudio. El cambio más notorio ocurrió entre los meses 4 y 5, donde los infantes pasaron de invertir 6% en alimentación independiente en el mes 4 a 10% en el mes 5, cambio que fue acompañado por una disminución en el tiempo invertido en amamantamiento más fuera de vista lactación entre los meses. A la edad de 8-9 meses para San Cayetano y 10-11 meses para Isla Brasilera, el tiempo invertido en alimentación fue similar al de sus madres. Si bien se conoce que la cantidad consumida por los infantes es menor al de las madres durante el mismo periodo de tiempo (Altmann 1980; 1998). Como fue observado por Clarke (1990) para *A. palliata*, aunque durante los primeros meses de vida (meses 1 a 4) el porcentaje de alimentación independiente es bajo con respecto al total de actividad (menor al 5%), esta táctica puede ayudar a las madres a prolongar la lactación debido a que tienen menor gasto energético (Oftedal 1984; 1985; Garber 1987; Clutton-Brock et al. 1989) si sus infantes comienzan a complementar el consumo de leche con la ingesta de alimento sólido.

A nivel general, la composición de la dieta de los infantes fue similar a la de sus madres en ambos sitios de estudio. A lo largo del año, la dieta de los infantes y sus madres no fue estrictamente folívoras ya que siempre complementaron las hojas con frutos, flores y/o tallos. En San Cayetano, las 3 clases etarias analizadas de los infantes y sus madres consumieron principalmente hojas (54%; hojas nuevas 8%, hojas maduras 12%), luego frutos (40%), flores (3%) y otros recursos (3%). No obstante, los infantes de 3-5 meses consumieron más hojas y menos frutos que el resto de las clases etarias, posiblemente debido a la mayor facilidad que tiene el consumo de las hojas con respecto a los frutos, algunos de tamaño grande y por lo tanto poco manipulables (por ejemplo, frutos de *Citrus* sp.) y otros con cáscara dura (por ejemplo, frutos de timbo, *Enterolobium contortisiliquum* o de palmeras *Acrocomia aculeata* o *Copernicia alba*). El mismo patrón de preferencia en los alimentos también fue encontrado en estudios previos, aunque éstos solo incluyen el estudio de individuos adultos (Zunino 1989; Delgado 2005). Sin embargo, Zunino (1989) cita 70% de consumo de hojas en sus 2 grupos de estudio siendo las hojas nuevas las más consumidas (39%) y 27% de consumo de frutos. Los valores presentados en este estudio son más similares al estudio de Delgado (2005) quien estudió 2 grupos (Alicia y Huerta) que fueron

parte del presente estudio; la autora encontró que los monos consumieron más hojas maduras (54%) que nuevas (11%), luego frutos (31%), flores (4%) y otros recursos (1%). A su vez, en el presente estudio se reconocieron más especies vegetales consumidas por los infantes y sus madres (63 especies) que en los estudios previos (18 especies en Zunino 1989 y 43 especies en Delgado 2005). Las diferencias encontradas entre los estudios pueden deberse a diferencias metodológicas es decir la técnica de muestreo (en el presente estudio y en Zunino 1989 se utilizó el muestreo focal y en Delgado 2005, el muestreo de barrido), la inversión del tiempo de muestreo, el número de individuos estudiados en cada caso pero sobre todo la definición de las estructuras vegetales.

En Isla Brasilera, los infantes y sus madres consumieron principalmente hojas (66%), luego frutos (infantes 19%, madres 13%) o flores (infantes 15%, madres 22%) y tallos (infantes 0,21%, madres 0,08%). Para los infantes, cuando se analizó la dieta según las clases etarias, también las hojas fueron más importantes, luego los frutos, las flores y por último los tallos. A nivel general, el orden de importancia de los distintos recursos en la dieta de los aulladores fue similar a estudios previos en el sitio de estudio (Bravo y Sallenave 2003; Kowalewski 2007), aunque también para IB los estudios están enfocados en individuos adultos. Los resultados obtenidos en el presente estudio en cuanto a la proporción en la dieta de los distintos recursos (hoja, fruto, flor, tallo) para infantes y madres es más similar a los obtenidos por Bravo y Sallenave (2003). De todas maneras se encontraron diferencias con ambos estudios cuando el análisis es más detallado; por ejemplo, en el presente estudio los infantes y sus madres consumieron 16% de hojas maduras, mientras que Bravo y Sallenave (2003) registraron 51% y Kowalewski (2007) 4%. A su vez, en el presente estudio se reconocieron 40 especies vegetales en la dieta de los monos consumidas por los 5 grupos de estudio; Kowalewski (2007) reconoció 69 especies, principalmente lianas y enredaderas en la dieta de sus 2 grupos (Gritones y Xeneizes que también forman parte del presente estudio) y Bravo y Sallenave (2003) citan 22 especies vegetales que fueron consumidas por sus 2 grupos que habitaban el extremo Sur de la isla. Los 3 estudios coinciden en la mayoría de las especies consumidas, aunque Bravo y Sallenave (2003) citan 2 especies no registradas en el presente estudio (1 enredadera *Clytostoma callistegioides* y 1 acuática *Eichhornia crassipes*) y Kowalewski (2007) cita 1 especie arbórea (*Genipa americana*) y varias especies de enredaderas y lianas; estas últimas son difíciles de distinguir cuando los monos van a sitios específicos del bosque donde hay gran cantidad de este tipo de plantas. De todas maneras, en San Cayetano e Isla Brasilera, los estudios coinciden en que a lo largo de los meses los monos tuvieron preferencias por cierta especies vegetales (aproximadamente 10 por sitio) y siempre que hubo disponibles frutos y flores, estos fueron los recursos más consumidos.

Si bien la composición general de la dieta de los infantes fue similar a la de sus madres, tanto en San Cayetano como en Isla Brasileira, los infantes consumieron respectivamente 8 y 5 especies más que sus madres u otros adultos del grupo y las madres consumieron respectivamente 2 y 1 especies más que sus hijos. Más aún, ciertos alimentos consumidos por los infantes también fueron consumidos por juveniles, por ejemplo los frutos maduros del cactus epífito *Rhipsalis baccifera* en Isla Brasileira. Se desconoce si ciertos ítems alimenticios consumidos solo por los infantes fueron tóxicos o de difícil digestión aunque existe esta posibilidad debido a que no son incorporados por los adultos. En otras especies de primates también se ha observado este comportamiento. Por ejemplo, en *A. palliata*, Whitehead (1986) también encontró que los infantes prueban especies vegetales que no están incluidas en la dieta de los adultos. En gorilas de montaña (*Gorilla gorilla beringei*) se realizó un estudio sobre la ontogenia del comportamiento alimenticio y se observó que los individuos jóvenes prueban alimentos no consumidos por los adultos; sin embargo se observó que este comportamiento declina con la edad, los infantes más pequeños (entre 0 y 8 meses de edad) incorporaron más “alimentos nuevos” que los infantes más grandes (22-28 meses) y los juveniles (Watts 1995). Es decir, el patrón dietario de los infantes se alcanza por un lado empleando el aprendizaje social a través de la observación de lo que comen sus madres u otros individuos que están en cercanía (Baldwin y Baldwin 1973; Cambefort 1981; Watts 1985; Whitehead 1986; Hauser 1993a). En los primeros meses de vida, esto se facilita debido a que los infantes están gran parte del tiempo sobre sus madres. En el presente estudio esto quedó evidenciado ya que en el 65% de los puntos de muestreo en que el infante estaba comiendo su vecino más cercano también estaba comiendo y además en el 96% de estos puntos, ambos individuos comían lo mismo. Por otro lado, los infantes tienen la capacidad de probar e incorporar nuevos alimentos mediante el aprendizaje de prueba y error; de todos modos, estos nuevos alimentos contribuyen en muy baja proporción a la ingesta total y en general son raramente incorporados a la dieta una vez que los individuos crecen (Cambefort 1981; Watts 1985; Whitehead 1986; Janson y van Schaik 1993). Por ejemplo, en el presente estudio, las 5 especies consumidas por los infantes de Isla Brasileira que no fueron parte de la dieta de sus madres o de otros individuos adultos, representaron el 0,53% del total de la dieta de los infantes. Aunque los infantes prueben alimentos diferentes a los consumidos por los adultos, la adquisición temprano en la ontogenia de los patrones de alimentación de los adultos caracteriza al resto de los primates (por ejemplo, *Cebus capucinus*: MacKinnon 2005; *Saimiri oerstedii*: Boinski y Fragazsy 1989; *Papio cynocephalus*: Altmann 1980, 1998; *Gorilla gorilla*: Watts 1985; *Eulemur fulvus*: Overdorff et al. 1999, Tarnaud 2004).

Por último, la similaridad de la dieta de los infantes y sus madres ha sido evidenciada en estudios previos de aulladores (Bicca-Marques y Calegari-Marques 1994; Pavelka y Knopff 2004;

Koch y Bicca-Marques 2007; Prates y Bicca-Marques 2008; Raguet-Schofield 2010). Sin embargo, estos estudios no proveen la edad exacta de los infantes o inmaduros en cuestión y por lo tanto las diferencias en la composición de la dieta entre las clases etarias pueden quedar ocultas si se excluyen del análisis a los infantes más jóvenes (< a 5 meses). En este sentido, el presente trabajo de tesis, aporta datos nuevos y únicos para el género sobre la dieta en infantes de *A. caraya* desde el nacimiento hasta el final del periodo infantil.

Amamantamiento e intentos de amamantamiento

Los infantes intentaron lactar de sus madres y otras hembras adultas del grupo hasta los 11 meses aunque tanto los intentos solicitados por los infantes y los intentos aceptados por las madres disminuyeron con la edad. A lo largo de todo el periodo infantil, se registraron aproximadamente 6 ITTm por infante por día (0,6 ITTm por hora) y en el mes 7 cuando los intentos se incrementaron, se registraron en promedio 10 ITTm por infante por día (1 ITTm por hora). El alo-amamantamiento representó entre 0,12 y 0,8% del tiempo total de amamantamiento, debido a que el 85% de los intentos hacia alo-madres fueron rechazados. Durante todo el periodo infantil, los infantes intentaron lactar principalmente cuando sus madres estaban descansando y solo durante esta actividad las madres aceptaron amamantarlos hasta los 11 meses de edad. Estos resultados que coinciden con la hipótesis del *Timing* o de la reestructuración del tiempo en contacto propuesta por Altmann (1980). Es decir desde temprana edad los infantes aprenden a solicitar cuidado en momentos convenientes que no interfieran con la actividad de la madre. En este sentido, durante el descanso las madres están más dispuestas a amamantar o a cargar a sus hijos que durante la alimentación y el traslado y además mientras la madre este quieta, los infantes pueden obtener mayor cantidad de cuidado que en otras situaciones. Mediante la cooperación y el compromiso, los infantes y sus madres adecuan sus tiempos para no interferir en la actividad diaria, lo cual genera menos conflicto y mayor bienestar entre ambos (Altmann 1980).

La duración de las sesiones de amamantamiento fue altamente variable a lo largo de todo el periodo infantil y no disminuyeron con la edad, de todas maneras el presente estudio consideró una sesión de amamantamiento siempre que el infante tuviera contacto oral con el pezón de su madre o alo-madre. Por lo tanto es posible que ocurran 2 situaciones, como fue propuesto por Altmann (1998) para los babuinos: 1- durante las sesiones cortas (< 1 minuto) es muy posible que los infantes lactaran durante toda la sesión ya sea por hambre o por el confort que les brinda el contacto (también observado en capuchinos: Baldovino y Di Bitetti 2008 y revisado por Cameron 1998); 2- cuando las sesiones fueron muy largas (> a 5 minutos) es posible que los infantes se hayan quedado dormidos con el pezón de la madre en su boca. Estos resultados indican que la presencia del infante

en contacto oral con el pecho de sus madres u otras hembras adultas es una medida inadecuada de transferencia de leche, principalmente cuando las sesiones son largas o cuando los infantes están inactivos (Cameron 1998). Por lo tanto, es necesario implementar nuevas técnicas para estimar más precisamente la lactación y su variación a lo largo del periodo infantil. En este sentido, desde 1972 se vienen utilizando los isótopos estables para medir en condiciones silvestres y de cautiverio, la transferencia de leche en especies donde es difícil observar las sesiones de amamantamiento, por ejemplo aquellas que crían a sus hijos en nidos o bajo la tierra (revisado en Cameron 1998). Recientemente, se utilizó esta técnica en primates para medir la edad de destete de una diada madre-infante de *Trachypithecus francoisi* en un zoológico (Reitsema 2012). Futuros estudios en condiciones silvestres deberían implementar esta técnica que es más fehaciente y además no invasiva, debido a que los isótopos se obtienen de las muestras fecales de los individuos.

En el primer mes de vida, la principal actividad de los infantes (71% de actividad diaria) fue estar en contacto oral con el pezón de la madre o fuera de vista lactación, este valor disminuyó a la mitad (36%) en el mes 1 cuando los infantes comienzan a relacionarse con otros individuos y explorar el ambiente. Más aun, algunos infantes comenzaron a consumir alimentos sólidos en el mes 1, por lo tanto el periodo exclusivo de consumo de leche fue muy corto; no solo para *A. caraya* en los sitios de estudio sino también para otras especies de aulladores que comienzan temprano a ingerir alimento sólido como fue detallado anteriormente.

Por otro lado, en ambos sitios de estudio los infantes lactaron hasta los 11 meses sin embargo la edad promedio hasta la cual se registró este comportamiento fue de 9 meses (rango=7-12 meses) en SC y 11,8 meses (rango= 11-13 meses) en IB, similar a *A. arctoidea* (Crockett y Rudran 1987a) pero inferior a lo registrado para *A. palliata* de 12-18 meses (Froehlich et al. 1981; Clarke 1982; 1990; Raguet-Schofield 2010). En ambos sitios de estudio, el tiempo invertido sólo en amamantamiento se incrementó hasta los 7 meses y luego disminuyó gradualmente hasta los 11 meses. Si bien no se estimó la producción de leche de las madres, es evidente que hasta los 7 meses, el pico de producción de leche coincidió con un periodo de rápido crecimiento infantil. Si bien no existe información detallada con respecto a la variación mensual del peso de infantes de *Alouatta*, se ha sugerido que los aulladores tienen una tasa de crecimiento postnatal rápida comparada a otros primates como macacos y cercopitecos (Leigh 1994). Por lo tanto, desde un punto de vista evolutivo, las madres proveerían suficiente leche a sus hijos hasta alcanzar un peso umbral a partir del cual ellos pueden nutrirse por sí mismos y las madres pueden reiniciar su reproducción (Lee 1996). Lee (1996) propuso que en especies que se caracterizan por la anovulación lactacional (es decir que las hembras no ovulan mientras están amamantando a sus hijos), la edad de destete está determinada por el intervalo entre nacimientos, debido a que en general los infantes terminan la

lactación una vez que sus nuevos hermanos nacen, aunque siguen amamantándose mientras sus madres están nuevamente preñadas. Esta propuesta se adecua bien a los datos obtenidos para *Alouatta caraya* en ambos sitios del presente estudio. Es decir, el tiempo de gestación (6 meses en *A. caraya*: Kowalewski y Gaber, 2010) menos el tiempo del intervalo entre nacimientos (IEN=13 meses en *A. caraya*, presente estudio en ambos sitios) da como resultado un periodo caracterizado por la supresión lactacional que refleja la duración del amamantamiento que cubre gran parte de las necesidades nutricionales de los infantes (7 meses). Si bien los infantes intentaron maximizar la ingesta de leche hasta el final del periodo infantil. En las poblaciones de estudio, la presencia de nuevos hermanos no afectaría la finalización de la lactación como fue encontrado en un estudio previo (Pavé et al. 2010a), debido a que 3 infantes (2 de SC y 1 de IB) siguieron lactando en presencia de sus nuevos hermanos.

Descanso.

El tiempo invertido en descanso por parte de los infantes en ambos sitios de estudio, se incrementó gradualmente con la edad. En el mes de nacimientos los infantes descansaron únicamente sobre sus madres y principalmente en posición ventral, lo que les permite el acceso al pecho para amamantarse independientemente de la actividad llevada a cabo por su madre. A partir del mes 1, la principal posición de descanso sobre la madre u otro individuo fue la dorsal y los infantes descansaron sobre sus madres principalmente hasta los 10 meses en esta posición.

Las madres invirtieron 34-47% del tiempo en descansar, aunque este valor asciende a alrededor de 60% cuando se suma el tiempo de descanso más el de fuera de vista lactación (es decir cuando las madres se encontraban descansando con sus infantes en posición ventral pero desconociéndose si los mismos estaban lactando o no). Y principalmente el tiempo invertido en descanso de las madres coincide con otros previamente registrados para los sitios de estudio: 52% y 77% para San Cayetano (Zunino 1989; Delgado 2005) y 55,3% y 56,5% para Isla Brasilera (Bravo y Sallenave 2003; Kowalewski 2007). Siempre que los infantes durmieron a lo largo y al final del día, lo hacían principalmente en cercanía a sus madres (en contacto físico o a unos metros 2 o 3 m) con respecto a los otros individuos del grupo durante todo el periodo infantil, solo en Isla Brasilera a la edad de 10 meses y en San Cayetano a los 11 meses, otro individuo fue el vecino más cercano al infante (principalmente juveniles o subadultos de ambos sexos). Este patrón fue más evidente durante la tarde-noche, cuando todo el grupo se dirigía a pernoctar, periodo durante el cual las hembras siempre dormían en contacto con sus infantes y aun con sus hijos mayores. Este patrón de descanso, caracteriza a otros primates como otras especies de aulladores, entre las cuales se encuentran *A. arctoidea* y *A. palliata* (Baldwin y Baldwin 1973; Rumiz 1992), *Papio cynocephalus*

(Altmann 1980), *Macaca maurus* (Matsumura y Okamoto 1997) y *Rhinopithecus bieti* (Li et al. 2013).

Movimiento y traslado.

Para los monos aulladores de estudio, durante la primera mitad del desarrollo de los infantes, el movimiento fue una actividad necesariamente social debido a que los infantes requirieron asistencia de sus madres u otros individuos del grupo para trasladarse durante los movimientos del grupo. En el primer mes de vida (mes 0), los infantes fueron transportados por sus madres (12,23% y 11,11% en IB), más comúnmente en posición ventral. Este patrón caracteriza a otras especies de aulladores y a los primates en general como *Alouatta guariba* (Kats y Otta, 1991; Miranda et al. 2005), *A. palliata* (Altmann 1959; Clarke 1982), *Aotus azarai* (Rotundo et al. 2005), *Brachyteles arachnoides* (Odalía-Rimoli y Otta 1997), *Papio cynocephalus* (Altmann 1980), *Rhinopithecus bieti* (Li et al. 2013) y *Eulemur flavifrons* (Volampeno et al. 2011). A partir del mes 1, participaron otros miembros del grupo (principalmente hembras juveniles y subadultas) y el transporte fue principalmente dorsal pero comenzó a disminuir cuando los infantes empezaron a moverse por sus propios medios para seguir al grupo. En ambos sitios de estudio, los infantes fueron transportados por sus madres y otros individuos principalmente hasta el mes 8 (0,36% en SC y 1,49% en IB) aunque en ambos sitios se registraron algunos casos hasta el mes 11 (0,02%). Los traslados de infantes entre 9 y 11 meses ocurrieron durante situaciones riesgosas para los infantes como el paso de un árbol a otro o durante encuentros entre grupos, cuando todo el grupo debía moverse rápidamente. En *A. palliata* sin embargo, el transporte por parte de las madres finaliza a los 6 meses (Clarke 1990; Bezanson 2006). Posiblemente esta diferencia se deba a que *A. palliata* alcanza la independencia motriz unos meses más temprano que *A. caraya* (Raguet-Schofield y Pavé, en prensa).

De todas maneras, los infantes de *A. caraya* comenzaron a trasladarse de manera independiente de un árbol a otro a los 3 meses de edad. Si bien el movimiento sobre la madre o junto a ella comenzó en el mes de nacimiento. En *A. palliata*, por ejemplo, los infantes comienzan a moverse independientemente en el mes 1 (Lyall 1996) o en el 2 (Clarke 1990, Bezanson 2006), aunque este movimiento corresponde a unos pocos centímetros cercanos a la madre. Ambos estudios en *A. palliata* coinciden con el presente en *A. caraya* en que en el mes 2 los infantes comienzan con un patrón de movimiento que se caracteriza por acercarse y alejarse del individuo a cargo del infante. Este patrón es más evidente mientras la madre está comiendo.

Se registraron caídas de infantes principalmente durante la primera mitad del periodo infantil, en la cual los infantes comienzan a desarrollar sus habilidades motrices; En ningún caso las caídas

ocasionaron lesiones en los individuos. De las 7 caídas registradas, 5 ocurrieron a una edad \leq a 5 meses. De todas maneras 2 de ellas (1 en el mes 4 y otra en el mes 5) fueron provocadas por la madre del infante u otro individuo. Las madres solo bajaron al suelo a recuperar a sus hijos en el caso de infantes entre 1 y 4 meses de edad, en el resto de los casos los infantes subieron solos a los árboles. Existen evidencias anecdóticas de caídas de individuos jóvenes en varias especies de primates inclusive en monos aulladores pero principalmente en el contexto de juego social (Baldwin y Baldwin 1973; Clarke y Glander 1984; Cabrera 1997; otros revisados en Fagen 1993). Por ejemplo, Cabrera (1997) registró la caída y posterior lesión en un brazo de un infante de *A. seniculus* de 7 meses durante una sesión de juego en La Macarena, Colombia. Los registros obtenidos en el presente trabajo ocurridos en contexto de movimiento independiente indican que aunque los infantes comienzan a trasladarse por sí mismo en general desde los 3 meses de edad, adquieren con el tiempo mayor habilidad motriz. En este sentido Bezanson (2006; 2009) estudio el patrón de movimiento y el comportamiento posicional de *A. palliata* y *Cebus capucinus* y encontró que *A. palliata* adquiere los patrones de un adulto más tarde que *C. capucinus* (24 vs. 6 meses).

Exploración, movimiento-exploración y juego individual.

En ambos sitios de estudio los infantes comenzaron a explorar el ambiente, temprano en su desarrollo. A partir del mes de nacimiento, los infantes comenzaron a manipular objetos cercanos a ellos, principalmente cuando sus madres estaban inactivas. Una vez que los infantes adquirieron más confianza en sus movimientos, comenzaron a permanecer colgados de su cola y a jugar de manera solitaria. Estas actividades se incrementaron entre los meses 2 y 4 cuando los infantes pueden alejarse unos centímetros de su madre o vecino más cercano. De manera similar, Clarke (1990) en *Alouatta palliata* y Altmann (1980) en *Papio cynocephalus* en Kenia observaron que durante las primeras semanas de vida, los infantes son capaces de tomar pequeños objetos del suelo y llevárselos a la boca. En general varios estudios en infantes muestran que este patrón temprano de desarrollo de las capacidades de exploración y locomoción caracteriza a los primates en general (*Alouatta guariba*: Kats y Otta 1991; *A. palliata*: Clarke 1990; Lyall 1996; *Papio cynocephalus*: Altmann 1980; *Cercopithecus mitis stuhlmanni*: Forster y Cords 2003; *Trachypithecus leucocephalus*: Zhao et al. 2008; *Rhinopithecus bieti*: Li et al. 2011; *Lemur catta*: Gould 1990).

4.4- Interacciones sociales.

4.4.1-Resultados.

4.4.1.1- Interacciones con madres.

San Cayetano

Durante todo el periodo infantil, el tiempo invertido por mes en interacciones afiliativas (acicalamiento, juego, intentos de amamantamiento, puente, interacciones sin determinar) entre los infantes y sus madres ($0,63 \pm 0,97\%$) fue mayor al tiempo invertido en interacciones agonísticas (rechazo, peleas, suplantaciones, interacciones sin determinar) ($0,1 \pm 0,13\%$) (Figura 4.15). De todas maneras, la edad de los infantes no afectó el tiempo invertido en interacciones afiliativas con sus madres (test LMM: $F=2,349$; $p=0,059$; $N=154$) pero sí el tiempo invertido en interacciones agonísticas con ellas (test LMM: $F=6,817$; $p=<0,001$; $N=154$). Los mayores valores de interacciones agonísticas se registraron entre los meses 3 y 7 de los infantes. Una interacción afiliativa importante entre infantes y madres fue el intento de amamantamiento que ya fue analizado en el punto 4.3.1.3.2 de este capítulo.

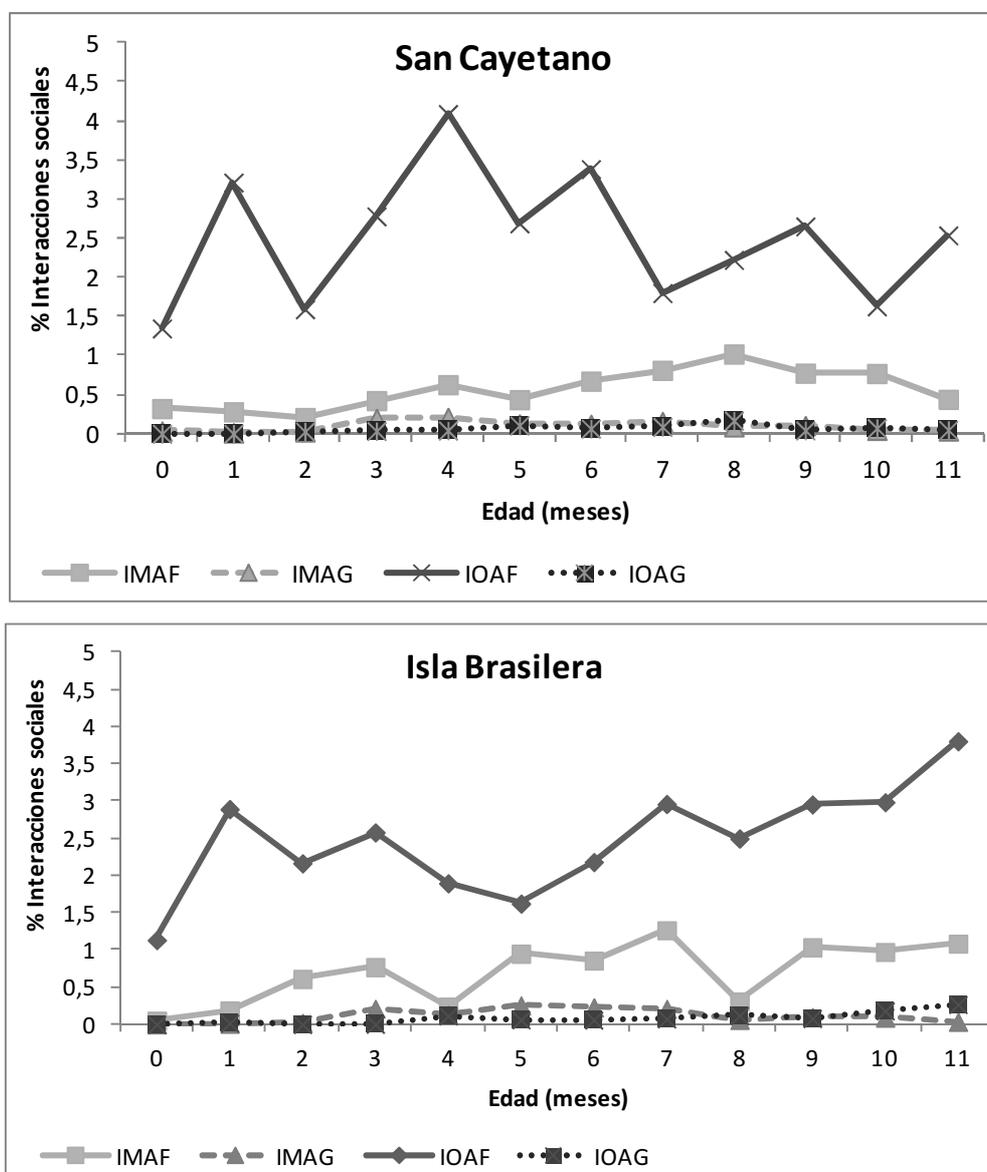
La principal interacción afiliativa fue el acicalamiento que representó el $0,28 \pm 0,89\%$ (rango= $0-6,73\%$) del tiempo total de actividad mensual de los infantes. Todos los infantes fueron acicalados por sus madres excepto aquellos que solo fueron estudiados en el mes de nacimiento. El acicalamiento se registró entre los meses 0 y 11 de los infantes, sin embargo entre los meses 0 y 2, solamente 1 o 2 infantes fueron acicalados por sus madres. Los mayores valores se registraron entre los meses 8 ($0,59 \pm 1,17\%$; rango= $0-3,22\%$; $n=15$) y 9 ($0,51 \pm 1,67\%$; rango= $0-6,73\%$; $n=15$) e incluyó acicalamiento dado y recibido. Entre los meses 0 y 5, los infantes solo fueron acicalados por sus madres y a partir del mes 6, tanto infantes hembras como machos comenzaron a acicalar a sus madres. De todos modos, el acicalamiento dado representó el $1,92\%$ del tiempo total de esta actividad entre la diada.

Los infantes invirtieron $0,03 \pm 0,12\%$ (rango= $0-1,06\%$) del tiempo total de actividad mensual en jugar e invitar a jugar a sus madres. Las sesiones de juego incluyeron mordidas, manotazos y tiradas de pelo pero de manera no agresiva. En algunas diadas se registraron vocalizaciones de queja por parte de los infantes (Avi-Lucy, Grupo Bety; Lucio-Ana, Grupo Alicia). El juego y la invitación al juego se registraron entre los 3 y 11 meses de edad y 9 de los 15 infantes estudiados en gran parte del período 3-11 meses participaron en sesiones de juego con sus madres.

Otra actividad afiliativa registrada entre los infantes y sus madres fue el comportamiento denominado puente, es decir, cuando en este caso la madre expone su espalda para permitirle al infante cruzar de un árbol a otro. Esta actividad se registró en 5 diadas (Fany-Colo, Lucio-Ana, Vicky-Sole, Grupo Alicia; Paco-Dora, Grupo Huerta; Palermo-Rita, Grupo Media Luna) entre los

meses 4 y 8 de los infantes y representó $0,0009 \pm 0,006\%$ (rango=0-0,06%) del tiempo total de actividad. Por último, se registró un grupo de actividades afiliativas entre infantes y madre que no se pudieron incluir en otra categoría, e incluye por ejemplo cuando el infante toca o abraza a su madre o viceversa; esta actividad representó el $0,05 \pm 0,11\%$ del tiempo total de actividad mensual de los infantes.

Figura 4.15. Porcentaje de tiempo invertido en interacciones sociales con madres y otros individuos del grupo para los infantes de San Cayetano e Isla Brasilera. IMAF= interacciones afiliativas con madres, IMAG= interacciones agonísticas con madres, IOAF= interacciones afiliativas con otros individuos, IOAG= interacciones agonísticas con otros individuos. Los puntos representan los valores medios de todos los individuos presentes por edad.



El rechazo maternal fue la principal interacción agonística observada entre infantes y madres. Esta tipo de interacción varió entre 0 y 0,89% (media= $0,09 \pm 0,13\%$; mediana=0,04) del tiempo

total de actividad mensual (Figura 4.15). La misma será analizada en el capítulo 5 (Conflicto madre-infante). El resto de las interacciones agonísticas incluyeron peleas, suplantaciones e interacciones sin definir. Se registraron 3 episodios de peleas en 2 díadas (Benicio-Tete y Palermo-Rita, Grupo Media Luna) entre los meses 9 y 11 de los infantes. Los 3 episodios ocurrieron en contexto de alimentación, cuando los individuos se encontraban comiendo a corta distancia (0,2-0,5 m) e intentaron acceder al mismo recurso. Las peleas incluyeron vocalizaciones y sacudidas de ramas. Además, se registraron 2 episodios de suplantaciones en 2 díadas (Lucio-Ana, Grupo Alicia y Palermo-Rita, Grupo Media Luna) que ocurrieron en el mes 10 de los infantes. La primera ocurrió en contexto de descanso y la segunda en contexto de alimentación. Por último, se registraron interacciones agonísticas que no pudieron incluirse en otra categoría por desconocerse el motivo e incluyeron mordidas, manotazos y grito entre infantes y sus madres.

Isla Brasileira

Durante todo el periodo infantil, el tiempo invertido por mes en interacciones afiliativas (acicalamiento, juego, intentos de amamantamiento, puente, interacciones sin determinar) entre los infantes y sus madres ($0,72 \pm 0,77\%$) fue mayor al tiempo invertido en interacciones agonísticas (rechazo, peleas, suplantaciones, interacciones sin determinar) ($0,12 \pm 0,13\%$) (Figura 4.15). La edad de los infantes afectó significativamente el tiempo invertido en interacciones afiliativas (test LMM: $F=4,737$; $p<0,001$; $N=70$), incrementándose con la edad. De manera similar, la edad de los infantes afectó significativamente el tiempo invertido en interacciones agonísticas con sus madres (test LMM: $F=18,109$; $p<0,001$; $N=70$), siendo mayor entre los meses 3 y 7.

Una de las interacciones afiliativas ya analizada fue el intento de amamantamiento (punto 4.3.1.3.2 de este capítulo). La principal interacción entre infantes y sus madres fue el acicalamiento, que representó el $0,36 \pm 0,61\%$ (rango=0-3,34%) del tiempo total de actividad mensual de los infantes. Todos los infantes fueron acicalados por sus madres excepto aquellos que solo fueron estudiados en los meses 0 y 1. Los mayores valores de esta actividad se registraron en los meses 5 ($0,67 \pm 0,84\%$; rango=0-2,28%; $n=5$) y 7 ($0,70 \pm 1,11\%$; rango=0-3,34%; $n=7$). Las madres acicalaron a sus infantes entre los meses 1 y 11; por el contrario, solo 2 infantes machos (Jose-Grupo Xeneizes, Roque-Grupo Empanada) acicalaron a sus madres entre los meses 7 y 9, lo cual representó el 0,28% del tiempo total de acicalamiento.

Los infantes invirtieron $0,02 \pm 0,15\%$ (rango=0-1,25%) del tiempo total de actividad mensual en jugar e invitar a jugar a sus madres, muy similar a lo observado en SC. Solo 2 infantes pertenecientes al mismo grupo (Juan y Lara-Grupo Marley) jugaron con sus madres a los 8 y 11 meses de edad.

Las madres de los infantes ayudaron a sus hijos a pasar de un árbol a otro por medio de su cuerpo, comportamiento denominado puente. Se registraron 10 ocurrencias de puente entre los meses 4 y 10 de los infantes en 4 díadas, pero en 2 casos la madre fue la misma (Roque-Humita, Zoe-Humita, Piti-Frita, Grupo Empanada; Teo-Sofía, Grupo Casa Quebracho). Esta actividad representó $0,004 \pm 0,02\%$ (rango=0-0,10%) del tiempo total de actividad mensual de los infantes. Por último, se registró un grupo de actividades afiliativas entre los infantes y sus madres que no se pudieron incluir en otra categoría, como por ejemplo cuando un infante toca a su madre o viceversa; esta actividad representó el $0,07 \pm 0,18\%$ del tiempo total de actividad mensual de los infantes.

Dentro de las interacciones agonísticas observadas entre infantes y madres, la más importante fue el rechazo maternal que representó el $0,11 \pm 0,13\%$ del tiempo total de actividad mensual (Figura 4.15). Esta interacción será analizada en el capítulo 5 (Conflicto madre-infante). El 0,01% restante de las interacciones agonísticas incluyeron 1 registro de pelea e interacciones sin definir. Una sola díada (Ulises-Lola, Grupo Gritones) en el mes 6 del infante, se pelearon mientras comían frutos de *Psychotria carthagenensis* a 0,5 m de distancia y tanto la madre como el infante intentaron tomar el mismo racimo de frutos. Los individuos se vocalizaron y luego la madre se alejó del infante. Las interacciones agonísticas sin definir incluyeron gritos y mordidas, y fueron dadas y recibidas por los infantes.

4.4.1.2- Interacciones con otros individuos.

San Cayetano

Durante todo el periodo infantil, el tiempo invertido por mes en interacciones afiliativas (acicalamiento, juego, intentos de amamantamiento, puente, cuidado, interés e interacciones sin determinar) entre los infantes y otros individuos del grupo que no fueran sus madres ($3,72 \pm 5,31\%$) fue mayor al tiempo invertido en interacciones agonísticas (peleas, rechazo, e interacciones sin determinar) ($0,06 \pm 0,13\%$) (Figura 4.15). De manera similar a lo ocurrido con las madres, la edad de los infantes no afectó el tiempo invertido en interacciones afiliativas con otros individuos (test LMM: $F=1,536$; $p=0,202$; $N=154$), las interacciones comenzaron en el mes de nacimiento de los infantes y fluctuaron a lo largo de los meses.

Durante los meses 0 y 2, la interacción afiliativa más importante fue el interés hacia los infantes. Esta actividad fue mayor en el mes 1, debido a que en el mes de nacimientos las madres en general impidieron que otros individuos se acerquen a sus infantes. Todas las clases sexo-etarias fueron atraídos por los infantes pero principalmente hembras juveniles y subadultas se aproximaron a las madres y los recién nacidos para oler, tocar y abrazar a estos últimos; aunque en algunos casos

les tiraban de la cola o de las patas. Durante todo el período infantil, el interés hacia los infantes representó el $0,42 \pm 1,12\%$ del tiempo total de actividad mensual de los infantes.

A partir del mes 3, la interacción más importante fue el juego social. Esta actividad más la invitación al juego representaron el $1,66 \pm 2,4\%$ (rango=0-12,64%) del tiempo total de actividad mensual en el período infantil, valor más elevado que el registrado con las madres. El juego social se registró a partir del mes 1, donde solo 1 infante de los 9 presentes (Paco-Grupo Huerta) participó en una sesión de juego con su hermano mayor, un macho juvenil; durante la sesión de juego el infante permaneció dorsal sobre su madre y se tocaban, manoteaban y vocalizaban con el juvenil. Los mayores valores de juego se registraron en el mes 4 ($3,21 \pm 3,29\%$, rango=0,11-10,58%, n=11) y en el 6 ($2,81 \pm 2,52\%$, rango=0-9,41%, n=15). Los infantes jugaron con individuos de todas las clases etarias (infantes, juveniles, subadultos y adultos) de sus grupos sociales. De las 26,44 horas obtenidas de juego a lo largo de todo el periodo infantil, en el 55,14% jugaron con juveniles, en el 39,02% los infantes jugaron con otros infantes y en el 5,84% con adultos machos y hembras. En general, en una sesión de juego, participaban 2 individuos, pero en grupos con varios infantes y juveniles (ej. Grupos Alicia y Huerta), un infante jugaba al mismo tiempo con varios infantes y juveniles; en esas sesiones el juego consistía principalmente en perseguirse entre los arboles además de entablar contacto físico mediante mordidas y manotazos.

Otras interacciones afiliativas que se registraron entre los infantes y otros individuos del grupo, se pueden agrupar en la categoría cuidados alomaternos, es decir, el cuidado brindado hacia los infantes por individuos que no sean la madre. Las actividades incluyen cuidado, puente, acicalamiento y las ya detalladas anteriormente alo-amamantamiento (punto 4.2.2.1.2) y traslado (4.2.2.1.4).

El cuidado de los infantes ocurrió cuando un individuo que no es la madre del infante, se encontraba realizando alguna actividad que no es el movimiento y permanecía con el infante en el dorso o en el vientre, o el individuo estaba descansando junto al infante y lo abrazaba. En general, el infante fue el que estableció el contacto con el individuo. A lo largo de todo el periodo infantil, el cuidado que recibieron los infantes varió entre 0 y 32,67% (media= $1,24 \pm 4,62\%$; mediana=0%) del tiempo total de actividad mensual. Los infantes recibieron cuidado entre los meses 0 y 11; sin embargo, en el mes 0 sólo 1 de los 11 infante presentes fue cuidado por una hembra subadulta. A nivel general, el mayor cuidado se recibió en el mes 5 (rango=0-32,67%, media= $4,72 \pm 9,94\%$, mediana= 0,013%, n=14), donde 7 de los 14 infantes presentes fueron cuidados por algún individuo del grupo. Debido a que los cuidadores potenciales de los infantes (hembras adultas, hembras subadultas, hembras juveniles, machos juveniles y machos adultos) variaron entre los grupos de estudio, los datos se presentan por separado (Tabla 4.5). En 5 de los 6 grupos de estudio se registró

este comportamiento y 13 de los 21 infantes fueron cuidados por otros individuos. Siempre que en los grupos hubo hembras subadultas o juveniles disponibles como potenciales cuidadores, fueron las que más participaron en el cuidado de los infantes y por el contrario, los machos juveniles fueron los que menos participaron. Por último, tanto parientes como no parientes de vinculo matrilineal cuidaron a los infantes.

Tabla 4.5. Porcentaje de tiempo invertido en cuidado alo-maternal brindado por individuos del grupo hacia los infantes de San Cayetano e Isla Brasilera durante todo el periodo infantil. HA= Hembra adulta. HSA= Hembra subadulta. HJ= Hembra juvenil. MJ= Macho juvenil (incluye a machos subadultos para Isla Brasilera). MA= Macho adulto. ND= clase sexo-etaria no disponible en el grupo. Total= promedio mensual total de tiempo por infantes presentes en cada grupo.

San Cayetano

Grupo	# total de infantes	# infantes cuidados	Alo-madres (%)					Total
			HA	H SA	HJ	MJ	MA	
Alicia	6	3	24,32	ND	51,96	12,24	11,47	0,46
Bety	2	1	0	ND	ND	ND	100	0,34
Huerta	5	3	1,38	76,36	16,43	0	5,82	3,74
Media Luna	5	4	31,37	56,65	2,74	0	9,24	2,39
Sena	1	1	0	ND	ND	0	0	0
Tacuara	21	1	0	100	ND	ND	0	11,69

Isla Brasilera

Grupo	# total de infantes	# infantes cuidados	Alo-madres (%)					Total
			HA	H SA	HJ	MJ	MA	
C. Quebracho	3	3	1,31	0	89,98	8,71	0	3,98
Empanada	3	3	3,18	82,15	ND	7,69	6,98	1,59
Gritones	3	3	95,76	ND	ND	3,04	1,21	1,64
Marley	4	1	0	9,82	90,18	0	0	0,38
Xeneizes	3	3	31,48	53,09	ND	15,43	0	1,31

Los infantes participaron en sesiones de acicalamiento con individuos que no fueron sus madres entre los meses 0 y 11. Esta actividad fue menor que la registrada con las madres y representó el $0,10 \pm 0,34\%$ (rango=0-3,46%) del tiempo total de actividad mensual de los infantes y solo en el 11,16% del tiempo de acicalamiento, los infantes acicalaron a otros individuos. Los infantes comenzaron a acicalar a otros individuos a partir del mes 6, aunque solo 2 infantes hembras (Mora-Grupo Huerta; Mecha-Grupo Media Luna) realizaron esta actividad y los destinatarios fueron machos adultos y hembras subadultas. Por otra parte, los infantes fueron acicalados por todas las clases etarias, pero principalmente por hembras juveniles (56% de las sesiones).

Por último, el comportamiento denominado puente fue registrado solamente en 3 infantes pertenecientes al mismo grupo (Eva, Mora y Paco-Grupo Huerta) entre los meses 3 y 11 de los infantes. Las alo-madres ayudaron a los infantes, 3 meses más que lo registrado para las madres. Se registraron 13 ocurrencias de puente que representaron el $0,002 \pm 0,01\%$ del tiempo total de actividad mensual de los infantes y los individuos que ayudaron a los infantes a pasar de un árbol a otro por sobre su cuerpo fueron hembras juveniles y subadultas y el macho juvenil del grupo.

El tiempo invertido en interacciones agonísticas con otros individuos sí difirió a lo largo de los meses (test LMM: $F=5,475$; $p<0,001$; $N=154$); las interacciones comenzaron en el mes 2 y se incrementaron con la edad de los infantes (Figura 4.15). Los mayores valores de interacciones agonísticas se registraron en el mes 5 ($0,11 \pm 0,18\%$, $n=14$) y en el mes 8 ($0,17 \pm 0,27\%$, $n=15$).

Una de las interacciones agonísticas observadas fue la pelea que representó el $0,02 \pm 0,05\%$ del tiempo total de actividad mensual de los infantes. Las peleas se registraron entre los meses 3 y 11 de los infantes. A su vez, 14 de los 21 infantes estudiados (pertenecientes a 5 grupos) participaron en 50 encuentros agonísticas con individuos de todas las clases sexo-etarias con excepción de machos adultos. Las mismas incluyeron manotazos, mordidas y gritos; en 24 encuentros no se pudo determinar el motivo de la pelea, 17 ocurrieron en contexto de alimentación cuando los monos se encontraban comiendo o tomando agua en cercanía e intentaban tomar el mismo recurso, 8 ocurrieron en contextos sociales como juego o invitación a juego y en 1 ocasión un infante se peleó (mediante manotazos y gritos) con una hembra adulta que anteriormente se estaba peleando con su madre.

Otra interacción agonística registrada fue el rechazo de traslado, cuidado y amamantamiento (cuidado alo-maternal) por parte de individuos hacia los infantes, de manera similar al rechazo entre madres a infantes. Esta interacción representó el $0,02 \pm 0,08\%$ del tiempo total de actividad mensual de los infantes y se registró entre los meses 3 y 11. Los individuos que rechazaron a los infantes fueron principalmente hembras juveniles y subadultas, pero también hembras adultas y machos adultos. En general, los infantes fueron rechazados por hembras juveniles y subadultas durante el traslado y cuando intentaron dormir sobre las hembras. Las hembras adultas participaron principalmente en rechazos de amamantamiento y los machos adultos cuando los infantes intentaron ser trasladados por ellos. Por último, se registraron interacciones agonísticas que no se pudieron incluir en otras categorías por desconocerse el motivo, pero en general incluyeron mordidas de juveniles hacia los infantes, similares a una invitación a juego pero agresiva.

Isla Brasilera

Durante todo el periodo infantil, el tiempo invertido por mes en interacciones afiliativas entre los infantes y otros individuos del grupo que no fueran sus madres ($2,49 \pm 2,26\%$) fue mayor al tiempo invertido en interacciones agonísticas ($0,08 \pm 0,15\%$), valores muy similares a los hallados para San Cayetano (Figura 4.15). La edad de los infantes no afectó el tiempo invertido en interacciones afiliativas con otros individuos (test LMM: $F=1,160$; $p=0,395$; $N=70$), las interacciones comenzaron en el mes de nacimiento de los infantes y fluctuaron a lo largo de los meses.

El interés hacia los infantes fue más importante entre los meses 0 y 3, aunque se registró hasta los 11 meses. Este comportamiento representó el $0,62 \pm 1,17\%$ (rango=0-7,24%) del tiempo de actividad mensual de los infantes y su máximo valor se registró en el mes 1 ($2,78 \pm 2,17\%$, $n=6$) como ocurrió en San Cayetano. Todas las clases etarias se interesaron en los infantes, pero principalmente hembras juveniles y subadultas.

A partir del mes 4, la interacción con otros individuos más importante fue el juego social. Los infantes invirtieron $1,19 \pm 1,76\%$ (rango=0-6,74%) de su tiempo total de actividad mensual en el juego e invitación al juego. Estos comportamientos se registraron entre los meses 1 y 11. En el mes 1, solo un infante de los 6 presentes (cría Ester-Grupo Casa Quebracho) participó en una sesión de juego con otro infante más grande; en el mes 2 también un solo infante de los 7 presentes (Niko-Grupo Gritones) jugó con su hermano mayor, un macho juvenil. Los mayores valores de juego se registraron en el mes 11 ($3,09 \pm 2,94\%$, rango=0-6,74%, $n=5$) y en el mes 7 ($2,19 \pm 1,75\%$, rango=0-4,47%, $n=7$). Los infantes jugaron con individuos de todas las clases etarias, sin embargo en los meses 1 y 2 solo jugaron con otros infantes y a partir del mes 3 principalmente con juveniles. De las 9 hs obtenidas de juego para los 16 infantes a lo largo de todo el periodo infantil, en el 65,64% los infantes jugaron con juveniles o subadultos, en el 31,02% con otros infantes y en el 3,34% con individuos adultos. Con respecto a los compañeros de juego, se observó el mismo patrón que en San Cayetano, en general en una sesión de juego participaban 2 individuos pero en grupos con varios infantes y juveniles (por ejemplo Grupos Marley y Xeneizes), un infante jugaba al mismo tiempo con varios infantes y juveniles. En Isla Brasilera además se observó a los infantes jugar con infantes o juveniles de grupos vecinos (Grupos Xeneizes-Marley y Grupos Xeneizes-Gritones), es decir, luego de un encuentro entre grupos donde los mismos se aullaban unos a otros pero al finalizar quedaban descansando en árboles próximos, los infantes y juveniles de ambos grupos se aproximaban y jugaban.

Las otras interacciones afiliativas que se registraron entre los infantes y otros individuos del grupo son las denominadas cuidados alomaternal e incluyen cuidado, acicalamiento, puente y las ya detalladas anteriormente alo-amamantamiento (punto 4.2.2.1.2) y traslado (punto 4.2.2.1.4).

A lo largo de todo el periodo infantil, los infantes fueron cuidados en el $1,25 \pm 3,55\%$ (rango=0-21,88%) de su tiempo total de actividad mensual. Los infantes recibieron cuidado entre los meses 0 y 10, aunque en el mes 0 sólo un infante (cría Ester-Grupo Casa Quebracho) fue cuidado por hembras juveniles del grupo, las cuales tomaban al infante de su madre y se alejaban. Los mayores valores de cuidado se registraron entre los meses 1 y 4, con picos de expresión en el mes 1 ($3,69 \pm 8,14\%$, n=6) y en el mes 3 ($4,22 \pm 5,7\%$, n=6). Debido a que los cuidadores potenciales de los infantes (hembras adultas, hembras subadultas, hembras juveniles, machos juveniles y machos adultos) variaron entre los grupos de estudio, los datos se presentan por separado (Tabla 4.5). En todos los grupos de estudio se registró este comportamiento y todos los infantes fueron cuidados en algún momento de su estudio, con excepción de uno (cría Greta-Grupo Marley) que solo fue estudiado en el mes de nacimiento y por lo tanto permaneció 100% del tiempo en contacto con su madre. A su vez, todas las clases etarias brindaron cuidado a los infantes, sin embargo, siempre que hubo hembras subadultas o juveniles disponibles en los grupos como potenciales cuidadores, fueron las que más participaron en el cuidado de los infantes. Por el contrario, los machos adultos fueron los que menos participaron. Tanto parientes como no parientes de vinculo matrilineal brindaron cuidado a los infantes.

Los infantes invirtieron más tiempo de actividad mensual en sesiones de acicalamiento con otros individuos ($0,44 \pm 1\%$; rango=0-6,46%) que con sus madres ($0,36 \pm 0,61\%$). A su vez, otros individuos acicalaron a los infantes entre los 3 y 11 meses de edad y durante el mes 10 se obtuvo el mayor registro de acicalamiento ($1,41 \pm 2,52\%$, rango=0,09-6,46%, n=5). Los infantes acicalaron a otros individuos entre los meses 8 y 9 pero sólo se registró en 2 infantes (Jose-Grupo Xeneizes, Lara-Grupo Marley), Jose acicaló a un macho subadulto y Lara a un macho adulto y una hembra subadulto. Todas las clases etarias presentes acicalaron a los infantes (hembras y machos juveniles, hembras y machos subadultos, hembras y machos adultos) pero principalmente hembras subadultas y adultas.

Por último, el comportamiento denominado puente fue registrado en 4 infantes de 2 grupos (Piti y Roque- Grupo Empanada, Jose y Simon-Grupo Xeneizes) entre los meses 4 y 11 de los infantes, similar a lo observado con las madres. Se registraron 7 ocurrencias de puente que representaron el $0,004 \pm 0,02\%$ del tiempo total de actividad mensual de los infantes. Los individuos que ayudaron a los infantes a cruzar de un árbol a otro fueron hembras juveniles, subadultas y adultas y machos juveniles.

El tiempo invertido en interacciones agonísticas no difirió a lo largo del periodo infantil (test LMM: $F=0,462$; $p=1$; $N=70$). Las interacciones comenzaron en el mes 1 y se prolongaron hasta el mes 11, mes en que se registró el mayor valor de esta interacción ($0,27 \pm 0,36\%$, $n=5$) (Figura 4.15).

Los infantes se pelearon con otros individuos del grupo y esta interacción representó el $0,04 \pm 0,13\%$ (rango= $0-0,93\%$) del tiempo total de actividad mensual. Se registraron 19 ocurrencias de peleas en 8 infantes pertenecientes a 4 grupos, entre los meses 4 y 11 de los infantes ($0,003$ peleas/infante/hora). Además, los infantes participaron en estos encuentros agonísticos con otros infantes, hembras subadultas y adultas y machos juveniles; no se registró ningún episodio con machos adultos. De los 19 registros, que incluyeron manotazos, mordidas y gritos, 4 ocurrieron en contexto de comida o consumo de agua, en 3 ocasiones los infantes participaron en peleas de otros individuos, apoyando a alguno de ellos por ejemplo la madre, 3 ocurrieron durante los desplazamientos grupales (ej: cuando un individuo choca a otro o cuando 2 individuos intentaron pasar por la misma rama), 2 en contextos sociales como juego o invitación a juego y en 7 encuentros no se pudo determinar el motivo de la pelea.

Otra interacción agonística registrada fue el rechazo de traslado, cuidado y amamantamiento por parte de individuos hacia los infantes. Es decir, los infantes fueron rechazados por hembras subadultas y adultas, machos juveniles y adultos cuando intentaron ser transportados, descansar sobre un individuo o amamantarse. Esta interacción representó el $0,02 \pm 0,06\%$ del tiempo total de actividad mensual de los infantes y se registró entre los meses 4 y 10. Además, un solo infante en el mes 8 (Juan-Grupo Marley) fue suplantado en 2 ocasiones por los machos adultos de su grupo, cuando los mismos se acercaron a la madre del infante para descansar junto a ella en el lugar que estaba ocupando el infante. Por último, se registraron interacciones agonísticas que no se pudieron incluir en otras categorías por desconocerse el motivo.

4.4.2- Discusión.

Interacciones sociales

En ambos sitios de estudio, durante todo el periodo infantil las interacciones afiliativas ($3,2\%$ en IB y $3,1\%$ en SC) fueron mayores a las agonísticas ($0,2\%$ en IB y $0,16\%$ en SC) entre los infantes y sus madres y entre los infantes y otros individuos del grupo. Al respecto, Kowalewski (2007) encontró que 2 de los grupos de estudios que también fueron parte del presente en Isla Brasilera (Grupos Gritones y Xeneizes) invirtieron 5% del tiempo total de actividad en interacciones afiliativas dentro del grupo (acicalamiento, cópulas, juego) y 2% en interacciones agonísticas también dentro del grupo (aullidos, marcación y peleas); dicho de otra manera, se obtuvo una tasa de $1,86$ interacciones afiliativas por grupo por hora y $0,003$ interacciones

agonísticas por individuo por hora. Más aún, las interacciones agonísticas fueron en general de baja intensidad. La mayor frecuencia de interacciones afiliativas con respecto a las agonísticas estaría indicando que existe alta tolerancia entre los individuos dentro de un grupo social (Kowalewski 2007). Por otro lado, Sussman y Garber (2007) estudiaron las interacciones sociales de 21 especies de primates del Nuevo Mundo (entre ellas a especies de los géneros *Alouatta*, *Brachyteles*, *Cebus* y *Saimiri*) y encontraron que las distintas especies invirtieron 5,1% del tiempo total de actividad en interacciones sociales y de éstas, el 80% fueron afiliativas. Si bien estos estudios se basan principalmente en interacciones entre individuos adultos, el presente estudio muestra que desde el periodo infantil, las interacciones afiliativas superan a las agonísticas en los grupos sociales de *Alouatta caraya*. Por lo tanto, la especie sigue el patrón de afiliación social que caracteriza a los atelinos como a otros primates neotropicales.

Interacciones afiliativas

En el primer periodo luego del nacimiento, las interacciones sociales de los infantes son casi exclusivamente con sus madres, si bien otros individuos del grupo comienzan a interesarse en ellos a través del tacto o simplemente observándolos a corta distancia (DeVore 1963; Altmann 1980). Dentro de un grupo, la socialización es un proceso que tiene una duración variable. Luego de unos meses, los otros miembros del grupo comienzan a adquirir importancia en la vida social de los infantes y estas interacciones entre los individuos facilitan la socialización dentro del grupo y por lo tanto son cruciales para el desarrollo normal de los infantes (Fragaszy y Mitchell 1974; Altmann 1980). Para gran parte de las interacciones analizadas entre los infantes y sus madres (ITTm, acicalamiento, juego y puente), se obtuvieron mayores valores en Isla Brasilera (0,26%, 0,36%, 0,02%, 0,004% respectivamente) con respecto a San Cayetano (0,25%, 0,28%, 0,03%, 0,0009% respectivamente) y más adelante en este capítulo se muestra que estas diferencias son significativas. Es decir que durante todo el periodo infantil, los infantes en IB invirtieron más tiempo en interactuar afiliativamente con sus madres que los infantes en SC. Por otro lado, en ambos sitios los infantes invirtieron más tiempo en interactuar de manera afiliativa con otros miembros de sus grupos (2,48% en SC y 2,49% en IB) que con sus madres (0,63% en SC y 0,72% en IB). Posiblemente ciertas características ambientales y sociales estarían afectando el patrón de afiliación de los infantes. Por un lado, todos los grupos de estudio de IB tienen superposición de sus áreas de acción con 2 o más grupos vecinos; en cambio en SC esto ocurre en 3 de los grupos de estudio y en los 3 restantes existe superposición de área de acción con 1 o ningún grupo. Sin embargo, los infantes pertenecientes a grupos con mayor superposición de áreas de acción con grupos vecinos en SC no invirtieron mayor tiempo en interacciones afiliativas con sus madres, con respecto a los otros

grupos. Por otro lado, se observó que los infantes en IB invirtieron más tiempo en transporte y movimiento independiente que los infantes en SC. Por lo tanto, si bien en IB los grupos tienen menores áreas de acción ($4,08 \pm 1,01$ ha) que los de SC ($7,26 \pm 4,09$ ha), existe mayor cantidad de encuentros entre grupos (aprox. 2 por día: Kowalewski 2007; entre 0,12 y 1 en SC: Raño 2010, la variación existente en SC se debe a que no todos los grupos superponen el área de acción con otros grupos) y en estas circunstancias, todos los miembros del grupo deben moverse más y más rápido durante el día. Por último, en IB la mortalidad infantil fue mayor (57,14%) a la de SC (10,53%) y gran parte de las muertes estuvieron asociadas a ataques por parte de machos adultos extragrupos. Todos estos resultados indicarían que los infantes en IB tienen mayor necesidad de permanecer junto a sus madres e invierten más tiempo en interacciones afiliativas con ellas y otros miembros del grupo comparado a SC, tal vez como una estrategia para incrementar su supervivencia.

Durante los 3 primeros meses, la principal actividad social entre los infantes y otros miembros del grupo fue el interés. Este comportamiento social es una característica de los primates en general; la atracción que generan los infantes conduce al contacto físico, pero dependiendo de la respuesta de la madre, los miembros del grupo solo logran mirar u oler a los nuevos integrantes del grupo (Jay 1963; Mack 1979; Altmann 1980; Clarke 1990; Serio-Silva y Rodriguez-Luna 1994; Silk 1999; Silk et al. 2003; Brent et al. 2008). En las poblaciones de estudio, todas las clases sexo-etarias se aproximaron para mirar, oler, tocar y agarrar a los infantes; aunque no se hizo un análisis detallado, un análisis cualitativo indicaría que la mayor participación fue de hembras juveniles y subadultas, lo cual coincide con estudios en otras especies de primates (Altmann 1980; Clarke 1990; Silk 1999; Brent et al. 2008). En estas clases etarias, la función del interés hacia los infantes estaría relacionada a desarrollar sus habilidades maternas (Riedman 1982).

Además de sus madres, los miembros del grupo no solamente se vieron atraídos por los infantes, sino que además participaron activamente en su cuidado a lo largo de todo el periodo infantil. Es decir que permitieron a los infantes permanecer sobre ellos durante el descanso, la alimentación u otra actividad que no era el movimiento (lo que fue analizado en la sección de traslado). Todos los infantes de Isla Brasileira y la mayoría de San Cayetano (12 de 16) estudiados a partir del mes 1 fueron cuidados en algún momento del periodo infantil y esta actividad representó el 1,25% del tiempo total de actividad mensual. Los infantes que solo fueron estudiados en el mes de nacimiento en general no recibieron este tipo de cuidado debido a que permanecieron con sus madres 100% del tiempo. A su vez, todas las clases sexo-etarias inclusive parientes y no parientes brindaron cuidado a los infantes, aunque fue mayor por parte de hembras juveniles y subadultas (aprox. 52%) y se obtuvieron bajos valores en machos adultos o juveniles (aprox. 9%). Estas diferencias encontradas con respecto a las diferentes clases sexo-etarias analizadas en el cuidado de

infantes apoyan la idea acerca de que el cuidado alo-parental podría haber sido favorecido por la selección natural como un manera de mejorar las habilidades paternas de las hembras que lo brindan (Riedman 1982; Fairbank 1990). El cuidado alo-maternal de infantes (traslado, confort y puente) ha sido observado en algunas especies de aulladores (*A. arctoidea*: Sekulic 1983; *A. caraya*: Calegario-Marques y Bicca-Marques 1993; Bravo y Sallenave 2003; *A. palliata*: Baldwin y Baldwin 1973; Clarke 1990; Clarke et al. 1998; *A. pigra*: Bolin 1981). Sin embargo, los estudios son incompletos como para hacer comparaciones o describen el comportamiento como poco frecuente. Por ejemplo en *A. palliata* se observó que los individuos inclusive hembras adultas y subadultas brindan escaso cuidado a los infantes (Clarke et al. 1998); los autores lo atribuyeron a la falta de relaciones de parentesco entre los individuos del grupo. De todas maneras, los autores no realizaron análisis genéticos para confirmar que los individuos adultos que se fueron incorporando al grupo de estudio no estaban emparentados con los ya presentes. Sin bien tanto en *A. palliata* como en *A. caraya* machos y hembras migran de sus grupos natales y por lo tanto los individuos subadultos y adultos no estarían emparentados, es evidente que el cuidado de infantes está bien desarrollado en las poblaciones de estudio de *A. caraya*. Esto ocurre porque los aulladores viven en grupos que se caracterizan por la cooperación y la tolerancia entre los individuos y por lo tanto permiten que se desarrollen diversos comportamiento afiliativos, como ha sido mostrado previamente (Kowalewski 2007; Kowalewski y Garber 2010).

El juego fue una importante actividad social para los infantes, principalmente con otros individuos del grupo que no fueron sus madres (0,03% con madres y 1,2-1,7% con otros individuos). Los infantes comenzaron a jugar con otros individuos a partir del mes 1 (aunque se registró en solo 1 infante por sitio). Para la mayoría de los individuos esta actividad se manifestó a partir del mes 3 cuando los infantes tienen una mayor destreza motriz y se prolongó hasta el final del periodo infantil. Los infantes jugaron con individuos de todas las clases etarias pero principalmente con juveniles y otros infantes. Más aún, en IB los infantes jugaron con juveniles de grupos vecinos, como fue registrado por Kowalewski (2007) en el contexto de encuentro intergrupales. Para otras especies de aulladores, el juego social también comienza alrededor del mes 3 (*A. guariba*: Kats y Otta 1991; Miranda et al. 2005; *A. palliata*: Clarke 1990; Serio-Silva y Rodriguez-Luna 1994; Lyall 1996; Bezanson 2006). A su vez, en otros primates también se ha registrado que el juego social comienza en el mes 3 o 4 (*Cebus olivaceus*: Robinson 1988; *Papio cynocephalus*: Altmann 1980; *Rhinopithecus bieti*: Li et al. 2011). En resumen, el patrón de juego observado en los infantes de las poblaciones de estudio corresponde al patrón general de los primates, es decir que esta actividad característica del periodo infantil comienza temprano en el desarrollo social de los individuos y ocurre principalmente entre jóvenes que tienen similar fuerza

y destreza motriz (Goodall 1968; Baldwin y Baldwin 1978; Pusey 1983; Delgado 2005; Li et al. 2011). A través del juego los infantes desarrollan habilidades motrices, sensoriales y sociales que les permiten comportarse apropiadamente en diferentes contextos de su vida como adultos (Dolhinow 1971; Fragastay y Mitchell 1974; Fagen 1981, Li et al. 2011).

A nivel general, los infantes recibieron más acicalamiento del que dieron, ya sea con sus madres u otros individuos del grupo. El acicalamiento entre la díada madre-infante ocurrió a lo largo de todo el periodo infantil, en IB los mayores registros se obtuvieron entre los 5 y 7 meses y en SC, entre los 8 y 9 meses; de todas maneras, en ambos sitios, los menores valores se registraron entre los meses 0 y 2 (alrededor de 0,05%) y los mayores valores ocurrieron a partir del mes 5 (mayor a 0,5%) debido posiblemente a que a partir de esta edad los infantes comenzaron a acicalar a sus madres, siendo que previamente, solo las madres acicalaron a sus infantes. Con respecto al acicalamiento con otros individuos, los infantes fueron acicalados entre los 3 y 11 meses y los infantes solo acicalaron a otros individuos a partir del mes 6 y solo a machos adultos y hembras subadultas. Para los monos aulladores no existe detallada información sobre este tipo de interacción que involucre a los infantes. Baldwin y Baldwin (1973) estudiaron de manera detallada el desarrollo de 26 infantes de *A. palliata* en Panamá, no obstante no registraron sesiones de acicalamiento entre los infantes y sus madres y otros individuos del grupo a lo largo de todo el estudio. De manera similar, Clarke (1990) no registró esta interacción entre infantes y madres o no aporta datos al respecto para los 11 infantes de *A. palliata* estudiados en Costa Rica. En un estudio posterior con los mismos infantes (Clarke et al. 1998), se detallan las interacciones sociales entre los infantes y otros individuos que no fueron sus madres, sin embargo tampoco registraron sesiones de acicalamiento. Más aún, los autores encontraron que los infantes recibieron más interacciones agonísticas que afiliativas de todos los miembros del grupo principalmente hembras adultas y lo atribuyen a la falta de relación de parentesco entre los individuos. Para otros primates existe escasa información sobre acicalamiento de infantes. Altmann (1980) en su estudio detallado de las interacciones madre-infante de 18 díadas de *Papio cynocephalus* en Kenia, encontró que todas las madres acicalaron a sus infantes en algún momento del periodo infantil y en algunos casos esta interacción coincidía con las sesiones de amamantamiento. A su vez observó que los infantes recibieron más acicalamiento de sus madres (aprox. 0,78%/hora) que de otros individuos del grupo (aprox. 0,21%/hora). La autora sugirió que, además de la función higiénica del acicalamiento, las madres acicalan a sus infantes como una manera de reforzar el vínculo y obtener acicalamiento de sus hijos cuando estos lleguen a juveniles. Estos resultados obtenidos en un primate principalmente terrestre coinciden con los del presente estudio; en los aulladores todos los infantes fueron acicalados por sus madres (excepto aquellos que solo fueron estudiados en los meses 0 y 1), pero

solo en San Cayetano las madres fueron los principales individuos en acicalar a los infantes y no se observaron diferencias de este tipo en Isla Brasilera. Como fue propuesto por Altmann (1980), en las poblaciones de estudio el acicalamiento tendría una función higiénica además de social, debido a que las madres acicalaron a sus hijos durante todo el periodo infantil inclusive en los primeros meses cuando los infantes son incapaces de extraerse los ectoparásitos por sí mismos.

Por último, otra interacción afiliativa observada entre los infantes y sus madres y otros miembros del grupo fue el denominado puente, que consistió en exponer la espalda para que los infantes pasen sobre ellos frente a un cruce difícil entre 2 árboles. Este comportamiento ha sido clasificado como ayuda por parte de otros investigadores que lo han registrado en otras poblaciones de aulladores (Baldwin y Baldwin 1973; Calegaro-Marques y Bicca-Marques 1993). Se registraron bajos valores de este comportamiento (entre 0,0009% y 0,002%) y se comenzó a registrar a partir del mes 3, edad en que los infantes comienzan a trasladarse por su cuenta para seguir al resto del grupo. Todas las clases etarias, excepto los machos adultos, ayudaron a los infantes a cruzar entre los árboles.

Interacciones agonísticas

En ambos sitios de estudio, se registraron más interacciones agonísticas entre los infantes y sus madres (0,09%-0,12%) que entre los infantes y otros individuos (0,05%), posiblemente debido a que los infantes pasan más tiempo en contacto con sus madres que con el resto de los miembros del grupo y solicitan de ellas mayor cuidado. En este sentido, la principal interacción agonística registrada entre los infantes y sus madres fue el rechazo y será abordado en el siguiente capítulo (Conflicto madre-infante); más aún, el 90% de las interacciones agonísticas registradas entre la diada ocurrió en el contexto del rechazo maternal. Además, infantes y madres intercambiaron interacciones agonísticas sin ocasionarse heridas (1 episodio en IB y 3 en SC) por comida y se registraron únicamente 2 suplantaciones en 2 grupos en el mes 10. Es decir que no solo las madres, sino también los infantes (en el caso de las peleas) dirigieron agresiones como vocalizaciones y manotazos hacia sus madres. No existen estudios detallados que incluyan interacciones agonísticas entre infantes y madres diferentes al rechazo maternal de traslado, amamantamiento y cuidado en otras especies de primates. Esto ocurre posiblemente porque las interacciones agonísticas entre madres e infantes en otros contextos son escasas o se hace una interpretación de estas en relación a la inversión maternal. Altmann (1980) en su estudio de las relaciones madre-infante y el desarrollo comportamental de 18 infantes de *Papio cynocephalus* durante 15 meses, sólo registró menos de 1 episodio agresivo por 100 minutos de muestreo. Las agresiones se registraron desde el mes 1 y

fueron dirigidas desde las madres a los infantes principalmente cuando estos intentaban tomar el mismo alimento que sus madres estaban comiendo o cuando los infantes saltaban sobre sus madres.

Si bien las interacciones agonísticas entre infantes y otros miembros del grupo fueron menores que entre infantes y madres, se registraron más episodios de peleas (50 en SC y 19 en IB) principalmente en contexto de alimentación y ocurrieron entre infantes e individuos de todas las clases sexo-etarias con excepción de los machos adultos. De todas maneras, se registraron 2 episodios de suplantación de machos adultos a 1 infante en IB y en ambos sitios, todas las clases sexo-etarias inclusive machos adultos rechazaron a los infantes cuando estos solicitaron algún cuidado alo-parental (traslado, amamantamiento, cuidado). Cabe aclarar que las interacciones más agresivas registradas fueron las mordidas, pero que no ocasionaron lesiones en los infantes. Clarke et al. (1998) registraron las interacciones agonísticas (empujones, golpes, persecuciones, mordidas) entre los miembros de un grupo hacia los infantes (n=12) en *A. palliata* y observaron que los infantes recibieron agresiones principalmente de hembras adultas en comparación a los machos adultos y hembras juveniles y las agresiones fueron más frecuentes entre el mes de nacimiento y los 3 meses de edad. Los autores relacionaron estos resultados a la competición entre hembras adultas no emparentadas por el acceso a futuras posiciones reproductivas, aunque no se refieren a ninguno en particular ni tampoco evaluaron la disponibilidad de los mismos. Por su parte, Kowalewski (2007) estudio las interacciones entre los miembros de 2 grupos en Isla Brasileira y encontró una tasa muy baja de interacciones agonísticas dentro del grupo, que ocurrieron principalmente en contexto de comida, resultados que coinciden con el presente estudio.

4.5- Comparación entre los sitios de estudio.

4.5.1-Resultados.

En este apartado se compara entre los sitios de estudio, mediante el LMM, el tiempo invertido en las distintas actividades que conforman el patrón de actividad y las interacciones sociales. La comparación se realizó por mes de vida del infante. Del análisis se excluyen las interacciones agonísticas, con madres y con otros individuos, debido a que se registraron escasos eventos de este tipo de interacciones.

La interacción de los factores sitio y edad afectó significativamente el tiempo invertido por edad en todas las actividades que conforman el patrón de actividad (alimentación, amamantamiento, amamantamiento mas fuera de vista lactación, descanso, traslado, movimiento independiente y exploración) ($p \leq 0,05$) pero no el tiempo invertido en interacciones afiliativas con madres y otros individuos ($p > 0,05$) (Tabla 4.6). Si bien en ambos sitios se observó un patrón similar en cada una de las actividades analizadas (Figuras 4.1, 4.3, 4.5, 4.8, 4.10, 4.12, 4.13, 4.14),

principalmente con respecto a alimentación, movimiento independiente y exploración, los sitios y las edades difieren. A nivel general, en San Cayetano los infantes invirtieron más tiempo en alimentación, descanso y exploración que los infantes de Isla Brasilera. A su vez, los infantes en IB invirtieron más tiempo en movimiento (independiente y siendo trasladados por otros) y amamantamiento (y amamantamiento y fuera de vista lactación) que en SC. Otra diferencia observada entre los sitios fue la edad de destete, los infantes en SC finalizaron la lactación en promedio a los 9 meses y los de IB a los 11,8 meses. Las interacciones afiliativas con las madres y otros individuos difirieron solo entre los sitios ($p \leq 0,05$), pero no cuando se compararon las edades (Tabla 4.6).

Tabla 4.6. Resultado del modelo lineal mixto que muestra la comparación entre los sitios de estudio del tiempo invertido por los infantes en patrón de actividad e interacciones sociales por edad de los infantes. IMAF= interacciones afiliativas con la madre. IOAF= interacciones afiliativas con otros individuos. * corresponden a los valores de $p \leq 0,05$.

Actividad	Efectos fijos	Denominador (grados de libertad)	F	p
Alimentación	Sitio	153,257	101,340	<0,001*
	Edad	35,115	42,717	<0,001*
	Interacción: Sitio x Edad	35,115	23,644	<0,001*
Amamantamiento	Sitio	25,304	61,711	<0,001*
	Edad	23,808	6,329	<0,001*
	Interacción: Sitio x Edad	23,808	8,544	<0,001*
Amam.+FVL	Sitio	133,920	23,118	<0,001*
	Edad	33,296	4,634	<0,001*
	Interacción: Sitio x Edad	33,296	12,038	<0,001*
Descanso	Sitio	42,040	204,229	<0,001*
	Edad	26,178	4,233	0,001*
	Interacción: Sitio x Edad	26,178	10,016	<0,001*
Traslado	Sitio	29,328	129,426	<0,001*
	Edad	30,190	9,759	<0,001*
	Interacción: Sitio x Edad	30,190	23,563	<0,001*
Movimiento	Sitio	50,730	20,178	<0,001*
	Edad	31,698	8,353	<0,001*
	Interacción: Sitio x Edad	31,698	9,099	<0,001*
Exploración	Sitio	111,653	116,086	<0,001*
	Edad	17,652	13,125	<0,001*
	Interacción: Sitio x Edad	17,652	13,902	<0,001*
IMAF	Sitio	34,364	45,471	<0,001*
	Edad	20,807	1,468	0,217
	Interacción: Sitio x Edad	20,807	1,556	0,185
IOAF	Sitio	70,490	38,383	<0,001*
	Edad	28,205	0,852	0,594
	Interacción: Sitio x Edad	28,205	0,660	0,762

4.5.2- Discusión.

Si bien se encontraron diferencias con respecto al patrón de actividad de los infantes de *A. caraya* entre los sitios de estudio, el análisis de otros estudios realizados ya sea en los mismos sitios o en otros con características similares (Tabla 4.7) muestra que el tiempo invertido en las distintas actividades principalmente por individuos adultos se conserva entre los sitios. Entre los estudios se incluyen 2 realizados en Isla Brasilera, 2 en San Cayetano, 1 en un ambiente fragmentado de Brasil (Bicca-Marques 1994) y otro sitio en Brasil caracterizado por un bosque dominado por árboles frutales (Prates y Bicca Marques 2008). De todas maneras, se observan algunas diferencias, por ejemplo, Zunino (1989) encontró que los 2 grupos estudiados que habitaban un fragmento de bosque en San Cayetano (de 12 ha) invirtieron 2,4% del tiempo de actividad en moverse. Para el mismo sitio, Delgado (2005) estudió 2 grupos que habitaban 2 fragmentos distintos (1 de los grupos utilizaba más de un fragmento) y encontró un valor de 15% para ambos grupos de estudio. Entre los sitios, los valores son más similares con respecto a descanso y alimentación. De todas maneras, hay que aclarar que los estudios previos incluyen principalmente el estudio de individuos adultos y subadultos, aunque se incluyen juveniles y aún infantes, en general, no se especifica la edad de estos.

En Isla Brasilera los grupos de aulladores viven en un bosque continuo y superponen gran parte del área de acción con 2 o más grupos vecinos (Kowalewski 2007). En cambio, en San Cayetano, el ambiente es fragmentado y los monos viven en parches de vegetación donde no todos los grupos superponen sus áreas de acción con grupos vecinos, lo cual depende del tamaño del fragmento que utilizan (Zunino et al. 2007). Estas diferencias estructurales del ambiente y de la incidencia de encuentros entre grupos podrían explicar las diferencias encontradas entre los sitios con respecto al tiempo invertido en movimiento (SC: 14,6%; IB: 16,4%), traslado (SC: 3,7%; IB: 4,8%), alimentación (SC: 13,5%; IB: 10,10%) y descanso (SC: 35%; IB: 31%) de los infantes. En Isla Brasilera existiría mayor frecuencia de encuentros entre grupos que en San Cayetano (2 por día vs. 0,12-1, Kowalewski 2007; Raño 2010), por lo tanto los infantes deben seguir los movimientos del grupo a lo largo del día y esto les quita tiempo, a todo el grupo en general, para invertirlo en alimentación y descanso.

Si bien la comparación entre los sitios se va a desarrollar con más amplitud al analizar los resultados de conflicto madre-infante (capítulo 5), donde se integrarán además los resultados de ecología e historia de vida, las diferencias encontradas pueden explicarse de la siguiente manera. Con respecto a alimentación y lactación (SC: 4,54%, IB: 4,84%), es posible que al finalizar la lactación a más temprana edad en San Cayetano (9 meses) con respecto a Isla Brasilera (11,8 meses), los infantes deban invertir el tiempo que no pasan lactando en consumir alimentos sólidos

para cubrir sus necesidades de nutrición. Por el contrario en Isla Brasilera, los infantes invierten a nivel general más tiempo en lactación y menos en alimentación porque pueden seguir amamantándose hasta el final del periodo infantil, aunque esta prolongación del periodo de lactación en IB no ocasiona un aumento en la duración del intervalo entre nacimientos.

En resumen, las diferencias encontradas entre los sitios con respecto al patrón de actividad de los infantes también indican que *Alouatta caraya* es una especie fenotípicamente variable con capacidad de adaptación a diferentes situaciones ecológicas (Miner et al. 2005). Esta variación encontrada se suma a otras previamente reportadas con respecto a duración del intervalo entre nacimientos (Rumiz 1990; Pavé et al. 2012), estacionalidad de nacimientos (Kowalewski y Zunino 2004), organización social (Rumiz 1990; Zunino et al. 2001; Kowalewski 2007), dieta (Zunino 1989; Bravo y Sallenave 2003; Delgado 2005; Kowalewski 2007) y patrones de migraciones (Oklander 2007).

Tabla 4.7. Estudios sobre patrón de actividad de *Alouatta caraya*, realizados en Argentina y Brasil.

Estudio	2003-2004¹	1998-2000²	1982-1984³	2004⁴	1989-1990⁵	2005-2006⁶
Lugar	Isla Brasilera	Isla Brasilera	San Cayetano	San Cayetano	Est. Casa Branca, Bs.	Nossa Senhora da Conceição, Bs.
Ubicación	27° 18' S - 58° 38' O	27° 18' S - 58° 38' O	27° 30' S - 58° 41' O	27° 30' S - 58° 41' O	29° 37' S; 59° 17' O	29°36'43"S, 56°16'23"O
Duración (meses)	12	22	15	12	12	12
Metodología	Scan	Scan	Scan	Scan	Scan	Scan
# grupos	2	2	2	2	1	1
Patrón de actividad (%)						
Movimiento	18,97	16	2,4	14,94	17,6	23,4
Alimentación	15,53	19	15,2	16	15,9	14,9
Descanso	58,65	57	77,4	52	61,6	56,5
Int. Sociales afiliativas	5,2	6	-	6,2	-	-
Int. Sociales agonísticas	1,8	2	-	0,06	-	-
Otros	-	-	4,9 (incluye social)	10,6	4,2 (incluye social)	3,9 (social)

1. Kowalewski (2007), 2. Bravo y Sallenave (2003), 3. Zunino (1989), 4. Delgado (2005), 5. Bicca-Marques (1994), 6. Prates y Bicca-Marques (2008).

4.6- Conclusiones.

En este capítulo se analizó el patrón de actividad de los infantes y sus madres en las 2 poblaciones estudiadas de *Alouatta caraya* y las principales conclusiones son las siguientes:

- ✓ A medida que los infantes crecen, el patrón de actividad se va asemejando al de sus madres, y alrededor del mes 7 los infantes invierten similar proporción de tiempo que sus madres en cada actividad. En definitiva, desde temprana edad los infantes de *Alouatta caraya* comienzan a incorporarse a la vida de sus grupos.
- ✓ El tiempo invertido por mes de vida en el patrón de actividad general y en las interacciones sociales afiliativas difirió entre los sitios de estudio.
- ✓ En ambos sitios, las interacciones sociales afiliativas con las madres y otros individuos del grupo fueron mayores a las agonísticas.
- ✓ En Isla Brasileira los infantes finalizaron la lactación en promedio a los 11,8 meses y en San Cayetano a los 9 meses.

CAPITULO 5

Conflicto madre-infante en monos aulladores negros y dorados

5.1- Introducción.

La complejidad y dinámica de las interacciones entre madres e hijos que caracteriza el conflicto madre-infante es un área de la ecología del comportamiento aún poco comprendida (Maestriperi 2002; Smiseth et al. 2008). Si bien se asume que estas interacciones son costosas para ambos participantes, todavía existen controversias sobre su función adaptativa (Altmann 1980; Dunbar 1984; Godfray 1995a). En un trabajo seminal, Robert Trivers (1974) postuló que madres e infantes difieren en la asignación de recursos; por un lado, las madres que están igualmente relacionadas a todos sus hijos están seleccionadas para balancear la inversión en todos sus hijos, actuales y futuros y de esta forma asegurarles la supervivencia. En cambio, los hijos que están en parte relacionados a sus hermanos, están seleccionados para demandar mayor inversión parental aun a expensas de sus hermanos (Trivers 1974). Luego surgieron varios modelos que intentaron explicar cómo el conflicto se resuelve en la naturaleza (Altmann 1980; Bateson 1994; Godfray 1995a; Maestriperi 2002). Como se mencionó en el capítulo 1, el conflicto madre-infante ha sido estudiado en diversas especies de primates de África y Asia aunque todavía son muy escasos los estudios en primates del Neotropico. Además es necesario comprender el efecto multifactorial de distintas variables ambientales, comportamentales y de historia de vida sobre la relación de madres e hijos en diferentes poblaciones de una misma especie y en especies del mismo y de diferentes géneros. En este sentido, este capítulo tiene como objetivo aportar datos en esta dirección y explorar el conflicto comportamental madre-infante a lo largo de todo el periodo infantil en dos poblaciones de monos aulladores negros y dorados y examinar cómo ciertas variables afectan la interacción de madres e hijos y la intensidad y duración del conflicto. Estos resultados son luego comparados con otras especies de monos aulladores y con el resto de los primates para los que existen estudios al respecto. Las hipótesis que se ponen a prueba en este capítulo son las siguientes: La intensidad del POC varía según la disponibilidad y calidad de recursos alimenticios (hipótesis 2). La predicción principal que se desprende de esta hipótesis es que se registrará mayor frecuencia de rechazo maternal y *distress* infantil (llantos y berrinches) en el ambiente donde la disponibilidad constante de alimento de alta calidad a través del año les permita a las hembras acortar el IEN y el tiempo de inversión parental. Por otro lado, se pone a prueba la hipótesis 3: La duración del POC varía según la disponibilidad y calidad del alimento. La predicción derivada de esta hipótesis es que el rechazo maternal y *distress* infantil comenzarán más temprano en el ambiente con disponibilidad

constante de alimento de alta calidad a través del año, debido a que esta condición le permite a las hembras acortar el IEN.

5.2- Metodología.

Las variables comportamentales analizadas para describir el conflicto madre-infante fueron: tiempo invertido en contacto madre-infante, establecer y romper contacto por parte de madre e infantes, rechazo maternal y *distress* infantil (ver Capítulo 2). El tiempo invertido en contacto se obtuvo con el porcentaje de los puntos de muestreo instantáneo (tomados cada 5 minutos durante el muestreo focal) en que cada día madre-infante permanecía en contacto físico durante cada mes de vida del infante. Debido a que los puntos de muestreo obtenidos difirieron para cada edad entre los infantes y para cada infante entre las distintas edades, se dividieron las frecuencias de tiempo en contacto por la cantidad total de puntos de muestreo por cada infante por edad. El papel jugado por madres e infantes en establecer y romper el contacto se analizó entre los meses 2 y 11 del periodo infantil y se obtuvo el índice de contacto mediante la fórmula de Hinde y White (1974) (ver Capítulo 2). La frecuencia en que los infantes contribuyeron a establecer y romper contacto con sus madres (EC y RC respectivamente) se expresó como la diferencia entre estas dos variables debido a que hubo una tendencia para ambas (EC y RC) a incrementar y disminuir en forma simultánea. Las frecuencias de EC y RC de los infantes y sus madres se dividieron por las horas obtenidas por infante por mes de vida. No siempre fue posible registrar la identidad del individuo (infante o madre) responsable de establecer o romper el contacto, principalmente cuando la día comenzaba a moverse. Estos análisis no se realizaron entre los meses 0 y 1, debido a que los infantes pasaron gran parte del tiempo junto a sus madres y cuando se alejaban lo hacían a una distancia no mayor al del brazo de su madre extendido y en un periodo de tiempo muy corto (menor a 5 segundos).

Con respecto al rechazo maternal, se midieron dos tipos en base a los datos tomados del muestreo focal. Por un lado se midió la frecuencia absoluta de rechazo, es decir, todas las instancias en que las madres rechazaron los intentos de amamantamiento, cuidado/confort y traslado de los infantes; así también cuando la madre finalizaba un encuentro de amamantamiento o traslado. Los rechazos de traslado y cuidado/confort se refieren a las instancias en que la madre apartaba al infante que se encontraba sobre ella o alejaba al infante que se había acercado a 0 m (es decir en contacto físico). Por otro lado, se midió la frecuencia relativa de rechazo maternal de amamantamiento (que se obtiene dividiendo la frecuencia de rechazo por la frecuencia total de intentos de amamantamiento); esta medida refleja la proporción de intentos del infante para acceder al pecho de la madre que son

rechazados por ella y se expresa como el número de rechazos por día de observación (debido a que cada infante fue observado durante un día completo por mes de vida; un día equivale a 10-12 hs). La frecuencia relativa de rechazo maternal solo se obtuvo con respecto a los intentos de amamantamiento, debido a que estos fueron los intentos más conspicuos, en relación a los intentos de cuidado y traslado. Para obtener el número de rechazos maternos, primero se dividieron las frecuencias de rechazos por las horas focales obtenidas por cada infante por edad y luego a ese valor se lo multiplicó por las horas promedio de seguimiento obtenidas para cada estación (11 hs primavera, 12 hs verano, 11 hs otoño, 10 hs invierno); de igual manera se controlaron los intentos de amamantamiento como se señala en el capítulo 4. Los rechazos fueron clasificados en rechazos agresivos (cuando la madre muerde, tira de los pelos, manotea, pellizca, muestra los dientes y/o vocaliza al infante) y no agresivos (cuando la madre aleja suavemente al infante, se aleja del infante, se coloca con el pezón inaccesible, obstruye el acceso al pezón con un brazo, le da la espalda o acicala al infante). Algunos rechazos no pudieron ser clasificados y se los definió como rechazo sin determinar.

Por último se analizó el tiempo invertido en *distress* infantil (tiempo de llantos y berrinches por día de observación) que se obtuvo del muestreo focal y se expresa como porcentaje del tiempo total de actividad de los infantes. Para obtener el tiempo invertido en *distress* infantil se realizó el mismo procedimiento utilizado en el capítulo 4 para analizar el tiempo invertido en cada una de las actividades que conforman el patrón de actividad de los infantes; es decir, el tiempo invertido en llantos y berrinches se dividió por el tiempo total de actividad obtenido por infante por edad. En esta categoría se incluyen solamente las vocalizaciones o berrinches que son una consecuencia de la falta de respuesta de la madre a las solicitudes de cuidado del infante o del rechazo maternal. Los berrinches incluyen gritos, alaridos, pequeños saltos junto a la madre, golpes y mordidas a ella.

Para las comparaciones realizadas en cada sitio y entre los sitios, con respecto a tiempo invertido en contacto y en *distress* infantil y la frecuencia de rechazos y establecer/romper contacto, se utilizó un modelo lineal mixto (Zuur et al. 2009). Las unidades de análisis fueron los porcentajes del tiempo invertido en cada una de las actividades y los factores de análisis fueron las edades de los infantes (utilizando la identidad de los infantes como efecto aleatorio) y los sitios de estudio (efecto fijo). Para analizar si el tiempo en contacto difería entre las edades de los infantes se realizaron regresiones lineales (Zar 1999). Los análisis se realizaron con los programas Statistica 7.0 (StatSoft 2004) e IBM SPSS Statistics 19 y se consideró el nivel de significancia para todos los análisis realizados de $p \leq 0,05$.

5.3- Resultados.

5.3.1- Tiempo en contacto.

San Cayetano

En la figura 5.1 se muestra el tiempo en contacto de los infantes y sus madres a lo largo de todo el periodo infantil. Se observa que durante el mes de nacimiento los infantes estuvieron el $99,61 \pm 1,04\%$ ($n=11$) del tiempo en contacto con sus madres. Solo 2 de los 11 infantes presentes en el mes 0 (cria Sole-Grupo Alicia; Palermo-Grupo Media Luna) estuvieron a menos de 1 m de su madre, ya sea explorando o permaneciendo sobre otro individuo del grupo; el resto de los infantes estuvo el 100% del tiempo en contacto con sus madres. Se encontró una relación entre el tiempo en contacto madre-infante y la edad de los infantes ($R^2= 0,58$; $p<0,001$). A partir del mes 1, el tiempo en contacto comenzó a disminuir gradualmente y en el mes 11 los infantes pasaron $16,81 \pm 17,55\%$ (rango= 0-55,64%, $n=15$) del tiempo junto a sus madres.

Además se analizó el tiempo en contacto en función de tres actividades de las madres, descanso (que incluye acicalamiento), alimentación y movimiento (Figura 5.2). En general hasta el mes 2, los infantes estuvieron gran parte del tiempo con sus madres independientemente de la actividad de ellas, sin embargo, a partir del mes 3 se observó una disminución notable de tiempo en contacto con respecto a las 3 actividades y esta disminución se prolongó hasta el final del periodo infantil. El cambio entre los meses 2 y 3 con respecto a alimentación y movimiento se debe a que las madres en este periodo comienzan a dejar atrás a sus infantes y otros individuos del grupo participan en el traslado y cuidado de los infantes. Con respecto al descanso, en el mes 3 los infantes invirtieron 25,31% del tiempo en movimiento-exploración y esta actividad ocurrió generalmente mientras las madres estaban descansando. Por último se observa que de las 3 actividades maternas analizadas, el tiempo en contacto fue mayor durante el descanso y principalmente a partir del mes 5.

Figura 5.1. Porcentaje de tiempo en contacto entre los infantes y sus madres en San Cayetano e Isla Brasilera. Los puntos representan los valores medios (\pm DS) de todos los individuos presentes por edad.

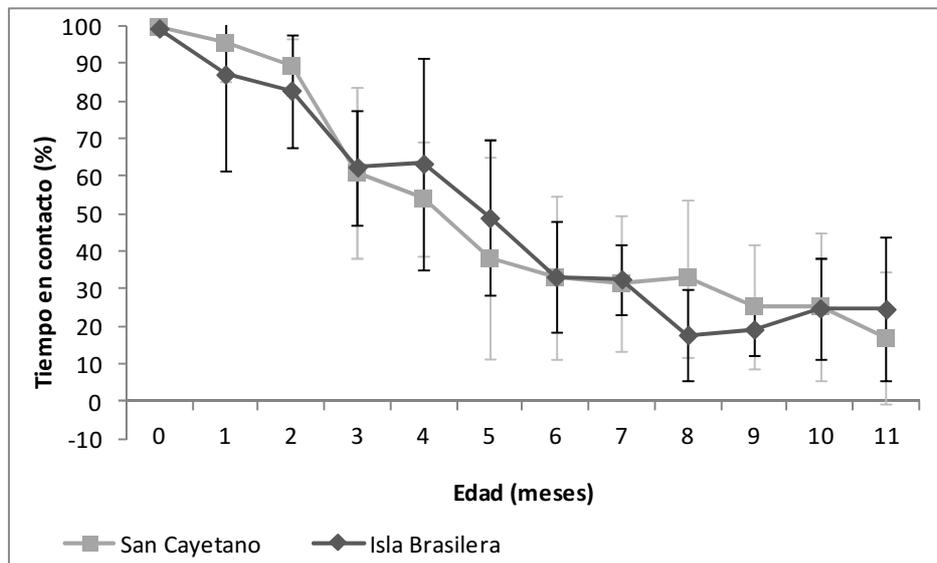
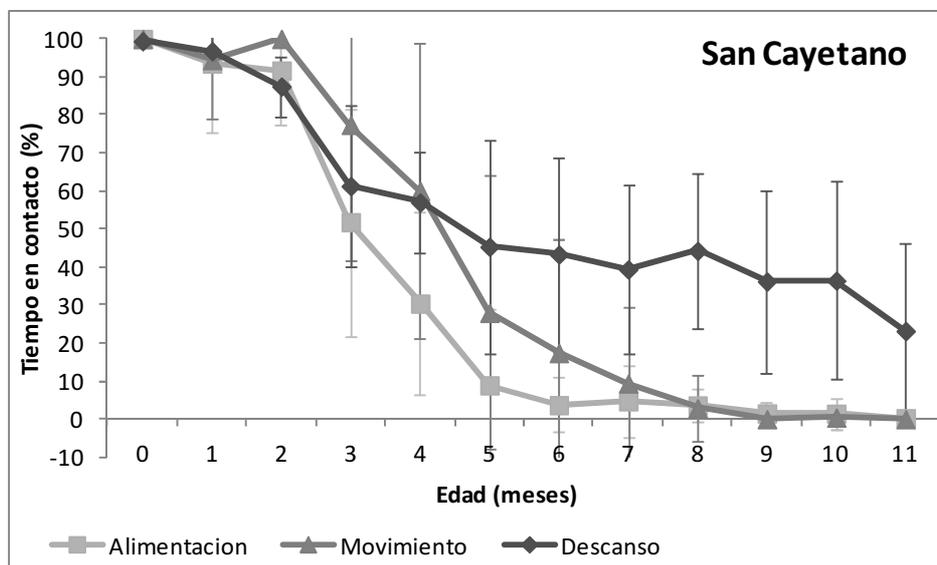
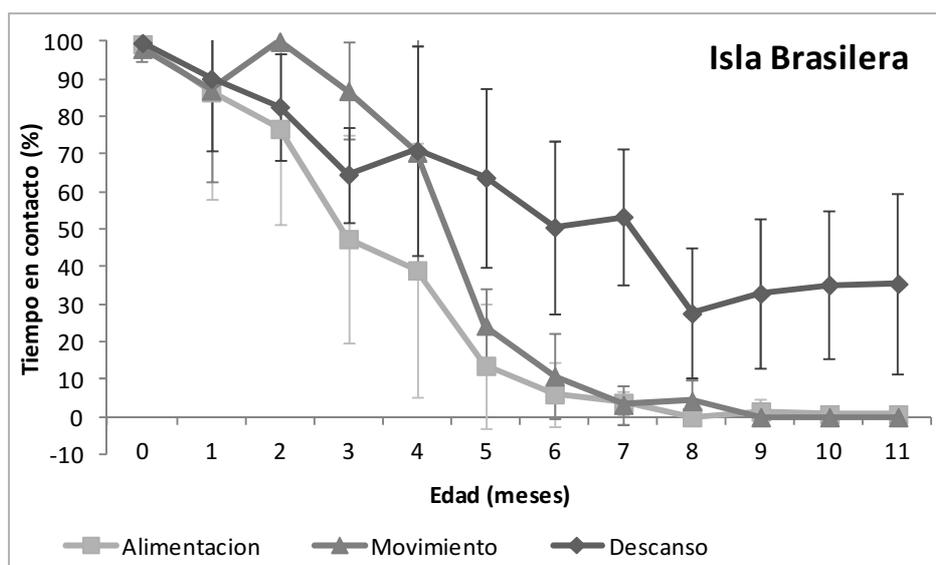


Figura 5.2. Porcentaje de tiempo en contacto entre los infantes y sus madres en función de la actividad de las madres en San Cayetano e Isla Brasilera. Alimentación incluye además consumo de agua. Descanso incluye además acicalamiento. Los puntos representan los valores medios (\pm DS) de todos los individuos presentes por edad.





Isla Brasilera

En la figura 5.1 se muestra el tiempo en contacto de los infantes y sus madres a lo largo del periodo infantil. En el mes de nacimiento, los infantes estuvieron el $99,37 \pm 1,08\%$ ($n=4$) del tiempo con sus madres, sin embargo, 3 de los 4 infantes presentes en el mes 0 permanecieron el 100% del tiempo con sus madres y solo un infante (cría Ester-Grupo Casa Quebracho) permaneció parte del tiempo junto a hembras juveniles. El tiempo en que los infantes estuvieron en contacto con sus madres se relacionó significativamente con la edad de los infantes ($R^2= 0,63$; $p<0,001$). A partir del mes 1, el tiempo en contacto comenzó a disminuir gradualmente hasta el mes 8 ($17,79 \pm 12,04\%$; $n=5$) y luego se incrementó levemente hasta el mes 11 ($24,66 \pm 19,18\%$; $n=5$). De todas maneras, el incremento observado entre los meses 9 y 11 se deben a un solo individuo (Roque-Grupo Empanada) que permaneció en promedio $46,52\%$ en contacto con su madre en este periodo; sin este individuo los valores entre los meses 8 y 11 se mantienen aproximadamente constantes (alrededor de 17%).

Cuando se analizó el tiempo en contacto en función de la actividad de las madres (descanso-que incluye acicalamiento, alimentación y movimiento) se observó un patrón similar al de San Cayetano (Figura 5.2). Hasta el mes 2, los infantes estuvieron entre el 80 y 100% del tiempo con sus madres independientemente de la actividad de ellas, no obstante, a partir del mes 3 se observó una disminución notable de tiempo en contacto con respecto a las 3 actividades que se prolongó hasta el final del periodo infantil. A partir de los 7 meses, el tiempo en contacto madre-infante fue muy bajo (entre 0 y 4%) cuando las madres se alimentaban o movían, es decir que transportaron muy poco a sus infantes.

De todas maneras, los infantes permanecieron más en contacto con sus madres durante el descanso con respecto a las otras actividades (37% vs. 1,4% en alimentación y 1,5% en movimiento).

Comparación entre sitios

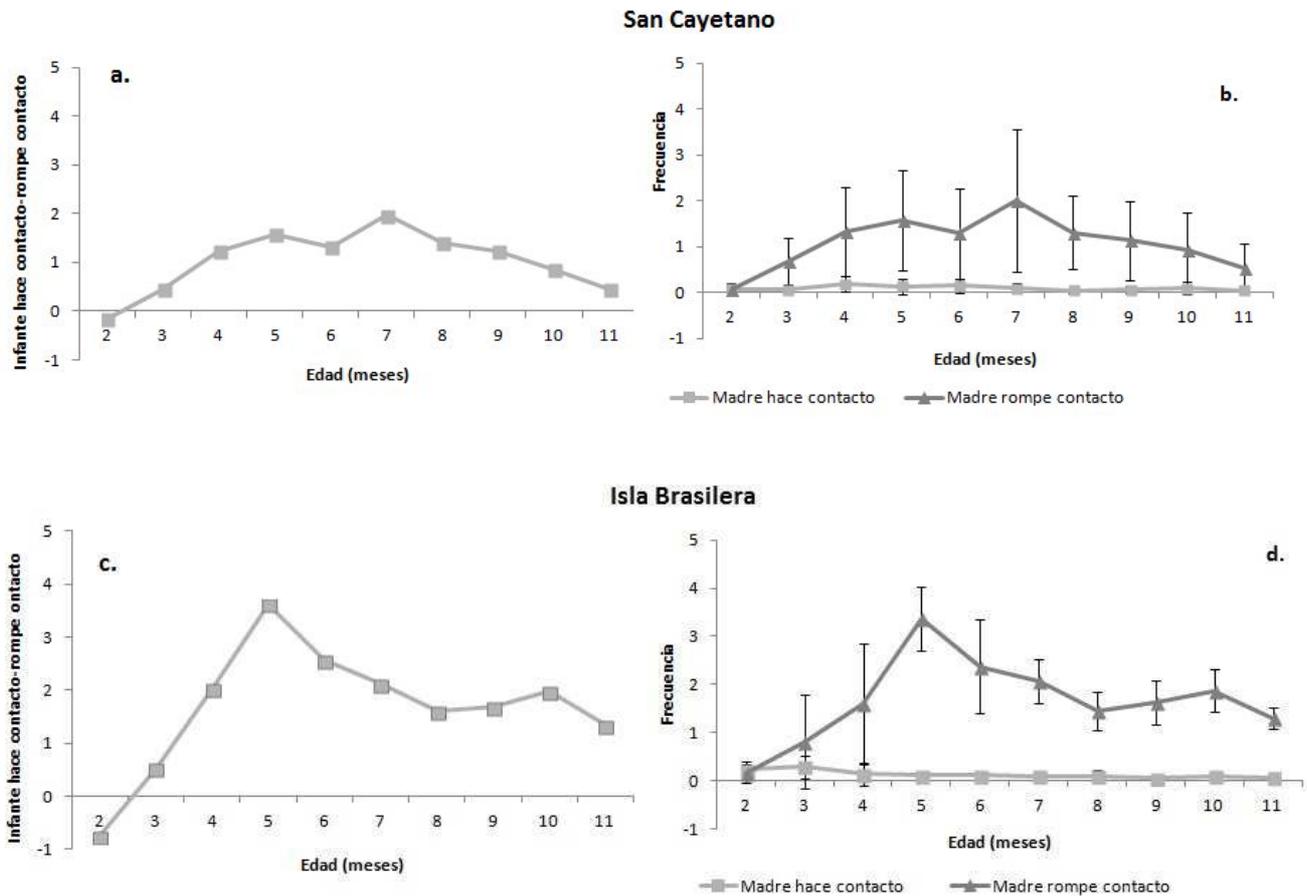
El análisis de tiempo en contacto de la díada madre-infante mediante el LMM indica que la interacción de los factores, sitio y edad, no afectó esta interacción madre-infante (test LMM: $F=0,660$; $p=0,745$; $N=224$). Tampoco se encontraron diferencias entre los sitios San Cayetano e Isla Brasilera (test LMM: $F=0,039$; $p=0,849$; $N=224$). Es decir que en ambos sitios de estudio se encontró un patrón muy similar en la variación mensual del tiempo en contacto entre madres e infantes.

5.3.2- Establecer y romper contacto.

San Cayetano

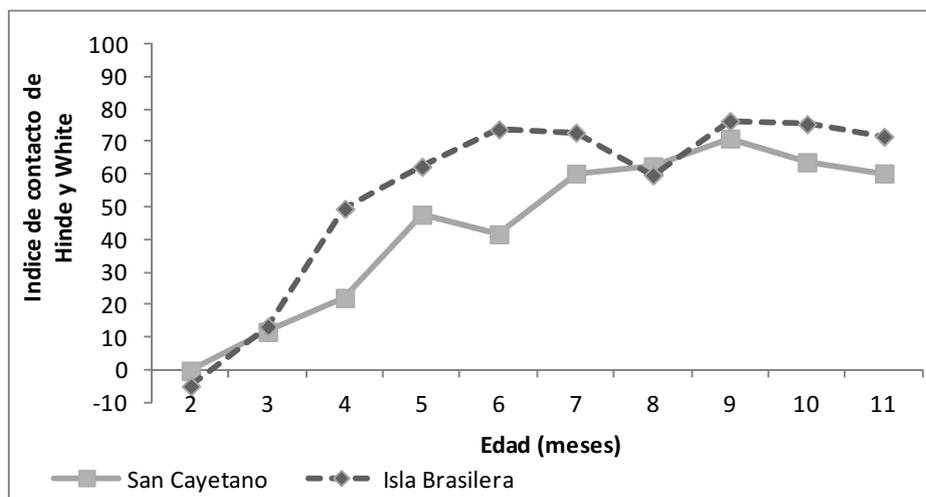
La diferencia entre EC y RC por parte de los infantes se muestra en la figura 5.3.a. Los valores positivos obtenidos durante gran parte del periodo infantil (meses 3 a 11) indican que los infantes fueron responsables en establecer más contactos del que rompieron con sus madres, si bien el incremento ocurrió hasta el mes 5 y luego comenzó a disminuir. En el mes 2 se obtuvo una diferencia negativa baja (-0,16), es decir que los infantes rompieron más contactos del que iniciaron con sus madres. Esta diferencia se debió principalmente a que en esta edad los infantes comienzan a alejarse de sus madres, pequeñas distancias para explorar el ambiente, cuando ellas descansan o comen; en el capítulo 4 se vio que a la edad de 2 meses los infantes invierten el 23% del tiempo total de actividad en movimiento-exploración. En la figura 5.3.b se muestra la frecuencia mensual en que las madres establecieron y rompieron contactos con sus infantes. Se observa que la curva de RC por parte de la madres es muy similar a la curva de la figura 5.3.a (diferencia entre EC y RC por parte de los infantes), es decir que los infantes, pero sobre todo las madres, fueron responsables en romper el contacto iniciado por los infantes. Durante todo el periodo infantil, a excepción del mes 2, las madres rompieron más contactos con sus infantes del que iniciaron. En el mes 2, las madres iniciaron el mismo número de encuentros del que rompieron con sus infantes. La tasa de romper contacto se incrementó a partir del mes 3 hasta alcanzar un pico en el mes 7 ($2 \pm 1,6$ contactos por día), luego del cual disminuyó gradualmente debido a que los infantes iniciaron menos contacto con ellas.

Figura 5.3. Diferencia mensual entre establecer y romper contacto por parte de los infantes hacia sus madres (a y c). Frecuencia media (\pm DS) mensual en que las madres establecieron y rompieron contacto con sus infantes para San Cayetano e Isla Brasilera (b y d).



Por último, la contribución relativa de madres e infantes en establecer y romper contacto por medio del índice de Hinde y White se muestra en la figura 5.4. Los valores positivos indican que durante todo el periodo infantil, a excepción del mes 2, los infantes contribuyeron más que sus madres a iniciar y mantener el contacto con ellas. A su vez el contacto iniciado por los infantes se incrementó hasta el mes 8 y luego se mantuvo relativamente constante. El valor negativo del mes 2 indica que las madres fueron las responsables en iniciar y mantener el contacto con sus hijos. Durante este mes, 5 madres de las 9 díadas presentes recuperaron a sus infantes, ya sea cuando otras hembras los tomaron o cuando los infantes se alejaron unos centímetros para explorar.

Figura 5.4. Contribución de infantes y madres en establecer y romper contacto (Índice de Hinde y White) para San Cayetano e Isla Brasilera.



Isla Brasilera

La diferencia entre EC y RC por parte de los infantes se muestra en la figura 5.3.a. Como en San Cayetano, durante todo el periodo infantil a excepción del mes 2, los infantes fueron responsables en establecer más contactos con sus madres del que rompieron, lo cual está indicado por los valores positivos entre los meses 3 y 11. De todas maneras, se registró un incremento en establecer más contacto entre los meses 4 y 7 con un pico en el mes 5 y a partir del mes 8 los infantes tuvieron menos interés en permanecer junto a sus madres. En el mes 2 se obtuvo una diferencia negativa (-0,76), es decir que los infantes rompieron más contactos de los que iniciaron con sus madres. Como se vio en el capítulo 4, a esta edad los infantes invirtieron 21,91% del tiempo total de actividad en movimiento-exploración, es decir que se alejaban de sus madres para explorar en los alrededores y esto ocurrió cuando las madres se encontraban descansando o comiendo. En la figura 5.3.b se muestra la frecuencia mensual en que las madres establecieron y rompieron contactos con sus infantes. De la misma manera a lo observado en San Cayetano, se observa que la curva de RC por parte de las madres es muy similar a la curva de la figura 5.3.a (Diferencia entre EC y RC por parte de los infantes), es decir que los infantes pero sobre todo las madres fueron responsables en romper el contacto iniciado por los infantes.

Además, durante todo el periodo infantil, a excepción del mes 2, las madres rompieron más contactos con sus infantes del que iniciaron. Esta diferencia fue más notable entre los meses 5 y 9, principalmente en el mes 5, cuando se obtuvo una tasa de romper contacto de $3,36 \pm 0,66$ contactos por día. En el mes 2, las madres iniciaron más contactos de los que rompieron con sus infantes y se debió

principalmente a recuperar a sus hijos ya sea cuando otros individuos del grupo los tomaron, cuando los infantes se quedaron atrás mientras seguían a sus madres o cuando se alejaron unos centímetros para explorar.

Por último, la contribución relativa de madres e infantes en EC y RC por medio del índice de Hinde y White se muestra en la figura 5.4. Los valores positivos obtenidos entre los meses 3 y 11, indican que los infantes contribuyeron más que sus madres a iniciar y mantener el contacto con ellas. A su vez el contacto iniciado por los infantes se incrementó hasta el mes 7 y luego se mantuvo relativamente constante. En el mes 2, sin embargo, las madres fueron más responsables en iniciar y mantener el contacto con sus hijos; los motivos fueron expuestos en el párrafo anterior.

Comparación entre sitios

La comparación de la diferencia entre EC y RC por parte de los infantes mediante el modelo lineal mixto mostró que la interacción de los factores sitio y edad afectó significativamente esta diferencia (test LMM: $F=3,446$; $p=0,004$; $N=194$). En las figuras 5.3.a y c se observa que en IB, los infantes iniciaron y rompieron más contactos con sus madres con respecto a SC y esta diferencia es más notable en los meses 4 a 6 y 10 a 11. En ambos sitios de estudio, se encontraron diferencias entre los edades (test LMM: $F=17,848$; $p<0,001$; $N=194$) y en general, los infantes establecieron mas contacto con sus madres entre los meses 4 y 7. Los sitios también se diferenciaron (test LMM: $F=6,879$; $p=0,013$; $N=194$). Si bien en ambos sitios de estudio se encontró una tendencia similar donde los infantes fueron responsables en establecer más contactos de los que rompieron con sus madres, en IB la diferencia fue mayor es decir que los infantes permanecieron más junto a sus madres. En cambio en SC, los infantes rompieron más contacto con sus madres.

Debido a que las madres iniciaron contactos con sus hijos en bajas frecuencias en ambos sitios de estudio, el análisis de LMM no encontró diferencias en la interacción de los factores edad y sitio (test LMM: $F=1,567$; $p=0,161$; $N=194$) y tampoco cuando se compararon los sitios (test LMM: $F=2,257$; $p=0,143$; $N=194$). Sólo se encontraron diferencias con respecto a la edad (test LMM: $F=2,532$; $p=0,022$; $N=194$). En las figuras 5.3.b y d se puede observar que las madres de IB iniciaron más contactos en los meses 2 y 3; en cambio, en SC, las madres iniciaron más contactos en los meses 4 a 6. Por último, con respecto a la función de las madres en RC con sus hijos, se obtuvieron diferencias con respecto a la interacción de ambos factores, edad y sitio (test LMM: $F=2,839$; $p=0,016$; $N=194$) y por lo tanto, con respecto a edad (test LMM: $F=27,961$; $p<0,001$; $N=194$) y sitio (test LMM:

$F=15,429$; $p=<0,001$; $N=194$). Esto se debe a que las madres en IB rompieron más contactos con sus hijos, principalmente entre los 4 y 11 meses de edad, diferencia que es más notable en los meses 5 y 6.

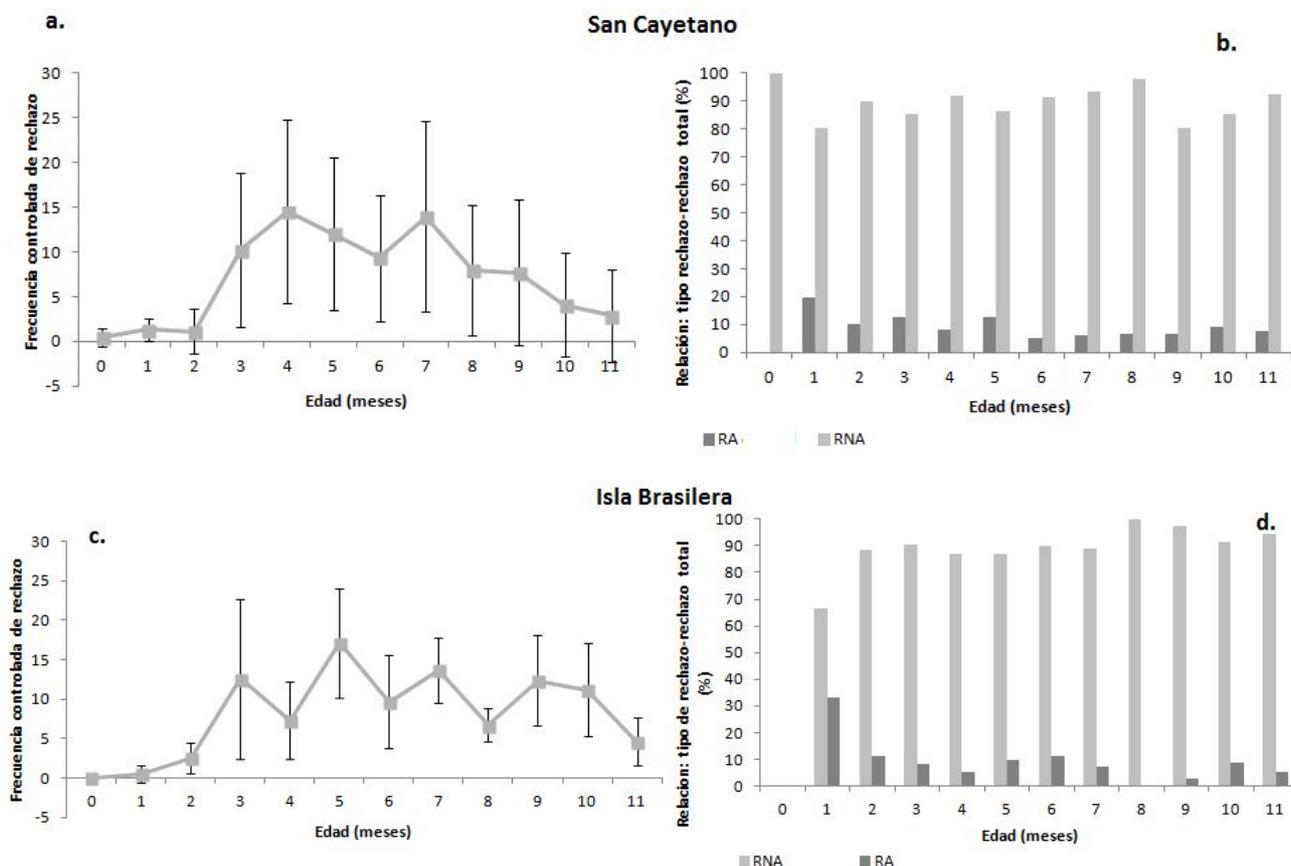
5.3.3- Rechazo maternal.

En el capítulo 4 se mostró que el tiempo invertido en rechazo maternal fue la principal interacción agonística entre madres e infantes en ambos sitios de estudio. Representó aproximadamente el 91% de todas las interacciones agonísticas registradas (rechazos, peleas, suplantaciones y otras interacciones).

San Cayetano

El rechazo maternal de amamantamiento, traslado y cuidado/confort ocurrió a lo largo de todo el periodo infantil, entre el primer mes de vida y los 11 meses (Figura 5.5.a). Las mayores frecuencias ocurrieron entre los meses 3 y 9, con los mayores valores en el mes 4 ($14,49 \pm 10,26\%$; $n=11$) y en el mes 7 ($13,98 \pm 10,6\%$; $n=15$). La frecuencia de rechazo maternal no presentó una relación con la edad de los infantes ($r_s=0,052$; $p=0,52$; $n=154$). En la figura 5.5.a se observa que en cada mes de vida del infante, sobre todo entre los meses 3 y 11, existe una variación considerable entre los individuos (demarcada por los valores medios y las barras de desviación estándar).

Figura 5.5. Frecuencia media (\pm DS) de rechazo maternal (a y c). Porcentaje de rechazos agresivos y no agresivos a lo largo del periodo infantil para los infantes de San Cayetano e Isla Brasilera (b y d). RA= rechazo agresivo. RNA= rechazo no agresivo.

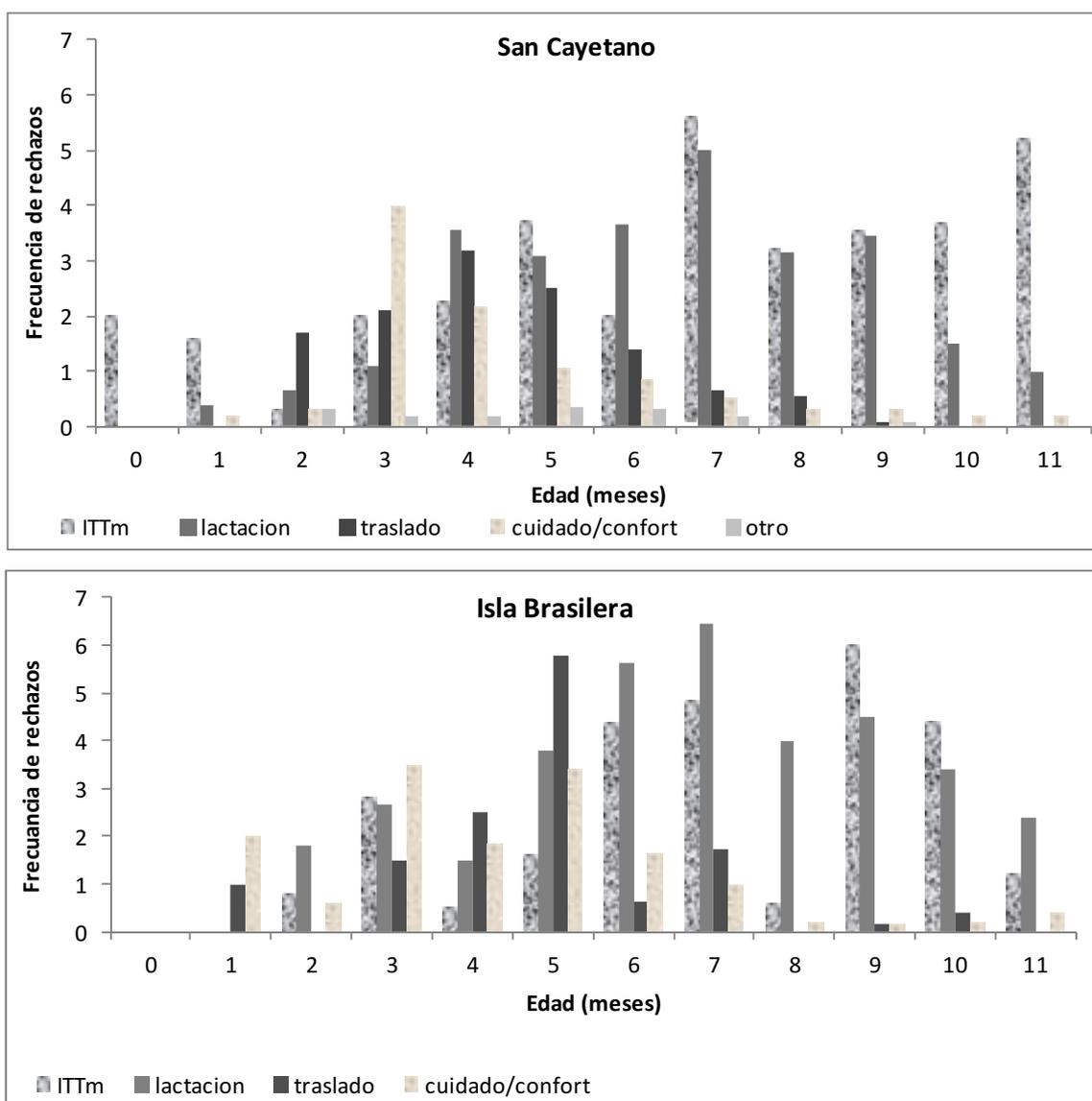


En la figura 5.6 se observa que las principales causas de rechazo en el mes 4 fueron la finalización de la lactación y el traslado debido a que las madres comienzan a dejar atrás a sus infantes cuando se mueven. En el mes 7, las principales causas fueron el rechazo de los intentos de amamantamiento y la finalización de la lactación.

Un análisis cualitativo de los resultados de rechazo maternal y la contribución de madres e infantes en establecer y romper contacto (Figuras 5.3 y 5.5) indican que el incremento progresivo entre los meses 3 y 7 en que las madres rechazaron y rompieron contacto con sus infantes coincidió con un incremento por parte de los infantes en iniciar y mantener contacto con ellas. Cabe destacar que a lo largo de todo el periodo infantil, las madres rechazaron a los infantes principalmente de manera no agresiva; el rechazo no agresivo representó el 89,58% del total de rechazos y el rechazo agresivo el 8,65%; los restantes 1,77% corresponden a rechazos sin determinar (Figura 5.5.b). El rechazo agresivo comenzó temprano, en el mes 1 en 2 de los 9 infantes presentes; en un caso (Lucio-Ana; Grupo Alicia),

el infante se acercó a la madre que estaba descansando para olerle la cara y la madre lo mordió; en el otro caso (Palermo-Rita; Grupo Media Luna) la madre mordió al infante luego de que este se acercara mientras estaba comiendo. No todas las madres rechazaron de manera agresiva a sus infantes, ya que para 2 infantes (Fany-Grupo Alicia: estudiada en el periodo 1-11 meses y Liza-Grupo Sena: estudiada entre los meses 0 y 2) no se registraron eventos de este tipo y para otro infante (Julia-Grupo Alicia: estudiada entre los 0 y 11 meses) se registró un solo caso en el mes 7.

Figura 5.6. Frecuencia media de rechazos a lo largo del periodo infantil según el contexto en el que ocurrieron (intento de amamantamiento, fin de lactación, traslado, cuidado/confort, otro), para los infantes de San Cayetano e Isla Brasilera.

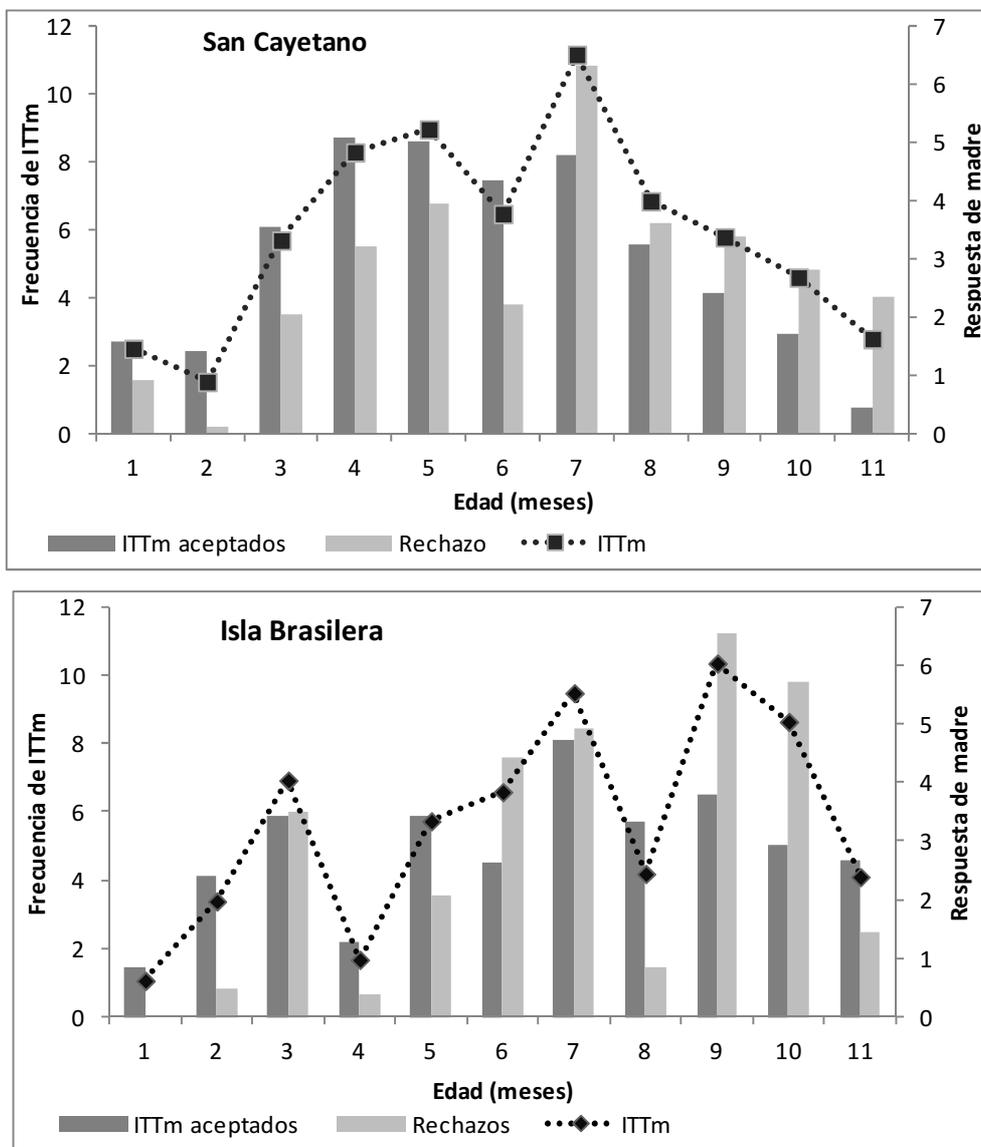


El rechazo maternal de intento de amamantamiento comenzó en el mes de nacimiento; 2 de los 11 infantes presentes en el mes 0 fueron rechazados por sus madres cuando intentaron lactar, pero de todas maneras el rechazo fue no agresivo. Este rechazo se incrementó en el mes 7. En la figura 5.7 que es una modificación de la figura 4.7 del capítulo 4 se observa, mes a mes, la respuesta de la madre con respecto a los intentos de amamantamiento. Se observa que hasta el mes 6, el principal número de intentos fue aceptado y luego a partir del mes 7, la respuesta principal de la madre fue rechazar los intentos de amamantamiento, respuesta que es más evidente en el mes 11 cuando el 84,5% de los intentos fue rechazado. Como se vio en el capítulo 4, los infantes solicitaron amamantarse principalmente mientras sus madres estaban descansando (96,51% de los 774 ITTm registrados), sólo el 2,2% de los intentos ocurrieron mientras las madres estaban comiendo y el 1,29% restante ocurrieron mientras las madres se encontraban en sesiones de acicalamiento, amamantamiento o defecando.

Por otro lado, las madres comenzaron a rechazar los intentos de traslado de sus infantes o a llevarlos por cortas distancias y luego bajarlos a partir del mes 2; en esta edad un solo infante de los 9 presentes (Paco-Grupo Huerta) fue rechazado por su madre en 5 ocasiones y el rechazo consistió en bajarlo luego de haberlo transportado por algunos segundos. Sin embargo, para la mayoría de los infantes el rechazo de traslado comenzó en el mes 3 y fue mayor en el mes 4 (Figura 5.6). Como se vio en el capítulo 4, las madres trasladaron a los infantes hasta el mes 10 en SC pero ocurrieron en situaciones especiales como son los encuentros entre grupos. Sin estas situaciones, el transporte maternal disminuyó casi completamente en el mes 8. Si bien los infantes emitían vocalizaciones de *distress* cuando sus madres se alejaban sobre todo para comer entre los meses 6 y 7, las madres no buscaban a sus infantes. En la figura 5.6 se observan frecuencias bajas de rechazo entre los meses 7 y 9, por lo tanto hubo una marcada disminución de solicitudes de traslado por parte de los infantes que se movían de manera independiente para seguir los desplazamientos del grupo. En los meses 10 y 11, no se registraron rechazos de traslado lo que se correspondió con los traslados posiblemente iniciados por las madres en situaciones difíciles.

Los rechazos de cuidado/confort comenzaron en el mes 1 y se prolongaron hasta el mes 11. En el mes 1, un solo infante de los 9 presentes (Lucio-Grupo Alicia) fue rechazado por su madre de manera agresiva cuando el infante se acercó a ella que dormía y le olió la cara. Sin embargo, el rechazo de cuidado/confort fue más notorio en el mes 3 ($4 \pm 4,69$ rechazos por día; Figura 5.6) y los contextos en que las madres rechazaron a sus infantes fueron descanso, alimentación y durante los encuentros entre grupos en que las madres se encontraban aullando.

Figura 5.7. Frecuencia de intentos de amamantamiento (ITTm) y la respuesta de la madre, es decir frecuencia de intentos aceptados (ITTm aceptados) y frecuencia de rechazos para los infantes de San Cayetano e Isla Brasilera. Los puntos representan los valores medios de todos los infantes presentes por edad.



Isla Brasilera

El rechazo maternal de amamantamiento, traslado y cuidado/confort ocurrió entre los meses 1 y 11 aunque fluctuó a lo largo de los meses (Figura 5.5.c). Las mayores frecuencias ocurrieron entre los meses 3 y 10, con un pico en el mes 5 ($17,17 \pm 6,91\%$; $n=5$). Aunque leve, la frecuencia de rechazo mostró una relación lineal positiva con la edad de los infantes ($r_s=0,448$; $p=<0,001$; $n=70$). En la figura 5.5.a se observa que existe una variación considerable en los rechazos recibidos por cada individuo entre los meses 3 y 10, como en San Cayetano. En la figura 5.6 se observa que las principales causas

de rechazo en el mes 5 fueron la finalización del traslado, la lactación y cuidado/confort, es decir que en el mes 5 las madres intentaron independizar a sus infantes. Como se vio en el apartado 5.3.2 (establecer y romper contacto), en el mes 5 los infantes hicieron más contacto con sus madres, es decir que gran parte de estos intentos de obtener cuidado de las madres (cuidado/confort, amamantamiento y traslado) fue rechazado por ellas.

El rechazo maternal a lo largo de todo el periodo infantil fue principalmente no agresivo (90,95%), el rechazo agresivo representó el 7,34% y el rechazo sin determinar, 1,71% (Figura 5.5.d). El rechazo agresivo comenzó en el mes 1, a esta edad un solo infante de los 6 presentes (cría Ester-Grupo Casa Quebracho) fue rechazado mediante mordidas por su madre cuando intento subirse en la espalda de ella que descansaba. No todas las madres rechazaron de manera agresiva a sus infantes, en 4 de los 16 infantes estudiados no se registraron eventos de este tipo, de todas maneras los 4 infantes fueron estudiados por cortos periodos de tiempo (cría Greta-Grupo Marley= mes 0; Tania-Grupo Marley= meses 1-3; Uma-Grupo Xeneizes= meses 1-4; Lara-Grupo Marley= meses 8-11), 2 de estos infantes (cría Greta y Lara) eran hijos de la misma hembra adulta (Greta).

El rechazo maternal de intento de amamantamiento comenzó en el mes 2; 3 de los 5 infantes presentes en el mes 2 fueron rechazados por sus madres (de manera agresiva y no agresiva) cuando intentaron lactar. El rechazo fluctuó a lo largo de los meses y fue mayor en el mes 9 (Figura 5.6). En la figura 5.7, que es una modificación de la figura 4.7 del capítulo 4, se observa, mes a mes, la respuesta de la madre con respecto a los intentos de amamantamiento. Se observa que en los meses 1 y 2 todos los intentos o la mayoría de ellos fueron aceptados. A partir del mes 3, la relación entre intentos aceptados y rechazados varía mes a mes; por ejemplo, en el mes 10 el 66% de los intentos ($8,63 \pm 5,21$ ITT por día) fue rechazado y en el mes 11, si bien se registraron $4 \pm 2,25$ ITTm por día, el 35,12% fue rechazado. De todas maneras, es posible observar un patrón, los meses en que se registró mayor número de intentos de amamantamiento (meses 3, 6, 7, 9 y 10), también se registró mayor número de rechazos maternales. Como se vio en el capítulo 4, los infantes solicitaron amamantarse principalmente mientras sus madres estaban descansando (92,6% de los 338 ITTm registrados) y solo el 0,59% de los intentos ocurrieron mientras las madres estaban comiendo, mientras que el 6,81% restante de los intentos ocurrieron mientras las madres se encontraban en sesiones de acicalamiento, amamantamiento o defecando.

Los rechazos de traslado comenzaron en el mes 1, aunque a esta edad un solo infante de los 6 presentes (cría Ester-Grupo Casa Quebracho) fue rechazado por su madre de manera no agresiva luego de que la madre la trasladara por corta distancia. Para el resto de los infantes, el rechazo de traslado

comenzó en el mes 3, cuando 3 de los 6 infantes presentes fueron rechazados por sus madres, es decir que estas rechazaron los intentos de traslado de los infantes o lo hicieron por cortas distancias y luego los bajaron para que los infantes se muevan de manera independiente. En la figura 5.6 se observa que los rechazos de traslado se incrementaron desde el mes 1 hasta el 5 y luego disminuyeron hasta finalizar en el mes 10. Como se mostró en la figura 4.10 del capítulo 4, en el mes 5 (4,15%) se registró una disminución notable de traslado maternal con respecto al mes 4 (12,28%), es decir que los infantes intentaron ser trasladados por sus madres pero ellas rechazaron gran parte de los intentos o lo hicieron por cortas distancias. A partir del mes 5, los traslados maternos disminuyeron con la edad, si bien 2 infantes fueron transportados por sus madres en el mes 11 de vida pero en contextos particulares.

Los rechazos de cuidado/confort comenzaron en el mes 1 y se prolongaron hasta el mes 11. En el mes 1, un solo infante de los 6 presentes (cría Ester-Grupo Casa Quebracho) fue rechazado por su madre en 2 oportunidades de manera agresiva y no agresiva, cuando el infante se acercó a ella que descansaba. El rechazo de cuidado/confort fue más notorio en los meses 3 y 5, donde se registraron $3 \pm 2,65$ rechazos por día (rango=0-10 rechazos) (Figura 5.6). En estas edades, las madres rechazaron a sus infantes principalmente mientras descansaban o se alimentaban pero también mientras defecaban o durante los encuentros entre grupos en que las madres se encontraban aullando.

Comparación entre sitios

No se encontró un efecto de la interacción de los factores edad y sitio en el rechazo maternal (test LMM: $F=1,325$; $p=0,258$; $N=224$). El rechazo maternal tampoco difirió entre los sitios (test LMM: $F=1,035$; $p=0,311$; $N=224$), esto se debe a que en SC e IB se observó una tendencia similar, el rechazo fue mayor entre los meses 3 y 9. Sí se encontraron diferencias con respecto al factor edad (test LMM: $F=17,950$; $p<0,001$; $N=224$), que se debe a las fluctuaciones de rechazo maternal encontradas en IB principalmente entre los meses 3 y 9, en cambio, en SC el rechazo maternal se concentró entre los meses 3 y 7 y luego disminuyó (Figura 5.5.a).

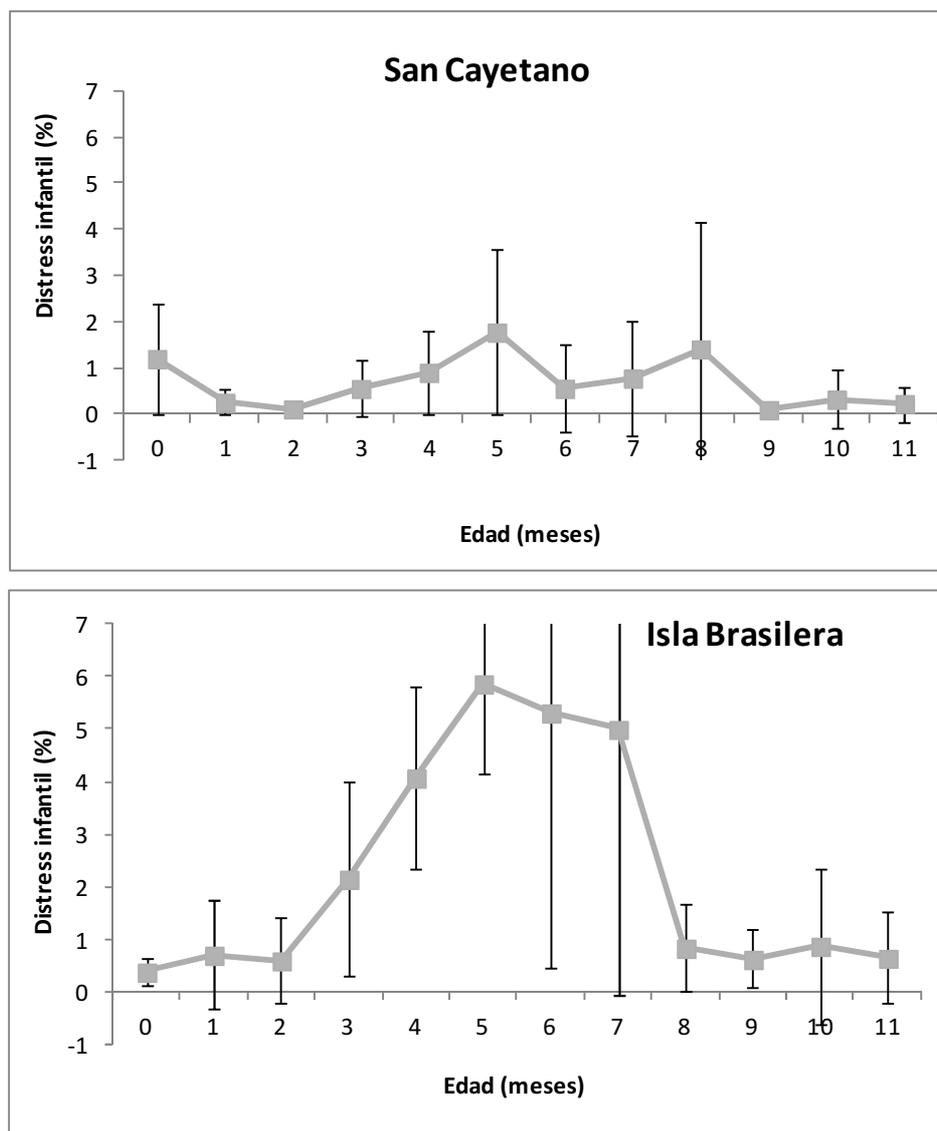
5.3.4- Distress infantil.

San Cayetano

Se registraron manifestaciones de *distress* infantil desde el mes de nacimiento y hasta el mes 11 (Figura 5.8). Los infantes difirieron en el tiempo invertido en *distress* por mes de vida (test LMM: $F=4,691$, $p=0,001$, $N=154$). Se desconoce el motivo en el mes de nacimiento, debido a que los infantes lloraban mientras estaban sobre sus madres y gran parte de estas manifestaciones no fueron una

respuesta al rechazo maternal (solo se registraron 4 rechazos en 2 infantes). Luego, los niveles disminuyeron entre los meses 1 y 2 y nuevamente se incrementaron entre los meses 3 y 8; los mayores valores se registraron en los meses 5 y 8 ($1,77 \pm 1,78\%$, $n=14$ y $1,40 \pm 2,75\%$, $n=15$, respectivamente).

Figura 5.8. Porcentaje de tiempo invertido en *distress* infantil (llantos y berrinches) de los infantes de San Cayetano e Isla Brasilera. Los puntos representan los valores medios (\pm DS) de todos los individuos presentes por edad.



En la figura 5.5a se observa que en los meses 5 y 8 no se registraron los mayores niveles de rechazo maternal y por lo tanto el motivo de estas altas manifestaciones de *distress* se debe principalmente a otras causas. De todas maneras, hay que destacar que el tiempo invertido en este

comportamiento varió ampliamente por infante por mes de vida, principalmente en los meses 5 y 8. En el mes 5, para la mayoría de los infantes el *distress* estuvo asociado a la necesidad de permanecer junto a la madre, es decir que cuando las madres se alejaban, los infantes las seguían; este patrón de permanecer junto o en cercanía a las madres fue más evidente para un infante (Lucio-Grupo Alicia) que invirtió 6,56% del tiempo vocalizando o haciendo berrinches. En el mes 8, el alto valor se debió principalmente a un infante (Paco-Grupo Huerta) que invirtió 11,3% del tiempo total de actividad en *distress* infantil debido a que su madre permaneció por cortos periodos junto a él durante todo el día de observación (37,72% del tiempo). Sin este valor, el tiempo invertido en *distress* infantil para el resto de los infantes en el mes 8 fue de 0,65%. Por último, entre los meses 3 y 4 el *distress* se debió principalmente a que en estas edades las madres comenzaron a dejar atrás a sus infantes, sobre todo mientras estaban comiendo.

Isla Brasilera

Se registraron manifestaciones de *distress* infantil durante todo el periodo infantil y la edad de los infantes afectó el tiempo invertido en este comportamiento (test LMM: $F=8,460$; $p<0,001$; $N=70$). A diferencia de San Cayetano, se obtuvieron mayores valores entre los meses 3 y 7 (Figura 5.8). Como ocurrió en SC, se desconoce el motivo del *distress* en el mes de nacimiento debido a que los infantes lloraban mientras estaban sobre sus madres y estas manifestaciones no fueron una respuesta al rechazo maternal, porque esta interacción no se registró en el mes 0. Los mayores valores de *distress* se registraron entre los meses 4 y 7; en el mes 5 los infantes invirtieron $5,87 \pm 1,73\%$ ($n=5$) del tiempo total de actividad llorando o haciendo berrinches. En este mes, las manifestaciones se debieron principalmente a que los infantes debieron trasladarse de manera independiente para seguir los desplazamientos del grupo en lugar de ser transportados por sus madres. De todas maneras, en los meses 4, 6 y 7, también el *distress* se debió principalmente a la misma causa; los infantes lloraban o tenían berrinches mientras seguían a sus madres durante las progresiones del grupo.

Comparación entre sitios

Se encontraron diferencias significativas en el tiempo invertido en *distress* infantil con respecto a la interacción de los factores edad y sitio (test LMM: $F=4,286$; $p<0,001$; $N=224$). Y por lo tanto, con respecto a la edad de los infantes (test LMM: $F=9,777$; $p<0,001$; $N=224$) y al sitio (test LMM: $F=43,624$; $p<0,001$; $N=224$). Como se vio anteriormente, en Isla Brasilera se registraron mayores

manifestaciones de *distress* con respecto a San Cayetano y además en IB los mayores registros ocurrieron entre los meses 3 y 7 y en SC en los meses 5 y 8.

5.4- Discusión.

Tiempo en contacto

Para los monos aulladores negros y dorados de San Cayetano e Isla Brasilera, el tiempo en contacto madre-infante sigue el mismo patrón reportado para otros primates, a medida que se incrementa la edad del infante, el tiempo en contacto con la madre disminuye (ej. *Alouatta palliata*: Clarke 1990; *Brachyteles arachnoides*: Odalia-Rmoli y Otta 1997; *Cercopithecus aethiops*: Hauser y Fairbank 1988; *Papio cynocephalus*: Altmann 1980; *Rhinopithecus bieti*: Li et al. 2013; *Trachypithecus leucocephalus*: Zhao et al. 2008; *Lemur catta*: Gould 1990; *Eulemur flavifrons*: Volampeno et al. 2011; *Gorilla gorilla gorilla*: Nowell y Fletcher 2007). En el mes de nacimiento, los infantes permanecieron alrededor del 100% del tiempo junto a sus madres, no solamente para cubrir sus necesidades nutricionales sino también porque las madres les brindan confort, traslado, protección de conspecíficos intra o extragrupo y predadores y además protección de altas y bajas temperatura extremas -en el presente estudio se registraron temperaturas entre -0,2°C y 40,6°C- (Altmann 1980; Clutton-Brock 1991; Strier 2000; Silk 2005). A medida que los infantes crecieron, el tiempo en contacto disminuyó, en los primeros meses como una iniciativa de los infantes que al tener más habilidades motrices se alejaron de sus madres para explorar el ambiente y luego como una respuesta de la madre para promover la independencia de los mismos. A los 6 meses, en la mitad del periodo infantil, los infantes permanecieron entre casi un 33% del día junto a sus madres y al final del periodo, en el mes 11, el tiempo en contacto disminuyó a 16%. Estos valores de tiempo en contacto entre madres e infantes son menores a los registrados para otra especie de la Familia Atelidae, *Brachyteles arachnoides* en la Estación Biológica de Caratinga (19°50'S, 41°50'O), Brasil que invierten 100% del tiempo en contacto durante los 3 primeros meses de vida, 60% en el mes 6 y 53% en el final del periodo infantil (Odalia-Rimoli y Otta 1997). Sin embargo, los valores encontrados son muy similares a los registrados para una especie de colobino arborícola, *Rhinopithecus bieti*, que habita en los bosques de Xiangguqing, China (99°20'E, 27°30'N), quienes invierten 93,4% de tiempo contacto en el mes de nacimiento, 45% en el mes 6 y 25% en el mes 11 (Li et al. 2013). Por otro lado, en los 2 primeros meses de vida en las poblaciones de *A. caraya* bajo estudio, la actividad de la madre no afectó el tiempo en contacto, los infantes permanecieron junto a ellas independientemente de si estaban descansando, alimentándose o moviéndose. En los meses 2 y 3 en que los infantes invierten gran parte del tiempo a la exploración,

permanecieron junto a sus madres sobre todo durante el movimiento debido a que a través de sus madres, principalmente, pueden seguir los desplazamientos del grupo. A partir del mes 3 en cambio, los infantes debieron ajustar su comportamiento al de sus madres para permanecer junto a ellas; en general el tiempo en contacto disminuyó y fue menor durante la alimentación, luego el movimiento y por último el descanso; similares resultados se obtuvieron para *Papio cynocephalus*, una especie principalmente terrestre (Altmann 1980). El corto periodo de permanecer en contacto (meses 0 y 2) y el cambio notorio en contacto entre los meses 2 y 4 o 5, estarían reflejando que los infantes de *Alouatta caraya* adquieren temprano en su desarrollo, las habilidades comportamentales y sociales que les permiten hacer frente a las demandas del ambiente.

Establecer y romper contacto

En ambos sitios de estudio, los infantes iniciaron más contacto del que rompieron con sus madres a lo largo de todo el periodo infantil, con excepción del mes 2. Sin embargo, la diferencia entre establecer y romper contacto fue mayor en Isla Brasilera con respecto a San Cayetano (1,64 vs. 1,08 contactos), lo que indica que en IB los infantes tuvieron más necesidad de permanecer junto a sus madres. Además, en ambos sitios, a partir del mes 3 los intentos de permanecer junto a las madres se incrementaron hasta el mes 5 y 7 y luego comenzaron a disminuir hasta el final del periodo infantil. Analizando los datos de tiempo en contacto y de establecer y romper contacto, surge un patrón similar para los 2 sitios de estudio. Entre los meses 5 y 7 hubo un cambio notable en la relación espacial madre-infante debido a que el tiempo en contacto disminuyó o se mantuvo relativamente constante y, a partir de estas edades, los infantes comenzaron a iniciar menos contacto con sus madres, lo que se vio reflejado también en la disminución de romper contacto por parte de ellas. Resultados similares se encontraron para poblaciones silvestres de especies arborícolas o semi-arborícolas de *Cercopithecus*, *C. aethiops* (en un pantano y en un bosque más seco) y *C. mitis* (en una selva lluviosa) en Kenia, África. Los infantes fueron estudiados durante los primeros 5 meses de vida y los autores encontraron que los infantes fueron los principales responsables en iniciar y permanecer en contacto con sus madres a lo largo de todo el periodo infantil con excepción del mes 2 para *C. aethiops* del bosque seco (Hauser y Fairbank 1997; Forster y Cords 2003). Si bien estos estudios solo incluyen la primera parte del periodo infantil, en ese periodo se observó el mismo patrón encontrado para los aulladores. Con respecto a otras especies de *Alouatta*, el estudio de Clarke (1990) analizó las relaciones espaciales de madres e infantes de *A. palliata* en Costa Rica para 11 díadas. Si bien el estudio comparó infantes machos y hembras, se observó un patrón muy similar al de *A. caraya* en el presente estudio, es decir los infantes iniciaron

más contacto del que rompieron con sus madres a lo largo de todo el periodo infantil y además los infantes hembras iniciaron más contacto en los primeros meses de vida y luego esta iniciativa disminuyó gradualmente. Por otro lado, en las poblaciones de estudio, a lo largo de todo el periodo infantil, a excepción del mes 2, las madres rompieron más contacto del que iniciaron con sus hijos, principalmente entre los meses 4 y 7, y esta respuesta fue más evidente en Isla Brasilera. Clarke (1990) encontró el mismo patrón de establecer-romper contacto por parte de las madres para los *A. palliata* de Costa Rica. Teniendo en cuenta los resultados de ambos sitios de estudio que coinciden con estudios de otras especies, es posible describir un mismo patrón con respecto a la dinámica en las relaciones espaciales entre infantes y madres en los primates en general. En el mes 2 de vida, los infantes fueron los responsables en iniciar la independencia espacial con respecto a sus madres, debido a que en esta edad, la adquisición de habilidades motrices les permitió alejarse para explorar el ambiente cercano. Por otra parte, a esta edad todavía las madres los recuperan para trasladarse a otro lugar, esto se vio reflejado en que a esta edad se registró que las madres iniciaron más contactos del que rompieron con sus hijos. Luego, a partir de los 3 o 4 meses de vida, la dinámica de las relaciones espaciales se invirtió, es decir que las madres promovieron la independencia de los infantes, los cuales debieron iniciar el contacto y permanecer junto a sus madres, ya sea para lactar, ser transportados o descansar junto a ellas.

Rechazo maternal

En ambos sitios de estudio, el rechazo maternal comenzó temprano, en el mes de nacimiento en San Cayetano y en el mes 1 en Isla Brasilera y se prolongó hasta el final del periodo infantil. Para otras especies de primates en condiciones silvestres también se ha encontrado que el rechazo maternal comienza a poco tiempo de nacer, en las primeras semanas de vida del infante aunque en baja frecuencia, menor a 0,2 rechazos por individuo hora de observación (*Papio cynocephalus*: Altmann 1980; *Cercopithecus mitis*: Forster y Cords 2003; *Trachypithecus leucocephalus*: Zhao et al. 2008). De todas maneras, para los aulladores de este estudio, los rechazos fueron mayores entre los meses 4 y 7 y solo en IB se encontró una relación lineal positiva entre rechazo maternal y la edad de los infantes. Más aún, los sitios difirieron en las edades en que se manifestaron las mayores frecuencias de rechazo. Estos resultados sugieren, como ha sido observado en otras especies de primates, que la respuesta maternal de romper contacto con los infantes e incrementar el rechazo maternal en un periodo de edad comprendida aproximadamente entre los 4 y 6 meses de edad, no tienen como función finalizar la inversión maternal sino por el contrario promover la independencia de los infantes (Altmann 1980;

Forster y Cords 2003; Zhao et al. 2008). Esto queda en evidencia cuando se observa en ambos sitios de estudio, que la frecuencia de rechazo y de romper contacto por parte de las madres coincidió con un periodo en que los infantes iniciaron menos contacto con ellas. En este sentido, en los meses en que se incrementó la frecuencia de rechazos, por ejemplo en el mes 4 para SC, se registraron en promedio 14 rechazos al día con un máximo de 36 (aprox. 1,4 y 3,6 rechazos/individuo/hora respectivamente) y en IB en el mes 5, se registraron en promedio 17 rechazos al día con un máximo de 25 (aprox. 1,7 y 2,5 rechazos/individuo/hora). Para todo el periodo infantil, la tasa de rechazo maternal fue en promedio de 7,44 rechazos por día en SC y 8,35 rechazos por día en IB (menos de 1 rechazo/individuo/hora en ambos sitios). Estos valores son similares a los reportados para otros primates también estudiados en condiciones silvestres. Por ejemplo, para *A. palliata* en Costa Rica, la tasa promedio de rechazo a lo largo de todo el periodo infantil fue de 0,6 rechazos/hora y esta tasa varió entre 1,5 rechazos/individuo/hora en el periodo 3-5 meses de edad a 0,41 rechazos/individuo/hora entre los meses 6 y 8 (Clarke 1990). Por su parte, Altmann (1980) encontró una tasa media de rechazo de 0,6 rechazos/individuo/hora para todo el periodo infantil en *Papio cynocephalus*. Para infantes de *Cercopithecus mitis* estudiados en el periodo 0-5 meses, se encontró una tasa media de 1 rechazo/hora y las madres nunca excedieron los 3 rechazos/individuo/hora (Forster y Cords 2003). En *Trachypithecus leucocephalus*, la tasa de rechazo fue de 0,06 rechazos/individuo/hora en el mes 1 a 0,7 rechazos/hora en los meses 2 a 5, luego comenzó a declinar (Zhao et al. 2008). Por otro lado, en el presente estudio, en ambos sitios, las madres rechazaron principalmente de manera no agresiva a sus infantes; si bien se registraron rechazos agresivos entre los meses 1 y 11, estos ocurrieron en muy baja intensidad (menos de 2/individuo/día). Resultados similares se encontraron para *Cercopithecus mitis* (Forster y Cords 2003). En ambas especies, las agresiones entre los individuos adultos intragrupalmente también son poco frecuentes (Forster y Cords 2003; Kowalewski 2007), por lo tanto el patrón de relaciones interindividuales que caracterizan a estas especies se manifiesta desde temprano en la relación madre-infante.

Los rechazos de amamantamiento ocurrieron a lo largo de todo el periodo infantil en SC y entre los meses 2 y 11 en IB. No se encontró el mismo patrón de rechazo en ambos sitios. En SC, los ITTm se incrementaron hasta el mes 6 y fueron principalmente aceptados por sus madres, en cambio a partir del mes 7, los intentos disminuyeron y fueron principalmente rechazados. En el mes 7 se registraron los mayores niveles de ITTm, y por lo tanto de rechazo maternal, y esto coincidió con una mayor frecuencia de iniciar contacto por parte de infantes y de romper contacto por parte de las madres. En IB, los intentos de amamantamiento fluctuaron entre los meses 3 y 9, sin embargo, cuando se

incrementaron también lo hicieron los rechazos. El rechazo de traslado ocurrió entre los meses 2 y 9 en SC y entre los meses 1 y 10 en IB; en ambos sitios, el rechazo se incrementó hasta los meses 4 o 5 y luego comenzó a disminuir. Para infantes grandes, los traslados ocurrieron principalmente en situaciones difíciles como los encuentros entre grupos. Por último, los rechazos de cuidado/confort ocurrieron a lo largo de casi todo el periodo infantil, entre los meses 1 y 11 en ambos sitios de estudio, pero principalmente en los meses 3 y 5 las madres no solo rechazaron los intentos de los infantes de permanecer junto a ellas cuando estaban comiendo, sino también mientras estaban descansando.

De todos los rechazos registrados, los de amamantamiento y los de cuidado/confort fueron los que más se prolongaron en el tiempo, aunque los de amamantamiento fueron los más intensos (hasta 7 por día o 0,7 rechazos/hora). Si bien a partir de los 8-10 meses los infantes invirtieron semejante cantidad de tiempo que sus madres a la alimentación independiente (aunque la tasa de ingesta no sea la misma; Capítulo 4), hasta el final del periodo infantil, los mismos intentaron seguir lactando. Más aún, la edad de destete en SC fue de 9 meses (rango=7-12 meses) y de 12 en IB (rango=11-13 meses). Y en un trabajo preliminar realizado en IB se registró que las madres aceptaron amamantar a sus hijos hasta los 15 meses de edad aunque los ITTm se prolongaron hasta los 23 meses (Pavé et al. 2010a). Por lo tanto, es posible que a una edad aproximada de 8-10 meses los infantes hayan alcanzado un peso umbral a partir del cual pueden sobrevivir por su cuenta, es decir sin la necesidad de contar con la leche materna (Lee 1996). En este sentido, 3 de los infantes que fueron destetados a más temprana edad en SC (entre 7 y 8 meses) sobrevivieron hasta el periodo juvenil. En este contexto, posiblemente para infantes grandes, la lactación cumpla una función de confort o de tranquilizar a los infantes más que nutricional, como ha sido propuesto para otros mamíferos incluyendo Primates humanos y no-humanos (Lee 1987b; Baldovino y Di Bitetti 2008; ver otros ejemplos en Cameron 1998). Por ejemplo, Baldovino y Di Bitetti (2008) propusieron que la principal función del alo-amamantamiento registrado en 22 infantes de *Cebus (Sapajus) nigritus* en el P.N. Iguazú en Misiones fue la de tranquilizar a los infantes debido a que los infantes fueron amamantados por otras hembras adultas durante todo el periodo infantil, aun aquellas que no estaban produciendo leche, y las sesiones de amamantamiento con otras hembras (25,6 seg.) fueron más cortas que las sesiones con las madres (47 seg.).

Por otro lado, cuando los rechazos de traslado fueron mayores, entre los meses 4 y 5, también se registró una disminución de traslado maternal, un aumento en traslado por parte de otros individuos y los infantes incrementaron el tiempo en movimiento independiente (Capítulo 4). Por lo tanto, el rechazo promovió los comportamientos independientes de los infantes (como alimentación y movimiento). Estos resultados concuerdan con la teoría de conflicto propuesta por Trivers (1974), los

infantes demandan mayor duración de cuidado parental durante la etapa de dependencia y un período más prolongado de inversión parental durante la finalización de la dependencia.

***Distress* infantil**

Las manifestaciones de *distress* infantil (llantos y berrinches) ocurrieron como respuesta al rechazo maternal pero no siempre estuvieron asociadas al mismo, como fue observado para infantes de *A. palliata*. Al respecto, Clarke (1990) encontró que el incremento en rechazo maternal provocaba un incremento en vocalizaciones de *distress*. En el presente estudio, por ejemplo en San Cayetano, los mayores valores de *distress* se registraron en los meses 0 y 5; sin embargo, el rechazo maternal fue mayor en los meses 4 y 7 y prácticamente las madres no rechazaron a sus infantes en el mes de nacimiento (0,43 rechazos/individuo/día o 0,043 rechazos/individuo/hora). A su vez, en el mes 5 se observó que los infantes lloraban principalmente por la necesidad de permanecer junto a la madre, aunque el rechazo de contacto fue mayor en el mes 3 (4 rechazos/individuo/día o 0,4 rechazos/individuo/hora) y bajo en el mes 5 (1 rechazo/individuo/día o 0,1 rechazo/individuo/hora). En Isla Brasilera, los mayores valores de *distress* ocurrieron entre los meses 4 a 7 y el rechazo maternal fue mayor en los meses 5 y 7 (17,17 rechazos/individuo/día y 13,66 rechazos/individuo/día, respectivamente) pero menor en los meses 4 y 6 (7,26 rechazos/individuo/día y 9,64 rechazos/individuo/día respectivamente). Más aún, en IB las manifestaciones de *distress* estuvieron más asociadas a que los infantes debieron trasladarse de manera independiente para seguir a sus madres; como se vio en el capítulo 4, hubo una disminución muy notable de tiempo en traslado del mes 4 (7,15%) al 5 (2,09%). Esto indicaría que los infantes lloraron también por otras causas. En el mes de nacimiento fue difícil reconocer el motivo, pero en los meses posteriores, principalmente entre los 3 y 7 meses de edad, el *distress* estuvo asociado a la independencia promovida por las madres. Es decir, los infantes lloraron o tuvieron berrinches cuando sus madres rechazaban los intentos de establecer contacto y traslado pero también cuando ellas se alejaban, ya sea para comer o seguir los desplazamientos del grupo y los infantes debían seguirlas por sus propios medios; en este rango de edad, generalmente lo hacían llorando o teniendo berrinches. Este comportamiento también fue observado en infantes de *A. palliata* de alrededor de 6 meses en Panamá (Baldwin y Baldwin 1973). A partir del mes 8, se registraron valores menores de *distress* y esto se debe a que los infantes comenzaron a interactuar más con otros individuos del grupo y a seguir prácticamente sin dificultad las progresiones del grupo.

Las madres no siempre reaccionaron a las manifestaciones de *distress* de los infantes, sin embargo la respuesta fue mayor en la primera mitad del periodo infantil. Por ejemplo, durante las progresiones del grupo, los infantes seguían a sus madres llorando para ser transportados hasta el mes 5 en SC y hasta el mes 7 en IB. No obstante, a partir de estas edades las madres solo respondieron en situaciones especiales, por ejemplo durante los encuentros entre grupos en los que todo el grupo se movía rápidamente (2 encuentros/día en IB y entre 0,2 y 1 en SC; Kowalewski 2007; Raño 2010), cuando el infante quedaba en un árbol sin poder cruzar al siguiente o cuando el infante quedaba atrás mientras todo el grupo se movía mientras que comía. En estas situaciones los infantes lloraban o tenían berrinches y las madres se acercaban para esperarlos o los recuperaban. En este sentido, Trivers (1974) predijo que las llamadas de *distress* no tienen costos para los infantes (en términos de reducir el *fitness*) y por lo tanto emiten más llamadas de lo necesario, en consecuencia las madres no siempre reaccionan a ellos. Por otro lado, Godfray (1991) asumió que las llamadas de *distress* son costosas para los infantes (en términos de gasto energético e incrementan la probabilidad de atraer a predadores) y por lo tanto representan señales honestas de necesidad. Los datos obtenidos en ambos sitios de estudio apoyan ambas propuestas. Por un lado, los infantes lloraron a lo largo de todo el periodo infantil y las madres no siempre respondieron a las solicitudes de cuidado de sus hijos, principalmente en la segunda mitad del periodo infantil, es evidente que los infantes emitieron llamadas que no representaban una necesidad o representaban un costo para la madre (atracción de conspecíficos y/o predadores). Por ejemplo, en gran parte de los desplazamientos de los infantes siguiendo las progresiones del grupo, los infantes lo hacían llorando mientras seguían la misma ruta del resto de los individuos. Esto apoya lo predicho por Trivers (1974). Sin embargo, en ciertos casos en que las madres respondían a las llamadas de *distress*, por ejemplo cuando retrocedían en las progresiones para buscar a sus hijos, es posible que reconocieran las llamadas como señales honestas de necesidad y por lo tanto reaccionaban, teniendo en cuenta el contexto en el que se daban. Esto apoyaría lo propuesto por Godfray (1991). De todas maneras, se desconoce el costo de las llamadas en término de gasto energético para los infantes, aunque es evidente que las manifestaciones de *distress* advierten de la presencia del grupo no solo a predadores sino también a grupos vecinos o individuos solitarios. Los resultados del presente estudio indicarían que las madres toman distintas decisiones con respecto a las manifestaciones de *distress* de los infantes que dependen de ciertos factores como la edad del infante, la tasa de llamadas emitidas, la situación real en la que se encuentra el infante y, aunque no se evaluó, de la probabilidad de ataques de predadores o de conespecíficos hacia los infantes.

Comparación entre sitios

Los resultados del presente capítulo, indican que los sitios de estudio variaron en la intensidad de conflicto madre-infante pero no con respecto a la duración del mismo. Se encontraron diferencias con respecto a la frecuencia de romper contacto por parte de infantes y de madres y con respecto al tiempo invertido en *distress* infantil. Con respecto a rechazo maternal, la diferencia entre los sitios de estudio depende de la edad de los infantes, a lo largo de todo el periodo infantil en IB, el rechazo fue mayor. Es decir, en Isla Brasilera los infantes rompieron menos contacto con sus madres, las madres rompieron más contacto con sus hijos, el rechazo maternal aunque no significativo fue mayor y el tiempo invertido en *distress* infantil también fue mayor con respecto a San Cayetano.

Teniendo en cuenta los factores posibles que pueden actuar ocasionando estas diferencias hay que considerar factores de historia de vida, comportamentales y ecológicos. Para evitar influencia de experiencia maternal y participación de otros individuos en el cuidado de los infantes, en ambos sitios de estudio, las madres fueron siempre multíparas y en algunos casos se estudiaron hasta 3 hijos consecutivos de la misma hembra adulta. Además, en ambos sitios de estudio, existió cuidado alo-maternal (de traslado, amamantamiento y cuidado/confort). En ambos sitios, se siguieron infantes machos y hembras y en general, en todas las edades analizadas hubo representantes de ambos sexos, sin embargo, en Isla Brasilera entre los meses 5 a 7 se estudiaron solo infantes machos. Esta situación no se pudo revertir debido a una inundación intensa que ocurrió en el periodo Noviembre 2009-Junio 2010 que imposibilitó acceder al sitio hasta Agosto de 2010. Por lo tanto, se debe considerar esta situación teniendo en cuenta que en los meses 5 y 7, no así en el mes 6, ocurrieron las mayores frecuencias de rechazo maternal en IB. En este sentido, Clarke (1990) sugirió que las madres de *A. palliata* rechazaron más a los infantes machos que a las hembras entre los 0 y 8 meses de edad; por ejemplo, en el período 0-2 meses el rechazo hacia las hembras fue de 0,17 rechazos/individuo/hora y hacia los machos de 0,21 rechazos/individuo/hora; en el período 3-5 meses el rechazo hacia las hembras fue de 0,97 rechazos/individuo/hora y hacia los machos de 2 rechazos/individuo/hora.

Algunos autores han sugerido que la variación en la duración del intervalo entre nacimientos dentro de una misma especie afecta la intensidad del conflicto, es decir que el conflicto es más intenso cuanto más corto es el intervalo entre nacimientos (IEN) (Hauser y Fairbank 1988; Lycett et al. 1998). Sin embargo, en los sitios de estudio se encontró una duración muy similar del intervalo entre nacimientos; $13,07 \pm 2,37$ meses en San Cayetano y $13,63 \pm 1,72$ meses en Isla Brasilera. Más aún, en ambos sitios se comparó si las hembras con IEN más corto (11 meses) rechazaron más a sus infantes que las hembras con IEN más largo (15 meses), sin embargo no se encontró este resultado. Por lo tanto,

esta variable de historia de vida no estaría afectando la intensidad del conflicto en las poblaciones de estudio. Con respecto a mortalidad infantil, se encontraron diferencias entre los sitios. En SC, sólo el 10,53% de los infantes murieron antes de los 12 meses con una tasa media mensual de $0,01 \pm 0,035$ y la única causa de muerte reconocida fue un encuentro entre grupos vecinos. En cambio, en IB el 57,14% de los infantes murieron antes de alcanzar el año de vida con una tasa media mensual de $0,08 \pm 0,14$ y gran parte de estos infantes murieron como consecuencias de ataques de machos adultos. Con esta situación se debería esperar que las madres en Isla Brasilera sean más protectoras que las madres en SC, sin embargo, las madres en IB rechazaron y rompieron más contacto con sus infantes. Por lo tanto, tampoco esta variable explica la diferencia en conflicto entre los sitios.

Con respecto a los factores ecológicos, en el capítulo 3 se comparó la disponibilidad de recursos vegetales (hojas, flores, frutos y otros recursos) entre los sitios de estudio y se encontró que existen diferencias con respecto a la abundancia y disponibilidad mensual de recursos alimentos para los monos entre San Cayetano e Isla Brasilera. Es decir, en Isla Brasilera hubo mayor y constante disponibilidad de recursos a lo largo del año. De todas maneras, esta diferencia en disponibilidad de recursos no produjo una diferencia en la duración del intervalo entre nacimientos. Sin embargo, se encontraron diferencias con respecto a la intensidad del conflicto madre-infante. En este sentido, Hauser y Fairbank (1988) encontraron diferencias en disponibilidad de recursos vegetales entre dos sitios (un bosque semi-seco y un pantano) habitados por *Cercopithecus aethiops* en Kenia, y vincularon estas diferencias a aquellas con respecto a intervalo entre nacimientos y conflicto madre-infante. En el pantano que tenía disponibilidad constante de alimento de alta calidad a través del año, las hembras tienen un IEN corto (1 año), dedican un tiempo breve al cuidado de sus infantes y de esta manera el conflicto fue más intenso que en el bosque semi-seco, donde la calidad del alimento fue baja y las hembras tuvieron un IEN más prolongado (2 años).

Por lo tanto es posible que la diferencia encontrada con respecto a la intensidad del conflicto madre-infante, mayor en Isla Brasilera pueda deberse a diferencias en disponibilidad de alimento y estos resultados serían consistentes, en parte, con la hipótesis 2 del presente trabajo de tesis. Con esta hipótesis se esperaba encontrar mayor frecuencia de rechazo maternal y *distress* infantil (llantos y berrinches) en Isla Brasilera, ambiente con disponibilidad constante de alimento de alta calidad a través del año. De todas maneras, estas condiciones ecológicas no acortaron la duración del IEN y el tiempo de inversión parental como también se esperaba, aunque afectaron la intensidad del conflicto. Es importante aclarar que existen cuestiones sociales y demográficas que pueden tener un papel importante en las diferencias halladas. En Isla Brasilera, con respecto a San Cayetano, existe mayor

densidad ecológica (3,25 vs. 1,04 individuos/hectárea), mayor superposición de aéreas de acción entre grupos vecinos y mayor tasa de encuentros entre grupos (2 vs. 0,02-1 encuentros/día) (Kowalewski 2007; Zunino et al 2007; Raño 2010), lo que provoca no sólo que los infantes deban moverse más para seguir las progresiones del grupo, sino que las madres estén menos dispuestas para los infantes debido a que participan en los encuentros entre grupos.

Las manifestaciones del conflicto madre-infante (rechazo maternal, *distress* infantil) no comenzaron antes en Isla Brasilera con respecto a San Cayetano, como fue propuesto en la hipótesis 3. Por el contrario, en IB el rechazo maternal comenzó en el mes 1 y se prolongó hasta el mes 11 y en SC el rechazo maternal comenzó en el mes de nacimiento y también se prolongó hasta el mes 11. Teniendo en cuenta todos estos resultados, se sugiere un efecto multicausal en la diferencia encontrada entre los sitios sólo con respecto a la intensidad del conflicto entre los sitios, abarcando condiciones ecológicas y sociales de los sitios de estudio, diferencias en inversión maternal según el sexo de los infantes, condición de la madre y edad maternal y otras que no están siendo consideradas en el presente estudio.

5.5- Conclusiones.

En este capítulo se analizó el conflicto madre-infante de *Alouatta caraya* en San Cayetano e Isla Brasileira y las principales conclusiones son las siguientes:

- ✓ En ambos sitios los infantes fueron los principales responsables en iniciar el contacto con sus madres, a excepción del mes 2, y por otro lado, las madres fueron las principales responsables en romper el contacto con sus infantes.
- ✓ En ambos sitios de estudio las manifestaciones de conflicto (rechazo maternal y *distress* infantil) comenzaron en el mes de nacimiento y se prolongaron hasta el final del periodo infantil.
- ✓ En ambos sitios, las manifestaciones de conflicto fueron más intensas entre los 3 y 7 meses de edad y en este período las madres fueron las principales responsables en promover la independencia de los infantes.
- ✓ Los sitios se diferenciaron en la intensidad del conflicto, siendo mayor en Isla Brasileira, ambiente continuo, con mayor disponibilidad de recursos alimenticios a lo largo del año, mayor densidad ecológica y con mayor tasa de encuentros intergrupales (de características afiliativas, agresivas y neutrales) con respecto a San Cayetano.

CAPITULO 6

Conclusiones generales

6.1- Introducción.

Los Primates tienen un desarrollo lento y una infancia prolongada y durante este periodo que se extiende desde el nacimiento hasta el final del proceso de destete, los individuos desarrollan habilidades motoras, manipulativas y sociales que les permitirán sobrevivir y desarrollarse de una manera exitosa en su vida de adultos (Altmann 1980; Janson y van Schaik 1993; Ross 1998; Strier 2000). A medida que el infante crece, se independiza gradualmente de su madre en cuanto a la alimentación y motricidad y en esa transición comienzan a manifestarse conflictos comportamentales entre ambos (Strier 2000). Para explicar este conflicto, Trivers (1974) desarrolló un marco teórico que sostiene que los infantes están seleccionados genéticamente para demandar mayor inversión de la que los padres están seleccionados para dar. Esto ocurre porque los padres están seleccionados para balancear en forma similar la inversión entre cada uno de sus hijos a los que están relacionados por igual, en cambio, los hijos que están relacionados en parte a sus hermanos, están seleccionados para demandar mayor inversión parental a expensas de sus hermanos. Según Trivers (1974), el conflicto comportamental ocurrirá en algún momento del desarrollo del infante, y en este sentido, los infantes demandarán más y mayor duración de cuidado parental durante la etapa de dependencia y un período más prolongado de inversión parental durante la finalización de la dependencia.

Luego de la formulación de la teoría de Trivers, surgieron varios modelos que intentaron explicar cómo el conflicto se resuelve en la naturaleza y cuestionaron la interpretación del conflicto comportamental entre padres e hijos como un conflicto de intereses genéticos (Parker y Macnair 1978; 1979; Altmann 1980; Bateson 1994; Godgray 1995a; Agrawal et al. 2001). Por ejemplo, Parker y Macnair (1978,1979) propusieron un modelo genético de resolución de conflicto en el cual padres e hijos llegan a una situación óptima en la asignación de los recursos, es decir, los padres responden a las solicitudes de los hijos y en consecuencia los hijos solicitan menos cuidado, por lo tanto ambos ganan. Altmann (1980) sugirió que el conflicto de intereses genéticos no conduce necesariamente a conflicto comportamental porque éste conlleva costos para madres e infantes. Para la madre, el costo principal es la reducción en la capacidad para reproducirse nuevamente y en el infante, el incremento del gasto energético debido a que debe trasladarse por sí mismo y pierde peso porque sus oportunidades de alimentarse disminuyen; a su vez, para ambos existe un costo relacionado a las manifestaciones de *distress* que atraen la atención de predadores. La autora propuso la hipótesis del *Timing*, o de la

reestructuración del tiempo de cuidado maternal, como un proceso por el cual las madres enseñan a sus hijos mediante el rechazo en los primeros meses de vida a solicitar cuidado maternal en momentos convenientes, por ejemplo durante el descanso. Bateson (1994) sugirió que el proceso de destete en mamíferos es más dinámico que conflictivo y que en algunas especies de mamíferos los infantes se destetan solos. El autor propuso que madres e infantes coincidirán en el momento óptimo del destete debido a que ambos monitorean la condición del otro y responden en consecuencia. Godfray (1995b) propuso el modelo de las señales honestas, que predice que los padres obtienen información segura de la condición de los hijos a través de las señales emitidas por éstos y en consecuencia los padres asignan la cantidad óptima de recursos a sus hijos.

De todas maneras, los modelos propuestos para explicar el conflicto madre-infante no son mutuamente excluyentes y los estudios empíricos que han surgido de ellas son escasos y en especial reducidos a pocas especies de primates. Dentro de los estudios realizados, se ha encontrado que diversas variables afectan el conflicto madre-infante, es decir variables intrínsecas (comportamentales y de historia de vida) y extrínsecas (condiciones ecológicas y ambientales). Estos estudios fueron realizados principalmente en simios y monos de África y Asia (por ejemplo: chimpancés: Horvat y Kraemer 1982; babuinos: Altmann 1980; Lycett et al. 1998; cercopitecos: Hauser y Fairbanks 1988; macacos: Hinde 1977; Gomendio 1991; Schino et al. 2001). En cambio, en monos del Neotrópico, existen escasos estudios al respecto (calitriquinos: Ingram 1977; Locke-Haydon y Chalmers 1983; aulladores: Pavé et al 2010a) (Ver Tabla 1.1 del capítulo 1).

6.2- Principales conclusiones.

En esta tesis se pusieron a prueba 3 hipótesis que examinan el efecto de la disponibilidad y calidad de los recursos vegetales, alimento de los monos aulladores, sobre características de historia de vida y comportamentales. El estudio se realizó en dos sitios cercanos del noreste argentino con diferencias con respecto a estructura y composición florística. En San Cayetano, Corrientes, el bosque es semidecídúo y se encuentra formando parches de vegetación. En Isla Brasilera, Chaco, la vegetación corresponde a una selva de inundación continua. Si bien los sitios no varían en temperatura, precipitación, fotoperíodo o latitud, en San Cayetano existe una estacionalidad climática marcada que provoca variabilidad temporal en la disponibilidad de alimento para los monos aulladores (Zunino 1989; 1996; Kowalewski y Zunino 2004). En Isla Brasilera, en cambio, al estar rodeada por el río Paraná, existe un microclima más uniforme en comparación a tierra firme (Neiff et al. 1985).

Coincidiendo con investigaciones previas (Kowalewski y Zunino 2004), el presente estudio también encontró que San Cayetano e Isla Brasilera se diferenciaron en la abundancia y disponibilidad mensual de recursos vegetales. En Isla Brasilera, hubo mayor y más constante disponibilidad de recursos a lo largo del año. Además, se encontraron diferencias entre los sitios con respecto al tiempo invertido en todas las actividades que conforman el patrón de actividad de los infantes, con excepción de las interacciones agonísticas que, de todas maneras, presentaron frecuencias más bajas (0,2% en IB y 0,16% en SC) que las afiliativas (3,2% en IB y 3,1% en SC). Las diferencias más notables fueron con respecto al tiempo invertido en movimiento independiente (16,4% en IB y 14,6% en SC), alimentación independiente (10,1% en IB y 13,5% en SC) y descanso (31% en IB y 35% en SC). En general, en SC los infantes invirtieron más tiempo en alimentación independiente, descanso y exploración que los infantes de IB. Y por el contrario, los infantes de IB invirtieron más tiempo en lactación, movimiento independiente, traslado e interacciones sociales afiliativas con las madres. Sin embargo, en ambos sitios se observó un patrón muy similar con respecto al tiempo invertido mes a mes a las distintas actividades del patrón de actividad (ver Figura 4.1 del capítulo 4).

Con respecto a las características de historia de vida, en el capítulo 3 se mostró que en ambos sitios de estudio los nacimientos se registraron a lo largo del año, aunque hubo mayor concentración en otoño-invierno (Abril-Julio). Por otro lado, el intervalo entre nacimiento fue muy similar en ambos sitios ($13,07 \pm 2,37$ meses en SC y $13,63 \pm 1,72$ meses en IB). Sí se encontraron diferencias con respecto a la tasa media mensual de mortalidad infantil ($0,01 \pm 0,035$ en SC y $0,08 \pm 0,14$ en IB), en San Cayetano el 10,53% de los infantes murieron antes de alcanzar el año de vida y en Isla Brasilera el 57,14%. Con respecto a este último punto, en un trabajo previo realizado en Isla Brasilera entre Octubre de 2006 y Julio de 2008 se encontró una tasa media mensual de mortalidad infantil menor al encontrado en esta tesis ($0,04 \pm 0,04$) y las muertes estuvieron asociadas principalmente a agresiones de machos adultos y a una inundación intensa ocurrida en 2007 (Pavé et al. 2012).

Si bien las diferencias encontradas en la disponibilidad y abundancia mensual de recursos alimenticios no provocaron una diferencia en la duración del intervalo entre nacimientos, como se esperaba, estas características ecológicas sí generaron una diferencia con respecto a gran parte de las variables utilizadas para medir la intensidad del conflicto madre infante (hacer y romper contacto, rechazo maternal y *distress* infantil). Aunque no se encontraron diferencias con respecto a la duración del conflicto y tiempo en contacto madre-infante. En ambos sitios, el conflicto se manifestó a lo largo de todo el periodo infantil, como fue observado en un estudio preliminar (Pavé et al. 2010a) y el tiempo en contacto varió de manera similar a lo largo de los meses en ambos sitios, patrón también encontrado

en otras especies de primates no humanos (*Alouatta palliata*: Clarke 1990; *Brachyteles arachnoides*: Odalia-Rmoli y Otta 1997; *Cercopithecus aethiops*: Hauser y Fairbank 1988; *Papio cynocephalus*: Altmann 1980; *Rhinopithecus bieti*: Li et al. 2013; *Trachypithecus leucocephalus*: Zhao et al. 2008; *Lemur catta*: Gould 1990; *Eulemur flavifrons*: Volampeno et al. 2011; *Gorilla gorilla gorilla*: Nowell y Fletcher 2007). Sin embargo, en Isla Brasilera los infantes rompieron menos contacto con sus madres, las madres rompieron más contacto con sus hijos, el rechazo maternal aunque no significativo fue mayor y el tiempo invertido en *distress* infantil también fue mayor con respecto a San Cayetano.

La dinámica del conflicto madre-infante observada a lo largo de todo el periodo infantil en ambos sitios de estudio muestra consistencia con gran parte del marco teórico existente para explicar este proceso comportamental (Tabla 6.1). Por un lado, el conflicto se observó a lo largo de todo el periodo infantil, desde el mes de nacimiento hasta los 11 meses de edad y en un estudio previo se registró hasta los 23 meses de edad (Pavé et al. 2010a), más aún, fue más intenso entre los 4 y 7 meses, periodo en que las madres promueven la independencia de sus hijos. En este sentido, Trivers (1974) propuso que los infantes demandan mayor duración de cuidado parental durante la etapa de dependencia y un período más prolongado de inversión parental durante la finalización de la dependencia. Por otro lado, se observó que los infantes intentaron lactar principalmente cuando sus madres estaban descansando y estos resultados se ajustan a la hipótesis del *Timing* o de la reestructuración del tiempo de Altmann (1980). Es decir, a medida que el infante crece, su presencia en el pecho de la madre comienza a intervenir en las actividades de ella (principalmente alimentación y desplazamiento), lo que genera conflictos entre ambos. Por lo tanto, desde temprano los infantes aprenden a obtener cuidado (leche o contacto) en momentos convenientes que no interfieran con la actividad de las madres. Además, en ambos sitios se observó que las madres reaccionaron a ciertas manifestaciones de *distress* de sus hijos, indicando que de alguna manera ellas pueden identificar señales honestas de necesidad a las cuales reaccionan como fue propuesto por Godfray (1991) y Bateson (1994). De todas maneras, como las madres no siempre respondieron a sus hijos, principalmente en la segunda mitad del periodo infantil, es evidente que los infantes emitieron llamadas que no representaban una necesidad, como fue argumentado por Trivers (1974).

Los resultados que aporta esta tesis, que comprendió un estudio a largo plazo del desarrollo comportamental y social de infantes de *Alouatta caraya* además de ser uno de los primeros estudios intensivos del conflicto madre-infante en un primate neotropical, permite ampliar el conocimiento de estos temas escasamente abordados en primates en general y en primates neotropicales en particular. Hasta el momento eran escasos los estudios sobre conflicto madre-infante que evaluaran el efecto de

ciertas variables como la disponibilidad de recursos alimenticios (Maestriperi 2002). Sin embargo, queda en evidencia que es necesario generar un nuevo enfoque del conflicto madre-infante que considere los distintos aspectos de las hipótesis propuestas para explicarlo, debido a que el conflicto es un proceso dinámico y mes a mes la relación madre-infante varía.

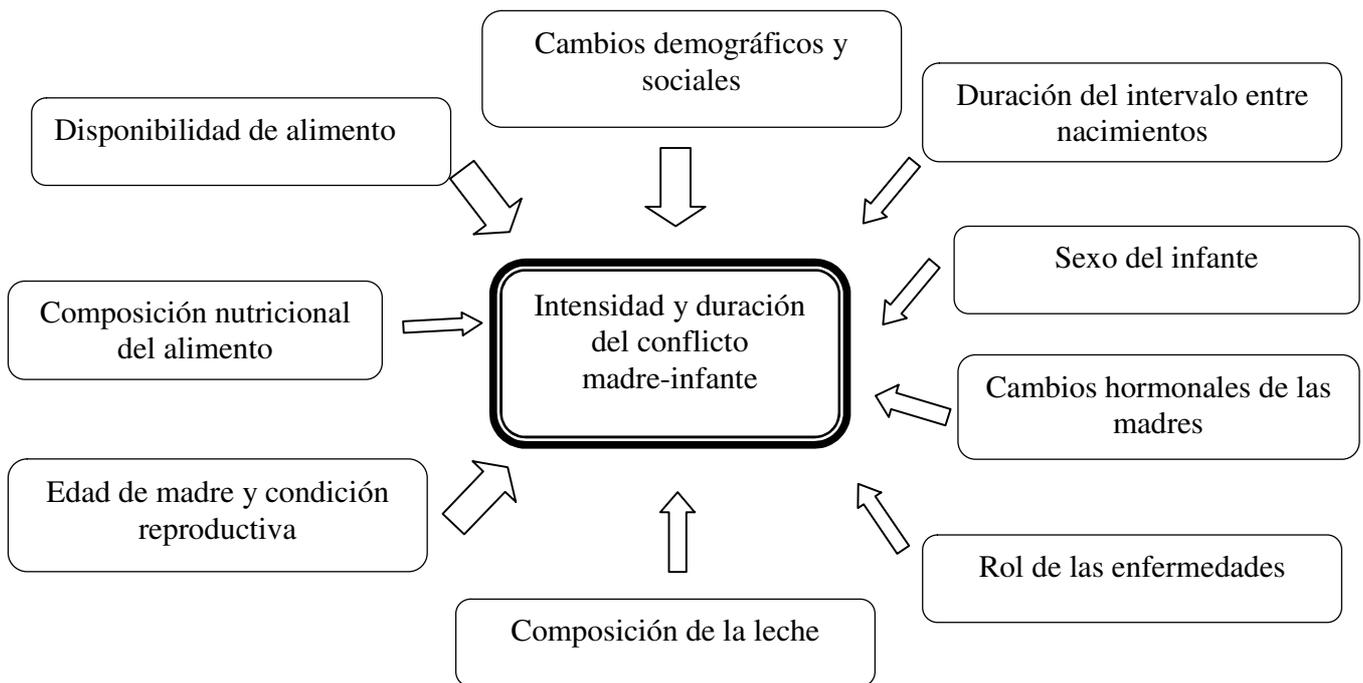
Tabla 6.1. Hipótesis alternativas para explicar el conflicto madre-infante y observaciones del presente trabajo que apoyan a cada una de ellas.

Trivers (1974): “ <i>Conflicto de intereses genéticos</i> ”	<ul style="list-style-type: none"> - En las 37 díadas madre-infante de estudio se observó conflicto (de amamantamiento, traslado y cuidado/confort). - El conflicto ocurrió a lo largo de todo el periodo infantil. - Las madres no siempre reaccionaron a las manifestaciones de <i>distress</i> de los infantes.
Altmann (1989): “ <i>Hipótesis del Timing</i> ”	<ul style="list-style-type: none"> - Los infantes solicitaron cuidado maternal (cuidado y amamantamiento) principalmente cuando las madres estaban descansando.
Bateson (1994): “La necesidad de monitorear”	<ul style="list-style-type: none"> - Las madres reaccionaron a las señales de necesidad de sus hijos en ciertas circunstancias. - El conflicto fue dinámico a lo largo del periodo infantil.
Godfray (1991): “Señales honestas”.	<ul style="list-style-type: none"> - Las madres reaccionaron a las señales de necesidad de sus hijos en ciertas circunstancias, por ejemplo durante las progresiones producto de encuentros entre grupos.

De todas maneras, los resultados correspondientes a características de historia de vida y comportamentales obtenidos en esta tesis demuestran que la comida disponible en los ambientes no puede ser considerada como el único factor determinante para ser tomado en cuenta en los estudios de conflicto madre-infante. Por un lado, porque todavía no se sabe con claridad cuánto de los recursos alimenticios disponibles en los ambientes es suficiente para permitirles a los animales nutrirse adecuadamente y sobrevivir. Además, para ciertos primates como los monos aulladores, todavía se desconocen las estrategias utilizadas para maximizar el consumo de nutrientes y minimizar el consumo de ciertos elementos de las plantas (fibras, toxinas) (Felton 2009). Otros factores a considerarse en los estudios sobre la relación madre-infante y el conflicto madre-infante en particular incluyen: 1) factores sociales (diferencias en inversión maternal según el sexo de los infantes, actividad sexual de la madre, nacimiento de hermanos, cambios en la composición de grupos, reemplazo de machos adultos), 2) variables de historia de vida (condición de la madre y edad maternal), 3) cambios demográficos (densidad de las poblaciones, superposición de áreas de acción de grupos vecinos) y 4) el efecto de ciertas enfermedades, por ejemplo las madres pueden ajustar el momento adecuado para el destete a

momentos de menor prevalencia parasitaria o vectores. Es decir la intensidad y duración del conflicto madre-infante puede verse influenciado por un efecto multicausal de factores que varían en el tiempo (Figura 6.1).

Figura 6.1. Variables que pueden afectar el conflicto madre-infante. En esta tesis se abordaron 2 de estas variables (disponibilidad de alimento y duración del intervalo entre nacimientos) pero se recomienda incorporar el resto de las variables propuestas para comprender de manera holística el conflicto.



6.3- Perspectivas futuras en la investigación y consideraciones finales.

Con los resultados obtenidos en esta tesis sumado a los estudios previos sobre el conflicto madre-infante, surgen nuevas preguntas a considerar; por ejemplo, ¿Existen diferencias en el conflicto con respecto a infantes machos y hembras? ¿Cuál es la composición (en términos de nutrientes, minerales, fibras y toxinas) de las distintas estructuras y especies vegetales ingeridas en las distintas etapas del desarrollo de los infantes y en las distintas etapas reproductivas de las hembras adultas? ¿Existe un peso umbral alcanzado por los infantes que les permita ser destetados, como fue sugerido por Lee (1996), o en realidad existe un rango de pesos umbrales donde es conveniente destetar a los infantes para que les permita sobrevivir por su propia cuenta? La respuesta a esta última pregunta podría explicar la variación encontrada en ambas poblaciones de estudio con respecto al rango

encontrado en las edades de destete. Si bien se conoce que las hembras de primates producen una leche diluida con respecto a otros mamíferos y por lo tanto estarían poco afectadas por las variaciones en la disponibilidad de alimento, cabe preguntarse si existe considerable variación interindividual en la composición de la leche, y por lo tanto, debería considerarse esta variación entre los individuos y entre las poblaciones (Oftedal 1984; Milligan et al. 2008; Power et al. 2008) ¿Cuál es el rol de las enfermedades de madres e infantes en las relaciones de la díada? Por ejemplo, la presencia de parásitos intestinales puede disminuir la concentración de grasas de la leche materna (Hinde 2007) ¿Cómo actúan las hormonas durante las distintas etapas reproductivas de las hembras adultas (ovulación, estro, concepción, gestación y lactación)? Por último, ¿cuál es el rol de los cambios demográficos y aquellos producidos por desastres naturales (como sequías, inundaciones y grandes temporales)?. Por lo tanto, este trabajo de tesis abre nuevas líneas de investigación que son necesarias complementar para comprender mejor los procesos asociados al desarrollo de los infantes en primates. En el futuro, la aplicación de nuevas técnicas de análisis no invasivas (ej: análisis hormonales y ADN a partir de materia fecal, análisis nutricionales, uso de isotopos colectados de materia fecal para determinación de la dieta) y la aplicación de nuevos enfoques (ej: ecología nutricional, microbiología intestinal) en la primatología, permitirá elucidar muchas de estas preguntas.

Finalmente, si bien los sitios varían en algunos aspectos (disponibilidad estacional de recursos alimenticios, tasa mensual de mortalidad infantil, intensidad del conflicto madre-infante), no lo hacen en otros (condiciones climáticas generales, estacionalidad de nacimientos, duración del intervalo entre nacimientos). Pero en general las condiciones ambientales encontradas en cada uno de los sitios son suficientes para permitirles a las hembras tener un hijo al año, aunque en Isla Brasilera existe un 50% de probabilidad de que los infantes mueran antes de alcanzar el año de vida, y emplear distintas estrategias para resolver el conflicto con sus hijos que varía según las características del hábitat en que viven. Estos valores de intervalos entre nacimientos son menores a los registrados para otros atelinos incluyendo otras especies de aulladores, por ejemplo, *A. palliata*: 22,5 meses, *Ateles* spp.: entre 32 y 50 meses, *Lagothrix* spp.: 36,7 meses y *Brachyteles*: 36,4 meses (DiFiore y Campbell 2007) La estrategia que presentan los aulladores para habitar zonas marginales o impredecibles (baja diversidad de especies vegetales, cambios bruscos de temperatura, sequías, inundaciones) es tener una tasa de natalidad alta. Consistente con Kolliker y Richner (2001) los resultados de este trabajo de tesis indican que una misma especie viviendo en ambientes distintos desarrolla estrategias fenotípicamente variables que les permite a los individuos de dicha especie enfrentarse a las características ambientales de cada sitio de manera más eficiente.

Apéndices

Apéndice 1.

Lista de especies estudiadas para registro fenológico y sus Familias.

San Cayetano

Familia	Especie
Achatocarpaceae	<i>Achatocarpus praecox</i>
Apocynaceae	<i>Tabernaemontana catharinensis</i>
Celtidaceae	<i>Celtis</i> sp
Euphorbiaceae	<i>Sebastiania brasiliensis</i>
Fabaceae	<i>Enterolobium contortisiliquum</i> <i>Gleditsia amorphoides</i>
Lauraceae	<i>Nectandra angustifolia</i>
Myrtaceae	<i>Eugenia uniflora</i> <i>Hexachlamys edulis</i> <i>Myrcianthes pungens</i>
Moraceae	<i>Ficus luschnathiana</i> <i>Maclura tinctoria</i> <i>Sorocea sprucei</i>
Phytolaccaceae	<i>Phytolacca dioica</i>
Polygonaceae	<i>Ruprechtia laxiflora</i>
Sapindaceae	<i>Allophylus edulis</i>
Sapotaceae	<i>Chrysophyllun marginatum</i>

Isla Brasilera

Familia	Especie
Apocynaceae	<i>Tabernaemontana catharinensis</i>
Cecropiaceae	<i>Cecropia pachystachya</i>
Fabaceae	<i>Albizia inundata</i> <i>Inga uraguensis</i> <i>Zygia cataractae</i>
Lauraceae	<i>Ocotea diospyrifolia</i>
Myrtaceae	<i>Eugenia burkartiana</i> <i>Eugenia puniceifolia</i> <i>Psidium guajava</i>
Salicaceae	<i>Banara arguta</i>
Sapotaceae	<i>Pouteria gardneriana</i>

Apéndice 2.

Lista de especies consumidas por infantes y sus madres de monos aulladores en los dos sitios de estudio durante Septiembre 2008 y Noviembre 2010. Se detallan las Familias de las especies, las partes consumidas y el porcentaje de tiempo de alimentación de cada especie.

San Cayetano			
Especie	Familia	Partes comidas¹	% comido
<i>Ficus luschnathiana</i>	Moraceae	Ye, Br, Hn, Hm, Hd, Fri, Frm, Frd, Ta, Pe	18,79
<i>Celtis</i> sp	Celtidaceae	Br, Hn, Hm, Hd, Fri, Frm, Frd	16
<i>Myrcianthes pungens</i>	Myrtaceae	Br, Hn, Fl, Fr, Fri, Frm, Frd	7,98
<i>Gleditsia amorphoides</i>	Fabaceae	Br, Hn, Hm, Hd, Fl	6,26
<i>Maclura tinctoria</i>	Moraceae	Br, Hn, Hd, Fl, Fri, Frm, Frd, Ta, Co	5,66
<i>Forsteronia glabrescens</i>	Apocynaceae	Br, Hn, Hm, Hd, Fl, Fri, Ta	5,46
<i>Eugenia uniflora</i>	Myrtaceae	Hn, Hd, Frm, Frd	4,31
<i>Broussonetia papyrifera</i>	Moraceae	Br, Hn, Hm, Hd, Fri, Frm, Frd	3,96
<i>Sorocea sprucei</i>	Moraceae	Br, Hn, Hm, Hd, Fl, Fri, Frm, Fd, Ta	3,88
<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	Fabaceae	Br, Hn, Hm, Hd, Frm	3
<i>Handroanthus heptaphyllus</i>	Bignoniaceae	Ye, Hm, Hd, Fl, Fri	2,6
<i>Citrus</i> sp. ²	Rutaceae	Br, Hn, Hm, Hd, Fri, Frm	2,5
<i>Acrocomia aculeata</i>	Arecaceae	Fri, Frm, Frd	1,81
<i>Phytolacca dioica</i>	Phytolaccaceae	Hn, Hm, Hd, Fl, Fri, Frm, Frd, Ta, Pe, Co	1,7
<i>Erythrina crista-galli</i>	Fabaceae	Br, Hn, Hd	1,67
<i>Phoradendron liga</i>	Viscaceae	Hm, Hd, Frm, Frd	1,57
<i>Morus alba</i>	Moraceae	Br, Hn, Hd, Frm	1,52
<i>Smilax campestris</i>	Smilacaceae	Br, Hn, Hm, Hd, Fl, Frm, Ta	1,07
<i>Leucaena leucocephala</i>	Fabaceae	Br, Hn, Hd, Fl, Fri	0,9
<i>Chrysophyllum marginatum</i>	Sapotaceae	Br, Hn, Hm, Hd, Fri, Frm, Frd	0,89
<i>Salix humboldtiana</i>	Salicaceae	Br, Hn, Hd, Fl	0,7
<i>Sebastiania brasiliensis</i>	Euphorbiaceae	Br, Hn, Hd, Fri	0,7
<i>Hovenia dulcis</i>	Rhamnaceae	Frm	0,66
<i>Tabernaemontana catharinensis</i>	Apocynaceae	Br, Hn, Hm, Hd, Fl, Frd	0,66
<i>Ruprechtia laxiflora</i>	Polygonaceae	Hn, HM, Hd, Fri	0,6

<i>Copernicia alba</i>	Arecaceae	Frm, Frd	0,49
<i>Scutia buxifolia</i>	Rhamnaceae	Br, Hd	0,47
<i>Dolichandra unguis-cati</i>	Bignoniaceae	Br, Hn, Hm, Hd, Fri	0,45
<i>Tessaria integrifolia</i>	Asteraceae	Hm, Hd	0,36
<i>Eriobotrya japonica</i>	Rosaceae	Hn, Fl, Fri, Frm, Ta	0,31
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	Rutaceae	Hm, Hd, Frm	0,25
<i>Cordia americana</i>	Boraginaceae	Br, Hn, Hd, Fl, Co	0,25
<i>Pisonia zapallo</i>	Nyctaginaceae	Hn, Hm, Hd	0,24
<i>Hexachlamys edulis</i>	Myrtaceae	Hn, Hd, Fl, Frd	0,23
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	Sapotaceae	Fri, Frm, Frd	0,23
<i>Achatocarpus praecox</i>	Achatocarpaceae	Hm, Hd	0,21
<i>Prosopis alba</i>	Fabaceae	Hn, Hm, Hd, Co	0,2
Cucurbitacea 1	Cucurbitaceae	Br, Hn, Hd, Fl, Fri	0,19
<i>Cissus palmata</i>	Vitaceae	Br, Hm, Hd	0,17
<i>Chloroleucon tenuiflorum</i>	Fabaceae	Hn, Hd	0,16
<i>Grevillea robusta</i>	Proteaceae	Fl, Ne	0,16
<i>Nectandra angustifolia</i>	Lauraceae	Br, Hn, Hd, Ta	0,15
<i>Geoffrea decorticans</i>	Fabaceae	Fri	0,06
<i>Passiflora caerulea</i>	Passifloraceae	Hd, Frm	0,06
<i>Rhipsalis cruciforme</i>	Cactaceae	Frm	0,06
<i>Ipomoea cairica</i>	Convolvulaceae	Hn, Hm, Hd	0,06
Enredadera 1	-	Hd, Ta	0,06
<i>Myrsine laetevirens</i>	Myrsinaceae	Hm, Ta, Co	0,05
<i>Paullinia elegans*</i>	Sapindaceae	Frm (Arilo)	0,04
<i>Cereus stenogonus *</i>	Cactaceae	Frm	0,04
<i>Passiflora elegans*</i>	Passifloraceae	Hn, Frm, Frd	0,03
<i>Urera aurantiaca</i>	Urticaceae	Hm, Hd	0,03
<i>Tillandsia meridionalis *</i>	Bromeliaceae	H (base de H)	0,03
<i>Albizia inundata</i>	Fabaceae	Hm	0,02
<i>Allophylus edulis*</i>	Sapindaceae	Frm, Frd	0,02
<i>Melia azedarach</i>	Meliaceae	Hn, Fl	0,01
<i>Dolichandra* cynanchoides</i>	Bignoniaceae	Fl	0,01
<i>Peltophorum dubium³</i>	Fabaceae	Hm	0,004
<i>Fraxinus pennsylvanica³</i>	Oleaceae	Fri	0,004

<i>Banara arguta</i> *	Salicaceae	Hd	0,0008
------------------------	------------	----	--------

¹Ye= yema, Br= brote, Hn= hoja nueva, Hm= hoja Madura, Hd= hoja sin determinar, Fl= flor y pimpollo, Fri= fruto inmaduro, Frm= fruto maduro, Frd= fruto sin determinar, Ta= tallo, Pe= peciolo, Co= corteza, Ne= néctar.

² Incluye mandarina, naranja, pomelo y *Citrus* sin determinar.

³ Especies consumidas solo por las madres. * Especies consumidas solo por los infantes.

Isla Brasilera

Especie	Familia	Partes comidas ¹	% comido
<i>Inga uraguensis</i>	Fabaceae	Br, Hn, Hm, Hd, Fl, Frm, Frd	23,41
<i>Albizia inundata</i>	Fabaceae	Ye, Br, Hn, Hm, Hd	18,27
<i>Banara arguta</i>	Salicaceae	Br, Hn, Hm, Hd, Fri, Frm, Frd, Co	15,28
<i>Eugenia burkartiana</i>	Myrtaceae	Br, Hn, Fri, Frm, Frd	6,17
<i>Pouteria gardneriana</i>	Sapotaceae	Br, Hn, Hd, Fl, Fri, Frd	5,77
<i>Cecropia pachystachya</i>	Cecropiaceae	Va, Ye, Br, Hn, Hm, Hd, Fl, Frd	5,56
<i>Ocotea diospyrifolia</i>	Lauraceae	Br, Hn, Hm, Hd, Fl, Fri, Frm, Frd, Ta	5,15
<i>Geoffroea spinosa</i>	Fabaceae	Ye, Br, Hn	3,89
<i>Hippocratea volubilis</i>	Hippocrateaceae	Hn, Hm, Hd, Fri	2,42
<i>Psychotria carthagenensis</i>	Rubiaceae	Frm, Frd	2,32
<i>Urera aurantiaca</i>	Urticaceae	Br, Hn, Hm, Hd	1,40
<i>Tabernaemontana catharinensis</i>	Apocynaceae	Hm, Hd, Fl	1,35
<i>Eugenia puniceifolia</i>	Myrtaceae	Frd	1,29
<i>Psidium guajava</i>	Myrtaceae	Fri, Frm, Frd	1,05
<i>Zygia cataractae</i>	Fabaceae	Br, Hn, Fl	0,97
Sp. desconocida 1		Br, Hn, Hd	0,73
<i>Borreria schumannii</i>	Rubiaceae	Br, Hm, Hd	0,70
<i>Melia azedarach</i>	Meliaceae	Hm, Hd	0,62
<i>Cissampelos pareira</i>	Menispermaceae	Br, Fri	0,43
<i>Paullinia elegans</i>	Sapindaceae	Br, Hn, Fri	0,41
<i>Campomanesia sp.</i>	Myrtaceae	Hn, Hm, Hd	0,41
<i>Nectandra angustifolia</i>	Lauraceae	Br, Hn, Hm, Hd, Fri	0,40
<i>Aniseia argentina</i>	Convolvulaceae	Br, Hn, Hm, Fl	0,33
<i>Celtis sp.</i>	Celtidaceae	Br, Hm, Hd	0,26
<i>Ipomoea cairica</i>	Convolvulaceae	Hn, Hm, Hd, Ta	0,24
<i>Cissus palmata</i>	Vitaceae	Hn, Hm, Hd	0,20
<i>Rhipsalis baccifera</i> *	Cactaceae	Frd	0,17

<i>Phoradendron liga</i> *	Viscaceae	Br, Hd	0,16
<i>Xylosma venosa</i>	Salicaceae	Hm	0,15
<i>Ficus sp.</i> *	Moraceae	Frm	0,13
<i>Rollinia emarginata</i> *	Annonaceae	Br, Fri	0,11
<i>Canavalia bonariensis</i> *	Fabaceae	Fl, Frd	0,06
<i>Rhipsalis houlettiana</i> *	Cactaceae	Fl	0,04
<i>Pseudogynoxys benthamii</i> *	Asteraceae	?	0,04
<i>Syagrus romanzoffiana</i>	Arecaceae	Frd	0,04
Myrtaceae 1 ^o	Myrtaceae	Hd	0,03
<i>Dolichandra unguis-cati</i> *	Bignoniaceae	Fri	0,03
<i>Croton urucurana</i> *	Euphorbiaceae	Fl, Fri	0,02
<i>Microgramma vacciniifolia</i> *	Polypodiaceae	?	0,02
<i>Peltophorum dubium</i> *	Fabaceae	Hn	0,01

¹Ye= yema, Va= vaina, Br= brote, Hn= hoja nueva, Hm= hoja madura, Hd= hoja sin determinar, Fl= flor y pimpollo, Fri= fruto inmaduro, Frm= fruto maduro, Frd= fruto sin determinar, Ta= tallo, Co= corteza.

^oEspecies consumidas solo por las madres. * Especies consumidas solo por los infantes.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Agoramoorthy, G. y Rudran, R. (1992) *Adoption in free-ranging red howler monkeys, Alouatta seniculus of Venezuela*. *Primates* 33: 551-555.
- Agostini, I.; Aprile, G.; Baldovino, M.C.; Brivido, M.; Di Bitetti, M.; Fantini, L.; Fernandez, V.A.; Fernandez-Duque, E.; Holzmann, I.; Juarez, C.P.; Kowalewski, M.; Mudry, M.D.; Nieves, M.; Oklander, L.I.; Peker, S.M.; Pfoh, R.; Raño, M.; Steinberg, E.R.; Tujague, M.P. y Zunino, G.E. (2012) *Orden Primates*. En: *Libro rojo de mamíferos amenazados de la Argentina* (Eds. Ojeda, R.; Chillo, V. y Diaz Isenrath, G.B.). SAREM, p. 81-86.
- Agrawal, A.F.; Brodie, E.D. y Brown, J. (2001) *Parent-Offspring coadaptation and the dual genetic control of maternal care*. *Science* 292: 1710-1712.
- Altmann, S.A. (1959) *Field observations on a howling monkey society*. *J Mammal* 40: 317-330.
- Altmann, J. (1974) *Observational study of behavior: sampling methods*. *Behaviour* 49: 227-267.
- Altmann, J. (1980) *Baboon mothers and infants*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Altmann, S.A. (1998) *Foraging for survival: Yearling baboons in Africa*. Chicago: University of Chicago Press.
- Altmann, J. y Alberts, S.C. (2005) *Growth rates in a wild primate population: ecological influences and maternal effects*. *Behav Ecol Sociobiol* 57: 490-501.
- Apostolou, M. (2009) *Parent-offspring conflict over mating: The case of short-term mating strategies*. *Pers Individ Differ* 47: 895-899.
- Arroyo-Rodríguez, V.; Serio-Silva, J.C.; Alamo-García, J. y Ordano, M. (2007) *Exploring immature-to-mother social distances in Mexican mantled howler monkeys at Los Tuxtlas, Mexico*. *Am J Primatol* 69:173-181.
- Baldovino, M.C. y Di Bitetti, M.S. (2008) *Allonursing in tufted capuchin monkeys (Cebus nigritus): milk or pacifier?* *Int J Primatol* 79:79-92.
- Baldwin, J.D. y Baldwin, J.I. (1973) *Interactions between adult female and infant howling monkeys (Alouatta palliata)*. *Folia Primatol* 20: 27-71.
- Baldwin, J.D. y Baldwin, J.I. (1978) *Exploration and play in howler monkeys (Alouatta palliata)*. *Primates* 19: 411-422.
- Barrett, L.; Dunbar, R.I.M. y Dunbar, P. (1995) *Mother-infant contact as contingent behaviour in gelada baboons*. *Anim Behav* 49: 805-810.
- Barrett, L. y Henzi, S.P. (2000) *Are baboon infants Sir Philip Sydney's offspring?* *Ethology* 106: 645-658.
- Bartlett, T.Q.; Sussman, R.W. y Cheverud, J.M. (1993) *Infant killing in primates: A review of observed cases with specific reference to the sexual selection hypothesis*. *Am Anthropol* 95: 958-990.
- Bateson, P. (1994) *The dynamics of parent-offspring relationships in mammals*. *Trends Ecol Evol* 9: 399-402.
- Bentley-Condit, V.K. (2003) *Sex differences in captive olive baboon behavior during the first fourteen days of life*. *Int J Primatol* 24: 1093-1112.
- Berman, C.M.; Rasmussen, K.L.R. y Suomi, S.J. (1993) *Reproductive consequences of maternal care patterns during estrus among free-ranging rhesus monkeys*. *Behav Ecol Sociobiol* 32: 391-399.
- Bezanson, M.F. (2006) *Leap, bridge, or ride? Ontogenetic influences on positional behavior in Cebus and Alouatta*. En: *New perspectives in the study of Mesoamerican Primates: Distribution, ecology,*

- behavior, and conservation* (Eds.: Estrada, A.; Garber, P.A.; Pavelka, M.S.M. y Leucke, L.). Springer, New York, p. 333-348.
- Bezanson, M.F. (2009) *Life history and locomotion in Cebus capucinus and Alouatta palliata*. Am J Phys Anthropol 140: 508-517.
- Bicca-Marques, J. y Calegario-Marques, C. (1994) *Activity budget and diet of Alouatta caraya: An age-sex analysis*. Folia Primatol 63: 216-220.
- Biedzicki de Marques, A.A. y Ades, C. (2000) *Male care in a group of wild Alouatta fusca clamitans in Southern Brazil*. Folia Primatol 71: 409-412.
- Boinski, S. y Fragaszy, D.M. (1989) *The ontogeny of foraging in squirrel monkeys, Saimiri oerstedii*. Anim Behav 37: 415-428.
- Bolin, I. (1981) *Male parental behavior in black howler monkeys (Alouatta palliata pigra) in Belize and Guatemala*. Primates 22: 349-366.
- Borries, C.; Koenig, A. y Winkler, P. (2001) *Variation of life history traits and mating patterns in female langur monkeys (Semnopithecus entellus)*. Behav Ecol Sociobiol 50: 391-402.
- Bravo, S.P. y Sallenave, A. (2003) *Foraging behavior and activity patterns of Alouatta caraya in the Northeastern Argentinean flooded forest*. Int J Primatol 24: 825-846.
- Brent, L.J.N.; Teichroeb, J.A. y Sicotte, P. (2008) *Preliminary assessment of natal attraction and infant handling in wild Colobus*. Am J Primatol 70: 101-105.
- Brown, G.R. y Dixson, A.E. (2000) *The development of behavioural sex differences in infant rhesus macaques (Macaca mulatta)*. Primates 41: 63-77.
- Brown, A.D. y Zunino, G.E. (1994) *Hábitat, densidad y problemas de conservación de los primates de Argentina*. Vida Silvestre Neotropical 3: 30-40.
- Butynski, T.M. (1988) *Guenon birth seasons and correlates with rainfall and food*. En: *A Primate radiation: Evolutionary biology of the African guenons* (Eds.: Gautier-Hion, A.; Bourliere, F.; Gautier, J.P. y Kingdon, J.). Cambridge University Press, Cambridge, UK, p. 284-322.
- Cabrera, J. A. (1997) *Cambios en la actividad de juego en infantes y jóvenes de mono aullador (Alouatta seniculus)*. Neotropical Primates 5: 108-111.
- Calegario-Marques, C. y Bicca-Marques, J.C. (1993) *Allomaternal care in the black howler monkey (Alouatta caraya)*. Folia Primatol 61: 104-109.
- Cambefort, J.P. (1981) *A comparative study of culturally transmitted patterns of feeding habits in the chacma baboon Papio ursinus and the vervet monkey Cercopithecus aethiops*. Folia Primatol 36: 243-263.
- Cameron, E.Z. (1998) *Is suckling behaviour a useful predictor of milk intake? A review*. Anim Behav 56: 521-532.
- Carnegie, S.D.; Fedigan, L.M y Melin, A.D. (2011) *Reproductive seasonality in female capuchins (Cebus capucinus) in Santa Rosa (Area de Conservación Guanacaste), Costa Rica*. Int J Primatol 32: 1076-1090.
- Charnov, E.L. y Berrigan, D. (1993) *Why do female primates have such long lifespans and so few babies? or life in the slow lane*. Evol Anthropol 1: 191-194.
- Clark, C. (1977) *A preliminary report on weaning among chimpanzees of the Gombe National Park, Tanzania*. En: *Primate bio-social development* (Eds.: Chevalier-Skolnikoff, S. y Poirier, F.). Garland Press, New York, p. 235-260.

- Clarke, M. (1982) *Socialization, infant mortality, and infant-nonmother interactions in howling monkeys (Alouatta palliata) in Costa Rica*. PhD, University of California.
- Clarke, M.R. (1990) *Behavioral development and socialization of infants in a free ranging group of howling monkeys (Alouatta palliata)*. *Folia Primatol* 54: 1-15.
- Clarke, M.R. y Glander, K.E. (1981) *Adoption of infant howling monkeys (Alouatta palliata)*. *Am J Primatol* 1: 469-472.
- Clarke, M.R. y Glander, K.E. (1984) *Female reproductive success in a group of free-ranging howling monkeys (Alouatta palliata) in Costa Rica*. En: *Female Primates: Studies by women primatologists* (Ed. Small, M.F.). Liss, New York, p. 111-126.
- Clarke, M.R.; Glander, K.E. y Zucker, E.L. (1998) *Infant-nonmother interactions of mantled howler infants with group members*. *Int J Primatol* 19: 451-472.
- Clarke, M.R.; Collins, D.A. y Zucker, E.L. (2002) *Responses to deforestation in a group of mantled howlers (Alouatta palliata) in Costa Rica*. *Int J Primatol* 23: 365-381.
- Clutton-Brock, T.H. (1991) *The evolution of parental care*. Princeton University Press, Princeton.
- Clutton-Brock, T.H.; Albon, S.D. y Guinness F.E. (1989) *Fitness costs of gestation and lactation in wild mammals*. *Nature* 337: 260-262.
- Coppo, J. A. y Resoagli, E. H. (1978) *Etapas de crecimiento en monos caraya (Alouatta caraya)*. *Facena* 2: 29-39.
- Cortés-Ortiz, L.; Rylands, A.B. y Mittermeier, R.A. Aceptado. *The taxonomy of howler monkeys: Integrating old and new knowledge from morphological and genetic studies*. En: *Howler Monkeys: Examining the evolution, physiology, behavior, ecology, and conservation of the most widely distributed Neotropical primate* (Eds. Kowalewski, M.; Garber, P.A.; Cortés-Ortiz, L.; Urbani, B. y Youlatos, D.). *Developments in Primatology: Progress and Prospects*, Springer.
- Crockett, C.M. (1998) *Conservation biology of the genus Alouatta*. *Int J Primatol* 19: 549-578.
- Crockett, C.M. (2003) *Re-evaluating the sexual selection hypothesis for infanticide by Alouatta males*. En: *Sexual selection and reproductive competition in primates: New perspectives and directions* (Ed. Jones, C.B.). American Society of Primatologists, Norman, p. 327-365.
- Crockett, C.M. y Eisenberg, J.F. (1987) *Howlers: Variations in group size and demography*. En: *Primate Societies* (Smuts, B.B.; Cheney, D.; Seyfarth, R.; Wrangham, R. y Struhsaker, T.). Univ. of Chicago Press, Chicago, p. 54-68.
- Crockett, C.M. y Rudran, R. (1987a) *Red howler monkey birth data I: Seasonal variation*. *Am J Primatol* 13: 347-368.
- Crockett, C.M. y Rudran, R. (1987b) *Red howler monkey birth data II: Interannual, habitat, and sex comparisons*. *Am J Primatol* 13: 369-384.
- Delgado, A. (2005) *Estudio de patrones de uso de sitios de defecación y su posible relación con infecciones endoparasitarias en dos grupos de monos aulladores negros y dorados (Alouatta caraya) en el Nordeste Argentino*. Tesina de Licenciatura. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba.
- DeVore, I. (1963) *Mother-infant relations in free-ranging baboons*. En: *Maternal behavior in Mammals* (Ed. Rheingold, H.L.). Wiley: New York, p. 305-335.
- Di Bitetti, M.S. y Janson, C.H. (2000) *When will the stork arrive? Patterns of birth in Neotropical Primates*. *Am J Primatol* 50: 109-130.

- Di Fiore, A. y Campbell, C.J. (2007) *The Atelines: Variation in ecology, behavior, and social organization*. En: *Primates in Perspective* (Eds.: Campbell, C.J.; Fuentes, A.; MacKinnon, K.C.; Panger, M. y Bearer, S.K.). Oxford University Press, New York, p. 155-185.
- Dolhinow, P. (1971) *At play in the field*. *Natural History* 80: 66–71.
- Dunbar, R.I.M. (1984) *Reproductive decisions: An economic analysis of Gelada baboon social strategies*. Princeton University Press: Princeton.
- Ehrlich, A. y Macbride, L. (1989) *Mother–infant interactions in captive slow lorises (Nycticebus coucang)*. *Am J Primatol* 19: 217-228.
- Eskuche, U. y Fontana, J.L. (1996) *La vegetación de las islas del alto Paraná. I. Las comunidades de Bosque*. *Folia Bot Geobotanica Correntesiana* 11: 1-13.
- Fagen, R. (1981) *Animal play behavior*. Oxford University Press, Oxford.
- Fagen, R. (1993) *Primate juveniles and Primate play*. En: *Juvenile Primates: Life history, development, and behavior* (Eds. Pereira, M.E. y Fairbanks, L.A.). Oxford University Press, New York, p. 182-196.
- Fairbanks, L. A. (1990) *Reciprocal benefits of allomothering for female vervet monkeys*. *Anim Behav* 9: 425–441.
- Fedigan, L.M. (2003) *Impact of male takeovers on infant deaths, births and conceptions in Cebus capucinus at Santa Rosa, Costa Rica*. *Int J Primatol* 24: 723-741.
- Fedigan, L.M. y Rose, L.M. (1995) *Interbirth interval variation in three sympatric species of neotropical monkeys*. *Am J Primatol* 37: 9-24.
- Felton, A.M.; Felton, A.; Lindenmayer, D. B. y Foley, W.J. (2009) *Nutritional goals of wild primates*. *Funct Ecol* 23: 70-78.
- Figuroa, R. (1989) *Social interactions of a fourth month adopted infant in a wild group of Alouatta seniculus*. *Field studies of New World Monkeys, La Macarena, Colombia* 2: 37-39.
- Forster, S. y Cords, M. (2002) *Development of mother-infant relationships and infant behavior in wild blue monkeys (Cercopithecus mitis stuhlmanni)*. En: *The Guenons: Diversity and adaptation in African monkeys* (Eds.: Glenn, M.E. y Cords, M.). Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, p. 245-272.
- Fouts, H.N.; Hewlett, B.S. y Lamb, M.E. (2005) *Parent-offspring weaning conflicts among the Bofi farmers and foragers of Central Africa*. *Curr Anthropol* 46: 29-50.
- Fragaszy, D.M. y Mitchell, G. (1974) *Infant socialization in Primates*. *J Hum Evol* 3: 563-574.
- Franceschi, E.A. y Lewis, J.P. (1979) *Notas sobre la vegetación del valle santafesino del río Paraná (Republica Argentina)*. *Ecosur* 6: 55-82.
- Froehlich, J.W.; Thorington, R.W. y Otis, J.S. (1981) *The demography of howler monkeys (Alouatta palliata) on Barro Colorado Island, Panamá*. *Int J Primatol* 2:207-236.
- Galdikas, B. y Wood, J. (1990) *Birth spacing patterns in humans and apes*. *Am J Phys Anthropol* 83: 185-191.
- Garber, P. A. (1987) *Foraging strategies among living Primates*. *Annu Rev Anthropol* 16: 339-364.
- Garber, P.A. y Estrada, A. (2009) *Advancing the study of South American Primates*. En: *South American Primates* (Eds.: Garber, P.A.; Estrada, A.; Bicca-Marques, J.C.; Heymann, E.W. y Strier, K.B.). Springer, p. 3-19.

- Glander, K.E. (1980) *Reproduction and population growth in free-ranging mantled howling monkeys*. Am J Phys Anthropol 53: 25-36.
- Godfray, H.C.J. (1991) *Signaling of need by offspring to their parents*. Nature 352: 328-330.
- Godfray, H.C.J. (1995a) *Evolutionary theory of parent-offspring conflict*. Nature 376: 133-138.
- Godfray, H.C.J. (1995b) *Signalling of need between parents and young: Parent-offspring conflict and sibling rivalry*. Am Nat 146: 1-24.
- Godfrey, L.R.; Samonds, K.E.; Jungers, W.L. y Sutherland, M.R. (2003) *Dental development and primate life histories*. En: *Primate life histories and socioecology* (Eds. Kappeler, P.M. y Pereira, M.E.). University of Chicago Press, Chicago, p. 177-203.
- Gomendio, M. (1991) *Parent/offspring conflict and maternal investment in rhesus macaques*. Anim Behav 42: 993-1005.
- González, V. (1988) *Análisis florístico-estructural de los árboles de la selva de inundación del río Paraná en el NE de la Argentina*. Seminario de Integración, Estudios Superiores De Buenos Aires.
- Goodall, A.G. (1968) *The behavior of free-living chimpanzees in the Gombe Stream Reserve*. Anim Behav Monog 1:165-311.
- Gould, L. (1990) *The social development of free-ranging infant Lemur catta at Berenty Reserve, Madagascar*. Int J Primatol 11: 297-318.
- Graves, J.; Whiten, A. y Henzi, S.P. (1991) *Parent-offspring conflict over independence in the Herring Gull (Larus argentatus)*. Ethology 88: 20-34.
- Haig, D. (2010) *Transfers and transitions: Parent-offspring conflict, genomic imprinting, and the evolution of human life history*. PNAS 107: 1731-1735.
- Harvey, P.H. y Clutton-Brock, T.H. (1985) *Life history variation in primates*. Evolution 39:559-581.
- Hauser, M.D. (1993a) *Ontogeny of foraging behavior in wild vervet monkeys (Cercopithecus aethiops): Social interactions and survival*. J Comp Psychol 107: 276-282.
- Hauser, M.D. (1993b) *Do vervet monkey infants cry wolf?* Anim Behav 45: 1242-1244.
- Hauser, M.D. y Fairbanks, L.A. (1988) *Mother-offspring conflict in vervet monkeys: Variation in response to ecological conditions*. Anim Behav 36: 802-813.
- Hill, R.A.; Lycett, J.E. y Dunbar, R.I.M. (2000) *Ecological and social determinants of birth intervals on baboons*. Behav Ecol 11: 560-564.
- Hinde, R.A. (1977) *Mother-infant separation and the nature of inter-individual relationships: Experiments with rhesus monkeys*. Proc R Soc Lond 196: 29-50.
- Hinde, K. (2007) *Milk composition varies in relation to the presence and abundance of Balantidium coli in the mother in captive rhesus macaques (Macaca mulatta)*. Am J Primatol 69: 625-634.
- Hinde, R.A. y White, L.E. (1974) *Dynamics of a relationship: Rhesus mother-infant ventro-ventral contact*. J Comp Physiol Psychol 86: 8-23.
- Hirata, S. (2009) *Chimpanzee social intelligence: Selfishness, altruism, and the mother-infant bond*. Primates 50: 3-11.
- Hirsch, A.; Dias, L.G.; de Oliveira Martins, L.; Ferreira Campos, R.; Landau, E.C. y Almeida Teixeira Resende, N. (2002) *BDGEOPRIM, Database of geo-referenced localities of neotropical primates*. Neotropical Primates 10: 79-84.
- Horr, D.A. (1977) *Orangutan maturarion: Growing up in a female world*. En: *Primate Bio-Social Development* (Eds. Chevalier-Skolnikoff, S. y Poirier, F.E.). Garland, New York, p.289-321.

- Horvat, J.R. y Kraemer, H.C. (1982) *Behavioral changes during weaning in captive chimpanzees*. *Primates* 23: 488-499.
- Hrdy, S.B. (1974) *Male-male competition and infanticide among the langurs *Presbytis entellus* of Abu, Rajasthan*. *Folia Primatol* 22: 10-58.
- Hrdy, S.B. (1979) *Infanticide among animals: A review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females*. *Ethol Sociobiol* 1: 13-40.
- Ingram, J.C. (1977) *Interactions between parents and infants and the development of independence in the common marmoset (*Callithrix jaccus*)*. *Anim Behav* 25: 811-827.
- Izawa, K. (1989) *The adoption of an infant observed in a wild group of red howler monkeys (*Alouatta seniculus*)*. *Field Studies of New World Monkeys, La Macarena, Columbia* 2: 33-36.
- Izawa, K. y Lozano, H.M. (1991) *Social changes within a group of red howler monkeys (*Alouatta seniculus*)*, III. *Field Studies of New World Monkeys, La Macarena Colombia* 5: 1-16.
- Janson, C.H. y van Schaik, C.P. (1993) *Ecological risk aversion in juvenile primates: Slow and steady wins the race*. En: *Juvenile Primates: Life history, development, and behavior* (Eds. Pereira, M.E. y Fairbanks, L.A.). Oxford University Press, New York, p. 57-76.
- Janson, C. H. y van Schaik, C. P. (2000). *The behavioral ecology of infanticide by males*. En: *Infanticide by males and its implications* (Eds. van Schaik, C. P. y Janson, C. H.). Cambridge University Press, Cambridge, UK, p. 469–494.
- Janson, C. H. y Verdolin, J. (2005) *Seasonality of primate births in relation to climate*. En: *Seasonality in Primates: Studies of living and extinct human and non-human Primates* (Eds. van Schaik, C. y Brockman, D.K.). Cambridge University Press, New York, p. 307- 350.
- Jay, P.C. (1963) *Mother-infant relations in langurs*. En: *Maternal behavior in mammals* (Ed. Rheingold, H.L.). Wiley, New York, p. 282–304.
- Johnson, R.L. (1986) *Mother-infant contact and maternal maintenance activities among free-ranging rhesus monkeys*. *Primates* 27: 191-203.
- Jones, C.B. (2005) *Behavioral flexibility in Primates: Causes and consequences*. Springer, New York.
- Kats, B. y Otta, E. (1991) *Comportamento ludico do bugio (*Alouatta fusca clamitans*, Cabrera, 1940) (*Primates: Cebidae: Alouattinae*)*. *Biotemas* 4: 61-82.
- Kennedy, G.E. (2005) *From the ape's dilemma to the weanling's dilemma: Early weaning and its evolutionary context*. *J Hum Evol* 48: 123-145.
- Kleiman, D.G. y Malcolm, J.R. (1981) *The evolution of male parental investment in mammals*. En: *Parental care in Mammals* (Eds. Gubernick, D.J. y Klopfer, P.H.). Plenum Press, New York, p. 347–387.
- Koenig, A.; Borries, C.; Chalise, M.K. y Winkler, P. (1997) *Ecology, nutrition, and timing of reproductive events in an Asian primate, the Hanuman langur (*Presbytis entellus*)*. *J Zool* 243: 215-235.
- Kolliker, M. y Richner, H. (2001) *Parent-offspring conflict and the genetics of offspring solicitation and parental response*. *Anim Behav* 62: 395-407.
- Kovach, W.L. (2012) *Oriana-Circular statistics for Windows, ver. 4.01*. Pentraeth: Kovach Computing 670 Services.

- Kowalewski, M.M. (2007) *Patterns of affiliation and co-operation in howler monkeys: An alternative model to explain social organization in non-human primates*. Ph. D. thesis. Anthropology, University of Illinois at Urbana-Champaign, USA.
- Kowalewski, M.M. y Zunino, G.E. (2004) *Birth seasonality in *Alouatta caraya* in northern Argentina*. *Int J Primatol* 25: 383-400.
- Kowalewski, M.M. y Garber, P.A. (2010) *Mating promiscuity and reproductive tactics in female black and gold howler monkeys (*Alouatta caraya*) inhabiting an island on the Parana River, Argentina*. *Am J Primatol* 72: 734-748.
- Langer, P. (2003) *Lactation, weaning period, food quality, and digestive tract differentiations in *Eutheria**. *Evolution* 57:1196-1215.
- Langer, P. (2008) *The phases of maternal investment in eutherian mammals*. *Zoology* 111: 148-162.
- Lazarus, J. y Inglis, I.R. (1986) *Shared and unshared parental investment, parent-offspring conflict and brood size*. *Anim Behav* 34: 1791-1804.
- Lee, P.C. (1987a) *Nutrition, fertility, and maternal investment in primates*. *J Zool* 213: 409-422.
- Lee, P.C. (1987b) *Allomothering among African elephants*. *Anim Behav* 35: 278-291.
- Lee, P.C. (1996) *The meaning of weaning: Growth, lactation, and life history*. *Evol Anthropol* 5:87-96.
- Lee, P.C.; Majluf, P. y Gordon, U. (1991) *Growth, weaning, and maternal investment from a comparative perspective*. *J Zool* 225: 99-114.
- Leigh, S.R. (1994) *Ontogenetic correlates of diet in anthropoid primates*. *Am J Phys Anthropol* 94: 499-522.
- Leland, L.; Struhsaker, T.T. y Butynski, T.M. (1984). *Infanticide by adult males in three primates species of Kibale forest, Uganda: a test of hypotheses*. En: *Infanticide: Comparative and evolutionary perspectives* (Hausfater, G. y Hrdy, S.B.). Alinde, New York, p. 151-172.
- Li, T.; Ren, B.; Li, D.; Zhu, P. y Li, M. (2013) *Mothering style and infant behavioral development in Yunnan Snub-Nosed monkeys (*Rhinopithecus bieti*) in China*. *Int J Primatol* 34: 681-695.
- Locke-Haydon, J. y Chalmers, N.R. (1983) *The development of infant-caregiver relationships in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*)*. *Int J Primatol* 4: 63-81.
- Lumsden, C.J. (1984) *Parent-offspring conflict over the transmission of culture*. *Ethol Sociobiol* 5: 111-129.
- Lyall, Z. (1996) *The early development of behavior and independence in howler monkeys, *Alouatta palliata mexicana**. *Neotropical Primates* 4: 4-8.
- Mack, D. (1979) *Growth and development of infant red howling monkeys (*Alouatta seniculus*) in a free-ranging population*. En: *Vertebrate ecology in the Northern Neotropics* (Ed. Eisenberg, J.). Smithsonian Institution Press, Washington DC, p. 127-136.
- MacKinnon, K.C. (2005) *Food choice by juvenile capuchin monkeys (*Cebus capucinus*) in a tropical dry forest*. En: *New perspectives in the study of mesoamerican primates: Distribution, ecology, behavior, and conservation* (Eds. Estrada, A.; Garber, P.A.; Pavelka, M.S.M. y Leucke, L.). Springer, New York, p. 349-365.
- Maestriperi, D. (1994) *Mother-infant relationships in three species of macaques (*Macaca mulatta*, *M. nemestrina*, *M. arctoides*). I. Development of the mother-infant relationship in the first three months*. *Behaviour* 131: 75-96.

- Maestriperri, D. (1995) *Maternal responsiveness to infant distress calls in stumptail macaques*. *Folia Primatol* 64: 201-206.
- Maestriperri, D. (2002) *Parent-offspring conflict in Primates*. *Int J Primatol* 23: 923-951.
- Maestriperri, D.; Ross, S.K. y Megna, N.L. (2002) *Mother-infant interactions in western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*): Spatial relationships, communication, and opportunities for social learning*. *J Comp Psychol* 116: 219-227.
- Matsumura, S. y Okamoto, K. (1997) *Factors affecting proximity among members of a wild group of moor macaques during feeding, moving, and resting*. *Int J Primatol* 18: 929-940.
- Mc Dade, T.W. (2001) *Parent-offspring conflict and the cultural ecology of breast-feeding*. *Hum Nature* 12: 9-15.
- McNeilly, A.S.; Galsier, A. y Howie, P.W. (1985) *Endocrine control of lactational infertility. I*. En: *Maternal nutritional and lactational infertility* (Ed. Dobbing, J.). Raven Press, New York, p. 1-24.
- Milligan, L.A.; Gibson, S.V.; Williams, L.E. y Power, M.L. (2008) *The composition of milk from Bolivian squirrel monkeys (*Saimiri boliviensis boliviensis*)*. *Am J Primatol* 70: 35-43.
- Milton, K. (1980) *The foraging strategy of howler monkeys: A study in Primate economics*. Columbia University Press, New York.
- Miner, B.G.; Sultan, S.E.; Morgan, S.G.; Padilla, D.K. y Relyea, R.A. (2005) *Ecological consequences of phenotypic plasticity*. *Trends Ecol Evol* 20: 685-692.
- Miranda, J.M.D.; Aguiar, L.M.; Ludwig, G.; Moro-Rios, R.F. y Passos, F.C. (2005) *The first seven months on an infant of *Alouatta guariba (Humboldt)* (Primates, Atelidae): Interactions and the development of behavioral patterns*. *Rev Bras Zool* 22: 1191-1195.
- Mitani, J. C. y Watts, D. (1997) *The evolution of non-maternal caretaking among Anthropoid Primates: Do helpers help?*. *Behav Ecol Sociobiol* 40: 213-220.
- Nash, L.T. (1978) *The development of the mother-infant relationship in wild baboons (*Papio anubis*)*. *Anim Behav* 26: 746-759.
- Neiff, J.J. (1990) *Ideas para la interpretación ecológica del Paraná*. *Interciencia* 15: 424-441.
- Neiff, J.J.; Reboratti, H.J.; Gorlero, M.C. y Basualdo, M. (1985) *Impacto de las crecientes extraordinarias sobre los bosques fluviales del bajo Paraguay*. *Boletín de la Comisión Especial del Río Bermejo* 4: 13-31.
- Nicolson, N.A. (1982) *Weaning and the development of independence in olive baboons*. *Diss Abstracts Int* A43: 495.
- Nicolson, N.A. (1987) *Infants, mothers and other females*. En: *Primate societies* (Eds. Smuts, B.B.; Cheney, D.L.; Seyfarth, R.M.; Wrangham, R.W. y Struhsaker, T.T.). University of Chicago Press Chicago, p. 330-342.
- Nicolson, N.A. (1991) *Maternal behavior in human and nonhuman primates*. En: *Understanding behavior: What primate studies tell us about human behavior* (Eds. Loy, J.D. y Peters, C.B.). Oxford University Press, New York, p. 17-50.
- Nowell, A.A. y Fletcher, A.W. (2007) *Development of independence from the mother in *Gorilla gorilla gorilla**. *Int J Primatol* 28: 441-455.
- O'Brien, T.G. y Robinson, J.G. (1991) *Allomaternal care by female wedge-capped capuchin monkeys: Effects of age, rank and relatedness*. *Behaviour* 119: 30-50.

- Odalia-Rimoli, A. y Otta, E. (1997) *The mother-infant spatial relationship as a measure of the development of the offspring's independence in the muriqui (Brachyteles arachnoides)*. A Primatologia no Brasil 5:15-27.
- Oftedal, O.T. (1984) *Milk composition, milk yield and energy output at peak lactation: A comparative review*. Symp Zool S 51: 33-85.
- Oftedal, O.T. (1985) *Pregnancy and lactation*. En: *The bioenergetics of wild herbivores* (Eds. Hudson, R.J. y White, R.G.). C.R.C. Press, Boca Raton, p. 215-238.
- Oklander, L.I. (2007) *Estructura social y relaciones de parentesco en poblaciones silvestres de monos aulladores (Alouatta caraya) del noreste argentino*. Tesis de Doctorado. Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Overdorff, D.J.; Merenlender, A.M.; Talata, P.; Telo, A. y Forward, Z.A. (1999) *Life history of Eulemur fulvus rufus from 1988-1998 in southeastern Madagascar*. Am J Phys Anthropol 108: 295-310.
- Parker, G.A. y Macnair, M.R. (1978) *Models of parent-offspring conflict. I. Monogamy*. Anim Behav 26: 97-110.
- Parker, G.A. y Macnair, M.R. (1979) *Models of parent-offspring conflict. IV. Suppression: evolutionary retaliation by the parent*. Anim Behav 27: 1210-1235.
- Pastor-Nieto, R. (2004) Recomendaciones generales para el manejo de monos aulladores y araña huérfanos víctimas del tráfico ilegal. WRPRC Primate Information Network (PIN): 1-7.
- Pavé, R.; Pekar, S.M.; Raño, M.; Ramirez Orjuela, C.; Zunino, G.E. y Kowalewski, M.M. (2009) *Nectar-feeding on an exotic tree (Grevillea robusta) by Alouatta caraya and its possible role in flower pollination*. Neotropical Primates 16: 61-64.
- Pavé, R.; Kowalewski, M.M.; Pekar, S.M. y Zunino, G.E. (2010a) *Preliminary study of mother-offspring conflict in Alouatta caraya*. Primates 51: 221-226.
- Pavé, R.; Kowalewski, M.M. y Zunino, G.E. (2010b) *Adoption of an orphan infant in wild black and gold howler monkeys (Alouatta caraya)*. Mastozoología Neotropical 17:171-174.
- Pavé, R.; Kowalewski, M.M.; Garber, P.A.; Zunino, G.E.; Fernandez, V.A. y Pekar, S.M. (2012) *Infant mortality in Alouatta caraya (Black-and-gold howlers) living in a flooded forest in Northeastern Argentina*. Int J Primatol 3: 937-957.
- Peaker, M. (1989) *Evolutionary strategies in lactation: Nutritional implications*. P Nutr Soc 48: 53-57.
- Pekar, S.; Kowalewski, M.M.; Pavé, R. y Zunino, G.E. (2006) *Evidencia de infanticidio en Alouatta caraya en el nordeste argentino*. XXII Reunión Argentina de Ecología, Córdoba, Argentina.
- Pekar, S.; Kowalewski, M.M.; Pavé, R. y Zunino, G.E. (2008) *Births in wild black and gold howler monkeys (Alouatta caraya) in northern Argentina*. Am J Primatol 70: 1-5.
- Podgaiski, L. y Assis Jardim, M. (2009) *Early behavioral development of a free-ranging howler monkey infant (Alouatta guariba clamitans) in Southern Brazil*. Neotropical Primates 16: 27-31.
- Power, M.L.; Verona, C.E.; Ruiz-Miranda, C. y Oftedal, O.T. (2008) *The composition of milk from free-living common marmosets (Callithrix jacchus) in Brazil*. Am J Primatol 70:78-83.
- Prates, H.M. y Bicca-Marques, J.C. (2008) *Age-sex analysis of activity budget, diet, and positional behavior in Alouatta caraya in an orchard Forest*. Int J Primatol 29: 703-715.
- Pugesek, B.H. (1990) *Parental effort in the California gull: tests of parent-offspring conflict theory*. Behav Ecol Sociobiol 27: 211-215.

- Pusey, E.A. (1983) *Mother-offspring relationships in chimpanzees after weaning*. *Animal Behavior* 31:363–377.
- Raguet-Schofield, M.L. (2010) *The ontogeny of feeding behavior of Nicaraguan mantled howler monkeys (Alouatta palliata)*. PhD. Urbana-Champaign: University of Illinois.
- Raguet-Schofield, M. y Pavé, R. Aceptado. *An ontogenetic framework for Alouatta: Infant development and evaluating models of life history*. In: *Howler Monkeys: Examining the Evolution, Physiology, Behavior, Ecology and Conservation of the Most Widely Distributed Neotropical Primate* (Eds. Kowalewski, M.; Garber, P.A.; Cortés-Ortiz, L.; Urbani, B. y Youlatos, D.). *Developments in Primatology: Progress and Prospects*, Springer.
- Rauter, C.M. y Moore, A.J. (1999) *Do honest signaling models of offspring solicitation apply to insects?* *Proc R Soc Lond* 266: 1691-1696.
- Raño, M. (2010) *Determinantes del desplazamiento diario en monos aulladores negros y dorados (Alouatta caraya)*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
- Reitsuma, L.J. (2012) *Introducing fecal stable isotope analysis in Primate weaning studies*. *Am J Primatol* 74: 926–939.
- Riedman, M.L. (1982) *The evolution of alloparental care and adoption in birds and mammals*. *Q Rev Biol* 57: 405-435.
- Robinson, J.G. (1988) *Demography and group structure in wedge-capped capuchin monkeys, Cebus olivaceus*. *Behaviour* 104:202-232.
- Rosenberger, A.L. y Matthews, L.J. (2008) *Oreonax - not a genus*. *Neotropical Primates* 15: 8-12.
- Ross, C. (1998) *Primate life histories*. *Evol Anthropol* 6: 54-63.
- Ross, C. y MacLarnon, A. (2000) *The evolution of non-maternal care in Anthropoid Primates: A test of the hypotheses*. *Folia Primatol* 71:93-113.
- Rotundo, M.; Fernandez-Duque, E. y Dixson, A.F. (2005) *Infant development and parental care in free-ranging Aotus azarai azarai in Argentina*. *Int J Primatol* 26: 1459-1473.
- Rumiz, D.I. (1990) *Alouatta caraya: Population density and demography in Northern Argentina*. *Am J Primatol* 21: 279-294.
- Rumiz, D.I. (1992) *Effects of demography, kinship, and ecology on the behavior of the red howler monkey, Alouatta seniculus*. PhD thesis. University of Florida.
- Rumiz, D.I.; Zunino, G.E.; Obregozo, M.L. y Ruiz, J.C. (1986) *Alouatta caraya: Habitat and resource utilization in northern Argentina*. En: *Current perspectives in primate social dynamics* (Eds. Taub, D.M. y King, F.A.). Van Nostrand Reinhold, New York, p. 175-193.
- Rylands, A.B.; Mittermeier, R.A. (2008) *The diversity of the NewWorld primates: an annotated taxonomy*. En: *South American primates: comparative perspectives in the study of behavior, ecology, and conservation* (Eds. Garber, P.A.; Estrada, A.; Bicca-Marques, J.C.; Heymann, E.W. y Strier, K.B.). Springer, New York, NY. 23–54.
- Sayers, K. y Norconk, M.A. (2008) *Himalayan Semnopithecus entellus at Langtang National Park, Nepal: Diet, activity patterns, and resources*. *Int J Primatol* 29: 509-530.
- Schneider, E.C.; Hunter, L.F. y Horwich, R.H. (1999) *Adoption of a young juvenile in black howler monkeys (Alouatta pigra)*. *Neotropical Primates* 7: 47-51.

- Schneider, H. (2000) *The current status of New World monkey phylogeny*. An Acad Bras Cienc 72: 165-172.
- Schino, G.; Majolo, B.; Ventura, R. y Troisi, A. (2001) *Resumption of sexual activity affects mother-infant interactions in Japanese macaques*. Behaviour 138: 261-275.
- Schon Ybarra, M.A. (1986) *Loud calls of about male howling monkeys (Alouatta seniculus)*. Folia Primatol 47: 204-216.
- Sekulic, R. (1983) *Spatial relationships between recent mothers and other troop members in red howler monkeys (Alouatta seniculus)*. Primates 24: 475-485.
- Serio-Silva, J. y Rodriguez-Luna, E. (1994) *Howler monkey (Alouatta palliata) behavior during the first weeks of life*. Universidad Veracruzana, Veracruz, Mexico.
- Shoemaker, A. (1979) *Reproduction and development of the Black howler monkey Alouatta caraya at Columbia Zoo*. Int Zoo Yearbook 19: 150-155.
- Siegel, S. y Castellan, N. J. (1988) *Nonparametrical statistics for the behavioral sciences*. McGraw-Hill, Inc, New York.
- Silk, J.B. (1999) *Why are infants so attractive to others? The form and function of infant handling in bonnet macaques*. Anim Behav 57: 1021-1032.
- Silk, J.B. (2005) *The evolution of cooperation in Primate groups*. En: *Moral sentiments and material interests: On the foundations of cooperation in economic life* (Eds. Gintis, H.; Bowles, S.; Boyd, R. y Fehr, E.). MIT Press, Cambridge, p. 43-74.
- Silk, J.B.; Rendall, D.; Cheney, D.L. y Seyfarth, R.M. (2003) *Natal attraction in adult female baboons (Papio cynocephalus ursinus) in the Moremi Reserve, Botswana*. Ethology 109: 627-644.
- Smiseth, P.T.; Wright, J. y Kolliker, M. (2008) *Parent-offspring conflict and co-adaptation: Behavioural ecology meets quantitative genetics*. Proc R Soc B 275: 1823-1830.
- Sokal, R.R. y Rohlf, F.J. (1995) *Biometry: The principles and practice of statistics in biological research*. Freeman, New York.
- Stamps, J.; Clark, A.; Arrowood, P. y Kus, B. (1985) *Parent-offspring conflict in budgerigars*. Behaviour 94: 1-40.
- Stanford, C. (1992) *The costs and benefits of allomothering in wild capped langurs (Presbytis pileata)*. Behav Ecol Sociobiol 30: 29-34.
- StatSoft, Inc. 2004. STATISTICA (Data analysis software system), version 7.0. Tulsa, USA.
- Strier, K.B. (1996) *Male reproductive strategies in New World primates*. Hum Nature 7: 105-123.
- Strier, K.B. (2000) *Primate Behavioral Ecology*. Allyn and Bacon, Boston.
- Tarnaud, L. (2004) *Ontogeny of feeding behavior of Eulemur fulvus in the dry forest of Mayotte*. Int J Primatol 25: 803-824.
- Treves, A.; Drescher, A. y Snowdon, C.T. (2003) *Maternal watchfulness in black howler monkeys (Alouatta pigra)*. Ethology 109: 135-146.
- Trillmich, F. y Wolf, J.B.W. (2008) *Parent-offspring and sibling conflict in Galápagos fur seals and sea lions*. Behav Ecol Sociobiol 62: 363-375.
- Trivers, R.L. (1972) *Parental investment and sexual selection*. En: *Sexual selection and the descent of man 1871-1971* (Ed. Campbell, B.). Chicago Aldine, p. 136-179.
- Trivers, R.L. (1974) *Parent-offspring conflict*. Am Zoologist 14: 249-264.

- van Lawick-Goodall, J. (1967) *Mother-offspring relationships in free-ranging chimpanzees*. En: *Primate Ethology* (Ed. Morris, D). Weidenfeld and Nicolson, London, p. 287-346.
- van Schaik, C.P. (1989) *The ecology of social relationships amongst female primates. I Comparative Socioecology*. En: *The Behavioural Ecology of Humans and Other Mammals* (Eds. Standen, V. y Foley, R.A.). Blackwell Scientific Publications, Oxford, p. 195-218.
- Villaseñor, E. y Drummond, H. (2007) *Honest begging in the blue-footed booby: signaling food deprivation and body condition*. *Behav Ecol Sociobiol* 61: 1133-1142.
- Volampeno, M.S.N.; Masters, J.C. y Downs, C.T. (2011) *Life history traits, maternal behavior and infant development of blue-eyed black lemurs (Eulemur flavifrons)*. *Am J Primatol* 73: 474-484.
- Watts, D.P. (1985) *Observations on the ontogeny of feeding behavior in mountain gorillas (Gorilla gorilla beringei)*. *Am J Primatol* 8:1-10.
- Whitehead, J.M. (1986) *Development of feeding selectivity in mantled howling monkeys, Alouatta palliata*. En: *Primate ontogeny, cognition and social behavior* (Eds. Else, J.G. y Lee, P.C.). Cambridge University Press, New York, p 105-117.
- Williams, G.C. (1966) *Adaptation and natural selection*. 1º ed. Princeton University Press, Princeton.
- Wright, P.C. (1990) *Patterns of paternal care in primates*. *Int. J. Primatol.* 11: 89-102.
- Zar, J.H. (1999) *Biostatistical analysis*. 4ª Edición. Prentice Hall, New Jersey.
- Zhao, Q.; Tan, C.L. y Pan, W. (2008) *Weaning age, infant care, and behavioral development in Trachypithecus leucocephalus*. *Int J Primatol* 29: 583-591.
- Zunino, G.E. (1989) *Hábitat, dieta y actividad del mono aullador negro (Alouatta caraya) en el Noreste de Argentina*. *Boletín Primatológico Latinoamericano* 1(1): 74-97.
- Zunino, G.E. (1996) *Análisis de nacimientos en Alouatta caraya (Primates, Cebidae), en el noreste de la Argentina*. *Museo Argentino de Ciencias Naturales. Extra* 133 (Nueva Serie): 1-10.
- Zunino, G.E.; Chalukian, S.C. y Rumiz, D.I. (1986) *Infanticide and infant disappearance related to male take over in groups of Alouatta caraya*. *Primatologia no Brasil* 2: 185-190.
- Zunino, G.E.; Gonzalez, V.; Kowalewski, M.M. y Bravo, S.P. (2001) *Alouatta caraya. Relations among habitat, density and social organization*. *Primate Report* 61: 37-46.
- Zunino, G.E.; Kowaleski, M.M.; Oklander, L. y Gonzalez, V. (2007) *Habitat fragmentation and population size of the black and gold howler monkey (Alouatta caraya) in a semideciduous forest in northern Argentina*. *Am J Primatol* 69: 966-975.
- Zuur, A.F.; Ieno, E.N.; Walker, N.J.; Saveliev, A.A. y Smith, G.M. (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, New York.