



ANÁLISIS DE VOCALIZACIONES DE DOS ESPECIES DE MONOS AULLADORES PANAMEÑOS (*ALOUATTA COIBENSIS* Y *ALOUATTA PALLIATA*): ATELIDAE), REPÚBLICA DE PANAMÁ

Pedro G. Méndez-Carvajal

Fundación Pro-Conservación de los Primates Panameños (FCPP), 0816-07905, Panamá, República de Panamá. fcprimatespanama@gmail.com

RESUMEN

Ladridos y coros de dos especies de monos aulladores, *Alouatta coibensis trabeata* y *Alouatta palliata aequatorialis*, fueron analizados para comparar las bandas de frecuencias de sus llamadas. Se encontró diferencias significativas en número de bandas y en máximas frecuencias. Mayormente, *A. coibensis* produjo series más largas de ladridos en comparación con *A. palliata*, así también, los *coibensis* presentaron influencia de hembras en la emisión de los ladridos contrario a los *palliata*. Se encontró diferencias entre ambas especies en cuanto a la duración, intervalos de tiempo, y número de frecuencias. En ambas especies, las hembras participaron en los coros y en algunas ocasiones tomaron el liderazgo en el inicio de los duelos de coros intragrupal al amanecer. Se consideró algunas características de las vocalizaciones que pueden estar siendo afectadas por actividades antropogénicas. Se provee información básica de vocalización de *A. coibensis* dado que ha sido muy poco estudiado, y se presentan datos de espectrogramas de otras especies de *Alouatta* para comparaciones generales.

PALABRAS CLAVES

Vocalización, monos aulladores, *Alouatta coibensis*, *Alouatta palliata*, Panamá.

ABSTRACT

Barks and choruses of *Alouatta coibensis trabeata*, and *Alouatta palliata aequatorialis*, were analyzed to compare the frequency bands within their calls. Significant differences were found in number of frequency bands and maximum frequency. Further, *A. coibensis* produced longer series of barks than did *A. palliata*, unlike *palliata*, *coibensis* females contributed to bark series. Choruses differ between the two forms in total duration, time intervals, and frequency numbers. In both species, females participated in and sometimes took a leading role in daybreak choruses duels with other groups. We consider some characteristics of the howler vocalization that can be affected by anthropogenic activities. This study provides basic information on the previously little-known vocalizations of *A. coibensis*, and spectrogram data of other species of the *Alouatta* genus that could be generally compared.

KEYWORDS

Vocalization, howler monkeys, *Alouatta coibensis*, *Alouatta palliata*, Panama.

INTRODUCCIÓN

Las vocalizaciones fuertes son una característica prominente del comportamiento de los monos aulladores (Jones & van Cantfort, 2007); estos pueden aullar en grupos o en solitario y de igual forma en diferentes horas del día, especialmente al amanecer y al atardecer (Sekulic, 1982; Whitehead, 1987). A este comportamiento se le atribuyen diferentes funciones, incluyendo la defensa territorial (Moynihan, 1967; Baldwin & Baldwin, 1976). Se piensa que la vocalización juega un papel importante en la evolución de los Primates humanos y no humanos (Cowlishaw & Dunbar, 2000). Los Primates han mostrado una variedad de vocalizaciones relacionadas con la obtención de alimento, evadir depredadores, y la selección sexual (Asensio & Gómez-Marín, 2002; Wich & Nunn, 2002; Kitchen *et al.*, 2003; McComb & Semple, 2005). La gama de vocalización en Primates es amplia (e.g., humanos, gibones) (Mitani & Stuht, 1998; Wilden *et al.*, 1998; Kitchen *et al.*, 2003), pero los aulladores son los únicos monos del Nuevo Mundo que pueden producir coros con un alcance de más de un kilómetro de distancia. Partiendo de que ésta actividad vocal juega un papel de gran importancia en el diario vivir de estos monos, es importante comprender más a fondo si existen patrones específicos en sus llamadas y cómo su vocalización puede

verse afectada en lugares en proceso de fragmentación. El comportamiento vocal de una gran variedad de Primates no-humanos ha sido estudiado (Eisenberg, 1976; Boinski & Campbell, 1995; Becker *et al.*, 2003; Riley, 2005), y en los aulladores, el énfasis ha sido el estudio de sus interacciones entre machos, hembras e infantes (Chivers, 1969). Los análisis de la estructura del sonido han sido de utilidad en la sistemática del género *Alouatta* (Sekulic & Chivers, 1986; Oliveira & Ades, 2004). Whitehead (1985, 1987, 1995) utilizó algunas variables en sus llamadas para dividir cinco especies de *Alouatta* en dos grupos distintos: El grupo “*palliata*”, el cual es relativamente bien estudiado, y el grupo “no-*palliata*”, el cual es poco conocido. Aparentemente, la mayoría de las diferencias en su vocalización parecen estar correlacionadas con las diferencias en la estructura social de los grupos (Cornick & Markowitz, 2002; Kitchen, 2004). En este estudio, comparo los coros y llamadas individuales de un miembro del grupo de los “no-*palliata*” el *A. coibensis trabeata* de la Península de Azuero y un miembro del grupo de los “*palliata*”, el *A. palliata aequatorialis* de Chucantí, provincia del Darién. Tomando en consideración que las vocalizaciones del primero no han sido estudiadas ni descritas anteriormente (Whitehead 1987, 1995). También comparo sus vocalizaciones con otras especies del mismo género.

MÉTODOS

Área de estudio

Se observó y grabó a dos poblaciones de monos aulladores en estado silvestre de la especie *Alouatta coibensis trabeata*, localizada en el Distrito de Ocú, Llano Grande, provincia de Herrera en la región norte de Azuero (07°59'89" N y 80°41'62" O). El Distrito de Ocú incluye Llano Grande, con parches de bosque fragmentado, y con un área total de 6.45 km². La composición vegetal es más que todo pajonal y potrero con pocos fragmentos de bosque unidos por cercas vivas compuestas por árboles de 10 a 15 metros de altura. También se hicieron grabaciones en La Miel, Distrito de Las Tablas, provincia de Los Santos (07°59'48" N y 80°41'37" O), estas representaron al grupo no-*palliata* (Méndez-Carvajal, 2005, 2008). Para el grupo *palliata* se analizó a dos poblaciones de *Alouatta palliata aequatorialis*

localizadas en la provincia del Darién, en la Reserva Natural Chucantí, Panamá (08°47'16.5" N, y 078°27'01.4" O) y la parte central de Panamá, Gamboa (09°07'16.27"N, 079°42'10.64"O), Parque Nacional Soberanía (Fig.1). Las vocalizaciones se obtuvieron en estación seca (Enero a Mayo) de 2007, 2008 y 2009 para la zona de Azuero y visitas en Abril y Mayo a Gamboa y Darién para estación seca y principios de estación lluviosa en los años 2007 al 2009, logrando un esfuerzo de 1,476 horas de muestreo (Cuadro 1). El habitat en Darién es de Bosque Humedo Pre-Montano, con árboles de 15-30 metros de altura, es un bosque de 3 km²., rodeado de actividad ganadera y conectado con gran masa boscosa perteneciente a la serranía del Majé (Méndez-Carvajal *et al.*, 2010). El área de Gamboa es de Bosque Tropical Lluvioso con tierras bajas y semi-montañosa (Cuadro 1).

Cuadro 1. Población de monos aulladores comparados en este estudio.

Especies	Tamaño medio de grupo	Cantidad de grupos por área	Abundancia relativa (ind/km ²)	Tamaño poblacional estimado	Área de estudio	Área de bosque (km ²)
<i>A. coibensis trabeata</i>	23.8*	11	40.4	265	Ocú, Herrera	6.46
<i>A. coibensis trabeata</i>	7.6**	10	92.6	76	La Miel, Los Santos	0.82
<i>A. palliata aequatorialis</i>	14.2**	6	28.4	85	Chucantí, Darién	3
<i>A. palliata aequatorialis</i>	11.3	3	n/i	n/i	Gamboa, Panamá	4

*sobrepasa el tamaño normal de grupo, **tamaño normal de grupo, n/i: no hay información.

Procedimiento

Se llevaron a cabo grabaciones a menos de 100 metros de los grupos de aulladores y también se tomaron grabaciones fílmicas desde una distancia menor a 10 metros entre el investigador y el animal focal. Todas las grabaciones se hicieron tomando en cuenta la dirección del viento, los posibles errores de eco y los ruidos externos vecinos al área

tomando referencia de estudios relacionados (Brockelman & Ali, 1987). Delineamos mapas de reconocimiento de los grupos y sus localidades utilizando un GPS Etrex Venture HC (Garmin). En cada sitio acampamos al menos a 100 metros de distancia de algunos grupos para estudiar y filmar comportamiento mientras se grababan los sonidos. Después del amanecer, observamos de cerca a los grupos y contamos su estructura social. Separamos sólo dos tipos de vocalizaciones: 1) coros 2) ladridos. Nuestras grabaciones fueron realizadas con una grabadora Sony WM-D6C stereo cassette (CrO2) y un micrófono Audio-Technique AT815a (Gannon & Foster, 1996). Realizamos videos de los grupos y fotos para obtener datos extras y comprender cuándo y cómo se relacionaban los eventos vocales con las actividades de los monos observados. Para esto, utilizamos una cámara filmadora digital DCR-TRV280 NTSC y una cámara digital Nikon Coolpix S4. Las condiciones del clima fueron consideradas. Para obtener los espectrogramas, se utilizó el programa Syrinx Sound Analysis (<http://www.syrinxpc.com>). Para comparar las bandas sonoras en estos resultados con otros estudios se utilizó cintas previamente grabadas para otras especies de monos aulladores, tales como: *A. belzebul*, *A. caraya*, *A. fusca*, *A. pigra*, y *A. seniculus*. Se analizaron las grabaciones completas de cada una de estas especies incluyendo las nuestras, y se midió digitalmente cada una de sus bandas, obteniendo patrones, promedios y distancias entre frecuencias de sonido para cada especie de aullador (Cuadro 2). Las mismas fueron reproducidas en una grabadora OTARI MX 5050 análoga Reel-to-Reel de pantalla (Cuadro 2).

RESULTADOS

Se grabó un total de 360 minutos de sonidos de los monos aulladores en nuestras zonas de estudio. Se midió la frecuencia media de cada banda acústica y se les asignó un número para cada una y en cada tipo de llamada (Cuadro 2). Donde la densidad del bosque fue baja, el acceso a las tropas fue fácil, y los sonidos ambientales tuvieron un efecto mínimo en el espectrograma sobrepasando el nivel de 1 kHz. El nivel de 1 kHz es uno de los más significativos en las bandas acústicas encontradas en al menos cuatro especies del Género *Alouatta* (Whitehead, 1987).

Alouatta coibensis

Nuestras grabaciones recaudaron 41 coros y 47 ladridos que fueron aptos para ser considerados en nuestras evaluaciones. *A. coibensis* mostró dos tipos de bandas tanto para sus coros como para sus ladridos distinguiéndolos de otros *Alouatta*. La frecuencia más baja cayó en el promedio de 0.456 kHz (0.411-0.469 kHz de rango, 0.02 SD, n=9), mientras que su frecuencia más alta obtuvo promedio de 0.938 kHz (0.860-1.042 kHz de rango, 0.08 SD, n=9) (Cuadro 2).

Cuadro 2. Comparación de número de bandas de frecuencias (kHz) encontradas en coros de monos aulladores.

Especies	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	Fuente
<i>A. belzebul</i>	0.77	1.08	1.33	1.63	1.97	2.29	2.58	3.24	3.84	4.36	0	0	0	A
<i>A. caraya</i>	0.41	0.61	1.13	1.39	1.65	2.00	2.37	2.95	3.23	3.77	4.22	0	0	A
<i>A. coibensis</i>	0.46	0.85	1.09	1.45	1.56	1.96	2.18	2.39	2.71	3.04	0	0	0	B
<i>A. fusca</i>	0.46	0.82	1.43	1.64	2.21	2.55	3.14	3.47	4.10	4.56	0	0	0	A
<i>A. palliata</i>	0.42	0.90	1.35	1.88	1.99	3.07	3.69	4.15	4.78	5.17	0	0	0	B
<i>A. pigra</i>	0.48	0.85	1.12	1.40	1.64	2.01	2.39	2.78	3.22	3.58	3.96	4.52	5.06	A
<i>A. seniculus</i>	0.46	0.75	0.62	0.89	1.35	1.65	1.83	1.92	2.80	0	0	0	0	A

Códigos: A = Museo de Historia Natural de Florida (FLMNH-División de Aves); B= Presente estudio.

Nota: Las columnas representan el número de bandas presentes en cada coro y los valores son la frecuencia promedio en kHz.

Ladridos de *A. coibensis*

A. coibensis obtuvo una tasa de 68.39 ladridos/minuto (6-21 rango, 4.2 SD, n=28) y pudo mantenerse ladrando por más de 40 minutos, acortando sus intervalos entre ladrido con promedio de 0.47seg. (0.29-0.78 de rango, 0.08 SD, n=38). Reconocimos dos patrones de ladridos en esta especie. El primer tipo de ladrido es un “uh” usualmente compuesto por dos bandas sonoras, aunque pueden llegar a siete, con máxima frecuencia de 1.02 kHz, la cual considero un sonido agudo

(Fig. 2). Este sonido es repetido con una tasa de 1 a 1.5/seg., y es utilizada como una señal de alarma en presencia de un macho intruso, fuego, cazadores, perros o nuestra propia presencia. El segundo tipo de ladrido es un “uh” compuesto por dos bandas con intervalos de 0.41seg. (0.23-0.55 de rango, 0.07 SD, n=20). Para este tipo de ladrido, las emisiones son separadas en bloques de 5 a 6 “uh”, con un silencio de intervalo de 3.9 seg., en promedio, y periodos más largos que oscilan en los 5 a 6 seg., normalmente precediendo a un coro o simplemente interrumpido por un “uh” en medio del bloque de ladridos (~3 a 6 seg., por silencio entre cada bloque de ladridos). En este tipo de ladrido, las primeras tres bandas descenden en forma de una pirámide en el espectrograma (Fig. 2). Para estos ladridos de tipo 2, es posible encontrar prolongaciones en las bandas que ayudan a precipitar los coros. La mayoría de estas prolongaciones dentro de los ladridos tipo 2, son sonidos agudos, producidos por hembras dentro del grupo (Fig. 3).

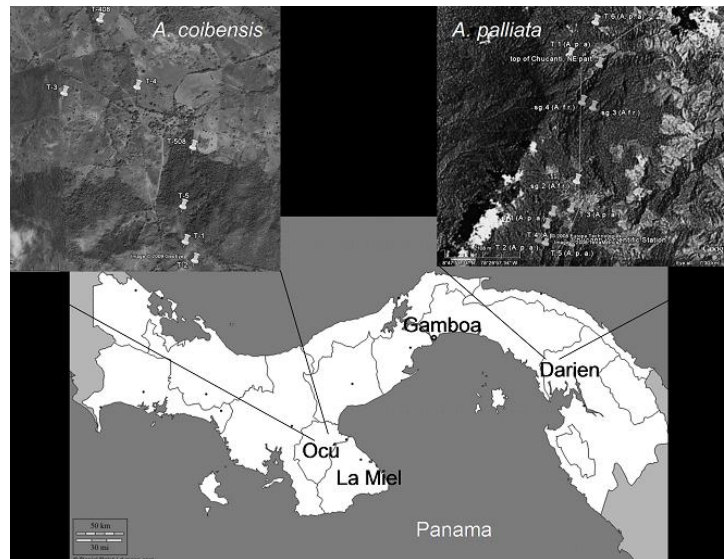


Fig. 1. Localización de *A. coibensis* y *A. palliata*.

Descripción de los coros de amanecer y de atardecer de *A. coibensis*

Los coros de amanecer comenzaron con el grupo más numeroso en un coro corto, seco y tajante (Fig. 3). Normalmente son dos períodos

marcados de interacción de coros, los primeros comienzan entre las 04:00-05:00 hrs., y el segundo periodo una hora más tarde entre las 05:40-06:30 hrs. Los coros producidos en Azuero son mayormente de inicio y final del día, y no es muy común la vocalización del medio día como la realizan los monos aulladores del resto de Panamá (Ej. Gamboa y Parque Nacional Soberanía). Los coros de amanecer en Azuero son de un promedio de 5.8 bandas de frecuencia entre un rango de 2 a 10 bandas, (2.4 SD, n=27), con una duración promedio de 5.9 seg. (2.5-18 seg. de rango, 4.1 SD, n=27) (Fig. 4). Los coros de atardecer presentan variaciones en su hora de iniciar entre las 17:40 a las 18:00 hrs. El promedio de los coros de atardecer son de 7.3 bandas de frecuencia (4 a 10 de rango, 1.8 SD, n=8) y una duración de 5.5 seg. (2 a 11 de rango, 2.9 SD, n=8).

Alouatta palliata

Se logró 20 coros de excelente calidad para esta especie, así también 40 secuencias de ladridos. *A. palliata* presentó 5 a 10 bandas remarcables (Fig. 4 y 5). Fue característico el obtener más de 5 bandas de frecuencia en sus ladridos y coros. Las frecuencias bajas fueron de 0.42 kHz (0.33 a 0.46 de rango, 0.05 SD, n=7) y altas de 5.17 kHz (5.0 a 5.26 de rango, 0.1 SD, n=4).

Ladridos de *A. palliata*

Se obtuvo dos patrones de ladridos para *A. palliata*. El primero es un “uh” repetitivo de 9.3 bandas (8-10 de rango, 0.8 SD, n=262), siendo fuertes en el primero, segundo y cuarto tono con frecuencias de 0.37 kHz (0.33-0.42 de rango, 0.02 SD, n=5), el segundo de 0.88 kHz (0.83-0.91 kHz, 0.03 SD, n=5), y el cuarto de 2.1 kHz (2.1-2.2 de rango, 0.03 SD, n=5) (Fig. 2). Frecuencias de estas bandas fueron en los siguientes ordenes ascendentes: 1) 0.37 kHz, 2) 0.88 kHz, 3) 1.4 kHz, 4) 2.1 kHz, 5) 3.2 kHz, 6) 3.5 kHz, 7) 4 kHz, 8) 4.6 kHz, and 9) 5.0 kHz (Fig.2 y 3). Los ladridos fueron fuertes con bajos tonos, y de largas repeticiones con 1.6 ladridos/seg. (11-34 de rango, 6.4 SD, n=27), e intervalos de 0.34 seg. (0.23-0.58 seg. de rango, 0.08 SD, n=15). La duración fue de más de tres minutos y dependiendo de su actividad, iba disminuyendo en tiempo entre cada ladrido. El segundo ladrido fue consistente en un “uh” con la misma cantidad de bandas de frecuencias encontradas en el primer patrón de ladrido, pero agrupado en bloques de 17.3 ladridos (9-28 rango, 6.8 SD, n=9), con intervalos

de silencio con un promedio de 3.5 seg. (0.9-6.7, 1.8 SD, n=8). Bandas sin prolongación ni alaridos de las hembras fueron reportadas en estos resultados. (Fig. 2 y 3).

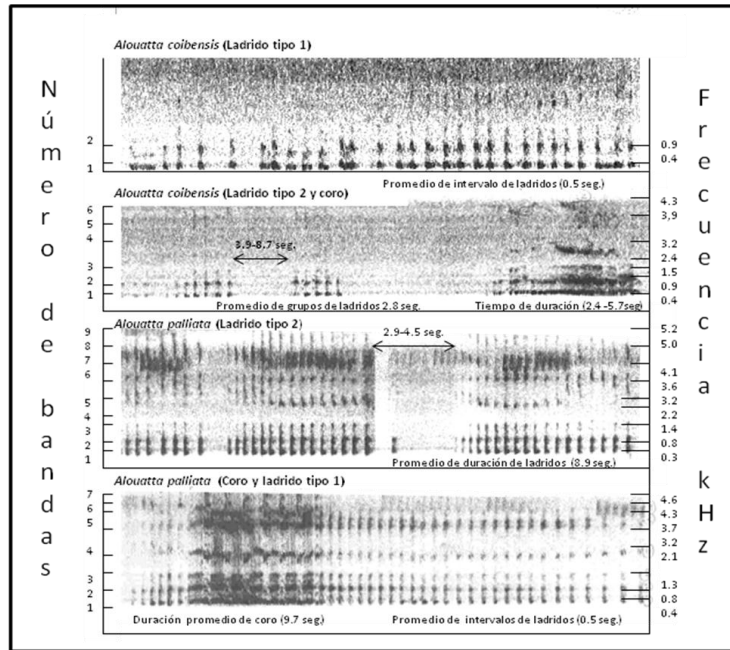


Fig. 2. Espectrograma presentando los dos tipos de ladridos y coros de *Alouatta coibensis* (grupo no-palliata) y *Alouatta palliata* (grupo palliata).

Coros de amanecer y atardecer de *A. palliata*

Los coros de amanecer en *A. palliata* comenzaron entre las 05:20-05:30 hrs., y dejaron de ser escuchados a las 07:30 hrs. *A. palliata* normalmente evitaba emitir fuertes aullidos si hubiera una lluvia torrencial, o cuando la temperatura bajaba a menos de 29 °C. La mayor parte del tiempo, los aulladores comenzaron sus aullidos por segunda vez a las 10:00 hrs (cinco horas después de la salida del sol), y también libraron batallas de coros con grupos vecinos de gran tamaño, mientras que los grupos pequeños evitaron entonar coros al mismo tiempo pasando casi desapercibidos. Los aulladores fueron activos en casi todos los días soleados, algunas veces con vocalizaciones extra a lo largo del día posiblemente a causa de la interacción con grupos de monos arañas negros *Ateles fusciceps rufiventris*, los cuales fueron altamente expresivos con sus constantes llamadas a todas horas del día.

Los coros del amanecer para *A. palliata* obtuvieron un promedio de 8.1 bandas, marcadas de 4-10 de rango, 0.8 SD, n=7, con períodos de duración de 8.2 seg. (4.3-12.5 seg. de rango, 2.9 SD, n=7). Los coros fueron sincronizados con prolongaciones cortas en las bandas de frecuencia y reverberaciones entre ladridos repetitivos de tipo 1 (Fig. 3). La participación de las hembras también fue común pero no marcado como en *A. coibensis* (Fig. 3). En estos la hembra también jugó un papel importante en la estimulación del inicio y final de las batallas de coros. Para estos eventos, las llamadas de las hembras obtuvieron un promedio de duración de 1.4 seg. (0.9-1.8 de rango, 0.4 SD, n=3) (Fig. 3).

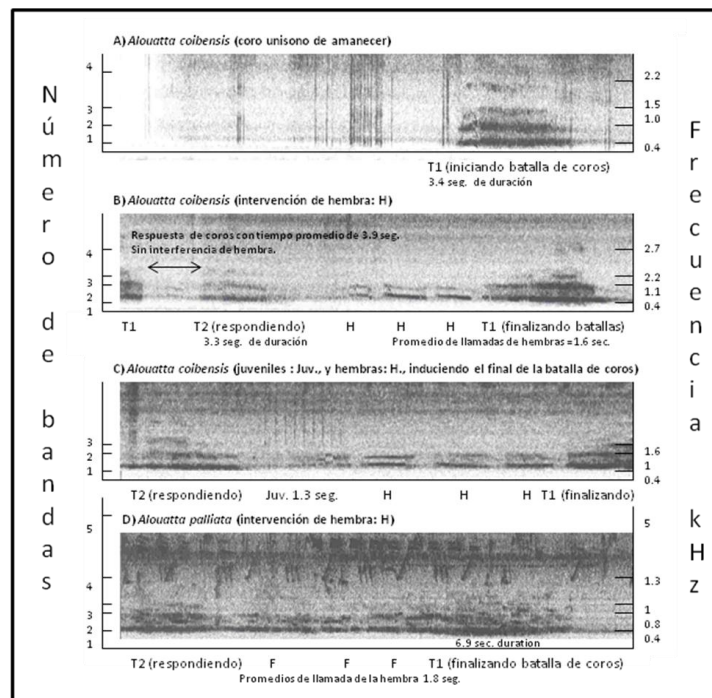


Fig. 3. El espectrograma muestra diferencias entre el sonido ambiental al tiempo de la grabación. Diferencias entre las expresiones de los coros vocalizados entre *A. coibensis* y *A. palliata*: A) Coro de amanecer *A. coibensis*, B) Coro regular de batalla entre dos grupos *coibensis*, C) Coro regular de batalla entre dos grupos *coibensis* y alaridos de hembra influenciando la respuesta del grupo D) Situación similar de alaridos de hembra influenciando los coros de *palliata*. Cigarras y *Turdus grayi* vocalizando (1.3-5 kHz).

DISCUSIÓN

La vocalización en los monos aulladores ha sido analizada en diferentes perspectivas para describir la estructura de sus llamadas (Carpenter, 1934; Baldwin & Baldwin, 1976; Eisenberg & Morton, 1978), coordinación de sus tropas (Boinski & Campbell, 1995), espectrogramas (Whitehead, 1995), tasa de coros de amanecer por períodos (Cornick & Markowitz, 2002), respuestas a depredadores (Gil-da-Costa *et al.*, 2003; Asensio & Gómez-Marín, 2002), comportamiento y defensa (Wich & Nunn, 2002; Teixeira da Cunha & Jalles-Filho, 2007), reproducción y territorialismo (Kitchen, 2004), entre otras. El uso de bandas de frecuencias para analizar coros y ladridos por patrones de acústica, no ha sido comunmente utilizado para analizar vocalizaciones de primates no-humanos (pero véase Galler, 1967). Aunque algunas de las frecuencias y bandas podrían ser imperceptibles en el espectrograma dado la topografía del habitat, fragmentación del bosque y humedad, se ha podido obtener información importante para determinar patrones de bandas de frecuencia para cada especie. Es remarcable para análisis posteriores a nivel de vocalización, utilizar equipos similares con alta calidad y realizar las grabaciones a iguales distancias y parámetros que el utilizado en este estudio. Nuestros resultados demuestran que *A. coibensis* y *A. palliata* parecen similares en sus patrones de ladridos y expresiones de coros, con una tendencia fuerte a lo que fue el grupo *palliata* descrito por Whitehead (1995). Sin embargo, la cantidad de sus bandas de frecuencias en las vocalizaciones difieren en composición. *A. coibensis* expresó 2-7 bandas en sus ladridos, mientras que *A. palliata* obtuvo 5-10, así también ambos comparten los mismos tipos de ladridos en términos de defensa y espacio. Las bandas altas de frecuencias en *A. palliata* habrían sido reportadas anteriormente de 6 kHz y fué eventualmente detectada para momentos de tensión del animal en sus actividades (Ej., presencia de depredadores y defensa) (Baldwin & Baldwin, 1976). La mayor similitud entre *A. coibensis* y *A. palliata* cae en que presentan los mismos tipos de ladridos (ladrido tipo 1 y tipo 2 descritos en este estudio) y su similitud en la primera banda de frecuencia (la más baja) la cual arrojó diferencia no significativa ($t=1.93$, $d.f.=13$; $0.05 < p < 0.07$). Aunque similares en éstas variables, los espectrogramas revelaron una diferencia significativa entre sus segundas bandas de frecuencia ($t= -1.32$; $d.f.=12$; $0.05 < p < 0.2$), como bien en su número total de armónicos

detectados ($t=1.64$; $d.f.=6$; $0.15 < p < 0.05$) (Fig.4 y 5). Los intervalos entre ladridos fueron de 0.41 seg., para *A. coibensis* mientras que *A. palliata* obtuvo 0.34 seg., aunque ambos pueden variar dependiendo del tipo de ladrido descrito en los resultados. Así, para los ladridos de tipo 2, las emisiones fueron separadas por bloques diferentes con grupos de ladridos de 5 a 6 “uh” con tonos ascendentes y descendentes para *A. coibensis*. Contrario a esto *A. palliata* presentó bloques más largos con promedios de 17.3 ladridos por bloque, sin presencia de tonos ascendentes y descendentes, y con intervalos de silencio entre bloques de al menos 3.5 seg. Es importante notar que no hubo mezcla de sonidos de hembras en los ladridos de machos, ó al menos los ladridos de *A. palliata* fueron más graves en tono que el sonido armonioso de los *A. coibensis*, los cuales presentaron mayor variación en sus frecuencias de ladridos. *A. coibensis* presentó un promedio de duración en coros de 5.9 seg., mientras que *A. palliata* obtuvo duración de 8.2 seg. Es importante notar que los coros de amanecer de *A. coibensis* comenzaban más temprano que los de *A. palliata*, y en ambos patrones de coros las hembras jugaron un papel en la estimulación a los coros, tanto en períodos de respuesta, aceleración como también en finalización de las batallas grupales. La influencia de hembras en la actividad de coros había sido reportada en el pasado para *A. palliata*, solamente como una observación anecdótica en la Isla de Barro Colorado, Panamá por Baldwin & Baldwin (1976), y para *A. pigra* en Belize por Kitchen (2004). Por la amplitud de los coros y la intervención de las hembras encontrado en este estudio, mis resultados podrían apoyar la hipótesis de Carpenter (1934) y Altmann (1959), quienes propusieron que las respuestas de los coros en monos aulladores son relacionadas a la accesibilidad de las hembras a un grupo, adquisición de alimentos y determinación de espacio grupal, y podría también explicar el corto tiempo de duración y baja repetición de ladridos por bloques encontrados en *A. coibensis* comparado con aquellos de *A. palliata* si observamos las diferencias en sus composición grupal y el paisaje en el que viven. Los coros extremadamente fuertes han sido considerados en previos estudios como de alta importancia, ya que estos ofrecen mayor probabilidad de supervivencia para los vastagos de las hembras de un grupo, dependiendo del número de machos adultos en el mismo (Treves, 2001; Teixeira da Cunha & Jalles-Filho, 2007). *A. coibensis* también presentó diferencias entre sus coros de amanecer y de atardecer. Este

último fué de mayor número de bandas de frecuencia y de mayor duración para *A. coibensis*, lo cual pudo haber sido relacionado a una delineación territorial dado el paisaje fragmentado, misma conclusión encontrada en Belize con los monos aulladores *A. pigra* (Horwich & Gebhard, 1983). Otras emisiones de ladridos a horas de la noche (00:24 hrs.) fueron obtenidas para *A. coibensis* durante las lunas llenas, pero esto está más relacionado a la actividad de cacería que se vive en el área de Azuero, en donde se practica la caza aprovechando la claridad lunar, igual observaron Baldwin & Baldwin (1976) y Geissmann (2003). *A. palliata* mostró una tasa alta de ladridos y actividad de coros durante el día mientras los monos arañas vocalizaron en el bosque de Chucantí, Darién, resultados que contradicen las observaciones de Whitehead (1989) en donde se encontró que los monos aulladores tienden a disminuir sus actividades vocales al ser simpátricos con monos arañas.

Otras evaluaciones para las demás especies del Género *Alouatta*

Según nuestra evaluación a las grabaciones facilitadas por el Museo de Historia Natural de Florida (FMNH), en relación a otras especies de monos aulladores del Neotrópico, las especies de aulladores se agruparon por su banda 1 en *A. caraya*, *A. palliata* y *A. belzebul* como un grupo en común, mientras que *A. seniculus*, *A. coibensis* y *A. fusca* compartieron el segundo grupo relacionado, quedando alejado el *A. pigra*. El mono aullador con mayor banda de frecuencia tanto en coros como en ladridos fue el *A. pigra* con 13 bandas y una frecuencia de 5.06 kHz para un coro regular, seguida por *A. caraya* con 11 bandas. Existen posibles diferencias en estas bandas que podrían ser utilizadas en términos de taxonomía para relacionar especies cercanas filogenéticamente pero se necesitará más grabaciones y estudios específicos para cada una de estas especies. El estudio de la anatomía auditiva y los órganos fonadores de cada especie, así como la influencia de las bandas de frecuencia sonoras podrían ayudar a comprender mejor los mecanismos de comunicación entre Primates no-humanos y estos a su vez ayudar en planes de conservación. (Cuadro 2).

Conservación e influencias antropogénicas en la vocalización de los monos aulladores

Los asentamientos humanos cercanos a las poblaciones de aulladores pueden estar interfiriendo en su comportamiento, sobre todo en la tasa de vocalización. Para este estudio, los habitats fueron más que todo fragmentos de bosque y los grupos estuvieron distribuidos en parches boscosos, interconectados con cercas vivas y bosque de galería. Para estas poblaciones de aulladores, los encuentros con el ser humano son frecuentes, dado que viven alrededor de potreros y fincas de cultivos (sobre todo en Azuero). Los monos aulladores no siempre responden a una alteración exterior con ladridos tipo 1, sino que muchas veces evitan la atención de observadores quedando en silencio. Otros aulladores por el contrario son estimulados a emitir coros al sentir la vibración de los vehículos pesados que transitan en lugares cercanos a carreteras, puentes y árboles en donde descansan. Estimulación de ladridos de aulladores por actividad de perros de cacería y seres humanos podrían acelerar los rangos normales de emisión de ladrido tipo 1 con alta probabilidad de crear tensión, a lo cual, su ladrido podría incluso ser extendido por más de una hora. Es conocido que el acto de emitir ladridos es demandante en energía, a su vez que los monos aulladores son animales que requieren gran parte de su tiempo (50% en *A. coibensis*) para realizar un metabolismo adecuado y mantener la energía necesaria para sus otras actividades. Tomando esto en consideración, es importante reconocer que la fragmentación y actividad antropogénica no solo atenta contra el gasto energético de los aulladores, sino también promueve falsas interpretaciones de comunicación intragrupal, la cual incluye a su vez señales de ubicación de grupos, y de estructura grupal. La alta actividad defensiva podría provocar incremento en agonismo intragrupal, deficiencia de natalidad, y repercusión en la gestación de los aulladores entre otras anomalías.

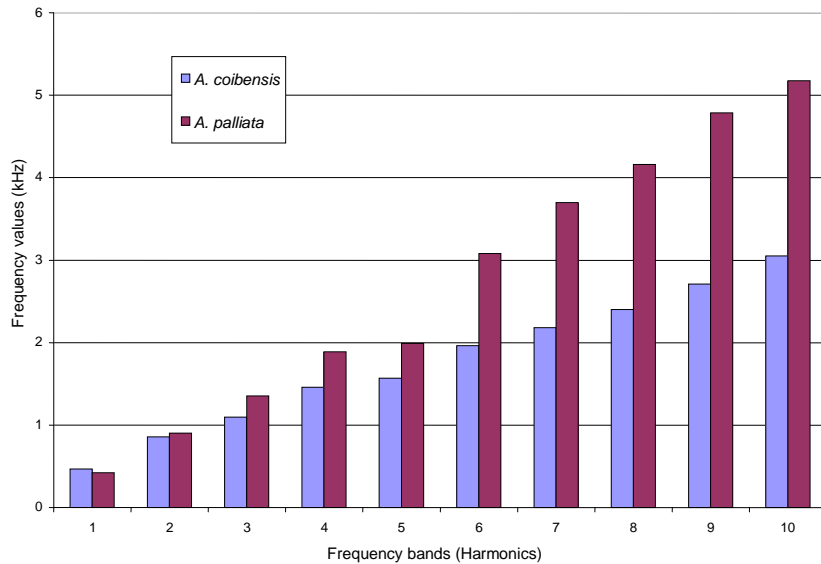


Fig. 4. Variación en kHz de la intensidad en la emisión de los coros de amanecer entre *A. coibensis* y *A. palliata*.

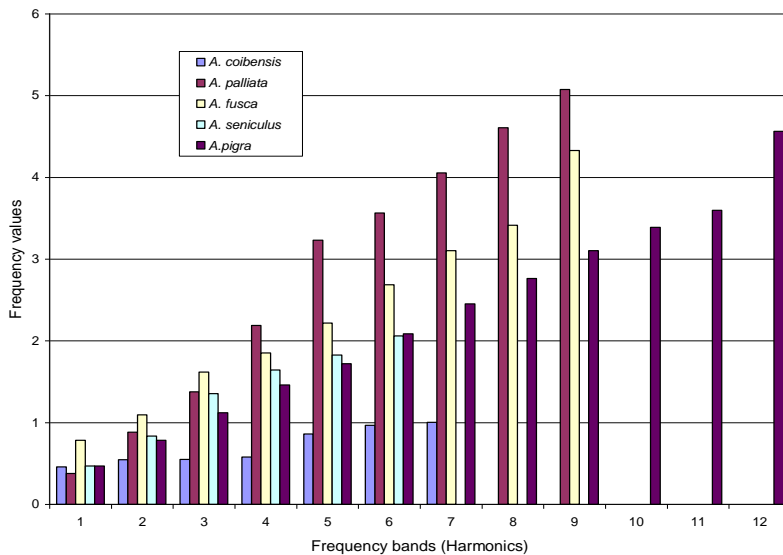


Fig. 5. Frecuencias de ladrillos obtenidas del análisis de espectrograma a cinco especies de monos aulladores. En la gráfica, *A. fusca* y *A. palliata* parecen tener similitudes en intensidad y número de bandas, *A. seniculus* presenta pocas bandas a diferencia del resto de los aulladores, *A. pigra* ostenta mayor número de bandas y *A. coibensis* el menor valor de intensidad en sus bandas de frecuencia sonora.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Tom Webber, por el apoyo logístico y de redacción en este proyecto, así también al Museo de Historia Natural de Florida. También a John Burt por facilitar el programa de Syrinx para analizar los espectrogramas, a James Whitehead, Chuck Cichra, y Wanda Garfield por el apoyo revisando el manuscrito. Se agradece a Ivelisse Ruiz-Bernard, Somaly Silva, Valeria Franco, Glenis De León, Yarelis González, y Anastasio González. Así también a Guido Berguido y David Menguisama, por su ayuda en la colecta de datos en la zona de Azuero, Darién y Gamboa. Especial agradecimiento a Juan Carlos Serio Silva y Fernando González-García del Instituto de Ecología AC, Xalapa, Veracruz, México, por sus comentarios al manuscrito. Este proyecto fue patrocinado por Idea Wild, Primate Conservation Inc., Advantage Tour Panama, y fondos personales.

REFERENCIAS

Altmann, S. A. 1959. Field observations on a howling monkey society. *J. Mammal.* 40:317-330.

Asensio, N. & F. Gómez-Marín. 2002. Interspecific interactions and predators avoidance behavior in response to Tayra (*Eira barbara*) by mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*). *Primates* 43: 339-341.

Baldwin, J.D. & J.I. Baldwin. 1976. Vocalizations of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in southwestern Panama. *Folia Primatol.* 26: 81-108.

Becker, M.L., E.H. Buder & J.P. Ward. 2003. Spectrographic description of vocalizations in captive *Otolemur garnettii*. *Int. J. Primatol.* 24:415-446.

Boinski, S. & A.F. Campbell. 1995. Use of trill vocalizations to coordinate troop movement among white-faced capuchins a 2nd field test. *Behaviour* 11-12:875-901.

Brockelman, W. & R. Ali. 1987. Methods for surveying and sampling forest primate populations. In: Marsh, CW, Mittermeier RA, Alan RL (eds). Primate Conservation in the Tropical Rain Forest, New York, pp 23-62.

Carpenter, C.R. 1934. A field study of the behavior and social relations of howling monkeys (*Alouatta palliata*). Comp. Psychol. Monogr. 10:1-168.

Chivers, D.J. 1969. On the daily behavior and spacing of howling monkey groups. Folia Primatol 10:48-102.

Cornick, L.A. & H. Markowitz. 2002. Diurnal vocal patterns of black howler monkey (*Alouatta pigra*) at Lamanai, Belize. J. Mammal. 83:159-166.

Cowlishaw, G. & R. Dunbar. 2000. Primate Conservation Biology. The University of Chicago Press, USA.

Eisenberg, J.F. & E.S. Morton. 1978. Comparison of the long call in two species of *Alouatta*. National Zoological Park. Smithsonian Institution, Washington, D.C.

Eisenberg, J.F. 1976. Communications mechanisms and social integration in the black spider monkey *Ateles fusciceps robustus* and related species. Smithson. Contrib. Zool. 213: 1-108.

Gannon, W.L. & M.S. Foster. 1996. Recording mammal calls. In: Wilson DE, Cole FR, Nichols, J.D., Rudran, R., Foster, M.S. (eds). Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Mammals, Smithsonian Institution Press, Washington, pp 311-326.

Galler, S.R. 1967. Marine bio-acoustic- the bridge between “useless” research and applied information. In: Tavolga WN (ed). Marine Bio-Acoustics, proceedings of the second symposium on marine bio-acoustics held at the American Museum of Natural History, New York. pp. 1-6.

Geissman, T. 2003. Tape-recording primate vocalizations. In: Setchell, J.M., Curtis, D.J. (eds). Field laboratory methods in primatology. pp 228-238.

Gil-da-Costa, R., A. Palleroni, M.D. Hauser, J. Touchton & J.P. Kelley. 2003. Rapid acquisition of an alarm response by a neotropical primate to a newly introduced avian predator. Proc. R. Soc. Lond. B. 270:605-610.

Horwich, R.H. & K. Gebhard. 1983. Roaring rhythms in black howler monkeys (*Alouatta pigra*) of Belize. Primates 24:290-296.

Jones, C.B. & T. van Cantfort. 2007. A schema for multimodal communication applied to male mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*). Folia Primatol. 78:166-185.

Kitchen, D.M., R.M. Seyfarth, J. Fischer & D.L. Cheney. 2003. Loud calls as indicators of dominance in male baboons (*Papio cynocephalus ursinus*). Behav. Ecol. Sociobiol. 53:374-384.

Kitchen, D.M. 2004. Alpha male black howler monkey responses to loud calls: effect of numeric odds, male companion behaviour and reproductive investment. Anim. Behav. 67:125-139.

McComb, K. & S. Semple. 2005. Coevolution of vocal communication and sociality in Primates. Biol Letters 1:381-385.

Méndez-Carvajal, P.G., I. Ruiz-Bernard, G. Berguido, & R. Aizprúa. 2010. Estudio poblacional de primates en la Reserva Chucantí, provincia del Darién, Panamá. Mesoamericana 14(2): 48.

Méndez-Carvajal, P.G. 2008. Distribution and conservation status of Azuero endemic primates, Azuero Peninsula, Panama. Master's Dissertation, Oxford Brookes University, UK, Oxford.

Méndez-Carvajal, P.G. 2005. Population study of Azuero howler monkey (*Alouatta palliata trabeata*), Herrera, Republic of Panama. Neotrop. Primates 13: 1-6.

- Mitani, J.C. & Stuht, J. 1998. The evolution of nonhuman loud calls: Acoustic adaptations for long-distance transmission. *Primates* 39:171-182.
- Moynihan, M.H. 1967. Comparative aspects of communication in New World primates: adaptive. In: Morris, D. (ed). *Primate Ethology*. Aldine Publishing Co., Chicago, Illinois. pp 236-266.
- Oliveira, D.A.G. & Ades, C. 2004. Long-distance calls in Neotropical Primates. *An Acad. Bras. Cienc.* 76:393-398.
- Riley, E.P. 2005. The loud call of the sulawesi tonkean macaque, *Macaca tonkeana*. *Trop. Biodivers.* 8:199-209.
- Sekulic, R. & D.J. Chivers. 1986. The significance of call duration in howler monkeys. *Int. J. Primatol.* 7:183-190.
- Sekulic, R. 1982. The function of howling in red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Behaviour* 81:38-54.
- Teixeira da Cunha, R.G. & Jalles-Filho, E. 2007. The roaring of southern brown howler monkeys (*Alouatta guariba clamitans*) as a mechanism of active defense of borders. *Folia Primatol.* 78:259-271.
- Treves, A. 2001. Reproductive consequences of variation in the composition of howler monkey (*Alouatta spp.*) groups. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 50:61-71.
- Whitehead, J.M. 1995. Vox Alouattinae a preliminary survey of the acoustic characteristics of long-distance calls of howling monkeys. *Int. J. Primatol.* 16:121 – 144.
- Whitehead, J.M. 1989. The effect of the location of a simulated intruder on responses to long-distance vocalizations of mantled howling monkeys, *Alouatta palliata palliata*. *Behaviour* 108: 73-103.
- Whitehead, J.M. 1987. Vocally mediated reciprocity between neighboring groups of mantled howling monkeys, *Alouatta palliata palliata*. *Anim. Behav.* 35:105-117.

Whitehead, J.M. 1985. Long-distance vocalizations and spacing in mantled howling monkeys, *Alouatta palliata*. Doctoral dissertation, University of North Carolina, Chapel Hill.

Wich, S.A. & C.L. Nunn. 2002. Do male “long-distance calls” function in mate defense? A comparative study of long-distance calls in primates. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 52:474-484.

Wilden, I., H. Herzel, G. Peters & G. Tembrock. 1998. Subharmonic, biphonation, and deterministic chaos in mammal vocalization. *Bioacoustics* 9:171-196.

Recibido abril de 2010, aceptado enero de 2011.