

Sintopía de *Alouatta caraya* y *Alouatta guariba* en Argentina

Ingrid Holzmann*¹, Ilaria Agostini^{2,3} y Mario Di Bitetti^{2,3,4}

¹Instituto de Bio y Geociencias de Noroeste Argentino (IBIGEO), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Universidad Nacional de Salta (UNSA). Av. 9 de Julio 14, Rosario de Lerma, Salta, Argentina.

²Asociación Civil Centro de Investigaciones del Bosque Atlántico (CeIBA), Argentina.

³Instituto de Biología Subtropical (IBS), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Universidad Nacional de Misiones (UNaM). Bertoní 85, Puerto Iguazú, Misiones, Argentina.

⁴Facultad de Ciencias Forestales, UNaM.

*holzmanningrid@yahoo.com.ar

Resumen

Durante 12 meses consecutivos estudiamos cuatro grupos de monos aulladores (dos de *Alouatta caraya* y dos de *Alouatta guariba*) en el Parque Provincial El Piñalito en Misiones (Argentina), con el objetivo de evaluar el grado de competencia ecológica potencial entre ambas especies, así como indagar en diversos aspectos de su comunicación vocal. Ambas especies sintópicas solaparon ampliamente su dieta, uso del espacio y patrones de actividad diarios, mostrando un alto potencial para la competencia. Además pusimos a prueba tres hipótesis sobre la función adaptativa de los aullidos, encontrando sustento para la hipótesis de la defensa de parejas y no para la defensa del alimento ni de los infantes. También describimos el repertorio vocal de corta distancia de ambas especies. Finalmente, la muerte de los individuos bajo estudio durante un brote de fiebre amarilla nos impulsó a realizar relevamientos en la región así como un Análisis de Viabilidad Poblacional para evaluar las amenazas para la pequeña población en riesgo de *A. guariba* en Argentina.

Abstract

Syntopy of *Alouatta caraya* and *Alouatta guariba* in Argentina

During 12 consecutive months we followed four groups of two species of howler monkeys (two of *A. caraya* and two of *A. guariba*) in El Piñalito Provincial Park in Misiones (Argentina). The aim of this study was to evaluate the potential ecological competition between both species, as well as to investigate several aspects of their vocal communication. Both syntopic species overlapped greatly in their diet, habitat use and activity patterns, showing high potential for interspecific competition. We also tested three hypotheses about the adaptive function of roars, finding support for the mate defence hypothesis but not for the resource and/or infant defence hypotheses. We also described for both species the vocal repertoire used in intragroup communication. The death of all study individuals during a yellow fever outbreak urged us to carry out population surveys within Misiones and to develop a Population Viability Analysis to evaluate major threats for the small endangered population of *A. guariba* in Argentina.

Palabras clave Key words

Coexistencia, ecología, aullador negro-y-dorado, aullador marrón.
Coexistence, ecology, black-and-gold howler monkey, brown howler monkey.

INTRODUCCIÓN

Los monos aulladores (*Alouatta* spp.) están representados actualmente por unas 10-14 especies (Groves 2001; Gregorin 2006), las cuales se distribuyen de forma parapátrica desde México hasta el sur de Brasil (Agostini *et al.* 2008). A lo largo de su distribución, en México, Colombia, Bolivia, Brasil y Argentina, se han registrado zonas de contacto entre pares de especies de aulladores que localmente coexisten en sintopía (Cortés-Ortiz *et al.* 2015). En varias de estas zonas de contacto se ha observado además la existencia de individuos híbridos (Cortés-Ortiz *et al.* 2015). Sin embargo solo en las áreas de contacto de Brasil, México y Argentina se han llevado a cabo estudios a largo plazo.

El objetivo del presente capítulo es el de realizar una revisión de los principales resultados obtenidos en el sitio de sintopía entre el mono aullador negro-y-dorado (*Alouatta caraya*) y el mono aullador marrón (*A. guariba*)

(Figura 1) en el Parque Provincial El Piñalito, en Misiones, Argentina (Figura 2) para lo cual estudiamos cuatro grupos (dos de cada especie) durante 12 meses (diciembre de 2006 a noviembre de 2007). A fines de 2007 y principios de 2008, una epidemia de fiebre amarilla diezmo las dos poblaciones de aulladores en dicho parque y zonas aledañas. A raíz de esto, realizamos relevamientos y estudios poblacionales para evaluar el estado de conservación de ambas especies en Misiones. Publicamos los resultados más relevantes de nuestros estudios en nueve artículos en revistas científicas y dos capítulos de libro. Este capítulo sintetiza los principales descubrimientos y resultados obtenidos en nuestro sitio con relación a la dieta, patrones de actividad, uso del hábitat, comunicación vocal (de corta y larga distancia), además de distribución geográfica y estado de conservación de ambas especies en la región.



Figura 1: Especies bajo estudio. a) Macho y hembra adultos de *Alouatta guariba*, b) Hembra adulta y juvenil de *A. caraya*, c) Macho adulto y juvenil de *A. caraya*.

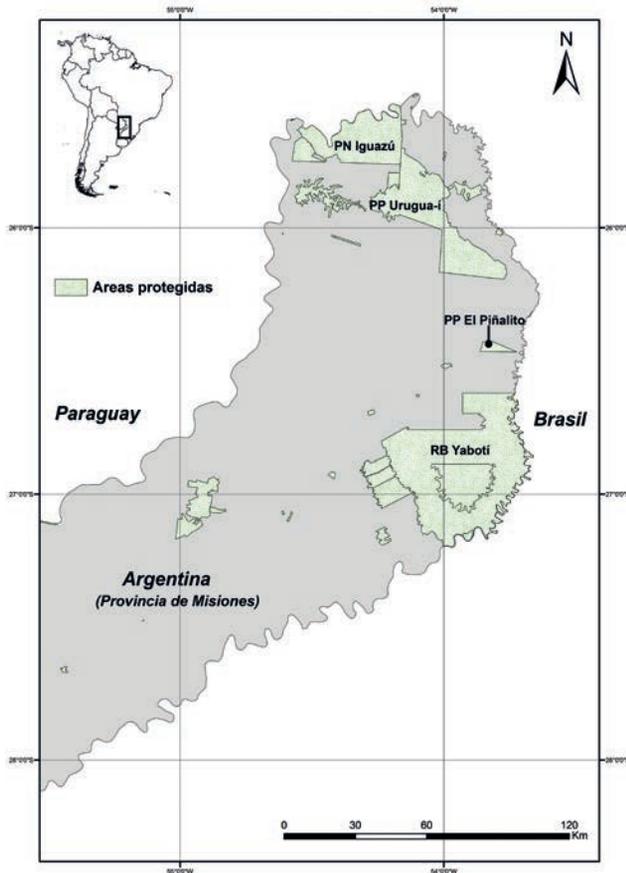


Figura 2: Ubicación geográfica del Parque provincial El Piñalito junto con otras áreas protegidas importantes de la provincia de Misiones (Argentina). PN: Parque Nacional, PP: Parque Provincial, RB: Reserva de Biosfera.

Descubrimiento de una zona de contacto entre *A. caraya* y *A. guariba* en Argentina e inicio del estudio

Aunque la simpatria de ambas especies había sido ya confirmada para la provincia de Misiones en 1954 (Crespo 1954) y reafirmada en 1994 (Di Bitetti *et al.* 1994), no fue hasta 2003 (Di Bitetti 2003) que se confirmó que ambas especies coexistían en el Parque provincial El Piñalito (26° 30 S, 53° 50 O). Dicho parque provincial es un área con protección estricta de 3796 ha localizada en la porción del Bosque Atlántico de Misiones. Ubicado a 750 m s. n. m. posee una vegetación mixta con predominio de elementos típicos de la porción sur del Bosque Atlántico como la araucaria (*Araucaria angustifolia*) (Brown & Zunino 1994). La región posee un clima subtropical húmedo con una marcada estacionalidad en la temperatura y en el largo de los días, pero no en las precipitaciones (Crespo 1982). Debido a

una intensa explotación forestal en el pasado, 92 ha del parque se encuentran dominadas por coníferas exóticas (*Pinuselliotti*) y plantaciones de coníferas nativas (*Araucaria angustifolia*) (Agostini *et al.* 2008).

El estudio comenzó en enero de 2005 con un relevamiento del área de estudio con el objetivo de conocer la densidad de individuos o grupos en el parque. Realizamos censos a través de transectas en línea, estableciendo siete transectas (con una longitud de 2 a 3 km cada una) abarcando un área de ca 800 ha. Caminamos cada transecta entre 5 y 14 veces totalizando 175 km, de los cuales 52 km fueron en plantaciones de pinos y araucarias y 123 km en bosque nativo. Durante las transectas avistamos cinco grupos diferentes de *Alouatta guariba* y siete de *A. caraya*, lo que arrojó una tasa de encuentro de 0,3 y 0,5 grupos cada 10 km de recorrido para *A. guariba* y *A. caraya* respectivamente (Holzmann *et al.* 2005). Dichos resultados confirmaron lo que sospechábamos hasta el momento, una muy baja densidad de aulladores en el área con respecto a otros sitios en Brasil. Sobre la base de dicho censo, seleccionamos dos grupos de cada especie (Tabla 1) para comenzar un estudio a largo plazo sobre la ecología y el comportamiento de ambas especies en sintopía. Elegimos grupos que tuvieran áreas de acción lindantes o superpuestas para asegurar que los grupos de distintas especies compartieran condiciones ambientales similares. Preparar el sitio (familiarizarse con las áreas de acción de los cuatro grupos, habituar a los individuos a nuestra presencia, reconocerlos individualmente y establecer una red de sendas para el seguimiento), abarcó 23 meses (desde enero de 2005 hasta noviembre de 2006). La recolección de datos sistemáticos comenzó en diciembre de 2006. Nuestro objetivo era completar un ciclo anual (12 meses) de datos sistemáticos sobre

Tabla 1. Clases de edad y sexo de los individuos de los cuatro grupos bajo estudio.

Grupo	MA	HA	MSA	HSA	JM	JH	INF
AG1	1	3	1	0	2-3	0	0-2
AG2	1	3 ^a	0	0	0	0	2-3
AC1	1-2	5	1	0	0-2	4-5	1-3
AC2	1-2	1	1	0-1	1	0-2	0-1

AG1: *A. guariba* 1, AG2: *A. guariba* 2, AC1: *A. caraya* 1, AC2: *A. caraya*.

^a Hembra adulta de *A. caraya*.

MA: Macho adulto, HA: hembra adulta, MSA: Macho sub-adulto, HSA: hembra sub-adulta, JM: juvenil macho, JH: juvenil hembra, Inf: infante.

uso del hábitat, dieta, patrones de actividad y comportamiento vocal de estos cuatro grupos.

Solapamiento del nicho trófico entre *A. guariba* y *A. caraya*

El principio de exclusión competitiva predice que especies muy similares entre sí pueden coexistir exitosamente a través de la diferenciación de nicho (Schoener 1974; Begon *et al.* 1990), ya que si los recursos son limitados y ambas especies coexistentes se solapan ampliamente en la utilización de los mismos, podría haber competencia interespecífica (Tokeshi 1999).

Seguimos a cada uno de los grupos por 3,02 (\pm DE 0,6) días completos por mes (rango entre 1-5 días) hasta noviembre de 2007 (Agostini *et al.* 2010a). El objetivo principal de dicho estudio fue el de conocer el grado de solapamiento en el nicho trófico entre grupos sintópicos de *A. guariba* y *A. caraya* y evaluar el grado de competencia interespecífica por el alimento (Agostini *et al.* 2010a). Durante los días de seguimiento, utilizando el método de «muestreo de barrido» cada 10 minutos (Altman 1974), tomamos datos sobre el comportamiento alimenticio de cada uno de los individuos de los grupos. Registramos el ítem consumido (fruto, hoja, flor, corteza, otros) y su estado de maduración (fruto maduro/inmaduro, hoja joven/madura, flor/pimpollo). También realizamos una estimación de la densidad, distribución y abundancia de los recursos alimenticios a través de relevamientos de vegetación. Seleccionamos 209 puntos (separados cada 20 m) a lo largo de transectas que atravesaban parcialmente las áreas de acción de cada uno de los grupos. Sobre dichas transectas identificamos y medimos en cada uno de los puntos los cuatro árboles más cercanos con un diámetro a la altura del pecho (DAP) \leq 10 cm a través del método de los cuartos (Krebs 1989). También estimamos la estacionalidad y productividad de las especies vegetales más abundantes en el parque a través de dos transectas de fenología (253 individuos de 40 especies diferentes). Monitoreamos mensualmente cada uno de los árboles seleccionados estimando la abundancia de cada fenofase (hojas jóvenes y maduras, frutos maduros e inmaduros, pimpollos y flores). Los resultados sobre la disponibilidad estacional de alimento mostraron que si bien algunos ítems estaban disponibles durante todo el año (hojas maduras), había variación en la disponibilidad de otros ítems considerados como recursos de alto valor energético para los aulladores, como

las hojas jóvenes, los frutos y las flores. Estos resultados indicaron una marcada estacionalidad en la disponibilidad de recursos y por ello, dividimos el período de estudio en una «estación de abundancia» (septiembre-abril) y una «estación de escasez» (mayo-agosto). La dieta de ambas especies de aulladores mostró una gran similitud en el tiempo que dedicaron a consumir cada uno de los ítems más representados en su dieta: hojas (62 % los grupos de *A. guariba* y 64 % los de *A. caraya*) y frutos (24 % los grupos de *A. guariba* y 19 % los de *A. caraya*). El solapamiento mensual en la dieta de grupos de la misma especie no mostró diferencias significativas con el solapamiento de grupos de diferentes especies (Agostini *et al.* 2010a).

En nuestro sitio de estudio los grupos de ambas especies mostraron perfiles dietarios muy similares entre sí, ya que se alimentaron mayormente de hojas y frutos y en una menor proporción de flores y demás ítems. Ambas especies de aulladores siguieron un patrón similar en el consumo estacional de hojas maduras y hojas nuevas. Aunque en la «estación de abundancia» el consumo de hojas nuevas fue mayor que el de hojas maduras (*A. guariba* = *A. caraya*: 30 % vs. *A. guariba*: 20 %, *A. caraya*: 18 %), en la «estación de escasez» el consumo de hojas maduras ampliamente excedió al de hojas nuevas (*A. guariba*: 50 %, *A. caraya*: 49 % vs. *A. guariba*: 11 %, *A. caraya*: 13 %). Dichos cambios en la dieta de los grupos de aulladores evidenciaron cambios estacionales en la disponibilidad de alimento en el sitio. Aunque el consumo de ítems estacionales como las hojas jóvenes, los frutos y las flores varió entre las estaciones, la dieta de los cuatro grupos mostró que los aulladores no consumieron ítems acorde a su disponibilidad, por lo tanto los picos de productividad no estuvieron acompañados de picos en su consumo. Dichos resultados son similares a los reportados por otros autores y reflejan la selectividad alimenticia del género (Milton 1980; Glander 1981). En el parque provincial El Piñalito, el solapamiento en la dieta entre ambas especies fue uno de los más grandes registrados en estudios de pares de especies de primates en simpatria y el solapamiento mensual no mostró diferencias significativas entre estaciones ni en respuesta a la disponibilidad de alimento. Además, hallamos un grado similar de solapamiento intra e interespecífico en la dieta a lo largo del año. Nuestros resultados dan sustento a la hipótesis de que ambas especies en simpatria explotan los recursos alimenticios disponibles en forma muy similar, por lo que serían ecológicamente equivalentes. Dada

la pequeña área de contacto entre *A. caraya* y *A. guariba* y la similitud en los patrones alimenticios, ambas especies podrían competir por el alimento. A mayor escala geográfica, nuestros resultados sugieren que altos niveles de solapamiento de nicho entre distintas especies de aulladores podrían tener un rol importante en mantener la distribución parapátrica observada en especies pertenecientes al género *Alouatta* en todo el neotrópico (Agostini *et al.* 2010a).

Patrones de desplazamiento y uso de hábitat de *Alouatta guariba* y *A. caraya* en sintopía

Especies similares en simpatría podrían diferir en sus patrones de desplazamiento y uso del hábitat para reducir la competencia por el alimento (Waser 1987). Dos especies sintópicas pueden diferir en sus patrones de uso de hábitat a través de una segregación espacial del nicho, particularmente en períodos de escasez de alimento, para reducir la competencia por el mismo (Waser 1987). A su vez, la variación en los patrones de uso del hábitat puede ser el resultado de diferencias en el tamaño de grupo, variación estacional en la disponibilidad del alimento y la presencia de competidores (Agostini *et al.* 2010b). Un mayor tamaño de las áreas de acción, en las distancias de desplazamiento diario y en las tasas de movimiento (distancia recorrida por unidad de tiempo) de grupos más grandes (con un mayor número de individuos) con respecto a grupos más chicos ha sido interpretado como evidencia de competencia indirecta intra-grupal (Clutton-Brock & Harvey 1977; Janson & Goldsmith 1995). El objetivo de este estudio fue el de comparar los patrones de uso del espacio de ambas especies viviendo en sintopía, para evaluar el grado de solapamiento y conocer el potencial de competencia interespecífica (Agostini *et al.* 2010b), teniendo en cuenta que ambas especies se solapan ampliamente en su nicho trófico (Agostini *et al.* 2010a).

Durante el seguimiento mensual de cada grupo tomamos su posición central con un GPS cada 10 minutos. Registramos solo las posiciones que tenían un error < 20 m junto al registro de la actividad que realizaba cada individuo registramos además la altura del árbol en el que se encontraba.

Obtuvimos 76 días completos de registros de localizaciones de ambos grupos de *A. guariba* y 69 de ambos grupos de *A. caraya*. Para la estimación de las áreas de acción de cada grupo utilizamos el total de las posicio-

Tabla 2. Tamaño del área de acción (en ha, Kernel fijo 95 %) y área núcleo (Kernel fijo 50 %) en base anual y para las diferentes estaciones del año para cada uno de los grupos.

Grupo	Kernel 95 %	Kernel 50 %
Anual		
AG1	70,32	7,39
AG2	31,22	2,05
AC1	111,91	27,03
AC2	17,32	2,36
Estación de abundancia		
AG1	59,44	7,57
AG2	26,17	3,01
AC1	71,42	9,45
AC2	14,33	1,48
Estación de escasez		
AG1	60,37	5,79
AG2	16,32	1,33
AC1	67,74	4,79
AC2	11,82	0,97

AG1: *A. guariba* 1, AG2: *A. guariba* 2, AC1: *A. caraya* 1, AC2: *A. caraya*

nes registradas con el GPS (un total de 3707 puntos para ambos grupos de *A. guariba* y un total de 4039 puntos para ambos grupos de *A. caraya*) a lo largo del período de estudio a través del método de kernel fijo (Kernohan *et al.* 2001). Este método representa el área de acción como el área más pequeña que incorpora un porcentaje de la distribución de las localizaciones. Calculamos las áreas de acción con un contorno de 95 % y luego con un contorno de 50 % representamos las áreas más intensamente utilizadas por cada grupo (áreas núcleo o *core areas*). Calculamos también la variación en el tamaño de las áreas de acción y las áreas núcleo de los grupos en relación a los cambios estacionales en la disponibilidad del alimento («estación de abundancia» vs. «estación de escasez», Tabla 2).

Los resultados mostraron que tanto los patrones de desplazamiento diarios como las tasas de movimiento mensuales no difirieron significativamente entre los cuatro grupos estudiados. Sin embargo, los dos grupos de *A. caraya* se desplazaron más rápido y mayores distancias durante la estación de abundancia que durante la estación de escasez y sus tasas de movimiento aumentaron significativamente cuando la proporción de frutos en la dieta fue mayor. Para los grupos de *A. guariba* no

hallamos diferencias significativas en los patrones de desplazamiento diarios ni en las tasas de movimiento entre las estaciones. Con relación al tamaño de las áreas de acción y a su uso, los resultados mostraron que los grupos más grandes tuvieron áreas de acción de mayor tamaño en ambas especies (Tabla 2). Lo mismo ocurrió con las áreas núcleo, ya que observamos una relación lineal significativa entre tamaño de área núcleo anual y tamaño de grupo (considerando los cuatro grupos). Con respecto al solapamiento entre las áreas de acción entre los diferentes grupos, observamos que existió un amplio solapamiento de las áreas de acción de grupos de las diferentes especies (*A. caraya* con *A. guariba*) y un escaso o nulo solapamiento de las áreas de acción entre grupos de la misma especie. Grupos de una misma especie nunca se solaparon en el uso de las áreas núcleo, en ninguna de las estaciones del año. Con relación al uso de los diferentes estratos del bosque, encontramos que los grupos de *A. caraya* utilizaron mayormente el estrato medio del bosque (11-20 m) mientras que los de *A. guariba* utilizaron proporcionalmente más el estrato alto (>20m) (Agostini *et al.* 2010b).

En El Piñalito las áreas de acción de los cuatro grupos estudiados estuvieron entre las de mayor extensión reportadas para el género (Crockett & Eisenberg 1987; Di Fiore & Campbell 2007). El tamaño de las áreas de acción de los monos aulladores depende de diferentes factores tales como tamaño de grupo, densidad poblacional, calidad de hábitat y presencia de competidores (Crockett & Eisenberg 1987). Los cuatro grupos poseían plantaciones de coníferas dentro de sus áreas de acción (considerados hábitats de baja calidad en comparación con el bosque nativo) y la densidad de aulladores en el área fue extremadamente baja: 0,10 ind/ha para *A. guariba* y 0,15 ind/ha para *A. caraya* (Agostini *et al.* 2010b) en comparación con otros sitios (Crockett & Eisenberg 1987; Di Fiore & Campbell 2007). Teniendo en cuenta el gran solapamiento de nicho de ambas especies, la densidad poblacional combinada de ambas (0,25 ind/ha) aún sigue siendo baja en comparación con otras poblaciones de aulladores. Esta baja densidad poblacional podría explicar la gran extensión de las áreas de acción de grupos de aulladores en El Piñalito. Nuestros resultados con relación a tamaño de área de acción y tamaño de grupo (grupos más grandes ocupan áreas de acción más grandes) apoyan la idea que los grupos de ambas especies experimentaban algún grado de competencia indirecta intra-grupal por el alimento (Clutton-Brock &

Harvey 1977; Isbell 1991). Sin embargo, los grupos más grandes no tuvieron mayores desplazamientos diarios que los pequeños. Esto podría tener dos explicaciones, por un lado podría ser interpretado como la ausencia o muy baja competencia de tipo indirecta entre los individuos de un grupo (Isbell 1991) o como un resultado de la imposibilidad de los aulladores de aumentar sus patrones de desplazamiento diarios debido a la restricción que impone una dieta baja en energía rápida (mayormente de hojas maduras) (Janson & Goldsmith 1995). Este patrón ha sido observado en varias especies de primates folívoros y podría explicar porqué los aulladores disminuyen su gasto energético en épocas de escasez de alimento (Milton 1980; Strier 1992).

En conclusión, en El Piñalito en donde las dos especies de monos aulladores muestran un gran solapamiento en la dieta (Agostini *et al.* 2010a), también muestran un elevado solapamiento en los patrones de uso del espacio (Agostini *et al.* 2010b), sugiriendo la ausencia de segregación en el nicho espacial entre ambas especies.

Patrones de actividad de *A. guariba* y *A. caraya* en sintopía

El modelo socioecológico propone dos factores básicos determinantes en el tamaño de los grupos: el riesgo de predación (el cual impone un tamaño mínimo de grupo) y la competencia intragrupal por el alimento (la cual impone un tamaño máximo del mismo) (Chapman *et al.* 1995; Janson & Goldsmith 1995). A medida que aumenta el tamaño de grupo, los individuos deben moverse más y desplazarse mayores distancias (aumentar el esfuerzo de forrajeo) para satisfacer sus necesidades energéticas (Wrangham *et al.* 1993; Janson & Goldsmith 1995). El objetivo del presente estudio fue el de evaluar la influencia de la disponibilidad del alimento, la dieta, el clima y el tamaño y composición de grupo en los patrones de actividad de ambas especies en sintopía. Teniendo en cuenta que ambas especies no han mostrado una segregación en el nicho trófico ni en el espacial, esperamos una diferenciación en los patrones de actividad diarios para reducir la competencia potencial entre grupos de *A. caraya* y *A. guariba* con áreas de acción superpuestas (Agostini *et al.* 2012a).

A través del «muestreo de barrido» (Altman 1974) registramos cada 10 minutos la actividad de cada uno de los individuos del grupo, dentro de cinco categorías mu-

tuamente excluyentes: descanso, alimentación, movimiento (cambio no direccional de posición espacial del individuo, solo por períodos cortos cuando el grupo no se encontraba desplazándose), desplazamiento (cambios de localización del individuo durante viajes grupales con una orientación y dirección determinadas) y actividad social. Para estimar el presupuesto de tiempo (*time budget*) dedicado a cada una de las actividades seguimos a Clutton-Brock (1977). Calculamos el tiempo dedicado a cada actividad en cada uno de los muestreos de barrido (*scans*) como la proporción de individuos comprometidos en cada una de las actividades dentro de cada grupo. Para calcular el tiempo mensual dedicado a cada actividad, promediamos el tiempo dedicado por hora y luego promediamos el tiempo mensual dedicado a cada actividad para tener un presupuesto de tiempo anual de cada una de las actividades. Expresamos los patrones de actividad diarios (distribución diaria de las actividades) de cada grupo como la proporción promedio de tiempo dedicada a cada una de las actividades mayores (descanso, movimiento + desplazamiento, alimentación) en clases de una hora de 06:00 h a 19:00 h (Agostini *et al.* 2012a).

Los grupos de ambas especies dedicaron la mayor parte del tiempo a descansar (57-65 %), en segundo lugar estuvo la actividad de movimiento y desplazamiento (4-10 % y 11-15 %, respectivamente), alimentación (12-15%) y, finalmente, actividades sociales (1-2 %). La estacionalidad de los recursos alimenticios afectó el tiempo dedicado a cada actividad de manera diferente en cada especie. Ambos grupos de *A. guariba* dedicaron una mayor proporción del tiempo a actividades sociales durante la estación de abundancia en comparación con la estación de escasez. En cambio, ambos grupos de *A. caraya* dedicaron una mayor proporción del tiempo a moverse, desplazarse y a actividades sociales durante la estación de abundancia en relación a la de escasez. En nuestro sitio de estudio, ambas especies presentaron algunas diferencias en relación a los patrones de actividad estacionales. Los grupos de *A. guariba* descansaron menos durante la época de abundancia de frutos maduros y pasaron más tiempo en movimiento cuando hubo un mayor consumo de flores, lo que brinda sustento a la predicción de que los monos aulladores son «minimizadores de energía» (Milton 1980). El comportamiento de *A. caraya* también reforzó esta hipótesis, ya que los grupos mostraron un menor tiempo de descanso cuando hubo un aumento de los frutos maduros en la dieta, más tiempo de descanso con un aumento de consumo de hojas maduras y, por último, más tiempo en movi-

miento cuando hubo un aumento en la disponibilidad de hojas nuevas y más tiempo desplazándose con un aumento en la disponibilidad de frutos maduros.

Con relación al efecto del tamaño de grupo, en los grupos de *A. guariba*, individuos en el grupo más grande (AG1, Tabla 1) pasaron menos tiempo de descanso y más tiempo moviéndose y tendieron a dedicar una mayor proporción del tiempo a comer, que el grupo pequeño (AG2). Individuos en el grupo más grande de *A. caraya* (AC1), dedicaron más tiempo a moverse, desplazarse y a actividades sociales y menos tiempo a alimentarse, que individuos en el grupo más pequeño (AC2). Considerando los cuatro grupos juntos, encontramos una correlación lineal negativa entre tamaño de grupo y actividad de descanso y una correlación positiva entre tamaño de grupo y actividad de movimiento y desplazamiento. Sin embargo, no encontramos ninguna relación entre el tamaño de los grupos y el tiempo dedicado a la alimentación. Tomando en cuenta los efectos de la estacionalidad en cada una de las actividades y el tamaño de grupo, tal como era esperado, la cantidad de tiempo dedicado al desplazamiento fue significativamente mayor para los grupos grandes durante la estación de abundancia. De forma similar, la cantidad de tiempo dedicada a descansar fue menor para los grupos más grandes, pero no hallamos relación con la estacionalidad de los recursos.

Finalmente, analizando los patrones de actividad diarios encontramos que grupos de especies diferentes mostraron leves diferencias en sus horarios pico de alimentación durante la estación de escasez. Sin embargo, la falta de un claro patrón de diferenciación de picos horarios de alimentación entre grupos con áreas muy solapadas entre sí y grupos con áreas poco o no solapadas, nos llevó a descartar la hipótesis de que la partición del nicho temporal representara una respuesta a la competencia entre las dos especies en sintopía (Agostini *et al.* 2012a).

Concluyendo, a pesar de que *A. caraya* y *A. guariba* presentaron algunas diferencias en los patrones de actividad (principalmente ligadas a diferentes respuestas a la estacionalidad de los recursos y al efecto del tamaño del grupo) no hay evidencias de una partición de nicho temporal entre las dos especies. El gran solapamiento en el nicho temporal, así como en el nicho trófico y espacial (Agostini *et al.* 2010 a,b) sugieren que estas especies no estarían segregando sus nichos ecológicos cuando coexisten en sintopía (Agostini *et al.* 2012a).

Los resultados que obtuvimos con relación al solapamiento en la dieta, los patrones de actividad y uso del

espacio entre ambas especies en sintopía nos permitieron explorar otras áreas del comportamiento de los monos aulladores, como la comunicación vocal de manera original y única.

Voces de larga y corta distancia en *A. guariba* y *A. caraya* en sintopía

Las voces de larga distancia (aullidos) de los monos aulladores son consideradas despliegues agresivos involucrados en el espaciamiento entre grupos vecinos (Kitchen *et al.* 2015). La función adaptativa que cumplirían dichos aullidos en la compleja trama de grupos vecinos y sus relaciones a largo plazo, es poco clara y la evidencia ha mostrado diferentes resultados (o diferentes interpretaciones de los mismos) para las distintas especies de aulladores e incluso para las diferentes poblaciones de una misma especie (Hopkins 2013; Van Belle 2015, 2014; Kitchen *et al.* 2015). La función última de estas voces estaría relacionada mayormente a la defensa de recursos y tres hipótesis -no mutuamente excluyentes- proponen que podrían funcionar en la defensa del territorio/alimento, las parejas y los infantes (Kitchen *et al.* 2015). Uno de los objetivos de este estudio fue poner a prueba estas tres hipótesis con relación a la función de los aullidos, utilizando el novedoso escenario de la sintopía (Holzmann *et al.* 2012). La presencia de dos especies tan similares viviendo en sintopía, exhibiendo un alto potencial para la competencia por la dieta y el espacio (Agostini *et al.* 2010 a,b) pero bajo o nulo potencial para la competencia por las parejas, otorgó la oportunidad de diferenciar los recursos a defender a través de los aullidos por los grupos de las diferentes especies. Durante los seguimientos mensuales a los cuatro grupos registramos todos los eventos de aullidos. Aquellos emitidos por el grupo focal (grupo seguido en aquel día) y aquellos oídos y emitidos por un grupo fuera de vista. Registramos la posición espacial (GPS) de cada uno de los eventos de aullidos (tanto los emitidos por el grupo focal como la posición del grupo focal al oír los aullidos de otros grupos), el contexto de emisión: *encuentro entre grupos, respuesta a aullido de otro grupo fuera de vista y espontáneo* (sin motivo aparente para los observadores) además de la identidad del individuo/individuos que participaban en el coro.

Registramos 79 sesiones de aullidos (45 para ambos grupos de *A. guariba* y 34 para ambos grupos de *A. caraya*) emitidos en los siguientes contextos: encuentro entre grupos (N=17), en respuesta a aullidos emitidos

por un grupo fuera de vista (N=9) y espontáneo (N=53). A su vez, registramos 47 encuentros entre grupos (7 entre grupos de *A. caraya*, 11 entre grupos de *A. guariba* y 29 entre grupos de ambas especies). Los resultados mostraron un claro patrón en el cual los individuos de ambas especies aullaron significativamente más durante encuentros con grupos de la misma especie (conespecíficos) que durante encuentros con grupos de la otra especie (interespecíficos). Registramos 49 interacciones entre grupos fuera de vista (aullidos oídos por el grupo focal y emitidos por un grupo fuera del alcance visual) y el patrón fue el mismo que durante los encuentros entre grupos: los monos de ambas especies respondieron significativamente más a los aullidos emitidos por grupos fuera de vista de la misma especie e ignoraron aquellos emitidos por grupos de la otra especie presente en el área. Ninguna de las dos especies aulló más en la época de escasez de recursos alimenticios, así como tampoco hallamos una distribución espacial de las sesiones de aullidos en los límites de las áreas de acción de cada grupo ni en las zonas en las que se hallaron concentrados los recursos alimenticios de mayor valor energético utilizados en ese momento. Con relación a la participación de las hembras en los coros de aullidos, al menos una hembra del grupo acompañó al macho en 29,1 % (N=23) de las veces. Los contextos en los cuales las hembras aullaron fueron en encuentros entre grupos (N=8), en respuesta a un aullido emitido por un grupo fuera de vista (N=1) y espontáneos (N=14). Ni los machos de ninguna de las dos especies, ni las hembras, aullaron más cuando había en el grupo infantes sin destetar (menores a 9 meses de edad) y, por lo tanto, susceptibles a sufrir infanticidio.

Nuestros resultados aportan evidencia para la hipótesis de la defensa de parejas como función última de los aullidos en los monos aulladores, ya que ambas especies aullaron consistentemente más durante encuentros entre grupos con la misma especie y en respuesta a aullidos emitidos por grupos fuera de vista de la misma especie. Además, mientras que los machos aullaron en todas las sesiones, las hembras solo lo hicieron en una pequeña proporción de las mismas. Nuestros resultados no sustentan la hipótesis de la defensa del territorio/alimento, ya que no observamos un aumento en la frecuencia de aullidos en la época de escasez del alimento ni observamos una distribución espacial de los aullidos concentrada en los límites de las áreas de acción o en áreas con recursos alimenticios valiosos. Teniendo en cuenta el amplio solapamiento en la dieta entre ambas especies en

sintopía (Agostini *et al.* 2010a), si los aullidos funcionaran en la defensa de los recursos alimenticios, hubiéramos esperado que tanto encuentros entre grupos con específicos como interespecíficos transcurrieran con aullidos, así como también que aullidos emitidos por un grupo fuera de vista fueran respondidos por el grupo focal independientemente de la especie, ya que ambas especies serían competidoras por los recursos que gatillan los aullidos. Nuestros resultados tampoco apoyan la hipótesis de la defensa de los infantes (con el objetivo de reducir el riesgo de infanticidio al repeler machos solitarios de ingresar al grupo) a través de los aullidos, ya que ni machos ni hembras de ninguna de las dos especies aullaron más cuando había infantes susceptibles a infanticidio en el grupo.

Además de poner a prueba las diferentes hipótesis en torno a la función última de las vocalizaciones de larga distancia en ambas especies, durante junio-noviembre de 2007, grabamos a través de un micrófono Sennheiser ME67 y una grabadora Sony MiniDisc, las vocalizaciones de corta distancia utilizadas en la comunicación intragrupal y emitidas naturalmente por los individuos de los grupos de ambas especies (Holzmann *et al.* en prensa; Holzmann 2012). Realizamos todas las grabaciones con una tasa de muestreo de 44,1 kHz y una resolución de 16 bits. Acompañamos a cada una de las grabaciones con una etiqueta acústica en la cual detallamos la identidad del individuo emisor y el contexto de emisión dentro de seis categorías mutuamente excluyentes: alimentación, juego, agresión entre individuos del grupo, aislamiento, momentos tensos y conflicto madre-cría. Obtuvimos un total de 15 horas completas de grabación con los grupos de *A. caraya* y 16 horas con los grupos de *A. guariba*. Sobre un total de 331 grabaciones de buena calidad para *A. caraya* y 146 para *A. guariba* realizamos mediciones de cuatro parámetros acústicos básicos (frecuencia máxima, mínima, pico y duración) utilizando el software Raven 1.4 (Universidad de Cornell). Todas las mediciones fueron realizadas con una ventana de tipo Hann, 50 % de solapamiento, tamaño de ventana de 0,0522 s y un DFT de 4096 muestras. Todas las voces que grabamos se encuentran depositadas en la Macaulay Library of Natural Sounds de la Universidad de Cornell (<http://macaulaylibrary.org/>) y están disponibles para ser oídas libremente. En base a las mediciones acústicas pudimos diferenciar un total de ocho voces diferentes para *A. caraya* y seis para *A. guariba* (Holzmann *et al.* en prensa). Algunas de las voces han sido descritas en otros estudios de *A. caraya* y *A.*

guariba (da Cunha *et al.* 2015) y algunas aquí descritas son nuevas. La descripción del repertorio vocal de corta distancia de ambas especies en sintopía, es un estudio que servirá de base para proyectar futuras preguntas en torno a la función de cada una de estas voces.

Grupo mixto e hibridación

Durante los seguimientos mensuales a cada uno de los grupos observamos el ingreso de una hembra de *A. caraya* a un grupo de *A. guariba* y la posterior aparición de dos individuos con fenotipo híbrido. Dicha observación nos llevó a indagar más sobre el fenómeno de hibridación, realizar comparaciones con similares observaciones en otros sitios y finalmente analizar sus posibles consecuencias en la conservación de las especies involucradas.

La evidencia de hibridación dentro del género *Alouatta* ha sido confirmada solamente para dos pares de especies: *A. palliata* x *A. pigra* (en México) y *Alouatta guariba* x *A. caraya* (en Brasil y Argentina) (Cortés-Ortiz *et al.* 2015). La formación de grupos mixtos y la aparición de individuos híbridos ocurrió en nuestro sitio de estudio en una muy baja proporción, en comparación con otras zonas de contacto entre las mismas especies de aulladores reportadas para Brasil (Aguiar *et al.* 2007, 2008; Bicca-Marques *et al.* 2008): un solo grupo mixto de nueve grupos censados y solo dos de 62 individuos identificados fueron híbridos potenciales (Agostini *et al.* 2008).

Uno de los dos grupos que seleccionamos de *A. guariba* estaba conformado por cuatro individuos adultos de *A. guariba* y una hembra de *A. caraya* (Tabla 1, Agostini *et al.* 2008). El 5 de diciembre de 2006 observamos a esta hembra de *A. caraya* cargando a un infante muy pequeño de sexo indeterminado. El infante, que estimamos tendría un mes de edad, tenía un color de pelaje atípico para los infantes de *A. caraya*, lo que nos llevó a concluir que se trataba de un individuo híbrido. El color del pelaje del infante era intermedio entre el pelaje característico de los infantes de *A. caraya* y los de *A. guariba*: cabeza, espalda y brazos de un color rosado-anaranjado que gradualmente se transformaba en amarillo claro hacia la parte posterior del cuerpo (Agostini *et al.* 2008). Cuando contactamos al grupo al mes siguiente el infante había desaparecido. Luego de la desaparición de su infante, observamos a esta hembra copular dos veces con diferentes machos de *A. guariba*, la primera vez (enero de 2007) con un macho de otro grupo el cual no formaba parte de nuestros

grupos de estudio y la segunda vez (febrero de 2007) con el macho dominante del grupo en el que residía. El 11 de noviembre de 2007 encontramos al grupo para realizar el seguimiento mensual y observamos que esta hembra llevaba otro infante de alrededor de un mes de edad (macho), con un patrón de coloración similar al de su anterior infante, probablemente híbrido también. Teniendo en cuenta que el período de gestación en los monos aulladores es de seis meses aproximadamente (Glander 1981), este segundo infante no podría haber sido concebido durante las cópulas observadas (Agostini *et al.* 2008). El infante junto a su madre y al resto de los individuos del grupo murieron durante una epidemia de fiebre amarilla a principios de 2008 (Holzmann *et al.* 2010, ver más adelante).

Aunque el contacto entre dos o más especies de monos aulladores podría deberse a la expansión natural de biomas no necesariamente relacionada con actividades humanas (Bicca-Marques *et al.* 2008), un estudio llevado a cabo en México concluyó que la formación de grupos mixtos y la aparición de híbridos se ve facilitada por la fragmentación de hábitat (Dias *et al.* 2013). Futuros estudios en zonas de contacto con hibridación serán necesarios para comprender la influencia de la perturbación del hábitat en dicho proceso. Por otra parte, zonas de contacto como la de *A. caraya* y *A. guariba* en Argentina constituyen un escenario único y sumamente interesante para dicho objetivo, ya que no se encuentran ubicadas en una zona de ecotono entre dos biomas diferentes (sino dentro del Bosque Atlántico), ni constituyen un fragmento pequeño aislado, rodeado por cultivos (Agostini *et al.* 2008).

Conservación de *A. caraya* y *A. guariba*: principales amenazas y acciones para el futuro

El *Libro rojo de mamíferos amenazados de la Argentina* ha catalogado a *A. caraya* como «Vulnerable» y a *A. guariba* como «En peligro crítico» de extinción (Agostini *et al.* 2012b). Las amenazas para ambas especies son similares: la presión antrópica sobre las áreas de bosque que estos primates necesitan para vivir, el mascotismo y la fiebre amarilla (aunque esta última principalmente confinada a las poblaciones de Misiones por ahora, Agostini *et al.* 2014). La provincia de Misiones ha registrado, en forma recurrente, epidemias de fiebre amarilla que afectan a las poblaciones de monos aulladores y a los seres humanos (e.g., en 1965-1966, Crespo 1974).

Dos brotes de fiebre amarilla ocurrieron entre noviembre de 2007 y octubre de 2008, que afectaron seriamente a las poblaciones de ambas especies de monos aulladores (Holzmann *et al.* 2010). El total de grupos bajo estudio (cuatro grupos = 59 individuos de ambas especies) desapareció en dicho brote. Durante relevamientos que realizamos en enero de 2008 en conjunto con guardaparques e integrantes del Ministerio de Salud de la Nación (veterinarios y médicos epidemiólogos) hallamos 14 monos muertos (siete individuos de cada especie) en el parque El Piñalito, 12 de los cuales correspondían a individuos de nuestros grupos bajo estudio. Luego de este brote de fiebre amarilla decidimos encarar dos acciones concretas: 1) relevamientos en la provincia de Misiones con el objetivo de determinar la presencia y distribución geográfica de ambas especies en la región (Agostini *et al.* 2015; Holzmann *et al.* 2015) y 2) un taller en conjunto con el CBSG (*Conservation Breeding Specialist Group*) de la UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza; Agostini *et al.* en prensa, Agostini *et al.* 2014; Moreno *et al.* 2015) con el objetivo de realizar un análisis de viabilidad poblacional (AVP) para identificar las principales amenazas para la conservación de *A. guariba* en Argentina y generar conciencia pública sobre el delicado estado de esta especie en nuestro país.

Entre marzo de 2008 y noviembre de 2009, realizamos 12 relevamientos en la provincia de Misiones, visitando un total de 30 localidades. Hallamos nueve localidades nuevas con presencia de *A. caraya* y siete nuevas localidades con presencia de *A. guariba* (Holzmann *et al.* 2015). Durante este relevamiento encontramos tres áreas protegidas contiguas con grupos de ambas especies, ubicadas a 95 km al SO de El Piñalito (Holzmann *et al.* 2015). Utilizamos estas localidades provenientes de nuestro relevamiento en Misiones junto a otras provenientes de la literatura a lo largo de toda la distribución en Sudamérica de ambas especies para construir modelos de distribución geográfica potencial a través del algoritmo MaxEnt (Phillips *et al.* 2006, Holzmann *et al.* 2015). Sucesivamente, en 2010 realizamos nuevos censos repetidos en 31 transectas distribuidas tanto en áreas protegidas como no protegidas y entrevistas semi-estructuradas con pobladores locales cubriendo el área de distribución de *A. guariba* en Misiones (Agostini *et al.* 2015). Durante estos censos no tuvimos ninguna evidencia de presencia de aulladores. En base a las entrevistas y a la comparación con datos de

densidad anteriores a la epidemia de fiebre amarilla, concluimos que la abundancia de ambas especies de aulladores cayó drásticamente luego los brotes de 2008 y 2009 (Agostini *et al.* 2015).

Los resultados de estos relevamientos junto con los resultados en relación a la ecología y el comportamiento de *A. guariba* que obtuvimos durante los años de estudio en el parque El Piñalito resultaron de suma utilidad para la construcción del AVP y para determinar baches críticos en la información de la especie en Argentina. Los resultados del modelado a través de *Vortex* (Lacy & Pollack 2013) demostraron que, tanto la severidad de los brotes de fiebre amarilla (alta tasa de mortalidad de aulladores) como su frecuencia (cuatro brotes en Misiones desde la década del 60 hasta la actualidad, Holzmann *et al.* 2010) podrían tener un alto impacto en la viabilidad de la población de *A. guariba* en Argentina (Agostini *et al.* 2014). También realizamos un modelo de la dinámica de la fiebre amarilla en las poblaciones de *A. guariba* en Misiones a través de *Outbreak* (Lacy *et al.* 2012). Utilizando una novedosa técnica de «metamodelado» vinculamos los parámetros

de *Vortex* y *Outbreak* lo que nos ayudó a comprender la dinámica de los brotes de fiebre amarilla. Este análisis nos permitió dimensionar que estos brotes no son solo eventos catastróficos sino eventos emergentes relacionados con la naturaleza epidemiológica de la enfermedad (Agostini *et al.* 2014, Moreno *et al.* 2015). No hallamos relación entre condiciones climáticas (lluvias intensas y temperaturas elevadas) y los brotes de fiebre amarilla registrados en Misiones (Holzmann *et al.* 2010)

Como resultados relevantes del taller establecimos una serie de recomendaciones sobre las cuales nos encontramos trabajando en la actualidad. Entre las más relevantes, destacamos: estimar la densidad poblacional, la distribución y el tamaño poblacional de *A. guariba* en Misiones, implementar sistemas de vigilancia regulares para alertar a las autoridades sobre un posible brote de fiebre amarilla, realizar estudios sanitarios y genéticos sobre individuos de esta especie, identificar y comprender factores que determinan la capacidad de carga de los ambientes donde habitan monos aulladores y estudiar y monitorear las poblaciones de los mosquitos vectores del virus (Agostini *et al.* 2014).

CONCLUSIÓN

Las áreas de simpatria/sintopía entre dos o más especies de monos aulladores resultan ser escenarios únicos para el abordaje de diversas cuestiones ecológicas y comportamentales, aportando una interpretación complementaria a la de las mismas especies en alopatría. Futuros estudios a largo plazo explorando otras dimensiones del nicho ecológico de las especies en simpatria son necesarios para profundizar nuestro conocimiento sobre estas especies. El gran solapamiento que observamos en la dieta, patrones de uso del espacio y patrones de actividad entre ambas especies, podría llevar a las mismas a coexistir bajo un régimen de competencia de tipo indirecta. Este gran solapamiento de nicho podría ser una de las razones que explicaría la distribución esencialmente parapátrica/alopátrica del género a lo largo de su rango de distribución continental y las escasas zonas donde coexisten dos especies. La sintopía de especies de monos aulladores resulta también ser un escenario sumamente atractivo para el estudio de la comunicación vocal, tanto intra-como inter-específica. Realizar análisis acústicos comparativos intra-específicos entre voces de larga distancia de aulladores viviendo en sintopía con otra espe-

cie de *Alouatta* y viviendo en alopatría, ayudaría a comprender la influencia de la presencia de congéneres en la comunicación a grandes distancias. Determinar la densidad poblacional de la población de *A. guariba* de Misiones e implementar sistemas de vigilancia por posibles eventos de fiebre amarilla, son acciones futuras prioritarias para estimar el real estado de conservación de esta especie en Argentina.

AGRADECIMIENTOS

A los 24 asistentes de campo que colaboraron para la recolección de datos. A Daphne Colcombet y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET, PIP 6318), Cleveland Metropark Zoo (Scott Neotropical Fund), Primate Conservation Inc., Conservation International (Primate Action Fund), International Primatological Society (Conservation Grant), Idea Wild, Rufford Small Grant, the Mohammed bin Zayed Species Conservation Fund, American Society of Primatologists, Rowe-Wright Primate Fund, the Banham Zoo, e

BIBLIOGRAFÍA

- Agostini I, Holzmann I & MS Di Bitetti (2008) Infant hybrids in a newly formed mixed-species group of howler monkeys (*Alouatta guariba clamitans* and *Alouatta caraya*) in north-eastern Argentina. *Primates* 49:304-307.
- Agostini I, Holzmann I & MS Di Bitetti (2010a) Are howler monkey species ecologically equivalent? Trophic niche overlap in syntopic *Alouatta guariba clamitans* and *Alouatta caraya*. *American Journal of Primatology* 72:173-186.
- Agostini I, Holzmann I & MS Di Bitetti (2010b) Ranging patterns of two syntopic howler monkey species (*Alouatta guariba* and *A. caraya*) in northeastern Argentina. *International Journal of Primatology* 31:363-381.
- Agostini I, Holzmann I & M Di Bitetti (2012a) Influence of seasonality, group size, and presence of a congener on activity patterns of howler monkeys. *Journal of Mammalogy* 93:645-657.
- Agostini I, Aprile G, Baldovino MC, Brividoro M, Di Bitetti M, Fantini L, Fernandez VA, Fernandez Duque E, Holzmann I, Juarez CP, Kowalewski MM, Mudry MD, Nieves M, Oklander LI, Peker SM, Pfoh R, Raño M, Steinberg ER, Tujague P & GE Zunino (por orden alfabético). (2012b) Orden Primates. En: Ojeda R, Chillo V & GB Diaz Isenrath (eds.). *Libro rojo de mamíferos amenazados de la Argentina*. SAR-REM Editorial. Buenos Aires, Argentina. Pp. 81-86.
- Agostini I, Holzmann I, Di Bitetti MS, Oklander LI, Kowalewski MM, Beldoménico PM, Goenaga S, Martínez M, Moreno ES, Lestani E, Desbiez ALJ & P Miller (2014) Building a Species Conservation Strategy for the brown howler monkey (*Alouatta guariba clamitans*) in Argentina in the context of yellow fever outbreaks. *Tropical Conservation Science* 7:26-37.
- Agostini I, Pizzio E, De Angelo C & MS Di Bitetti (2015) Population Status of primates in the Atlantic Forest of Argentina. *International Journal of Primatology* 36: 244-258.
- Agostini I, Holzmann I & M Di Bitetti. The brown howler monkey (*Alouatta guariba clamitans*) in Argentina: current status, threats and conservation challenges. En: Kowalewski M & L Oklander (eds.) *Primatology in Argentina*. Editorial SAR-REM, (en prensa).
- Aguiar LM, Mellek DM, Abreu KC, Boscarato TG, Bernardi IP, Miranda JMD & FC Passos (2007) Sympatry of *Alouatta caraya* and *Alouatta clamitans* and the rediscovery of free-ranging potential hybrids in Southern Brazil. *Primates* 48:245-248.
- Aguiar LM, Pie MR & FC Passos (2008) Wild mixed groups of howler species (*Alouatta caraya* and *Alouatta clamitans*) and new evidence for their hybridization. *Primates* 49:149-152.
- Altmann J (1974) Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49 (3/4): 227-267.
- Begon M, Harper JL & CR Townsend (1990) Ecology: Individuals, Populations and Communities. Blackwell Scientific Publications. Oxford, UK. 714 pp.
- Bicca-Marques JC, Prates HM, Aguiar FRC & CB Jones (2008) Survey of *Alouatta caraya* the black-and-gold howler monkey, and *Alouatta guariba clamitans*, the brown howler monkey, in a contact zone, State of Rio Grande do Sul, Brazil: evidence for hybridization. *Primates* 49:246-252.
- Brown AD & GE Zunino (1994) Hábitat, densidad y problemas de conservación de los primates de Argentina. *Vida Silvestre Neotropical* 3:30-40.
- Clutton-Brock TH (1977) Methodology and measurement. Clutton-Brock T H (ed.) En: *Primate Ecology: Studies of Feeding and Ranging Behavior in Lemurs, Monkeys and Apes*. Academic Press, London, UK. Pp. 585-590
- Clutton-Brock TH & PH Harvey (1977) Species differences in feeding and ranging behavior in primates. En: Clutton-Brock TH (ed.) *Primate Ecology: Studies of Feeding and Ranging Behaviour in Lemurs, Monkeys and Apes*. Academic Press, London, UK. Pp. 557-583.
- Cortés-Ortiz L, Agostini A, Aguiar L, Kelaita M, Silva FE & JC Bicca-Márques (2015) Hybridization in Howler Monkeys: Current Understanding and Future Directions. En: Kowalewski M, Garber P, Cortés-Ortiz L, Urbani B & D Youlatos (eds.) *Howler Monkeys, Developments in Primatology: Progress and Prospects*. Springer Press. New York, USA. Pp. 107-131.
- Crespo JA (1954) Presence of the reddish howling monkey (*Alouatta guariba clamitans* Cabrera) in Argentina. *Journal of Mammalogy* 35:117-118.
- Crespo JA (1974) Comentarios sobre nuevas localidades de mamíferos de Argentina y de Bolivia. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Zoología* 11(1):1-31.
- Crespo JA (1982) Ecología de la comunidad de mamíferos del Parque Nacional Iguazú, Misiones. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Ecología* 3(2):45-162.
- Crockett CM & JF Eisenberg (1987) Howlers: variations in group size and demography. En: Smuts B, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW & TT Struhsaker (eds.) *Primate Societies* University of Chicago Press. Chicago, USA. Pp. 54-68.
- Chapman CA, Wrangham R & LJ Chapman (1995) Ecological constraints on group size: an analysis of spider monkey and chimpanzee subgroups. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 36:59-70.
- Da Cunha TRG, Oliveira D, Holzmann I & D Kitchen (2015) Production of loud and quiet calls. En: Kowalewski M, Garber P, Cortés-Ortiz L, Urbani B & D Youlatos (eds.) *Howler Monkeys, Developments in Primatology: Progress and Prospects*. Springer Press. New York, USA. Pp: 337-369.
- Dias PAD, Alvarado-Serrano D, Rangel-Negrín A, Canales-Espinosa D & L Cortés-Ortiz (2013) Landscape attributes affecting the natural hybridization of Mexican howler monkeys. En: Marsh L & C Chapman (eds.) *Primates in Fragments II*. Springer, New York, USA. Pp. 423-435.
- Di Bitetti MS, Placci G, Brown AD & DI Rode (1994) Conservation and population status of the brown howling monkey (*Alouatta fusca clamitans*) in Argentina. *Neotropical Primates* 2 (4):1-4.

- Di Bitetti MS (2003) Outlook for primate conservation in Misiones. En: Galindo Leal C & IG Camara (eds.) *The State of the Hotspots: The Atlantic Forest of South America: Biodiversity Status, Threats, and Outlook*. Island Press, Center for Applied Biodiversity Science at Conservation International. Washington, USA. pp 194-199.
- Di Fiore A & CJ Campbell (2007) The Atelines: Variation in ecology, behavior, and social organization. En: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M & SK Bearder (eds.). *Primates in Perspective*. Oxford University Press, New York, USA. Pp. 155-185.
- Glander KE (1981) Feeding patterns in mantled howling monkeys. En: Kamil A & T Sargent (eds.) *Foraging Behavior. Ecological, Ethological and Psychological Approaches*. Garland STPM Press. New York and London. Pp. 231-257.
- Gregorin R (2006) Taxonomia e variaco geogrfica das especies do genero *Alouatta* Lacepede (Primates, Atelidae) no Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 23:64-144.
- Groves CP (2001) *The Taxonomy of Primates*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC., USA. Pp 449-473.
- Holzmann I (2012) *Distribucin geogrfica potencial y comportamiento vocal de dos especies de mono aullador (Alouatta guariba clamitans y Alouatta caraya)*. Tesis doctoral. Universidad Nacional de La Plata, Argentina. 222 pp.
- Holzmann I, Agostini I & M Di Bitetti (2005) Simpatria de *Alouatta guariba* y *Alouatta caraya* en Misiones. Libro de resmenes de las XX Jornadas Argentinas de Mastozoologa, Congreso SAREM. Buenos Aires, Argentina. 145 pp.
- Holzmann I, Agostini I, Areta J I, Ferreira H, Beldomnico P & MS Di Bitetti (2010) Impact of yellow fever outbreaks on two howler monkey species (*A. guariba clamitans* and *Alouatta caraya*) in Misiones, Argentina. *American Journal of Primatology* 72:475-480.
- Holzmann I, Agostini I & MS Di Bitetti (2012) Roaring behavior of two syntopic howler species (*Alouatta caraya* and *A. guariba clamitans*): Evidence supports mate defense. *International Journal of Primatology* 33:338-355.
- Holzmann I, Agostini I, De Matteo K, Areta JI, Merino M & MS Di Bitetti (2015) Using species distribution modeling to assess factors that determine the distribution of two parapatric howler monkeys (*Alouatta* spp.) in South America. *International Journal of Primatology* 36:18-32.
- Holzmann I, Agostini I & MS Di Bitetti. Short-Distance Vocalizations of the Black-and gold Howler monkey (*Alouatta caraya*) in the Atlantic Forest of Argentina. En: *Primatology in Argentina*. Kowalewski M. y Oklander L. (Eds). Editorial SAREM. (en prensa)
- Hopkins M (2013) Relative Dominance and Resource Availability Mediate Mantled Howler (*Alouatta palliata*) Spatial Responses to Neighbors' Loud Calls. *International Journal of Primatology* 34:1032-1054.
- Isbell LA (1991) Contest and scramble competition: patterns of female aggression and ranging behavior among primates. *Behavioral Ecology* 2:143-155.
- Janson CH & ML Goldsmith (1995) Predicting group size in primates: foraging costs and predation risks. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 6:326-336.
- Kernohan BJ, Gitzen RA & JJ Millsaugh (2001) Analysis of animal space use and movements. En: Millsaugh JJ & JM Marzluff (eds.) *Radio Tracking and Animal Populations*. Academic. San Diego, USA. pp. 125-166.
- Kitchen D, Da Cunha TRG, Holzmann I & D Oliveira (2015) Captulo 14: "Function of loud calls in Howler Monkeys". En: Kowalewski M, Garber P, Corts-Ortiz L, Urbani B & D Youlatos (eds). *Howler Monkeys, Developments in Primatology: Progress and Prospects*. Springer Press. New York, USA. Pp: 369-399.
- Krebs CJ (1989) *Ecological Methodology*. Harper and Row. New York, USA. 765 pp.
- Lacy RC, Pollak JP, Miller PS, Hungerford L & P Bright (2012) Outbreak Version 2.0. IUCN SSC Conservation Breeding Specialist Group. Apple Valley, Minnesota.
- Lacy R C & JP Pollak (2013) VORTEX: A Stochastic Simulation of the Extinction Process. Version 10.0. Chicago Zoological Society. Brookfield, Illinois.
- Milton K (1980) *The Foraging Strategy of Howler Monkey: A Study in Primate Economics*. Columbia University Press. New York, USA. 165 pp.
- Moreno, ES, Agostini I, Holzmann I, Di Bitetti MS, Oklander LI, Kowalewski MM, Beldomenico PM, Goenaga S, Martnez M, Lestani E, Desbiez ALJ, & P Miller (2015) Yellow fever impact on brown howler monkeys (*Alouatta guariba clamitans*) in Argentina – a metamodeling approach based in Population Viability Analysis and Epidemiological dynamics. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* 110:865-876.
- Phillips SJ, Anderson RP & RE Schapire (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231-259.
- Schoener TW (1974) Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185:27-39.
- Strier KB (1992) Atelinae adaptations: behavioral strategies and ecological constraints. *American Journal of Physical Anthropology* 88:515-524.
- Tokeshi M (1999) Species coexistence: ecological and evolutionary perspectives. *Behaviour* 49: 227-267.
- Van Belle S (2015) Female Participation in Collective Group Defense in Black Howler Monkeys (*Alouatta pigra*). *American Journal of Primatology* 77: 595–604.
- Van Belle S, Estrada A P & Garber (2013) Spatial and Diurnal Distribution of Loud Calling in Black Howlers (*Alouatta pigra*). *International Journal of Primatology* 34:1209-1224.
- Van Belle S, Estrada A & P Garber (2014) The Function of Loud Calls in Black Howler Monkeys (*Alouatta pigra*): Food, Mate, or Infant Defense? *American Journal of Primatology* 76:1196-1206.
- Waser PM (1987) Interactions among primate species. En: Smuts BB, Wrangham RW, Cheney DL, Seyfarth RM, & TT Struhsaker (eds.) *Primate Societies*. University of Chicago Press. Chicago, USA. Pp. 210-226.
- Wrangham R, Gittleman JL & CA Chapman (1993) Constraints on group size in primates and carnivores, population density and day-range as assays of exploitation competition. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 32:199-209.