

VOLUMEN 7-5

ISSN 0210-5985

NUMERO ESPECIAL, 1980

DOÑANA

ACTA VERTEBRATA

EL ARAGUATO ROJO

(*ALOUATTA SENICULUS*)

por

FRANCISCO BRAZA

Revista de Vertebrados
de la Estación Biológica de Doñana
(Consejo Superior de Investigaciones Científicas)

CALLE DE PARAGUAY, 1.—SEVILLA
ESPAÑA

REVISTA DE VERTEBRADOS DE LA ESTACION BIOLOGICA DE DOÑANA

Iniciada por el Prof. Dr. J.A. Valverde, Director Honorario

Director:

Dr. J. Castroviejo

Secretaria de Redacción:

Ana C. Andreu

PUBLICACIONES DE LA ESTACION BIOLOGICA DE DOÑANA

Serie de Monografías:

- N.º 1. José A. Valverde. 1967. "Estructura de una comunidad de Vertebrados terrestres".
- N.º 2. Fernando Alvarez. 1973. "Comportamiento social y hormonas sexuales en *Saimiri sciureus*".
- N.º 3. Javier Castroviejo. 1975. "El Urogallo en España".

Números especiales de Doñana Acta Vertebrata:

- 7-3. Miguel Delibes. 1980. "El lince ibérico. Ecología y comportamiento alimenticios en el Coto Doñana, Huelva".
- 7-4. Carlos M. Herrera. 1980. "Composición y estructura de dos comunidades mediterráneas de passeriformes".
- 7-5. Francisco Braza. 1980. "El Araguato rojo".
- 7-6. Tomás de Azcárate. 1980. "Sociobiología del capibara".

Para intercambio con otras publicaciones dirigirse al Editor, calle de Paraguay, 1 - 2, Sevilla (España).

For exchange with other publications contact the Editor, Paraguay St. No. 1 - 2, Sevilla - Spain.



Consejo Superior
de Investigaciones Científicas

DOÑANA

ACTA VERTEBRATA

VOLUMEN 7, N.º 5

EL ARAGUATO ROJO

(ALOUATTA SENICULUS)

por

FRANCISCO BRAZA

Estación Biológica de Doñana - Sevilla

Sevilla. 1980

Depósito Legal: SE - 87 - 1977

GRAFICAS RUBLAN, Romera, 7 - DOS HERMANAS (Sevilla), 1980

A mis padres

PRESENTACION

Dudé largamente sobre el título que debían llevar las líneas que siguen o la conveniencia de escribir algo en la cabecera de esta monografía científica.

Al fin he optado por ambas cosas con la esperanza y el deseo de que consiga explicar por qué las deslizo precisamente al inicio del estudio del Dr. F. Braza.

Inicio es aquí un concepto importante, pues dicho estudio es la demostración de que los científicos de Doñana habían iniciado algo nuevo como era, para ellos, las investigaciones de campo en el área neotropical. Además, hay otro aspecto novedoso, se ha abierto brecha en América usando como Caballo de Troya precisamente una ciencia joven, la etología, apenas desarrollada en nuestra área cultural.

Lo que sigue no va dirigido a la “Biología del Aragüato rojo (*Alouatta seniculus*)” o, mejor dicho, no solamente a esta monografía, sino a presentar una idea o intención que con ella se inicia.

Intención que hace cerca de dos lustros era tan fácil de enunciar como difícil de realizar. Se trataba de que los científicos de Doñana pudieran llevar a cabo trabajos de campo en América y de que a los Hispanoamericanos les fuera posible hacer lo mismo en el Coto. Todas las facilidades que la existencia de Doñana brindaba en este sentido se tornaban dificultades cuando se pensaba en las extensas e inaccesibles áreas selváticas de la América tropical. Arrancar significaba establecer relaciones personales y directas para que los canales o vías de cooperación existentes se hiciesen funcionales o para que, por desbordamiento, se abriesen otros cauces nuevos, aun a riesgo de ser considerados atípicos o heterodoxos.

Sobran motivos que justifican el interés y la oportunidad de esta andadura en el área neotropical, cuyos límites coinciden con los de Iberoamérica. Por una parte encierra una de las faunas más ricas y desconocidas del mundo. Por otra, y debido a razones culturales e históricas so-

bre las que no es necesario insistir, los que hablamos español tenemos, de partida, enormes facilidades para trabajar en cualquiera de los 23 países que componen nuestra comunidad.

Debía tenerse también en cuenta el hecho de que Doñana constituye una extraordinaria base de pruebas y experiencias para todos los interesados en la investigación y conservación de la naturaleza.

Los que trabajamos en Doñana habíamos considerado, y los hechos nos dieron la razón, que lo allí aprendido podría ser aplicado de alguna forma en el Nuevo Mundo y que por otra parte nuestras investigaciones en América nos daría una inapreciable experiencia. De la misma forma pensábamos que los Hispanoamericanos podrían enseñarnos mucho y aprovechar algo de su estancia en Doñana. En conjunto estos intercambios habrían de producir un enriquecimiento mutuo que a todos beneficiaría.

En contra de lo que podría parecer lo que acabamos de decir no es innecesario, ni mucho menos; encuadra por el contrario la situación que se daba hace unos pocos años, cuando apenas se había llevado a cabo cooperación alguna entre España e Iberoamérica en el área de la fauna de vertebrados y conservación de la naturaleza. En realidad no era más que el mantenimiento de una situación que se arrastraba desde largo tiempo y por lo tanto nada nuevo. El que, sin embargo, se pudiera dar esta situación señala una preocupante falta de contacto real entre nuestros países en áreas de gran importancia e indican, de alguna forma, lo retórico y vacío de contenido que eran a veces las relaciones existentes.

Ningún trabajo mejor que el del Dr. Braza para ilustrar los inicios de nuestra actividad en América. Ello se debe a su carácter pionero por ser el primero de los biólogos de Doñana que allí trabajó, versar sobre la etología de primates e iniciar una etapa de cooperación regular que continúa en nuestros días.

La primera visita a El Frío la realicé con el Dr. F. Rodríguez de la Fuente, hace ya tiempo, en Marzo de 1973. Mi contacto con aquella naturaleza increíble hizo cristalizar en este área singular el conjunto de ideas e inquietudes, intensas pero inconexas que bullen en la cabeza de cualquier naturalista europeo respecto al neotrópico. Ví claro que debíamos contribuir al conocimiento y conservación de aquella fauna, aunque no se me ocurría cómo, pues llevar a cabo investigaciones de campo en estos biomas me parecía, por aquél entonces, más difícil e improbable de lo que hoy se me antoja, y no exagero, tomar parte en un programa especial.

No existían fondos ni vías para obtenerlos, Doñana y la Estación Biológica estaban en una situación apurada, sin ley, sin personal y apenas medios, y con su director, el Dr. Valverde, gravemente enfermo. Sobre el Coto, que exigía todas las atenciones y absorbía todas las ener-

gías, pesaban serias amenazas como autopistas, planes agrarios, colonización, etc..., aparte, claro está, de la vorágine de intereses económicos, corporativos y políticos.

Contaba, sin embargo, con lo esencial. Por una parte unos jóvenes biólogos de enorme valía y con una vocación a toda prueba. Por otra parte D. Iván Darío Maldonado y sus hijos Alvaro y Juan, a quienes conocí gracias a Félix Rodríguez de la Fuente, dispuestos a no escatimar ayuda para que se iniciase esta nueva andadura en su Hato. En los primeros meses de 1974 yo había vuelto ya al Llano y para mediados de este año Alvaro Maldonado nos había visitado en Doñana, donde convivimos las líneas maestras de nuestro trabajo en el Frío.

Desde un comienzo nuestro apoyo en España fué la completa libertad de acción otorgada por el CSIC, así como el entusiasmo y apoyo que, de acuerdo con sus posibilidades, nos brindó el Instituto de Cultura Hispánica, hoy Instituto de Cooperación Iberoamericana y el Ministerio de Educación y Ciencia mediante el Programa Internacional de Cooperación en Iberoamérica.

Las investigaciones de campo pudieron al fin iniciarse en 1975. Para mayo de este mes, Braza, que fué el primero en comenzar un proyecto, justamente el que yo presento ahora, estaba ya en el Hato. En agosto comenzó C. Ibáñez su estudio sobre los quirópteros y ambos pudieron contar también desde entonces con la ayuda de Franca Jordá, auxiliar inestimable para su trabajo científico. Luego llegaron Solís Fernández, mi hermano Santiago y Ginés López para estudiar la vegetación, Tomás Azcárate para la etología del carpincho o chigüire, José Ayarzagüena para la biología del caimán de anteojos o babo, Cristina Ramo para el galápagos llanero, Luis Clemente para edafología, Eduardo Aguilera para los ibis, Pablo Jodra para el venado, etc.

Las mayores complicaciones con que topamos para desarrollar nuestra labor se derivaban de las elementales condiciones en que la misma debía desarrollarse. Braza permaneció solo los primeros meses, sin vehículo u otros medios de transporte, sin sueldo, sin cuarto de trabajo y con una fuerte amebiasis. No por eso dejó de hacer su trabajo con método y con rigor, entre los calores y los mosquitos del Llano, ora cuarteado por el sol, ora inundado por las lluvias.

Su humor y su firmeza, en estos meses largos y primerizos, fueron esenciales para el afianzamiento de nuestro programa de estudio de los vertebrados en Los Llanos y sin su actitud probablemente no se hubieran siquiera iniciado las investigaciones —de ellas cinco tesis y las tesis— de científicos españoles y venezolanos que siguieron en tropel.

A partir de 1976 la situación comenzó a mejorar. En primer lugar debe mencionarse la actitud comprensiva, de mecenas, de los Sres. Maldonado; sin ellos poco se hubiera podido hacer; suministraron caba-

llos, un todo-terreno, una vivienda de biólogos con anexos para laboratorios, dos ayudantes de campo, comida para los que allí trabajábamos y un largo etcétera. Sin contar además la más inapreciable de sus contribuciones, haber conservado durante tres generaciones la naturaleza de las 80.000 Has. de El Frío para que la humanidad pueda enriquecerse en la contemplación y el estudio de este trozo de Llano singular.

La excelente monografía de Braza, a la cual seguirán otras sobre zoología neotropical, me ha permitido dar cuenta de la apertura por la Estación Biológica de Doñana de esta nueva línea de trabajo y demostrar nuestro agradecimiento a las personas e instituciones que la han hecho realidad. Creo que con ello se justifica el porqué y el dónde de esta presentación.

Doñana, Noviembre de 1981
JAVIER CASTROVIEJO

INDICE

INTRODUCCION	9
Los primates y los monos aulladores	9
Los Llanos de Sudamérica	15
Area de estudio	17
Clasificación y distribución del araguato	24
BIOMETRIA	31
Morfología externa	31
Anatomía interna	34
Craneometría	41
Análisis multivariante	48
DIETA ALIMENTICIA	67
REPRODUCCION	77
RELACIONES INTERESPECIFICAS	81
Predación	81
Interacciones de evitar	82
Interacciones de amenaza y defensa	83
Indiferencia	85
Parasitismo	85
ETOGRAMA	87
Agresión-sumisión	87
Amigable	93
Sexual	95
Alarma	96
Marcaje	99
Juego	101
Materno-filial	101
Exploración	102
Alimentación	103

Locomoción	104
Mantenimiento	104
PERFIL GLOBAL DEL COMPORTAMIENTO.....	121
Agresión-sumisión	121
Amigable.....	125
Alarma	125
Marcaje	125
RITMO DE ACTIVIDAD	127
CARACTERISTICAS DEL GREGARISMO	137
USO DEL ESPACIO	147
CONCLUSIONES	161
RESUMEN	165
SUMMARY.....	167
AGRADECIMIENTOS.....	169
BIBLIOGRAFIA.....	171

INTRODUCCION

LOS PRIMATES Y LOS MONOS AULLADORES

En la relación hombre-animales, los miembros de nuestro grupo zoológico —los primates— han despertado interés desde muy antiguo. En diferentes culturas han tenido los monos un valor mitológico, tal ha sido el caso de Egipto, India, Amazonas e Indonesia.

Aunque ya en el siglo II. a.C. Galeno les concedió un interés científico en sus estudios anatómicos, este interés decreció, ya que en nuestra cultura occidental los primates fueron sobre todo considerados como caricaturas humanas, por lo que habrían de transcurrir siglos hasta que Tysson, discípulo de Vesalius, en el siglo XVI devolviera el interés científico hacia los primates con sus estudios anatómicos sobre el chimpancé. Será finalmente con Darwin y la teoría evolutiva cuando este interés se centre definitivamente, al situar a los primates cercanos evolutivamente a los humanos y, por tanto, útiles en nuestro propio conocimiento.

El concepto evolutivo de adaptación se nutre del estudio de las relaciones de los animales con su ambiente natural. A este respecto, los primates han sido de los últimos grupos zoológicos estudiados, y lo han sido sobre todo por iniciativa de antropólogos y etólogos, quienes vieron en todo momento el comportamiento como parte del bagage de adaptaciones de los primates desenvolviéndose en su medio.

Los representantes más primitivos del orden, los prosimios, han sido los menos estudiados en campo, en gran parte debido a su pequeño tamaño y sus costumbres arborícolas y nocturnas, lo que dificulta la observación. Los estudios de Jolly (1966), Petter (1962, 1965, 1967), Martin (1972) y Charles-Dominique (1972) sobre lemúridos malgaches, aportan una visión del grupo como animales predominantemente insectívoros y poco gregarios.

Entre los simios, los cercopitécidos o monos del Viejo Mundo han sido los más estudiados en su ambiente natural. Este grupo de primates, que incluye

desde los arborícolas tropicales más típicos hasta los terrestres de sabana y mediterráneos, presenta dietas vegetariano-insectívoras, con excepción de los folívoros colobinos y los babuínos esporádicamente carnívoros. La organización social es también muy variada, con interacciones y comunicación muy elaboradas. Aquí aparecen desde harenes de un solo macho adulto a grandes grupos con individuos de todas las clases de edad y sexo. (Imanishi, 1963; Kummer y Kurt, 1963; Hall, 1968; Hall y Devore, 1965; Hall y Gartlan, 1965; Southwick, 1965; Sugiyama, 1965; Simonds, 1965; Jay, 1965; Struhsaker, 1967; Ripley, 1967; Sugiyama, 1967; Kummer, 1968; Gautier-Hion, 1973; Deag, 1974; Angst 1975).

Los póngidos o antropoides han sido motivo de intensos estudios, sobre todo en el caso del gorila y chimpancé. El estudio del orangután, gibón y siamang ha tropezado con las dificultades de observación que implican su mayor arborealidad. El grupo ocupa un hábitat de selva tropical o borde de la misma. Su alimentación incluye sobre todo frutos, con excepción del gorila, muy folívoro, y de los ocasionales hábitos carnívoros e incluso caníbales del chimpancé. El modelo de gregarismo incluye desde los pequeños grupos familiares del orangután, a la familia monógama de hilobatinos, el grupo cerrado de mediano tamaño del gorila y finalmente las agrupaciones laxas de varios tipos en el chimpancé. (Schaller 1963; Goodall, 1965, 1968; Reynolds y Reynolds, 1965; Ellefson 1968; Rodman, 1973; Horr, 1975).

Por último, los platirrinos o monos del Nuevo Mundo han recibido escasa atención. En los años treinta comenzaron a estudiarse algunas especies, sobre todo de *Alouatta* y *Ateles*, iniciándose un auge en el estudio del grupo en los años sesenta, lo que coincidió con el mayor interés general en la primatología de campo. Estos estudios se incrementaron enormemente en los años setenta, sobre todo en base a su conservación, ya que la recolección de ejemplares para fines biomédicos y comerciales estaba poniendo en grave peligro algunas poblaciones.

En estos 40 años de más intensa investigación, se han estudiado 13 géneros (*Alouatta*, *Aotus*, *Ateles*, *Cacajao*, *Callicebus*, *Callimico*, *Callithrix*, *Cebus*, *Lagothrix*, *Leontideus*, *Pithecia*, *Saguinus* y *Saimiri*), ignorándose por completo tres (*Brachyteles*, *Cebuella* y *Chiropotes*). Más concretamente, de las 64 especies vivientes de primates del Nuevo Mundo, sólo un 40% han recibido cierta atención, y de esta proporción, sólo un 17% del total de especies han sido objeto de estudios más rigurosos (Baldwin, 1977).

El hábitat general ocupado por este grupo es de selva tropical y selva semi-caduca, extendiéndose desde Centroamérica (Yucatán) al Norte de Argentina. Su alimentación es frugívoro-insectívora, con excepción de *Alouatta*, que sustituye insectos por hojas. En cuanto a organización social, de lo conocido hasta ahora se deduce la existencia de grupos de variado gregarismo: desde las fa-

milias monógamas de *Callicebus* a los grupos de varios machos y hembras de *Alouatta* y *Ateles* (pequeñas sociedades), hasta los grandes grupos de composición heterosexual de *Cebus* y *Saimiri*. (Mason, 1966; Eisenberg y Kuehn, 1966; Du Mond, 1968; Thorington, 1968; Moynihan, 1970; Freese, 1975; Baldwin y Baldwin, 1976; Thorington et al., 1976; Hernández-Camacho y Cooper, 1976; Eisenberg, 1976).

Centrándonos ya en los monos aulladores (*Alouatta*), la especie estudiada más a fondo ha sido *A. villosa*, que ha recibido atención desde los años treinta hasta finales de los sesenta. Esta especie se ha observado casi exclusivamente en Barro Colorado, en la Zona del Canal de Panamá. El estudio de *A. seniculus* y *A. caraya* comenzó en los años sesenta, extendiéndose las observaciones de la primera especie hasta la actualidad, permaneciendo completamente ignorados aún *A. guariba* y *A. belzebul*.

Entrando finalmente en detalle sobre el desarrollo cronológico de las observaciones y estudios sobre las distintas especies de *Alouatta*, presentamos a continuación los que a nuestro parecer destacan como más rigurosos e influyentes. Entre los científicos pioneros de América destaca sobre todo Gonzalo Fernández de Oviedo (1478-1557), quien puede considerarse como el primer naturalista del Nuevo Mundo. En su obra "Historia General y Natural de las Indias", de 1535, en un capítulo que denomina —"De los gatos monillos" relata observaciones que sin duda se refieren a los monos aulladores:

"... gatos monillos salvajes... monico... monillo... Quando los hombres de guerra de nuestros españoles van la tierra adentro en aquellas provincias de Castilla del Oro, e passan por algun bosque, donde hay de unos gatos grandes é negros (de los quales en la Tierra-Firme hay muchos é son malos é bravos), assí como ven a los chripstianos, los gatos dan voçes que parece que se apellidan, é en poco espacio se juntan muchos e vienen por encima de los árboles saltando de rama en rama e gritando..."

La siguiente cita pertenece también a uno de los primeros naturalistas, Pedro de Cieza de León (1518-1560) quien en su obra "Crónica del Perú" cita:

"... y otros monos tan grandes, que hacen tal ruido, que desde lejos los que son nuevos en la tierra piensan que es de puercos. Cuando los españoles pasan debajo de los árboles por donde los monos andan, quiebran ramas de los árboles y les dan con ellas, cocándoles y haciendo otros visajes..."

Entre los primeros cronistas del Brasil, Gabriel Soares de Sousa, en la segunda parte de su obra "Noticia do Brasil" (1587), en el capítulo CLV que titula "Que trata das castas do bugios e suas condiçoes" precisa por primera vez datos alimenticios, aunque en parte erróneos, de unos monos que sin duda son aulladores, diciendo:

"... No matos de Bahía se criam muitos bugios de diversas maneiras: a uns chaman guigós, que andam em bandos pelos arvôres, e como senten gente,

dao uns assobios com que se avisam uns aus outros, de maneira que em um momento corre a mora en espaço de uma légua, com que entendem que é entrada gente para se porem em salvo... estes bugios criam em tocas de árvores, de cujos frutos e da caça se mantém... Guaribas e outra casta de bugios que sao grandes e mui entendidos; estes tem barbas como un homem... se mantém de frutas e pássaros que toman; as femeas parem uma soa criança...”

También el Inca Garcilaso de la Vega, en sus “Comentarios Reales de los Incas” de 1609, dedica en su libro VIII varios comentarios sobre el comportamiento de los “monos y micos”, sin concretar especies.

Excelentes observaciones del comportamiento de *Alouatta villosa* las proporciona el capitán William Dampier en su obra “Voyages et descriptions”, publicada en el año 1700, (en Carpenter, 1934).

Bancroft, en su obra “An Essay on the Natural History of Guiana”, de 1769 aporta buenas descripciones de los araguatos, a los que llama “howling baboons”, sin duda refiriéndose a *Alouatta seniculus*.

Félix de Azara (1782-1801) es el primero en aportar descripciones morfológicas exactas y características sociales y comportamentales más científicas de aulladores, concretamente en *A. caraya*.

Humboldt (Humboldt y Bonpland, 1811, en Carpenter, 1934) se ocupa de *Simia (Alouatta) seniculus*, diciendo de ellos que son los primates más abundantes de la zona “tórrida” de Suramérica, proporcionando también ciertas observaciones de comportamiento.

En la publicación de Rengger (1830, en Carpenter, 1934) se encuentran los primeros datos de alimentación de *Alouatta*, concretamente de *A. caraya* en Paraguay, así como buenas descripciones de su comportamiento, en lo que coincide en gran parte con Azara.

Wallace (mediados del siglo XIX, en Carpenter, 1934) observó aulladores (probablemente *A. seniculus*) en el Amazonas y Río Negro, resaltando la importancia en la producción de sonido del “gran recipiente osificado y de gruesas paredes que tienen en la garganta” (hioides).

Flower (1864) proporciona la primera descripción del cráneo de *Mycetes (Alouatta) seniculus*.

Hensel (1867, en Carpenter, 1934) aporta también datos numéricos de gregarismo y territorialidad de aulladores en el sur de Brasil. Opuesto a Azara y Rengger, que aseguraban la existencia de una época de nacimientos, él afirma que las crías nacen a lo largo de todo el año.

Albrecht (1885) relaciona la estructura del *manubrium sterni* con el gran desarrollo del hioides en este género.

Goldman (1920, en Carpenter, 1934) cita la observación de coros de aullidos en Panamá (se trata pues de *A. villosa*).

Schultz (1921, en Hill, 1962) menciona la existencia de gemelos univiteli-

nos en *A. seniculus* en Guayana.

Chapman (1929, en Carpenter, 1934) proporciona datos concretos de gregarismo en *A. villosa*, así como una buena descripción del aullido.

Por fin, Carpenter (1934) dedica un intenso estudio a *A. villosa* durante 8 meses en Panamá, llegando a establecer mediante observación directa las clases de edad, proporcionando lista de piezas alimenticias consumidas y aportando datos sobre utilización del espacio (territorialidad), dinámica de poblaciones, tamaño y composición de grupos sociales, comportamiento reproductivo y maternal, clasificación de los sonidos emitidos y jerarquía de dominancia.

Las primeras observaciones publicadas de *A. seniculus* en los Llanos de Venezuela se deben a Racenis (1952), que relata su contacto con un grupo de 7 individuos, así como el contenido estomacal de uno de ellos (únicamente vegetales).

Un corto, pero detallado, estudio de *A. villosa* lo realizó Altmann (1959) en un grupo social, aportando información sobre alimentación, etograma de sonidos y su uso en territorialidad, ritmo de actividad y comportamiento reproductivo.

El tratamiento de craneometría y dentición de *Alouatta* lo hace sobre todo Schultz (1960).

Bernstein (1964), concentrándose en *A. villosa* de Barro Colorado, alcanza conclusiones relativas al ritmo de actividad, perfil general de cuantificación del comportamiento y utilización del espacio (área de campeo, área nuclear, rutas y quizá territorio).

Fooden (1964) analiza los contenidos estomacales de tres individuos colectados de *A. seniculus*, resultando folífago-frugívoros.

Pope (1966 a y 1966 b) y Malinow (1966) analizan una muestra de 261 ejemplares colectados de *A. caraya* en el norte de Argentina, proporcionando información relativa a biometría, reproducción, relación peso del cristalino-peso corporal y presencia de parásitos internos y externos.

Zingesser (1967, 1968) llega a conclusiones sobre dimorfismo sexual en *A. caraya* en base a la dentición, especialmente en el tamaño de la corona de los molares.

En 1968, la edición de la obra de Malinow sobre *Alouatta caraya* aporta numerosos datos sobre dentición, características fisiológicas y anatómicas, cariotipos, patología y características de poblaciones en el norte de Argentina, (Islas del Río Paraná).

Hladik y Hladik (1969) proporciona información sobre dieta alimenticia, relación entre alimentación y vegetación y uso del espacio de *Alouatta villosa*.

Hughins (1969) informa sobre nematodos parásitos de *A. seniculus* en Colombia.

Schön (1970) estudia la anatomía del aparato fonador de *Alouatta* y propone una teoría sobre la modulación del sonido.

Baldwin (1972) estudia durante diez semanas varios grupos de *Alouatta villosa* en el sur de Panamá, llegando a conclusiones sobre densidad de población, área de campeo y tamaño medio de los grupos.

Neville (1972 a y 1972 b) es el primer observador continuado de *Alouatta seniculus*, con un total de 15 meses de estudio de campo, en el Llano de Venezuela y en la Isla de Trinidad. Aquí se alcanzan conclusiones relativas a tamaño y composición de grupos, estructura matrifocal de los mismos, densidad de población, utilización del medio y comparación con otros representantes del género.

Baldwin (1973) analiza las interacciones materno-filiales en *Alouatta villosa* en el sur de Panamá.

Mittermeier (1973) realiza un censo de *A. villosa* en Barro Colorado con división de la población en grupos sociales, de los que registra las características numéricas, analiza el uso del espacio por los mismos, el ritmo de actividad diario y la influencia de las condiciones climáticas.

Freese (1975) analiza también la población de *A. villosa* aunque en el continente (Costa Rica); la comparación con los simpátridas *Cebus* y *Ateles* le lleva a sugerir una influencia de la movilidad diferencial, tamaño de grupos y utilización del hábitat sobre la extensión del área de distribución.

Hernández Camacho (1975) aporta información sobre *A. villosa* y *A. seniculus* en Colombia, apuntando la existencia de simpatria entre ambas especies.

Carvalho (1975) colecta y analiza ejemplares de *A. guariba*, aportando datos sobre alimentación (dieta exclusivamente vegetariana).

Izawa (1975, 1976) proporciona información referente a la alimentación, tamaño y composición de los grupos de *A. seniculus* en los ríos de Caquetá y Putumayo en el Alto Amazonas (Colombia), comparando los resultados con otras especies estudiadas por él en el campo y con datos anteriores. *A. seniculus* aparece en sus resultados como exclusivamente folífago-frugívoro.

Baldwin (1976) realiza un análisis detallado de los sonidos de *Alouatta villosa*, con un total de 26 elementos.

Neville (1976) censa varias especies de primates en selva tropical en Perú, entre ellas *A. seniculus*.

Coelho (1976, 1977) dedica intensos estudios a *Alouatta villosa* en Guatemala, alcanzando conclusiones sobre requerimiento y gasto energético en términos de comportamiento, composición y contenido energético de la dieta, densidad de población y productividad del hábitat. El alimento aparece como factor limitante de las poblaciones.

LOS LLANOS DE SUDAMERICA

Bajo el nombre de los Llanos se reconoce a la región sudamericana comprendida entre los meridianos 62° y 72° W y los paralelos 3° y 10° N; limitada al norte por la Cordillera de la Costa, a orillas del Mar Caribe, los Andes por el oeste y los ríos Orinoco y Guaviare con las montañas de la Comisaría de Vaupes de Colombia por el este y el sur respectivamente.

Esta región recibe precisamente el nombre de Llanos por tratarse de un paisaje abierto en que predomina la sabana. La primera mención de la palabra sabana fué hecha por Fernández de Oviedo en 1535:

“Este nombre, sabana, se dice a la tierra que está sin arboledas, pero con mucha e alta hierba, e baxa” (G. Fernández de Oviedo, 1851).

Beard (1953) y Walter (1969) definen la sabana como un ecosistema tropical caracterizado por un estrato de gramíneas con plantas leñosas dispersas de forma más o menos uniforme. Según estos autores, a la vegetación de gramíneas sin árboles, debe llamársele pastizal.

Tamayo (1964), Ramia (1967), Vareschi (1968) y Ojasti (1973) admiten como sabana a las extensiones del Llano que presentan gramíneas como vegetación dominante, con o sin árboles.

Actualmente, los Llanos incluyen los estados venezolanos de Monagas, Anzoátegui, Guárico, Cojedes, Portuguesa, Barinas y Apure, y los departamentos colombianos de Meta, Arauca y Vichada.

Los depósitos aluviales que los forman pertenecen al Plioceno-Pleistoceno (Beard, 1953), y como se puede deducir del curso de los ríos, los Llanos están ligeramente inclinados hacia el este y el sur, es decir, hacia la gran cuenca del Orinoco.

Myers, en 1930-31, viajó desde Caracas, vía S. Juan de los Morros, Ortiz, El Sombrero y Calabozo, hasta S. Fernando de Apure (Myers, 1933) y observó que a partir de la Cordillera de la Costa se encuentra una región serrana abrupta, ecológicamente próxima al resto de los Llanos. Posteriormente, el paisaje se va dulcificando y así, entre el Sombrero y Calabozo, nos encontramos con el denominado Llano Alto; una zona de transición entre la sabana abierta del sur y los bosques del norte y es al llegar a Calabozo cuando se entra en el verdadero Llano Bajo. Esta llanura —escribió Myers— es aún más abierta de lo que inspira la clásica descripción de los Llanos, de Humboldt: “una extensión de tierra sin límites aparentes, tan llana como el mar, con la confusa presencia de algunos árboles esparcidos en un horizonte apenas discernible”.

Debido a que relieve y geomorfología son los atributos que confieren mayor homogeneidad al paisaje de cada unidad geográfica, Sarmiento y Monasterio en su artículo “Corte ecológico del estado de Guárico” (1971), dividieron esta zona en las siguientes regiones ecológicas:

- 1.— Región serrana.
- 2.— Región colineana o del piedemonte.
- 3.— Región de mesas y sus derivaciones.
- 4.— Región de llanuras aluviales cuaternarias.
- 5.— Región de inundación y médanos.

Este esquema, muy nítido en el estado venezolano Guárico es válido para cualquier otra zona llanera.

Clima de los Llanos.

Según la Fig. 1, en la que se relacionan las estaciones húmeda y seca en los trópicos en relación con la latitud (Richards, 1964), en los Llanos correspondería una estación seca desde mediados de octubre hasta mediados de abril y las fuertes lluvias ocurrirían en los meses restantes, apareciendo una estación seca, corta entre los meses de Junio y Julio.

En cuanto a la temperatura, la media anual en zonas tropicales bajas oscila entre 20° y 28° C. y atendiendo de nuevo a la latitud (Richards, 1964) a esta región le correspondería una media anual de 26° o 27° C.

Siendo la temperatura constante a lo largo de todos los meses del año, la estacionalidad va a venir determinada por la presencia o ausencia de las lluvias.

La humedad relativa oscila desde 65 % al final de la estación seca, hasta valores que sobrepasan el 85 % , acercándose a la saturación en la época de las lluvias.

El viento, de gran importancia en el control de las relaciones entre agua y vegetación, presenta velocidades medias anuales normalmente inferiores a 5 Km/h, excediendo raramente valores de 12 Km/h.

Vegetación de los Llanos.

En la región de las mesas, la totalidad del área está cubierta de sabana de hierba en manchas, en donde ocasionalmente se observan árboles de *Curatella americana*, *Bowdichia virgiloides*, *Byrsonima crassifolia*, y *Roupala complicata*. El conjunto de estos árboles es conocido en Venezuela como "Chaparral", debido a que el árbol más abundante es el chaparro (*Curatella*) (Beard, 1953). Para esta región, Pittier (1942) recopiló 44 especies de hierbas, además de las otras 109 plantas comprendidas en la asociación sabana. De todas estas especies, las que a continuación citamos pueden considerarse como las más características:

- *Leptocoryphium lanatum*, dominante en tierra baja donde el suelo no es arenoso.

- *Trachypogon vestitus* y *Axonopus chrysodactylus*, ocupan depresiones donde la arena es más profunda.
- *Trachypogon montufori* y *T. plumosus*, se encuentran en zonas de arcilla o grava con alguna pendiente.

Los ríos que, describiendo meandros, atraviesan los Llanos en valles entre las mesas, están bordeados por morichales, es decir, por bosques de la palmera *Mauritia*. Pittier (1942) describe el típico morichal como sigue:

“... estas quebradas están marcadas al menos por densos matorrales, de los que sobresalen delgados moriches, al principio más o menos aislados, pero que pronto forman a ambos lados de la corriente un continuo cinturón de anchura variable”.

En el Alto Llano, el terreno es mucho más ondulado que en la región de las mesas, y el chaparral deja paso a un verdadero bosque deciduo estacional, que alterna con sabana arbolada, con *Curatella americana* y *Bowdichia virgiloides* o la palmera *Copernicia*, y con *Cymbopogon rufus* como hierba dominante.

En el Bajo Llano, *Cymbopogon rufus* siguen siendo, al principio, la hierba dominante, dejando paso en algunos sitios a *Andropogon condensatus*. En algunos lugares la sabana aparece sin árboles, en otros con *Copernicia* y en otros con *Curatella* y *Bowdichia*.

Cuando nos aproximamos más a los ríos Apure y Portuguesa, las llanuras muestran signos de inundación en la estación de lluvias y aparte del bosque galería a lo largo del río Portuguesa, y de un palmeral de *Copernicia* cerca de S. Fernando de Apure, en la ruta desde Camaguán hacia esta ciudad, en los bancos del río Apure, no se ven más que llanuras de *Paspalum fasciculatum*.

AREA DE ESTUDIO

El trabajo de campo fué realizado en el Hato del Frío, propiedad de Inversiones Venezolanas Ganaderas, de una extensión de unas 78.000 hectáreas (Veáse Fig. 2).

Esta propiedad se encuentra situada en la región del Alto Apure, entre las poblaciones de El Samán y Mantecal, pertenecientes al estado venezolano de Apure, a una latitud norte entre 7° 30' y 8° 00', y entre los ríos Guaritico y Apure al norte y el Cauagua como límite sur.

La llanura apureña forma parte de un geosinclinal antiguo que se elevó sobre el nivel del mar en el Mioceno, adquiriendo su fisionomía actual en el Cuaternario (Vila, en Ojasti 1973). Suelos arcillosos y arenosos policíclicos cubren todo el estado, excepto la parte montañosa occidental y las orillas del Orinoco, donde aparecen afloramientos aislados de rocas arcaicas.

El relieve general del estado es plano con una ligera pendiente de oeste a

este, que en el Hato del Frío es del orden del 0,02%. La desembocadura del río Apure está a 60 m. sobre el nivel del mar y el terreno se eleva gradualmente hacia el oeste, alcanzando la cota de 200 m. en la zona de selvas de San Camilo, mientras que en el Hato todos los puntos se encuentran entre 65 y 75 m. sobre el nivel del mar.

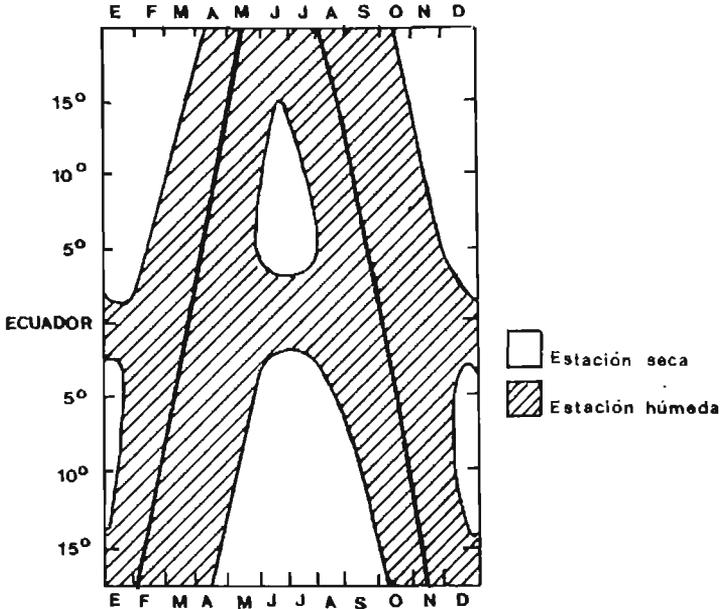


Fig. 1.—Distribución de las estaciones seca y lluviosa según latitud y meses del año (según Richards, 1964).

Ojasti, en su monografía sobre el estudio biológico del chigüire (1973), señala que en “Recursos Agrícolas del estado Guárico” (1956) aparecen estadísticas de precipitación en S. Fernando de Apure, registradas durante un período de 34 años, con una media anual de 1.424 mm. Esta precipitación se distribuye en dos marcadas estaciones, la seca que va de noviembre a abril, y la lluviosa, a la que corresponde el 90% de la precipitación total.

Según la publicación “Promedios climatológicos de Venezuela” de la Estación Meteorológica de S. Fernando de Apure, para el período 1951-1960, la temperatura media es 27,1° C. El mes más caluroso es abril (29° C) y el menos caluroso junio (25,6° C). La humedad relativa media varía desde un 62% en marzo hasta un 85% en julio. Prevalcen los vientos del este y noreste con una intensidad media de 7 Km/h. (en Ojasti, 1973).

Nuestro estudio se realizó desde mayo de 1975 hasta junio de 1976 y en lo referente a climatología, recogimos los datos que presentamos en las Figs. 3, 4

y 5, en la Estación Meteorológica del Módulo Experimental de Mantecal, perteneciente a la sección de Agronomía del Ministerio de Obras Públicas de Venezuela.

El Hato del Frío es, como toda la región, una llanura aluvial en donde el suelo ha sido aportado por caños y ríos, que han ido dispersando las partículas, quedando siempre las más pesadas y grandes junto a los cauces. Con el tiempo la sedimentación hace desaparecer los cauces, con lo que las aguas buscan de nuevo las partes bajas, formando paulatinamente nuevos levantamientos. Hay, por tanto, un proceso continuo de cambio de cauce, que origina un mosaico de zonas altas y bajas (Ramia, 1959).

Los levantamientos de cauces activos o de los ya desaparecidos, no llegan a ser cubiertos por el agua durante la temporada lluviosa, estas zonas elevadas y alargadas son conocidas por los llaneros con el nombre de "Bancos". Llamamos "Bajíos" a los lugares que se cubren de agua muy superficialmente, y "Esteros" a los sitios más bajos e inundables, donde las aguas se almacenan y permanecen por un cierto tiempo después de finalizadas las lluvias.

Los "Bancos", por permanecer completamente fuera del agua durante las inundaciones y tener, por otra parte el nivel freático cercano, constituyen la única franja forestal en todo el paisaje.

Los sitios que permanecen menos tiempo anegados, los "Bajíos", están ocupados por *Copernicia*, entremezclada con islotes de bosques o con árboles aislados.

Los "Esteros" sustentan pastizales altos dominados por *Paspalum fasciculatum*, salpicados por manchones con vegetación acuática de *Eichornia*, *Pontederia*, *Thalia*, etc.

Según Ramia (1966) las sabanas apureñas abarcan un 70 % de la superficie del estado (esta proporción parece mantenerse sin duda en la zona de estudio). El 30 % restante está ocupado por bosques de diferentes tipos, que, o bien siguen el curso de los ríos constituyendo los denominados "bosques galería", o bien constituyen manchas aisladas "bosques isla" en la sabana.

Estos bosques por su estructura y periodicidad estacional de lluvias, se pueden asimilar en la Serie Tropical Estacional de Beard 1955 (Richards, 1964) al tipo de Selva Semidecidual Estacional.

En general podemos decir que estos bosques presentan dos estratos de árboles, uno superior discontinuo, con individuos que a veces sobrepasan los 20 m. de altura, y uno inferior continuo, con árboles de 3 a 10 m. de altura.

Del 20 al 30% de los árboles del estrato superior son generalmente deciduos. El estrato inferior es sobre todo perenne, aunque incluye un número considerable de especies deciduas. Es característica la presencia de bejucos leñosos y el suelo sin gramíneas, excepto *Oplismenus burmanii* que puede brotar entre la hojarasca.

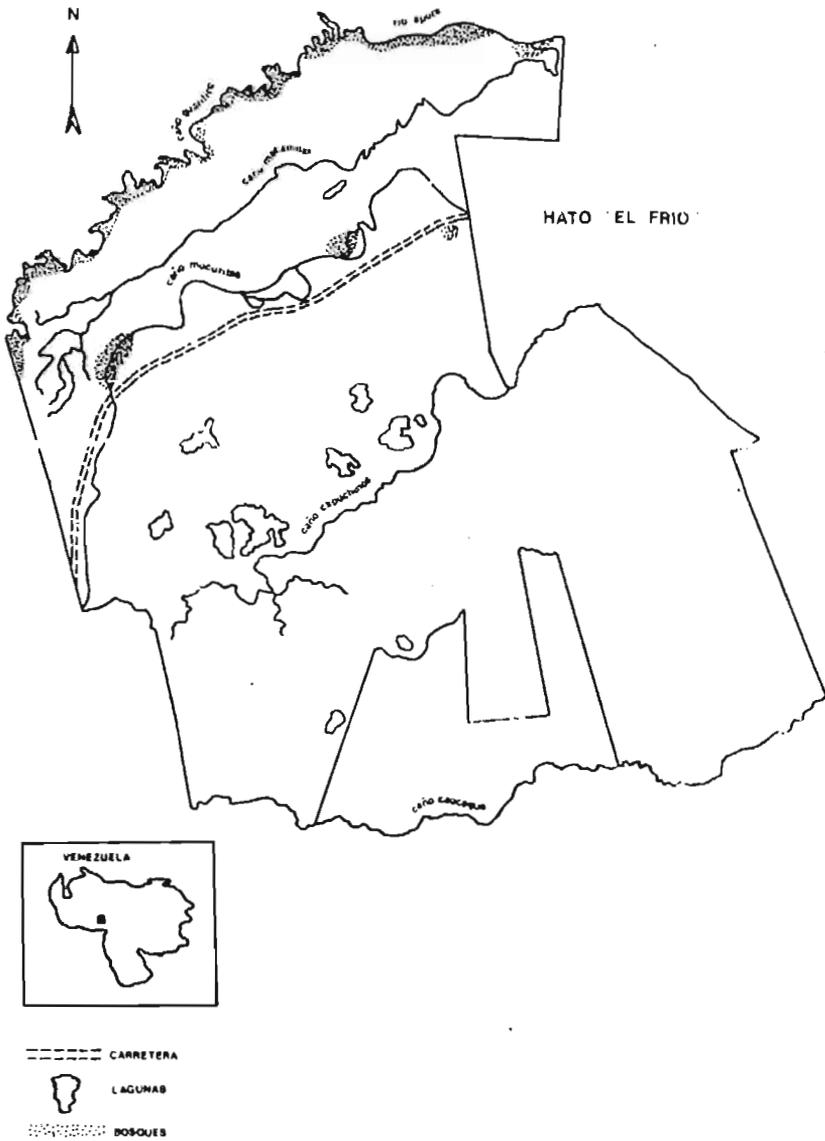
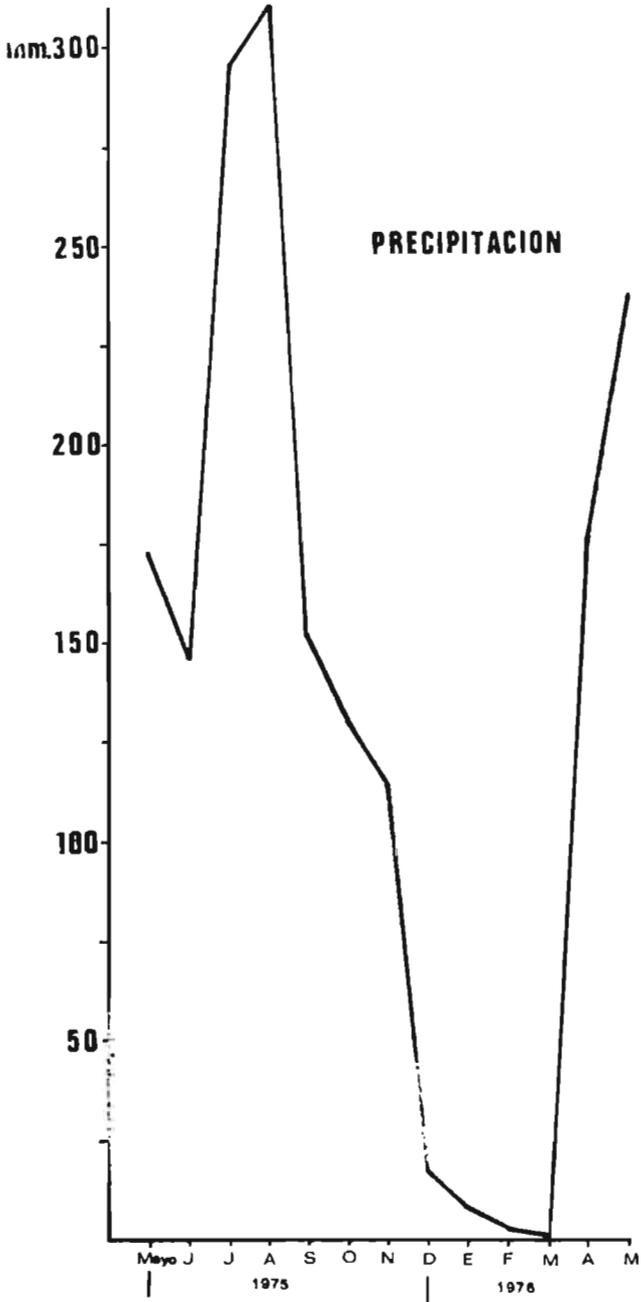
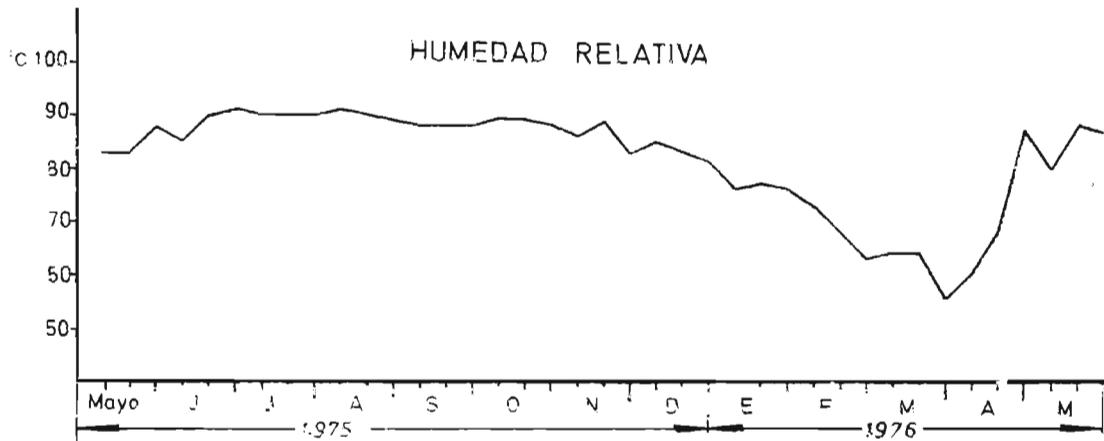
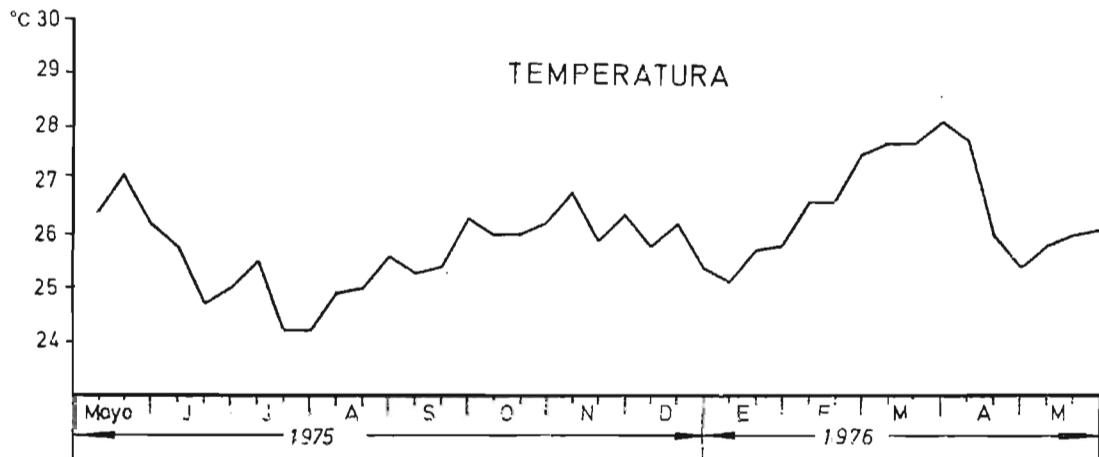
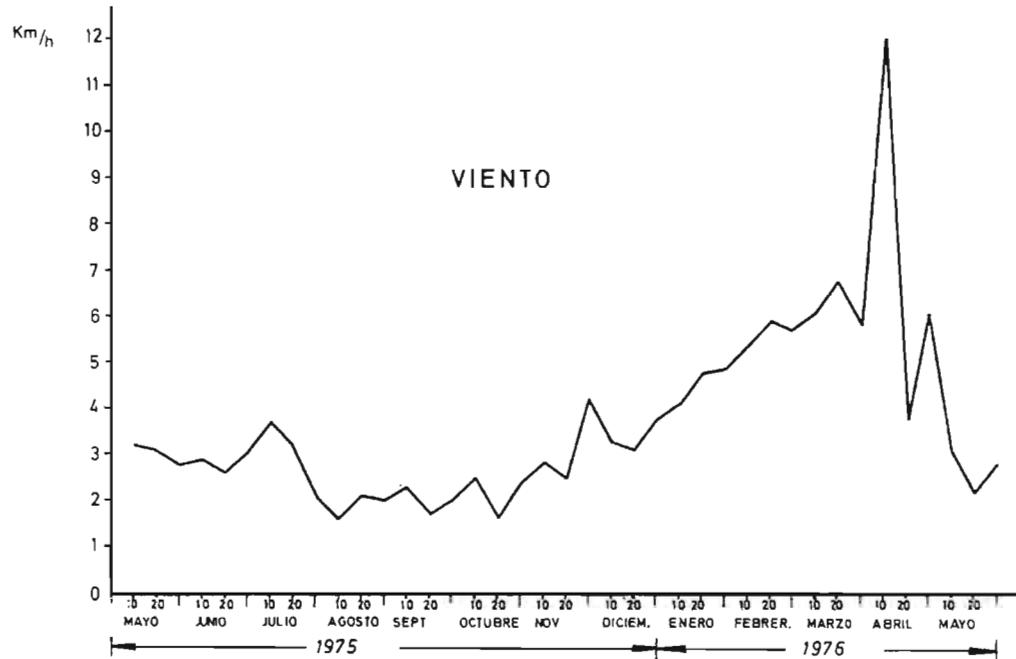


Fig. 2.— Area de estudio, con biotopos más importantes.







Figs. 3, 4 y 5.— Variación en precipitación, temperatura media, humedad relativa y velocidad del viento durante la época de estudio en la estación meteorológica del Módulo Experimental de Mantecal, a 20 Kms. de la zona de estudio. Si bien en el esquema de la Fig. 1 aparece un corto periodo de sequía en plena época de lluvia (junio-julio), hemos de considerar que en su elaboración Richards tuvo en cuenta todo el trópico de la Tierra. En la zona de estudio no suele pasar de 2 semanas esa corta sequía, que en la presente gráfica aparece como mínimo en la precipitación de junio. Recordemos además que esta gráfica representa los datos de un sólo año.

En el apartado Resultados, en el capítulo correspondiente a Alimentación, se proporcionará la lista de especies de árboles utilizados por el araguato.

CLASIFICACION Y DISTRIBUCION DEL ARAGUATO

El araguato pertenece a la superfamilia *Platyrrhini* y dentro de ésta a la familia *Cebidae*, subfamilia *Alouattinae* (Elliot, 1904, en Hill, 1962) y al género *Alouatta* (Lacépède, 1799, en Hill, 1962).

Genet-Varcin, en su libro "Les singes actuels et fossiles" (1963), señala que acerca del origen de *Cebidae* de Simpson existen diversas hipótesis. Así, para Gregory, habrían podido emerger de los *Notharctidae* primitivos, a los cuales se asemejan por su dentición. Para Tate Regan, la estructura del esmalte dentario los aproximaría a los Lorisiformes, con los cuales tendrían igualmente afinidades por la morfología del cerebro, según Elliot Smith. El mismo profesor Genet-Varcin, estudiando los *Omomyinae*, coincide con Simons (1961), en que son las formas primitivas de esta subfamilia las que mejor pueden cumplir el papel de ancestros de los *Platyrrhinae*, ya que tienen la misma fórmula dentaria, se dá también el tamaño corporal pequeño, tendencia evolutiva al acortamiento de la cara, e implantación progresivamente más vertical de los incisivos inferiores.

Procedentes de América del Norte, las formas primitivas habrían alcanzado América del Sur en el Terciario, antes de que los dos continentes se separaran. Protegidos por el aislamiento relativo que presentaba el territorio, habrían evolucionado y dado origen a los *Platyrrhinae* (Genet-Varcin, 1963).

Stirton (1951), piensa que estas formas primitivas no habrían alcanzado América del Sur tan pronto, sino que se habrían diferenciado en América Central y no habrían llegado al continente Suramericano antes del final del Oligoceno, o principios del Mioceno, atravesando estrechas barreras marinas, de unas islas a otras, sobre objetos flotantes.

En su "Catálogo de los Mamíferos de América del Sur", Cabrera (1957) presenta las cinco especies de *Alouatta* siguientes:

— *Alouatta belzebul* (Linnaeus), que ocupa todo el nordeste de Brasil, es decir, los estados de Pará, Amazonas y la región del Delta.

— *Alouatta caraya* (Humboldt), cuya distribución va desde el este de Bolivia, Paraguay y norte de Argentina (estados de Formosa, Salta, Chaco, Misiones y Corrientes), hasta Brasil, a través del estado de Mato Grosso, hasta el sur del de Goias, la parte más occidental de Minas-Gerais, Sao Paulo, Paraná y Santa Catarina.

— *Alouatta guariba* (Humboldt), en el norte de Bolivia (El Beni). En Brasil, desde Río de Janeiro hasta Río Grande do Sul. Y en el nordeste de Argentina.

— *Alouatta villosa* (Gray). En Colombia y Ecuador, siempre al oeste de los Andes, y extendiéndose por el norte hasta Panamá.

— *Alouatta seniculus* (Linnaeus), que ocupa todo el norte de Venezuela, el norte y este de Colombia, Ecuador y norte de Perú, el este de Brasil y Bolivia Central.

Al incluir Hill Centroamérica en su obra "Primates, Comparative Anatomy and Taxonomy" (1962), considera además de las especies presentadas por Cabrera para Sudamérica, la representada en el lado atlántico de Guatemala: *Alouatta villosa* (Gray), extendiendo *A. palliata* hasta su límite norte en sur de México (ver Fig. 6). Hoy ambas se incluyen en *A. villosa*.

Incluye también Hill la siguiente clave de ayuda para diferenciar estas seis especies:

A— Color general del cuerpo rojo o rojizo; sexos similares; basihial muy grande, con un orificio posterior relativamente pequeño; el *tentorium* dilatado, ancho y convexo. *Alouatta seniculus*

B— Color general del cuerpo pardo; sexos similares; basihial con orificio de la bulla mayor que el anterior; *tentorium* menos dilatado, faltando los *cornua rudimentarios*. *Alouatta guariba*

C— Color general del cuerpo de los machos, negro o negruzco.

a) Sexos de color diferente. *Alouatta caraya*

b) Sexos similares.

(a') Color completamente negro; base de los pelos rojiza.
. *Alouatta villosa*

(b') Color negro o parduzco; hioides muy dilatados con gran orificio posterior circular; *tentorium* ligeramente cóncavo.
. *Alouatta belzebul*

(c') Color negruzco o parduzco, mezclado en la espalda con pelos dorados; banda de pelos amarillentos y largos en los flancos. Hioides pequeños, con su cara posterior completamente ocupada por el orificio; *tentorium* reducido a una pequeña lámina, aunque los vértices superiores se han transformado en anchos cuernos para la inserción del hueso tireohial; vértice inferior del orificio con cuernecillo bien desarrollado para el ligamento estilo-hioideo.
. *Alouatta villosa*

Como se indicó en el capítulo anterior, nuestra área de estudio estaba situada en el interior de la región de los Llanos de Venezuela, siendo por tanto, la especie objeto de nuestro estudio el araguato rojo, *Alouatta seniculus*. En cuanto al problema de la especiación geográfica de los araguatos rojos, aunque no hacemos una contribución original, presentamos a continuación el material recogido en la bibliografía existente.

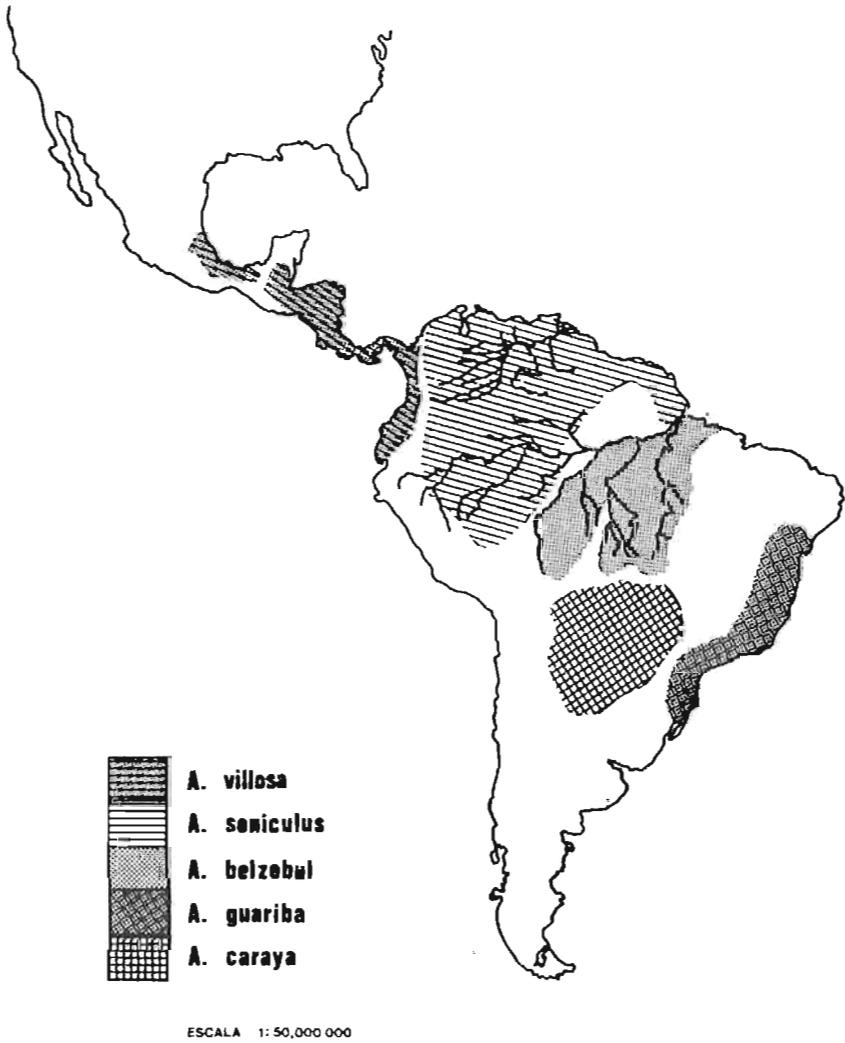


Fig. 6.— Distribución geográfica de las especies del género *Alouatta*.

W.C. Osman Hill presenta un total de nueve subespecies (1962):

– *Alouatta seniculus seniculus* (Linnaeus, 1766). Localidad tipo: Cartagena, departamento de Bolívar, Colombia. Ocupan el norte y este de Colombia y partes adyacentes de Venezuela. Por el sur se extienden hasta Ecuador y norte de Perú, por el flanco este de los Andes, así como también en el oeste de Brasil hasta el Río Purus. Coloración general avellana-rojiza, espalda más clara, con reflejos amarillentos.

– *Alouatta seniculus arctoidea* (Cabrera, 1940). Localidad tipo: Caracas, Venezuela. Ocupan el norte de Venezuela desde la cordillera de Mérida hasta el bajo Orinoco. Su pelaje es castaño oscuro, cabeza y cola muy oscura y la espalda marrón rojiza.

– *Alouatta seniculus stramineus* (Humboldt, 1812). Localidad tipo: selvas del Gran Pará, Orinoco Medio, Venezuela. Se distribuyen por el sur de Venezuela en la cuenca del Alto Orinoco. Cabeza de color rojo castaño y la superficie dorsal del cuerpo amarillo dorado.

– *Alouatta seniculus macconelli* (Elliot, 1910). Localidad tipo: Costa de Demerara, Guayanas. Van desde el límite del área ocupada en el oeste por *A. s. stramineus*, por toda la región de Guayana, limitados al sur por el área ocupada por *A. s. amazonica*. Coloración similar al anterior y junto con *amazonica* podrían estar dentro del rango de variaciones de *stramineus*, así lo consideró ya Cabrera (1957) al incluir *A. s. amazonica* y *A. s. macconelli* como sinonimias de *A. s. stramineus*.

– *Alouatta seniculus amazonica* (Lönnerberg, 1941). Localidad tipo: Coda-jaz, norte del Río Solimoes, Amazonas, Brasil.

– *Alouatta seniculus insulanus* (Elliot, 1910). Localidad tipo: Trinidad. Distribución: Trinidad (en bosques bajos en la Costa). Cabeza castaña, menos oscura en la garganta y partes superiores marrón-rojizo con un brillo dorado.

– *Alouatta seniculus juara* (Elliot, 1910). Localidad tipo: Río Juara, Brasil. Se distribuyen a lo largo del Río Juara en el oeste de Brasil.

– *Alouatta seniculus puruensis* (Lönnerberg, 1941). Localidad tipo alrededor del Río Purús, Amazonas, Brasil. Cabrera (1957) incluyó *A. s. juara* y *A. s. puruensis* como sinonimias de *A. s. seniculus*.

– *Alouatta seniculus sara* (Elliot, 1910). Localidad tipo: provincia de Sara, departamento de Santa Cruz, Bolivia. Ocupan la Bolivia Central, confinados a biocenosis cordillerana (Mann; Hill 1962). Se distinguen por su coloración uniformemente pálida, sólo los miembros son un poco más oscuros que el cuerpo. Partes superiores amarillentas, no rojo-anaranjadas como en *stramineus*.

De acuerdo con las localidades adjudicadas por Hill a las subespecies de *A. seniculus*, en nuestra área de estudio de los Llanos venezolanos le debería corresponder *A. s. arctoidea* (ver Fig. 7). Sin embargo, nos parece aventurado

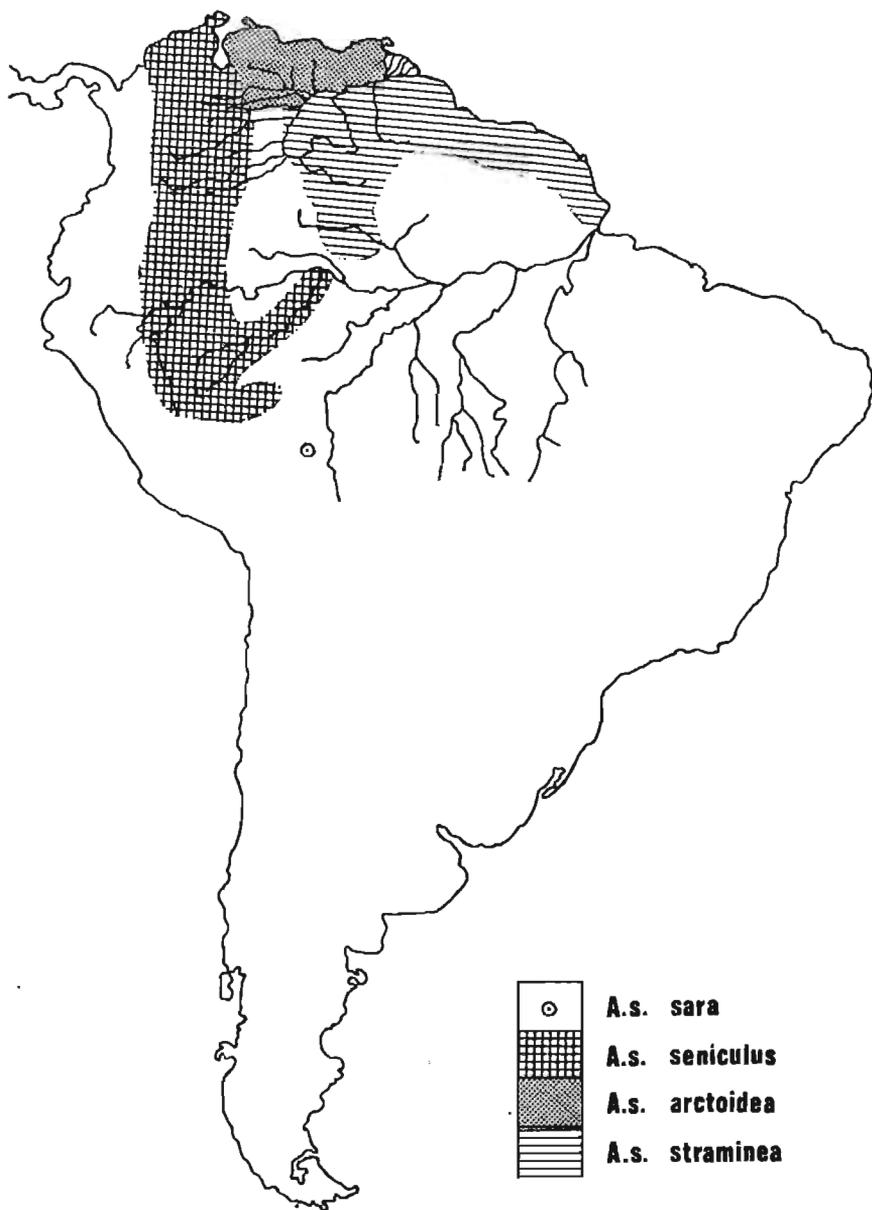


Fig. 7.—Distribución geográfica de las subespecies de *A. seniculus*.

Hemos desechado la clasificación en 9 subespecies según Osman Hill en favor de las 4 sugeridas por Cabrera, más *A. s. insulanus*, de la Isla de Trinidad, que aquí no se representa.

incluir los araguatos del Llano venezolano en ésta u otra de las subespecies descritas, ya que ninguna de ellas ha sido definida en base a alguna localidad del Llano. Por otra parte, las descripciones de Hill (1962) de las subespecies más próximas (*A. s. seniculus* y *A. s. arctoidea*) están basadas en escasos ejemplares y no se acomodan exactamente a la población de estudio. Es incluso posible que en la clasificación de la especie, e incluso del género, se haya dado una importancia excesiva a la categoría de subespecie, pudiendo quizás explicarse mejor la variación según otros conceptos.

La situación es pues lo suficientemente confusa, como para necesitar una revisión total de la especie, labor que hemos emprendido mediante observación y medición de numerosos ejemplares conservados en museos de Europa y América, con objeto de llegar a una clasificación más natural.

BIOMETRIA

MORFOLOGIA EXTERNA

Caractericemos en primer lugar a los componentes de la población en estudio en el conjunto de los primates.

Los araguatos son los *Platyrrhinae* de mayor tamaño, presentando, como todos ellos, grandes orificios nasales, dirigidos lateralmente y separados por un ancho septo internasal (excepto *Aotes*).

Caracteres comunes con la familia *Cebidae* son su tamaño, mayor que *Callithricidae*; orejas más o menos desnudas exteriormente y fácilmente visibles; todos los dedos con uñas planas o curvadas y una larga y peluda cola (excepto *Cacajao*) cuya parte inferior distal carece de pelos.

Los pies cortos en comparación con las manos, el uso preponderante que estos animales hacen del espacio interdigital entre el dedo índice y el dedo medio y el dilatado hioides, les clasifican en género *Alouatta* y su rojo pelaje en la especie *A. seniculus* (Chiarelli, 1972).

La muestra por nosotros estudiada corresponde a la población distribuida entre los municipios de Achaguas y Mantecal, al sur de San Fernando de Apure (estado venezolano de Apure) y consta de un total de 49 individuos, de los cuales 27 eran machos y 22 hembras. Esta muestra fué utilizada sólo para los capítulos de biometría, alimentación y reproducción, los datos sobre comportamiento se obtuvieron observando otros animales.

Todo este material fué conseguido a lo largo del año que duró nuestra estancia allí, es decir, desde mayo de 1975 hasta junio de 1976.

El material estudiado se encuentra en la Estación Biológica de Rancho Grande (Maracay, Venezuela) y la Estación Biológica de Doñana (Sevilla, España).

La descripción que a continuación se presenta está basada en el material colectado en campo y en la observación directa de los diferentes grupos en libertad.

En general, los individuos tienen un pelaje rojo caoba, más amarillento en la zona del dorso y extremo distal de la cola.

La parte superior de la cabeza está cubierta por pelos de color rojo caoba, de una longitud de 25 mm.* La cara y las orejas son negras con escasos pelillos cortos del mismo color que la cabeza, siendo un poco más amarillos entre los orificios nasales y los ojos; éstos tienen el iris negro y esclerótica oscura, ligeramente azulada. Los labios son rosáceos en su parte interna. A veces, en los individuos de mayor edad, cuelgan hacia fuera, mostrando este color. Las partes laterales de la cara están pobladas por pelos de color rojo caoba, que a partir de las orejas se hacen más largos (de una longitud de 36 mm.*), constituyendo una barba, que para los machos es más espesa y oscura; esta barba cubre el hioides, proporcionándole una mayor apariencia, característica de todos los araguatos.

El resto de la garganta, pecho y vientre, están poco cubiertos de pelos del mismo color que en la cabeza, dejando ver a través de ellos una piel grisácea. Los genitales externos son de color blanco rosáceo.

Los hombros y la primera mitad de la espalda mantienen el mismo colorido que la cabeza (rojo caoba) y en la zona de los hombros los pelos llegan a alcanzar una longitud de 80 mm.

El lomo es rojizo amarillento y vuelve a ser caoba en los flancos, no sobrepasando nunca una longitud de pelo superior a los 40 mm.

Las extremidades anteriores y posteriores están pobladas de pelos de color rojo caoba, siendo también menos espesos en las zonas ventrales. Las manos y pies están cubiertos de pelos del mismo color, justo hasta las uñas, que, como las palmas, (desprovistas de pelos) son de color negro. En la Fig. 8 se presentan las huellas de palma y dedos.

La cola tiene el mismo color rojo caoba que las extremidades, en su mitad basal, haciéndose más clara y semejante en color al lomo en el extremo. Su parte inferior distal está desprovista de pelos y es de color negro, presentando surcos epidérmicos similares a los de palma y dedos.

Para un conocimiento más exacto de la morfología externa, efectuamos las siguientes medidas en todos los individuos de la muestra:

— Peso (P).

Material: balanza de 10 Kg., marca Pesola.

— Longitud total (LT).

Material: metro extensible.

Posición del animal: tendido y enderezado sin estirarlo.

* Medias de varias medidas.

Medida tomada desde el extremo del hocico hasta el final de la cola, excluyendo los pelos.

— Longitud de la cola (Cb).

Material: metro extensible.



Fig. 8.—Impresiones de palmas de mano y pie izquierdo de *A. seniculus*.

- Posición del animal: cuerpo perpendicular a la cola en el borde de una mesa.
- Medida tomada desde la base de la cola (no del ano) hasta el extremo de la misma, excluyendo los pelos.
- Longitud de la pata posterior (Pp).
Material: calibrador marca Mitutoyo.
Posición del animal: pata flexionada.
Medida tomada desde la palma del pie hasta la articulación tibiofemoral.
 - Longitud del pie y de la mano (Pi y Ma).
Material: regla metálica.
Posición: pie y mano perpendiculares a la pierna y brazo.
Medida tomada desde el principio de la palma hasta el extremo del dedo más largo, sin incluir la uña.
 - Longitud de la oreja (Lo).
Material: calibrador, marca Mitutoyo.
Medida tomada desde la escotadura intertrágica hasta la parte más superior del lóbulo.
 - Longitud de la parte pelada de la cola (Ppc).
Material: metro extensible.
Medida tomada a lo largo de la parte sin pelo.

Elegimos las medidas aconsejadas como básicas en la Guía de Campo de los Mamíferos Salvajes de Europa Occidental (Van den Brink, 1971), añadiendo las longitudes del pie y de la mano por considerar que, tratándose de animales arborícolas, deben desempeñar un papel fundamental en su desarrollo.

En la tabla 1 se presentan la media y desviación típica de cada una de estas medidas para machos, hembras y ambos sexos considerados en conjunto.

ANATOMIA INTERNA

A pesar de que la anatomía interna es relativamente marginal en el presente trabajo, más dedicado a temas de campo que de laboratorio, presentamos a continuación una somera visión de las observaciones anatómicas de los individuos colectados. Los datos al respecto, que esperamos puedan ser de alguna utilidad a la Anatomía Comparada, consistirán pues en breves descripciones y medidas de la mayoría de los órganos.

En lo relativo al tracto digestivo, es en primer lugar de destacar la presencia de un órgano sublingual. Este órgano, hasta ahora no descrito para *Alouatta*, se sitúa en la parte ventral de la lengua y próximo a su extremo, presentando una bifurcación en dos lóbulos romos en su parte apical. La situación topográ-

TABLA 1.— MEDIDAS CORPORALES EXTERNAS

Medidas de peso en g.
Medidas de long. en mm.

\bar{x} : media aritmética.
D.T.: desviación típica.

		MACHOS	HEMBRAS	MACHOS Y HEMBRAS
Peso	\bar{x}	5972.9	4183.9	5097.4
	DT	440.1	401.9	995.6
Longitud total	\bar{x}	1156.3	1093	1125.3
	DT	68.3	53.2	68.6
Longitud cola base	\bar{x}	612.6	610.7	611.7
	DT	27.7	35.6	31.5
Longitud pata post	\bar{x}	181.3	169.9	175.7
	D.T	6.5	9	9.6
Longitud pie	\bar{x}	137.4	127.8	132.7
	DT	5.8	5.9	7.6
Longitud mano	\bar{x}	111.9	107.4	109.7
	D.T	6.8	6.1	6.7
Longitud oreja	\bar{x}	43	39.6	41.4
	D.T.	2.3	2	2.7
Longitud parte cola pelada	\bar{x}	266	281	273.5
	D.T.	24.1	24.8	25.3

fica es igual a la descrita por Hofer (1969) para *Callicebus*; no obstante, se precisarían estudios histológicos para determinar con exactitud las similitudes con otros órganos homólogos en primates.

Provisionalmente no podemos catalogar a este órgano como una verdadera *sublingua*, tal como también hace Hofer (1969) para *Callicebus*, ya que la aparición en este último género de conductos excretores de glándulas salivales y de papilas gustativas en el órgano sublingual, así como la posible pérdida de elementos esqueléticos y musculares (tomando como base, también provisional, al prosimio *Galago*) sitúan la estructura del órgano sublingual de *Callicebus* muy lejos de la situación evolutiva original, en la que estaban presentes elementos esqueléticos cartilaginosos y faltaban conductos glandulares.

Se precisan, pues, detalladas observaciones histológicas del órgano en *Alouatta* ya que la apariencia macroscópica es relativamente diferente a *Callicebus*, situándose también más caudalmente en la lengua. Si añadimos a ello que en *Cebuella* (*Callithricidae* en Hofer, 1969) el órgano sublingual es muy diferente anatómicamente al de *Callicebus* (*Cebidae*, ambos *Platyrrhini*) por la presencia de músculo y ausencia de conductos glandulares, la situación aparece lo suficientemente compleja como para requerir atención al vacío que impide conclusiones generales.

El resto del aparato digestivo de *Alouatta* ha sido con anterioridad más observado que el órgano sublingual, por lo que lo trataremos más someramente.

Así, el esófago es más largo que en *Alouatta caraya*, alcanzando una longitud de 75 mm. en un macho adulto de *A. seniculus* (Hill, 1962). El estómago es relativamente de gran capacidad; el *fundus* constituye un saco ancho, que se va estrechando al acercarse a la región pilórica. Esta última se encuentra parcialmente doblada, acabando en la pared dorsal del saco menor, con el foramen epiploico consecuentemente alterado en posición y dirección.

El intestino es relativamente corto para un animal folívago-frugívoro aunque esta escasa longitud viene compensada por la gran anchura que presenta sobre todo en el intestino grueso, y más concretamente en la porción proximal, incluyendo el ciego.

La conformación general del hígado de *Alouatta* coincide con la de *Ateles* y otros miembros de *Atelinae*, particularmente con respecto a la exposición de la vena cava, así como también al curso que ésta sigue a lo largo de la cara dorsal del lóbulo derecho, así como en el gran tamaño del lóbulo caudal (aunque no tan grande como en *Ateles*).

La vesícula biliar es grande, de forma oval y muy visible en la cara visceral del lóbulo derecho del hígado.

El páncreas en *Alouatta* es una víscera de estructura laxa que se sitúa en la concavidad duodenal, haciendo contacto con la parte posterior del bazo. Su conducto se une al de la vesícula biliar en su comunicación con el duodeno.

Su peculiar morfología impidió tomar medidas de este órgano.

El bazo es alargado, siguiendo la curva mayor del estómago, presentando en sección un contorno triangular, excepto en los extremos.

Los riñones son retroperitoneales y unipiramidales, estando el izquierdo situado más hacia la región caudal que el derecho. En sus correspondientes polos craneales se encuentran ambas cápsulas suprarrenales, siendo la derecha más triangular que la izquierda.

La parte superior del aparato respiratorio está modificada más extensamente que en cualquier otro género de primates. Las modificaciones en la laringe están acompañadas por cambios en el hioides. Este, incipientemente dilatado en *Callicebus* y *Pithecia*, alcanza la máxima amplitud en los machos adultos de *Alouatta*. El dimorfismo sexual es al respecto muy aparente en *A. seniculus*.

La tráquea es corta y ancha, provista de sólo 14-15 anillos cartilaginosos. En cuanto a los pulmones, el izquierdo es bilobulado, con el lóbulo apical parcialmente subdividido y el derecho tetralobulado.

El corazón tiene una base ancha y redondeada. La superficie ventral está principalmente formada por la pared ventricular derecha y el surco interventricular poco marcado, en contraste con el surco atrio-ventricular, que es mucho más profundo.

Por último, en referencia al sistema reproductivo, los testículos en el adulto descenden en un escroto pendular y son relativamente grandes con respecto al tamaño del animal. La uretra es de unos 60 mm. de longitud y dividida en dos partes: la proximal o pélvica y la peneana, de aproximadamente 20 mm.

Como es normal en las hembras de *Platyrrhinae*, los ovarios son anchos, compactos y ovoideos, debido principalmente a la presencia de una gran cantidad de tejido luteínico intersticial en el estroma. El útero es piriforme, de unos 13 mm. de ancho y 26 mm. de largo, y la vagina, de aproximadamente 35 mm. de largo y 8 mm. de ancho.

En los individuos colectados fueron tomadas las siguientes medidas:

- Distancia Cardio-Pilórica (C-P).

Material: regla metálica.

Medida tomada desde el cardias al píloro, sin estirar el estómago ni vaciar su contenido.

- Distancia Píloro-Fundus (P-F).

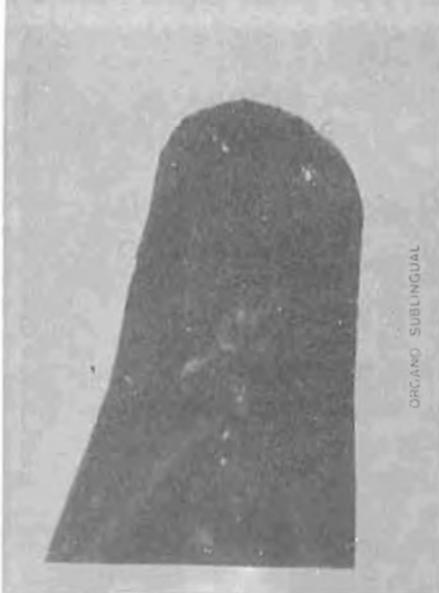
Material: regla metálica.

Medida tomada desde el píloro al punto más bajo del saco mayor, sin vaciar el contenido estomacal.

- Peso del Estómago vacío (PE).

Material: balanza dinamómetro, marca Pesola, máximo 100 g.

- Preparación previa: extracción del contenido, lavando las paredes internas con agua.
- Peso del Bazo (PB).
Material: balanza, marca Pesola, máximo 50 g.
 - Longitud de Intestinos Delgado, Grueso y Ciego (LID, LIG y LC).
Material: metro extensible.
Preparación previa: extensión de los mismos, humedecidos y sin vaciar su contenido.
 - Peso de Intestinos Delgado, Grueso y Ciego (PD, PG y PC).
Material: balanza Pesola, máximo 10 Kg.
Preparación previa: extracción del contenido intestinal, lavando las paredes con agua.
 - Peso del hígado (PH).
Material: balanza Pesola, máximo 200 g.
 - Longitud y anchura de los Riñones (LR y AR).
Material: calibrador, marca Mitutoyo.
Medidas tomadas: longitud entre los polos distal y proximal y anchura máxima.
 - Peso de los Riñones (PR).
Material: balanza Pesola, máximo 100 g.
 - Longitud y anchura de las Cápsulas Suprarrenales (LS y AS).
Material: calibrador, marca Mitutoyo.
 - Peso de las Cápsulas Suprarrenales (PS).
Material: balanza Pesola, máximo 10 g.
 - Volumen del Hioidea (VH).
Material: alpiste en grano y probeta.
Método: rellenar de granos de alpiste (elegido por su bajo coeficiente higroscópico) y medir el volumen en una probeta.
 - Peso de los Pulmones (PP).
Material: balanza Pesola, máximo 50 g.
 - Peso del Corazón (C).
Material: balanza Pesola, máximo 50 g.
Preparación previa: extracción y corte longitudinal del órgano, que permite la limpieza interior con agua.
 - Longitud y anchura de los Testículos (LT y AT).
Material: calibrador, marca Mitutoyo.
Preparación previa: abierto el escroto se libera el testículo de sus envolturas y se suprimen epidídimo y conducto deferente completos.
 - Peso de los Testículos (PT).
Material: balanza Pesola, máximo 10 g.
 - Longitud y anchura de Ovarios, anchura Utero y Vagina.



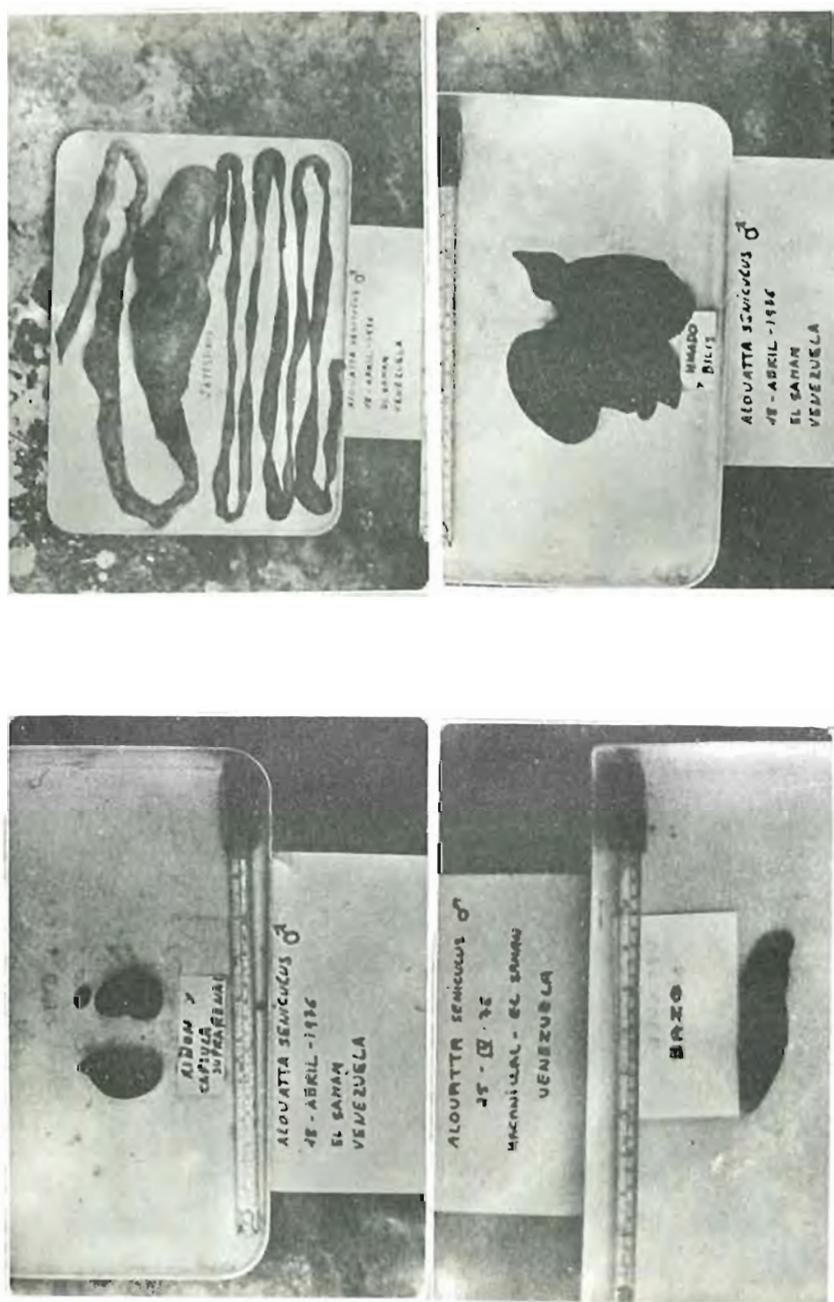


Fig. 9.—Fotografías de algunas vísceras.

(LO, AO, AU y AV).

Material: calibrador, marca Mitutoyo.

— Peso de los cristalinos (Cris).

Material: balanza eléctrica marca Sartorius.

Preparación previa: fijados en formol inmediatamente después de extraídos, desecados en estufa durante 24 horas a 110° C.

En tabla 2 se presentan la media y desviación típica de cada una de estas medidas para machos, para hembras y para la población de conjunto. En Fig. 9 aparece una fotografía de cada órgano.

CRANEOMETRIA

La existencia de gran variedad de adaptaciones en *Cebidae* impide una descripción anatómica representativa de la familia. No obstante existen caracteres comunes de los cuales sólo citaremos los presentes en *Alouatta* (Véase Fig. 10).

Cráneo.

El neurocráneo en los adultos es pequeño en relación con la región facial, y atendiendo a la forma, la caja craneal es dolicocefálica.

La cresta sagital está prácticamente ausente, aunque existen dos crestas temporales, de prominencia variable, paralelas hasta su final anterior, en donde se fusionan con las líneas supraorbitales. Hay, sin embargo, una ligera elevación sobre la sutura sagital entre los parietales, aunque sin conexión con las crestas temporales. Estas se van aproximando a la sutura sagital en muchos individuos viejos, disminuyendo así la distancia entre ellas.

Los frontales se fusionan muy pronto, pero la sutura coronal muestra la forma típica de *Platyrrhinae*, extendiéndose hacia atrás en la línea media, tanto que la dimensión longitudinal del frontal constituye una alta porción del total del arco sagital.

En la parte posterior, las crestas temporales se encuentran y unen en ángulo recto con la línea transversa o cresta que divide la superficie parietal y el plano nuczal, formado por el supraoccipital. Esta cresta está dividida en tres partes, una media y dos laterales. En la zona media hay frecuentemente un saliente cónico que, descendiendo, se continúa con la cresta occipital externa, la cual se bifurca al alcanzar el *foramen magnum*. Las porciones laterales de esta cresta transversal se aproximan a la región mastoidea y acaban en el cuadrante postero-superior del meato auditivo.

La porción escamosa del occipital es vertical en posición y relativamente plana, aunque la cresta media divide al *squame* en dos. La orientación del

TABLA 2.— MEDIDAS CORPORALES INTERNAS *

Medidas de longitud y anchura en mm.

Medidas de peso en g.

Medidas de volumen en cc.

Peso del cristalino en mg.

 \bar{x} : media aritmética.

D.T.: desviación típica.

		MACHOS	HEMBRAS	MACHOS Y HEMBRAS
Distancia cardio- pilórica	\bar{x}	152.2	145.5	148.9
	D.T.	29.3	24.7	27.8
Distancia piloro-fundus	\bar{x}	188.6	185.1	185.1
	D.T.	43.6	37.6	37.5
Peso estómago vacío	\bar{x}	82.5	81.4	81.4
	D.T.	16.2	15.5	15.5
Peso bazo	\bar{x}	10.6	8.7	9.6
	D.T.	3.8	3.3	3.7
Longitud intestino delgado	\bar{x}	2426.9	2285.5	2311.2
	D.T.	466.7	205.8	378
Longitud intestino grosso	\bar{x}	128.7	119.8	1246.9
	D.T.	247.4	181.1	224.5
Longitud ciego	\bar{x}	107.1	101.8	104.6
	D.T.	7.8	7.1	7.9
Peso intestino delgado	\bar{x}	49.8	45.1	47.5
	D.T.	10.1	12.6	11.6
Peso intestinas, grosso y ciego	\bar{x}	190.6	186.7	188.8
	D.T.	43.3	31.2	38.3
Peso hígado	\bar{x}	117.7	114.7	116.3
	D.T.	14	21.6	17.8

		MACHOS	HEMBRAS	MACHOS Y HEMBRAS
Longitud riñón izquierdo	\bar{x}	41.1	41.5	41.3
	D.T.	2.8	2.17	2.5
Longitud riñón derecho	\bar{x}	42.6	42.8	42.7
	D.T.	3.6	2.4	3.2
Anchura riñón izquierdo	\bar{x}	27.6	27.6	27.6
	D.T.	2.2	3.6	3
Anchura riñón derecho	\bar{x}	27.8	26.6	27.3
	D.T.	2.3	1.4	2.1
Peso riñón izquierdo	\bar{x}	11.8	10.9	11.4
	D.T.	1.8	1.8	1.9
Peso, riñón derecho	\bar{x}	12	10.6	11.4
	D.T.	1.8	1.8	1.9
Longitud suprarrenal izquierda	\bar{x}	14	15.2	14.6
	D.T.	1.8	1.9	1.9
Longitud suprarrenal derecha	\bar{x}	14.3	14.3	14.3
	D.T.	1.9	2.3	2.1
Anchura suprarrenal izquierda	\bar{x}	9.3	10.1	9.7
	D.T.	0.9	1.7	1.4
Anchura suprarrenal derecha	\bar{x}	9.6	10.8	10.1
	D.T.	1.4	1.6	1.6

* Debido a la escasa importancia de algunas medidas viscerales para el presente estudio, sólo algunas de ellas fueron aquí utilizadas. No obstante presentamos en esta tabla su totalidad por el interés que puedan tener para investigadores de anatomía interna.

TABLA 2.- (Continuación).

		MACHOS	HEMBRAS	MACHOS Y HEMBRAS
Peso suprarrenal izquierdo	\bar{x}	0.42	0.44	0.43
	DT	0.22	0.21	0.21
Peso suprarrenal derecho	\bar{x}	0.43	0.47	0.45
	DT	0.22	0.27	0.24
Volumen hioides	\bar{x}	60.6	11.7	38.8
	DT	12.7	2.7	26.1
Peso pulmones	\bar{x}	35.9	35.9	35.8
	DT	7.3	12.9	10.3
Peso corazon	\bar{x}	19.8	13.6	16.8
	DT	2.3	2.3	3.9
longitud testículo izquierdo	\bar{x}	18.4		
	DT	1.9		
longitud testículo derecho	\bar{x}	18.2		
	DT	2.1		
Anchura testículo izquierdo	\bar{x}	15.2		
	DT	1.7		
Anchura testículo derecho	\bar{x}	15.1		
	DT	1.7		
Peso testículo izquierdo	\bar{x}	2.1		
	DT	0.5		

		MACHOS	HEMBRAS	MACHOS Y HEMBRAS
Peso testículo derecho	\bar{x}	2		
	DT	0.5		
Longitud ovario izquierdo	\bar{x}		12.9	
	DT		3.2	
Longitud ovario derecho	\bar{x}		13.2	
	DT		3	
Anchura ovario izquierdo	\bar{x}		9.5	
	DT		2.4	
Anchura ovario derecho	\bar{x}		9.1	
	DT		2.3	
Peso ovario izquierdo	\bar{x}		0.38	
	DT		0.2	
Peso ovario derecho	\bar{x}		0.41	
	DT		0.2	
Anchura vagina	\bar{x}		12.2	
	DT		2.8	
Anchura útero	\bar{x}		25.5	
	DT		19.6	
Peso Cristalino	\bar{x}	758.2	740.2	749.8
	DT	64.5	61.5	63.7

foramen magnum es más hacia atrás que hacia abajo, aunque su inclinación varía individualmente y sufre profundos cambios ontogénicos. Los cóndilos occipitales, al igual que el *foramen magnum*, están más dirigidos hacia atrás que ventralmente.

La base craneal externa es relativamente plana, disponiéndose horizontalmente en la postura normal de la cabeza del adulto. Está formada por un ancho basioccipital de perfil triangular y un estrecho basiesfenoides.

En la zona anterior del cráneo, los planos orbitales de los frontales son relativamente rectos.

En la pared lateral del cráneo, la zona escamosa de los huesos temporales ocupa una pequeña parte. Sus suturas con los parietales son principalmente horizontales, inclinándose hacia abajo cuando se dirigen hacia la parte anterior. Posteriormente la *squama temporalis* participa de la formación de la cresta lambdoidea. La superficie lateral del hueso anterior a la cresta está marcada por la raíz superior de la apófisis zigomática, bordeando por encima al anillo timpánico. Las otras dos raíces del zigoma se separan a partir de la raíz superior. De la raíz media nace la apófisis post-glenoidea, que desciende verticalmente hasta alrededor de 1 cm., presentando forma triangular. La fosa glenoidea es relativamente plana.

Después de su curso inicial lateral, la apófisis zigomática se encuentra con la fracción zigomática del malar en una sutura principalmente horizontal.

El perfil del esqueleto apunta hacia abajo y hacia adelante desde la *glabella* hasta el *pregnasion*, continuándose en línea con el extremo anterior de los frontales. Esta uniformidad es, sin embargo, interrumpida por el saliente del extremo inferior de los nasales.

La abertura anterior de la cavidad nasal presenta un contorno piriforme, presentando a veces una espina en la parte inferior de los nasales.

Las órbitas son de tamaño medio, similares en proporción a las de *Ateles* y algo menores que para *Saimiri*. Su contorno es aproximadamente circular, algo más alto que ancho, presentando variaciones.

El maxilar es grande, con una superficie facial ligeramente cóncava. Dicha concavidad se acentúa con el crecimiento alveolar de los caninos. La sutura de unión con el malar es ancha. El malar forma una tercera parte del arco zigomático, siendo mayor donde tiene lugar la inserción del masetero. La presencia de un gran *foramen* zigomático facial, que se encuentra cerca del margen orbital, es característico de *Alouatta*, junto con tres géneros de *Atelinae*, siendo este carácter el que los separa más fácilmente de los otros miembros de *Cebidae*, así como de *Catarrhinae*, aunque un gran *foramen* ha sido observado ocasionalmente en *Aotes* (Anthony, 1964, en Hill, 1962).

El paladar secundario se compone de un segmento anterior pequeño, derivado del premaxilar, y una parte posterior mayor, procedente del maxilar. Más caudalmente se encuentra la porción derivada de los palatinos. La exten-

sión total del paladar secundario es proporcionalmente muy grande para un *Platyrrhinae* y es en este carácter en que Anthony (1949) se basa para considerar a *Alouatta* como el más primitivo del grupo.

Las placas del pterigoides están enormemente separadas, orientándose muy divergentemente. Son de perímetro triangular y partes del alisfenoides.

Mandíbula.

La mandíbula dá a los adultos un aspecto característico, por ser única entre todas las mandíbulas de primates, especialmente por la extraordinaria expansión de la rama vertical (hacia abajo y hacia atrás), sobre todo a partir de la región angular. Esta expansión tiene lugar también horizontalmente.

En animales recién nacidos este carácter no se manifiesta, teniendo lugar estas modificaciones durante el desarrollo postnatal.

La región sinfisal presenta una prominencia de la zona facial de unos 55° con el nivel horizontal del margen alveolar.

La apófisis coronoides es corta, ligeramente curvada y alcanza una altura sólo ligeramente mayor que la del cóndilo, del cual está separada por una ancha concavidad sigmoidal, carácter éste que les diferencia de *Cebus* (Puccioni, 1913, en Hill, 1962).

Dentición.

La fórmula dentaria es la siguiente:

$$I \frac{2}{2} ; C \frac{1}{1} ; P \frac{3}{3} ; M \frac{3}{3}$$

Todos los incisivos son anchos, siendo esta anchura mayor en los superiores que en los inferiores.

Los caninos son fuertes, alcanzando el superior un perfil curvilíneo, separándose en sus extremos de la mandíbula, mientras que el inferior encaja en el diastema entre los incisivos superiores y el canino superior.

En estadios avanzados, los caninos inferiores llegan a desplazar hacia el centro a los incisivos superiores externos, llegando a veces a hacerlos desaparecer.

Los premolares son más anchos transversal que sagitalmente, con corona bicúspide, siendo la cúspide labial más alta que la lingual, apreciándose en todos ellos un ángulo medio.

Los molares presentan corona cuadrada, con cuatro cúspides y tres raíces, excepto en $M \frac{3}{3}$ con solo dos raíces.

En los molares superiores existe una línea oblicua, que conecta la cúspide anterior interna con la posterior externa. Este carácter une a *Alouatta* con *Ateles* y *Catarrhini* Friant 1942 (en Hill, 1962), sin embargo, lo considera un

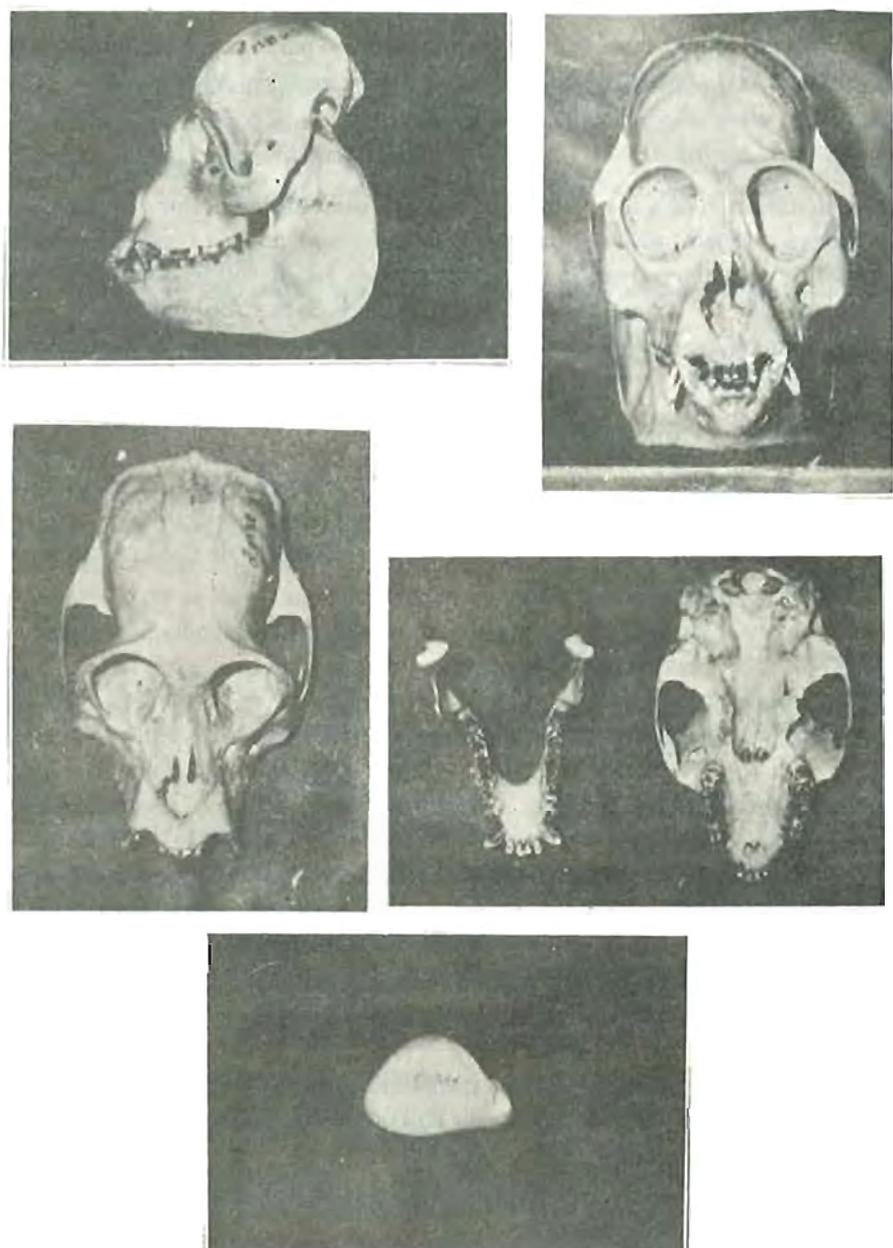


Fig. 10.— Varias perspectivas del cráneo, mandíbula e hioides; la forma globular de éste se aprecia en la última fotografía.

carácter arcaico, derivado de ancestrales lemúridos. En los molares inferiores las cúspides linguales son más altas que las bucales.

Medidas craneales.

Basándonos en el clásico trabajo que Miller (1912) desarrolló en su Catálogo de Mamíferos Europeos, elegimos las medidas siguientes:

- Longitud Cóndilo Basal (A): Medida tomada desde el extremo proximal del cóndilo occipital al pragnation.
- Longitud palatar (M): Medida tomada desde el extremo proximal del hueso palatar, en su porción horizontal, hasta el pragnation.
- Longitud de la Mandíbula (N): Tomada desde el extremo proximal del cóndilo mandibular hasta el infradental.
- Anchura zigomática (Ñ): Medida tomada en los puntos más distales del eje sagital del cráneo.
- Anchura Rostral (Q): Medida de la distancia que existe entre los alveolos de los caninos superiores en su porción bucal.
- Estrechamiento pre-orbitario (S): distancia entre las órbitas, tomada en su región más estrecha.
- Estrechamiento post-orbitario (T): Medida tomada en la región más estrecha que existe entre los frontales y el occipital.
- Longitud de la serie molar superior (AC): Medida tomada desde el extremo distal del alveolo de p^1 al proximal de M^3 .
- Longitud de la serie molar inferior (AD): Medida tomada desde el extremo distal del alveolo de P_1 al proximal de M_3 .
- Longitud total del cráneo (LTC).

En el desarrollo ontogénico de un cráneo, es la acción mecánica mandibular la que interviene con mayor fuerza. El neurocráneo es una estructura fija respecto a la mandíbula y cualquier acción de ésta tiene su repercusión en él. Desde el punto de vista físico, en el neurocráneo aparecen unas fuerzas de resistencia cuyo incremento repercute en una mayor efectividad en la mecánica mandibular (defensa-ataque y alimentación). Como consecuencia de esto, esas fuerzas se distribuyen a lo largo de todo el cráneo y determinan la aparición de apófisis o desarrollos excepcionales de ciertos elementos óseos (Hidalgo, com. pers.).

Por otra parte, Valverde (1966) señala que es fácil considerar a la acción mandibular como una palanca de 2º orden, cuyo punto de apoyo es el cóndilo mandibular, la resistencia sería el alimento entre los dientes y la potencia la suministrada por los músculos mandibulares. El plano de resistencia determinado por el cóndilo y las piezas dentarias debe pues permitirnos exámenes comparativos de los elementos óseos del cráneo a partir de dicho plano de resistencia.

Todas estas razones nos decidieron a considerar las siguientes medidas:

- Longitud cóndilo mandibular— alvéolo proximal de M^3 (B): (Cóndilo mandibular: punto tomado en el centro espacial de la fosa glenoidea).
- Longitud cóndilo mandibular— alvéolo proximal de C^1 (E).
- Longitud cóndilo mandibular— alvéolo distal de C^1 (F).
- Longitud cóndilo mandibular— pregnation (G).
- Longitud cóndilo mandibular— apófisis coronoides (K): en este caso el punto cóndilo mandibular se sitúa en la zona media del propio cóndilo mandibular, coincidiendo exactamente con su correspondiente en la fosa glenoidea.
- Longitud del músculo masetero (U): distancia entre el ángulo de inserción masetéica en la mandíbula y la apófisis zigomática del malar en la parte inferior de su sutura con la porción temporal del zigoma.
- Longitud del músculo temporal (V): distancia entre el extremo posterior de la cresta sagito-occipital y la apófisis zigomática del malar en la parte superior de su sutura con la porción temporal del zigoma.
- Peso del canino superior (Z) e inferior (Z').
- Anchura del canino superior (Aa) e inferior (Aa'): medidas tomadas al nivel de la región del esmalte inmediata al cuello del canino.
- Longitud del canino superior (Ab) e inferior (Ab').
- Capacidad craneana (Ae), se midió obturando previamente con plastilina todos los orificios que comunican con el espacio craneal interno, excepto el *foramen magnum*, por donde introducimos el alpiste, que posteriormente vertíamos en una probeta para determinar así la capacidad de la cavidad encefálica.

En la tabla 3 se presentan la media y desviación típica de cada una de estas medidas para los machos, hembras y población de conjunto.

ANÁLISIS MULTIVARIANTE

Todas las medidas fueron tratadas según análisis de componentes principales, utilizando para ello el programa BMD03M de la serie BMD (1961). No utilizamos en él el peso corporal de los individuos, tampoco la totalidad de las medidas internas, a excepción del peso de los riñones, ni la capacidad craneana, debido a que en análisis previos aparecían como variables poco representativas.

A pesar de que existe un claro dimorfismo sexual en el tamaño del hueso hioides, sus medidas no pudieron incluirse en el presente análisis, por quebrarse fácilmente esta estructura y no estar presente pues en toda la población considerada.

TABLA 3.— MEDIDAS CRANEALES

Longitud y anchura en mm.
 Peso en g.
 Capacidad craneana en c.c.

\bar{x} : media aritmética.
 D.T.: desviación típica.

		MACHOS	HEMBRAS	MACHOS Y HEMBRAS
Longitud cóndilo basal	\bar{x}	105.8	89.2	97.7
	D.T.	3.2	2.6	8.8
Longitud cóndilo mandibular alvéolo proximal de M ²	\bar{x}	4.5	3.5	4.0
	D.T.	3.1	2.2	5.7
Longitud cóndilo mandibular alvéolo proximal de C ¹	\bar{x}	72.5	62.2	67.5
	D.T.	2.4	2.4	5.7
Longitud cóndilo mandibular alvéolo distal de C ¹	\bar{x}	7.8	6.7	7.2
	D.T.	3	2.5	6.3
Longitud cóndilo mandibular pregnación	\bar{x}	86.7	72.8	79.3
	D.T.	2.8	2.7	7.5
Longitud cóndilo mandibular apofisis coronoides	\bar{x}	18.4	14.3	16.4
	D.T.	1.9	1.5	2.7

		MACHOS	HEMBRAS	MACHOS Y HEMBRAS
Longitud palatar	\bar{x}	41.3	34.6	38
	D.T.	1.8	1.2	3.7
Longitud de la mandíbula	\bar{x}	93.4	79	86.3
	D.T.	3.2	2.3	7.8
Anchura zigomática	\bar{x}	74.3	63.9	69.2
	D.T.	1.8	1.8	5.5
Anchura rostral	\bar{x}	30.2	24.6	27.5
	D.T.	1.6	1.2	3.2
Estrechamiento preorbitario	\bar{x}	12.5	11.2	11.9
	D.T.	1	1.1	1.2
Estrechamiento postorbitario	\bar{x}	39.7	39.8	39.8
	D.T.	1.8	2.3	2

TABLA 3.— (Continuación).

		MACHOS	HEMBRAS	MACHOS Y HEMBRAS
Longitud del músculo masetero	\bar{x}	54.9	43.9	49.5
	DT	4.3	2.9	6.7
Longitud del músculo Temporal	\bar{x}	69.8	60.7	65.4
	DT	2.5	2.6	5.2
Peso C ¹	\bar{x}	1.4	0.54	0.99
	DT	0.25	0.09	0.48
Peso C ₁	\bar{x}	0.96	0.4	0.69
	DT	0.13	0.06	0.3
Anchura C ¹	\bar{x}	8.8	6.6	7.7
	DT	0.68	0.54	1.2
Anchura C ₁	\bar{x}	7.3	5.8	6.6
	DT	0.63	0.37	0.95

		MACHOS	HEMBRAS	MACHOS Y HEMBRAS
longitud C ¹	\bar{x}	28.6	22	25.4
	DT	1.4	2	3.7
Longitud C ₁	\bar{x}	27.1	20.8	24
	DT	1.5	1.2	3.4
Longitud serie molar superior	\bar{x}	32.3	29.4	30.9
	DT	2.1	1	2.2
Longitud serie molar inferior	\bar{x}	41.6	38	39.9
	DT	2.3	1.9	2.7
Capacidad craneana	\bar{x}	54.3	43.3	51.4
	DT	3.4	2.4	4.2
Longitud Total	\bar{x}	115.6	99.3	107.7
	DT	3.7	3	8.9

TABLA 4 — Factores de carga de las variables de medidas corporales sobre los 5 ejes solicitados del análisis. Los valores que en mayor grado contribuyen a cada eje, aparecen subrayados. En este análisis se considera toda la población estudiada.

VARIABLES	I	II	EJES III	IV	V
PESO DE C ₁	<u>0,895</u>	0,139	0,031	0,218	0,262
PESO DE C ¹	<u>0,892</u>	0,101	-0,012	0,227	0,259
LONGITUD CONDILO BASAL	<u>0,857</u>	0,442	0,026	0,138	0,141
LONG.COND.MAND.PREGNATION	<u>0,857</u>	0,450	0,030	0,103	0,185
ANCHURA ZIGOMATICA	<u>0,854</u>	0,411	-0,026	0,117	0,232
LONG.TOTAL CRANEO	<u>0,849</u>	0,438	0,055	0,109	0,173
LONG.COND.MAND-DISTAL C ¹	<u>0,847</u>	0,456	0,015	0,073	0,210
ANCHURA ROSTRAL	<u>0,846</u>	0,328	-0,007	0,128	0,307
LONGITUD DE C ₁	<u>0,838</u>	0,324	-0,010	0,101	0,297
LONGITUD DE LA MANDIBULA	<u>0,835</u>	0,472	0,030	0,086	0,242
LONG.COND.MAND-PROXIM. M ³	<u>0,834</u>	0,421	0,088	0,059	0,271
LONG.COND.MAND-PROX. C ¹	<u>0,833</u>	0,485	0,013	0,068	0,205
LONG.DE C ¹	<u>0,826</u>	0,369	-0,012	0,088	0,218
LONG.PALATAR	<u>0,823</u>	0,454	0,022	0,036	0,199
ANCHURA DE C ₁	<u>0,801</u>	0,255	-0,061	0,272	0,031
LONG.MUSCULO TEMPORAL	<u>0,779</u>	0,503	0,024	0,054	0,314
LONG.MUSC.MASETERO	<u>0,775</u>	0,401	-0,018	0,114	0,296
LONG.COND.MAND-CORONOIDES	<u>0,769</u>	0,398	0,046	0,089	0,256
LONG.SERIE MOLAR SUPERIOR	<u>0,754</u>	0,367	0,005	-0,037	-0,323
ANCHURA C ₁	<u>0,751</u>	0,318	-0,211	0,333	0,070
LONG.SERIE MOLAR INFERIOR	<u>0,633</u>	0,543	-0,195	0,248	0,040
ESTRECHAM.PREORBITARIO	<u>0,594</u>	0,414	0,086	-0,059	0,477
LONGITUD COLA BASE	0,263	<u>0,906</u>	-0,024	-0,062	0,184
LONGITUD TOTAL CORPORAL	0,486	<u>0,822</u>	-0,037	-0,006	0,252
LONGITUD MANO	0,427	<u>0,796</u>	-0,202	0,042	0,130
LONGITUD PATA POSTERIOR	0,546	<u>0,782</u>	-0,041	0,020	0,191
LONGITUD PIE	0,571	<u>0,748</u>	-0,042	0,065	0,062
PESO RIÑON IZQUIERDO	0,282	<u>0,675</u>	0,113	0,203	<u>0,536</u>
PESO RIÑON DERECHO	0,343	<u>0,605</u>	0,040	0,163	<u>0,623</u>
ESTRECHAM.POSTORBITARIO	-0,011	<u>0,097</u>	<u>-0,966</u>	-0,078	-0,112
LONGITUD OREJA	0,344	-0,003	0,103	<u>0,868</u>	-0,028
PESO DEL CRISTALINO	0,293	0,221	0,094	-0,095	<u>0,754</u>

PROPORCION DE LA VARIANZA	73,92	6,77	4,73	2,54	2,34	%
---------------------------	-------	------	------	------	------	---

TABLA 5.— Factores de carga de las variables de medidas corporales sobre los 5 ejes solicitados del análisis. Los valores que en mayor grado contribuyen a cada eje, aparecen subrayados. En este análisis se consideran sólo machos.

VARIABLES	EJES				
	I	II	III	IV	V
PESO DE C ₁	<u>0,858</u>	0,310	0,080	0,091	-0,038
PESO DE C ₂	<u>0,844</u>	0,289	0,077	-0,010	-0,031
LONGITUD DE C ₁	<u>0,818</u>	0,292	0,248	0,079	-0,119
PESO DEL CRISTALINO	<u>0,814</u>	-0,209	-0,365	-0,102	-0,126
ANCHURA ROSTRAL	<u>0,804</u>	0,396	0,047	0,243	0,041
LONG. MUSCULO TEMPORAL	<u>0,779</u>	0,477	0,184	0,272	0,042
ANCHURA ZIGOMATICA	<u>0,761</u>	0,492	0,221	0,247	0,011
LONGITUD PALATAR	<u>0,751</u>	0,356	0,324	0,159	0,087
ESTRECHAM. PREORBITARIO	<u>0,748</u>	0,229	-0,048	0,407	-0,121
LONG. COND. MAND-DISTAL C ¹	<u>0,732</u>	0,493	0,238	0,325	0,098
LONG. DE LA MANDIBULA	<u>0,731</u>	<u>0,543</u>	0,180	0,345	0,067
LONGITUD C ¹	<u>0,727</u>	0,417	0,399	0,095	-0,121
LONG. COND. MAND-PREGNATION	<u>0,721</u>	<u>0,533</u>	0,246	0,314	0,118
LONG. COND. MAND-PROXIMAL C ¹	<u>0,719</u>	<u>0,527</u>	0,228	0,259	0,119
LONG. COND. MAND-PROXIMAL M ³	<u>0,718</u>	0,460	0,200	0,387	0,150
LONG. MUSCULO MASETERO	<u>0,704</u>	0,397	-0,061	0,375	-0,030
LONG. CONDILO BASAL	<u>0,687</u>	0,571	0,261	0,273	0,054
LONG. TOTAL CRANEO	<u>0,669</u>	0,519	0,237	0,300	0,164
LONG. COND. MAND-CORONOIDES	<u>0,601</u>	0,437	-0,059	0,435	0,131
ANCHURA C ₁	<u>0,562</u>	0,474	0,051	-0,125	-0,105
PESO RIÑON DERECHO	<u>0,549</u>	<u>0,550</u>	-0,281	0,358	-0,230
PESO RIÑON IZQUIERDO	<u>0,491</u>	<u>0,510</u>	-0,186	0,454	-0,315
LONG. COLA BASE	<u>0,172</u>	<u>0,846</u>	0,243	0,187	-0,005
LONG. PIE	<u>0,262</u>	<u>0,845</u>	-0,011	0,158	0,186
LONG. TOTAL CORPORAL	0,409	<u>0,836</u>	0,205	0,196	0,000
LONG. MANO	0,293	<u>0,828</u>	0,033	0,211	0,027
LONG. SERIE MOLAR INF.	0,287	<u>0,808</u>	0,007	-0,122	-0,004
LONG. PATA POSTERIOR	0,454	<u>0,784</u>	0,193	0,157	0,028
ANCHURA DE C ¹	0,311	<u>0,660</u>	0,259	-0,114	-0,360
LONG. SERIE MOLAR SUP.	0,200	0,168	<u>0,819</u>	0,050	0,146
ESTRECHAM. POSTORBITARIO	-0,234	0,191	-0,115	<u>-0,118</u>	-0,070
LONG. OREJA	-0,064	-0,051	-0,124	<u>-0,041</u>	<u>-0,911</u>

PROPORCION DE LA VARIANZA 64,68 6,17 5,40 3,94 3,17 %

TABLA 6.— Factores de carga de las variables de medidas corporales sobre los 5 ejes solicitados del análisis. Los valores que en mayor grado contribuyen a cada eje aparecen subrayados. En este análisis, se consideran sólo hembras.

VARIABLES	EJES				
	I	II	III	IV	V
PESO CRISTALINOS	<u>0,919</u>	-0,062	0,066	<u>0,053</u>	-0,176
LONG.TOTAL CUERPO	<u>0,818</u>	0,382	-0,011	0,394	0,114
PESO RIÑÓN DERECHO	<u>0,817</u>	0,098	0,113	0,445	-0,077
LONG.COLA BASE	<u>0,805</u>	0,371	-0,068	0,384	0,083
LONG.COND.ALVEOLO PROX. ³	<u>0,761</u>	0,279	0,042	<u>0,524</u>	0,157
PESO RIÑÓN IZQUIERDO	<u>0,758</u>	0,205	-0,082	<u>0,509</u>	-0,071
LONG.PATA POSTERIOR	<u>0,742</u>	0,448	-0,066	0,421	0,165
LONG.MANDIBULA	<u>0,734</u>	0,460	0,054	0,443	0,191
LONG.MUSCULO TEMPORAL	<u>0,730</u>	0,307	0,014	0,552	0,165
LONG.TOTAL CRANEO	<u>0,729</u>	<u>0,529</u>	0,032	0,396	0,106
LONG.MANO	<u>0,729</u>	0,458	-0,016	0,328	0,221
LONG.PALATAR	<u>0,717</u>	<u>0,554</u>	0,061	0,355	0,080
LONG.CONDILLO BASAL	<u>0,708</u>	<u>0,589</u>	0,031	0,305	0,193
LONG.COND.MAND.PREGNATION	<u>0,701</u>	0,487	-0,020	0,452	0,212
LONG.COND.MAND.ALV.PROX.C ¹	<u>0,692</u>	0,474	0,004	0,476	0,222
LONG.COND.MAND.ALV.DISTAL C ¹	<u>0,682</u>	0,480	0,026	0,473	0,226
ANCHURA ZIGOMATICA	<u>0,680</u>	0,483	0,064	0,448	0,228
LONGITUD PIE	<u>0,637</u>	<u>0,599</u>	-0,071	0,348	0,161
LONG.MUSCULO MASETERO	<u>0,618</u>	0,429	0,003	0,408	0,427
ESTRECHA.PREORBITARIO	<u>0,588</u>	0,449	0,378	0,375	-0,118
LONG.CANINO INFERIOR	<u>0,584</u>	0,366	0,137	<u>0,669</u>	0,107
LONG.COND.MAND.APO.CORONOIDES	<u>0,574</u>	0,428	0,032	0,488	0,198
ANCHURA ROSTRAL	<u>0,532</u>	0,276	0,058	<u>0,760</u>	0,133
PESO C ₁	<u>0,514</u>	0,438	0,166	<u>0,648</u>	-0,054
LONG.SERIE MOLAR SUPERIOR	0,244	<u>0,904</u>	-0,054	0,140	0,262
ANCHURA C ₁	0,143	<u>0,875</u>	-0,007	0,362	0,126
LONG.SERIE MOLAR INFERIOR	0,361	<u>0,693</u>	0,061	0,483	-0,041
LONGITUD OREJA	0,025	0,069	<u>-0,921</u>	-0,159	-0,258
ANCHURA C ¹	0,231	0,290	0,111	<u>0,832</u>	0,236
PESO C ¹	0,421	0,343	0,178	<u>0,809</u>	-0,033
LONGITUD C ¹	0,497	0,245	0,065	<u>0,762</u>	0,124
ESTRECHAMIENTO POSTORBITARIO	0,017	0,248	0,307	0,111	<u>0,867</u>

PROPORCION DE LA VARIANZA	76,91	5,34	4,87	3,24	2,05	%
---------------------------	-------	------	------	------	------	---

TABLA 7.— Factores de carga de las variables de medidas corporales sobre los 5 ejes solicitados del análisis. Los valores que en mayor grado contribuyen a cada eje, aparecen subrayados. En este análisis se consideran solamente variables significativas del primer eje en la población de machos.

VARIABLES	EJES				
	I	II	III	IV	V
LONG. COND. MAND.—PROXI. M ³	<u>0,840</u>	0,149	0,288	0,348	0,139
LONG. TOTAL CRANEAL	<u>0,834</u>	0,135	0,220	0,326	0,188
LONG. COND. MAND.—PREGNATION	<u>0,825</u>	0,101	0,305	0,405	0,195
LONG. COND. MAND.—DISTAL C ¹	<u>0,815</u>	0,102	0,324	0,407	0,163
LONG. COND. MAND.—PROXI. C ¹	<u>0,810</u>	0,082	0,298	0,429	0,186
LONG. MANDIBULA	<u>0,806</u>	0,146	0,392	0,352	0,213
LONG. CONDILO BASAL	<u>0,786</u>	0,034	0,290	0,445	0,246
LONG. COND. MAND.—CORONOIDES	<u>0,785</u>	0,265	0,394	0,082	-0,030
LONG. MUSCULO TEMPORAL	<u>0,754</u>	0,251	0,317	0,388	0,254
ANCHURA ZIGOMATICA	<u>0,719</u>	0,135	0,377	0,475	0,189
ANCHURA ROSTRAL	<u>0,711</u>	0,390	0,322	0,290	0,236
LONG. PALATAR	<u>0,662</u>	0,163	0,218	0,499	0,210
ESTRECHAMIENTO PREORBITARIO	<u>0,661</u>	<u>0,500</u>	0,351	0,123	0,139
LONGITUD C ₁	<u>0,658</u>	0,074	0,133	<u>0,579</u>	0,293
LONG. MUSCULO MASETERO	<u>0,514</u>	0,281	<u>0,627</u>	0,353	0,054
PESO DEL CRISTALINO	0,116	0,919	0,099	0,233	0,144
PESO DEL RIÑON IZQUIERDO	0,338	0,063	<u>0,878</u>	0,207	0,169
PESO DEL RIÑON DERECHO	0,333	0,135	<u>0,868</u>	0,260	0,153
PESO C ¹	0,417	0,327	0,284	<u>0,719</u>	0,718
PESO C ₁	0,433	0,277	0,378	<u>0,716</u>	0,132
LONGITUD C ₁	0,465	0,192	0,258	<u>0,714</u>	0,237
ANCHURA C ₁	0,312	0,206	0,214	0,217	<u>0,864</u>

PROPORCION DE LA VARIANZA	76,57	5,10	4,69	3,33	2,81	%
---------------------------	-------	------	------	------	------	---

TABLA 8.— Factores de carga de las variables de medidas corporales sobre los 5 ejes solicitados del análisis. Los valores que en mayor grado contribuyen a cada eje, aparecen subrayados. En este análisis se consideran solamente las variables significativas del primer eje en la población de hembras.

VARIABLES	EJES				
	I	II	III	IV	V
LONGITUD DEL PIE	<u>0,835</u>	0,240	0,138	0,319	0,269
LONGITUD DE LA MANO	<u>0,829</u>	0,347	0,247	0,162	0,181
LONG. CONDILO BASAL	<u>0,828</u>	0,317	0,207	0,313	0,213
LONG. MUSCULO MASETERO	<u>0,815</u>	0,152	0,475	0,184	0,039
LONG.CONDILO MAND.-PREGNATION	<u>0,793</u>	0,323	0,351	0,224	0,271
LONG.PATA POSTERIOR	<u>0,792</u>	0,379	0,322	0,228	0,192
LONG.COND.MAND.-PROXI.C ¹	<u>0,780</u>	0,293	0,392	0,245	0,276
LONG. PALATAR	<u>0,777</u>	0,351	0,288	0,350	0,139
LONG.COND. MAND.DISTAL C ¹	<u>0,763</u>	0,296	0,390	0,250	0,285
LONGITUD MANDIBULA	<u>0,767</u>	0,357	0,379	0,284	0,213
LONG.TOTAL CRANEAL	<u>0,756</u>	0,373	0,295	0,348	0,238
ANCHURA ZIGOMATICA	<u>0,751</u>	0,305	0,439	0,314	0,114
LONG.TOTAL CORPORAL	<u>0,728</u>	0,483	0,313	0,263	0,232
LONG.COLA BASE	<u>0,722</u>	0,486	0,284	0,222	0,238
LONG.MUSCULO TEMPORAL	<u>0,679</u>	0,387	0,484	0,262	0,190
LONG.COND.MAND.PROXI. M ³	<u>0,646</u>	0,411	0,429	0,241	0,361
LONG.COND.MAND.CORONOIDES	<u>0,627</u>	0,225	0,338	0,149	<u>0,618</u>
ANCHURA ROSTRAL	<u>0,545</u>	0,222	<u>0,686</u>	0,278	0,233
PESO CRISTALINO	0,280	<u>0,922</u>	0,100	0,125	0,067
PESO RIÑON DERECHO	0,346	<u>0,647</u>	<u>0,501</u>	0,357	0,198
PESO RIÑON IZQUIERDO	0,410	<u>0,555</u>	<u>0,518</u>	0,289	0,321
ESTRECHAMIENTO PREORBITARIO	0,445	0,280	0,275	<u>0,787</u>	0,115

PROPORCION DE LA VARIANZA	86,96	4,17	2,19	1,87	1,13	%
---------------------------	-------	------	------	------	------	---

El primer análisis fué realizado sobre la totalidad de la población, es decir, 49 individuos (27 machos y 22 hembras). La proporción acumulada de la varianza total para los cinco primeros ejes fué de un 90,30%. El resultado es pues altamente eficiente.

La varianza absorbida por cada eje solicitado del análisis y los factores de carga de las variables sobre dichos ejes se presentan en tabla 4 y Fig. 11.

Es aparente en esta tabla que todas las medidas craneales, excepto el estrechamiento postorbitario, se concentran en el primer eje, concentrándose en el segundo eje el peso de los riñones y todas las medidas externas, con excepción de longitud de oreja.

Por último, el peso del cristalino se aísla en el quinto eje, en asociación con peso de riñones.

Así como el sexo de los individuos proporciona una interpretación de conjunto de los resultados, como ya se comentará más tarde, es posible que la edad pueda también contribuir a ello. Sin embargo, si bien el sexo es inmediatamente observable en los sujetos, la edad cronológica exacta no nos es conocida.

No obstante, esta dificultad no es insalvable, ya que en base a conocimientos previos, sobre todo de la anatomía craneana de mamíferos y otros primates, sí se pueden establecer bloques ciertos de individuos de edad creciente, aunque se desconozca la edad cronológica exacta.

Disponiendo de grandes muestras, como las utilizadas por Schultz (1960) para *Alouatta villosa* es posible mediante un único criterio (dentición) clasificar los sujetos en numerosas clases de edad. En nuestro caso, el número de individuos colectados con este propósito ($N = 49$) permitió solamente establecer 4 clases de edad y ello en función de los dos criterios dentición y osificación.

Las cuatro clases establecidas son las siguientes:

Clase 1.— Individuos con dentición definitiva aún no completa.

Clase 2.— Individuos con dentición definitiva completa y sutura basioccipital abierta.

Clase 3.— Individuos con todas las suturas craneales cerradas.

Clase 4.— Todas las suturas craneales cerradas y dentición muy desgastada.

La sutura basioccipital como límite en la diferenciación de las clases 2 y 3 se eligió por ser esta sutura la primera en cerrarse en el desarrollo de los individuos.

Aunque estas clases sin duda expresan un gradiente cronológico, en lo que respecta al ciclo biológico, es muy evidente que la clase 1 engloba a crías y juveniles y la 4 a adultos y viejos, no siendo tan nítida la diferencia entre las clases 2 y 3, que quizá podrían corresponder respectivamente a las fases de subadulto o adulto joven y adulto.

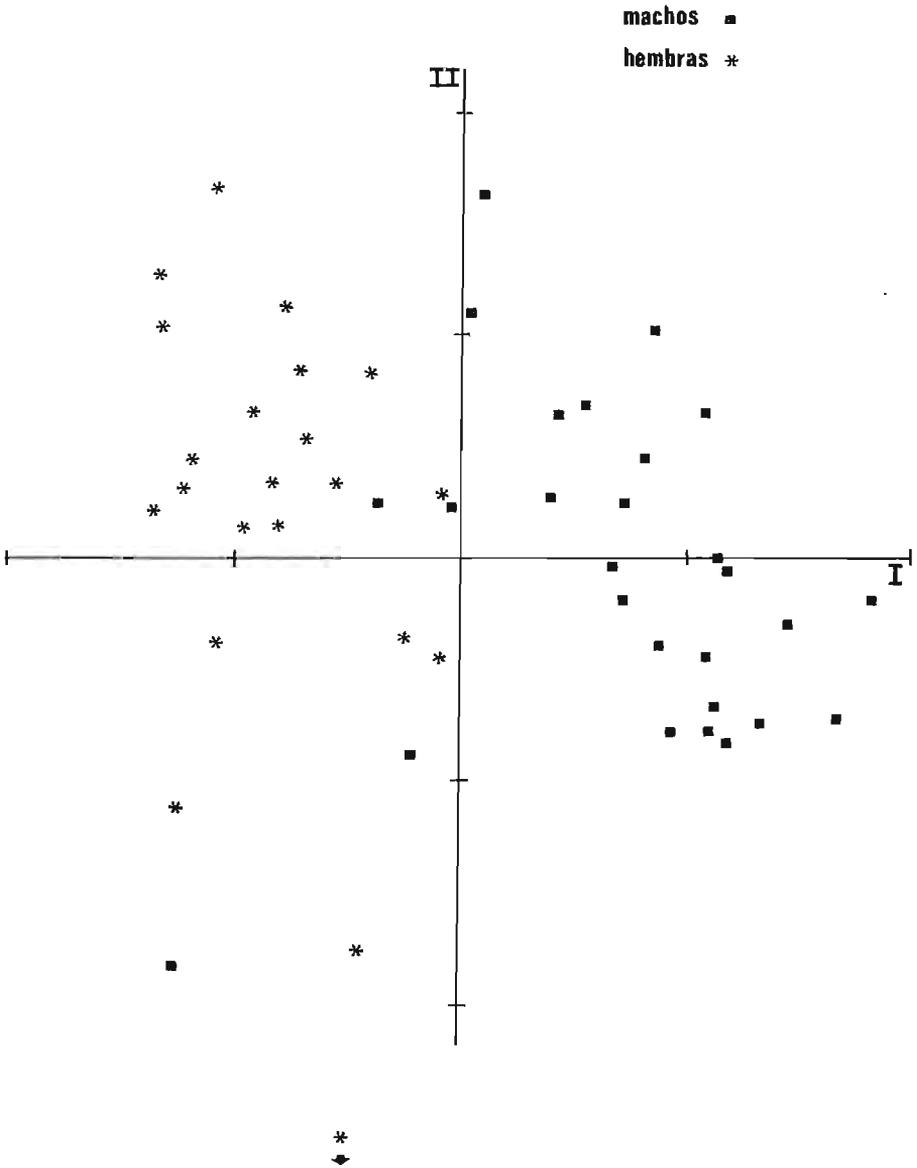


Fig. 11.— Representación de los individuos de la población según sus nuevas coordenadas en el plano definido por los ejes I y II resultantes del análisis de componentes principales de medidas corporales.

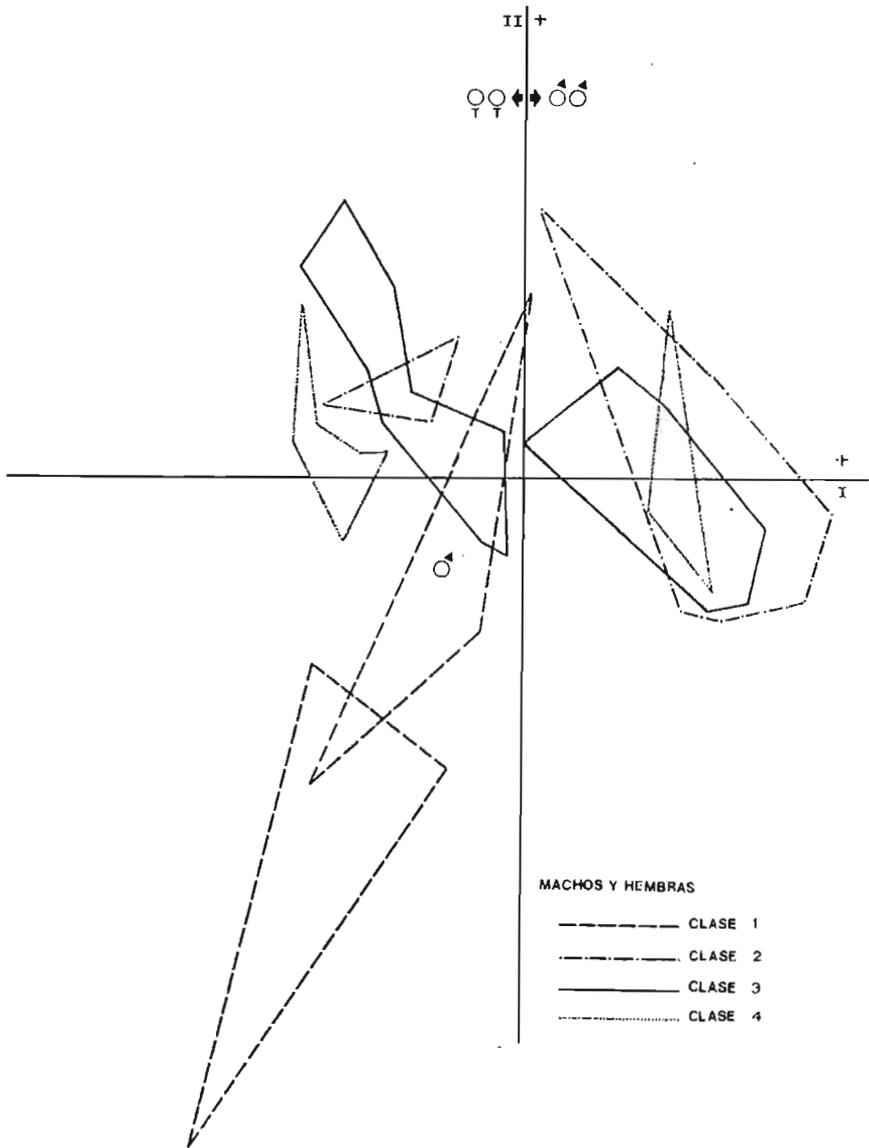


Fig. 12.— Representación de las clases de edad y sexo de todos los individuos de la población sobre el plano definido por ejes I y II resultantes del análisis de componentes principales de medidas corporales.

Hemos comprobado la fiabilidad de esta clasificación, ya que al adjudicar cada clase elegida a cualquier individuo, éste se localiza claramente en el esquema, lo que sugiere que estamos utilizando una clasificación muy cercana a la natural.

Para introducir el criterio de edad en los resultados obtenidos, con la esperanza de que nos aportara una visión más unitaria, se introdujeron las clases de edad anteriormente definidas en los resultados de componentes principales (Fig. 12).

En conclusión y remitiéndonos en primer lugar a la Fig. 11, es evidente que el primer eje separa los machos de las hembras, de toda la población, los machos más jóvenes (clase 1, crías y juveniles) como transición entre ambos grupos por lo que la zona positiva de su distribución, según el factor I, debe representar la aparición de los caracteres sexuales secundarios masculinos.

La gran proporción de la varianza absorbida por el eje I (73,9%) demuestra la importancia del dimorfismo sexual en *Alouatta seniculus*, hasta el punto de enmascarar la influencia de la edad, de forma que la variable peso del cristalino (tan ligada a la edad) aparezca, aunque individualizada, en el último eje.

De ahí quizá que en la Fig. 12 no sea evidente la influencia de la edad. Esta situación justifica un estudio en detalle, considerando machos y hembras como poblaciones diferentes y aplicando para cada sexo el método de componentes principales.

El resultado del análisis de los machos muestra una acumulación de la varianza total del 85,36% para los cinco primeros ejes. La proporción de la varianza absorbida por cada eje, así como los factores de carga de las variables sobre los mismos aparecen en tabla 5.

La ordenación de los individuos en el plano definido por los dos primeros ejes puede observarse en la Fig. 13 en que, y para mejor comprender la influencia de la edad en esta ordenación, se representan las clases de edad anteriormente establecidas superpuestas a los resultados del análisis.

En cuanto al análisis de las hembras por separado, la varianza total absorbida fué de 93,41% para los cinco primeros ejes; la varianza absorbida por cada eje y los factores de carga de las variables se presentan en tabla 6 y la ordenación de los individuos en los dos primeros ejes se presenta en Fig. 14, en que se superponen las clases de edad anteriormente descritas sobre los resultados del análisis.

Llama en primer lugar la atención en ambos análisis que al eliminar el factor sexo, es la edad el mejor criterio de ordenación de los individuos, tal como se observa en figuras 15 y 16, en que clases de edad se disponen a lo largo del eje I de izquierda a derecha, tanto en machos como en hembras.

Refuerza esta interpretación el hecho de que la variable peso del cristalino ha pasado para ambos análisis a integrarse en este primer eje, siendo reconoci-

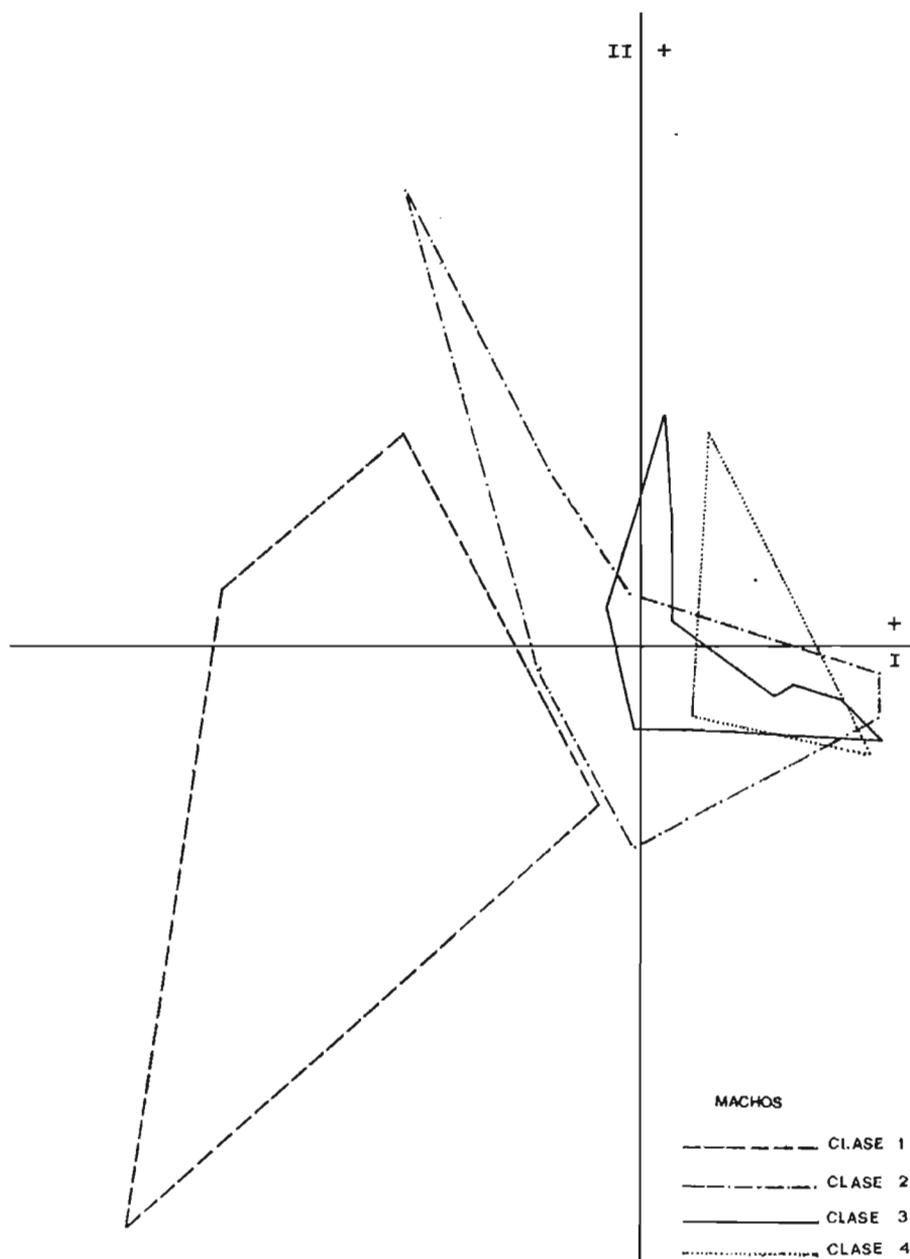


Fig. 13.— Representación de las clases de edad de los machos en el plano definido por ejes I y II del análisis de componentes principales de medidas corporales.

da para el conjunto de los mamíferos como relacionada linealmente con la edad.

Este primer eje, que podríamos llamar "componente edad", viene definido para ambos sexos por las medidas craneales (a excepción de las medidas de las series molares), el peso del cristalino y de los riñones.

En el caso de las hembras, las medidas corporales externas (a excepción de longitud de oreja) han pasado a integrarse a este primer eje, lo que no ocurre en el caso de los machos (donde contribuyen únicamente al segundo eje).

Las medidas de los caninos permanecen para el caso de los machos en este primer componente, mientras que para las hembras han pasado a integrarse en otro eje.

En el análisis global de machos y hembras el peso de los riñones aparecía asociado al peso del cristalino (eje V) y a las medidas corporales externas (eje II).

La situación de alto factor de carga de la variable peso de riñones repartido entre dos ejes (componente edad, manteniéndose la asociación con peso del cristalino y eje de medidas externas) se mantiene en el caso de los machos. En el caso de las hembras, la doble asociación de esta variable se hace única al integrarse todas las medidas corporales externas en el eje I (de edad).

La importancia del primer eje en los análisis de machos y hembras por separado y el gran número de variables que lo integran justifican un análisis más detallado de las relaciones mutuas entre ellas, habida cuenta de que no se trata en ambos casos de las mismas variables exactamente.

Los resultados pueden observarse en tabla 7 y 8.

En cuanto a los machos, es de destacar en primer lugar la separación de las variables peso del cristalino (única con alto factor de carga sobre el eje II) de las medidas craneales, que, a excepción de la mayoría de las medidas de los caninos, permanecen en el primer eje. Para mayor claridad y superpuestos a las clases de edad se representan los individuos sobre el plano definido por los ejes I y II en la Fig. 15. Aunque es evidente que ambos ejes recogen el factor edad (las clases de edad se ordenan relativamente bien para ambos), el peso del cristalino, más relacionado con el tiempo cronológico, y las medidas craneales, más sujetas al ciclo biológico, se disponen ahora en dos ejes distintos.

En las hembras esta divergencia entre peso del cristalino y medidas craneales se mantiene, destacando que estas últimas mantienen en el primer eje su asociación con las medidas corporales externas, las cuales, al estar también más relacionadas con el ciclo biológico que con el tiempo cronológico, corroboran la hipótesis ya apuntada de cierta divergencia entre edad biológica y cronológica.

En el análisis de detalle de los machos, la variable peso de riñones, ha perdido toda su importancia en la relación con la edad, (apareciendo una nueva

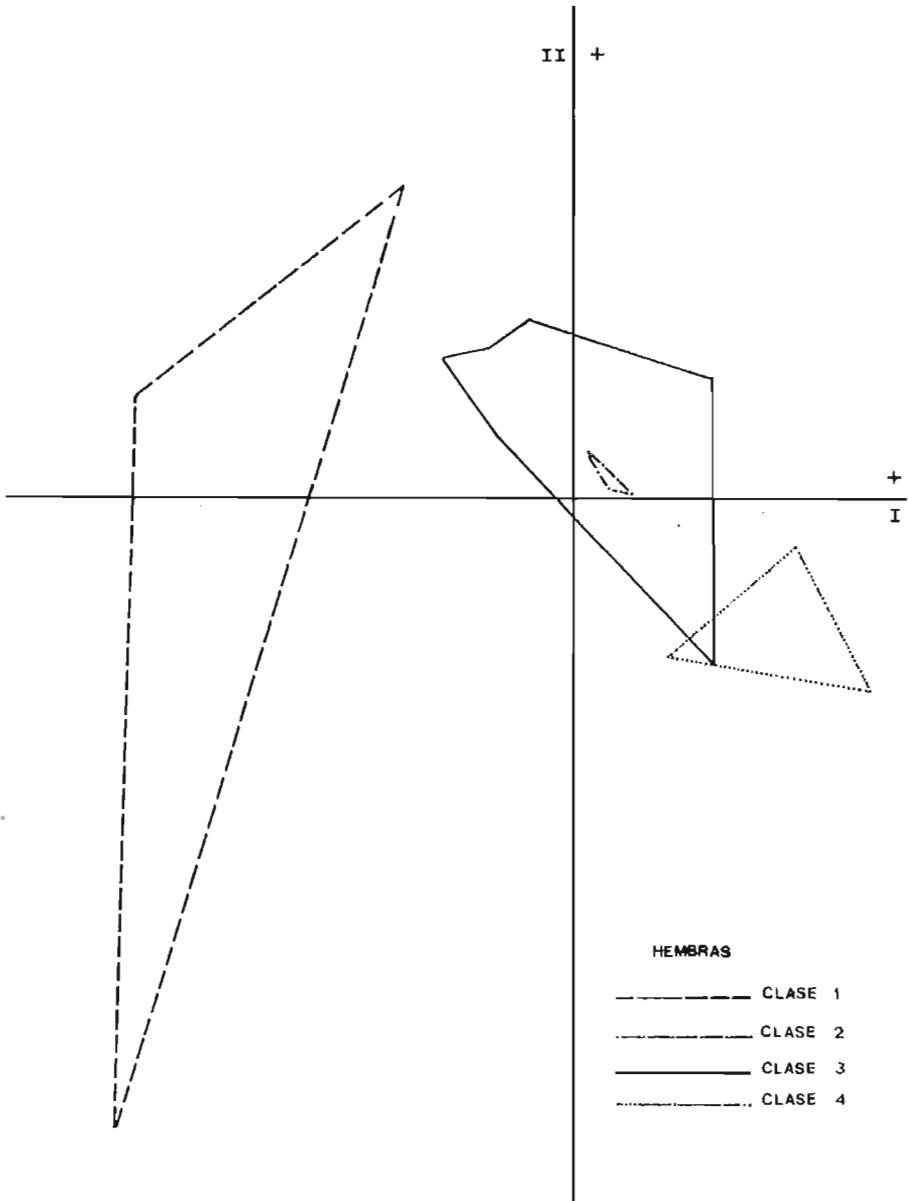


Fig. 14.— Representación de las clases de edad de las hembras en el plano definido por ejes I y II del análisis de componentes principales de medidas corporales.

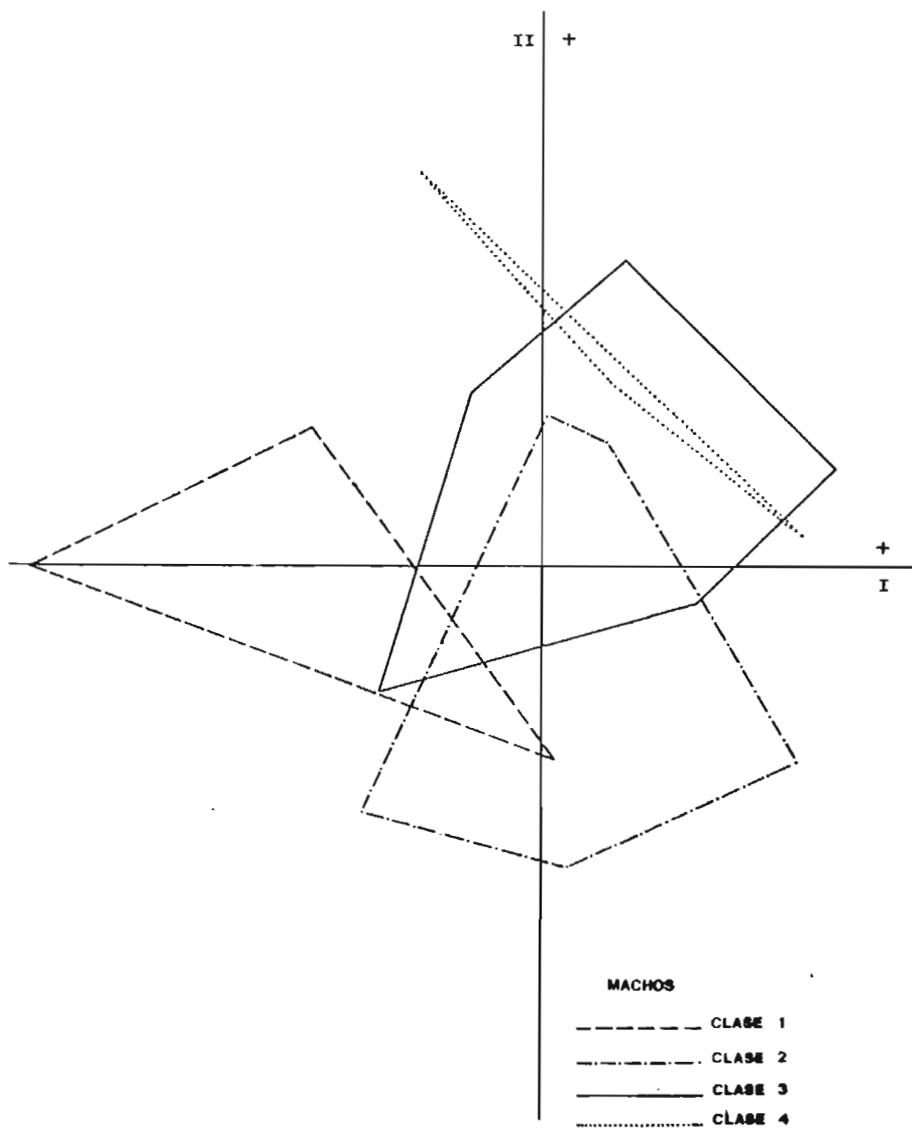


Fig. 15.— Representación gráfica de las clases de edad de los machos, basado en el análisis de componentes principales del grupo de variables con alto factor de carga sobre el eje I del análisis anterior.

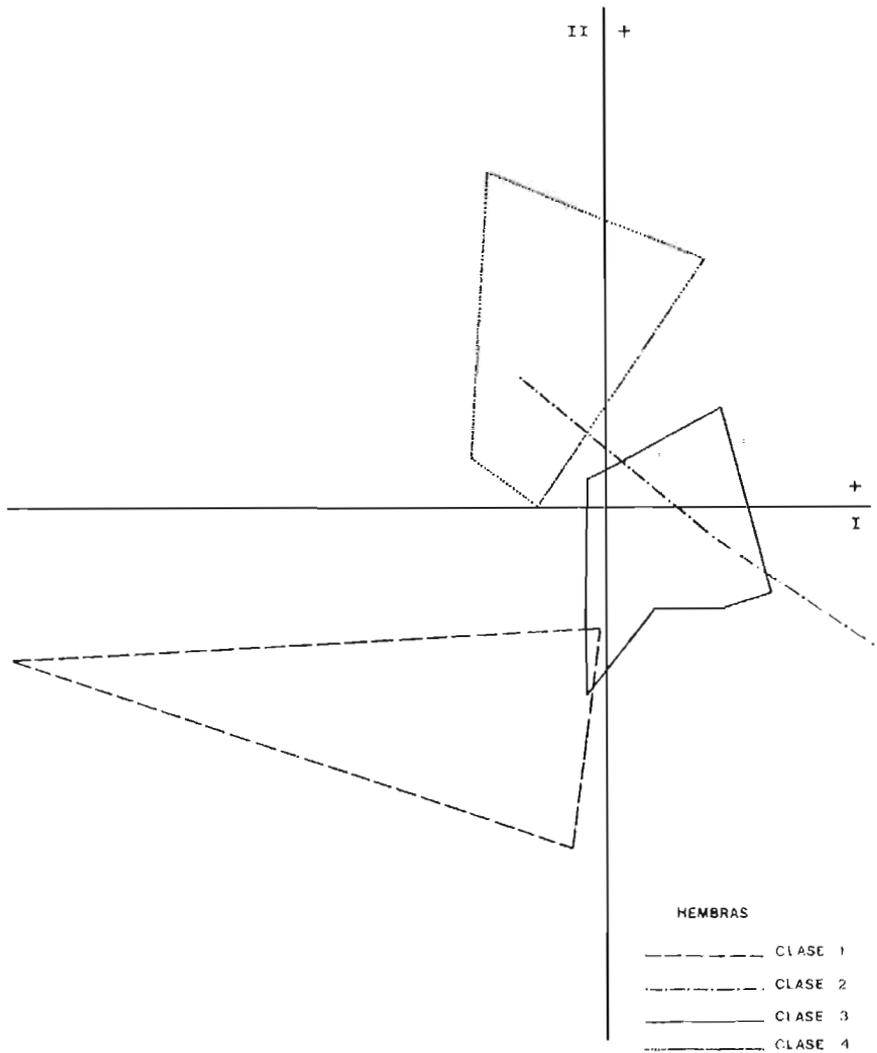


Fig. 16.— Representación gráfica de las clases de edad de las hembras basado en el análisis de componentes principales del grupo de variables con alto factor de carga sobre el eje I del análisis anterior.

asociación con longitud del músculo masetero). En las hembras, sin embargo, el peso de los riñones no pierde la relación con la edad, permaneciendo asociado al peso de los cristalinos.

Para terminar, queremos resaltar la posibilidad del uso del peso de los riñones para la determinación exacta de la edad cronológica, sobre todo en hembras, siendo esta medida fácil de obtener en campo, mientras que la determinación del peso del cristalino requiere más complicación y técnicas de laboratorio. Se precisan no obstante, estudios en otras especies, que pudieran ampliar y detallar más esta hipótesis.

DIETA ALIMENTICIA

La dieta alimenticia de *A. seniculus* es poco conocida, ya que sólo hay referencia en la literatura a análisis de 9 tractos digestivos (Fooden, 1964; Iza-wa, 1975) y escasas observaciones en campo (Hernández-Camacho, 1975). En este apartado estudiaremos la dieta alimenticia según los criterios de observación directa, análisis de excrementos y de los contenidos del tracto digestivo.

Si bien los datos de comportamiento se registraron preferentemente en el Hato del Frío, los correspondientes a contenidos de tractos digestivos, así como los de biometría y reproducción (que requerían sacrificar los sujetos) se colectaron en la zona del Llano encuadrada entre los municipios de Mantecal y Achaguas, entre los ríos Guaritico y Apure al norte y Caucagua al sur (comprendiendo un área aproximada de 300.000 hectáreas) en hábitats de bosques isla y galería.

Los datos obtenidos en observación directa de los sujetos alimentándose se integrarán sobre todo en la lista de especies vegetales utilizadas y en el comportamiento alimenticio, tema este último que trataremos en el capítulo de comportamiento.

Si bien la identificación de las piezas alimenticias se realizó de la misma forma en contenidos estomacales, intestinales y excrementos, en los últimos sólo se desmenuzaban y clasificaban, mientras que para el tracto digestivo se procedía de la siguiente forma:

El tracto digestivo era disecado completamente y a continuación se separaba del estómago, cortando a los niveles de cardias y píloro. Se pesaba el estómago lleno (balanza Pesola, máximo 1000 g.), después se vaciaba su contenido y, tras lavar con agua las paredes internas, se pesaba el estómago vacío y abierto (la diferencia entre ambas medidas es el peso del contenido estomacal). Con el intestino delgado por un lado y grueso por otro se procedía de igual forma.

En la identificación de especies vegetales y categorías de alimento fueron de gran utilidad las consultas a los naturales de la zona, cuidando de contrastar las respuestas con la observación de las especies vegetales presentes en el área de estudio.

Fué posible, gracias a la colaboración de la Fundación la Salle y Universidad Central de Venezuela, en Caracas, y Facultad de Agronomía de la Universidad de Maracay, así como con la ayuda de bibliografía, determinar las especies vegetales ingeridas, con adjudicación de sus nombres científicos correspondientes, a la mayoría de plantas que servían de alimento a los individuos de la población estudiada.

Se establecieron para una mejor comprensión de la dieta alimenticia las siguientes categorías de piezas vegetales:

Hojas: trocitos de hojas, hojas trituradas, nerviaciones y peciolas.

Frutos: tanto si aparecían semillas, piel o pulpa. Se considerarán juntos y por separado los frutos de árboles, lianas y hierbas no gramíneas.

Flores.

Tallos leñosos: palitos y ramitas.

Hierbas gramíneas: semillas, tallos u hojas de gramíneas.

Cortezas: trozos de corteza.

Entrando ya en resultados de dieta alimenticia, de los 66 estómagos de animales adultos analizados, dos de ellos se encontraban vacíos y once contenían una sola categoría alimenticia:

2 estómagos.	vacíos
2 "	flores solamente
4 "	hojas solamente
5 "	frutos solamente

Los 53 estómagos restantes presentaban un contenido mixto en cuanto a las categorías alimenticias arriba descritas, cuya presencia en el total de los 53 contenidos estomacales es la siguiente:

Hojas.	96,2 % de los estómagos
Frutos.	94,3 % "
Flores.	18,9 % "
Tallos leñosos.	11,3 % "
Hierbas gramíneas.	5,7 % "
Cortezas.	5,7 % "

Para mayor detalle y aunque incluidos en los porcentajes anteriores, aparecieron peciolas (incluidos en la categoría Hojas) en 26,4 % de los 53 estómagos, hierbas no gramíneas (incluidos en Frutos) en 5,7 % del total y lianas (incluidas en Frutos) el 9,4 % .

En cuanto a contenidos intestinales, aunque la muestra fuera la misma inicialmente que para los estomacales (66), la muestra final fué distinta, por tratarse tres de ellos de individuos atropellados por automóviles, no pudiéndose coleccionar los sujetos inmediatamente tras morir, con lo que se perdió el contenido intestinal por consumirlo insectos necrófagos (la muestra final fué pues de 63).

En cuanto al intestino delgado, en 33 de la muestra de 63 intestinos (52,4%) se halló únicamente una masa fluida verde-amarillenta en escasa cantidad e imposible de adjudicar a ninguna de las categorías arriba establecidas. En los 30 restantes contenidos del intestino delgado, las proporciones de presencia (referidos a la muestra de 30) son los siguientes:

Hojas.	60,0 %	de los ints. delgados
Frutos.	100 %	”
Flores.	3,3 %	”
Tallos leñosos.	10,0 %	”
Hierbas gramíneas.	0 %	”
Cortezas.	3,3 %	”

Referido también a esos 30 contenidos de intestinos delgados, en 16,7 % de ellos aparecen peciolos, en ninguno de ellos se observaron hierbas no gramíneas y en 10,0 % encontraron trozos de liana.

En el intestino grueso (muestra de 63), los contenidos presentan siempre composición mixta de varias categorías alimenticias, según las siguientes proporciones:

Hojas.	77,8 %	de los ints. gruesos
Frutos.	85,7 %	”
Flores.	0 %	”
Tallos leñosos.	6,3 %	”
Hierbas gramíneas.	0 %	”
Cortezas.	6,3 %	”
Parásitos.	74,6 %	”

La proporción de parásitos hallada (74,6 %) puede no representar la situación real, ya que se observó en varias ocasiones que habían descendido al recto o incluso salido al exterior.

Los pesos de contenidos estomacales e intestinales se presentan a continuación en la siguiente tabla (peso en gramos):

		ESTOMAGO	I. DELGADO	I. GRUESO
MACHOS	\bar{X}	243,5	116,5	340,2
	D.T.	142,1	35,7	127,8
HEMBRAS	\bar{X}	196,3	95,9	265,0
	D.T.	149,2	34,5	115,4
MACHOS	\bar{X}	221,7	106,7	306,4
HEMBRAS	D.T.	147,4	36,7	128,0

Los análisis de excrementos se realizaron sobre una muestra de 380, los cuales fueron recogidos como unidades independientes, es decir, cada uno de ellos producido en una sola defecación; procurando además tomar sólo los excrementos recientes, es decir, siempre del mismo día de la recogida.

Manteniendo individualizados los excrementos, se identificaban en ellos las distintas categorías alimenticias ya establecidas.

Los resultados, referidos a porcentajes de presencia en los 380 excrementos son los siguientes:

Hojas.	92,0 %	de los excrementos
Frutos.	79,0 %	"
Flores.	0 %	"
Tallos leñosos.	56,0 %	"
Hierbas gramíneas.	0,5 %	"
Cortezas.	8,0 %	"

Los peciolo (ya incluidos en la categoría Hojas) aparecen en 50,0 % de los excrementos, las hierbas no gramíneas (incluidas ya en Frutos) en 0,8 % y las lianas (también ya incluidas en Frutos) en 1 % de los excrementos.

Reuniendo las observaciones directas de animales comiendo, los análisis de contenidos del tracto digestivo y de excrementos, podemos proporcionar la lista completa de especies vegetales consumidas, bien sea como Hoja, Fruto, Flor, Corteza, etc.

No siempre ha sido posible determinar la especie correspondiente al nombre vernáculo. Dado el deficiente estado de conocimientos sobre las especies botánicas de los Llanos de Sudamérica, tenemos dudas de la exacta adjudicación del nombre científico para algunas especies; las que aparecen con asterisco en la siguiente lista:

Nombre común	Nombre científico
ACACIA	
ANONCILLO	<i>Duguetia riberensis</i> Arist.
CACAITA DE MONTE	
CAFECITO	
CAIMITO	
CAÑAFISTALO	<i>Cassia moschata</i> H.B.K.
CARA-CARA	<i>Enterolobium cyclocarpum</i> (Jacq.) Griseb
CARUTO.	<i>Genipa caruto</i> H.B.K.
CAJARA.	<i>Cordia</i> sp.
CEIBA	<i>Ceiba</i> sp. (L.) Gaertner
CHAPARRO MANTECO . . .	<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) H.B.K.
CIMBRAPOTROS	
DRAGO	<i>Pterocarpus podocarpus</i> S.F. Blake
ESPINITO	<i>Chomelia spinosa</i> Jacq.
GUACIMA.	<i>Guazuma</i> sp. Lam.
GUAMA	<i>Inga</i> sp.
GUAMACHO	<i>Pereskia guamacho</i> Weber
GUANABANO	<i>Annona</i> sp.
GUARATARO	<i>Vitex appuni</i> Moldenke
GUAYABA	<i>Psidium guajava</i> L.
JOBO	<i>Spondias mombin</i> L.
MADROÑO	
MAMON	<i>Melicoca</i> sp.
MANGO	<i>Mangifera indica</i> L.
MANIRITO	<i>Annona jahnii</i> Safford
MANIROTA.	<i>Annona cf. purpurea</i> Moc. and Sessé ex Dunal
MAPURITE	<i>Zanthoxylon caribeum</i> . Lam.
MATAPALO	<i>Ficus</i> sp.
MERECURE	<i>Conepia guianensis</i> Aubl.
MORA	
PEGAPALOMO	
PICATON	<i>Philodendron</i> sp.
PICATON BEJUCO	<i>Philodendron</i> sp.
SAMAN.	<i>Pithecolobium saman</i> (Jacq.) Benth
TAPACULO.	<i>Casearia hirsuta</i> sw.
UBERA.	<i>Coccoloba caracasana</i> Meissner
UBERA DE AGUA	<i>Coccoloba</i> sp.
UVITA	<i>Bactris aff. guieneensis</i> (L.) H.E. Moore.
VOLADORA	
ZARCILLO	

Nuestros resultados en cuanto a dieta alimenticia, unido a los 9 contenidos estomacales analizados y publicados con anterioridad (Fooden, 1964, Hernández-Camacho, 1975, Izawa 1975), encuadran a *A. seniculus* entre los absolutamente vegetarianos, y dentro de éstos fundamentalmente folífago-frugívoros.

Si bien hay coincidencia entre los informes publicados y nuestros propios datos en cuanto a ausencia de insectos en la dieta, en lo que se refiere a catalogar a nuestros araguatos como preponderantemente folífagos, hemos de disentir, ya que frutos y hojas se hallaban en aproximadamente igual proporción en los resultados de nuestros análisis. Una visión gráfica de las proporciones de las distintas categorías alimenticias según los diferentes criterios se presenta en Fig. 17 a 20.

Las diferencias entre las proporciones de las distintas categorías en los tramos del tracto digestivo y excrementos se deben al parecer a la diferente facilidad de detección de cada una al irse digiriendo. Por ejemplo, las flores disminuyen mucho su proporción al pasar del estómago al intestino delgado, para desaparecer ya en intestino grueso y excrementos, ocurriendo algo similar con las hierbas gramíneas; las fibras y materias leñosas (nervaciones de hojas, tallos leñosos y cortezas) ven aumentada su proporción al descender los tramos digestivos y acelerarse la absorción intestinal.

En lo que respecta a flores, la fiabilidad máxima de los datos corresponde pues a los contenidos estomacales, y a este respecto, si bien las diferencias con Hojas y Frutos son del orden del 75% para estómagos que contengan varias categorías, las proporciones se aproximarán algo más, es decir, la proporción de flores ganará alguna importancia si consideramos que en dos de los once estómagos con una sola categoría alimenticia contenían flores.

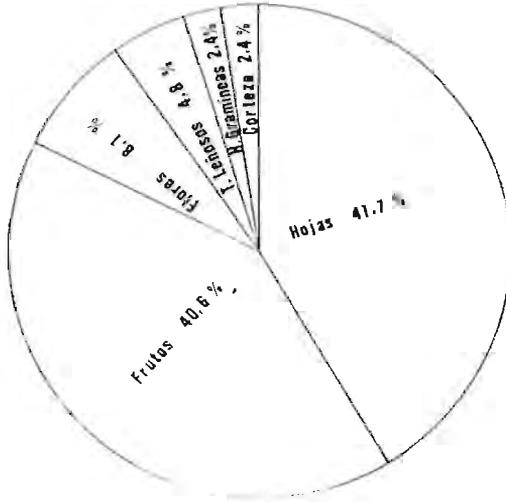
La importancia de las flores en la dieta se ve incrementada en las épocas de mayor floración, tiempo en que se observa a los animales alimentarse de ellas durante horas sin interrupción.

En cuanto a la distribución de las categorías alimenticias en sentido vertical, una rápida visión de las tablas y datos anteriores pone inmediatamente en evidencia la predominancia de la utilización del estrato arbóreo en la alimentación, ya que en contenidos estomacales, por ejemplo, sólo en 5,7% y 5,7% de ellos hay hierbas gramíneas y no gramíneas. La utilización del suelo pues es escasa, aunque presente.

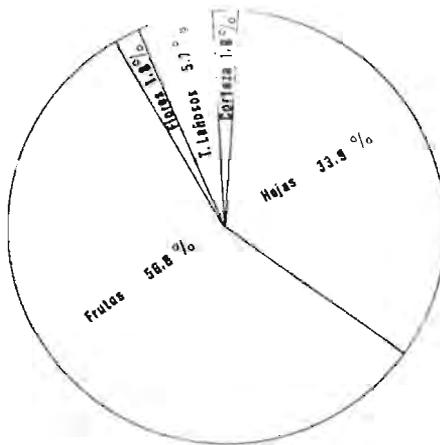
La presencia de arcilla quizá salada que señala Izawa (1975) para 3 de los 6 individuos analizados en selva lluviosa, en Colombia, no se da en nuestros resultados y el único dato que pudiera sugerir ingestión de fango son dos observaciones de huellas en charcas secas o semisecas al comienzo de la sequía.

La relación entre presencia de determinado alimento en el hábitat y su consumición por los animales parece de extraordinario interés, y si bien la au-

ESTOMAGOS

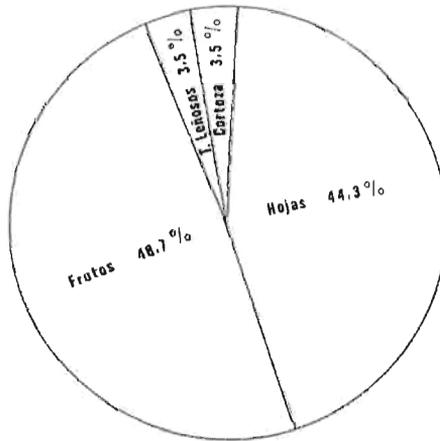


INTESTINO DELGADO



Hierbas Gramineas 0.0 %

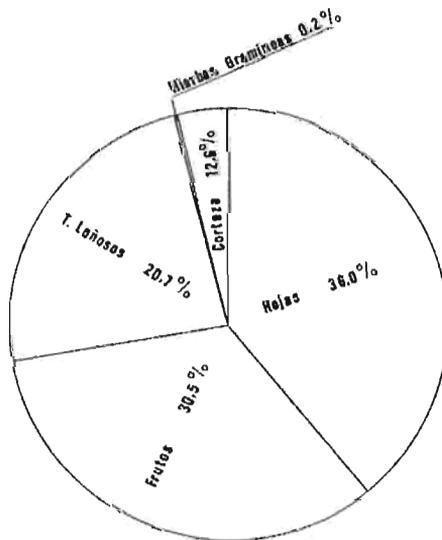
INTESTINO GRUESO



Flores 0.0%

Hierbas Gramíneas 0.0%

EXCREMENTOS



Flores 0.0%

Figs. 17, 18, 19 y 20.— Porcentajes de las distintas categorías alimenticias en la dieta en los tramos considerados del tracto digestivo, así como en excrementos analizados.

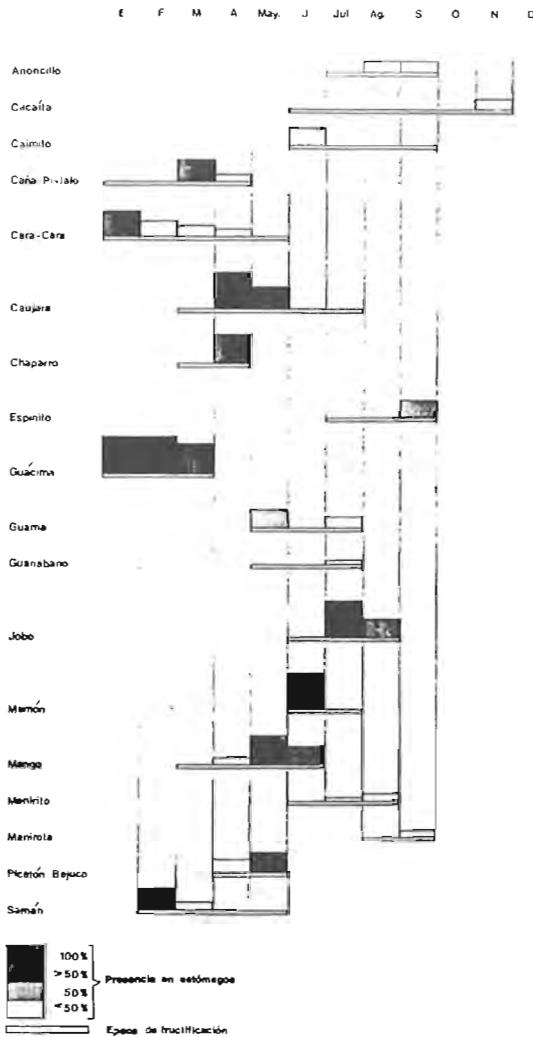


Fig. 21.— Preferencia por frutos determinados en los distintos meses del año. Las barras blancas horizontales indican duración de la época de fructificación para cada especie de árbol y los bloques sobre ellas indican el grado de selección que los araguatos hacen sobre los frutos presentes en cada mes. Observando esta gráfica en sentido vertical se aprecia como el araguato prefiere en determinado momento una fruta concreta, aunque otras estén también presentes al mismo tiempo. El motivo de utilizar porcentajes es poder comparar las preferencias alimenticias de unos meses a otros, ya que no se dispone del mismo número de contenidos estomacales cada mes del año. Por tratarse de poblaciones no muy numerosas, lo que es común en primates, no es concebible el sacrificio de muchos individuos.

sencia de datos exactos sobre la vegetación nos impide aproximarnos al problema especie por especie vegetal, sí es posible, sin embargo, representar en cada mes del año las especies presentes y su proporción de consumo, para, de esta manera, alcanzar conclusiones sobre las especies preferidas en cada momento.

En la representación gráfica de los resultados (Fig. 21), referidos únicamente a frutas y flores, es aparente que la mera presencia de estas partes vegetales en el hábitat no determina un consumo por los animales, quienes de todas las especies presentes en cada mes, parecen seleccionar algunas de ellas.

Así, en los meses de enero a marzo, los araguatos consumen preferentemente guácima, complementándola con menores cantidades de cara-cara en enero, samán en febrero y cañafístalo en marzo. En el mes de abril reparten bastante equitativamente el consumo de cauajara y chaparro, mientras que en el siguiente mes de marzo disminuyen las proporciones de las especies ingeridas y se consumen preferentemente 3 de ellas (mango, cauajara y picatón bejuco). En junio, consumen mucho mamón y mango y cantidades menores, aunque apreciables, de caimito. En julio y agosto comen prácticamente solo jobo, aunque en el último mes comienzan a alimentarse de frutos característicos de la época de lluvias (manirito y anoncillo). En septiembre comen predominantemente espinito, en octubre y noviembre cacaíta y en diciembre guayaba.

Tal como se señalaba en el capítulo de biometría, la longitud del tracto digestivo no es lo suficientemente grande como sería de esperar para un animal en que las hojas son un componente muy importante de la dieta. Esto, al parecer, se compensa, sobre todo, con una mayor superficie de colon y ciego.

Moreira y Resoagli (1976) observaron una gran longitud de las microvellosidades en yeyuno e ileon en *Alouatta caraya*, situación ésta que, de repetirse en *A. seniculus*, supondría un gran aumento de superficie digestiva.

En el esquema proporcionado por Hladik (1967) para 21 especies de primates, *Alouatta seniculus* aparece en cuanto a superficie digestiva en el extremo más folífago del gradiente de superficie de ciego y colon entre platirrininos.

Para terminar, y tal como parece ser la norma para los primates, el aporte proteínico de las hojas hace innecesario el consumo de insectos, ya que los frugívoros han de suplir el escaso aporte proteínico de la fruta mediante cualquiera de esas dos fuentes, relativamente incompatibles una respecto a otra.

REPRODUCCION

No es posible, por el momento, disponer de conclusiones completamente satisfactorias en este apartado, sino más bien de una primera aproximación al problema, según los datos obtenidos en el año ininterrumpido de observación en campo. Estudios más detallados en el futuro, precisarán análisis de varios períodos reproductivos.

Varios aspectos de la reproducción habrán de estudiarse sobre sujetos controlados en cautividad (período de gestación, madurez sexual, fisiología de la reproducción, etc.); sin embargo es de todos conocida la dificultad de mantener estos primates en cautividad. De no ser así, los diferentes centros de Primatología del mundo hubieran aportado datos que hubiéramos completado y contrastado en el campo y que harían que la reproducción de esta especie estuviera en este momento mejor conocida.

Los datos sobre reproducción en poblaciones de *A. seniculus* y otros representantes del género son en la literatura muy escasos. Así, en cuanto a características reproductivas del género, *Alouatta* aparece reproduciéndose durante todo el año, con período de gestación de 139 días de duración madurez sexual a los 3, 5-4 años de edad y sin época de celo y nacimientos, aunque quizá sí con un máximo de estos últimos en el tiempo (Carpenter, 1939; Hill, 1962, Dukelow, 1970).

En cuanto a *A. seniculus*, los datos publicados son también muy escasos. Zuckermann (1932; en Hill, 1962) observó en Surinam un embarazo muy avanzado a finales de octubre; Hernández Camacho (1975) afirma la inexistencia de época de celo en Colombia; Neville (1972 a) indica una mayor incidencia de nacimientos en estación seca en el Llano de Venezuela y Schultz (1921, en Hill, 1962) registra una observación de gemelos, aunque debe tratarse de un caso excepcional.

En la recogida de datos sobre reproducción se procedió a observar y regis-

trar cualquier comportamiento pertinente al caso, así como la proporción de crías y jóvenes en los grupos observados, número de hembras en embarazo avanzado (observadas a simple vista). Además, en los individuos colectados se registró presencia de feto en el útero, peso del aparato genital completo de las hembras (disecado a nivel del cuello del útero, incluyendo aproximadamente 1 cm. de vagina), medidas (longitud, anchura y peso) de ovarios y testículos, proporción de hembras embarazadas y presencia de leche en las glándulas mamarias.

En cuanto a época de nacimientos, basándonos en los registros de hembras embarazadas del total de colectadas y en el del peso del aparato genital femenino, es evidente una concentración de los nacimientos en la segunda mitad de la época seca, es decir, cuando no sólo han cesado las lluvias sino que llegan a evaporarse las aguas retenidas (véase Fig. 22 y Fig. 23).

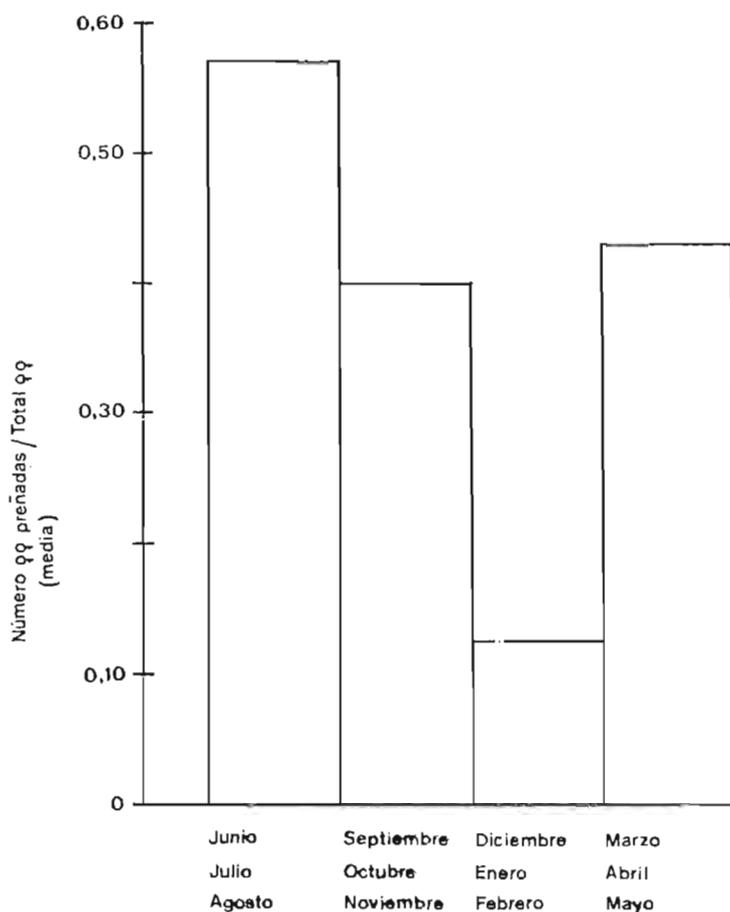


Fig. 22.— Número de hembras preñadas respecto al número total de hembras en distintas épocas del año.

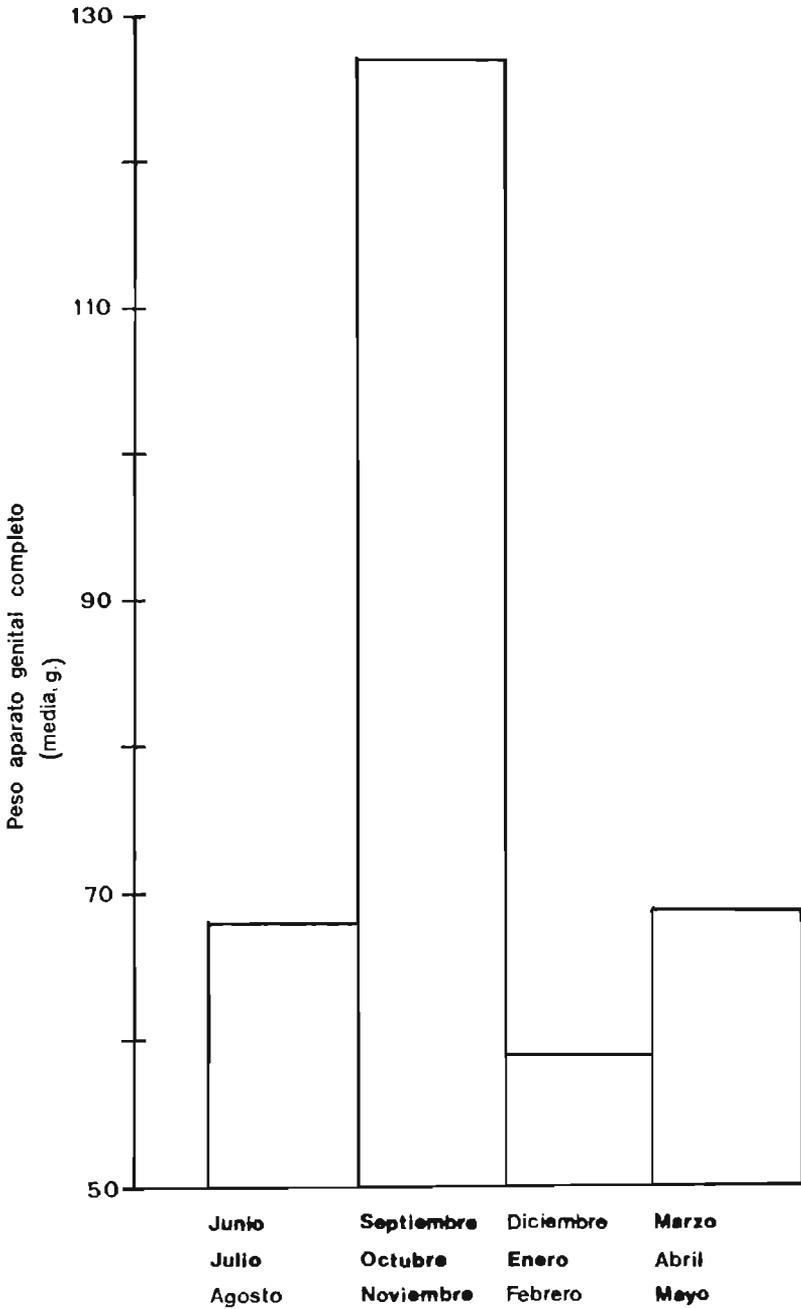


Fig. 23.— Peso del aparato genital completo en las distintas épocas del año.

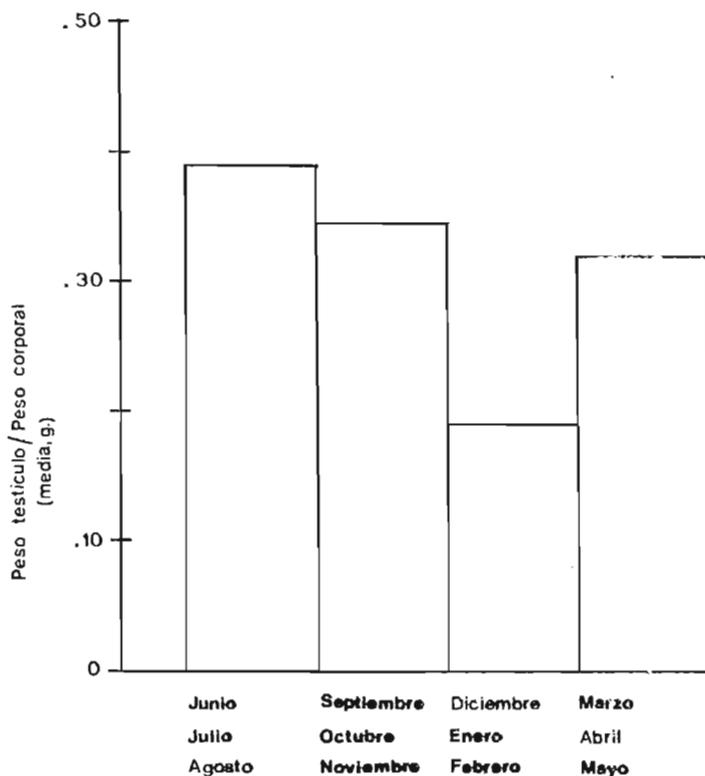


Fig. 24.— Peso del testículo izquierdo respecto al peso total en las distintas épocas del año.

En cuanto a la detección de una época de celo son utilizables los datos relativos a proporción de hembras embarazadas y peso relativo de testículos. No así el peso del aparato genital femenino, pues en los primeros estadios del embarazo el cambio apenas es perceptible.

Según esto, la actividad sexual masculina se infiere que debe aumentar progresivamente desde la época de nacimientos (Fig. 24), alcanzando un máximo al principio de la época de lluvias, probablemente en junio. El histograma de proporción de hembras embarazadas (Fig. 22) presenta también un máximo coincidente con el peso relativo de testículos.

Aunque las descripciones de cópula y cortejo se darán en el apartado de etograma, las únicas dos cópulas observadas se dieron al comienzo de la época de lluvias (días 22 de marzo de 1976 y 15 de abril de 1976).

RELACIONES INTERESPECIFICAS

Si bien para *Alouatta villosa* Carpenter (1934) informa abundantemente sobre relaciones interespecíficas, para *A. seniculus* carecemos de otra información al respecto que la proporcionada en comunicación personal por Hernández Camacho precisamente en una zona de simpatria entre ambas especies (Hernández Camacho, 1975). En esa zona y aunque los aullidos de *A. seniculus* y *A. palliata* difieren en estructura, se responden entre sí y al parecer funcionan segregándoles.

En nuestra zona de estudio no existen otras especies de primates, por lo que nos limitaremos a describir las relaciones observadas con otros animales, interacciones que clasificaremos en : predación, de evitar, amenaza y defensa, indiferencia y parasitismo.

PREDACION

Hemos recogido datos de especies que predan sobre la población de estudio, y así, durante el período que permanecemos en la zona para la obtención de los datos de campo, fueron encontrados pelos de araguato (*Alouatta seniculus*) en un estómago de ocelote o cunaguaro (*Felis pardalis*) (Ibáñez, com. pers.).

Basándonos en ésto, creemos poder situar al puma o león (*Felis concolor*) y al yaguar o tigre (*Panthera onca*) como predadores posibles de la especie en cuestión. Actualmente las poblaciones de león y sobre todo tigre son prácticamente inexistentes en el Hato del Frío, por lo que quizá no fué posible obtener una evidencia de los que en épocas anteriores fueron predadores seguros del araguato. No obstante los naturales de la región corroboran la predación de estos tres felinos sobre los aulladores.

El perro, tanto si habita en las casas de los llaneros o asalvajado en la sabana, es otro predador seguro de la especie. El 26 de febrero de 1976, un grupo de araguatos, mientras se desplazaba de unos árboles a otros utilizando el suelo, fué atacado por un par de perros, que ocasionaron heridas a una de las hembras jóvenes del grupo.

Estos perros fueron ahuyentados por unos niños, que posteriormente colocaron a la hembra herida en unos árboles. Pocos días después esta hembra aparecía muerta en la misma zona, sin duda a consecuencia de las heridas producidas por los perros.

Como predación posible podemos citar el relato de Esteban Torres, hijo de Cailás, uno de los "fundacioneros" más antiguos del Hato, que vió de pequeño a un "gavilán moñudo" atacar a un grupo de araguatos y comerse a una de las crías. Hace años, según él, que este águila no se ve por la zona y no nos fué posible determinar la especie a la que se refería.

Debido a los poderes mágicos que los llaneros, así como otras poblaciones indígenas de Venezuela, atribuyen a los araguatos, éstos son poco predados por el hombre, no obstante durante el período que permanecemos allí, fueron encontrados en la carretera de San Fernando de Apure a Mantecal, que atraviesa la finca, tres individuos atropellados; el primero, el 26 de junio de 1975, el segundo el 27 de marzo de 1976 y el último el 2 de abril de 1976.

Sin embargo, en otras áreas de Sudamérica el araguato es cazado y comido por el hombre, excepción hecha de los indígenas del Delta Amacuro, los guaraos, para los que el araguato es un totem.

INTERACCIONES DE EVITAR

A pesar de que en la zona de estudio, como hemos dicho anteriormente, el hombre no ejerce predación sobre los araguatos, su mera presencia produce siempre apartamiento de los grupos. De esta manera, cuando algún observador se les acerca, los monos tratan siempre de evitarlo; bien huyendo subiéndose a las partes más altas de los árboles, donde se ocultan y permanecen inmóviles durante largo tiempo, o bien comienzan a aullar mientras se marchan. Los machos adultos permanecen siempre en las ramas más bajas y cercanas al observador, aproximándose a veces a él, en los breves desplazamientos que realiza mientras emite característicos sonidos. En estas ocasiones, el resto del grupo, situado a mayor altura, acompaña al macho con sonidos, dándose a veces el caso de que orinen y defequen todos al mismo tiempo. Aunque, tal como hemos dicho en la introducción, los datos de relaciones de los araguatos con otras especies sean escasos en la literatura, existen sin embargo, anotaciones desde muy antiguo de encuentros del hombre con araguatos y en casi todos se resalta este último comportamiento de defecar y orinar en grupo "sobre el ob-

servador". Descripción más detallada de estas actividades se presentará en el capítulo sobre comportamiento.

De todas las observaciones anotadas del araguato en relación con el ganado vacuno y caballar, el resultado fué siempre de apartamientos por parte de los grupos de monos. Así, en una ocasión, el día 6 de agosto de 1975, un grupo se desplazaba por una franja de árboles que seguía la linde de dos potreros (cercados de gran extensión). El "falso" o puerta de comunicación entre ambos, carecía de vegetación, obligando así a que los araguatos, para poder llegar a zonas más boscosas, de las que habían salido, atravesaran por encima de las alambradas que constituían dicha puerta, de no más de 1,50 m. de altura. A las 15,10 h. la mayoría del grupo había pasado el falso, excepto el macho adulto, de mayor tamaño, que, como en otras ocasiones, se desplazaba en último lugar. El ganado fué acercándose a las alambradas y el macho se detuvo en el último árbol, no logrando pasar hasta las 17,00 h., en un momento en que el ganado se había apartado a una cierta distancia. Durante este largo período, de casi dos horas, este macho intentó seis veces atravesar por las alambradas, sin que realizara ninguna otra actividad. El resto de las observaciones se refieren a alarmas del grupo por presencia o paso de ganado, respondiendo siempre con subida a las partes más altas de los árboles, donde permanecían inmóviles durante largo tiempo.

INTERACCIONES DE AMENAZA Y DEFENSA

Revisemos las anotaciones de este apartado en respuesta a las siguientes especies:

Caricare (*Polyborus plancus*)

El día 27 de febrero de 1976 a las 17,45 h., un grupo de araguatos se retiraba al área nuclear de su zona de campeo, en este caso un mango (*Mangifera indica*) de más de 20 m. de altura, para dormir en los lugares más altos del mismo. En este árbol, en la parte central de la copa, había un nido de Caricares. Uno de los machos adultos del grupo, mientras merodeaba alrededor de él, fué atacado por uno de los miembros de la pareja, que sobrevolaba el árbol emitiendo sonidos. El macho, sin embargo, continuó en el mismo lugar y volvió a ser atacado por uno de los caricares; el araguato, en esta ocasión, levantó uno de sus brazos al aire y siguió inspeccionando el nido. Un poco más tarde, el caricare se posó muy cerca de él, emitiendo sonidos y estirando de vez en cuando el cuello hacia atrás. El araguato continuó en el nido, para descender a las 17,52 h. y quedar inmóvil un poco más abajo. A las 17,54 h., el macho adulto volvió a subir un poco, quedando de nuevo inmóvil pero más próximo

al nido, mientras que el caricare intentaba aproximarse a él sin dejar de emitir sonidos y estirar el cuello. A las 18,05 h., el caricare se une a su pareja en vuelo y ambos lo hacen alrededor del mango, atacando dos veces a miembros del grupo situados en zonas no muy próximas al nido. Luego se posaron y continuaron emitiendo sonidos. Al macho adulto situado cerca del nido se le aproximó otro individuo del grupo y ambos permanecieron inmóviles con los ojos cerrados. Uno de los caricare entró entonces en el nido y ambos individuos continuaron durmiendo. A las 18,10 h. finalizaron estas interacciones.

Que esta interacción pueda relacionarse con predación de araguato sobre huevos de aves parece posible, no obstante, y aunque los naturales apoyaban esta hipótesis, nosotros nunca encontramos restos de cáscaras de huevo en los tractos digestivos. Queda la posibilidad de que tomen cuidadosamente sólo el interior del huevo.

En cuanto a comportamiento de amenaza de individuos de un grupo hacia caricares posados en las ramas de los árboles por donde se desplazaban o comían los araguatos, contamos con 6 observaciones, dos de ellas realizadas por un macho subadulto, una por hembra adulta que portaba cría recién nacida en el abdomen y tres por individuos de los que no conocíamos la clase de edad y sexo. En todas las ocasiones los araguatos se dirigen a los caricares primero lentamente, acelerando el paso después cuanto más próximos están de ellos. También en todas las ocasiones este comportamiento fué efectivo, consiguiendo que el ave abandonara el árbol.

Zamuro (*Coragyps atratus*)

Todas las observaciones de relaciones con zamuros tuvieron como resultado la huída de éstos. Los araguatos se dirigían, igual que en el caso de los caricares, a individuos posados en los árboles por donde se desplazaban o comían. En una ocasión —el 10 de abril de 1976 a las 11,05 h.— un macho se dirigió a tres zamuros, uno a continuación de otro, hasta conseguir que todos abandonasen el árbol en el que se encontraba. En total tenemos 8 casos, de los cuales 2 son de machos adultos, 2 de hembras adultas, 1 de hembra con cría, 1 de macho subadulto y el resto de individuos adultos, de los que no conocíamos la clase de edad y sexo a la que pertenecían.

Aguila negra (*Buteogallus urubitinga*)

El 9 de abril de 1976 a las 12,00 h., vimos a un águila negra comiendo en la copa de un árbol. Una hembra adulta de araguato entró en dicho árbol, desplazándose lentamente al principio y acelerando el paso mientras se dirigía al águila. Esta se marchó con la presa (reptil) en el pico, y el araguato hembra se quedó en la copa frotándose la espalda contra una de las ramas.

Cristofué (*Pintangus* sp.)

Solamente tenemos una observación de ataques (“mobbing”) de una pareja de cristofués a un grupo de araguatos, que al huir de nuestra presencia pasaron por un árbol donde estos pájaros tenían un nido. La observación fué hecha el día 24 de abril de 1976 a las 9,05 h. El grupo constaba de un macho adulto, dos hembras con crías que transportaban en la espalda, dos hembras jóvenes y un macho joven.

Perico cara sucia (*Aratinga pertinax*)

El primero de agosto de 1975 a las 13,10 h., mientras un grupo de araguatos se estaba en la copa de un árbol, unos pericos se posaron en él; entonces un araguato se dirigió hacia ellos, consiguiendo que se marcharan. El mono quedó rascándose un momento en la copa, para volver a quedar inmóvil sestean-do casi inmediatamente.

INDIFERENCIA

Chigüire (*Hydrochoerus hydrochoeris*)

Únicamente nos queda añadir un caso de relación entre araguatos y chigüires, en que tanto unos como otros parecieron ignorarse. Así el día 20 de abril de 1976 a las 14,24 h. unos araguatos comían en unas ramas muy bajas, como a 2 m. del suelo, cuando acertaron a pasar por allí un grupo de chigüires, que se detuvieron a pastar debajo de los monos sin que hubiera respuesta por parte de ninguna de las dos especies.

PARASITISMO

En los análisis de tractos digestivos se hallaron nematodos parásitos en 75% de los individuos colectados. Los parásitos se localizaban únicamente en el intestino grueso.

En un macho adulto se detectó miasis bajo el tegumento del escroto.

Sólo en dos ocasiones se hallaron garrapatas en la piel, siendo así que éstas son abundantísimas en el suelo del bosque. Tampoco se hallaron nunca pulgas ni piojos.

No ha sido posible por el momento determinar las especies a que pertenecen estos parásitos.

ETOGRAMA

La observación de los araguatos en campo permitió delimitar pautas simples de comportamiento. Aquellas de más abundante ejecución, aparecerán pues, más precisamente descritas, ofreciendo más posibilidades de cuantificación en cuanto a sus aspectos comunicativos.

Todas estas pautas simples, se han clasificado para mayor utilidad, en categorías subjetivas amplias, que llamamos agresión-sumisión, amigable, sexual, alarma, marcaje, juego, materno-filial, exploración, alimentación, locomoción y mantenimiento (Véase tabla 9 y Fig. 25).

AGRESION-SUMISION

Abalanzarse

De pié, sobre sus cuatro patas, el individuo proyecta todo su cuerpo hacia el vacío, en un ademán de abalanzarse, a veces sin despegar por ello las manos y pies de la rama a que se agarra y, otras veces, dirigiendo ambas o una mano hacia el receptor, mientras pies y cola permanecen agarrados a la rama. La cola, o bien permanece enganchada en alguna otra rama, o libre recogida o caída. Este ademán suele repetirse, resultando al final como serie de vaivenes hacia el objeto que lo provoca.

De los 13 casos en que se registraron las circunstancias que rodeaban a esta pauta, en 5 de ellos el ejecutante, fué un macho adulto, en 4, una hembra adulta y en 4, una hembra joven.

En cuanto a las circunstancias que preceden la ejecución de este acto, en 3 casos fué desencadenada su ejecución por presencia de observador, en 5 casos por acercamiento hacia el ejecutante, de otros miembros del grupo, en 3 casos tras que otros individuos tocaran con la mano, la cara del sujeto y en 2 casos

TABLA 9.- ETOGRAMA DEL ARAGUATO ROJO

AGRESION-SUMISION	MARCAJE
Abalanzarse	Frotar ano
Morder congénere	Frotar espalda
Lucha	Frotar hocico y barba
Aproximarse rápido	Defecación en grupo
Perseguir	JUEGO
Dirigir mano	Juego colgado de cola
Apartar empujando	Juego con desplazamiento
Pasar por encima	MATERNHO-FILIAL
Inmovilizar	Mamar
Hirar fijamente	Transportar cría en vientre
Mostrar dientes	Transp. cría en cuartos traseros
Ocupar asiento	Esperar a cría
Morder hojas y ramas	Recoger cría
Aproximarse agazapado	Seguir a madre
Pasar evitando	Sentados contacto ventral
Acurrucarse	Juego madre-cría
Alejarse	EXPLORACION
Gemido de molestia	Mirar alrededor
Llanto	Vigilancia desde oteadero
ALIGABLE	Vigilancia en posición bípeda
Aproximarse normal	Cola estirada oblicua
Inspeccionar pelaje	Detenerse en parada
Turnarse panza arriba	Olfatear
Sonido de contacto-exploración	ALIMENTACION
Sonido de tranquilidad	Comer desde manos
Hocico con hocico	Comer directamente con boca
Focarse en saludo	Estirar brazo con alimento
Rascar congénere	LOCOMOCION
Seguir con mirada	Paso de andadura
Turno en desplazamientos	Desplazarse portando alimento
SEXUAL	Correr
Inspeccionar genitales	Trepar
Cópula	Marinear
Exhibición genital	Salto libre
ALARMA	Salto semilibre
Sonido entrecortado	MANTENIMIENTO
Aullido sierra	Lamerse
Aullido continuo	Rascarse
Ladrido tos	Sestear
Coro de sonidos	Dormir
Resoplido	Desperezarse
Aproximarse a peligro	Tomar el sol brazos abiertos
Defecar y orinar en peligro	Sentado
Cola estirada vertical	
Desplazarse en suelo	
Bostezar	
Inmóvil de espaldas	
Contonearse	
Parpadeo	
Huida del grupo	

tras que le apartaran empujándole.

Considerando los comportamientos de los congéneres que siguen a este acto, en 7 de los casos se sigue de lucha, en 1 caso trata otro individuo de inmovilizar al sujeto, en 1 caso se sigue de juego y en los restantes 4 casos no hay respuesta aparente.

En cuanto al sujeto receptor de esta pauta, en 9 casos se trata de una hembra adulta, en 1 caso de hembra adulta con cría y en 3 casos no hay receptor aparente.

Morder congénere

El sujeto muerde a otro individuo, manteniendo la boca cerrada durante unos instantes mientras muerde, momento en que sacude la cabeza hacia los lados mientras emite un sonido grave semejante a un gruñido de perro.

Lucha

Dos individuos sentados frente a frente, se dirigen miradas e intentan tocarse con manos para inmovilizarse, a la vez que emiten sonidos de queja o molestia, mostrando dientes con boca semiabierta. Tocan con las manos la cara y cuerpo del contrario, dándose leves golpes, a veces mordiéndose o al menos intentándolo. Esta lucha no siempre se realiza en un sitio concreto, sino que a veces hay persecuciones de uno de los sujetos al otro, continuándose al encontrarse de nuevo en sus desplazamientos por los árboles.

Aproximarse rápido

Mientras el sujeto se dirige hacia el receptor, va acelerando su paso cuanto más cerca se encuentra del mismo, sin dejar de mirarle.

De los 58 casos en que se registraron las circunstancias que rodeaban a esta pauta, en 34 de ellos lo realizaron machos adultos y en 24 casos se trataba de hembras adultas.

En los 50 casos en que se pudieron registrar las pautas que precedieron a este acto, en 41 casos fué desencadenado por mera proximidad del receptor al sujeto ejecutante (en 22 de ellos el receptor estaba comiendo), en 3 casos el receptor entró previamente desde otro árbol a la rama en que el ejecutante descansaba y en 6 casos el ejecutante estaba siendo seguido por otro araguato.

En cuanto a las circunstancias que siguen a la realización de este acto, en 43 casos se trató de apartamiento del receptor, en 5 el receptor se acurrucó inmóvil, en 4 hubo lucha y en 3 casos el receptor huyó a la carrera.

Considerando los receptores, en 32 casos se trataba de una hembra adulta, en 10 una hembra joven, en 7 un macho joven y en 1 caso una cría.

Perseguir

Un individuo sigue a la carrera a otro, que se aparta de él también a la carrera, a gran velocidad, intercalando saltos. La trayectoria es errática, de unas ramas a otras, arriba y abajo de los árboles.

Dirigir mano

Esta pauta consiste en elevar el brazo intentando tocar o golpear a otro individuo con la mano.

Este acto suele ser parte de la lucha y del juego, y en esos apartados le hemos considerado en cuanto a circunstancias que le rodean.

Apartar empujando

El sujeto empuja con la mano o con el flanco a otro individuo situado próximo a él. Puede también empujarle con los brazos mediante movimientos de acomodación de todo el cuerpo.

Pasar por encima

Mientras que se desplaza el araguato, al encontrarse con otro individuo en su trayectoria, pasa por encima de él, deteniéndose a veces un instante cuando lo tiene inmediatamente debajo, entre sus brazos y piernas, para continuar, acto seguido, con su mismo ritmo de marcha. Mientras ejecuta este acto, el sujeto no mira ni realiza ningún acto específico hacia el receptor.

Inmovilizar

Esta pauta consiste en intentar bloquear el movimiento de otro individuo, subiéndose completamente encima de él.

Mirar fijamente

En situación de alarma, el animal, mientras mueve la cabeza mirando alrededor, detiene la misma unos instantes, mientras dirige la mirada al objeto de alarma. Puede hacerlo sentado, o bien mientras se contonea cuando se aproxima o aleja del peligro.

De los 21 casos en que se cuantificó la realización de este acto, 12 de ellos los realizó un macho adulto, 7 una hembra adulta sin cría y 2, una hembra adulta transportando cría.

Considerando las circunstancias que preceden a este acto, en 8 casos parece desencadenarse por presencia de observador, en 5 casos tras que el receptor se aproximara al ejecutante (en 1 de ellos se aproximaba agazapado), en 8 casos por mera proximidad, bien alimentándose (4 casos) o desplazándose próximo (4 casos).

Las circunstancias que siguieron a esta pauta fueron: en 8 casos el receptor permaneció inmóvil y próximo al sujeto ejecutante, en 5 casos hubo apartamiento (en 2 de ellos se trataba de huída), en 2 casos el receptor continuó aproximándose agazapado, en 1 caso la respuesta fué evitar mirada, en 1 caso se respondió también mirando fijamente, en 2 casos se respondió aproximándose rápido hacia el ejecutante y en 2 casos hubo lucha.

Los receptores de este acto fueron: en 8 casos una hembra adulta sin cría, en 3 una hembra adulta transportando cría, en 3 un macho joven y en 1 una cría. En los restantes casos no pudo registrarse el sexo del receptor.

Mostrar dientes

Con boca semiabierta, retraen hacia atrás la comisuras de los labios, mientras elevan ligeramente la cabeza. Suelen acompañar esta pauta con gemido de molestia.

De 16 casos cuantificados, en 14 casos el ejecutante era una hembra adulta sin cría, en 1 caso una hembra transportando cría y en 1 caso una hembra joven.

Las circunstancias que preceden a este acto, fueron: en 5 casos el receptor apartó empujando al ejecutante, en 5 casos se procedió de amenaza del receptor hacia el ejecutante (de ellas 2 fueron mirar fijamente), en 2 casos tras ser molestado por otro animal, en 1 caso tras ser atacada una hembra adulta por un macho adulto, en 2 casos mientras se aproximaba a un macho adulto y en 1 caso al aproximarse a macho y hembra juntos.

Los actos que siguen a esta pauta en los congéneres, fueron: en 5 casos el receptor amenazó mirando fijamente, en 3 casos se abalanzó el receptor hacia el ejecutante, en 3 casos el macho receptor intentó inmovilizar a la hembra ejecutante, sujetándola con la mano, en 3 casos se siguió de lucha, en 2 de apartamiento y en 1 caso la cría transportada por la hembra ejecutante, descendió de su madre (se sucedió lucha y la cría se mantuvo así aparte).

Los receptores de este acto, fueron: en 9 casos hembras adultas, en 3 casos machos adultos, en 2 casos hembras jóvenes y el resto está indeterminado.

Ocupar asiento

El araguato, después de dirigirse a un individuo sentado y conseguir que se aparte, se sienta en el lugar que éste ocupaba.

Morder hojas y ramas

Esta pauta consiste en morder hojas y ramas, sin por ello ingerirlas; mientras muerden, emiten un gruñido y cabecean hacia los lados.

Aproximarse agazapado

Mientras se aproxima a otro individuo, el sujeto lo hace muy agachado contra la rama, ladeándose a veces y mostrando así el vientre. Toda la parte anterior del cuerpo y cabeza se mantienen más próximos a la rama que los cuartos traseros.

Pasar evitando

El araguato, mientras se desplaza por una rama, al pasar próximo a otro individuo sentado en la misma, acelera el paso y o bien pasa por detrás de él o por debajo de la rama, evitándolo.

De los 13 casos cuantificados, en 10 de ellos se trataba de una hembra sin cría, 1 era un macho joven, 1 una hembra joven y 1 hembra transportando cría.

Acurrucarse

Mientras otro individuo le pasa por encima, el ejecutante permanece inmóvil, generalmente sentado, y se acurruca flexionando hacia delante la espalda, recogiendo el cuello y descendiendo la cabeza, con todo esto el animal ofrece el mínimo tamaño.

Alejarse

El araguato se aparta del motivo de alarma, o bien dirigiéndose a árboles más alejados, o bien ascendiendo a las partes más altas de los árboles.

De los 60 casos cuantificados, en 51 de ellos el ejecutante era una hembra adulta, en 5 una hembra joven, en 2 un macho joven y en 2 una cría.

En cuanto a circunstancias precedentes a esta pauta, del total de 63 registros a este respecto, en 42 de ellos el receptor se aproximó rápido hacia el ejecutante en 6 el receptor tocó con mano al sujeto ejecutante, en 3 luchas se siguió de alejamiento de uno de los ejecutantes y en 12 casos siguió a amenaza (de ellos 4 mirando fijamente).

De los 33 casos registrados con fines de detectar connotaciones comunicativas, en 20 casos el ejecutante fué seguido o perseguido por el receptor, en 10 casos otro individuo del grupo se apartó también a la carrera, en 2 casos el receptor comió donde el ejecutante estaba comiendo y en 1 caso una cría se subió al lomo del sujeto que se apartaba (probablemente su madre).

Los receptores fueron: en 18 casos una hembra adulta, en 14 un macho adulto y en 5 una cría.

Gemido de molestia

Con comisuras labiales retraídas hacia atrás, mantienen la boca entreabier-

ta y emiten un sonido continuo de baja intensidad (ecccc).

De los 22 registros, en 11 de ellos el ejecutante era una cría, en 9 era una hembra adulta y en 2 una hembra joven.

Esta pauta parece estar desencadenada por molestias, por otros individuos del grupo.

Llanto

Sonido agudo (más aún que el gemido de molestia) y continuo (iiii). La boca se mantiene semiabierta y las comisuras labiales retraídas.

AMIGABLE

Aproximarse normal

Desplazándose lentamente con cola recogida o relajada, el ejecutante se aproxima a otro individuo, para después sentarse o tumbarse a su lado para dormir, sestear o mirar alrededor en situaciones de alarma.

Para 17 casos cuantificados, en 13 de ellos el ejecutante era una hembra adulta, en 2 un macho adulto, 1 una hembra joven y 1 una cría.

Los receptores fueron siempre adultos, en 9 casos machos y en 8 casos hembras.

Inspeccionar pelaje

El animal, sentado, pasa la mano por el pelaje de otro individuo tumbado junto a él. Comienza en la base de la espalda, deslizando la palma de la mano lentamente y a contrapelo hacia la cabeza, levantan así el pelo y, al llegar próximo al cuello, desciende la mano con un movimiento rápido y brusco a favor del pelo, para subirla de nuevo lentamente. De vez en cuando aproximan el hocico a la zona inspeccionada y no sólo limitan esta inspección a la espalda, sino que lo hacen a todo el resto del cuerpo, aunque con menor dedicación (la barba es la segunda parte del cuerpo más inspeccionada), utilizan para ello ambas manos indistintamente, o a la vez (por ejemplo, al inspeccionar la barba) mientras mantienen la cabeza un poco agachada y metida entre los hombros.

De los 30 registros de cuantificación de esta pauta, en 17 de ellos el ejecutante era una hembra adulta sin cría, en 9 un macho adulto, en 3 una hembra joven y en 1 una hembra adulta transportando cría.

En 28 casos registrados en cuanto a circunstancias precedentes, en 27 de ellos el receptor se encontraba tumbado próximo al ejecutante antes del comienzo de la pauta y en 1 caso se tumbó el receptor tras que el ejecutante se dirigiera hacia él, siguiéndose a continuación de inspección de pelaje.

En cuanto a sujetos receptores, de 30 casos, se trataba en 14 de ellos de macho adulto, 13 de hembra adulta sin cría, 2 de hembra adulta transportando cría y 1 de cría.

Tumbarse panza arriba

Mientras un individuo se aproxima al sujeto ejecutante que se encuentra tumbado (en postura de descanso) y que o bien le toca con mano o le inspecciona pelaje, el primero se tumba panza arriba, estirando a veces uno de los brazos hacia atrás.

Sonido de contacto-exploración

Con boca apenas abierta, emiten un sonido entrecortado, constante y de baja densidad, mientras se desplazan o comen.

Sonido de tranquilidad

Con la boca cerrada, el sujeto emite un sonido trémulo, grave y de muy baja intensidad, semejante a un ronroneo.

Hocico con hocico

Dos individuos sentados muy juntos se tocan hocico con hocico, restregándolo un poco mientras elevan levemente la cabeza, para luego dirigirla hacia otra parte y quedar acurrucados muy próximos durmiendo; a veces realizan contacto hocico con hocico durante el juego.

Tocarse en saludo

En una ocasión, al descender una hembra de la copa de un árbol tropezó con un macho adulto que ascendía. La hembra quedó colgada por la cola y tocó la cabeza del macho con la mano. El macho sentado la tocó y después que ella descendiera continuó ascendiendo hacia la copa.

Rascar congénere

Mientras inspeccionan el pelaje de otro individuo, los araguatos a veces le rascan, manteniendo los dedos de la mano muy juntos (pauta muy poco frecuente, observada sólo en dos ocasiones).

Seguir con mirada

Mientras otro individuo se desplaza por una rama inferior o el suelo, el ejecutante le sigue con la mirada mientras permanece sentado.

Turno en desplazamiento

Cuando todo el grupo se desplaza, lo hace muy uniformemente y pasando por el mismo lugar de unión entre dos árboles. A veces en estas uniones los araguatos se sientan conforme van llegando y esperan todos sentados a que vayan pasando uno a uno al árbol siguiente, manteniéndose así muy unidos en el desplazamiento y probablemente manteniendo un orden en el mismo (al menos los iniciadores y finalizadores suelen ser los mismos).

SEXUAL

Inspeccionar genitales

Mientras el animal inspecciona el pelaje de un individuo tumbado próximo a él, aproxima el hocico a la zona inferior del flanco, olfateándola esa zona. En una ocasión vimos como un individuo separaba con la mano las rodillas de otro sentado junto a él y le miró el área genital (ejecutante: hembra adulta, receptor: macho adulto).

Cópula

Describimos las únicas dos cópulas observadas, en una de ellas (22 de marzo de 1976, 17,50 h.), un macho, después de inspeccionar pelaje a una hembra tumbada junto a él, aproxima el hocico a la parte inferior del flanco de ésta y la olfatea. La hembra se incorpora y el macho la monta dando pequeños empujones. Luego se separan y se sientan espalda con espalda para tumbarse próximos y quedar inmóviles durmiendo (duración aproximada 2 minutos).

Durante el cortejo, el macho realizaba señales de posible conflicto consistentes en rascarse laringe y orejas y mirar alrededor.

La otra cópula observada (15 de abril de 1976 a las 6,15 h.), no se procedió de cortejo, el macho montó a la hembra de la misma forma que anteriormente, a continuación la hembra se apartó del macho para volver inmediatamente hacia él y dormir juntos.

Exhibición genital

Un individuo sentado en una rama desciende una de sus piernas, estirando muslo, pierna y pié hacia abajo con leve supinación mientras se rasca con los dedos muy juntos la cara externa, superior e interna del muslo.

Del los 16 casos cuantificados, en 11 de ellos se trataba de un macho adulto y en 5 de hembra adulta.

No es definitivo si esta pauta sea direccional. Incluimos esta pauta en el

apartado "sexual", por implicar exhibición genital, aunque la interpretación más plausible fuera "conflicto".

ALARMA

Sonido entrecortado

El sujeto emite una serie de cortos sonidos graves y de baja intensidad, separado por cortas pausas de duración constante (hu hu hu hu...). La boca se mantiene entretanto semiabierta, el ejecutante está sentado o realizando cortos desplazamientos, contoneándose sobre una rama o ramas cercanas, mientras mira alrededor.

En una ocasión el sujeto adoptó la posición bípeda.

De los 78 casos registrados, todos tienen por ejecutante a machos adultos.

En cuanto a circunstancias precedentes, se trata siempre de peligro externo, 74 hacia humanos y 4 casos en que no se pudo especificar la fuente de peligro.

Esta pauta parece desencadenar alejamiento del resto del grupo hacia las ramas más altas o bien a la zona nuclear del área de campeo (35 casos) o bien reunión de todo el grupo cerca del origen de peligro, ramas bajas de los árboles, por ejemplo, (24 casos) o huir (22 casos).

Aullido sierra

Sonido de alta intensidad. Precedido de entrecortado, sigue este sonido rítmico y continuo de subidas y bajadas de frecuencias de sonido, coincidentes con aspiración y expulsión de aire, resultando en un sonido similar al producido por una sierra (hu-urrr-hu-urrr-hu-urrr...).

De los 32 casos registrados, en todos ellos el ejecutante es un macho adulto.

En lo referente a desencadenantes, 25 de los casos ocurrieron en presencia de observador, 5 asociados a coro territorial de sonidos y 2 ante alarmas indeterminadas.

Aullido continuo

Sonido de mayor intensidad que ningún otro, es continuo y de baja frecuencia (urrr...), finaliza el aullido sierra y se asemeja al desagüe de una cisterna. Durante la realización de este acto los aragatos elevan la cabeza mirando hacia el cielo.

De los 68 casos registrados, todos ellos tienen por ejecutante a un macho adulto y siempre que se pudo constatar fué respuesta a presencia de observador.

En 18 casos se oyó un aullido continuo emitido por hembras adultas, de menor intensidad que para los machos, asemejándose más a un sonido de gárgaras.

Ladrido-tos

Este sonido es un contrapunteo al aullido-sierra o aullido continuo de los machos. Lo emite siempre una hembra adulta (48 casos), que, sentada e inmóvil cerca de los machos que emiten los sonidos anteriores, mantiene la cabeza en posición horizontal mientras emite ladridos cortos interrumpidos por pausas (uhó uhó uhó...).

Este sonido parece desencadenarse ante peligro externo, casi siempre ante presencia de observador.

Coro de sonidos

Oído desde lejos, este sonido consiste en el aullido-rugido típico de aulladores con ascensos y descensos en la intensidad de sonido. Observados los individuos implicados de cerca desde un escondite se aprecia que casi todo el grupo interviene al unísono y coordinadamente. Los machos adultos producen aullidos continuos y aullidos-sierra y las hembras y jóvenes emiten aullidos continuos y ladridos-tos, este último sonido contrapunteado al aullido-sierra de los machos.

En los 8 casos en que se ha podido observar de cerca a los araguatos cantando a coro, fué una hembra adulta quien comenzó emitiendo el aullido continuo, siguiéndola los demás animales, los otros 3 casos lo emitieron 2 grupos de zonas nucleares próximas, al aproximarse a dormir. La duración de estos cantos a coro es muy variable (de 10 a 30 minutos).

Resoplido

Expulsión repentina de aire por la nariz. Sólo observado 3 veces, por machos adultos y, al parecer, en respuesta a presencia de observador.

Aproximarse a peligro

El ejecutante se aproxima al motivo de alarma (en todos los casos el observador) bien dejándose colgar por la cola y disminuyendo así la distancia entre ambos, o bien descendiendo a ramas más bajas y próximas a la alarma. Al aproximarse a peligro intercala desplazamiento con contoneo, deteniéndose a veces para mirar alrededor y mirar fijamente hacia el motivo de alarma, defecar y emitir sonidos de exploración y entrecortado.

De los 29 casos cuantificados, siempre fué un macho adulto el ejecutante, en todos ellos al parecer como respuesta al observador.

Defecar y orinar en peligro

Cuanto todo el grupo huye de una alarma (en los casos registrados se trataba de presencia de observador), a veces se detienen todos los individuos en un árbol y, mientras emiten sonidos de alarma, defecan y orinan todos sentados y próximos.

Cola estirada vertical

Mientras se desplazan a 4 patas, mantienen la cola elevada verticalmente y un poco recogida en el extremo.

Desplazarse en suelo

Cuando para pasar de un árbol a otro necesitan utilizar el suelo, los aragutos se desplazan por él con la cabeza erguida y deteniéndose a veces para mirar a un lado y a otro. Se detienen en la postura de desplazamiento interrumpida, a veces con una de las manos sin apoyar y a veces, adoptando una posición bípeda, para conseguir un mayor campo de visión en su inspección de los alrededores. Suelen entretanto mantener la cola estirada oblicua.

Todos los individuos se pueden desplazar por el suelo, a veces todo el grupo.

Bostezar

El individuo que realiza esta pauta abre la boca lentamente, elevando a la vez la cabeza hacia el cielo, y por un instante estira los labios (superiores hacia arriba e inferiores hacia abajo) mostrando encías y dientes, para cerrar a continuación la boca y descender la cabeza de nuevo a la posición normal.

De los 35 casos cuantificados, fueron siempre machos adultos los ejecutantes, de ellos, 19 veces hacia observador, 1 tras que otro individuo se apartara, 9 hacia hembra adulta aproximándose a ejecutante (1 de ellas transportando cría) y 6 en situación de descanso (2 de ellas mientras una hembra le limpiaba el pelaje y 4 al desperezarse después de dormir).

Inmóvil de espaldas

Después de apartarse de otro individuo, el ejecutante se sienta acurrucado mostrándole la espalda. Cuando el observador no supone una alarma intensa, permaneciendo sentado o agachado lejos durante mucho tiempo, el grupo, después de permanecer inmóvil y junto en las partes altas de un árbol, comienza a desplazarse lentamente, sentándose acurrucados los individuos de vez en cuando, mostrándole la espalda al observador.

Contonearse

El desplazamiento con contoneo es lento y al avanzar las extremidades anteriores con cada paso se aprecia mucho el cimbreo de hombros, cintura y cadera, resultando que el cuerpo se desplaza según una línea sinuosa. La cola va algo levantada y ladeada, siendo así más visible que de costumbre los genitales (de color blanco-rosáceo) durante los cortos alejamientos que intercalan a las aproximaciones.

Las 13 ocasiones registradas se refieren a macho adulto como ejecutante, en todas ellas durante la pauta “aproximarse a peligro”.

Parpadeo

Mientras miran fijamente con amenaza dejan caer los párpados manteniendo un instante los ojos cerrados, para volver a mirar de nuevo al objeto de alarma (observador).

Huída del grupo

Dependiendo de la intensidad de la alarma, los individuos del grupo huyen uniformemente, uno detrás de otro, hacia el área nuclear, según un orden característico y siguiendo sus rutas habituales. Si la alarma fuera mayor, la huída sería más errática, huyendo a la desbandada cada individuo por su lado y la carrera, también hacia el área nuclear.

MARCAJE

Se incluyen en esta categoría pautas de posible función de marcaje, es decir, de asociación entre la impregnación de olores en ciertas zonas del área de campeo, con posibles efectos territoriales. Hasta bien no se avance en el conocimiento de la comunicación olfativa en *Alouatta*, mantenemos provisionalmente esta clasificación.

Frotar ano

Sentado con manos y pies muy juntos sobre la rama, el araguato frota el ano contra la misma en movimientos de vaivén hacia adelante y hacia atrás.

Frotar espalda

El ejecutante, tumbado boca arriba en una rama o en posición bípeda, frota contra ella la espalda con movimientos de vaivén horizontal. Los brazos los mantiene sueltos y ligeramente flexionados, o bien, menos frecuentemente, se ayuda de ellos, agarrándose con las manos a ramas próximas.

Hay puntos del área de campeo especialmente elegidos para la realización de esta pauta, tales son sobre todo los puntos de entrada de las zonas externas del área de campeo, al menos para uno de los grupos observados.

De los 40 registros efectuados, 16 de ellos tienen por ejecutante a hembras adultas, 12 machos adultos y 12 machos jóvenes.

En 4 casos se observó la realización de esta pauta tras lluvia (probablemente secándose el pelaje), en 5 casos se frotó la espalda en la misma zona de la rama en que otro individuo lo terminara de hacer, en 2 casos después de que el mismo ejecutante frota hocico y barba en la misma zona, en 1 caso cuando el observador se hizo visible y al tiempo que el ejecutante emitía sonido entrecortado y en 1 caso tras expulsar una hembra adulta a un águila negra (*Buteogallus urubitinga*) que comía un lagarto, se frotó la espalda en la zona antes ocupada por el águila.

Frotar hocico y barba

El araguato pasa barba y hocico por la rama, en un sitio concreto de la misma y lo hace moviendo la cabeza en sentido vertical, sacando la lengua de vez en cuando y lamiendo la rama. Mientras dura la realización de esta pauta hemos visto que a veces segregan baba, que cae al suelo y que deja la corteza manchada en esa zona durante cierto tiempo, después de que el individuo se haya alejado del lugar. Muchas veces este marcaje lo realizan en la cara inferior de ramas horizontales, manteniéndose abrazados a la rama con brazos y piernas o a veces sólo con los brazos, manteniendo en este caso las piernas flexionadas y los pies contra la cara inferior de la rama. En todos los casos se ayudan de la cola, abrazando con ella la rama.

De los 30 registros efectuados, 15 de ellos lo realizaban machos adultos, 11 hembras adultas (2 de ellas transportando cría en la espalda), 3 se trataba de hembras jóvenes y 1 de macho joven.

En cuanto a posibles desencadenantes, 13 veces se aproximaron varios individuos hacia el sujeto ejecutante (de ellas, en 8 ocasiones esos individuos también "marcaron" en la misma zona, incluso a veces al tiempo que el ejecutante) y en 4 ocasiones algunos individuos olfatearon la zona "marcada".

Defecación en grupo

Todos los individuos del grupo sentados próximos en círculo o semicírculo y con los brazos caídos hacia abajo y la cola relajada hacia atrás a lo largo de una rama y la cabeza un poco proyectada hacia adelante, defecan prácticamente sobre el mismo sitio, mirando hacia abajo mientras lo hacen.

Las tres observaciones son a las 8,55, 9,25 y 9,35 h., correspondiendo al primer máximo importante de actividad.

Este comportamiento lo realiza el grupo en zonas concretas, resultando

una acumulación de excrementos en el suelo, formando generalmente montones de unos 30 cms. de altura.

JUEGO

Juego colgado de cola

Colgados por la cola, y todo el cuerpo libre, 2 sujetos se agarran con manos y pies, mordiéndose a veces, tocándose hocicos y cabeceando lateralmente mientras emiten sonidos graves semejantes a gruñidos.

Juego con desplazamiento

Mientras juegan, los individuos se persiguen, intentando el más retrasado alcanzar con su mano la cola del que huye; cuando de nuevo se encuentran próximos, intentan alcanzar la cabeza de otro con la mano para bloquearle o empujarle fuera de la rama. Si alguno queda colgado, el otro se abalanza hacia él, y, a veces, quedan ambos colgados de la cola, continuando el juego en esa posición.

MATERNO-FILIAL

Mamar

Mientras la madre está sentada en una rama, la cría rodea con la cola una de sus piernas y se abraza a la madre con manos y pies, haciendo contacto ventral con ella y entretanto mama. La hembra sujeta a la cría con los brazos, manteniendo uno de ellos un poco separado del cuerpo (el correspondiente a la mama utilizada).

Transportar cría en vientre

La cría se mantiene en el vientre de la madre, haciendo contacto ventral con ella y abrazando su tronco, de forma que manos y pies se sujetan al pelo de los flancos. La hembra entretanto se desplaza.

Transportar cría en cuartos traseros

La cría se mantiene tumbada ventralmente en la base de la espalda de la madre, enroscando su cola en la base de la cola de ésta, sujetándose con manos y pies agarrados a los pelos de los flancos.

Esperar a cría

Después de comer separados en el mismo árbol, la madre deja de hacerlo y se dispone a pasar a otro; sin embargo, a menudo se sienta antes en el extremo del árbol por donde va a pasar y espera a que la cría la alcance y se sitúe encima de ella, para luego continuar su desplazamiento.

Recoger cría

Una vez que la madre llega cerca de la cría, la primera, desde posición semisentada le ofrece la espalda, a lo que la cría reacciona subiendo a los cuartos traseros, la madre entonces se incorpora a la vez que ayuda a la cría a acomodarse con un corto empuje de la base de la cola, con lo que la cría acaba situándose sobre la madre.

Seguir a madre

Cuando la madre se desplaza por un árbol, la cría la sigue hasta que ésta se detiene y entonces la cría sube a sus espaldas.

Sentados en contacto ventral

Cuando la madre se sienta, la cría se separa un poco del abdomen y se sienta entre sus piernas o bien queda abrazada a ella si se dispone a mamar.

Si bien el contacto es con el vientre de la madre, la cría puede estar sentada orientándose en todas las posibles direcciones.

Juego madre-cría

La madre empuja a la cría hacia atrás con una mano, quedando ésta colgada de la rama por las manos o manos y pies.

La cría se abalanza hacia la madre, quien responde empujándola de nuevo con la mano en la cabeza. Con ésto, la cría queda la mayor parte del tiempo, en posición inferior respecto a la madre, y desde ahí cabecea, muestra dientes y emite sonidos.

EXPLORACION**Mirar alrededor**

El ejecutante, sentado, voltea la cabeza hacia un lado y otro, mirando alrededor.

Vigilancia desde oteadero

Mientras el resto del grupo come en ramas muy bajas y próximas al suelo, el ejecutante, sentado a una altura media y en un árbol justo encima o próximo a los utilizados por el resto del grupo, mira constantemente hacia abajo y alrededor.

Vigilancia en posición bípeda

Mientras se desplazan por el suelo, a veces se incorporan un instante, quedando en posición bípeda mientras miran alrededor.

Cola estirada oblicua

Mientras se desplazan por el suelo o aproximándose a peligro, con frecuencia mantienen la cola estirada, ladeada y un poco truncada en el extremo.

Detenerse en parada

Mientras se desplazan, se detienen un instante en la postura en que iban, manteniendo una de las manos apoyada y otra en el aire o semiapoyada mientras miran alrededor.

Olfatear

Mientras se desplazan, a veces se detienen a olfatear en zonas donde otros han olfateado.

ALIMENTACION

Comer desde manos

Alcanzan la fruta, hojas o flores con las manos y, sentados, las comen, utilizando para ello con frecuencia sólo una de las manos.

Comer directamente con boca

Se aproximan directamente al alimento y lo arrancan con los dientes, ingiriéndolo después.

Con frecuencia sujetan el extremo de la rama en que está el alimento, aproximándola a la boca, con la que arrancan el alimento a bocados o de una sola vez.

Estirar brazo con alimento

Comiendo de una de sus manos, a veces, mientras mastican, estiran el brazo con la fruta, hoja o flor en la mano, mirando de vez en cuando el alimento.

LOCOMOCION

Paso de andadura

Andan lentamente, avanzando extremidades anterior derecha y posterior izquierda simultáneamente y a continuación las otras dos extremidades simultáneamente. La cola no es utilizada manteniéndose recogida enroscada hacia adentro o caída relajada.

Desplazarse portando alimento

Mientras transportan alimento en boca o mano, realizan cortos desplazamientos, bien con las 4 extremidades o bien con las 3 no utilizadas.

Correr

El movimiento de los miembros es como en paso de andadura, aunque a mayor velocidad, incluyendo a menudo saltos.

Trepar

Sujetándose con manos a una rama superior, elevan todo el cuerpo hacia esa rama. Si la ascensión fuera rápida, realizarían cortos saltos con trayectoria zigzagueante de un nivel a otro del árbol.

Marinear

Abrazados a una rama vertical y desnuda, van ascendiendo por ella ayudándose de brazos y piernas, así como de la cola, que abraza oblicuamente a la rama.

Salto libre

Los araguatos a veces suben a la copa de un árbol, para saltar libremente sobre las ramas de otro próximo y más bajo que éste.

Salto semilibre

Salto cortos a ramas inferiores, manteniendo el agarre a las ramas superiores con pies y cola, la que se desprende en último lugar.

MANTENIMIENTO

Lamerse

Los araguatos se lamen a sí mismos solamente las palmas de las manos y dedos, después de manipular el alimento.

Rascarse

Con los dedos de la mano o del pie muy juntos, se rascan mediante pequeños golpes en distintas partes del cuerpo, incluida la cara, barba, vientre, cola y dorso.

Al rascarse la cola, la mantienen entretanto con la otra mano, inspeccionándola visualmente.

Sestear

Tumbados boca abajo en una rama horizontal, dejan colgar manos y pies relajados, manteniendo la cola caída a lo largo de la rama. A veces las manos las sitúan debajo de la barba, dejando colgar tan solo las piernas.

A veces se tumban de lado y sestean en una horquilla del árbol, recogiendo la cola enrollada junto a un flanco o pasándola sobre el hombro.

Dormir

Sentados, con la cola recogida entre las piernas, duermen con la cabeza agachada, manteniendo la barba apoyada en el pecho. A veces duermen apoyándose en una horquilla del árbol, de la misma forma que cuando sestean.

Desperezarse

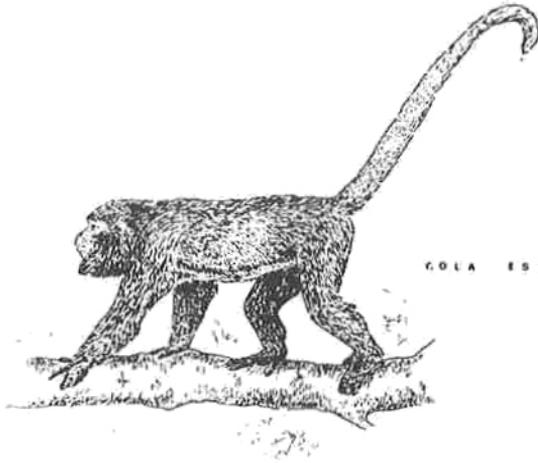
El sujeto estira los miembros, bien sentado, tumbado o a 4 patas.

Tomar el sol brazos abiertos

Tumbados boca arriba en las ramas más altas de los árboles, estiran los brazos hacia atrás y sin agarrar nada con las manos las mantienen flexionadas y libres.

Sentado

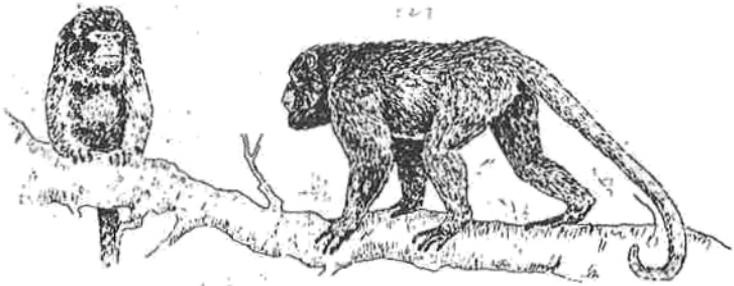
Tronco vertical, algo inclinado hacia adelante, con cola en muy distintas posiciones.



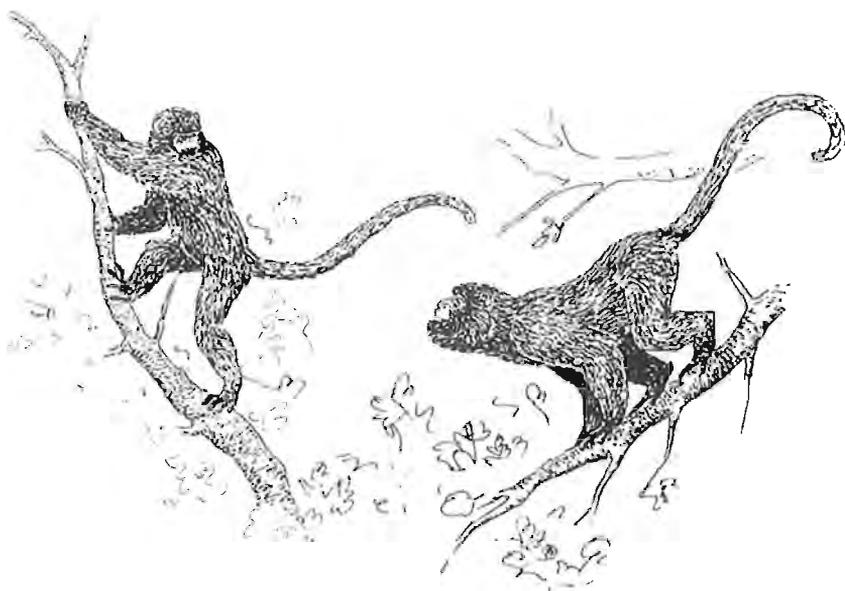
COLA ESTIRADA
VERTICAL



COLA ESTIRADA OBLICUA



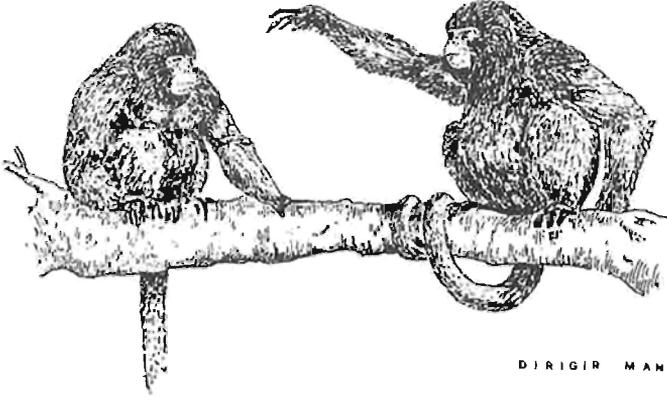
APROXIMARSE NORMAL



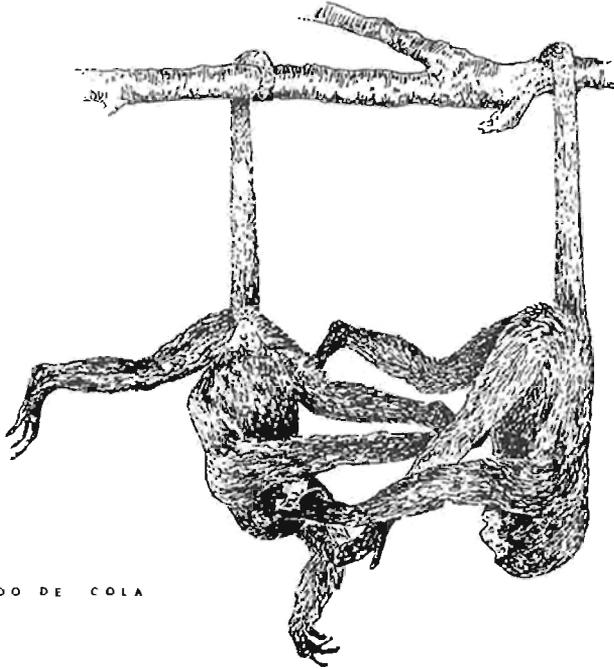
PERSEGUIR



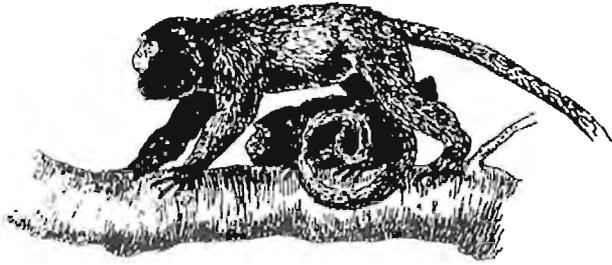
MAMAR



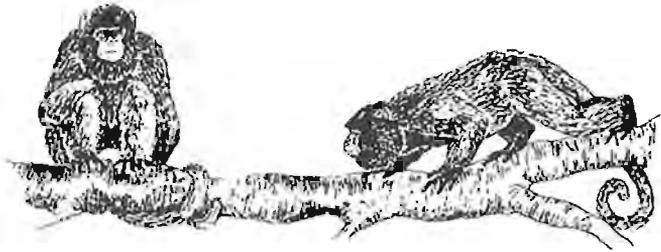
DIRIGIR MANO



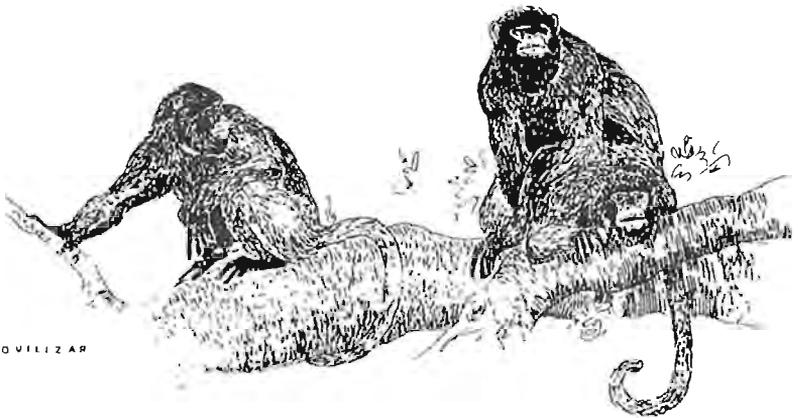
JUEGO COLGADO DE COLA



PASAR POR ENCIMA



APROXIMARSE AGAZAPADO



INMOVILIZAR



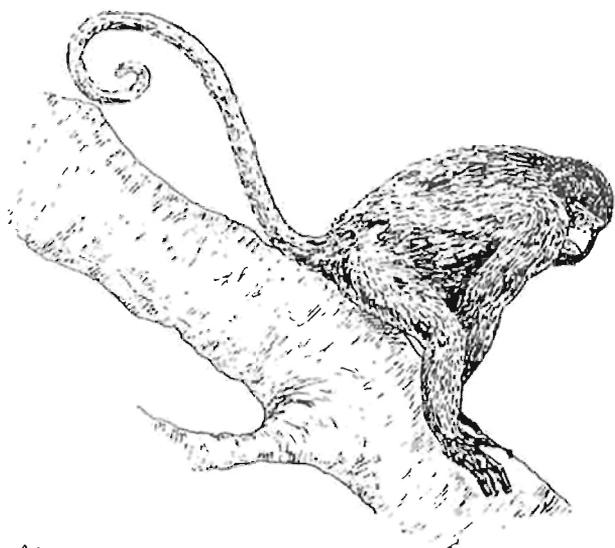
ENTRECORTADO



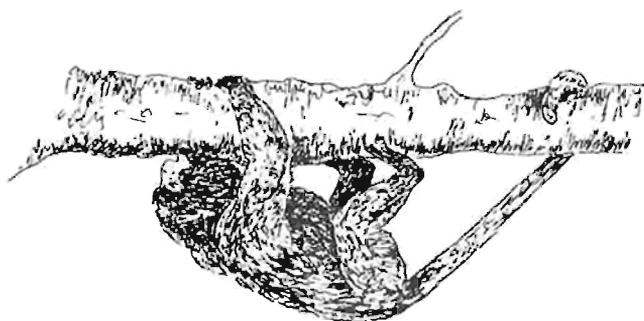
MOSTRAR DIENTES



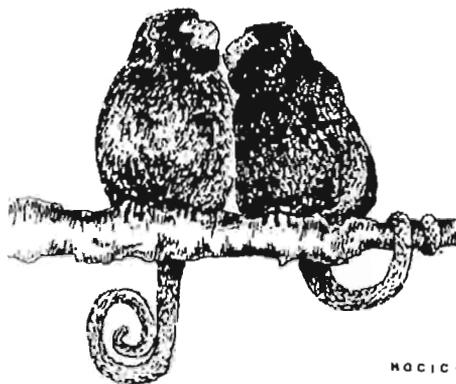
ROSTEZO



FROTAR ANO



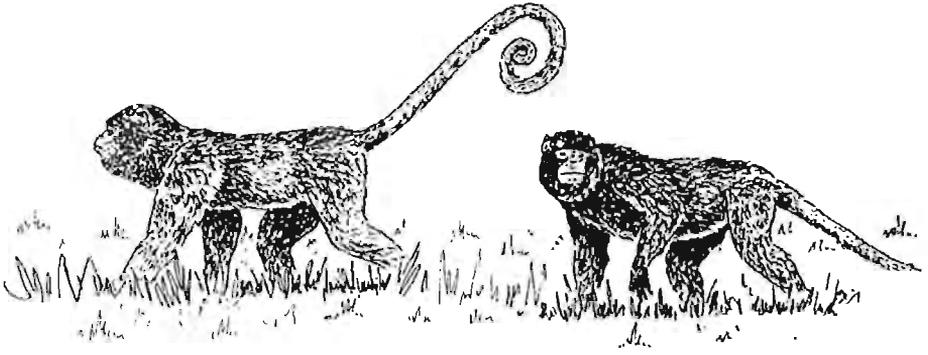
FROTAR HOCICO Y BARBA



MOCICO CON MOCICO



INSPECCIONAR PELAJE



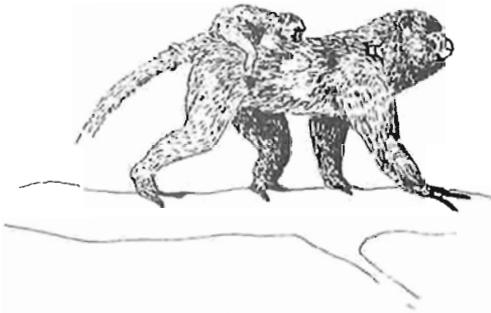
DESPLAZARSE EN SUELO



DEFECAR EN GRUPO



FROTAR ESPALDA

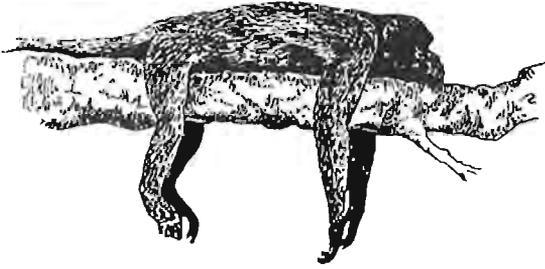


EN CUARTOS TRABEROS

TRANSPORTAR CRIA



EN VIENTRE



RESTRAR

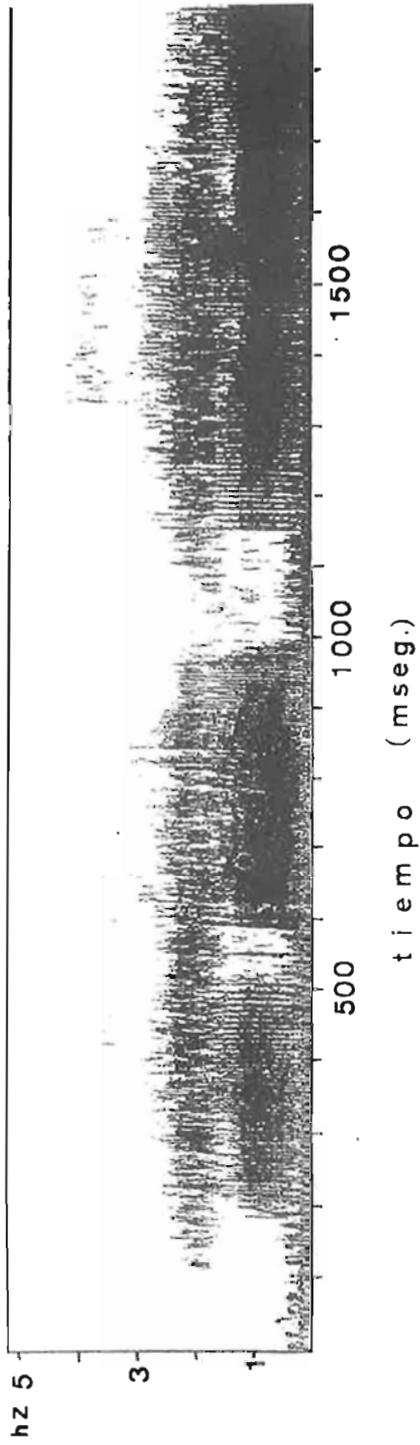


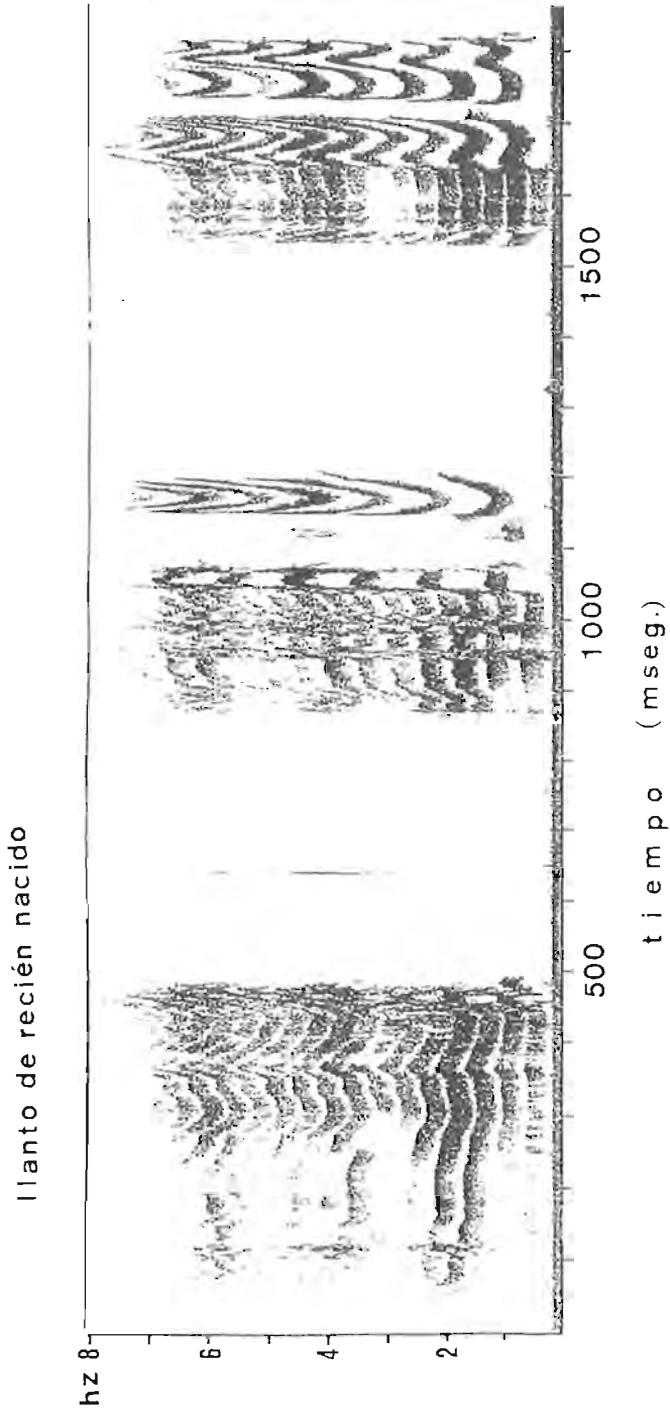
EXHIBICION GENITAL



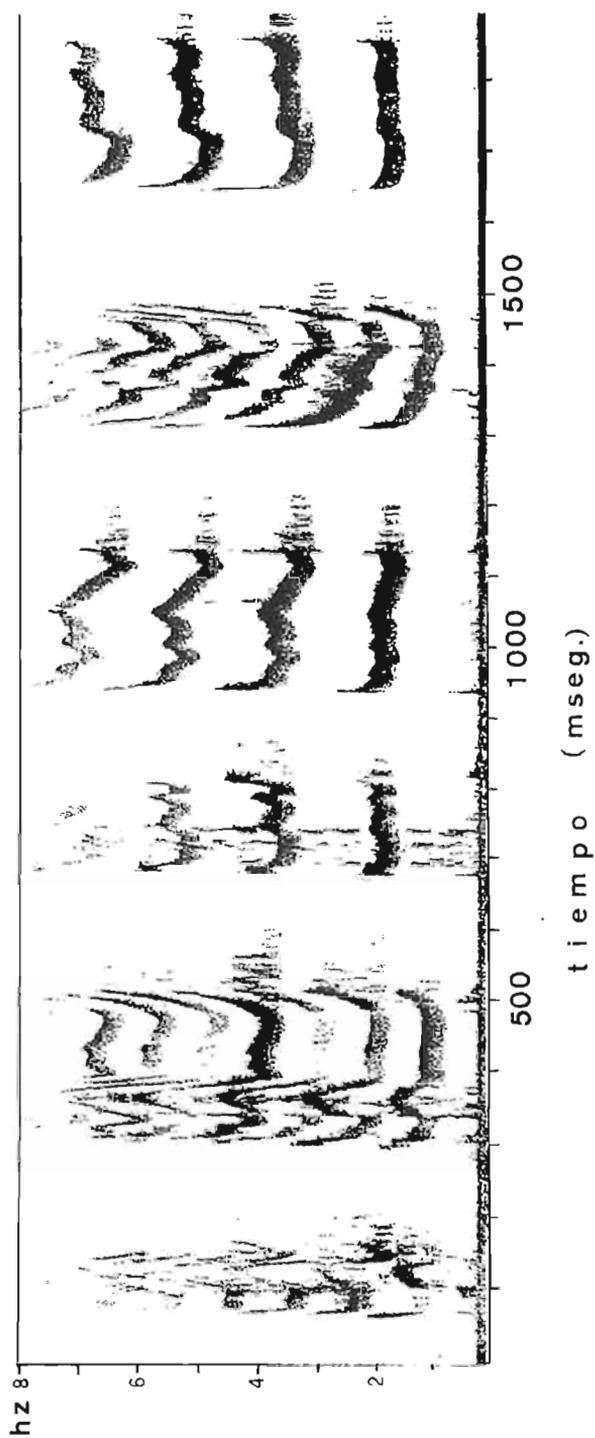
MARINEAR

llanto





gemido de molestia



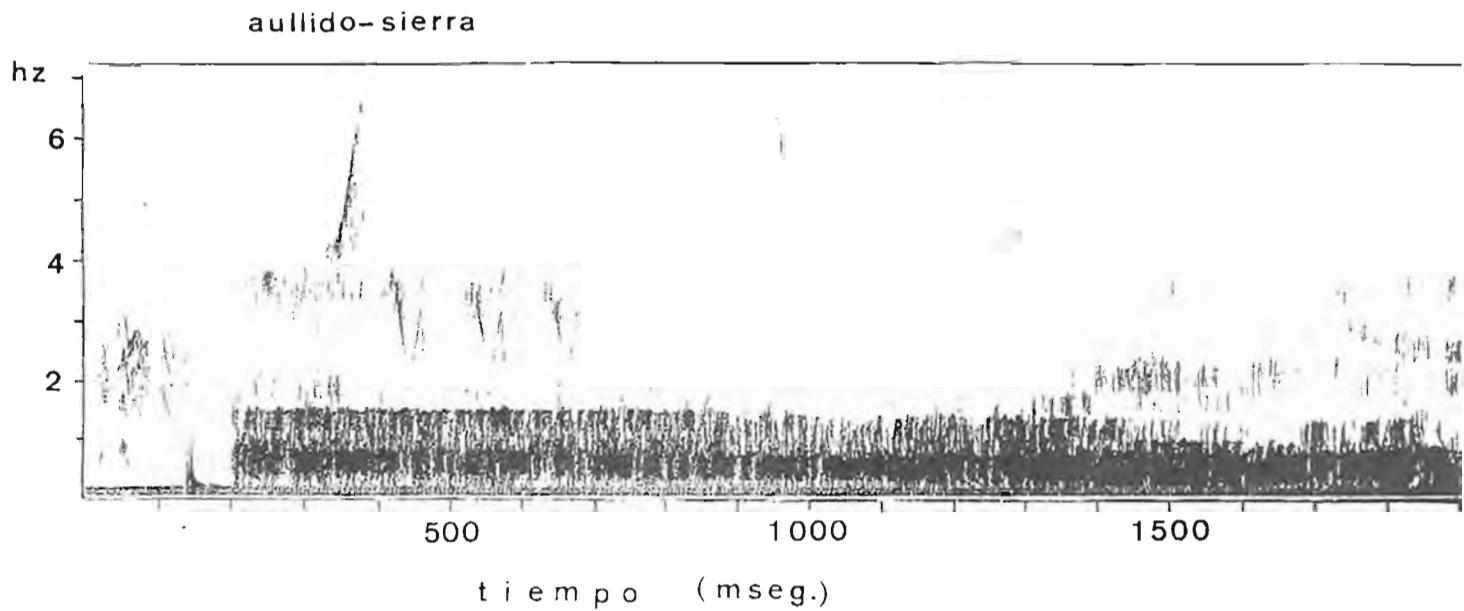


Fig. 25 – Algunas pautas del etograma.

PERFIL GLOBAL DEL COMPORTAMIENTO

Creemos interesante presentar las posibles comparaciones entre las distintas clases de edad y sexo en cuanto a frecuencia total de ejecución para aquellas pautas en que fué posible registrar el sujeto ejecutante. De esta manera, diferencias muy notorias entre el comportamiento de las distintas clases se harán evidentes. Nos atenderemos a la clasificación del comportamiento anteriormente presentada en el etograma, aunque nos limitaremos a las categorías agresión-sumisión, amigable, alarma y marcaje.

AGRESION-SUMISION

El perfil total de frecuencias totales para las distintas clases se presentan en la Fig. 26, tan sólo para aquellas pautas con frecuencia total superior a 13.

Aunque se verá en mayor detalle en el capítulo "Características del gregarismo", para ayudar a la interpretación de ésta y siguientes gráficas hemos de tener en cuenta que la proporción de machos adultos a hembras adultas, a jóvenes y a crías es respectivamente: 1,6; 2,6; 1,0; 1,1.

Llama en primer lugar la atención en la Fig. 26 que las agresiones son más características de individuos adultos (más frecuentemente de machos) y las sumisiones de individuos jóvenes y hembras.

Considerando ya el caso de las hembras, y dado que se presentan en mayor abundancia en los grupos, es muy probable que haya cierta especialización individual, ciertos sujetos demostrando alta agresión y escasa sumisión, con situación invertida en otros individuos.

El macho adulto de un grupo es, como se ve en la gráfica, con frecuencia agresivo y nunca sumiso, situación que concuerda con las funciones sociales que le son características.

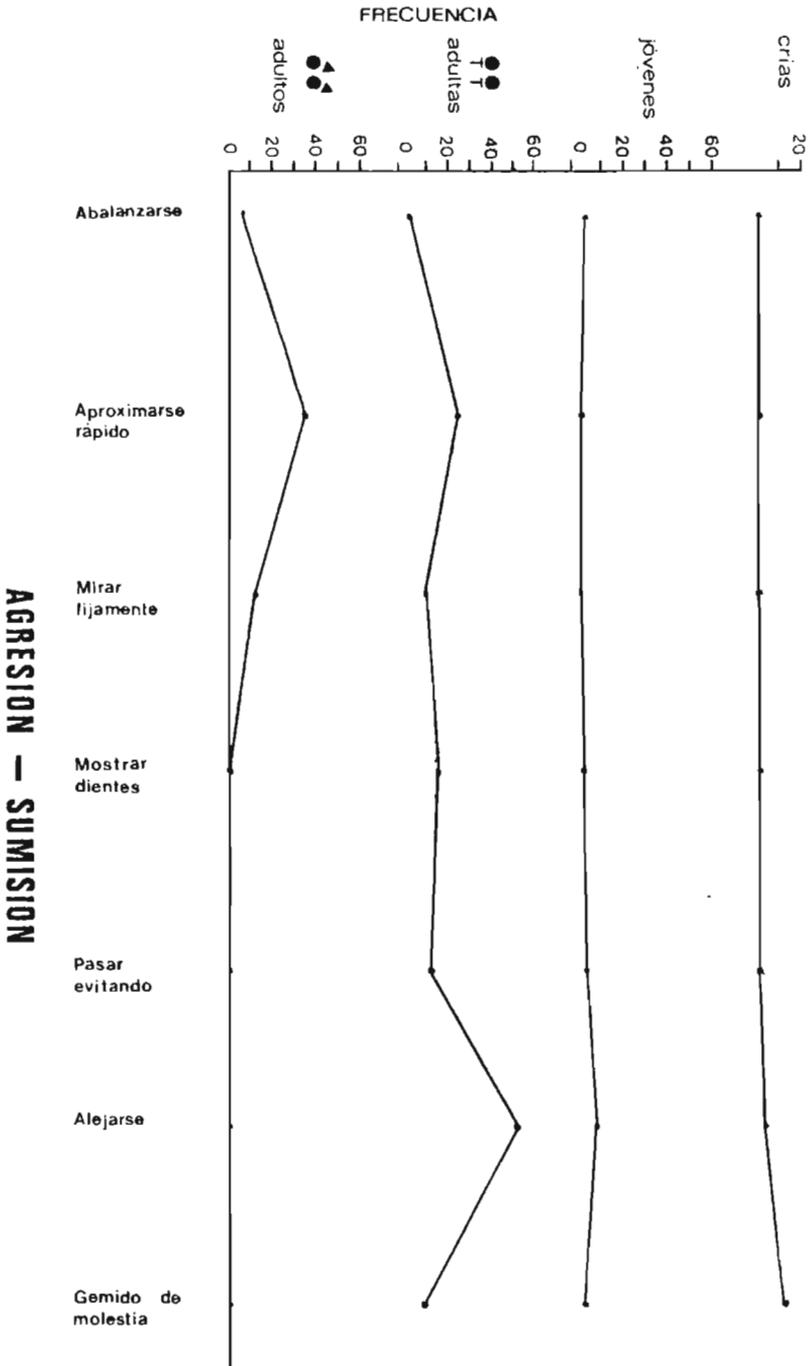


Fig. 26. — Perfil global de ejecución de las pautas de agresión-sumisión para las distintas clases de edad y sexo

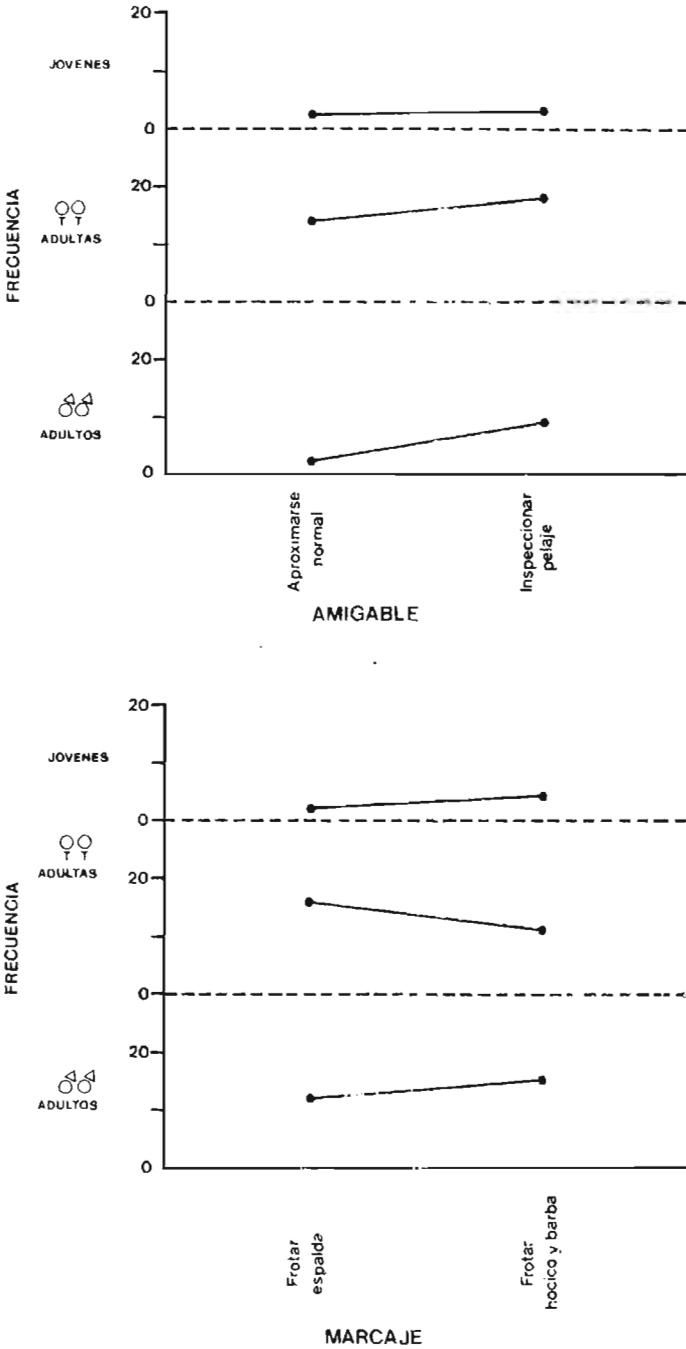


Fig. 27.— Perfil global de ejecución de pautas de las categorías amigable y marcaje.

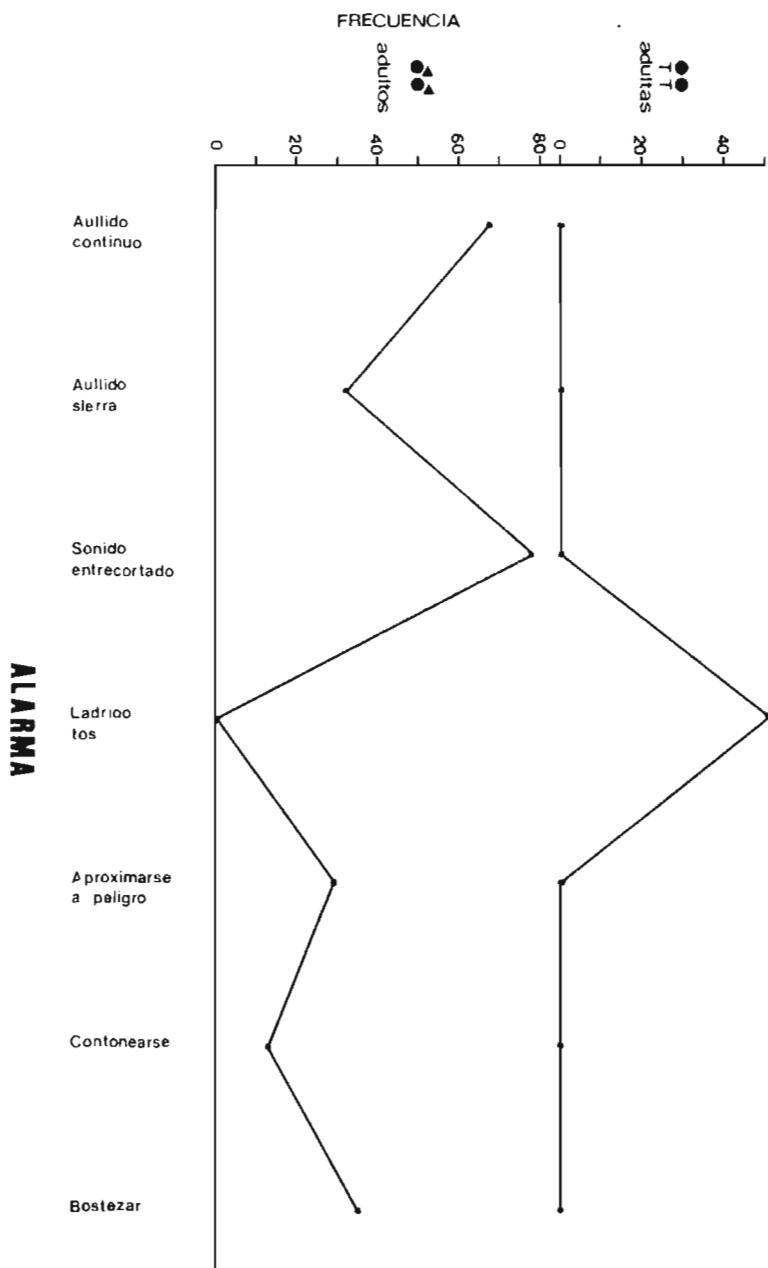


Fig. 28.— Perfil global de ejecución de pautas de alarma.

AMIGABLE

Las únicas dos pautas con suficiente frecuencia de ejecución en este apartado son aproximarse normal e inspeccionar pelaje; su perfil total por clases de edad y sexo aparece en Fig. 27. Para ambas modalidades las hembras adultas presentan pues mucho más comportamiento amigable que los machos adultos y los jóvenes.

ALARMA

Hay suficientes datos de frecuencias totales para 7 pautas de este apartado (véase Fig. 28).

Tal como se aprecia en la gráfica, son los machos quienes sobre todo reaccionan al peligro externo, si bien hay un gran dimorfismo sexual en la emisión del ladrido-tos, que producen únicamente las hembras. Los individuos jóvenes nunca reaccionan al peligro externo, sino que huyen con el conjunto del grupo.

MARCAJE

En este apartado presentamos en la Fig. 27 la representación de frecuencias totales para 2 pautas de marcaje: frotar espalda y frotar hocico y barba.

Considerando la mayor cantidad de hembras adultas observadas respecto a machos adultos, ambos parecen frotar con espalda en proporción similar. La proporción de frotar hocico y barba es, sin embargo, diferente, ya que esta pauta la realizan los machos adultos con mayor frecuencia. Ambos actos son apenas realizados por los individuos jóvenes.

RITMO DE ACTIVIDAD

Las primeras referencias al ritmo de actividad de aulladores se deben a Altmann (1959), quién observó a los araguatos (*A. villosa*) en Barro Colorado, en la zona del canal de Panamá, de una manera continuada (de 6,00 a 18,00 h.) desde octubre a diciembre de 1955 y atendiendo a las actividades de: alimentación, dormir o jugar y locomoción. Según Altmann, los araguatos no eran activos durante la noche.

Con la misma especie de aulladores (*A. villosa*) y en el mismo lugar, Mittermeier (1973), recogió datos de actividad a lo largo de doce semanas, entre los meses de septiembre y diciembre de 1970, con referencia a las actividades: dormir, alimentación y locomoción. A diferencia del anterior informe, en este se proporcionan datos recogidos durante períodos de intensa lluvia.

En cuanto a la especie por nosotros estudiada, no existe en la literatura referencia alguna relativa a observación continuada del comportamiento.

Los datos sobre ritmo de actividad se basan en observación directa de un grupo de araguatos, cuyo comportamiento detallado se anotaba al final de cada período de cinco minutos. Para cada una de estas muestras, las actividades registradas fueron locomoción, alimentación, sesteo y dormir. Estas dos últimas actividades se consideraron aquí independientemente, debido a las diferencias individuales y sociales que existen entre las dos: posturas diferentes, grupo más distendido en el sesteo y uso del área nuclear para dormir.

Se presentaran únicamente los registros de los días en que fué posible observar de forma continuada el grupo desde antes de la salida del sol hasta después que éste se ocultara; así, el día aquí considerado comenzaba a las 5,45 h. y acababa a las 19,30 h.

Las observaciones se hicieron en los días: 26/6/75, 27/6/75, 28/6/75, 29/6/75, 1/7/75, 29/7/75, 1/8/75, 9/8/75, 28/2/76, 23/3/76, 9/4/76, 10/4/76, 14/4/76, 19/4/76, 20/4/76 y 22/4/76. Es decir, durante 8 días en la

época de lluvias y 8 días en la época seca, algunos de ellos consecutivos, abarcando, por tanto, las observaciones a ambas estaciones del año. De no observarse los sujetos ininterrumpidamente durante el día completo, los datos pasan a otros apartados.

El grupo observado varió durante el período de observación de 8 a 7 individuos, con desaparición de 2 de ellos y nacimiento de 1. Así, en la época de lluvias de 1975 el grupo constaba de 2 machos adultos, 4 hembras adultas, 1 macho joven y 1 hembra joven, y en la época seca de 2 machos adultos, 3 hembras adultas, 1 hembra joven y 1 cría.

Debido a que el grupo elegido frecuentaba una zona determinada de la parte más externa del bosque, fué posible situar un escondite a aproximadamente 30 m. del lugar más frecuentado por ellos y desde él anotar continuamente su comportamiento. Si se desplazaban a árboles más lejanos, la observación se realizaba protegiéndose el observador visualmente por árboles y arbustos.

Durante la observación, el autor evitaba realizar movimientos bruscos y vestía siempre ropa del mismo color (ropa color caqui del ejército español). Se grababan las observaciones en voz baja en magnetofón Phillips 0095 de pequeño tamaño. Los períodos de 5 minutos se controlaban con un reloj de pulsera con minuterero y los aragatos eran observados con la ayuda de binoculares Leitz 10 x 40.

Los datos de ritmo de aullidos se refieren a "coro de sonido" y "aullido continuo" y se basan en todos los escuchados a cualquier hora del día desde un punto concreto. Así, el observador, situado en el escondite de observación utilizado para los registros de ritmo de actividad del grupo elegido, anotaba la hora de inicio y finalización de los coros de sonidos o aullidos continuos que se oían, procedieran de donde procedieran. Estimamos que se cubría auditivamente un radio de 1 Km. y los datos se recogieron durante los mismos días que anteriormente citamos para las observaciones de ritmo de actividad (16 días).

Además, durante 8 días, el observador permaneció en un punto apartado de la zona de estudio, también con bosque galería y sabana, y registró igualmente la hora de inicio y terminación de coros de sonidos y aullidos continuos. En este caso, los sonidos se oían por el observador desplazándose a una distancia no mayor de 15 Km., siempre dentro del bosque o en su borde (bosque galería continuo).

Si comenzamos por el reparto del día entre las 4 actividades citadas anteriormente, en la siguiente tabla, en la que se analiza dicho reparto en ambas estaciones del año, se aprecia un mayor tiempo invertido en dormir en la época de lluvias, y más sesteo en la época seca, siendo menores las diferencias entre el tiempo empleado en las actividades locomoción y alimentación.

PORCENTAJES DEL TIEMPO TOTAL DE OBSERVACION EMPLEADO
EN 4 ACTIVIDADES POR EL GRUPO ELEGIDO.*

	<u>Epoca seca</u>	<u>Epoca de lluvias</u>
Locomoción	18,4 %	14,8 %
Alimentación	19,8 %	23,8 %
Dormir	37,9 %	43,2 %
Sestear	24 %	18,2 %

En actividades, si no tenemos en cuenta las pequeñas diferencias estacionales y consideramos el total de los 16 días de observación para obtener un reparto del "día" (5,45 a 19,30 h.) y en cuanto a estas 4 actividades, éste quedaría repartido de la siguiente manera: el 16,6% del tiempo lo emplean los araguatos en locomoción; el 21,8% en alimentarse; el 40,5% en dormir y el 21,1% en sestear (Figs. 29 y 30).

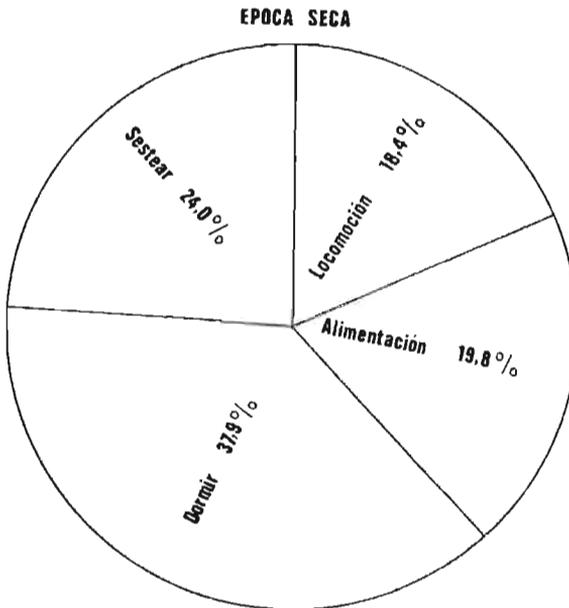
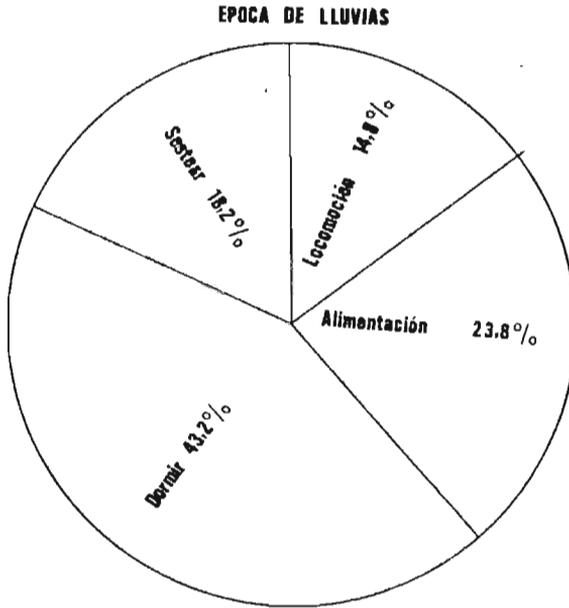
Los resultados de ritmo de actividad del grupo elegido se presentan en Figs. 31, 32, 33 y 34, donde aparecen las frecuencias acumuladas de número de individuos realizando cada actividad al final de cada período de 5 minutos. Las comparaciones entre las distribuciones de época seca y lluviosa para las 4 actividades elegidas no resultaron estadísticamente significativas (test de Wilcoxon).

La locomoción (Fig. 31) comienza a poco de salir el sol, aunque al cabo de aproximadamente media hora, (período de mayor duración en época lluviosa) y sin salir siquiera del área nuclear, los araguatos vuelven a dormir en grupo a la zona habitual. De nuevo vuelven a campear y por primera vez durante el día abandonan el área nuclear al cabo de un período de sueño de 40 a 90 minutos (más largo en época lluviosa), la locomoción es ya de distribución continuada, con subidas y bajadas y un máximo entre las 12 y 17 horas, interrumpido por un período de siesta. Por fin, hay retirada al área nuclear hacia las 16,30 h., finalizando la locomoción hacia las 18,30 h.

La alimentación (Fig. 32) coincide mucho con el esquema anteriormente descrito para locomoción: incremento brusco a primeras horas de la mañana, descenso, y, a continuación, alimentación continuada durante prácticamente todo el día, con disminución en el período de siesta.

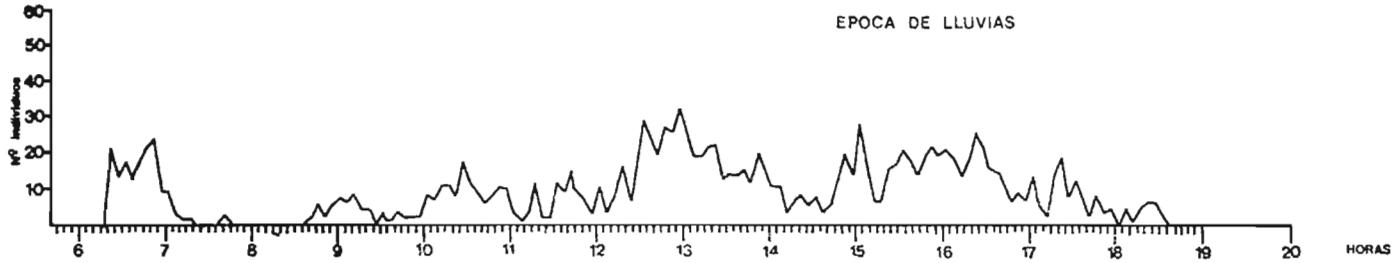
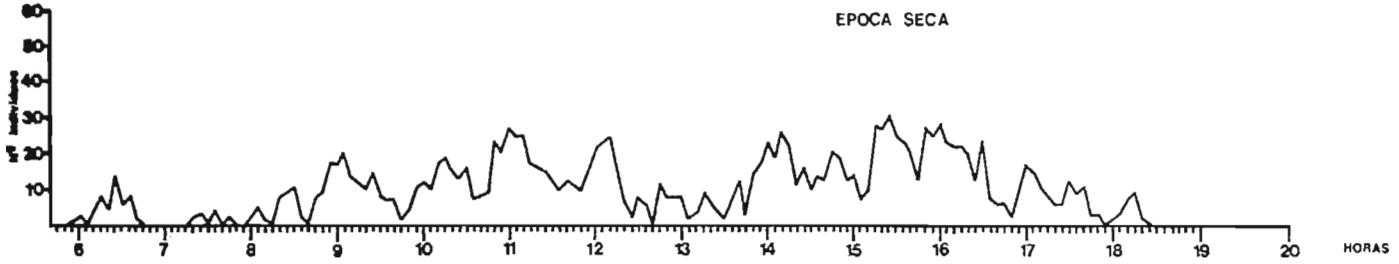
En cuanto a dormir (Fig. 33), tras el despertar a la salida del sol (aproximadamente a las 6,15 h.), hay un corto período de alimentación y de nuevo regresan a dormir hacia las 6,45 h., para seguir haciéndolo hasta aproximadamente las 8,45 h. (período de mayor duración en época lluviosa), a partir de

* Las diferencias no resultaron estadísticamente significativas (test de Wilcoxon)

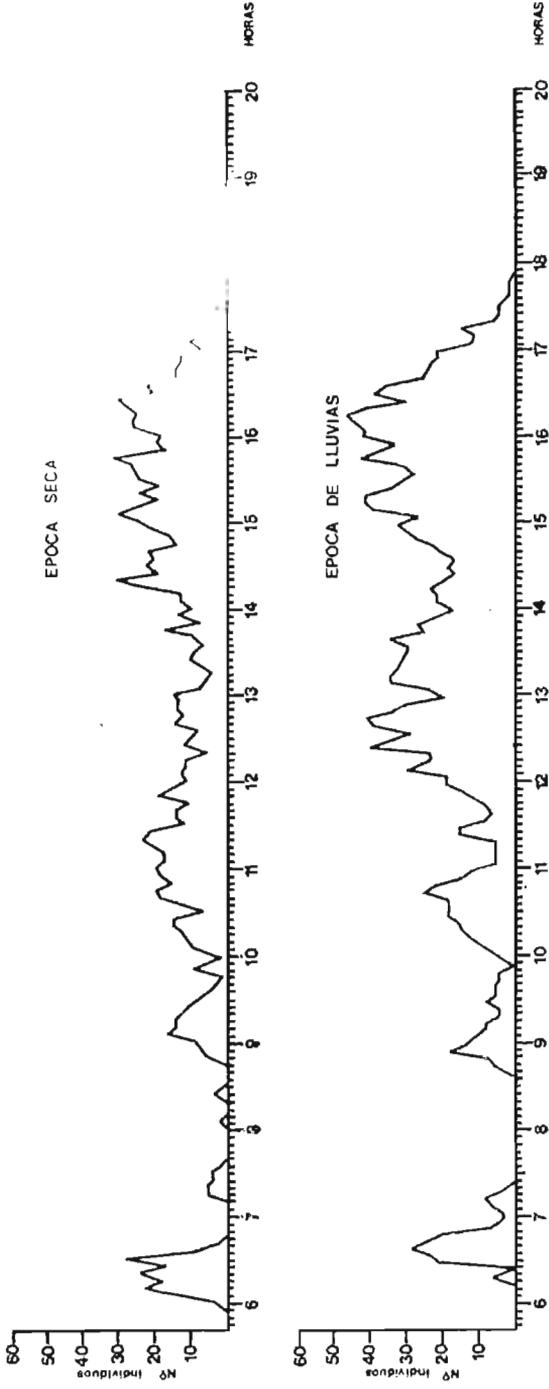


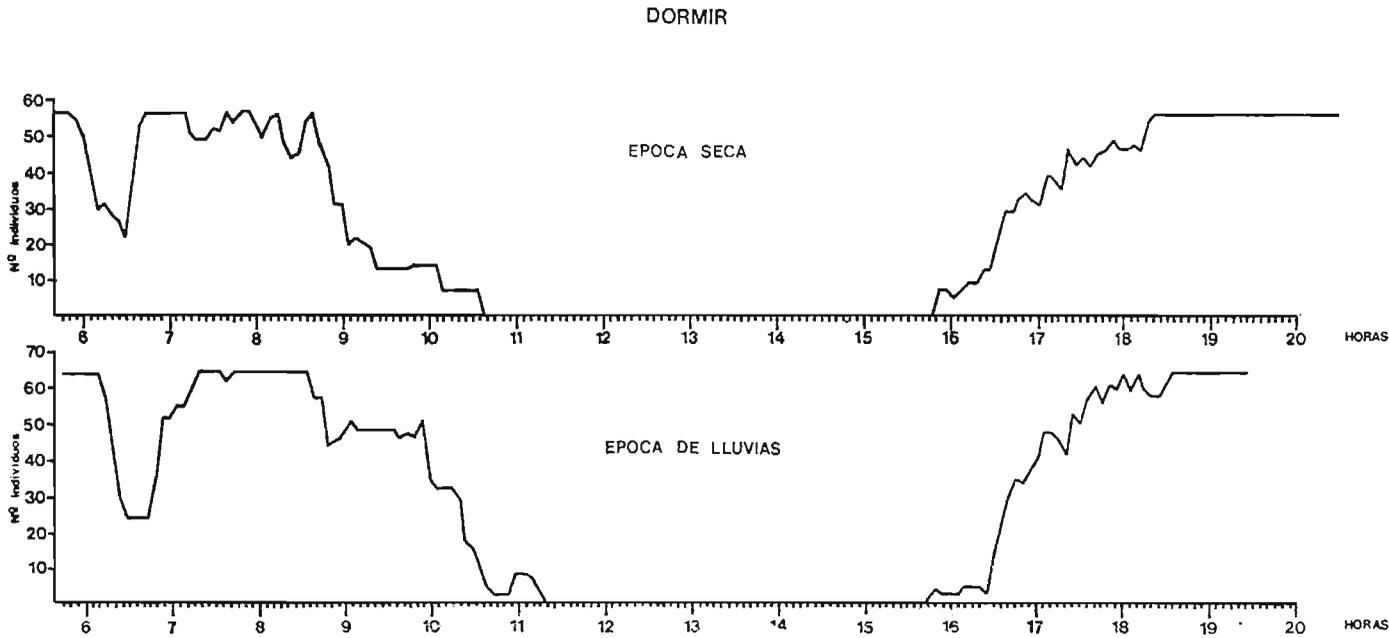
Figs. 29 y 30.— Proporción de ejecución de varias actividades durante la época de lluvias y de sequía por los miembros del grupo elegido (frecuencia total de individuos ejecutantes).

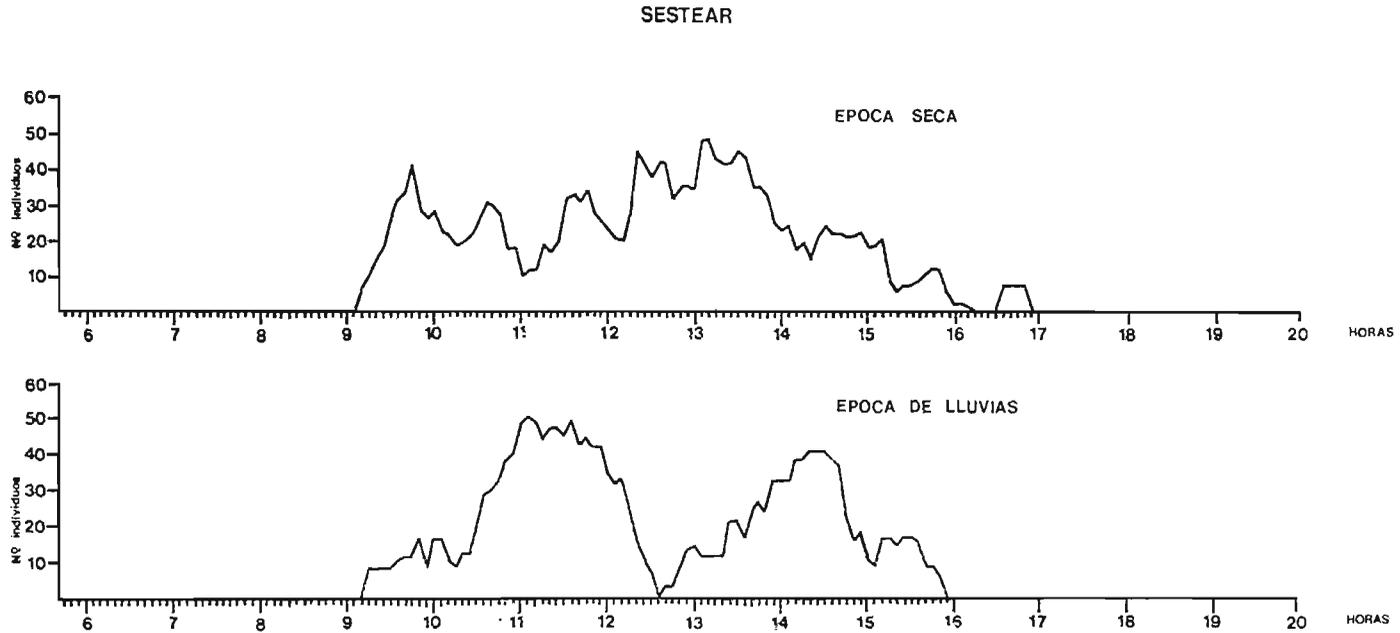
LOCOMOCION



ALIMENTACION







Figs. 31, 32, 33 y 34.— Frecuencia total de ejecución (número de individuos ejecutantes al final de cada periodo) de las pautas de locomoción, alimentación, dormir y sestear, a lo largo del día y en las dos estaciones del año.

HATO DEL FRIO

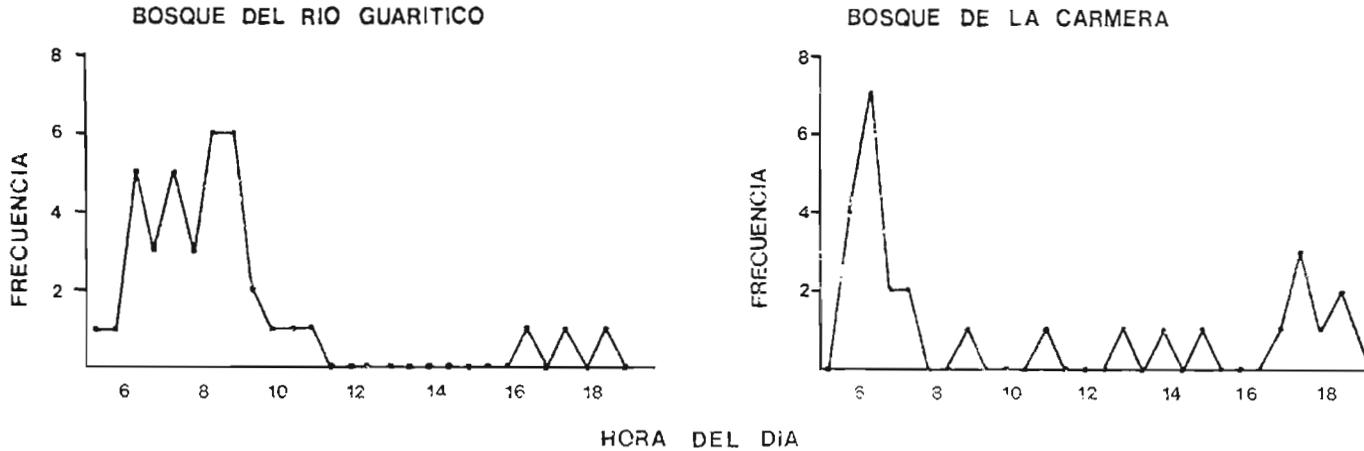


Fig. 35.— Número total de coros de aullidos a distintas horas del día en dos bosques del área de estudio. La frecuencia se refiere a número de coros de aullidos emitidos por grupos distintos en cada periodo de tiempo.

este momento se desplazan, comen y seestean y no vuelven a dormir hasta las 16,15 h., en que se retiran al área nuclear, no estando todos dormidos hasta las 18 h. aproximadamente.

Referente a seestear (Fig. 34), es evidente la existencia de 2 siestas en el centro del día (máximos a 11,30 y 14,30 h) en período húmedo y una sola siesta (máximo a las 13,30 h.) en época seca.

Por último, en la distribución temporal de “coro de sonidos” y “aullido continuo”, tal como aparece representada en Fig. 35, existe un máximo de mayor importancia, que comienza al despertarse los animales y se prolonga hasta las 9 h. Pueden o no aullar durante el día, aunque siempre poco, y, de nuevo, los sonidos vuelven a oirse al atardecer, entre las 16 y las 18,30 h.

CARACTERISTICAS DEL GREGARISMO

Los araguatos más estudiados han sido los pertenecientes a la especie *Alouatta villosa*, y existen en la literatura abundantes datos sobre la composición y tamaño de los grupos de dichos monos.

Carpenter (1934) los estudió durante 8 meses en Barro Colorado (Panamá), observando 23 grupos, que presentaban una media de 18 individuos y una razón de sexos de 28% de machos y 72% de hembras, proporcionando además los porcentajes de las 9 clases de edad y sexo por él consideradas en los grupos.

Collias (1951, en Coelho, 1976), para la misma especie en Barro Colorado, obtuvo una media de 8 individuos y Altmann (1959) de 10,5 individuos en la misma localidad.

Mittermeier (1973) los estudió en la misma zona durante la época de lluvias de 1970, observando grupos de 13 a 23 individuos (media de 16,2) y una proporción en cuanto a composición del 20% de machos, 36% de hembras, 27% de jóvenes y 17% de crías.

En el sudoeste de Panamá, Baldwin y Baldwin (1972), para la misma especie, proporciona una media de 18,9 individuos. Coelho (1976), en Guatemala, obtiene una media de 6,25 individuos también para *Alouatta villosa* y Freese (1975) en el Parque Nacional de Santa Rosa (Costa Rica), estudiando la misma especie, encuentra grupos de pequeño y gran tamaño (3 a 24 individuos), siendo la proporción de las clases de edad y sexo de: 20% de machos, 44% hembras, 24% jóvenes y 12% crías.

A. caraya fué estudiada por Pope (1966) en las islas del río Paraná, en el norte de Argentina, donde los grupos presentaban una media de 7, variando de 4 a 14 individuos. En esta especie la proporción de machos era igual a la de hembras.

De *A. belzebul* y *A. guariba* no hemos encontrado referencias en la literatura que proporcionen datos sobre el tamaño y la composición de sus grupos.

Centrándonos ya en *A. seniculus*, Neville (1972 a) los estudió durante 2 meses en los bosques de Trinidad y 13 meses en los Llanos del estado de Guárico (Venezuela), donde observó grupos con tamaño medio de 8,5 e igual proporción de machos y hembras.

Izawa (1976), en el Alto Amazonas (Colombia), durante 16 meses estudió varias especies de primates y entre ellas proporciona datos sobre *A. seniculus*, cuyos grupos variaban de 3 a 11 individuos, con media de 5,4. Estos grupos se constituían de 1 macho adulto, que él consideraba como el centro del grupo, alrededor del cual se agrupaban una o más hembras. Frente a los otros primates que estudió, clasificó a los araguatos como animales que viven en grupos de una gran cohesión.

Klein y Klein (1976), en el Parque Nacional La Macarena (Colombia) observó grupos de *A. seniculus*, con tamaño medio de 4,3 individuos, valor que aumentaba a 5 cuando consideraba las crías transportadas por sus madres. Al menos el 75 % de estos grupos tenían sólo un macho adulto.

Enfocando ya el problema del gregarismo bajo los criterios de tamaño y composición de grupos y cohesión-dispersión en la población de estudio, en lo referente a los 2 primeros criterios, los datos se recogieron recorriendo a lo largo del año la casi totalidad de la zona de estudio (Hato del Frío). En estos recorridos se buscaban los grupos y se registraba su localización, tamaño y composición en términos de clase de edad y sexo.

Considerando el tamaño de los grupos, se han observado machos solitarios, parejas de machos, parejas de macho y hembra, un solo grupo de 3 machos y grupos heterosexuales de más de 2 individuos; la frecuencia de cada una de estas asociaciones se presentan a continuación:

TAMAÑO DE LOS GRUPOS

	Número de grupos	Rango de variación	Media	Desviación típica
Grupos de más de 2 individuos	141	3-13	6,3	2,1
♂ solitarios	9	—	—	—
2 ♂	2	—	—	—
3 ♂	1	—	—	—
1 ♂ - 1 ♀	6	—	—	—
Total de grupos observados	159			

Los araguatos se disponen pues preferentemente en grupos de más de 2 individuos. Como es habitual en primates se dan también los machos solitarios, así como agrupaciones de 2 individuos (machos y macho-hembra), pero en ningún caso se observan hembras solitarias, ni agrupaciones de 2 o 3 hembras sin crías.

Considerando la variación en el tamaño de los grupos a lo largo del año, se aprecia en la Fig. 36 que las medias de la primera mitad son superiores a las de la segunda (estadísticamente significativo, $p < 0,01$, t de Student), coincidiendo aproximadamente el descenso en el tamaño de los grupos con los meses de comienzo de la época lluviosa. Parece interesante destacar que, siendo marzo el mes más seco, aparecen en él los grupos de mayor tamaño; por otra parte, el mes más lluvioso del año, julio, es el de grupos menores.

En cuanto a composición de los grupos, en la Fig. 37 se representan las proporciones respecto al total en que machos adultos, hembras adultas, jóvenes y crías intervienen en los grupos heterosexuales. En estos grupos por cada joven y cría hay 2,6 hembras adultas y 1,6 machos adultos, con casi el doble de número de hembras a machos.

No sólo el grupo varía a lo largo del año en cuanto a tamaño, también lo hace en su composición, tal como se observa en la Fig. 38. Aquí podemos ver que la mayor proporción de hembras a machos y de ambos a crías se mantiene a lo largo del año (estadísticamente significativo en todos los casos, $p < 0,01$, test de Wilcoxon).

Se observa también en la Fig. 38 que si bien la media de machos adultos y crías sufre ligeras variaciones, éstas son grandes para el caso de hembras adultas y jóvenes, de tal manera que cuando aquéllas aumentan, éstos disminuyen (estadísticamente significativo, $r_s = 0,84$, $p < 0,01$, test de Spearman, ver Fig. 39).

En la búsqueda de las causas de las variaciones apuntadas en tamaño y composición de grupos, hemos de notar que el cambio más intenso detectado, es decir, la disminución paulatina del tamaño hasta un nivel inferior, debido a un apartamiento de los animales jóvenes, coincide con la intensificación de las tendencias sexuales (deducido del aumento de peso de testículos y número de hembras embarazadas, visto en el capítulo Reproducción).

En la segunda parte del año, a partir de julio, a pesar de que el número de jóvenes aumente, el tamaño del grupo sigue manteniéndose a un nivel inferior, debido a que el número de hembras en los grupos disminuye. Esta tendencia coincide con una disminución en el tamaño de los testículos y probablemente en las tendencias sexuales.

Sin duda, aumentos y disminuciones de hembras y jóvenes significan agrupamientos y disgregaciones de los grupos, sin que necesariamente signifique rotura de los mismos, sino permanencia de los individuos en su periferia, peri-

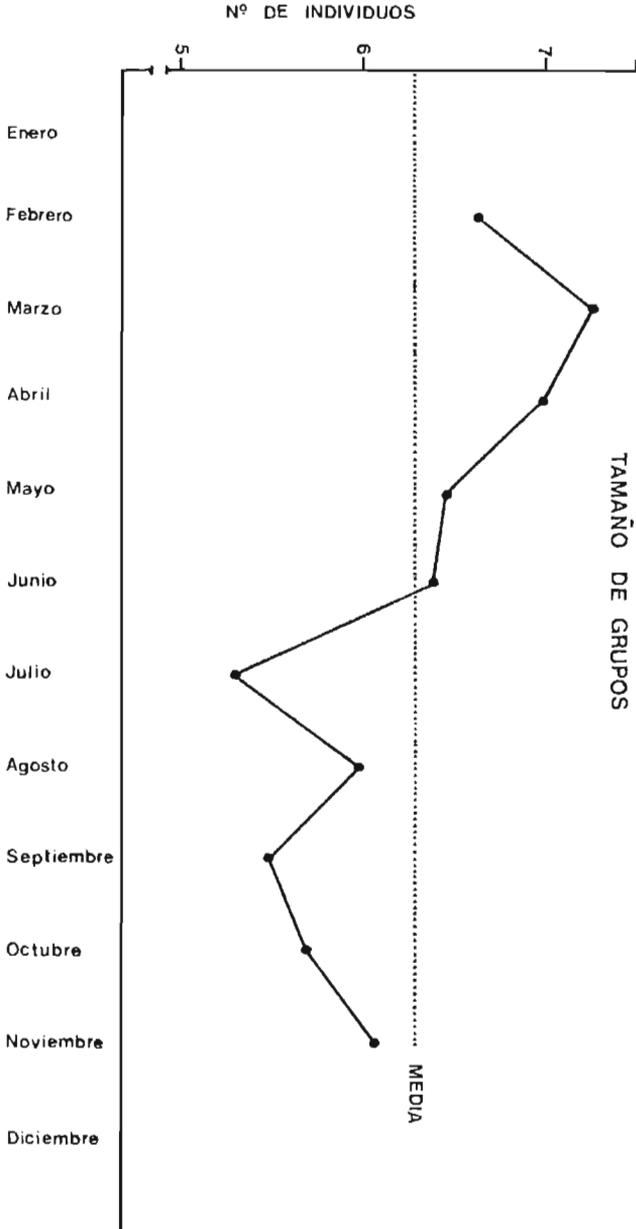


Fig. 36.— Variación en el tamaño medio de los grupos a lo largo del año.

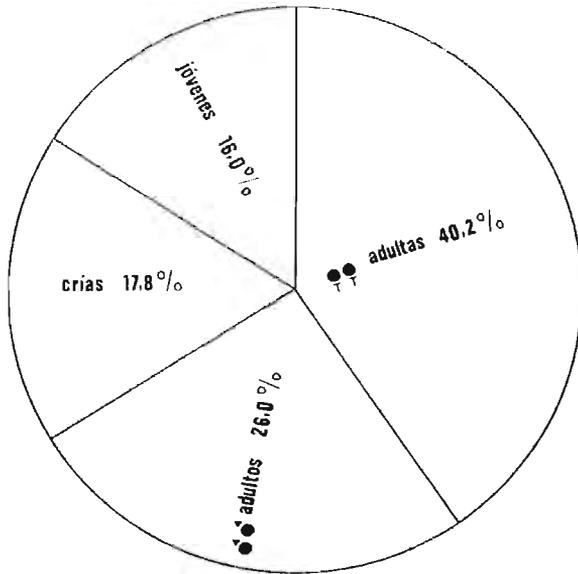


Fig. 37.— Proporciones de clases de edad y sexo en la composición de los grupos sociales.

feria más difícilmente detectable por tratarse de animales arborícolas. Sin embargo, y a pesar de que la variación en el tamaño de los grupos es significativa y detectable matemáticamente, los cambios son de poca intensidad (de 5,3 a 7,3 individuos miembros).

Interpretamos los cambios en gregarismo como afectados sobre todo por el estado reproductivo: el incremento de las tendencias sexuales parece llevar a una concentración de machos y hembras adultos y una disgregación de los jóvenes, los cuales regresan a los grupos una vez terminada la época de mayor actividad sexual, tiempo en que las hembras, ya embarazadas, se apartan a la periferia.

Los predadores son de tan escaso impacto sobre la población de estudio, que, aunque de posible efecto sobre el gregarismo, no podemos incluirlos en nuestra interpretación; deben, sin embargo, ser importantes para ciertos aspectos del gregarismo y en zonas donde sean más abundantes.

La cohesión-dispersión de los miembros de un grupo es analizable de varias formas; para los sujetos de estudio moviéndose en estado natural hemos utilizado la ocupación de árboles, concretamente el número de éstos ocupados en cada momento. Para ello, y en los días de registro de la actividad del grupo de estudio, se anotaba cada 5 minutos el número de árboles a que el grupo se extendía. El índice obtenido sería pues una medida de dispersión.

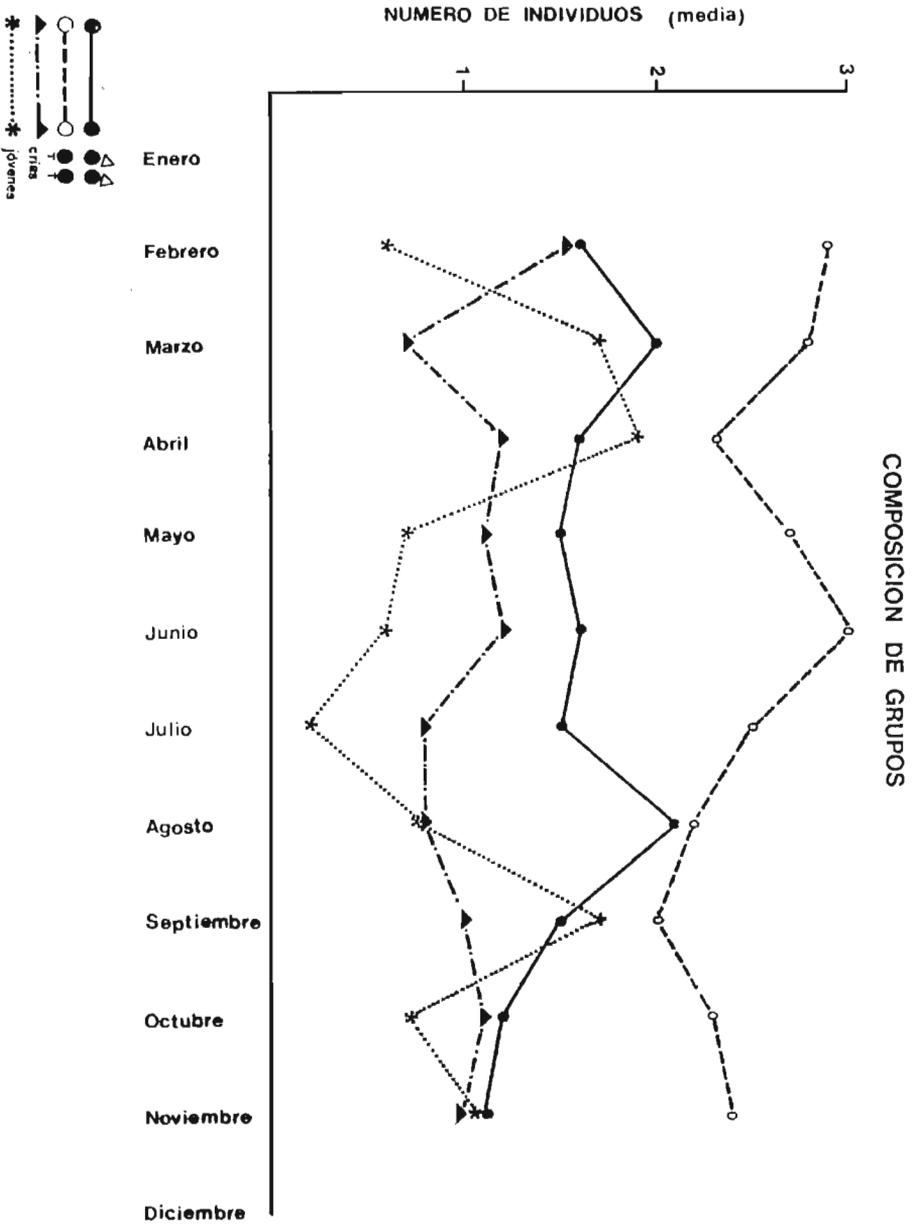


Fig. 38.— Variación a lo largo del año en el valor medio de las clases de edad y sexo que entran en la composición de los grupos sociales.

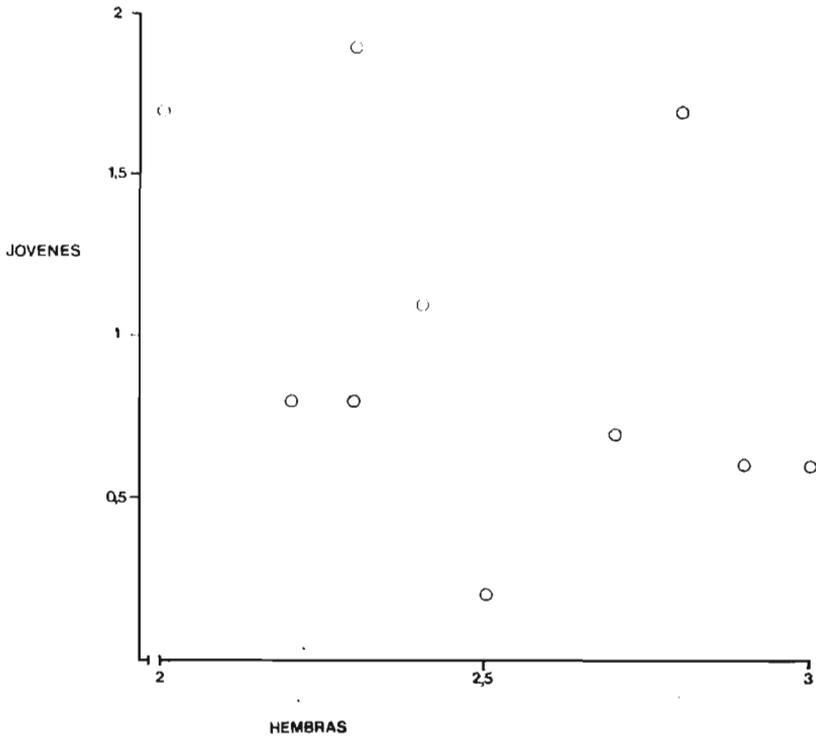


Fig. 39.— Correlación negativa entre el número de hembras adultas y jóvenes en los grupos sociales.

Ya bajo este criterio, se presenta en la Fig. 40 la media de árboles ocupados correspondiente a 8 días en cada una de las dos épocas del año consideradas. Las diferencias entre ambas distribuciones son ligeras y, como era de esperar, las comparaciones no resultaron estadísticamente significativas.

Si observamos el esquema de conjunto de la dispersión, medida como árboles ocupados, son inmediatamente aparentes unos máximos muy pronunciados en época lluviosa, no dispersándose tanto el grupo en la época seca. Comparando estas variaciones en dispersión a lo largo del día con la distribución horaria de varias actividades (véase Fig. 41), se aprecia claramente un efecto de incrementos de locomoción y alimentación, produciendo mayores dispersiones, y de la siesta aumentando la cohesión.

Puede ser interesante destacar que los máximos de dispersión-cohesión durante la época seca se encuentran desplazados hacia las primeras horas del día con respecto a los de la época lluviosa, debido, al parecer, a que en época seca la siesta del mediodía se prolonga en duración y comienza aproximadamente una hora antes que durante las lluvias, en relación quizás con las diferencias de temperatura.

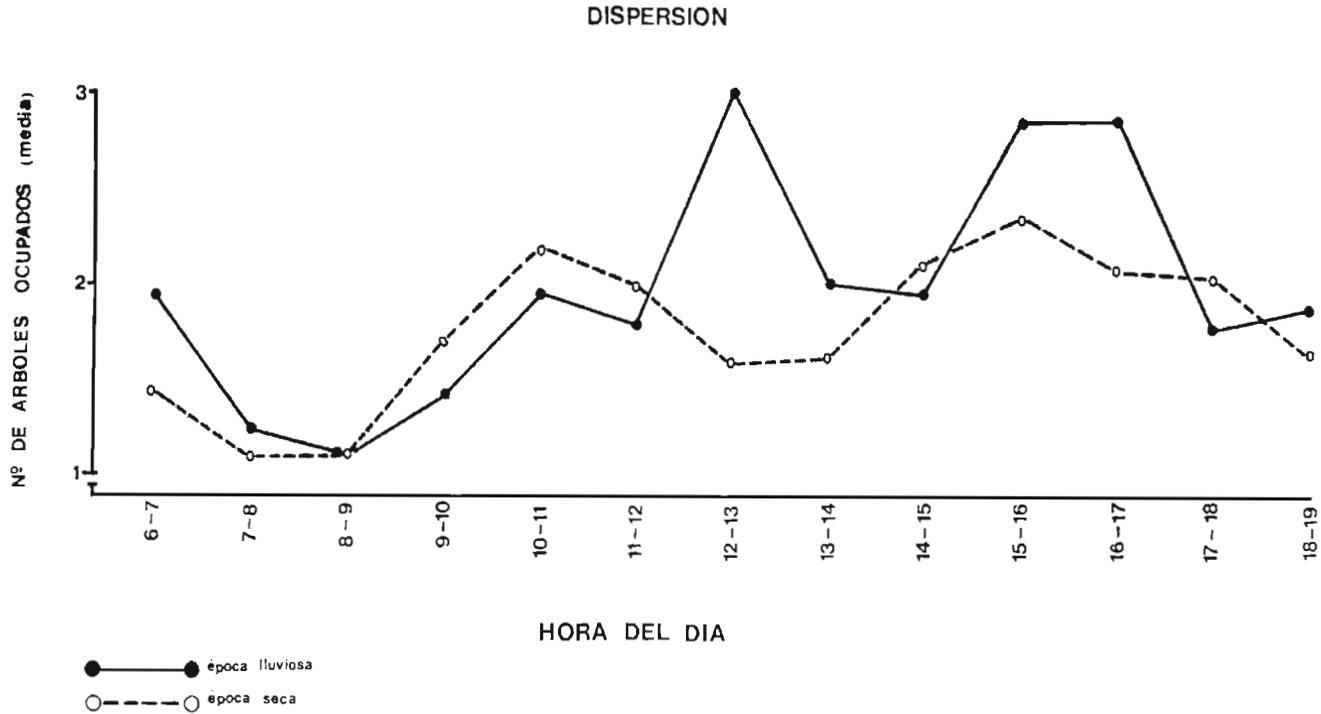


Fig. 40.— Media del número de árboles ocupados por los miembros de un grupo social en las dos estaciones del año.

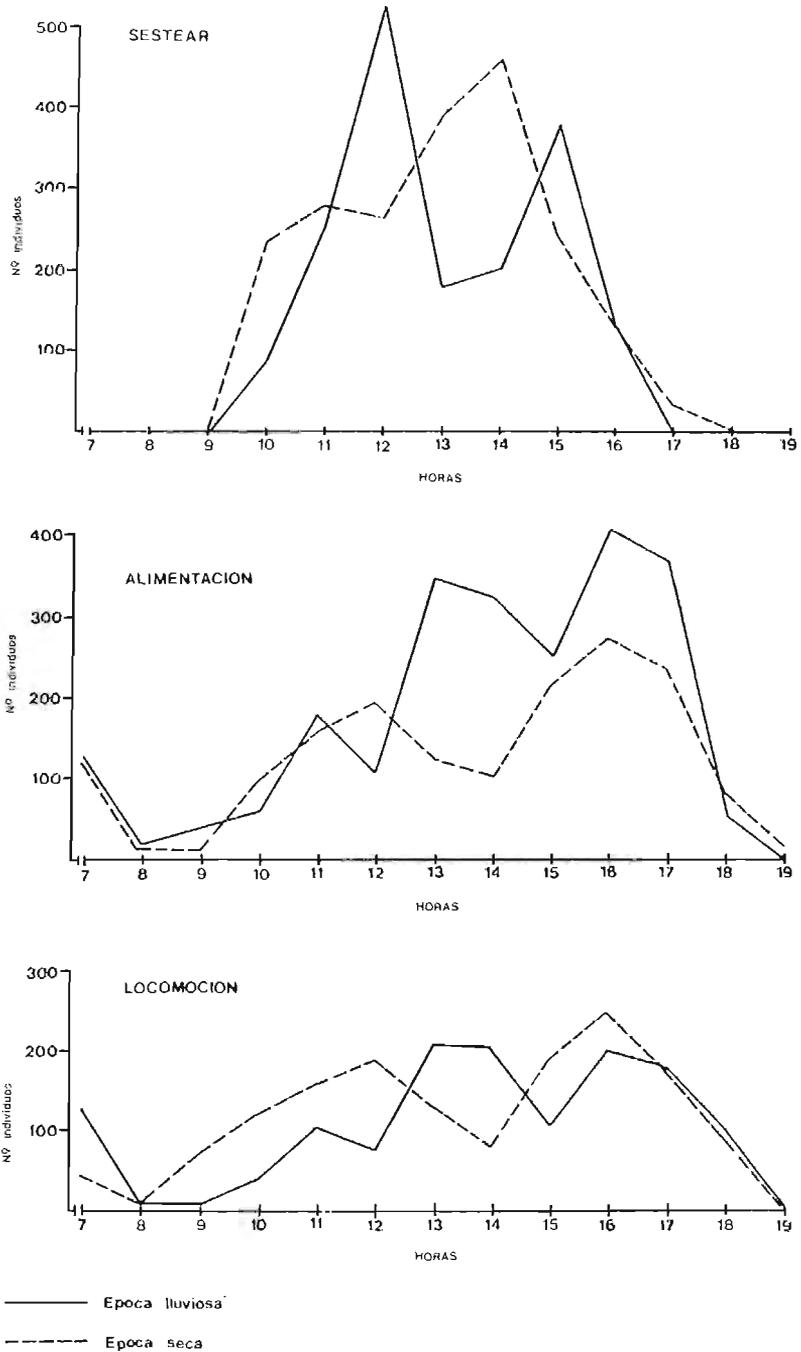


Fig. 41.— Ritmo de actividad a lo largo del día para sestear, alimentación y locomoción, en las dos estaciones del año.

USO DEL ESPACIO

Algunos datos referentes a uso del espacio son disponibles solo para *Alouatta villosa*, *A. caraya* y *A. seniculus*.

La primera de estas especies fué estudiada en la Isla de Barro Colorado y en el Continente (Panamá). Resumimos pues, a continuación, la información útil a este respecto para *Alouatta villosa*.

<u>Autores</u>	<u>Localidad</u>	<u>Densidad de animales por Ha.</u>	<u>Area de campeo</u>	
			<u>Long.</u>	<u>Area</u>
Carpenter (1934)	Barro Colorado	0,49	183 m.	—
Altmann (1959)	Barro Colorado	—	109 m.	—
Chivers (1969, en Neville (1972 a) Baldwin y Baldwin (1972)	Barro Colorado	0,6-0,82	—	—
Mittermeier (1973)	Chiriqui (Panamá)	10,4	—	4,9 ha.
	Barro Colorado	0,59	—	—

Para *A. seniculus*, contamos tan sólo con dos informes sobre el particular, cuyos datos resumidos se presentan a continuación:

<u>Autores</u>	<u>Localidad</u>	<u>Densidad de animales por hectárea</u>	<u>Area de campeo</u>
Neville (1972a)	Isla de Trinidad	1,14	6,62 ha.
Neville (1972a)	Guárico (Venezuela)	0,61-1,08	3,21 ha.
Klein y Klein (1976)	Macarena (Colombia)	0,12-0,29	—

Para *A. caraya*, únicamente Malinow (1968, en Neville, 1972 a) proporciona una medida de densidad (0,25 animales por hectárea en la Isla de Tragadero Sur, en Argentina).

En cuanto a otros aspectos de utilización del espacio, únicamente Altmann (1959), para *A. villosa*, menciona la preferencia en sentido vertical en los árboles de 15 a 40 m., no observando a los animales nunca en el suelo (los más bajos se situaron a 3 m.). Según Neville (1972 a), para *A. seniculus*, los araguatos usan sobre todo el estrato continuo del bosque, de altura entre 20 y 30 m., este autor sí informa sobre locomoción en el suelo.

Centrándonos ya en los resultados del presente estudio y comenzando por el tema de densidad de individuos, la extensión total de 78.000 ha. del área de estudio (Hato del Frío) comprende zona de sabana y de bosque semideciduo estacional, en isla y galería.

De toda el área de estudio, una zona de 30.000 ha. fué la más rastreada. Esta zona incluía únicamente 1000 ha. de bosque, es decir, un 3,3 % del total. Los conteos a lo largo de todo el año aportaron una cifra de 256 araguatos viviendo en esos bosques (densidad de 0,25 animales por ha.), sujetos incluidos en 36 grupos sociales. Hemos de considerar que partes de este hábitat no eran utilizables por los araguatos por tratarse de bosques no maduros (probable efecto de deforestación) con un solo estrato continuo de árboles bajos, o bien tratarse de bosques muy poco densos, a veces con una sola fila de árboles siguiendo el curso de los ríos.

Dentro de la zona de estudio, el bosque "La Carmera" fué más intensamente explorado, anotándose la localización de cada grupo en ese bosque. Se ha llegado finalmente a determinar que en las 70 has. que ocupaba "La Carmera" vivían 6 grupos de araguatos, con una población total de 38 individuos (densidad de 0,54 individuos por ha.).

La localización más frecuente de los grupos en este enclave se representa en la Fig. 42, en ella también aparecen las zonas en que se acumulaban los excrementos en el suelo (cagadero), así como de los cantos a coro.

En primer lugar, es de destacar que grupos determinados se localizaban en zonas concretas, estando las zonas más frecuentadas de los distintos grupos distribuidas más o menos uniformemente en todo el bosque.

Los 6 grupos sociales que vivían en el bosque presentaban la siguiente composición:

<u>Grupo</u>	<u>Machos adultos</u>	<u>Hembras adultas</u>	<u>Jóvenes</u>	<u>Crías</u>	<u>Total</u>
A	2	3	—	1	6
B	1	2	1	1	5
C	2	3	3	1	9
D	3	4	2	2	11
E	1	3	1	2	7
F	Composición desconocida				

De tres de estos grupos (A, C y D) se conocía con más detalle la zona concreta más utilizada (Área nuclear), se trataba en los tres de árboles del estrato más alto, es decir, de altura mayor a 20 m., sobresaliendo sobre el estrato continuo inmediatamente inferior. A dicha área nuclear se retiraban los grupos a dormir en las últimas horas de la tarde, utilizando también esta zona para refugiarse en caso de peligro.

Para los grupos C y D, de áreas nucleares muy próximas, se registraron observaciones en que los grupos se dirigían coros de aullidos cuando se retiraban a dormir. Los araguatos en esas circunstancias y a la vista del grupo contrario, se encaraban todos reunidos hacia los otros y, sacudiendo las ramas y realizando cortos desplazamientos, aullaban a coro en dirección al grupo contrario.

Para el caso de la relación agresiva entre los grupos D y E, fué posible localizar los cantos a coro, también en las zonas intermedias entre ambos grupos, aunque los registros no corresponden en este caso a última hora de la tarde, sino a lo largo del día. En este caso no se pudo observar directamente a los animales realizando este comportamiento ya que sus áreas nucleares estaban más separadas que entre C y D y los encuentros a últimas horas de la tarde no se producían. Las agresiones vocales debían coincidir pues con encuentros durante el campeo diario.

Si bien el uso de los cantos a coro como agresión intergrupo con función territorial era de sobra conocida para varias especies de *Alouatta*, hemos podido constatar otro comportamiento en nuestros sujetos que denota de forma muy fija la ocupación del área nuclear: el amontonamiento de excrementos en puntos concretos (cagadero).

Así, en la primera salida del área nuclear, es decir, al comienzo del campeo (entre las 9 y 10 h.) lo más frecuente es que al pasar los individuos del grupo sobre un punto determinado defecuen, e incluso en 3 ocasiones se observó un grupo en que todos los miembros defecaban al tiempo sobre ese punto. Como resultado, cada grupo tiene un cagadero muy determinado, de aproximadamente 1 m. de diámetro, con una altura media de 10 cm. Considerando que

los animales defecan desde una altura de entre 10 y 15 m. es evidente que el acto mismo de defecar se asocia a un punto determinado, no sólo del suelo, sino de las ramas de los árboles por donde campean.

Además, el cagadero se mantiene constante, ya que sobre excrementos más antiguos se depositan diariamente excrementos nuevos. Las lluvias llegan a veces a hacer desaparecer dichos cagaderos, sin embargo, su detección sigue siendo posible en la época de lluvias, ya que las semillas presentes en los excrementos permanecen acumuladas y limpias en el punto original, aunque el agua haya disuelto el resto. En zonas no inundables los cagaderos llegan a alcanzar grandes dimensiones, de hasta 25 cm. de altura.

Si otros observadores de *Alouatta* no hacen referencia a este posible marcaje, puede deberse a las diferencias en hábitats de estudio, bien debido a dificultades de observación o a que las aguas arrastren todos los excrementos.

Este comportamiento supone la adición de un nuevo elemento de asociación del grupo social a una zona concreta. Por un mecanismo quizás olfativo, unido a la presencia de los animales en esa zona y al canto en direcciones determinadas, el grupo afirma su presencia en esa zona ("defiende su territorio").

El uso del espacio en animales arborícolas se extiende a las tres dimensiones, de ahí que intentáramos aproximarnos al problema según este criterio. Además, considerando que los animales hacen un verdadero uso del espacio y no se limitan a estar en él, nos aproximamos al problema del espacio no por mera presencia, sino en relación con la actividad que realizaban los animales al utilizarlo. Para ello, se consideraron en el presente estudio las 5 actividades más frecuentes de uso del ambiente en el grupo de estudio (dormir, sestear, locomoción, alimentación y huída ante peligro). Este enfoque podría no limitarse a estas únicas actividades, pudiendo extenderse al análisis exhaustivo del uso del etograma en el espacio, esquema que, a nuestro parecer, llevaría a una mejor comprensión de la realidad que el corrientemente utilizado, en que se entiende el espacio de una forma abstracta y los animales se limitan a estar en él. Los conceptos resultantes del esquema clásico (según mera presencia), indicados mediante los términos área de campeo, área nuclear y territorio, podrían terminar desapareciendo o descomponiéndose en conceptos que expresen mejor la realidad, invalidándose quizás dicha terminología.

El grupo de estudio era idóneo a este respecto, pues ocupaba la mayor parte del tiempo un estrecho lindero de árboles, y, así, con tan sólo dos dimensiones (altura y longitud) se pudo atacar el problema. Los únicos 6 árboles situados fuera del lindero eran de baja altura y poco utilizados, por lo que han sido eliminados de la representación gráfica.

Conocida la composición del grupo elegido (2 machos adultos, 3 hembras adultas, 1 hembra joven y 1 cría), y obtenido el perfil detallado de la línea de

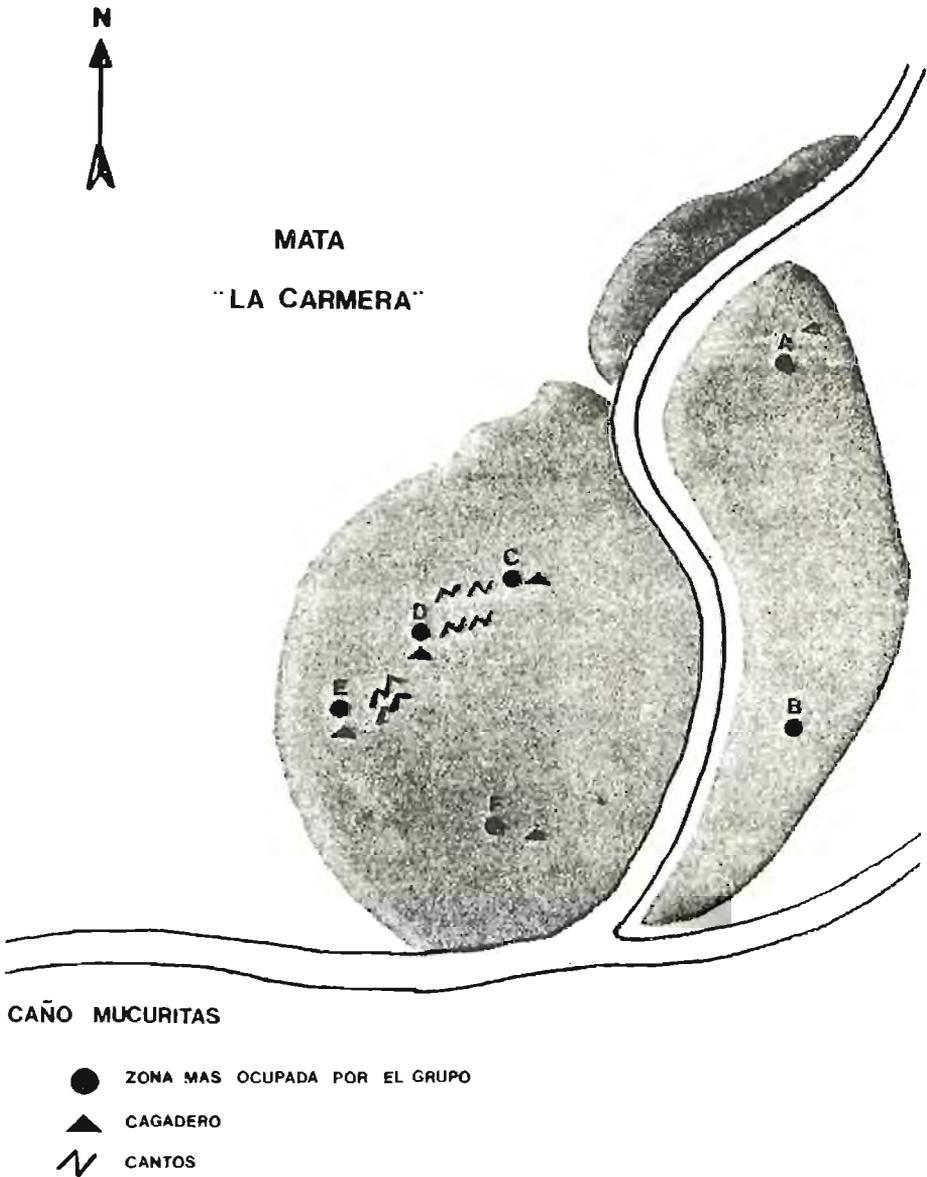


Fig. 42.— Localización más frecuente de los grupos habitando el bosque "La Carmera", en el Hato del Frío.

árboles utilizada mediante fotografías y mediciones, se anotaba al final de cada período de 5 minutos y en las 2 estaciones del año, la localización de los individuos del grupo en los estratos verticales de cada árbol concreto, así como el número de individuos implicados en las actividades dormir, sestear, locomoción, alimentación y huída ante peligro.

En el área de estudio se podía observar las siguientes zonas verticales: estrato herbáceo y de matorrales, árboles de mediana altura, no superiores a 12 m., cuyas copas formaban un estrato continuo, y árboles de mayor altura, de hasta 16 m., en que la parte superior de la copa está aislada de la franja continua inferior. Con fines de cuantificación se consideraron los siguientes estratos:

- 0 - 3 m.
- 3 - 6 m.
- 6 - 10 m.
- > - 10 m.

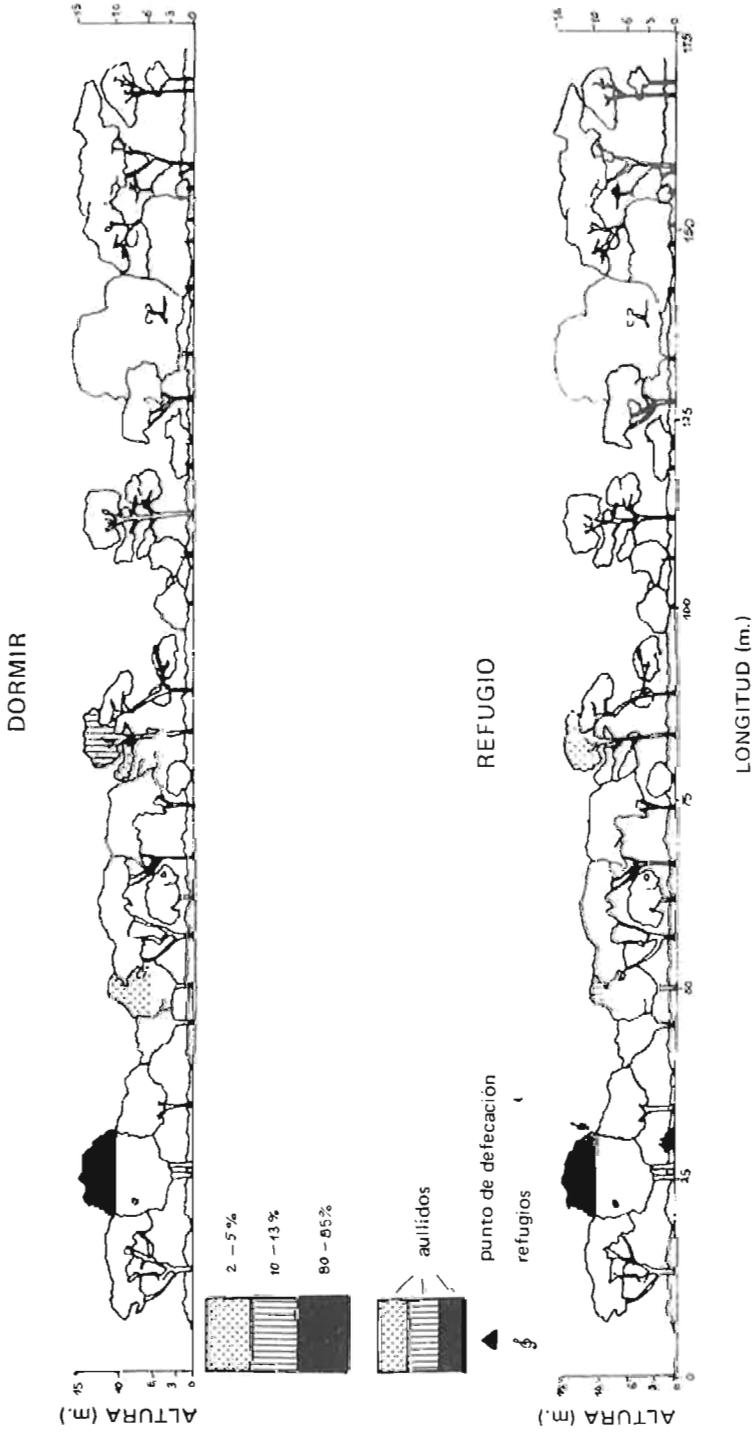
Empezando por el esquema clásico de uso del espacio, en que sólo se considera la presencia de los individuos en las distintas zonas, los resultados representados en Fig. 43 indican la existencia de tres zonas de intensidad decreciente en cuanto a presencia: una zona de máxima presencia, discontinua, con límites de 30 m. de longitud, otra zona de presencia media, que engloba a la anterior, y cuyos límites distan 85 m. y, por fin, una zona de presencia mínima, que se extiende vertical y horizontalmente a partir de la anterior, con longitud total de 140 m.

Centrándonos ya en las distintas actividades y comenzando por la pauta dormir, se observa en la Fig. 43 que los araguatos duermen preferentemente en el estrato superior de los 2 árboles más altos de una determinada zona. No existen diferencias en cuanto al uso del espacio para dormir en las 2 estaciones del año.

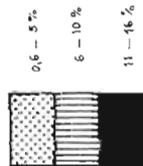
La huída ante peligro (Fig. 43) se dirige precisamente hacia las tres zonas concretas que los animales utilizan para dormir, decreciendo su intensidad de uso de izquierda a derecha; a estos lugares les podemos denominar *zona de noche-refugio*.

Considerando el comportamiento sestear, en la Fig. 46 se presenta su distribución espacial durante la época seca y lluviosa. Es inmediatamente aparente que las zonas de siesta se localizan alrededor de las zonas de noche, que parecen tomarse como referencia, ampliándose sus límites longitudinales y los estratos utilizados.

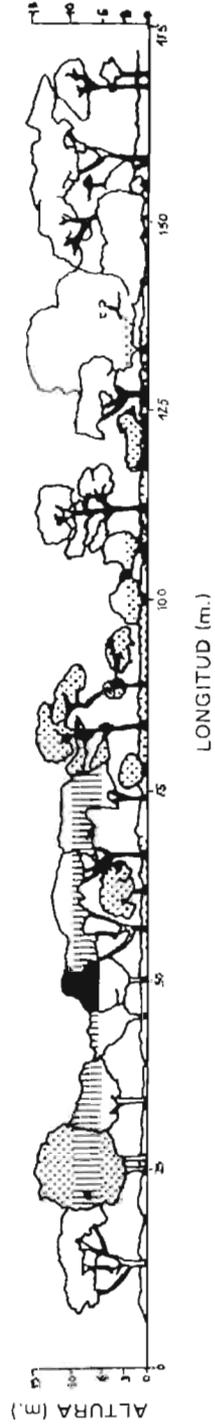
Tratando conjuntamente las actividades locomoción y alimentación, tal como se aprecia en Figs. 44 y 45, existe una *zona de día*, compuesta de un *corredor* continuo, que da acceso a *comedores* discontinuos.



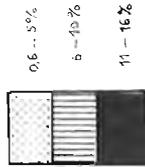
LOCOMOCION
estación de lluvias



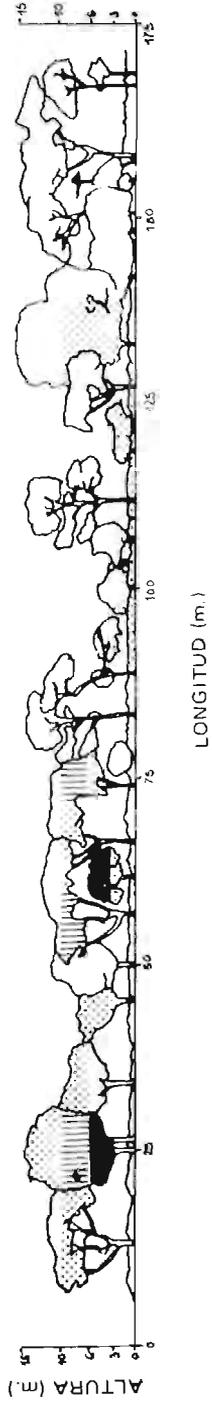
estación seca

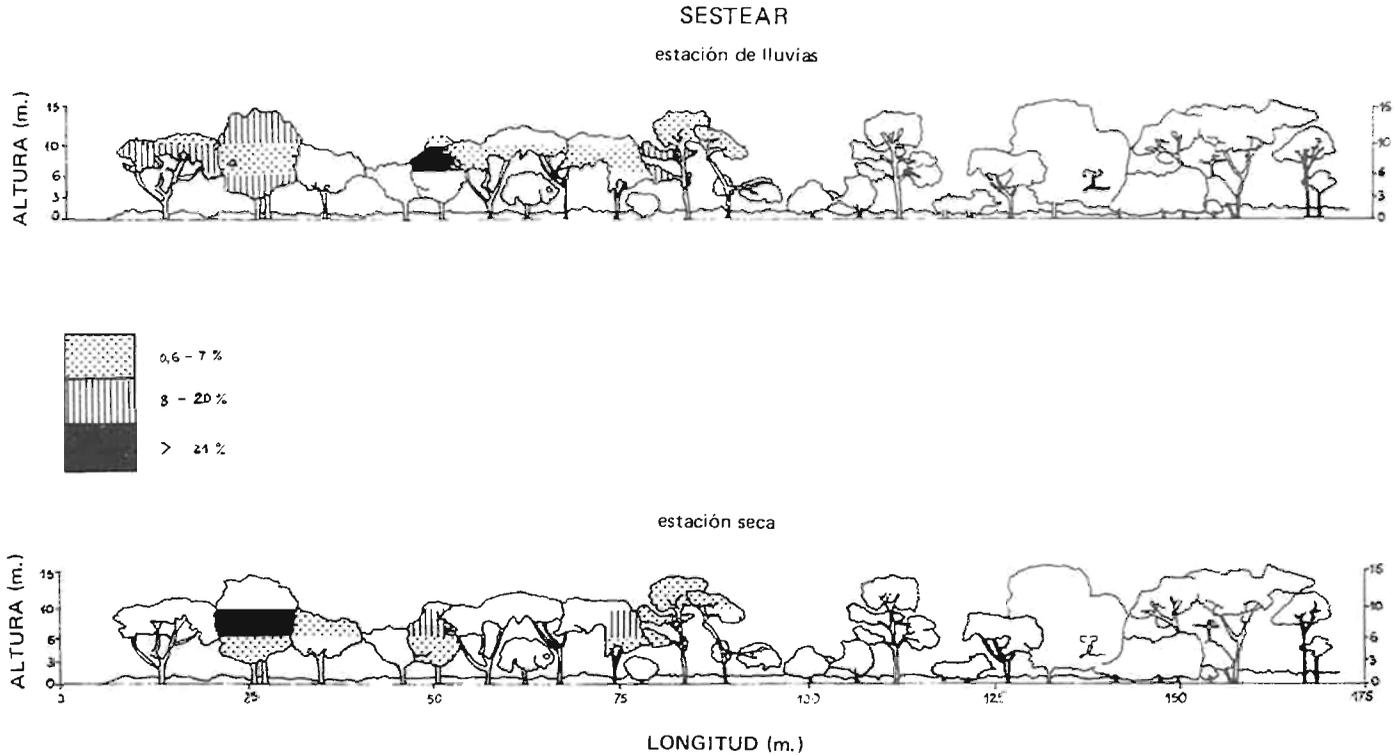


ALIMENTACION
estacion de lluvias

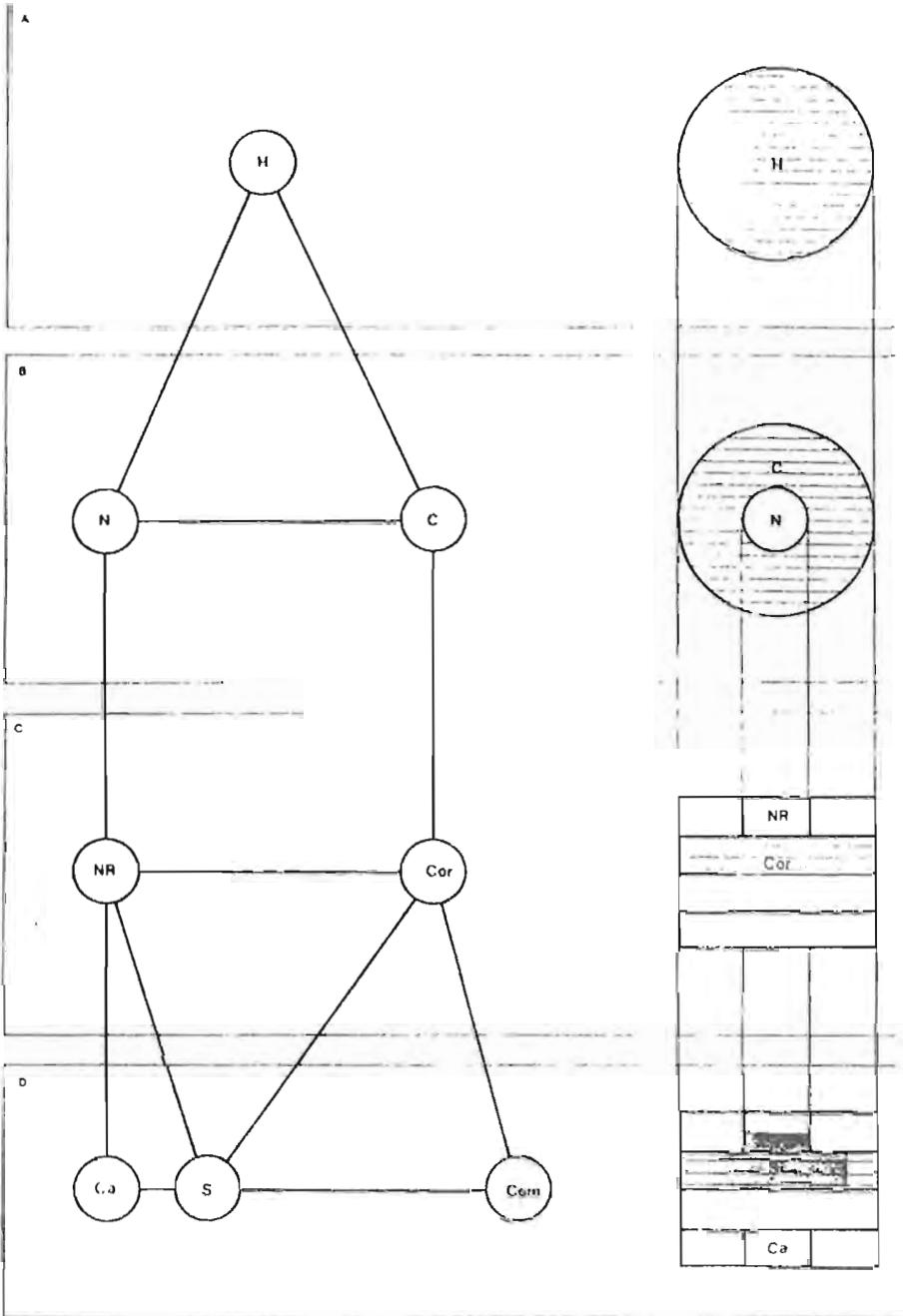


estacion seca





Figs. 43, 44, 45 y 46.— Uso vertical y horizontal del espacio en el grupo de estudio para presencia, dormir, locomoción, alimentación, sestear, refugiarse, cantar a coro y defecar en cagadero. Para las actividades en que eran aparentes diferencias estacionales, se presenta la distribución en época seca y de lluvia. En la última representación aparece nuestra visión del uso global del espacio.



H - Hábitat
 N - Area nuclear
 C - Area de campeo

NR - Zona de noche refugio
 Cor - Corredor
 Ca - Cagadero

Com - Comedor
 S - Zona de sesteo

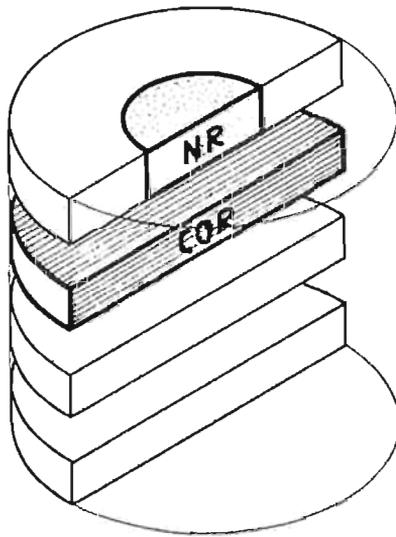


Fig. 47.— Abstracción del uso del espacio por los araguatos, en principio válida para cualquier población. La figura representa la descomposición del hábitat (H) según el uso que los animales hacen de él. La primera bifurcación del hábitat se basa en mera presencia y su visión en planta representa el área nuclear (N) y el área de campeo (C). Una sección vertical del hábitat nos muestra el área nuclear (N) compuesta de zona de noche-refugio (NR), cagadero (Ca) y parte de la zona de sesteo (S). El área de campeo (C) viene sobre todo determinada por el corredor (Cor), que, a su vez, da acceso a los comedores (Com) y, en parte, a la zona de sesteo (S). Los comedores se han excluido en el corte vertical D por depender su localización de los árboles fructificando en las distintas zonas del bosque y épocas del año.

Una parte de la zona de día es más intensamente utilizada, excediendo sus límites en muy poco a los de la zona de noche-refugio.

Comparando los esquemas de las distintas actividades en las dos estaciones del año, no se apreciaron en general grandes diferencias. Sin embargo, cabe destacar que en época seca, con árboles menos cubiertos de hojas, las zonas de siesta se concentran alrededor de las zonas de noche-refugio, extendiéndose algo más a partir de ellas en la época de lluvias. En alimentación, las diferencias estacionales se deben a que en una y otra época son distintos los árboles que fructifican.

En resumen, y tal como se ve en las Figs. 43, 44, 45 y 46 la aplicación del método propuesto ha resultado en una comprensión matizada del uso del espacio. Véase también Fig. 47.

Existe una zona de *noche-refugio*, muy concentrada y discontinua, en la parte superior de los árboles más altos.

Una *zona de día*, continua ocupa sobre todo los estratos medios y se compone de un *corredor* continuo unido a las *zonas de siesta*, discontinuas y rodeando a las zonas de *noche-refugio*, unido también a *comedores* discontinuos. El corredor da acceso, por tanto, a todas las restantes zonas, tanto de día como de *noche-refugio*.

Podemos concluir pues que el uso del espacio se acomoda a la estructura del hábitat. Precisamente duermen y se refugian en los estratos más altos, discontinuos y muy alejados del suelo, es decir, de más difícil acceso a los predadores. La necesidad de refugio determina que las zonas de siesta se sitúen próximas a las de noche-refugio, los comedores, fluctuantes con la época del año, permanecen, sin embargo, cercanos a las zonas de noche-refugio, el corredor continuo y recto une todas estas zonas a través del estrato medio, de copas de árboles unidas y de fácil recorrido. Finalizando, los araguatos parecen organizar el uso del espacio acomodándolo en la mejor manera posible a la estructura del hábitat y tomando la protección contra la predación como referencia fundamental en la distribución de las demás actividades.

CONCLUSIONES

En primer lugar, en el origen de la sociabilidad de los cébidos a partir de los solitarios prosimios, debió intervenir en gran manera el cambio en hábitos alimenticios de insectívoros (insectos muy distribuidos en el bosque) a frugívoro-insectívoros (frutos más localizados en árboles y ramas), ya que la aglomeración de animales alrededor de la fruta debió exigir mayor tolerancia interindividual.

La existencia de grupos sociales supone un aumento en organización, con ello, los animales encuentran más fácilmente el alimento y se defienden mejor de los enemigos. Resuelven pues problemas importantes sin aumentar el gasto de energía; por el contrario, el vivir en grupos les permite un ahorro del número de machos en los mismos, ya que pocos de ellos pueden hacer "ahora" igual contribución reproductiva que muchos viviendo en solitario.

En *Alouatta*, la diferencia en número entre machos y hembras y la existencia de determinados predadores ha contribuido al establecimiento de un claro dimorfismo sexual, en que los machos, al ser pocos y asumir la función protectora, habrán de ser fuertes (mayores en tamaño) y menos asustadizos que las hembras. Resultan pues machos y hembras muy diferentes en morfología y comportamiento.

Conviene tener en cuenta que, en los enfrentamientos con los predadores, aun con la pérdida de ese macho protector no sufriría la continuidad del grupo, pues a la espera de ocupar su puesto está el segundo macho adulto, que suele haber en las sociedades de araguatos rojos. De perderse una hembra, el grupo no perdería solamente este individuo, sino la cría que portase o pudiera producir en futuras generaciones.

Nos encontramos ya pues con pequeños grupos de pocos y grandes machos, uno de ellos protector y quizás organizador en los desplazamientos del grupo.

Por alimentarse de hojas y frutos y desplazarse con movimientos lentos, los araguatos han de andar y alimentarse en el estrato continuo (medio) de los bosques, y ya que la mayor presión de predación parece venir del suelo, utilizan el estrato discontinuo (alto) del bosque para dormir y refugiarse del peligro. El uso del espacio lo acomodan pues los araguatos al hábitat de la forma más simple posible, desplazándose por el sitio más recto y refugiándose en el más elevado del bosque. La localización y extensión del espacio utilizado vienen a su vez determinadas por la querencia hacia esos lugares de refugio.

Una vez discutidos globalmente los resultados del estudio, me parece importante reunir a continuación mis impresiones sobre los métodos utilizados. En primer lugar, el contacto con los araguatos en su medio natural ha reforzado mi idea de la gran importancia de los estudios de primates en situaciones naturales. Además, el planteamiento mismo de los problemas y la construcción de una metodología válida para el estudio del comportamiento de los monos y de los humanos debe partir de la comprensión de sus adaptaciones.

Si el método científico pretende aproximarse a la realidad mediante conceptos comprensivos, deducidos de la experiencia directa, ésta no debería limitarse a aspectos cerrados y excesivamente concretos de esa realidad, ya que de esa forma apenas se superaría la fase de análisis. Basándome en esto, quisiera revisar en forma crítica la metodología utilizada en este estudio, con vistas a su superación.

En lo que respecta a biometría, los resultados obtenidos al dar igual importancia a todas las variables han sido coherentes y sencillos. Este método ha llevado a detectar la gran importancia de un dimorfismo sexual, ya aparente, y en interpretar el tiempo no en forma fija, sino en relación con la biología de los animales; por tanto, es muy plausible que, siguiendo este criterio global, estemos en buen camino para comprender las causas naturales en forma simple.

En cuanto a alimentación y reproducción, abogamos por un mayor uso de la observación directa, en lugar de sacrificar animales. El tiempo consumido sería mayor, pero pensamos que es hora de no exigir del científico una efectividad a corto plazo, sino un respeto por la naturaleza.

Entrando ya en los aspectos etológicos, contrariamente a una opinión muy generalizada, pienso que los elementos del etograma (pautas de comportamiento) no son del todo objetivos, pues cada autor puede agrupar o separar a su antojo los componentes del catálogo de actividades del animal que estudie.

Por el momento, no disponemos de una herramienta mejor, y, creemos debe seguir utilizándose. Pero las pautas del etograma no se ejecutan en el vacío, están rodeadas de congéneres, hábitat, clima, historia, etc... y, de hallar un método más natural, es posible que la ciencia del comportamiento no se base en los sillares de las pautas en el vacío, sino de combinaciones de variables, en las que ellas estarían insertas.

Este enfoque dinámico, aplicado al ritmo de actividad y al uso del espacio ha permitido que nos aproximemos más a los araguatos, quienes han demostrado una matización en su conducta que no era evidente mediante el uso de los esquemas estáticos aplicados con anterioridad.

RESUMEN

El estudio de campo sobre el araguato rojo (*Alouatta seniculus*) se llevó a cabo en los Llanos de Venezuela, concentrándose sobre todo en el Hato del Frío, del estado Apure, durante los meses de mayo de 1975 a mayo de 1976.

En cuanto a biometría, se proporcionan descripciones y medidas corporales externas, viscerales y craneales. El análisis multivariante de todas las medidas utilizadas puso en evidencia la gran importancia del dimorfismo sexual en esta especie. Así mismo, fué aparente en los resultados la diferencia entre tiempo cronológico y tiempo biológico.

La dieta alimenticia se basa fundamentalmente en hojas de árboles y frutos, en proporción muy similar. Menor importancia tienen flores, hierbas gramíneas, tallitos leñosos y cortezas. La materia animal no entra en absoluto en la dieta.

Se reproducen a lo largo de todo el año; sin embargo, hay un máximo de nacimientos en la segunda mitad de la época seca (enero-febrero), a partir de ese momento va aumentando la actividad sexual de los machos, alcanzando un máximo de celo en junio y julio.

La predación más intensa debe proceder de los felinos, con seguridad de canaguaró (*Felis pardalis*) y con probabilidad de puma (*Felis concolor*) y yaguar (*Panthera onca*).

Se describen las pautas del etograma de la población observada, lo que incluye posturas, movimientos expresivos, sonidos y marcaje. Además se presenta un perfil de frecuencias totales de ejecución de las pautas que se consideran más importantes para las distintas clases de edad y sexo. Los datos resultantes de observación continuada de un grupo en época seca y lluviosa resultaron en la determinación de un ritmo de actividad para varias pautas de comportamiento. Para algunas de ellas se detectan diferencias estacionales en el ritmo diario.

Los araguatos rojos viven en grupos sociales cerrados y muy constantes, de pequeño tamaño (media de 6,3 individuos), compuestos de todas las clases de edad y sexo, siendo menor siempre el número de machos adultos al de hembras, con proporciones de machos adultos, hembras, jóvenes y crías de 1,6 - 2,6 - 1 - 1,1, respectivamente.

El uso del espacio se analizó considerando varias pautas de utilización de recursos, así, como los distintos estratos del bosque, resultando en la detección de un corredor continuo en el estrato medio, que daba acceso a varios comedores (estrato medio y bajo), y zonas de noche-refugio (estrato superior discontinuo), que a su vez determinan la localización de las zonas de siesta.

SUMMARY

The field study of the red howler monkey (*Alouatta seniculus*) was carried out in the Llanos of Venezuela, mainly in Hato del Frío (Apure State) during the month of May 1975 to May 1976.

Descriptions and external body measurements and those of the viscera and cranium are supplied. Multivariate analysis of all the measurements clearly indicated the great importance of the sexual dimorphism in this species. In the results it was also apparent the difference between chronological time and biological time.

Their diet is based mainly on fruit and leaves of trees in a very similar proportion. Flowers, grasses, woody stalks and bark are of less importance. Animal matter is not represented at all in the diet. The red howlers in the Llanos reproduce during the whole year; however, there is a maximum of births in the second half of the dry period (January-February), at this time the sexual activity of the males increases reaching a maximum in June and July.

The most intense predation must originate from felines, certainly ocelot (*Felis pardalis*) and probably puma (*Felis concolor*) and jaguar (*Panthera onca*).

The patterns of the ethogram are described, including postures, expressive movements, sounds and marking behaviour. Besides, an outline is provided of the total frequencies of performance of the most important behaviour patterns for the different classes of age and sex.

Continued observations of a group in the dry and wet season resulted in the determination of a rhythm of activity for various patterns of behaviour. For some of them, seasonal differences in the daily rhythm are detected.

The red howlers live in closed and very constant groups, which are small (average of 6.3 individuals) and are made up of all classes of age and sex, the

number of adults males always being less than that of females, with a proportion of adult males and females, juveniles and new-born of 1.6 - 2.6 - 1 - 1.1, respectively.

The use of space was analyzed considering various forms of utilization of resources and, the different vertical strata of the wood, resulting in the detection of a continuous passage in the middle stratum, giving access to various feeding areas (middle and low strata), as well as two protection-sleeping areas (discontinuous high stratum), the latter connecting with zones of daytime rest (siesta areas), in the middle stratum.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad de Sevilla y a sus profesores, que estimularon en mi el interés por la ciencia.

A la Estación Biológica de Doñana y dentro de ella a los Drs. Fernando Alvarez y Javier Castroviejo por el aliento, enseñanza y ayuda entusiasta que siempre me prestaron.

Al Instituto de Cultura Hispánica y al Programa Internacional de Cooperación con Iberoamérica del Ministerio de Educación y Ciencia español que hicieron posible mis viajes a América contribuyendo de forma esencial a la realización de este estudio.

A los señores Iván Darío Maldonado y sus hijos, especialmente Alvaro, dueños del Hato del Frío quienes me ayudaron en todo momento de forma harto generosa.

A la Fundación La Salle, Consejo del Bienestar Rural, División de Fauna del Ministerio de Agricultura y Cría y Fundación para la Defensa de la Naturaleza en las personas del Hermano Hoyos, Prof. Edgardo Mondolfi, Lic. Gonzalo Medina, Sra. de la Vega, Dr. Kerdel Vegas y D. Higinio Bartolomé por su apoyo moral y asesoramiento técnico durante mi estancia en Venezuela.

Al Centro de Cálculo de la Universidad de Sevilla donde he realizado todo el tratamiento de los datos referentes al capítulo biometría y a la Srta. Amelia Hidalgo por sus consejos en el enfoque de dicho capítulo.

A Franca Jordá, Pilar Díaz de Losada, Tomás Azcárate, Carlos Ibáñez, Solís Fernández y Jesús Alvarez, queridos amigos, que durante su estancia en el Hato del Frío no dudaron en ayudarme y soportarme.

A las familias Norzagaray y Jayo, que en mis desplazamientos a Caracas y Valencia me albergaron con verdadero afecto.

A los llaneros del Hato del Frío y en especial a Esteban Torres y familia, Félix León, Pedro Martínez, Orellana, Ramón Herrera y al administrador Her-

mógenes e hijos, que con su ayuda y compañía me hicieron más agradable el trabajo.

A Annie Simon, que tanto me ayudó en la organización y elaboración de los datos recogidos en el campo, y a toda mi familia que me ayudaron en los peores momentos, a mi hermano Perico, por la realización de la Fig. 48 y a mi hermana Paloma.

A Juan Santamaría, por su ayuda en la elaboración de las Figs. 43, 44, 45, 46 y 47.

A todo el personal de la Estación Biológica de Doñana, a quienes molesté tan a menudo y en especial a Maria Luisa Gaspar, Fernando N. Martínez, José N. Román, Rafael Laffite, Manuel S. Carrión, Enrique Jiménez y Fernando Benavente.

También quisiera agradecer el interés que han demostrado Margarita Carballido, al realizar las figuras, Rosalía Martín, en el mecanografiado del texto, Joaquín López Rojas, por los dibujos del etograma y José Márquez, al hacer la portada. Todos ellos han hecho posible la artística presentación de esta tesis.

Desearía también agradecer a Ana Andreu y Enrique Collado su amigable colaboración en la edición de esta obra.

Y por último, al Prof. A. Quillis por la elaboración de los sonogramas.

BIBLIOGRAFIA

ALBRECHT, 1885. On the splitting of the manubrium sterni, in these forms and on the meanings of it. SB. A.K. Berlin: 337-353.

ALTMANN, S.A., 1959. Field observations on a howling monkey society. *Jour. of Mam.*, 40 (3): 317-330.

ANGST W., 1975. Basic data and concept on the social organization of *Macaca fascicularis*. Primate behavior, L.A. Rosenblum, ed., Academic Press, Londres.

ANTHONY, J., 1950. Note complémentaire sur la morphologie externe du cerveau dans le genre *Alouatta*. *Bull. du Muséum Nat. Hist. Nat. segunda serie, Tome XXII (1):* 60-62.

AZARA, F. de, 1782-1801. *Viajes por la América Meridional*. Calpe, 1923.

BALDWIN, J.D. y J.I. BALDWIN, 1972. Population density and use of space in howling monkeys (*Alouatta villosa*) in southwestern Panamá. *Primates* 13 (4): 371-379.

BALDWIN, J.D. y J.I. BALDWIN, 1973. Interactions between adult female and infant howling monkeys (*Alouatta palliata*). *Folia primat.* 20: 27-71.

BALDWIN, J.D. y J.I. BALDWIN, 1976. Vocalizations of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in southwestern Panamá. *Folia primat.* 26: 81-108.

BALDWIN, J.D. y J.I. BALDWIN, 1976. Primate population in Chiriqui, Panamá. *Neotropical primates*, R.W. Thorington and P.G. Heltne, ed., National Academy Press, Washington.

BALDWIN, L.A., T.L. PATTERSON y G. TELEKI, 1977. Field research on Callitrichid and Cebid monkeys: an historical, geographical and bibliographical listing. *Primates* 18 (2): 485-507.

BANCROFT, E., 1769. An essay on the natural history of Guiana.

BEARD, J.S., 1953. The savanna vegetation of northern tropical America. *Ecological monographs*, 197 (23): 149-215.

BERNSTEIN, J., 1964. A field study of the activities of howler monkeys. *Anim. Behav.*, 12: 92-97.

van den BRINK, F.H., 1971. *Guía de campo de los mamíferos salvajes de Europa occidental*. Barcelona, Omega.

CABRERA, A., 1957. *Catálogo de los mamíferos de América del sur*. Buenos Aires, Coni.

CARPENTER, C.R., 1934. A field study of the behavior and social relations of howling monkeys. *Comp. Psychol. monogr.* Baltimore, 10 (2): 1-168.

CARVALHO, C. Teixeira de, 1975. Acerca da alimentação dos Bugios (Mammalia, Ce-
bidae). *Silvic. S. Paulo* 9: 53-56.

CHARLES DOMINIQUE, P., 1972. Behaviour and ecology of nocturnal prosimians.
Forstchritte der Verhaltensforschung 9, Verlag Paul Parey.

CHIARELLI, A.B., 1972. Taxonomic atlas of living primates. Academic Press, Lon-
dres.

CHIVERS, D.J., 1969. On the daily behaviour and spacing of howling monkey
groups. *Folia primat.* 10: 48-102.

CIEZA DE LEON P. de, 1553. Crónica del Perú. Calpe, 1932.

COELHO, A. Jr., C.A. BRAMBLETT, L.B. QUICK y S.S. BRAMBLETT, 1976. Re-
source availability and population density in primates: a socio-bioenergetic analysis of
the energy budgets of Guatemalan howler and spider monkeys. *Primates* 17 (1): 63-80.

COELHO, A. Jr., 1977. Activity patterns in howler and spider monkeys: an applica-
tion of socio-bioenergetic methods. Annual meeting of the american association of phy-
sical anthropologist. Seattle.

DEAG, J.M., 1974. A study of the social behaviour and ecology of the wild Barbary
macaque, *Macaca sylvanus*. Tesis doctoral. Universidad de Bristol.

DUKELOW, W.R., 1970. Reproductive physiology of primates. Endocrine research
unit Michigan State University.

DUMOND, F.V., 1968. The squirrel monkey in a seminatural environment. The squir-
rel monkey, L.A. Rosenblum and R.W. Cooper, ed., Academic Press, Londres.

EISENBERG, J.F., y R.E. KUEHN, 1966. The behavior of *Ateles geoffroyi* and rela-
ted species. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 151 (8): 1-63.

EISENBERG, J.F., 1976. Communication mechanisms and social integration in the
black spider monkey, *Ateles fusciceps vobustus*, and related species. *Smithsonian Institu-
tion Press*, Washington.

ELLEFSON, J.O., 1968. Territorial behaviour in the common white-handed gibbon,
Hylobates lar. *Primates*, P.C. Jay, ed., Holt, Rinehart and Winston, Londres.

FLOWER, M., 1864. *Proc. Zool. Soc.*, Londres: 335.

FOODEN, J., 1964. Stomach contents and gastro-intestinal proportions in wild shot
Guianan monkeys. *American Jour. of Physical Anthropol.*, 22 (2): 227-231.

FREESE C., 1975. Censusing *Alouatta palliata*, *Ateles geoffroyi*, and *Cebus capuci-
nos* in the Costa Rica dry forest. *Neotropical primates: field studies and conservation*.
ISBN 0-309-02442-0.

FRIANT, M., 1942. Persistence d'un caractère archaïque fondamental des molaires
supérieures chez un singe platyrrhinien, le *Myocetes*. *Bull. Muséum Nat. Hist. Nat.* segunda
serie, Tome 14 (2): 106-109.

GARCILASO DE LA VEGA, El Inca, 1609. *Comentarios reales de los Incas*. Colec-
ción de historiadores clásicos del Perú, T.I. Lima. Imprenta y Librería Sanmartí, 1918.

GAUTIER-HION, A., 1973. Social and ecological features of talapoin monkey, com-
parisons with sympatric cercopithecines. *Comparative ecology and behaviour of prima-
tes*, R.P. Michael and J.H. Crook, ed., Academic Press, Londres.

GENET-VARCIN, E., 1963. *Les singes actuels et fossiles*. Paris, N. Boubée.

GOODALL, J., 1965. Chimpanzees of the Gombe Stream Reserve. *Primate behavior*,
I. DeVore, ed., Holt, Rinehart and Winston, Londres.

GOODALL, J., 1968. The behavior of free-living chimpanzees in the Gombe Stream
Reserve. *Anim. Behav. Monogr.*, 1 (3): 161-311.

HALL, K.R.L. y I. DEVORE, 1965. Baboon social behavior. *Primate behavior*, I. De-
Vore, ed., Holt, Rinehart and Winston, Londres.

HALL, K.R.L. y J.S. GARTLAN, 1965. Ecology and behaviour of the vervet monkey, *Cercopithecus aethiops*, Lolui Island, Lake Victoria. Proc. Zool. Soc. Londres, 145: 37-56.

HALL, K.R.L., 1968. Behaviour and ecology of the wild patas monkey, *Erythrocebus patas*, in Uganda. Primates, P.C. Jay, ed., Holt, Rinehart and Winston, Londres.

HERNANDEZ-CAMACHO, J. y R.W. COOPER, 1975. The non-human primates of Colombia. Neotropical primates: field studies and conservation: 35-69.

HERNANDEZ-CAMACHO, J. y R.W. COOPER, 1976. The non-human primates of Colombia. Neotropical primates, R.W. Thorington and P.G. Heltne, ed., National Academy Press, Washington.

HILL O.W.C., 1962. Primates comparative anatomy and taxonomy. Cebidae. Edinburgh University Press.

HLADIK, C.M., 1967. Surface relative du tractus digestif de quelques primates, morphologie des villosités intestinales et correlations avec le régime alimentaire. Mammalia, 31 (1): 120-147.

HLADIK, A. y C.M. HLADIK, 1969. Rapports trophics entre végétation et primates dans la forêt de Barro Colorado (Panama). La Terre et la vie, 1: 25-117.

HOFER, H., 1969. On the organon sublinguales in *Callicebus* (primates, Platyrrhini). Folia Primat. 11: 268-288.

HORR D.A., 1975. The Borneo orang-utan: population structure and dynamics in relationship to ecology and reproductive strategy. Primate behavior, L.A. Rosenblum, ed., Academic Press, Londres.

HUGGHINS, E.J., 1969. Nematode parasites from red howler monkey on Colombia. Jour. Parasit. 55: 680.

IMANISHI, K., 1963. Social behavior in Japanese monkeys, *Macaca fuscata*. Primates Social Behavior, C.H. Southwick, ed., D. van Nostrand Co., Londres.

IZAWA, K., 1975. Foods and feeding behavior of monkeys in the upper Amazon basin. Primates 16 (3): 295-316.

IZAWA, K., 1976. Group sizes and compositions of monkeys in the upper Amazon basin. Primates, 17 (3): 367-398.

JAY, P., 1965. The common langur of north India. Primate behavior, I. DeVore, ed., Holt, Rinehart and Winston, Londres.

JOLLY, A., 1966. Lemur behavior. The University of Chicago Press, Londres.

KLEIN, L.L. y D.J. KLEIN, 1976. Neotropical primates: aspects of habitat usage, population density and regional distribution in La Macarena, Colombia. Neotropical Primates, Field studies and conservation. Nat. Acad. of Sci. Washington: 70-78.

KUMMER, H. y F. KURT, 1963. Social units of a free living population of hamadryas baboons. Folia Primat., 1; 4-19.

KUMMER, H., 1968. Social organization of hamadryas baboons: A field study. Biblioteca primatológica, 6. S. Karger, Basilea.

MALINOW, M.R. y A. CORCORAN, 1966. Growth of the lens in howler monkeys (*Alouatta caraya*). Jour. of Mammal., 47 (1): 58-63.

MALINOW, M.R., B.L. POPE, J.R. DEPAOLI y S. KATZ, 1968. Laboratory observations on living howlers. Biology of the howler monkey (*Alouatta caraya*), Biblioteca primatológica, 7: 224-230.

MANN G.F., 1957. Efecto del frío en mamíferos amazónicos. Investigaciones zoológicas chilenas, 3 (8, 9 y 10): 155.

MARTIN, R.D., 1972. A preliminary field study of the lesser mouth lemur (*Microcebus murinus*) J.F. Miller (1777). Forstschritte der Verhaltensforschung, 9, Verlag Paul Parey.

MASON W.A., 1966. Social organization of the south american monkey, *Callicebus moloch*: preliminary report. Tulane studies in zoology, 13: 23-28.

MILLER G.S., 1912. Catalogue of mammals of western Europe. British Museum Natural History, Londres.

MITTERMEIER R.A., 1973. Group activity and population dynamics of howler monkey on Barro Colorado Island. Primates, 14 (1): 1-19.

MOREIRA, J.E. y E.H. RESOAGLI, 1976. Características de la superficie de absorción de epitelio intestinal de *Alouatta caraya*. Rev. Biol. Trop. 24 (2): 187-190.

MOYNIHAN M., 1970. Some behavior patterns of Platyrrhine monkeys. II. *Saguinus geoffroyi* and some other tamarins. Smithsonian contributions to Zoology, 28: 1-77.

MYERS, 1933. Notes on the vegetation of the venezuelan llanos. Jour. Ecol. 21: 335-349.

NEVILLE, M.K., 1972a. The populations structure of red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in Trinidad and Venezuela. Folia primat., 17: 56-86.

NEVILLE, M.K., 1972 b. Social relations within troops of red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). Folia primat. 18: 47-77.

NEVILLE, M.K., N. CASTRO y A. MARMOL, 1976. Censusing primate populations in the reserved area of the Pacaya and Samiria Rivers, department Loreto, Perú. Primates 17 (2): 151-181.

OJASTI, J., 1973. Estudio Biológico del chigüire o capibara. Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias, Caracas.

OVIEDO, G. Fernández de, 1535. Historia general y natural de las Indias. Imprenta de la Real Academia de la Historia, 1851, Madrid.

PETTER, J.J., 1965. The lemurs of Madagascar. Primate behavior, I. DeVore, ed., Holt, Rinehart and Winston, Londres.

PITTIER, H., 1942. La mesa de Guanipa. Tipografía Ganido, Caracas.

POPE, B.L., 1966. Some parasites of the howler monkey of northern Argentina. Jour. of Parasit., 52 (1): 166-168.

POPE, B.L., 1966. The population characteristics of howler monkeys (*Alouatta caraya*) in northern Argentina. Am. J. Phys. Anthrop., 24 (3): 361-370.

RACENIS J., 1952. Some observations on the red howling monkey (*Alouatta seniculus*) in Venezuela. Jour. of Mammal., 33 (1): 114-115.

RAMIA, M., 1959. Las sabanas de Apure. Ministerio de Agricultura y Cría, Caracas.

RAMIA, M., 1966. Tipos de sabanas en el estado de Apure. C.B.R., Caracas.

RAMIA, M., 1967. Tipos de sabanas en los Llanos de Venezuela. Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat., 28 (112): 264-288.

REYNOLDS, V. y F. REYNOLDS, 1965. Chimpanzees of the Budongo Forest. Primate behavior, I. DeVore, ed., Holt, Rinehart and Winston, Londres.

RICHARDS, P.W., 1964. The tropical rain forest. Cambridge.

RIPLEY, S., 1967. Intertroop encounters among Ceylon gray langurs (*Presbytis entellus*). Social communication among primates, S.A. Altmann, ed., The University of Chicago Press, Londres.

RODMAN, P.S., 1973. Population composition and adaptive organization among orang-utans of Kutai Reserve. Comparative ecology and behaviour of primates, R.P. Michael and J.H. Crook, Londres.

SARMIENTO, G. y M. MONASTERIO, 1971. Corte ecológico del estado de Guárico. Contribución, 51. Estación biológica de los Llanos, Venezuela.

SCHALLER, G.B., 1963. The mountain gorilla. The University of Chicago Press, Londres.

SCHON, M.A., 1970. On the mechanism of modulating the volume of voice in how-

ling monkeys. *Acta Otolaryng.*, 70: 443-447.

SCHULTZ, A.H., 1960. Age changes and variability in the skulls and teeth of the Central American monkeys *Alouatta*, *Cebus* and *Ateles*. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 133 (3): 333-390.

SIMONDS P.E., 1965. The bonnet macaque in south India. *Primate behavior*, I. DeVore, ed., Holt, Rinehart and Winston, Londres.

SIMONDS E.L., 1961. The dentition of Ourayia. *Postilla*, Yale Peab. Mus., 54.

SOARES DE SOUSA, G., 1967. *Noticia do Brasil*. Departamento do Assuntos Culturais do M.E.C. Sao Paulo, Brasil, 1974.

SOUTHWICK, C.H., M.A.BEG y M.R.SIDDIQI, 1965. Rhesus monkeys in north India. *Primate behavior*, I. DeVore, ed., Holt, Rinehart and Winston, Londres.

STIRTON, R.A., 1951. Ceboid monkeys from the Miocene of Colombia. *Univ. of Col., Bull. Dept. Geol. Sc.*

STRUHSAKER, T., 1967. Social structure among vervet monkeys (*Cercopithecus acchiops*) *Behaviour*, 29 (24): 83-121.

SUGIYAMA, Y., 1965. Behavioral development and social structure in two troops of hanuman langurs (*Presbytis entellus*). *Primates*, 6 (2): 213-247.

SUGIYAMA, Y., 1967. Social organization of hanuman langurs. *Social communication among primates*, S.A. Altmann, ed., The University of Chicago Press, Londres.

TAMAYO, F., 1964. *Ensayo de clasificación de sabanas de Venezuela*. Universidad Central de Venezuela, Caracas.

THORINGTON, R.W., 1968. Observations of squirrel monkeys in Colombian forest. *The squirrel monkey*, L.A. Rosenblum and R.W. Cooper, ed., Academic Press, Londres.

THORINGTON, R.W., N.A. MUCKENHIRN y G.G. MONTGOMERY, 1976. Movements of a wild night monkey (*Aotus trivirgatus*). *Neotropical primates*, R.W. Thorington and P.G. Heltne, ed., National Academy of Press, Washington.

VALVERDE, J.A., 1966. Aspectos ecológicos de la antropogénesis. *Evolución*, Biblioteca de autores cristianos, Madrid.

VARESCHI, 1968. *Sábanas del valle de Caracas*. M. Crema, ed., Estudio de Caracas, I: 19-118. Univer. Centr. Venezuela.

WALTER, 1969. El problema de la sabana. *Investigaciones ecofisiológicas en el África Suroccidental en comparación con las condiciones existentes en Venezuela*. *Bol. Soc. Ven. Cienc. Nat.*, 28 (115): 123-144.

ZINGESER, M.R., 1967. Odontometric characteristics of howler monkey (*Alouatta caraya*). *Journal of dental research*, 46 (5) part. 1.

ZINGESER, M.R., 1968. Functional and phylogenetic significance of integrated growth and form in occluding monkey canine teeth (*Alouatta caraya* and *Macaca mulatta*). *Am. J. Phys. Anthropol.*, 28 (3): 263-270.

NORMAS PARA LOS AUTORES DE TRABAJOS A PUBLICAR
EN DOÑANA ACTA VERTEBRATA

1. Doñana Acta Vertebrata está abierta a trabajos que traten cualquier aspecto de la zoología de vertebrados.
2. Los originales deberán presentarse por duplicado; el texto mecanografiado a doble espacio, con amplios márgenes y por un solo lado del papel.
3. Las figuras (dibujos o fotografías) así como los cuadros, se presentarán aparte del texto, indicando al dorso o al margen nombre del autor, título del trabajo y número de referencia en el texto. Cada uno de ellos debe llevar un encabezamiento y/o pie, que se presentará en folio aparte con la correspondiente numeración. Los dibujos, deben realizarse preferentemente con tinta negra sobre papel vegetal; las líneas y símbolos deben ser suficientemente gruesos para permitir la reducción.
4. Al margen del texto se indicará el lugar aproximado que se desea ocupen los cuadros o figuras.
5. Los trabajos originales, con excepción de las notas breves, han de ir acompañados por un resumen en castellano y otro, incluyendo el título, en inglés, francés o alemán. En ellos se indicará de forma escueta lo esencial de los métodos, resultados y conclusiones obtenidas. Igualmente pueden ir en dos idiomas los pies de las figuras y el encabezamiento de los cuadros.
6. Además del título original, el autor debe proporcionar un título resumido y suficientemente explicativo de su trabajo que no debe ocupar más de 35 espacios de mecanografía, destinado a encabezar las páginas.
7. El apartado "Agradecimiento", si lo hubiera, debe figurar tras el texto y antes de la lista de referencias bibliográficas.
8. Cuantas palabras en el texto deseen resaltarse de una forma especial, así como los nombres científicos de géneros y especies, deben figurar subrayados en el original. Los nombres de los autores que aparecen en el texto y figuran asimismo en la lista bibliográfica final deben llevar doble subrayado.
9. La lista de referencias bibliográficas, que deben ser completas, ha de disponerse según el orden alfabético de los autores citados. Varios trabajos de un mismo autor deben disponerse por orden cronológico, sustituyendo a partir del segundo de ellos el nombre del citado autor por un línea recta. Si se recogen varios trabajos de un mismo autor y año se indicarán con las letras a, b, c..., ej.:

CARRIÓN, M. (1975 a)...
— (1975 b)...

El nombre de la revista (con la abreviatura reconocida oficialmente) se indicará subrayado, así como el título de los libros. Tras éstos debe citarse la editorial, el nombre de la ciudad en que se han publicado y el número de páginas. A continuación se ofrecen algunos ejemplos:

Cabrera, A. (1905): Sobre las gíneras españolas. Bol. Soc. Esp. Hist. Nat. 5: 259-267.

Valverde, J. A. (1967): Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres.

C. S. I. C., Madrid. 217 pp.

Witschi, E. (1961): Sex and secondary sexual characters. pp. 115-168 in Marshall,

A. J. (ed). Biology and Comparative Phisyology of Birds. Vol. 2. Academic Press, New York and London.

10. Tanto el apartado "Material y Métodos" como los resúmenes, apéndices y cualquier otra porción que los autores consideren oportuno, haciéndolo constar, se publicarán en letra pequeña (cpo. 8).
11. La dirección del autor o autores, así como sus nombres deben figurar al final de la lista de referencias bibliográficas.
12. El número de separatas que se entregarán gratuitamente a los autores de los trabajos publicados en D. A. V. será de 50 (un autor), 80 (dos autores) ó 100 (3 ó más autores). A la aceptación del trabajo por parte de la revista, puede solicitarse por escrito un número adicional de separatas, cuyo importe será abonado a la entrega de las mismas.

