

01985



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

**PROGRAMA DE MAESTRIA Y DOCTORADO EN PSICOLOGIA
NEUROCIENCIAS DE LA CONDUCTA**

**VARIACIONES DEL PERIODO DE REPOSO-ACTIVIDAD DEL MONO
ARAÑA Ateles Geoffroyi, RELACIONADOS CON CAMBIOS DIARIOS,
LUNARES Y ANUALES**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE :

DOCTOR EN PSICOLOGIA

P R E S E N T A :

JAIRO IGNACIO MUÑOZ DELGADO

DIRECTORA DE TESIS:

DRA . MARIA ASUNCION CORSI CABRERA

TUTORES:

DR. CARLOS SERRANO SANCHEZ

PROF. DR. HANS G. ERKERT

MEXICO, D.F.

NOVIEMBRE 2004.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

La tierra era el centro del mundo. Por encima de ella había trece cielos en los que moraban los dioses y los astros, y por debajo, el inframundo se componía de nueve pisos en los que habitaban diversas fuerzas, gobernadas por Mictlantecuhtli (Señor del lugar de los muertos) desde el piso inferior. El sol salía por el este e iba ascendiendo por los distintos pisos hasta llegar al cenit o mediodía. Entonces comenzaba a bajar para adentrarse en el inframundo, al oeste. Mientras iba haciendo su recorrido por los nueve pisos, la noche se apoderaba de la Tierra.

**Mito mexica
México**



Así debe ser el infinito: Luz en medio de una noche estrellada
Oleo sobre lienzo Carlos Jacanamijoy, 2003

Creían que en el principio de los tiempos el mundo estaba sumergido en tinieblas. Un ser supremo retenía la luz y súbitamente empezó a emitir los primeros rayos y dio principio a la creación haciendo que unas aves negras surcasen los espacios repartiendo aire luminoso por sus picos. El mismo ser omnipotente creó el sol, la luna, las estrellas y todo cuanto existe. El sol o Sua y su esposa la luna o Chía, fueron objeto de rendida veneración. El primero era el padre de la vida y como tal regalaba alegría, fecundidad, bienestar. La luna con su pálida faz les inspiraba emoción sagrada, amor, encanto ante los fenómenos de la naturaleza.

**Mito Chibcha
Colombia**

Indice

	Página
1. Ritmos biológicos	1
1.1 Anatomía funcional del hipotálamo (H), región pineal (RP) y sustancia reticular ascendente (SRA)	2
1.2 Señales que sincronizan o que modulan	6
1.3 Zeitgeber	8
1.4 Enmascaramiento	8
1.5 Aspectos metodológicos	9
2. El mono araña <i>Ateles geoffroyi</i>	12
2.1 Hábitat	13
2.2 Alimentación	14
2.3 Reproducción	14
3. Ritmos circadianos de actividad motriz del mono araña	16
3.1 Introducción	16
3.2 Material y métodos	17
3.2.1 Sujetos	17
3.2.2 Diseño experimental	18
3.2.2.1 Experimento en LL libre corrimiento (<i>free-running</i>)	18
3.2.2.2 Experimento en LO natural	18
3.2.3 Registro	19
3.2.4 Análisis de datos	20
3.3 Resultados	21
3.4 Discusión	24
4. Parámetros astronómicos, meteorológicos y ritmos de reposo-actividad en el mono araña. Un análisis de 6 meses: equinoccio de otoño-primavera	27
4.1 Introducción	27
4.2 Métodos	31
4.2.1 Sujetos y lugar de estudio	31
4.2.2 Métodos de registro y procedimiento	33
4.2.3 Recolección de datos y evaluación	33
4.2.4 Factores ambientales	34
4.2.5 Estadísticas	36
4.3 Resultados	39
4.3.1 Patrones de actividad	39

4.3.2 Correlación entre los parámetros conductuales y las variables astronómicas y meteorológicas	40
4.3.2.1 Clima y estado del cielo	43
4.3.3 Período de reposo-actividad con relación a la interacción con humanos	45
4.4 Discusión	47
4.4.1 Ciclo natural de luz-oscuridad	49
4.4.2 Factores climáticos	50
4.4.3 Rutina de cuidadores	51
5. Parámetros astronómicos, meteorológicos y ritmos de reposo-actividad del mono araña. Un análisis de la estación de secas con la estación de lluvias y del ciclo lunar	53
5.1 introducción	53
5.2 Métodos	58
5.2.1 Sujetos y lugar de estudio	58
5.2.2 Recolección de datos y evaluación	58
5.2.3 Factores ambientales	59
5.2.4 Estadística	61
5.3 Resultados	61
5.3.1 Patrones de actividad	61
5.3.2 Variables astronómicas, meteorológicas y parámetros conductuales	64
5.3.2.1 Astronómicas	64
5.3.2.2 Meteorológicas	65
5.3.3 Diferencias del ritmo de reposo-actividad con relación a las estaciones de secas y de lluvias	65
5.3.4 Efectos del ciclo lunar	67
5.3.4.1 Variaciones en 11 meses (n = 3)	67
5.3.4.2 Variaciones en 6 meses (n = 5)	70
5.4 Discusión	72
5.4.1 Variables astronómicas, meteorológicas y parámetros conductuales	72
5.4.2 Diferencias del ritmo de reposo-actividad con la estación de lluvias y la de secas	74
5.4.3 Variaciones del ritmo de reposo-actividad con relación al ciclo lunar	75
6. Discusión general	77
Bibliografía	81

AGRADECIMIENTOS

La presente investigación se realizó en las instalaciones del Departamento de Etología Psicobiología y Conducta, de la Subdirección de Neurociencias del Instituto Nacional de Psiquiatría Ramón de la Fuente, mi lugar de trabajo, y en el Centro de Primates del Instituto de Neuroetología de la Universidad Veracruzana.

A la doctora María Corsi Cabrera, directora de tesis, quien me brindó su apoyo, dedicación y paciencia, y al grupo de su laboratorio de Sueño de la Facultad de Psicología de la UNAM, por la empatía y por las agradables tardes de seminarios, donde el mecanismo de aprendizaje siempre se facilitó.

Agradezco de manera especial al Profesor Dr. Hans G Erkert, del Instituto de Zoología de la Universidad de Tuebingen, Alemania, por darme la oportunidad de aprender, durante mis estancias en su laboratorio. A su participación como tutor externo de este doctorado, y a la financiación parcial del proyecto, sin el cual no hubiera sido posible la realización de esta investigación.

Al doctor Carlos Serrano Sánchez por su disponibilidad, entusiasmo y reconocimiento a este trabajo.

Al doctor Miguel Angel Guevara del Instituto de Neurociencias de la Universidad de Guadalajara por su asesoría en la estadística.

A todos los sinodales, de quienes he venido aprendiendo a lo largo de este sendero llamado conocimiento.

A Raúl Cardoso por su valiosa colaboración en el diseño de las figuras.

A Graciela, Juanita, Male y Vicky, secretarías de la Subdirección de Neurociencias del Instituto Nacional de Psiquiatría, por su apoyo y paciencia.

A la tropa de monos y humanos de Catemaco.

La presente tesis se la dedico a Nuria, a mis papás,
mis hermanos y sus familias.

A la tropa de amigos en México

A la tropa de amigos en Colombia

A TODOS, MUCHAS GRACIAS

Resumen

Todos los animales presentan variaciones regulares en las funciones fisiológicas y conductuales. En diversas especies de primates se ha establecido la presencia de ritmos diarios, ultradianos, infradianos, anuales y/ o lunares. Sin embargo el uso de métodos focales de registro no provee información detallada de las variaciones hora-hora y/o día-día. Los estudios conductuales de campo sobre ritmos de actividad en primates, y los posibles efectos de modulación de variables del ambiente ya sea sincronizando y/o enmascarando la actividad conductual, han sido ignorados, entre otros, por las dificultades en la obtención de registros continuos. En este estudio, analizamos el patrón de actividad circadiano del mono araña *Áteles geoffroyi*, y la relación con los parámetros astronómicos y meteorológicos. El *Áteles* ha sido una de las especies del Nuevo mundo escasamente investigada con relación a ritmos biológicos.

Se seleccionaron 10 monos araña adultos, hembras y machos, de los cuales dos hembras y dos machos vivieron en condiciones de cautiverio exterior y fueron expuestos a un procedimiento experimental de libre corrimiento (*free-running*) para determinar la actividad circadiana. Los seis restantes, 3 hembras y 3 machos, vivían en condiciones seminaturales, expuestos a ciclos de luz-oscuridad, de temperatura ambiente y de humedad natural, así como a las variaciones naturales del estado del cielo y del clima. La actividad motriz se registró con acelerómetros actiwatch AW4 durante 11 meses, con un primer período de tiempo de registro de cinco meses en 1999 y seis meses en 2001-2002, con un intervalo de registro de 5 minutos. Los registros se analizaron con el programa PGRAPH para actogramas y periodogramas, y el POTENCOR para determinar picos de actividad. Adicionalmente se hicieron análisis usando el paquete estadístico SPSS, para correlaciones producto-momento de Pearson, regresión múltiple, t de Student, ANOVAs y F de Tukey, con una probabilidad de error de $p < 0.05$.

El conjunto de resultados se discute para cada capítulo y finalmente se presenta una discusión general en la que se destaca la importancia de hacer estudios en condiciones naturales y seminaturales con relación a las variaciones ambientales. Así mismo, se dilucida el papel que tales cambios juegan como zeitgeber y/o enmascaradores del ritmo circadiano. Dichos estudios, en conjunto con los de laboratorio, sirven como puente entre las investigaciones de cronobiología y de ecología de la conducta (a partir de la nueva subdisciplina denominada cronoecología conductual), aportando a su vez información valiosa para comprender las alteraciones en la fisiología y el comportamiento introducidas por adaptaciones temporales a los cambios ambientales. Desde otra perspectiva, este trabajo contribuye a demostrar que la actigrafía es una técnica no-invasiva y robusta para obtener datos duros acerca del período de actividad-reposo, pues permite el estudio de las relaciones entre las repercusiones generadas por condiciones artificiales de laboratorio y los factores ambientales que rodean cualquier organismo en condiciones naturales. Finalmente, se sabe que las variaciones conductuales en primates no-humanos y en el *Homo sapiens sapiens* están influidas no sólo por factores astronómicos y meteorológicos, sino también por las interacciones sociales tanto verbales como no-verbales, entre diadas y/o triadas, y las relaciones económicas y etnográficas (como las creencias, usos y costumbres). Es importante diseccionar esas variaciones y conocer cómo y de qué manera afectan los ritmos de actividad circadiana.

Abstract

All animals show regular variations in their physiological functions and behavioral activities. In different primate species, there have been established diel, ultradian, infradian, annual, and/or lunar rhythms. However, the use of focal sampling methods does not provide detailed information on hour-to-hour nor day-to-day variations. Behavioral field studies dealing with primate activity rhythms and their possible modulation by environmental variables (such as masking and/or synchronizing behavioral activity), had been often ignored because of the difficulties to obtain continuous records. In the present study, we assess the relation between astronomical and meteorological parameters and the spider monkey's (*Ateles geoffroyi*) activity pattern. Neotropical *Ateles* monkeys have only been scarcely investigated with respect to biological rhythms.

Ten adult spider monkeys were selected, of which two females and two males lived in outdoors captivity, and were exposed to a free-running experimental procedure to determine the circadian activity. The other six monkeys, 3 females and 3 males, were kept under semi-natural conditions, exposed to natural light, temperature, and humidity cycles, as well as to the natural variations of the sky state and weather. Motor activity was recorded for 11 months with AW4 actiwatch accelerometers, with the first recording period of five months in 1999 and six months in 2001-2002 (5-min intervals). Recordings were analyzed with the PGRAPH program for actograms and periodograms, and the POTENCOR program to determine peaks of activity. Additional analyses were done using the SPSS statistical package, for Pearson's product-moment correlations, multiple regression, Student t test, ANOVAs, and Tukey F test, with a $p < 0.05$.

Each set of results is discussed for every chapter, and finally there is a general discussion in which we outline the importance of doing studies in natural and semi-natural conditions with relation to the environmental variations. Likewise, there is explained the role that such changes play like zeitgeber and/or maskers of the circadian rhythm. The above mentioned studies, as a whole with those of laboratory, serve as a bridge between chronobiology and behavioral ecology researches (by the new subdiscipline called behavioral chronoecology), contributing also with valuable information to understand the alterations in the physiology and the behavior caused by temporary adjustments to the environmental changes. On the other hand, this work helps to demonstrate that actigraphy is a non-invasive and robust technology to obtain information about the rest – activity rhythm, since it allows the study of the relationship among the consequences of artificial lab conditions and the environmental factors that surround any organism in Nature. Finally, it is known that the behavioral variations in non-human primates and in the *Homo sapiens sapiens* are influenced not only by astronomic and meteorological factors, but also by the social both verbal and non-verbal interactions, between diads and/or triads, and the economic and ethnographic relations (as the beliefs, uses and customs). It is important to dissect these variations and to know how they affect the circadian activity rhythms.

Capítulo 1

Ritmos biológicos

En la vida diaria de los organismos vivos suceden hechos que se repiten con cierta frecuencia temporal necesaria para la supervivencia, por ejemplo los movimientos de diástole y sístole que determinan el ritmo cardiaco, la acción de inhalar y exhalar del ritmo respiratorio y/o, los cambios corporales de temperatura que ocurren a lo largo de las 24 horas. Todos estos eventos se originan dentro del organismo y no son susceptibles de ser controlados de forma voluntaria por el individuo o por otros eventos externos. Sin embargo existe un conjunto de actividades, también de origen endógeno, que en forma similar son indispensables para la subsistencia del individuo, pero que a diferencia de las anteriores, estas son modificadas por eventos externos del medio, por ejemplo el ritmo de reposo-actividad y el ritmo de sueño-vigilia que son regulados por el ciclo natural de luz-oscuridad, que ocurre en 24 horas.

Fue Franz Halberg en 1959 quien introdujo la palabra circadiano, del latín *circa* = cerca, y *dies* = día para caracterizar el sistema temporal que regula la sincronización de los procesos internos del organismo con los eventos diarios del ambiente (Moore-Ede y cols., 1982; Gruart y cols., 2002). Los ritmos circadianos han sido descritos en plantas y en animales, organismos que muestran variaciones regulares en la actividad conductual y en una amplia gama de las funciones.

Los ritmos son generados de forma endógena por los denominados "relojes biológicos" (Bünning, 1961/1973), estructuras en las que se expresan mecanismos especiales que los adaptan a los retos periódicos del ambiente.

Las oscilaciones biológicas más conspicuas y mejor estudiadas son los ritmos circadianos. Estos relojes o sistemas circadianos están determinados genéticamente, desarrollando una adaptación a la estructura diurna del tiempo que prevalece en el hábitat (Moore-Ede y cols, 1982, Erkert, 2003).

De acuerdo con la velocidad del período y su cercanía al valor del ciclo externo, actualmente se reconocen cuatro ritmos biológicos: los ritmos circadianos, circamareales, circanuales y circalunares, siendo el punto de referencia el circadiano. Una segunda clasificación los agrupa de acuerdo a la velocidad de oscilación así: los circadianos se presentan alrededor de las 24 horas como el ciclo de reposo-actividad y el ciclo de sueño-vigilia; los ultradianos cuyo período es menor de 24 horas, se presentan en ciclos de 30 minutos hasta 22 horas aproximadamente, como por ejemplo los ritmos de alimentación, algunos hormonales e incluso ciertas actividades perceptuales y conductuales, como la atención; y finalmente los ritmos infradianos cuyo período es mayor de 24 horas, es decir el ciclo es lento y ocurre en días o semanas o en el año, como el ciclo menstrual, algunos ciclos reproductivos, o los ciclos lunares (Gruart y cols, 2002).

1.1 Anatomía funcional del hipotálamo (H), región pineal (RP) y sustancia reticular ascendente (SRA).

Casi todas las funciones del organismo expresan ritmos circadianos. Todo indica que es el H donde se encuentra el mecanismo que coordina los relojes biológicos. El H pertenece al diencefalo, se encuentra en la parte inferoanterior del tálamo y está conectado con diferentes estructuras del sistema nervioso central, y de ahí influye en el resto del organismo (Escobar y Pimienta, 1994;

Chico-Ponce de León, 2003, figura 1). El H representa un centésimo del total del peso del encéfalo y muestra dimorfismo sexual, siendo más alargado el de los hombres que el de las mujeres. Se compone de varios núcleos, que se dividen, en el sentido anteroposterior en la parte supraóptica, la infundibular o tuberal y la mamilar, en la parte posterior. En la parte supraóptica que se localiza por detrás de la lámina terminal y por arriba del borde anterior del quiasma óptico, se encuentran los núcleos supraquiasmáticos (Escobar y Pimienta, 1994). Hay estudios en ratas que se les lesiona el núcleo supraquiasmático, y que apoyan la idea de esta estructura como el centro responsable de los ritmos biológicos (Kandel y cols., 1997, Moore-Ede y cols., 1982).

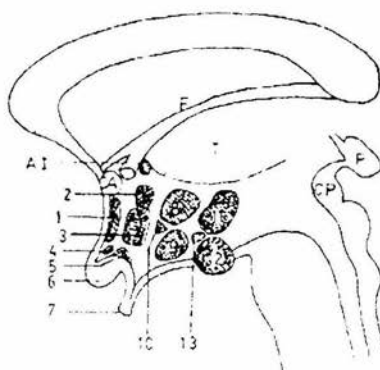


Figura 1. Posición anatómica del núcleo supraquiasmático. Cara medial de hipotálamo: A1: agujero interventricular F: Fornix T: tálamo P: pineal CM: comisura posterior 1: área preóptica 2: núcleo paraventricular 3: n. anterior 4: núcleo supraquiasmático 5: n. supraóptico 6: quiasma óptico 7: tallo pituitario 8: n. dorso medio 9: n. ventromedio 10: n. perforinical 11: n. posterior 12: n. gémini.

Desde el punto de vista anatómico, el núcleo supraquiasmático (NSQ) presenta diferencias importantes entre especies y el agrupamiento de las células también varía en la evolución. Está compuesto por un racimo de neuronas que anatómicamente y funcionalmente se dividen en tres: 1) un núcleo que descansa limítrofe al quiasma óptico y que consta de neuronas que producen polipéptidos intestinales vasoactivos (VIP) colocalizados con GABA, que reciben aferentes visuales y del rafe del cerebro medio, 2) una corteza que envuelve al núcleo, que contiene una gran población de vasopresina arginina (AVP) en su porción dorsolateral, y 3) una pequeña población de calretinina (CAR), neuronas dorsal y lateralmente, colocalizadas con GABA y que recibe entradas de regiones subcorticales y corticales no visuales y presentan una función reguladora del sistema circadiano. El NSQ tiene tres conexiones, una con la retina, que es sensible a la luz y que lo relaciona con el mundo exterior. Otra con la hojuela intergenicular, vinculada con la actividad neuronal interna, y finalmente una que logra el equilibrio interconectando la hojuela y la retina. El mecanismo total utiliza aproximadamente 16000 neuronas (Moore y cols., 2002). Estudios experimentales de lesión del NSQ han demostrado la participación de éste en la regulación del ciclo de sueño-vigilia en el mono ardilla *Saimiri sciureus* (Edgar y cols., 1993). Esto y otros experimentos de lesión del NSQ ratifica que en ausencia de esa estructura se desincroniza el ritmo de reposo-actividad (figura 2).

Finalmente se sabe que el núcleo supraquiasmático, contiene múltiples osciladores circadianos de células solas y su mecanismo oscilatorio intracelular comienza a ser conocido (Welsh y cols., 1995; Reppert y Weaver, 2001).

Recientemente se ha encontrado que este núcleo en mamíferos trabaja en conjunto con los núcleos ventrolateral y dorsomedial, con una función específica cada uno. Normalmente las dos partes funcionan juntas cuando están sometidas a un ritmo de 24 horas. Pero cuando se fuerza a la desincronización se observa una disociación de esta función (De la Iglesia y cols., 2004).

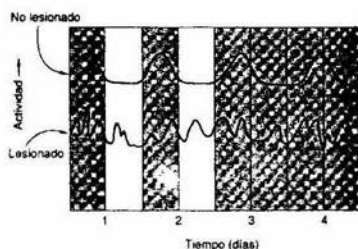


Figura 2. La lesión del núcleo supraquiasmático hace que el ritmo de actividad diaria en la rata se pierda. (figura tomada del libro de Kandell y cols., 1996, pp-667).

La vía más importante en la entrada de información al NSQ son la retina y el tracto óptico, llevando información acerca del ciclo de luz-oscuridad (Moore-Ede y cols., 1982). Esta información, además de la función intrínseca del núcleo supraquiasmático, con la importante producción de la hormona antidiurética (vasopresina), que se detiene con la información de luz que llega al núcleo, también será llevada a las regiones habenuares y condicionarán la suspensión de la producción de la melatonina, producida en la pineal (Csernus y Mess, 2003; Ebadi y Govitrapong, 1986; Isobe y Nishino, 2004; Haimov y Lavie, 1997). Esta hormona tiene un papel importante en la producción del sueño fisiológico, y en los ritmos circadianos al menos en mamíferos, ya que en

condiciones experimentales se ha encontrado que, ante cambios de pulsos de luz, la secreción de la melatonina no varía en aves (Csernus y Mess, 2003).

1.2 Señales que sincronizan o que modulan

La estabilidad del período del ciclo depende de la sincronización que ocurre con el medio, principalmente del ciclo de luz-oscuridad, que se relaciona con los movimientos de traslación y de rotación de la tierra alrededor del sol. Este movimiento tiene una duración de 365 días definiendo el ritmo anual, el de rotación de la tierra sobre su eje que ocurre cada 23.9 horas determina el ritmo circadiano, así como cada 12 horas el ritmo de las mareas, y el lunar que depende de la rotación de la luna alrededor de la tierra, con una duración de 29.5 días.

Todos los fenómenos astronómicos regulan el período de luz-oscuridad y son medidos con respecto al plano del horizonte, como la salida y puesta del sol, el crepúsculo matutino y vespertino, la duración del día solar, los eclipses solares. Estos fenómenos tienen una influencia directa sobre diversas actividades fisiológicas y conductuales de los organismos vivos, como el ciclo sueño-vigilia, el ciclo de reposo-actividad, la alimentación, etc.

Por ejemplo, se ha encontrado que en presencia de un eclipse de sol, los babuinos (Gil-Burmann y Beltrami, 2003) y los macacos (Luna-Villegas y cols., 1994), entre otros primates, presentan conductas de agrupamiento y de curiosidad, incluso los chimpancés atisban que ocurre algo en el medio ambiente y buscan el lugar de „origen“ del evento (Branch y Gust, 1986). Incluso en presencia de eclipses de luna se observan diferencias sutiles en la conducta (Donati y cols, 2001). Estas variaciones ocurren por los cambios

repentinos de luminosidad, y no por cambios de temperatura o de humedad (Gil-Burmann y Beltrami, 2003).

Desde la perspectiva astronómica, la luna que es un satélite natural de la tierra, presenta movimientos de rotación y traslación, cuya duración es de 29.5 días. Por la posición que guarda la luna con respecto a la tierra y a el sol, la luna tiene la función de espejo, esto es, que los rayos del sol son proyectados a través de la luna hacia la tierra, hace que esta se caracterice en cuatro grandes fases definidas por la intensidad de luz proyectada hacia la tierra y por la forma en que se le observa.

Cada una de las cuatro fases se caracteriza por guardar una posición con respecto al Sol y a la Tierra, lo que redundo en que el reflejo de luz hacia la Tierra varíe en ángulo y por ende la intensidad de luz reflejada presente variaciones que van desde el inicio del mes sinódico con el Novilunio (luna nueva), pasando por creciente, esto es cuando la luna alcanza un 50% de la superficie iluminada y adquiere la forma de la letra **D**. Continúa la fase de llena o Plenilunio, en donde el porcentaje de superficie iluminada es del 100%, para luego descender a Menguante, que es cuando la luna empieza a oscurecer y el 50% de superficie es iluminada, adquiriendo la forma de la letra **C**, para luego retornar al Novilunio.

Cada una de estas fases tiene una duración de 7 días 9 horas aproximadamente, y el cambio de una fase a otra es lento y progresivo (información obtenida del Observatorio Naval de los Estados Unidos de América (<http://aa.usno.navy.mil/data>)). Así como la actividad del sol, esta actividad cíclica de la luna se ha encontrado que también tiene influencia sobre

diversas actividades fisiológicas y conductuales de los organismos vivos, documentado básicamente en animales no primates.

1.3 *Zeitgeber*

Debido a la periodicidad producida por los sistemas de temporalidad circadiana (STC), que usualmente se desvían del período de las 24 horas del día, esos son sincronizados por fenómenos externos. Esto se logra por un mecanismo de fase activado por ciertas señales ambientales que ocurren con regularidad temporal llamados sincronizadores o *Zeitgeber* -término alemán- (Aschoff, 1960; Moore-Ede y cols., 1982).

Indiscutiblemente el *Zeitgeber* más potente es el ciclo diario de luz-oscuridad (LO). Sin embargo en ausencia de un sistema de LO, el ritmo de temperatura, el ruido periódico o el contacto social, pueden adquirir la función de *Zeitgeber* (Moore-Ede y cols, 1982; Erkert, 2003). Como criterios para determinar la existencia de un *Zeitgeber*, dado que en condiciones naturales existen múltiples señales en el tiempo, se deben estudiar los posibles sincronizadores en condiciones controladas. Con el objeto de demostrar que la oscilación de una variable del medio actúa como señal del sistema circadiano, debe cumplir con los siguientes criterios: 1. Ser una señal, 2. tener un período de control, 3. presentar una relación de fase estable y 4. presentar un control de fase (Moore-Ede y cols., 1982).

1.4 *Enmascaramiento*

Sin embargo, además de los efectos de sincronización (*Zeitgeber*) vía el STC, las variables ambientales, tanto geofísicas como biológicas usualmente tienen

también un efecto directo que reduce o incrementa la actividad de una o más variables fisiológicas y/o conductuales cíclicas resultando en un más o menos enmascaramiento del ritmo diario o circadiano (Aschoff, 1981).

Se ha descrito el enmascaramiento positivo y negativo. El positivo hace referencia al incremento de actividad producida por la luz en especies diurnas y por la oscuridad en especies nocturnas, y el negativo describe el decremento de la actividad por la oscuridad en especies diurnas y por la luz en especies nocturnas.

También se reconoce un enmascaramiento positivo y negativo paradójico, definido el positivo paradójico como el incremento de la actividad después de un incremento en la iluminación en animales nocturnos o un incremento de la actividad después de un decremento de la iluminación en animales diurnos, y el paradójico negativo es el decremento de la actividad después de un decremento de la iluminación en animales nocturnos o un decremento de la actividad después de un decremento de la iluminación en animales diurnos (Mrosovsky, 1999), fenómeno que se puede presentar en ciertas especies crepusculares, pero que está en duda en las especies diurnas.

1.5 Aspectos metodológicos

El estudio de los ritmos circadianos en condiciones semi-naturales o naturales ha sido problemático por aspectos metodológicos. En el caso de los primates los estudios desarrollados han sido fundamentalmente en primates en cautiverio con exposición a cambios del medio inducidos, es decir, artificiales. En un sentido por la dificultad que representa hacer observaciones en ambientes naturales, por la imposibilidad de controlar variables que se

encuentran en forma natural o por la dificultad en los métodos de registro y por otro lado porque la gran mayoría de cronobiólogos no indagan en ambientes abiertos. Sin embargo los estudios de la cronobiología aportan información acerca de la ritmicidad que presentan diversas actividades de los organismos, sea conductual o funcional. Cuando se hacen registros extensos se debe tener en cuenta que el monitoreo de parámetros ambientales incluye ciclos diarios, estacionales, lunares y o anuales, e incluyen parámetros como la temperatura, la humedad, la luz, los sonidos y ruidos y las interacciones sociales, los cuales pueden tener efecto sobre los parámetros conductuales y o fisiológicos registrados (Stoskopf y Gibbons, 1994; Erkert, 2003).

Los organismos cambian gradualmente y se adaptan a nuevos ambientes después de un período de transición, como un producto de las presiones ambientales. De ahí la importancia de hacer mediciones de los parámetros del ambiente que influyen a las especies en los estados conductuales, fisiológicos y de salud de los organismos.

En el ámbito de los estudios primatológicos, y con base en las escasas investigaciones que se han realizado en ritmos de actividad con relación a factores del ambiente, se ha querido introducir un término que denota esta actividad, que es la cronoecología de la conducta, la cual integra aspectos geofísicos del ambiente, con los ritmos de actividad de los organismos (Halle y Stenseth, 2000).

Por lo anteriormente expuesto la presente investigación tiene por objeto estudiar la ritmicidad circadiana del mono araña *A. Geoffroyi*, en condiciones de oscilación espontánea o libre corrimiento (*free-running*) y cómo se sincroniza con el ciclo natural de luz-oscuridad. Asimismo determinar el papel que juegan

los parámetros meteorológicos y astronómicos en los ritmos de reposo-actividad en la sincronización y/o modulación de la actividad motriz.

En el primer experimento se determina si el ciclo de actividad-reposo presenta una ritmicidad circadiana. Posteriormente se hizo un análisis de seis meses de la actividad motriz con relación a los factores astronómicos y meteorológicos que ocurren en ese período de tiempo. Finalmente se realizó un análisis comparativo de la estación de secas y lluvias con relación a las variaciones que ocurren en la actividad motriz, y un análisis del ciclo lunar a lo largo de 11 meses en tres Ateles y de 6 meses en cinco Ateles. Los resultados se discuten para cada capítulo y finalmente se presenta una discusión general.

Capítulo 2

El mono araña *Ateles geoffroyi*

Los primates presentan diversidad por familia, se encuentra en el suborden Strepsirrhini, caracterizado por especies de Asia y Africa, y por el suborden Haplorhini, compuesto por monos de Asia, Africa y Neotropicales de América. Entre estos se encuentran los Cebidae, como el mono Aotus, tití, el mono ardilla, el mono araña del cual nos ocupamos en el presente trabajo (Nowak, 1999). Todas estas familias difieren de los monos del viejo mundo, en que presentan cola larga, generalmente prensil. Los platirrininos son denominados así porque tienen la nariz plana, característica que los distingue de los monos del Viejo mundo. Algunos son pequeños y de hábitos nocturnos como el Aotus, así como catemerales, en este caso también monógamos. A continuación presentamos una de las clasificaciones científicas para el *Ateles*.

Clasificación

Orden: Primates

Suborden Strepsirrhini: Prosimios no társidos

Suborden Haplorrhini: társidos, monos y simios

Infraorden Tarsiiformes

Familia Tarsiidae: tarsidos

Infraorden Simiiformes

Platyrrhini: Monos del Nuevo mundo

Familia Cebidae: marmosetas, tamarinos, capuchinos y mono ardilla

Familia Nyctipithecidae: mono nocturno, Aotus

Familia Pitheciidae: titis, sakis y uakaris

Familia Atelidae: monos aullador, araña

Catarrhini: Monos del Viejo Mundo, simios y humanos

En la taxonomía del orden primate, el género *Ateles* mono araña (figura 3), pertenece a los Antropoides *Anthropoidea*, de la familia de los *Cebidae*, subfamilia *Atelinae* (Blaffer, 1999; Primate Information Center, 1999; Nowak, 1999). El *Ateles* es de las especies más conspicuas de América y tiene una distribución amplia en Centro y Sudamérica, desde la región de Veracruz, en México, hasta Bolivia (Van Rosmalen y Klein, 1988). Su sistema de agrupamiento es de fusión-fisión, se reúnen en grupos hasta de 100 individuos, sin embargo durante el día se dispersan para el forrajeo, agrupándose de 2 hasta 5 sujetos. Al caer el sol se reúnen nuevamente y se distribuyen en uno o dos árboles para pasar la noche, buscando seguridad ante la presencia de depredadores y logrando confort con la termoregulación, característica que se encuentra en diversas especies de primates (Anderson, 1984, 1998, 2000; Muñoz-Delgado y cols., 1995). El mono araña mide en promedio entre 382 y 635 mm, la longitud de la cola, prensil, es de aproximadamente 508 a 890 mm. El clítoris de la hembras es alargado y sobresaliente (Nowak, 1999). El peso corporal del *Ateles* es en promedio de 6 kilos en la adultez.

2.1 Hábitat

El *Ateles* requiere de hábitats poco perturbados con gran abundancia de recursos para la alimentación (van Rosmalen, 1985), pueden usar la selva mediana, subperennifolia lluviosa, y en otras ocasiones se les encuentra en la selva baja caducifolia, así como también se ha detectado en manglares, reportado en Chiapas, México, por Alvarez del Toro (1977).

La especie se extiende desde la región de Veracruz, sureste de México, hasta el norte de Bolivia (Van Rosmalen y Klein, 1988). Sin embargo la

subespecie *A. geoffroyi*, presenta una distribución desde Veracruz hasta el norte de Ecuador y se reconocen aproximadamente 6 subespecies de Ateles, el *A. geoffroyi*, y el *A. fusciceps* que se extienden por México, la cordillera de Los Andes entre Panamá, Colombia y Ecuador, el *A. belzebuth* que se encuentra en Colombia, Ecuador, Venezuela, Perú y Brasil, el *A. paniscus* en el río Amazonas, las Guyanas y Brasil, el *A. marginatus* Brasil y el río Amazonas y *A. chamek* río Amazonas, Perú, Bolivia y Brasil (Nowak, 1999; Collins y Dubach, 2001).

2.2 Alimentación

El *Ateles* es frugívoro, esto quiere decir, que la base de su alimentación son las frutas maduras frescas, y como complemento las hojas, flores y corteza y algunas semillas jóvenes, raíces aéreas, néctar e insectos (Klein y Klein, 1976, 1977; Van Roosmalen, 1985; Van Roosmalen y Klein, 1988). Las frutas son regularmente de temporada, y se ingieren rápidamente, pasando por el tracto digestivo. Las semillas con el material sobrante se desecha en corto tiempo (Klein y Klein, 1977; Cant, 1990).

2.3 Reproducción

En estudios realizados por Hernández-López y cols. (1998) nos informan que el ciclo menstrual de las hembras es de 24 días, distribuidas en 4 fases citológicas, que se pueden reconocer: sangrado, folicular, periovulatoria y lutea, detectándose cambios en la duración de las fases dependiendo de la edad.

Los machos presentan diferencias estacionales con respecto a la calidad en la producción del semen, esto es, durante la estación de secas el semen es de mejor calidad que en la estación de lluvias (Hernández-Lopez y cols., 2002).

Estos resultados similares a los encontrados en otras subespecies de *Ateles* (Milton, 1981) sugieren al *A. geoffroyi* de mano negra es estacional, con un período de gestación de siete meses de 200 a 232 días, alcanzando la madurez sexual alrededor de los 5 años en machos y 4 años en hembras (Symington, 1988).



Figura 3. Fotografía de un mono araña *Ateles geoffroyi*. El collar que lleva puesto corresponde a un actímetro, utilizado para registrar la actividad motriz.

Capítulo 3

Ritmos circadianos de actividad motriz del mono araña

3.1 Introducción

Los relojes circadianos en los organismos son capaces de imponer cambios periódicos actuando como efectores de los sistemas circadianos. Los cambios periódicos se presentan en condiciones constantes de luz (LL) o de oscuridad (OO). En condiciones fotoperiódicas tal como el ciclo LO 12:12, los relojes circadianos están sincronizados por los cambios que se ajustan a su periodo natural de oscilación (cercano, pero diferente a las 24 horas), para exactamente alcanzar el periodo de las 24 horas por la señal externa. Esta capacidad se considera como una expresión conductual adaptativa de las especies. En particular, el ritmo de actividad motriz codifica para algunas conductas como la alimentación, el sueño-vigilia, reposo-actividad, etc. Todas estas relaciones expresan un orden temporal definido (Moore-Ede y cols., 1982).

En algunas especies de primates asiáticas y africanas se ha caracterizado el ritmo circadiano. Una revisión bastante completa se encuentra en Erkert (2003). Con respecto a los estudios sobre la ritmicidad circadiana en monos americanos, tenemos información del mono ardilla *Saimiri sciureus* (Fuller y cols., 1979, Sulzman y cols., 1979), la marmoseta común (Erkert, 1989b; Menezes y cols., 1996, 1998), y el *Aotus* (Rappold & Erkert, 1994; Thieman-Jäger, 1986; Rauth-Widmann y cols., 1991). En el mono araña no tenemos información acerca de la organización temporal que subyace a la

actividad motriz, de tal manera que el objeto de esta parte del estudio fue caracterizar el ritmo circadiano de la actividad motriz estudiando los períodos de reposo-actividad en condiciones de iluminación constante (LL-24h) (*free-running*), y la sincronización con respecto al fotoperíodo natural de luz-oscuridad (LO-13.25:10.75h). No obstante en el curso de la presente investigación encontramos que de acuerdo a algunas observaciones en especies como el *Saimiri sciureus* (Aschoff y Tokura, 1986), *Macaca mulatta* (Yellin y Hauty, 1971; Hauty & Yellin, 1970), *Callithrix jacchus* (Richter, 1968; Erkert, 1989ab, Erkert & Schardt, 1991), las conductas sociales de contacto visual y de interacciones auditivas pueden actuar como sincronizador sobre las estructuras que participan en los ritmos de actividad motriz.

3.2 Material y Métodos

3.2.1 Sujetos

Participaron en esta sección del estudio cuatro monos araña *A. geoffroyi*, adultos, 2 machos y 2 hembras (figura 1). Los animales fueron seleccionados al azar de una colonia del Instituto Nacional de Psiquiatría de México, dos de ellos habían vivido juntos desde hace varios años y dos más de reciente adquisición. Antes de los experimentos, los animales fueron expuestos por 5 días a un régimen fotoperiódico (ciclo LO 12:12) en el que disponían de luz de las 07:00 a las 19:00 horas.

3.2.2 Diseño Experimental

3.2.2.1 Experimento en LL libre corrimiento (*free-running*)

Después de 5 días en el ciclo LO 12:12, los monos fueron sometidos a una condición de luz constante LL libre corrimiento (*free-running*) por 32 días. Cada animal tenía puesto un collar *Actiwatch* (propiedad del Instituto de Zoología de la Universidad de Tuebingen, Alemania), para registrar la actividad motriz. Cada mono fue alojado individualmente en una jaula de restricción experimental, dispuestas en un cuarto aislado, con control de iluminación fluorescente de 107 lux. La habitación aislada tenía un tamaño de 5m de largo x 3m de ancho x 2.50m de alto. La jaula permitía el contacto visual y auditivo entre los animales y contacto auditivo con el medio. Con el fin de evitar señales adicionales, claves o pistas de temporalidad, durante esta parte del estudio, la dieta complementaria de frutas y verduras se proveía dos veces al día con horarios seleccionados en forma aleatoria, mientras que las croquetas (alimento concentrado Purina®) para mono, y el agua se administraban *ad libitum*. El promedio de humedad relativa dentro del cuarto durante el experimento fue de $49.58\% \pm 10$ y la temperatura media fue de $21.7^{\circ}\text{C} \pm 5$

3.2.2.2 Experimento en LO natural

Inmediatamente después de la condición LL, los animales fueron expuestos nuevamente a un régimen fotoperiódico de luz-oscuridad (ciclo LO 12:12) por 5 días y posteriormente se regresaron a su encierro habitual en el exterior con el resto del grupo. Durante los siguientes 32 días, la actividad motriz se registró en la condición del fotoperíodo natural (ciclo LO 13.25:10.75) con una hora promedio de salida del sol a las 05:00 y puesta a las 18:00. La temperatura

máxima fue de 27°C y la mínima de 15°C. La alimentación en la jaula de vivienda natural consistía en croquetas, frutas tropicales y verduras, las cuales se proporcionaban diariamente a las 09:00 horas, mientras que el agua estaba *ad libitum*. La jaula de vivienda al aire libre estaba rodeada por paredes de cemento, equipada con diversas barras para escalar, y repisas. El techo de malla permitía la entrada de luz natural (detalles sobre las condiciones de vida de los araña se encuentran en Muñoz-Delgado y cols., 2004b).

3.2.3 Registro

La actividad motriz se registró mediante acelerómetros *actiwatch* AW4 (Cambridge Neurotechnology, <http://www.camntech.com>) programados para grabar y almacenar impulsos inducidos por aceleración en intervalos de 5 minutos. Gracias a las baterías de litio CR 2032 (Renata Switzerland) se lograron registros ininterrumpidos por el tiempo que duraron los experimentos. Con el fin de proteger los actímetros de posibles daños causados por el agua o mordeduras de los sujetos o de conoespecíficos, se guardaron en pequeñas cajas de aluminio (40mm x 32mm x 13mm) sujetas a un collar de acero inoxidable plastificado. Para colocar el collar, los monos fueron anestesiados aproximadamente durante 30 minutos con una concentración de 2.5 mg/kg de peso de Ketamina hidrociorada (Ketalar®). Los animales fueron observados hasta su completa recuperación antes de regresarlos a su encierro.

3.2.4 *Análisis de datos*

Los datos de los primeros 5 días de registro correspondientes al periodo de habituación de los animales a un ambiente distinto se excluyeron del análisis (ver flecha en Figura 4). La duración del tiempo de reposo y actividad, así como el inicio y fin de actividad se promediaron para cada animal y para cada condición experimental (32 días de LL y 32 días de LO). Los registros se analizaron mediante el programa comercial ACTIWATCH® (Cambridge Neurotechnology UK). Las series de tiempo se analizaron mediante el programa PGRAPH utilizado para el análisis de periodogramas de acuerdo con Doerrscheid y Beck (1975). Se realizaron actogramas, histogramas y periodogramas para cada sujeto y condición para determinar el tiempo circadiano y los picos de actividad en cada condición experimental (Figura 4). Finalmente, se aplicó la prueba t de Student para muestras correlacionadas, con el objeto de determinar las diferencias entre las condiciones de LL y LO natural para cada sujeto (Guilford, 1965).

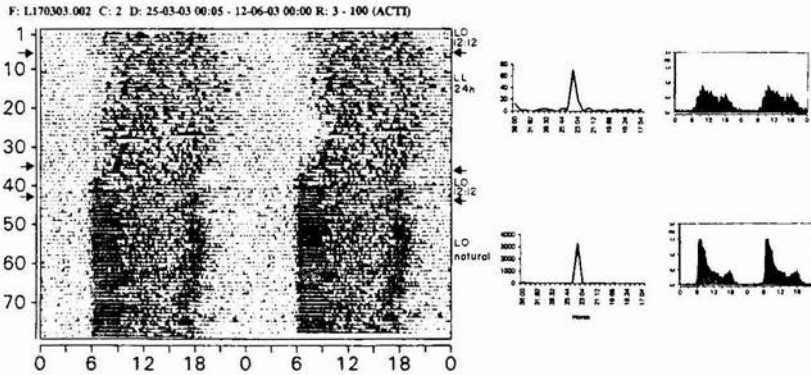


Figura 4. Actograma de doble plot. El eje vertical representa todos los días registrados; los primeros cinco días los sujetos estuvieron bajo un régimen de fotoperiodo (12:12h LO) y no se consideraron para los análisis. Los siguientes 32 días los animales fueron expuestos a la condición de luz constante LL, seguido de cinco días de 12:12h LO (flechas intermedias) y días en la condición natural de luz-oscuridad. El área oscura representa la actividad y el área clara el reposo. El eje horizontal representa las 24 horas con repetición. Claramente se observa cómo el inicio y el final de actividad, en la condición LL se retarda y a medida que pasan los días se adelanta, mientras que en la condición natural de LO este rasgo es más estable. La actividad en la condición LL es más dispersa que en la condición LO natural. Este patrón de reposo-actividad fue similar en todos los sujetos. La gráfica central muestra los periodogramas para la condición LL (arriba) y la LO natural (abajo). Se observó una gran dispersión en la condición LL que en la LO natural. Las gráficas de la derecha muestran los patrones promedio de la actividad motriz en condiciones de LL y LO. Se ratifica la dispersión entre condiciones, y la tendencia de la actividad bimodal en ambas condiciones. Sin embargo, el pico de la mañana en la condición natural LO es significativamente mayor que el pico de la tarde. Esto probablemente está asociado con la disponibilidad de alimento en la mañana. Todas las gráficas de la figura 1 corresponden al macho 2, sin embargo estos rasgos son similares en los cuatro Ateles.

3.3 Resultados

La Figura 4 ilustra un actograma típico de doble figura (*doble plot*), los resultados del análisis de período y los promedios de los patrones de actividad en condiciones de LL y LO natural, señaladas con flechas. Puede observarse que el mono araña *Ateles*, como todas las especies diurnas, está activo sólo durante la luz del día. Así mismo, puede apreciarse un claro patrón circadiano bifásico en el ciclo reposo-actividad en ambas condiciones, con una periodicidad de 24.01 horas en promedio. El período en LL fue en promedio de 23.89 horas y en LO de 24.14 horas, con una diferencia significativa entre LL y

LO ($t=-6.44$, $p=0.008$). El tiempo de actividad alfa en la condición LL muestra un patrón temporal de actividad disperso con varios picos pequeños entremezclados; en la condición de LO natural se aprecia un claro patrón bimodal con dos picos de actividad, uno a las 08:11 h y a las 14:45 h en promedio. Dado que los resultados fueron similares para todos los monos, la figura 4 que se muestra corresponde al macho 2. El periodo circadiano (*tau*), el tiempo de actividad (*alfa*), el inicio y fin de actividad, la media del total de actividad y los resultados de las pruebas t entre las condiciones, se muestran en la Tabla 1 para cada sujeto y condición experimental (LL y LO).

	macho 1	macho 2	hembra 1	Hembra 2
Tau LL	24.04	23.91	23.75	23.87
Tau LD	24.20	24.12	24.08	24.16
alpha LL	13 h 33 m.	*15 h 46 m.	14 h 25 m.	*13 h 16 m.
alpha LD	13 h 54 m.	13 h 11 m.	14 h 45 m.	14 h 20 m.
Inicio act LL	*07:10	*07:33	*07:26	*07:26
Inicio act LD	05:06	06:23	05:53	06:11
Final act LL	*20:42	*23:18	*21:50	20:41
Final act LD	19:48	19:33	20:36	20:30
Media act LL	*12187	*9327	12547	*37895
Media act LD	23584	21627	14308	33187

Tabla 1. Tiempo en horas para tau, alfa, inicio y final de actividad para cada sujeto en cada condición. Las comparaciones fueron hechas entre la condición LL y LO. Los asteriscos muestran las significancias a ($p<0.05$).

El período del ciclo se acortó en la condición LL y avanzó en la condición LO. El final de actividad ocurrió más temprano en la condición LL (1 h 43 min, en promedio 103 min, equivalentes a 3.22 min por día) que durante el ciclo LO

natural, y la diferencia fue estadísticamente significativa para tres de los sujetos (Figura 5).

Figure 2

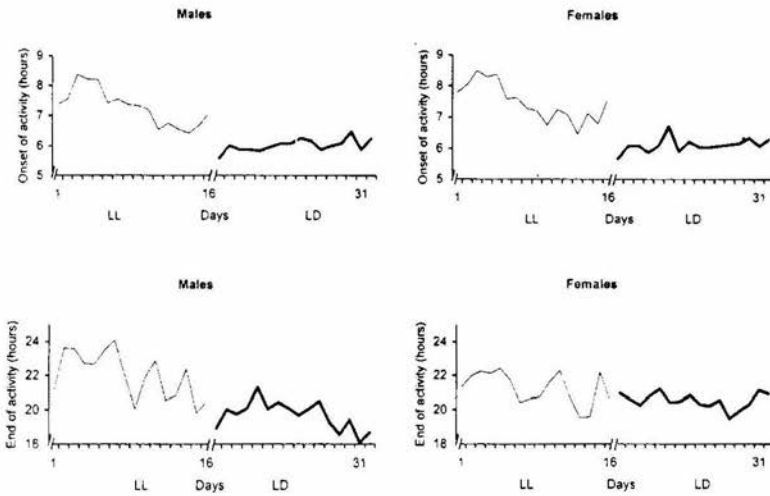


Figura 5. Arriba a la izquierda: La gráfica representa la media del inicio de actividad del promedio de cada dos días para los machos y para las hembras en la condición LL comparado con la condición LO natural (males $t = 5.05$; $p = 0.000$; hembras $t = 8.04$; $p = 0.000$). Abajo, las gráficas representan el promedio de cada dos días en relación al final de actividad, similar a las gráficas de arriba (machos $t = 9.51$; $p = 0.000$; hembras $t = 3.42$; $p = 0.004$). Las diferencias en el comienzo de la actividad entre machos y hembras se observan claramente en ambas condiciones. El tiempo de inicio de actividad, en la condición LL se va corriendo día-día, mientras que en la condición LO natural es más estable y las diferencias por sexo apenas se expresan. Sin embargo el final de actividad en LL versus LO es más similar entre hembras que en machos. El corte en el eje representa los cinco días de inducción que no se consideraron en los análisis, donde los individuos fueron expuestos a la condición 12:12h de LO (figura tomada de la publicación en prensa de *Biologica Rhythm Research*, 2004).

La Figura 6 muestra el promedio del total de actividad por 24 horas para cada sujeto y condición. La actividad total se redujo significativamente en los dos machos, y aumentó en una hembra durante la condición de LL.

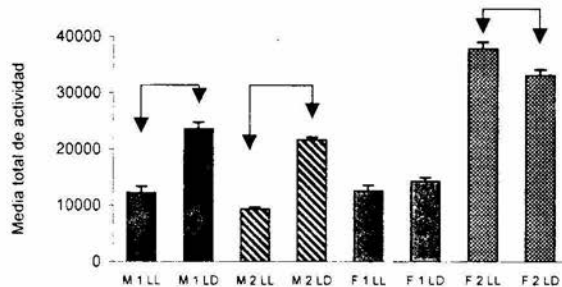


Figura 6. Esta gráfica representa el promedio total de actividad para cada sujeto en la condición LL versus LO (LD). Las diferencias significativas se marcan con las flechas y se encontraron en 3 de los 4 sujetos (M = machos, F = hembras. M 1 $t = -7.90$; $p = 0.000$; M 2 $t = -17.79$; $p = 0.000$; F 2 $t = 3.10$, $p = 0.004$ (significancia $p < 0.05$) (figura tomada de la publicación en prensa de *Biological Rhythm Research*, 2004).

3.4 Discusión

Al igual que en las especies de primates conocidas, el mono araña también presenta cambios periódicos en la actividad en luz constante (LL) y en ciclos de luz-oscuridad (LO). Esto indica la presencia de un marcapaso con habilidad intrínseca para oscilar cuando el organismo se encuentra en condiciones externas constantes (LL) y se sincroniza con el fotoperiodo natural.

La frecuencia, los ciclos de actividad y la razón α/p alcanzan valores más altos si el total de cantidad de luz recibida por el animal es relativamente mayor (LL) que si ocurre una situación contraria (LO) (Fig. 5). Así mismo, una cantidad

excesiva de luz induce una gran dispersión entre los osciladores que subyacen a cada sistema circadiano. Esta propiedad se observó claramente en los experimentos, donde el grado de dispersión entre los osciladores fue siempre mayor en LL que en LO (Fig. 5).

Una característica consistente de estos ritmos es la presencia al menos de dos picos de actividad durante el ciclo de 24 horas, el primer pico apareció alrededor de las 12:00 h y es más pronunciado que el segundo (segunda parte de figura 5) que se encuentra cercano. Resultados similares se han observado en otros ritmos circadianos motrices, independientemente de que las especies registradas hayan sido diurnas o nocturnas; este fenómeno se ha asociado a la presencia al menos de dos grupos de osciladores con diferente grado de acoplamiento. El pico principal de actividad se ha asociado a la presencia de fuertes osciladores acoplados e involucrados en la generación de actividad motriz, como por ejemplo, el desplazamiento. No se descarta la posible presencia en el espectro de más de un pico de actividad resultado del acoplamiento de los osciladores débiles involucrados en la generación de patrones temporales de algunas otras conductas motrices como la alimentación, los encuentros agresivos, el toque, etc.

En la figura 6 se observan las diferencias interindividuales en el patrón temporal registrado. Los cambios parecen ocurrir más en los machos, que en las hembras. Sin embargo la muestra de dos hembras y dos machos es demasiado pequeña para determinar diferencias de sexo y por lo tanto, es necesario hacer estudios más extensos y con más sujetos para establecer con precisión la causa de las diferencias observadas en la conducta motriz, entre machos y hembras.

El contacto visual y auditivo, así como las conductas agresivas/afiliativas pueden ser factores importantes que influyen los patrones temporales de la actividad motriz. Sin embargo estos aspectos requieren de futura investigación para obtener evidencias concluyentes acerca del rol que juegan en la complejidad del sistema motor circadiano del mono araña. Se ha documentado que en condiciones de corrimiento libre (*free-running*) los ritmos de actividad son susceptibles de ser enmascarados por factores sociales, como el contacto visual, auditivo, los cuales pueden actuar como sincronizadores no luminosos (Aschoff, 1960; Hauty y Yellin, 1970; Richter, 1968; Yellin y Hauty, 1971; Erkert y cols., 1986; Erkert y Schardt, 1991).

Otros sincronizadores no fóticos que deben ser estudiados con detalle son los que actúan sobre las hembras favoreciendo la sincronización entre ellos, en diferentes estados del ciclo menstrual, y que han sido sugeridos en humanos, como los sincronizadores químicos que son mediados por el sistema del olfato (Stern y McClintok, 1998; Shinohara y cols, 2000).

En conclusión, a pesar del pequeño número de sujetos estudiados, es posible concluir que el *A. geoffroyi* presenta un patrón periódico de reposo-actividad que está capacitado para oscilar bajo condiciones de luz constante y que tiene la capacidad de ajustarse a las condiciones impuestas por el fotoperíodo.

Capítulo 4

Parámetros astronómicos, meteorológicos y ritmos de reposo-actividad en el mono araña. Un análisis de 6 meses: equinoccio de otoño-primavera.

4.1 Introducción

Los efectos de sincronización de los *Zeitgeber* y los efectos de enmascaramiento que modulan los ritmos han sido estudiados en ritmos de reposo-actividad de algunas especies de primates que viven en condiciones controladas de laboratorio, por ejemplo, el *Aotus lemurinus* (Erkert, 2003; Erkert y Gröber, 1986; Erkert, 1989a), el *Callithrix j. jacchus* (Erkert, 2003, Erkert, 1989b), el *Eulemur fulvus* (Erkert, 1989a), el *Saimiri sciureus* (Fuller y cols., 1979; Aschoff y Tokura 1986). Los estudios de campo ecológicos y conductuales de los ritmos de actividad o patrones de actividad y la modulación por parámetros meteorológicos, astronómicos y/o por otras variables ambientales, y el posible efecto dual de tales factores es a menudo ignorado, porque en condiciones naturales la periodicidad circadiana de los animales está sincronizada con la periodicidad de las 24 horas. Por lo tanto muchos registros y observaciones conductuales, así como la discusión de los resultados se han limitado a ciertos efectos directos del ambiente tales como la temperatura ambiente (media, máxima y mínima) o la precipitación (Donati y Borgognini, 2002; Kappeler y Erkert, 2003; Fernández-Duque, 2003). Otros estudios de campo principalmente se enfocan en los efectos de la abundancia de la comida, competencia por la comida y/o por la presencia de depredadores

(Sussman y Tattersall, 1976; Overdorff, 1988; Engqvist y Richard, 1991; Overdorff y Rasmussen, 1995; Overdorff, 1996; Traina, 2001). Los efectos circadianos y de enmascaramiento de intensidad de luz y del ciclo de luz, sobre los patrones de actividad han sido escasamente investigados y evidenciados en primates no-humanos que viven en condiciones seminaturales o naturales (Wright 1989; Erkert, 2003, Erkert y Kappeler, 2004).

Solo hasta que Tattersall (1978) definió "catemeralidad" como un patrón de actividad inusual que ocurre entre primates no-humanos como adicional a la actividad nocturna que domina entre los prosimios, y a los patrones de actividad diurna que prevalece en los antropoides, también los efectos de la intensidad de luz sobre las actividades conductuales y sobre los patrones de actividad han obtenido mayor interés. Pero de los estudios de campo que se han realizado para determinar las causas próximas y últimas de la conducta catemeral en primates, solo han sido analizados los efectos de la luz de luna sobre las actividades nocturnas de los animales (Erkert, 1974; Wright 1989; Kappeler y Erkert, 2003; Fernández-Duque, 2003; Tattersall, 1978; Curtis y cols., 1999). Recientemente Erkert y Kappeler, (2004) realizaron un análisis de las variables diarias, estacionales y lunares que afectan los ritmos de reposo-actividad en uno de los pocos prosimios de hábitos diurnos, el verreaux's sifaka (*Propithecis v. verreauxi*). En general los efectos de intensidad de luz del día y de varios parámetros del ciclo natural de luz-oscuridad sobre la temporalidad y los patrones de actividad circadiana en monos no han sido estudiados en detalle. La principal razón, es que hasta muy recientemente no existía la posibilidad de obtener registros automatizados, y los registros de actividad de los monos se hacían por observación directa. El diseño de aparatos en

miniatura con acelerómetros para registros de actividad en humanos provee actualmente una buena herramienta de actimetría para el registro en mamíferos de tamaño mediano (Erkert, 2003; Kappeler y Erkert, 2003). En el presente estudio usamos este método para analizar la relación entre los parámetros astronómicos, meteorológicos y varios parámetros del ritmo de reposo-actividad en el mono araña de mano negra (*A. geoffroyi*), que viven en condiciones seminaturales, en un encierro de malla situado en el hábitat natural de la especie. El llevar a cabo este estudio, primero en animales en cautiverio expuestos al ciclo de luz natural, de temperatura, de humedad, de precipitación, con los sonidos que prevalecen en su hábitat es razonable, porque de esta manera los efectos moduladores de la actividad, como los factores bióticos cuantificables como la abundancia de alimento y las presiones de los depredadores pueden ser ignoradas.

En el mono Neotropical *Ateles* se han observado patrones de conducta de alimentación, reposo y desplazamientos diurnos en condiciones naturales (Wallace, 2001, Coelho y cols., 1979). En observaciones extensas con métodos de muestreo focal en ciertos individuos de un grupo de mono araña boliviano *A. chamek* se han encontrado patrones bimodales diurnos de actividades relacionadas con el desplazamiento y la alimentación (Wallace, 2001). Sin embargo, estos datos no aportan información acerca de las diferencias individuales, variaciones día-día y/o estacionales, o de los efectos de ciertos parámetros meteorológicos y astronómicos que se puedan deducir. Por lo tanto es importante llevar a cabo registros continuos a largo plazo de la actividad motriz en diversos individuos que viven en condiciones similares.

Se hicieron registros de la actividad motriz en la estación primatológica de campo de Pipiapan, Catemaco, de la Universidad Veracruzana, en 6 monos adultos *A. Geoffroyi*, iniciando alrededor del equinoccio de Otoño. Nuestros registros se extendieron a la mitad del ciclo anual que corresponde a la estación de secas.

Las preguntas a responder en este estudio fueron: (i) ¿Qué efectos tienen los parámetros del ciclo natural de luz-oscuridad, el fotoperíodo, los tiempos de salida y puesta del sol, el crepúsculo matutino y vespertino, sobre los parámetros de la actividad circadiana de los Ateles, como la cantidad promedio de actividad diaria, el tiempo de actividad, la posición de fase de inicio y final diaria de actividad y los patrones de actividad? Si el ciclo natural de luz-oscuridad tiene efecto de *zeitgeber* en los patrones de reposo-actividad, entonces, el inicio y el final de actividad tienen cambios con respecto a la salida y puesta del sol, así como en la duración del día a lo largo de los seis meses de los Ateles. (ii) ¿Cómo estos parámetros circadianos están enmascarados por la temperatura ambiente y por el estado del cielo? La temperatura en la estación de primatología de Pipiapan, no solo varía por la estación, sino que también se presentan variaciones en períodos cortos de tiempo, como en 2 o 3 días dadas las corrientes polares (Petterssen, 1958). Esta situación ofrece la posibilidad de probar los efectos moduladores del clima y el estado del cielo sobre los parámetros conductuales de sincronización de la luz-oscuridad. (iii) ¿Cómo y de qué manera los ritmos de actividad del mono araña son influenciados por la rutina diaria de las personas que atienden a los monos? La hora oficial del día cambia con respecto al día solar por decreto el 28 de octubre. Si el momento de aprovisionamiento de comida por la interacción con los humanos tiene

alguna influencia sobre los patrones de reposo-actividad, los cambios se pueden expresar después del 28 de octubre. Nuestros resultados muestran que muchos de estos factores pueden tener un impacto en los patrones de actividad conductual de los *Ateles* (Muñoz-Delgado y cols., 2004a).

4.2 Métodos

4.2.1 Sujetos y lugar de estudio

Se efectuaron registros de actividad a largo plazo en seis monos araña adultos *A. geoffroyi* (figura 1), 3 hembras y 3 machos, que se encuentran en condiciones de cautiverio seminatural en el Parque de la Flora y la Fauna Silvestre Tropical Pipiapan, cerca de Catemaco, en el Estado de Veracruz, México (Tabla 2). Esta estación primatológica de la Universidad Veracruzana se encuentra situada a 18° 27' de latitud norte y 95° 02' de longitud oeste, a 12 km al este de Catemaco en un pequeño valle a 330 m sobre el nivel del mar (figura 7, mapa). Está compuesta de espaciosa jaulas de malla de diferentes tamaños, rodeadas de selva alta perennifolia que comienza a 30 metros del valle, habitada por fauna local, con sonidos propios del medio ambiente natural. Los animales reciben el ciclo natural de luz-oscuridad, no tienen efectos de luz eléctrica, ni por sonidos artificiales.

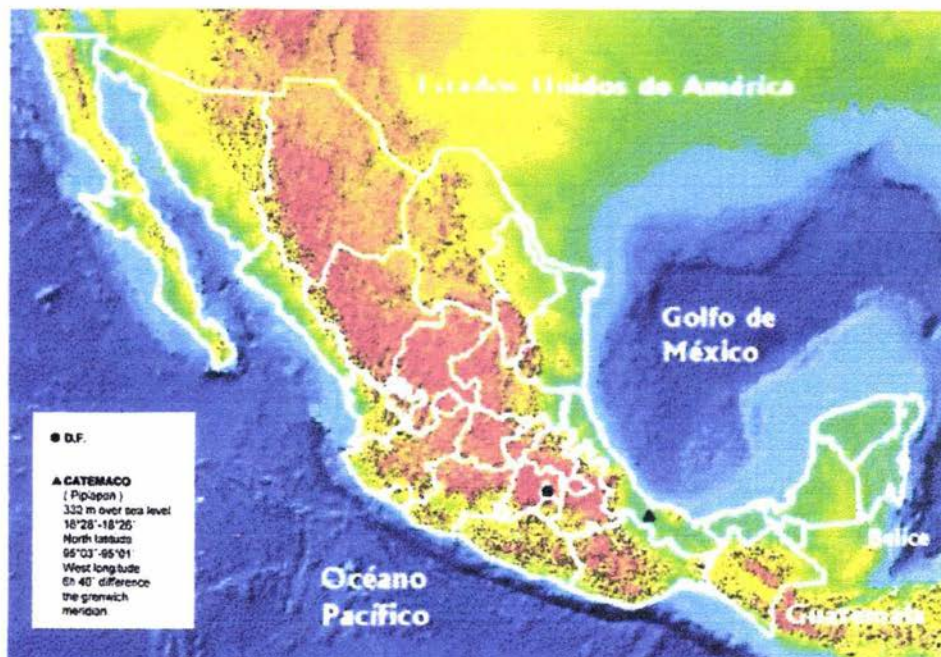


Figura 7. Mapa de México y ubicación del Centro de primates.

Los animales fueron seleccionados al azar de un grupo social de 15 individuos. Con el propósito de evitar efectos de reacción negativa y de privación social a lo largo de los seis meses de registro de septiembre del 2001 a marzo del 2002, continuaron viviendo con los miembros de su grupo en las jaulas, que miden 12 metros de largo x 6 metros de ancho x 3 metros de altura. El techo de la jaula está parcialmente cubierto por una teja de lámina de 6 metros de largo por 3 metros de ancho, lo que les permite protección en caso de lluvia y de rayos de sol. El aseo de las jaulas y el aprovisionamiento de alimento se realiza diariamente entre las 09:00 y 10:00 de la mañana. En octubre 28 el horario oficial se cambia atrasándose una hora. Esto ofrece la posibilidad de estudiar los posibles efectos producidos por un factor ambiental artificial, que es la interacción con los humanos.

Tabla 2. *Ateles* del estudio y tiempos de registro

Individuo	Sexo	File	Peso/kg	Períodos de registro			
				Meses	Fechas	Meses	Fechas
Macuile	macho	L300801.041	6.2	6	21.04.99 a 16.10.99	7	10.09.01 a 10.04.02
Lankenao	hembra	L300801.043	6.5	6	21.04.99 a 16.10.99	7	10.09.01 a 10.04.02
Alanis	hembra	L300801.047	4.5	6	21.04.99 a 16.10.99	7	10.09.01 a 10.04.02
Javier	macho	L300801.044	7.2			7	10.09.01 a 10.04.02
Moncho	hembra	L300801.042	7.0			7	10.09.01 a 10.04.02
Redondina	hembra	L300801.046	4.0			7	10.09.01 a 16.01.02

4.2.2 Métodos de registro y procedimiento

La actividad motriz se registró con actímetros AW4 (Cambridge Neurotechnology; <http://www.camntech.com>), inicializados para inducir, contar y memorizar impulsos en intervalos de 5 minutos. El procedimiento fue el mismo del descrito en el capítulo 3.

4.2.3 Recolección de datos y evaluación

Los datos de los primeros 10 días después de fijar los collares, fueron excluidos del análisis por considerarse periodo de habituación (figura 8, flechas). Los registros fueron analizados utilizando el programa ACTIWATCH (Cambridge Neurotechnology UK) y posteriormente fueron reformateados con el programa PGRAPH, para obtener los análisis del periodograma, e histogramas (figura 8), de acuerdo a Doerrscheid y Beck (1975). Los datos obtenidos se promediaron para cada 3, 30 y 180 días respectivamente, iniciando con el equinoccio de otoño, el 21 de septiembre del 2001. Los promedios de cada sujeto se sometieron a análisis estadísticos. Una hembra murió durante el periodo de registro, por lo que sus datos fueron excluidos de los análisis.

Los parámetros circadianos y conductuales de interés fueron determinados como se muestra a continuación:

1. El patrón total de actividad se obtuvo con el promedio individual de los datos de cada 5 minutos sobre los 180 días de registro, promediando los resultados de todos los sujetos.
2. Los parámetros fundamentales del ritmo de reposo-actividad de los monos, como la duración del día de actividad y reposo, la posición de fase (Ψ) de la hora de inicio y del final de actividad en relación a la salida y puesta del sol, fueron calculados respectivamente para los períodos de 30-d y 3-d.
3. Los tiempos de actividad y reposo fueron definidos como el tiempo en que el porcentaje de los valores de cada 5 minutos sobrepasó el 10% de la cantidad de actividad por día por más de 15 minutos. La diferencia de ángulo de fase entre el inicio de actividad y la salida del sol (Ψ_0) y el final de actividad y la puesta del sol (Ψ_e) se relacionaron con la hora local.
4. El tiempo y la duración de los picos de actividad para cada individuo fueron determinados filtrando los datos de cada 5 minuto con promedios de cada 3 días de los actogramas con el programa POTENCOR calculando con el análisis de Fourier modificado para periodicidades de 3 horas y 24 horas respectivamente (Guevara y cols., 2002).

4.2.4 Factores ambientales

La información de los parámetros astronómicos para Pipiapan, como la salida y puesta del sol, la longitud del día solar o fotoperíodo que es la diferencia entre

la salida y puesta del sol, así como la duración del crepúsculo astronómico (definido como el tiempo transcurrido entre la puesta del sol y el momento en que el sol está a -18° con respecto al horizonte, se obtuvo del Observatorio Naval de los Estados Unidos de América (<http://aa.usno.navy.mil/data>). Los parámetros meteorológicos considerados que posiblemente enmascaran el efecto de los sincronizadores fueron: la temperatura ambiente, el estado del cielo y el clima. Esta información la suministró la Comisión Federal de Electricidad de México, que tienen dispuesto en todo el país estaciones meteorológicas. La temperatura ambiente fue determinada diariamente por la máxima y mínima temperatura en grados centígrados. El estado del cielo fue categorizado como claro, seminublado y nublado con base en la recomendación de la Organización Meteorológica Mundial, cuya base es en la visibilidad, parámetro cuantitativo especificado como la distancia en el horizonte previamente identificada por un objeto que puede ser observado considerando las cuatro direcciones, norte, sur, este, oeste. Finalmente el clima fue clasificado como cálido (> 24.5 C, con cielo seminublado o claro = cálido y seco), medio (17.5 C-24 C) y bochornoso (>24.5 C, cielo nublado = cálido y húmedo) con base en el criterio desarrollado por la Comisión Nacional del Agua de México y la Comisión Federal de Electricidad, siguiendo las recomendaciones de la Organización Meteorológica Mundial.

Durante el período de los seis meses de registro, la duración del día solar varió 1 hora y 6 minutos de 11 horas y 2 minutos a 12 horas y 8 minutos, con un promedio total de 11 horas 27 minutos. La salida del sol en promedio fue a las 05:56 horas y varió de 05:29 a las 06:16 horas, mientras que la puesta del sol presentó un rango de las 17:02 a las 17:51 con promedio de las

17:23 horas. El crepúsculo astronómico matutino ocurrió en promedio entre las 04:17 a las 05:00 y el crepúsculo vespertino entre las 18:19 y las 19:04 horas.

En la estación de campo de Pipiapan la lluvias ocurren en los meses de verano con días largos, mientras que la estación seca ocurre en los meses de invierno con días cortos. Los registros de actividad fueron realizados durante la estación seca. Durante este semestre la precipitación no es abundante y está azarosamente distribuida. La variación en la temperatura ambiente esta fuertemente relacionada a las lluvias y los días nublados. Las temperaturas mínimas ocurren en la madrugada y varían entre 13° y 22°C. Los valores más bajos están relacionados con los meses de diciembre y enero. Las temperaturas máximas ocurren regularmente al mediodía y están entre 19° y 31°C y los valores más altos se obtuvieron alrededor del equinoccio de otoño y de primavera (figura 9).

La hora establecida por la ley en invierno cambia el 28 de octubre. Para los Ateles esto resulta en el avance de una hora para el momento de recibir la alimentación y para el período diario de contacto con los humanos.

4.2.5 Estadísticas

Todos los análisis fueron realizados utilizando el paquete estadístico SSPS. La correlación producto momento de Pearson, una regresión múltiple, la t de Student, la ANOVA de una vía para medidas repetidas. Las comparaciones post-hoc se hicieron con la F de Tukey. La probabilidad de error para las diferencias significativas fue de $p < 0.05$.

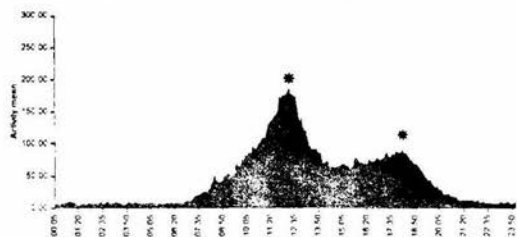
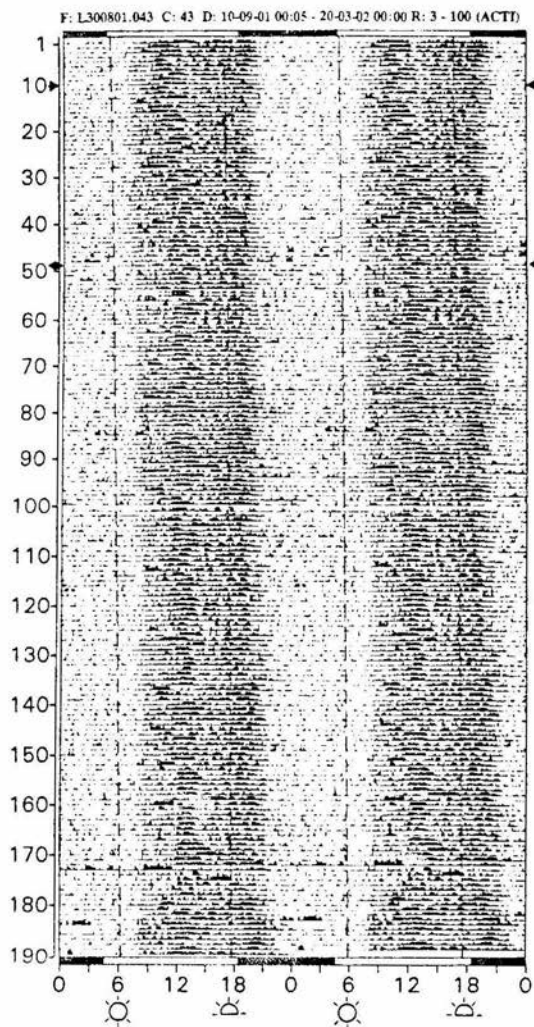
Para evaluar los efectos de las variables ambientales sobre los parámetros conductuales se aplicó un análisis de correlación univariado de Pearson para

cada uno de los sujetos, usando los valores de cada 3 días y los resultados fueron promediados para todo el grupo. La función de correlación cruzada se aplicó para obtener los datos de la máxima correlación y se utilizó una *t* de Student para determinar el grado de significancia en las diferencias entre los coeficientes de correlación para los tiempos dados ($t_0 - t_x$). Finalmente se aplicó un análisis de regresión múltiple con cada parámetro conductual como variable dependiente para evaluar la influencia de las variables meteorológicas y astronómicas sobre los parámetros específicos de reposo-actividad.

Las ANOVAS de una vía para mediadas repetidas seguidas por las comparaciones post-hoc con la *F* de Tukey fueron aplicadas para evaluar las variaciones no lineares y la interacción humana con los promedios de cada 30 días en los seis meses. Los cambios en las variables conductuales por las variables categóricas específicas del estado del cielo y del clima se determinaron con ANOVAS de una vía para medidas repetidas. Las diferencias entre los dos picos, para cada parámetro conductual, fueron analizados con la *t* de Student para muestras correlacionadas (Guilford, 1965).

Figura 8. Abajo. Diagrama de arriba. Actograma de doble plot del ritmo de actividad de una hembra Ateles, viviendo en condiciones seminaturales en el "Parque de la Flora y la Fauna Silvestre Tropical de Pipiapan" de la Universidad Veracruzana, en México. Las líneas en los histogramas muestran los datos originales de cada 5 minutos del periodo de registro ininterrumpido de 190 días consecutivos. Los espacios de las líneas corresponden a 100 valores por cada 5 minutos, y las verticales punteadas corresponden la hora de salida y puesta del sol. La flecha de la izquierda representa el primer día de datos usados para los análisis, los rombos marcan el día del cambio oficial de hora (Octubre 28).

Figura de abajo. Muestra el patrón promedio de actividad bimodal del mismo sujeto. Los valores de la ordinal dan el porcentaje del promedio total de actividad por día.



4.3 Resultados

4.3.1 Patrones de actividad

La figura 8, arriba ilustra el ritmo de actividad en doble figura (*double plot*) de un mono araña a lo largo de los 180 días de registro. El diagrama de abajo muestra claramente el patrón promedio de actividad en 24 horas a lo largo de los 180 días. Los octogramas de todos los sujetos demuestran –como se hizo en el capítulo anterior- que el Ateles esta activo durante el día y reposa en la noche. La actividad nocturna es mínima, alcanza un 7% de la actividad total en las 24 horas. El promedio del grupo en los registros de los seis meses mostró que la actividad inicia a las 07:02 horas \pm 30 minutos y termina a las 19:39 horas \pm 31 minutos. Durante los días cortos que ocurren en invierno la actividad presentó una duración de 12 horas 37 minutos \pm 30 minutos.

El alfa del Ateles fue más largo que el fotoperíodo (1 hora 10 minutos, DE = 0:16) y mostró una posición de fase negativa. La actividad inició en promedio 1 hora y 6 minutos \pm 14 minutos después de la salida del sol y termino 2 horas y 16 minutos \pm 19 minutos después de la puesta del sol.

Se encontraron dos picos importante de actividad (figura 8, abajo), uno a media mañana, a las 11:24 horas \pm 18 minutos y un segundo pico en las horas de la tarde a las 17:36 horas \pm 18 minutos con un intervalo entre los dos picos de 6 horas 12 minutos. La actividad fue significativamente mayor durante el pico de la mañana que en la tarde ($t = 12.16$; $p < 0.0001$).

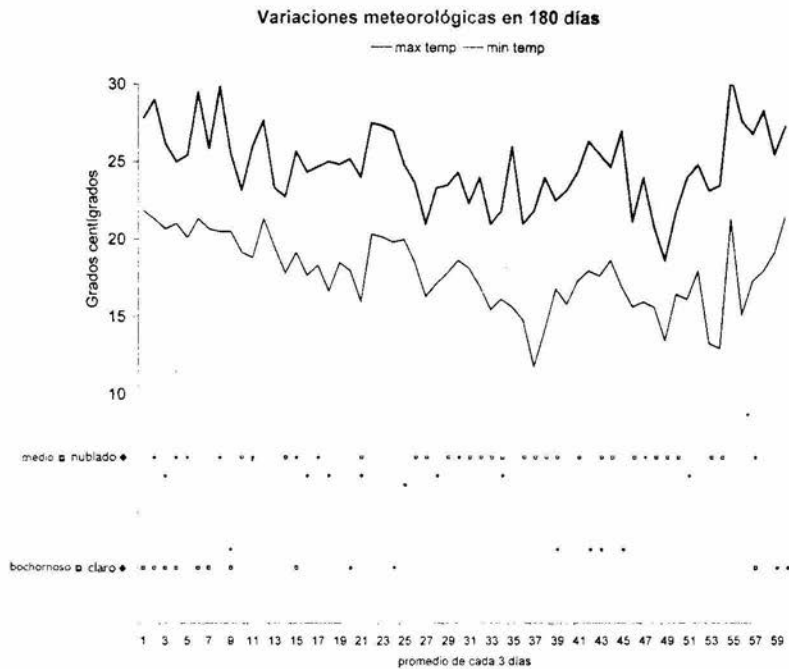


Figura 9. Promedio de cada 3 días ($180 \text{ días} / 3 \text{ días} = 60$) de la temperatura máxima y mínima en grados centígrados para el período de registro de los 180 días en la estación primatológica de Pipiapan. El estado del cielo se indica por los rombos para los días claros y los nublados, y los cuadrados indican el clima para clima medio y para días bochornosos. Para complementar la información, ver el texto.

4.3.2 Correlación entre los parámetros conductuales y las variables astronómicas y meteorológicas.

El análisis de correlación univariada (ver tabla 3) mostró una correlación estadísticamente significativa entre algunos parámetros de reposo-actividad con parámetros meteorológicos y astronómicos. Cuando las variables se analizaron usando una regresión múltiple encontramos solamente algunas relaciones significativas, que describimos a continuación (Tabla 3).

Tabla 3. Coeficientes de regresión múltiple de las variables estudiadas.

Variable dependiente	Día solar		Salida sol		Puesta sol		Crepúsculo vesp		Temperatura mínima	
	t	Sig	t	Sig	t	Sig	t	Sig	t	Sig
Alfa	-2.34	0.023	-2.38	0.021					2.06	0.044
Injcio actividad	2.1	0.04	2.26	0.028					-4.08	0.000
Final actividad	2.34	0.023	2.38	0.021					-2.06	0.044
Total actividad					-2.42	0.019	2.81	0.007		
Hora pico matutino	2.2	0.032	2.27	0.027			-5.13	0.043		

Significancia a $P < 0.05$

Se obtuvieron las relaciones entre las variables conductuales con los correspondientes parámetros del fotoperíodo. El período de actividad fue más largo, el inicio y el final de actividad ocurrieron después de la salida y la puesta del sol respectivamente. La relación entre el inicio de actividad y la salida del sol se incrementó ($r=0.63$; $p < 0.01$) con un retraso de 28.5 días ($SD=7.5$ días) y la diferencia entre la correlación 0 y la retrasada fue significativamente alta ($t=6.06$; $p < 0.0001$) (figura 10).

Con el análisis de regresión también se encontró que los parámetros conductuales se correlacionaron con la temperatura ambiente mínima. El período de actividad se incrementó y el inicio de actividad avanzó cuando la temperatura fue mas alta durante la noche. Este parámetro fue un gran predictor para el inicio del tiempo de actividad (figura 10).

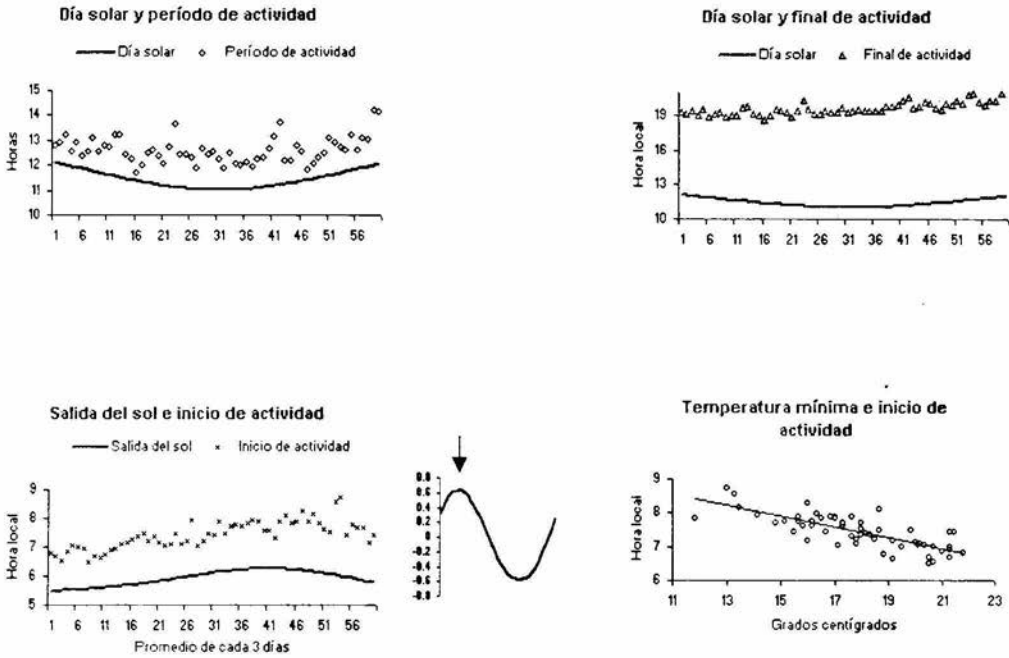


Figura 10. Parámetros del tiempo de actividad del ritmo diario, inicio y final de actividad (arriba) en el grupo de *Ateles* ($n=5$), está relacionado a los parámetros del día solar y a los tiempos de salida y puesta del sol del ciclo natural de luz-oscuridad y a la temperatura mínima. Los promedios de cada 3 días (cada punto representa el promedio de 3 días) se muestran para todos los sujetos registrados. Información adicional se encuentra en el texto. La inserción muestra la función de correlación entre la salida del sol y el inicio de actividad. La flecha marca el punto donde la correlación es significativamente más alta, en el día 28.5, con respecto a la correlación 0.

El pico de la mañana presentó una correlación significativa con la duración del día solar, la salida del sol y el crepúsculo vespertino (figura 11).

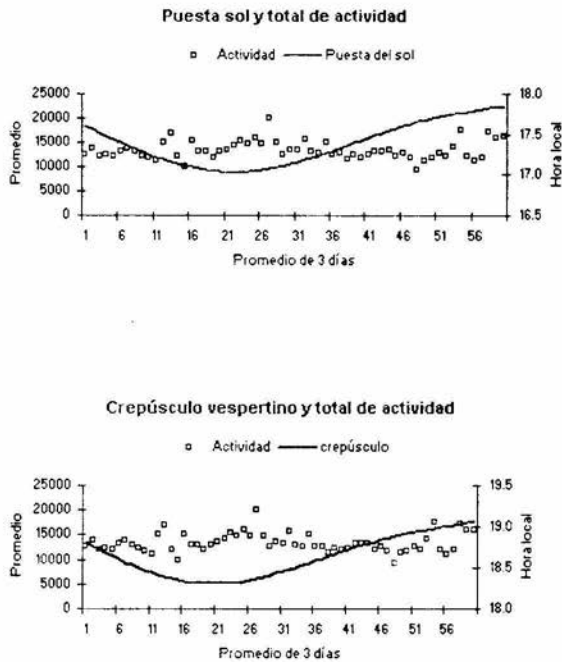


Figura 11. La actividad total del grupo de los Ateles ($n = 5$) con relación a los parámetros de la puesta del sol (gráfica de arriba) y del crepúsculo vespertino (figura de abajo) del ciclo natural de luz-oscuridad. Información adicional se encuentra en el texto.

4.3.2.1 Clima y estado del cielo

Dado que los registros de actividad de los Ateles se hicieron a lo largo de seis meses, en la época de secas, se observaron solamente unos cuantos días de lluvia, distribuidos azarosamente en los días bochornosos y nublados, los cuales pudieron tener un efecto en los patrones de actividad de los monos.

Como se puede observar en la figura 12, los factores climáticos influyeron significativamente el período alfa y la hora de inicio y final de actividad. El tiempo de actividad fue mas corto en días templados, más que en días bochornosos o cálidos ($F = 6.66$; $p < 0.0003$) y la actividad inició más temprano en los días bochornosos ($F = 13.49$; $p < 0.0001$). Los días nublados afectaron solamente el final de la actividad, la actividad finalizó más temprano en días nublados que en días claros ($F = 5.09$; $p < 0.009$).

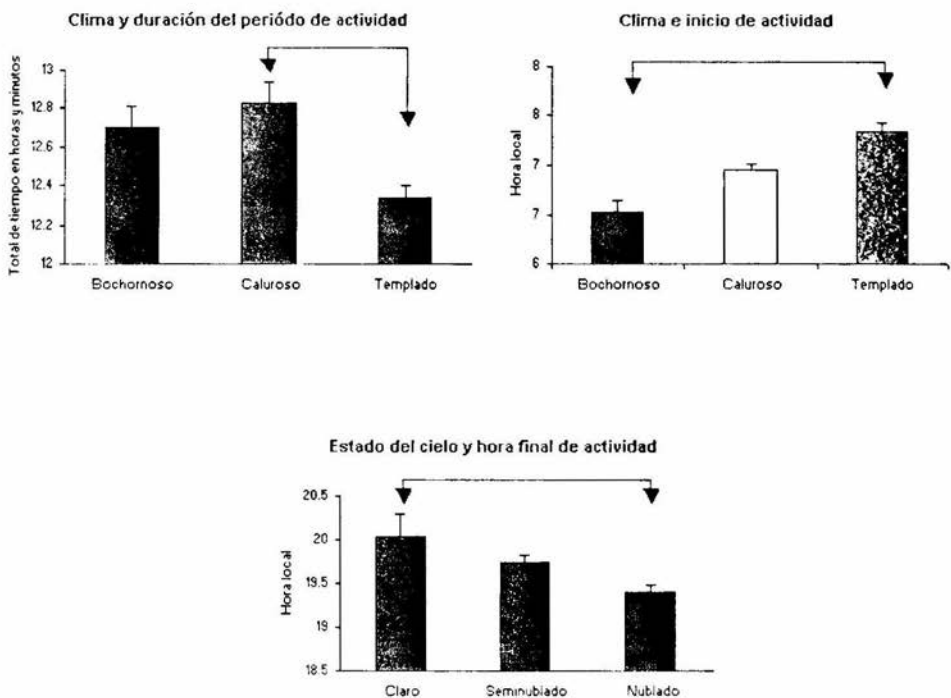


Figura 12. Se muestra el Promedio y error estandar de la duración del período de actividad (bochornoso= 12.7 ± 0.1 EE; caluroso= 12.83 ± 0.11 EE; templado= 12.35 ± 0.06 EE), del inicio de actividad (bochornoso= 6.53 ± 0.11 EE; caluroso= 6.94 ± 0.07 EE; templado= 7.33 ± 0.1 EE) con relación al estado del cielo. En la figura de abajo se muestra el promedio y el error estandar de la hora final de actividad (claro= 20.03 ± 0.26 EE; seminublado= 19.74 ± 0.09 EE; nublado= 19.4 ± 0.09 EE) con relación al estado del cielo. Las flechas indican las diferencias significativas.

4.3.3 *Período de reposo-actividad con relación a la interacción con humanos*

El pico de la mañana y de la tarde mostró diferencias significativas en las ANOVAs con los promedios de cada 30 días a lo largo de los seis meses. El pico de la mañana mostró diferencias significativas ($F = 8.39$; $p < 0.0001$). Aunque las comparaciones post-hoc fueron significativas entre SEP-OCT y ENE-FEB en la figura 13 es evidente que el pico de la mañana ocurrió una hora después de octubre 28, que es el día de cambio de horario oficial. La inserción de la figura 13 muestra que los cambios en los promedios de cada 3 días durante el período comprendido entre octubre 30 y noviembre 30 presentan una tendencia no significativa. El pico de la mañana fue más largo en el intervalo entre SEP-OCT y en FEB-MAR que en NOV-DIC ($F = 2.72$; $p < 0.04$); el pico de la tarde fue más corto en OCT-NOV que en FEB-MAR ($F = 2.59$; $p < 0.05$) y ocurrió después en FEB-MAR que en los otros meses ($F = 2.59$; $p < 0.05$).

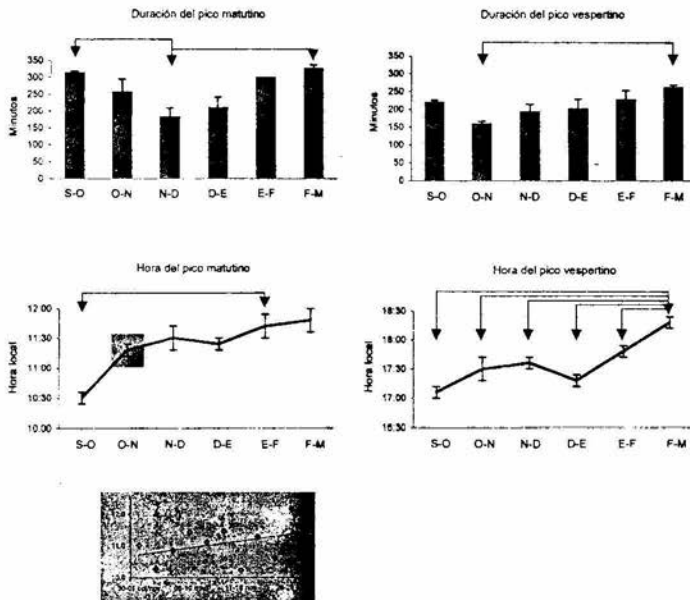


Figure 13. Comparación del promedio de duración y del tiempo de los picos de la mañana y de la tarde en intervalos de 30 días (pico de la mañana a las 11h y 24 minutos con una DE de 0:09 y el pico de la tarde a las 17 horas y 36 minutos con una DE de 0:07). Las flechas indican las diferencias significativas. La inserción representa un intervalo de 30 días, periodo inmediatamente después del cambio de hora oficial y el impacto en el Ateles, debido a la interacción humana (figura obtenida de la publicación aparecida en *Physiology and Behavior*, 83(1):107-117, 2004).

4.4 Discusión

Este es el primer estudio donde se utiliza una técnica objetiva de registros a largo plazo ininterrumpidos, de actividad motriz en *A. geoffroyi*. Los resultados corroboran que el mono araña es estrictamente diurno, lo que ha sido observado en otras especies de primates como el *Callithrix jacchus* (Erkert, 1989b; Glass y cols., 2001), *Saimiri sciureus* (Aschoff y Tokura, 1986), *Macaca mulatta* (Yellin y Hauty, 1971), *Macaca nemestrina* (Tokura y Aschoff, 1983) y un grupo Boliviano de *Ateles chamek* group (Wallace, 2001), y que se había sugerido para esta especie (Klein y Klein, 1976; Hall y Dalquest, 1963). El hecho de que el 93% de la actividad se manifiesta durante el período de luz y únicamente el 7% en la noche, claramente diferencia a los *Ateles* como especie diurna de los primates nocturnos y de los catemerales (Kappeler y Erkert, 2003). Nuestros resultados identifican una clara modulación de los patrones de reposo-actividad en el *A. geoffroyi* que vive en condiciones seminaturales; los parámetros astronómicos funcionan como *Zeitgebers*, como el ciclo natural de luz-oscuridad y los factores meteorológicos enmascaran los efectos de LO, como la temperatura, el clima, el estado del cielo. Finalmente las variables artificiales introducidas por la interacción con los humanos tiene solo un efecto débil.

La actividad diurna mostró un patrón bimodal, con un pico en la mañana a las 11:24 horas y un pico en la tarde a las 17:36 horas, mientras que la actividad nocturna se distribuyó de manera plana a lo largo de toda la noche, siendo mínima. Estos resultados son similares a los encontrados en estudios observacionales hechos en *Ateles* (García-Orduña, 2003) y en otras especies diurnas (Erkert, 2003; Baldellou, 1998). Los patrones de actividad bimodal han

sido interpretados como un mecanismo fisiológico adaptativo de organización del ritmo de reposo-actividad para reducir mas eficientemente la tasa metabólica y el gasto energético (Erkert, 2003; Baldellou, 1998). En el mono araña la cantidad de actividad motriz fue considerablemente mayor durante el pico de la mañana que en el de la tarde. Mientras que esa cantidad de actividad motriz del pico de la mañana puede ser debido a la competencia por el alimento, la presencia del pico vespertino no se puede atribuir a conductas relacionadas con el alimento, dado que la repartición del alimento se hace entre las 09:00 y las 10:00 de la mañana. Desafortunadamente de los resultados no se puede concluir si las diferencias entre los dos picos es debido a un fenómeno circadiano y por lo tanto viene programado de manera endógena o si es inducido por la disponibilidad de alimento. Sin embargo los registros de actividad llevados a cabo en condiciones controladas experimentales con luz continua y alimento *ad libitum* (Muñoz-Delgado y cols., 2004b) y en condiciones naturales (Wallace, 2001) resultaron en curvas con dos picos que difieren de manera similar, denotando un origen circadiano innato de estas diferencias, lo cual puede ser plausible. Durante la noche la actividad motriz no es completamente abolida, pero tampoco se encuentran picos prominentes, lo cual es similar a lo que se ha visto en otras especies de primates (Erkert, 2003; Erkert y Kappeler, 2004), en contraste con los patrones de actividad en especies catemerales (Kappeler y Erkert, 2003). Las observaciones ocasionales de "actividad nocturna" registradas en el mono araña probablemente resultan de movimientos ocasionales del sueño y cambios en la posición del sueño, como se ha observado en *Macaca arctoides* (Muñoz-Delgado y cols., 1992, 1995).

4.4.1 Ciclo natural de luz-oscuridad

El patrón de actividad de los monos está modulado por el ciclo natural de luz-oscuridad. La salida del sol y el fotoperíodo, que varió cerca de una hora en el sitio de estudio determinando la duración de la actividad alfa, el inicio y el final de la actividad en los Ateles. El día solar, la salida y la duración de crepúsculo vespertino tuvieron influencia sobre el tiempo del pico matutino.

La duración del crepúsculo y la puesta del sol influenciaron la cantidad total de actividad, como en el caso de las especies crepusculares, sugiriendo una influencia de la intensidad de luz sobre la cantidad de actividad total. Los efectos distintos del crepúsculo sobre los niveles de actividad han sido descritos para especies nocturnas (Kavanau, 1976; Metcalfe y cols., 1999) y catemerales (Erkert, 2003). Estos resultados muestran la influencia de la intensidad de luz sobre la cantidad total de actividad, no descrito antes en especies diurnas. Este resultado sugiere que en *Ateles*, el rápido decremento de la intensidad de luz durante el oscurecimiento puede ser un factor determinante en la actividad, es necesario hacer otros estudios en condiciones naturales para determinar este factor.

La correlación entre los factores astronómicos y las variables conductuales del ciclo de actividad-reposo indican una plasticidad del ritmo circadiano a los cambios continuos del *Zeitgeber* natural de luz-oscuridad.

El incremento en la correlación entre la hora de salida del sol y el inicio de actividad con un retraso de 28.5 días sugiere que la capacidad de ajuste es lenta. Esta lentitud en la respuesta del ritmo circadiano de actividad-reposo podría explicar las dificultades experimentadas por muchos humanos para

adaptar su ritmo de actividad-reposo a los cambios de una hora producida por la luz artificial del tiempo de verano a invierno y viceversa. En condiciones experimentales de luz u oscuridad constante (*free-running*), la adaptación de los ritmos de reposo-actividad con señales de luz toman algún tiempo en los organismos complejos (Muñoz-Delgado y cols., 2004b). En consecuencia no hay una desincronización del ritmo de actividad-reposo, sino un ajuste diario al cambio en el sincronizador.

Lo anterior puede implicar: 1) Una memoria para el mantenimiento del tiempo, como respuesta a cambios constantes de luz, o 2) que refleje una dependencia del cambio de fase circadiano.

4.4.2 Factores climáticos

Se ha descrito que los factores meteorológicos como la temperatura ambiente, la humedad, la precipitación, enmascaran el patrón de actividad sincronizado por el ciclo natural de luz-oscuridad (Aschoff y cols., 1982). Este fenómeno se encontró en nuestros resultados, lo cual sugiere flexibilidad adaptativa del patrón básico de reposo-actividad de los animales ante los cambios repentinos del ambiente (Erkert, 2003; Erkert y Gröber, 1986; Erkert, 1989a).

En el *Ateles* los patrones circadianos de reposo-actividad fueron enmascarados por diversos factores climáticos. Por ejemplo el inicio de actividad fue más temprano y el alfa más extenso cuando las temperaturas mínimas fueron altas. Se encontró un efecto más pronunciado de la temperatura nocturna que de la temperatura del día sobre el patrón de actividad. Resultados similares han sido reportados en macacos japoneses (Watanuki y Nakayama, 1993). El tiempo de actividad del mono araña inició

más temprano y el alfa más corto en días bochornosos, mientras que el alfa fue más largo en días templados, lo cual puede ser interpretado como un efecto de enmascaramiento. El enmascaramiento del ritmo por factores climáticos puede ser consistente con la suposición del valor adaptativo que provee beneficios energéticos y de termorregulación (Erkert, 2003). Sin embargo el avance y el acortamiento de la actividad en los días bochornosos puede deberse también a la presencia de mosquitos, los cuales son más abundantes en los meses de OCT-NOV cuando aún hay días de lluvia.

Los cambios en la intensidad de luz por efecto de la presencia de días nublados también tienen incidencia en los patrones de actividad conductual de los Ateles, finalizando la actividad más temprano en días nublados más que en días claros o semiclaros. Esto indica que la modulación de la actividad por efectos directos del medio ambiente como la luminosidad no ocurre solamente en especies catemerales o nocturnas (Erkert, 2003), sino que también ocurre en primates estrictamente diurnos.

4.4.3 Rutina de cuidadores

La disponibilidad de alimento y/o la interacción con los humanos durante el lavado de las jaulas tuvo una leve influencia sobre el pico de actividad matutino. Este fue el único parámetro del ritmo afectado por influencias artificiales, otras variables no se vieron afectadas. El horario de verano termina el 28 de octubre. Así el aseo de las jaulas y la disponibilidad de alimento continúa con la hora oficial, entre las 09:00 y las 10:00 horas, esto representa el avance de una hora comparado con el tiempo previo. Durante el período de OCT-NOV de 30 días el pico de actividad de la mañana avanzó cerca de una

hora mostrando un incremento en la tendencia pero no significativo. El pico de la mañana mostró diferencias significativas entre OCT-NOV y ENE-FEB y una alta correlación con las variables astronómicas. El tiempo total del pico de la mañana fue parcialmente el resultado del sincronizador circadiano -correlación con salida del sol, fotoperiodo y el crepúsculo vespertino- y mostró un medio enmascaramiento por el alimento y/o la interacción con los humanos. En condiciones naturales el pico de la mañana ocurre inmediatamente después del inicio de actividad, es decir alrededor de la hora de salida del sol (Wallace, 2001). En el grupo nuestro el pico ocurre más tarde, e inmediatamente después de la distribución del alimento, sugiriendo que los procesos del sincronizador circadiano, responden a los cambios introducidos por el hombre.

Capítulo 5

Parámetros astronómicos, meteorológicos y ritmos de reposo-actividad del mono araña. Un análisis de la estación de secas con la estación de lluvias y del ciclo lunar.

5.1 Introducción

Si bien es cierto que hemos observado variaciones en el ritmo de reposo-actividad del *Ateles* con relación a los cambios meteorológicos y astronómicos, unos por funcionar como *Zeitgeber* y otros por actuar como enmascaradores (Muñoz-Delgado y cols., 2004a), también quedan pendientes otros aspectos.

Además de los efectos de sincronización y de enmascaramiento de las variables denominadas astronómicas y meteorológicas en primates (Kappeler y Erkert, 2003; Erkert y Kappeler, 2004), también se han encontrado variaciones con relación a los eclipses de sol; en babuinos (*Papio hamadryas*) (Gil-Burmann y Beltrami, 2003) y macacos (*Macaca arctoides*) (Luna-Villegas y cols., 1994) se observaron conductas de agrupamiento y de curiosidad durante la fase de oscurecimiento, y en chimpancés (*Pan troglodytes*), incluso, parecieron buscar el lugar de "origen" del fenómeno (Branch y Gust, 1986). Este conjunto de respuestas están asociadas a los cambios de luminosidad y no a cambios de temperatura y/o de humedad.

También se han encontrado variaciones con el mes sinódico, en diversos roedores nocturnos como especies de ratones y ratas, en quienes presentaron diferencias en las distancias recorridas, las cuales se incrementan durante la fase de luna llena, y diferencias en la hora de los picos de actividad,

dependientes de la fase lunar (Gilbert y Boutin, 1991; Wolfe y Summerlin, 1989).

En un estudio realizado por Lockard y Ownings (1974) en ratas canguro, abejas nocturnas y sanguijuelas, encontraron que aumentan la actividad en luna llena y la decrementan en luna nueva. El ratón *Phyllotis xanthopygus*, de la Patagonia, es menos activo cuando se expone a intensidades altas de luz, e incrementa la actividad diurna cuando se expone a intensidades de luz de luna llena, lo cual sugiere que en condiciones naturales del campo la actividad está determinada en parte por el ciclo lunar (Kramer y Birney, 2001). El Capibara o Carpincho o Chigüiro, el roedor nocturno más grande del mundo, que se extiende a lo largo de algunos países del Sur de América, con diferentes nombres, se aparea solamente en noches de luna llena. Diversas especies presentan sincronía del ciclo reproductivo con el ciclo lunar, por ejemplo en la mosca de mayo, gusanos marinos, y otras especies marinas.

El Alca (ave marina relacionada con el pingüino) sufre oleadas de depredación por parte de las gaviotas (*Larus occidentalis*) en noches de luna llena, más que en noches oscuras (Nelson, 1989). En ratas se encontró recientemente un decremento de la melatonina y hormonas hipotalámicas durante la estación de verano, caracterizada por el incremento de la luz durante el día solar, así como en las noches de luz lunar (Bartsch y cols., 1994; Zachariah y Zachariah, 2001). De forma contraria, especies de murciélagos tropicales disminuyen su actividad en luna llena (Erkert, 1974; Morrison, 1978).

Con respecto a los estudios hechos en primates no-humanos, tanto en condiciones de laboratorio como naturales, se han encontrado efectos directos de intensidad de luz lunar que enmascaran el ritmo de reposo-actividad,

generando un efecto inhibitorio o desencadenante de la actividad motriz (para una revisión de los estudios con primates ver Muñoz-Delgado y cols., 2000, 2004; Erkert, 2003).

En este sentido se habla de una relación filial con respecto a la luna entre especies que incrementan la actividad en noches de luna llena, o fóbica en especies que inhiben o decremantan la actividad en presencia de luz lunar (Gursky, 2003). Por ejemplo especies como el tásido espectral, primate asiático, modifica su conducta de acuerdo a la disponibilidad de luz lunar, los individuos son más activos en noches de luna llena en comparación con las otras fases.

El mono nocturno *Aotus*, único antropoide de hábitos nocturnos que habita el Sur de América, limita el periodo de actividad al anochecer y al amanecer en noches de luna nueva y extienden su actividad durante toda las noches de luna llena (Erkert, 1989a). También se ha visto que el *Otolemur crassicaudatus*, *Galago zanzibaricus*, viaja más durante la luna llena (Nash, 1986), mientras que en el *Galago moholi* y en el *Loris tardigradus* la frecuencia de vocalizaciones es mayor en luna llena, y los machos presentan mas actividad motriz que las hembras (Bearder y Martín, 1980, Bearder, 2002). Algunos de estos estudios se han corroborado en condiciones de laboratorio, donde se han sometido a intensidades de luz artificial similares a la que corresponde a cada fase lunar (Erkert, 1989ab).

En otras especies se reconoce una relación fóbica con la luz lunar (Gursky, 2003), como se ha visto en algunos mamíferos nocturnos que restringen las vocalizaciones, los desplazamientos, y el forrajeo en noches de luna llena. También se ha visto que en tásidos hay un decremento de la

actividad durante la luna llena, así como variaciones en la conducta social dependiendo de la fase lunar.

Más recientemente se ha encontrado en especies catemerales, como en el *Aotus azarae* del Chaco argentino que incrementa la actividad nocturna en noches de luz lunar y decreta la actividad diurna posterior a las noches de luna llena (Fernández-Duque, 2003). Esto es de interés ya que la mayoría de los mamíferos nocturnos son fóbicos a la luz lunar, quizá porque hay mayor exposición a la presencia de depredadores, y son mas fácilmente visibles.

En términos de supervivencia y de la eficiencia del forrajeo en prosimios -los primates más distantes del género humano en la escala filogenética- la investigadora Sharon Gursky (2003) del Departamento de Antropología de la Universidad de Texas, demostró que, para los társideos, los beneficios del forrajeo de insectos por unidad de tiempo son espectacularmente más grandes durante la luna llena. No obstante la eficiencia del forrajeo en luna llena, también puede corresponder a un desarrollo de la agudeza visual. La mayoría de los mamíferos nocturnos tienen en sus ojos un *tapetum lucidum*, que es una capa reflectora detrás que incrementa la capacidad de percibir luz de baja intensidad, lo cual les permite tener una visión altamente desarrollada en la oscuridad.

Otra evidencia es que ante la exposición a depredadores, los társideos realizan los viajes en grupo y no solitarios, pero como esto puede repercutir en las actividades de forrajeo, se compensa con el alto consumo en la abundancia de insectos, lo cual baja la competencia por alimento.

Erkert y Kappeler (2004) recientemente realizaron un extenso registro de un año con actigrafía, en el prosimio Lemuridae *Propithecus v. Verreauxi*, que

contrario a la mayoría de lemures que exhiben un estilo de vida nocturno, éste se es de hábitos diurnos. Con el objeto de caracterizar los ritmos de actividad diarios, anuales y lunares y para reconstruir la transición evolutiva de la actividad nocturna a la diurna, encontraron que hay una clara dependencia de los parámetros astronómicos sobre el inicio, final y duración del período de actividad, con efectos menores de la luz lunar sobre la actividad nocturna en las primeras tres horas del tiempo de reposo. Estos investigadores encontraron adicionalmente un período de actividad bimodal y cortos períodos de actividad durante los meses de frío y de invierno, con una reducida disponibilidad de alimento en el medio, lo cual interpretan como una adaptación del gasto energético.

Con base en estos antecedentes nos planteamos las siguientes preguntas

- i) ¿Presenta variaciones en el ritmo de actividad-reposo el *Ateles* con respecto a los cambios anuales astronómicos y meteorológicos? Si en el lapso de tiempo de equinoccio otoño-primavera hay variaciones conductuales, entonces con los cambios astronómicos y meteorológicos que ocurren anualmente, las variaciones del ritmo de reposo-actividad seguirán persistiendo.
- ii) ¿Varían los patrones del ritmo de actividad-reposo con relación a las variaciones estacionales de secas y lluvias? Si los factores meteorológicos tienen influencia sobre los parámetros conductuales de actividad-reposo, entonces las variaciones estacionales de secas y lluvias marcarán diferencias en el ritmo de actividad-reposo del *Ateles* y
- iii) ¿Existen variaciones del ritmo de reposo-actividad motriz del *Ateles* con respecto al ciclo lunar? En condiciones naturales donde las diferencias de luminosidad tienen influencias sobre los patrones de la actividad-reposo del *Ateles*, como por ejemplo la salida y puesta

del sol, entonces las variaciones en las intensidades de luz lunar tendrán una influencia momentánea sobre el ritmo de actividad-reposo.

5.2 Métodos

5.2.1 Sujetos y lugar de estudio

Se efectuaron registros de actividad a largo plazo de 11 meses en tres monos araña, dos hembras, Lankenao (LK), Alanis (AL) y el macho Macuile (MA), adultos, de marzo de 1999 a octubre de 1999 y del equinoccio de otoño del 2001 al equinoccio de primavera del 2002 (tabla 1, capítulo 4). Posteriormente se registraron otros tres monos araña Javier (JV), Moncho (MO) y la Nena (fallecida) (ver tabla del capítulo 4 para el período de seis meses). El método de registro y el procedimiento fue similar al descrito en el capítulo 4. Cuando se juntaron los datos de 1999 y del 2001-2002, se completaron 11 meses con los cuales se hicieron análisis para el grupo.

5.2.2 Recolección de datos y evaluación

Los registros fueron analizados de la forma ya descrita en el capítulo 4. Los datos obtenidos se promediaron para cada 3 y 330 días respectivamente, iniciando el 21 de abril de 1999, al 21 de septiembre del mismo año y continuando del 21 de septiembre del 2001 al 19 de marzo del 2002. Se promediaron los datos de 120 días correspondientes a 4 meses de la estación de secas y 4 meses de la estación de lluvias con el objeto de determinar las diferencias. Los promedios de cada sujeto se sometieron a análisis estadísticos de ANOVAs, t de student, correlación de Pearson, F de Tukey y pruebas no paramétricas como Wilcoxon, para determinar su significancia.

Los parámetros circadianos y conductuales de interés fueron los mismos ya mencionados en el capítulo 4.

1. El patrón total de actividad se obtuvo con el promedio individual de los datos de cada 5 minutos sobre los 330 días de registro, promediando los resultados de todos los sujetos.
2. Los parámetros fundamentales del ritmo de reposo-actividad de los monos, como la duración del tiempo de actividad, tal como las duraciones de actividad y reposo, la posición de fase (ψ) de la hora de inicio y del final de actividad (ψ_i , ψ_f) en relación a la salida y puesta del sol, fueron calculadas respectivamente para los períodos de 3-d, 330-d y 120-d.

5.2.3 Factores ambientales

La información de los parámetros astronómicos fueron los mismos del capítulo 4.

Durante el período de los once meses de registro, la duración del día solar varió 2 hora y 13 minutos, siendo el día más corto de 11 horas y 1 minuto y el día más largo de 13 horas y 14 minutos, con un promedio total de 12 horas 07 minutos.

La salida del sol en promedio fue a las 05:38 horas y varió de 05:07 a las 06:16 horas, mientras que la puesta del sol presentó un rango de las 17:01 a las 18:25 con promedio de las 17:45 horas. El crepúsculo astronómico matutino inició en promedio a las 04:48 entre las 04:17 a las 05:00 y el crepúsculo vespertino terminó a las 19:24 entre las 18:19 y las 19:04 horas.

En la estación de campo de Pipiapan las lluvias ocurrieron en los meses de verano con días largos, entre el 15 de junio al 27 de noviembre, pero la temporada con lluvias fuertes se concentró entre el 3 de julio al 1 de noviembre. El resto del año las lluvias que se presentaron fueron escasas y no fuertes, menores de 10 mm, mientras que la estación seca ocurrió en los meses de invierno con días cortos. La temperatura ambiente estuvo fuertemente relacionada con las lluvias y los días nublados. Las temperaturas mínimas ocurrieron en la madrugada y presentaron en promedio 20° C con una variación entre 12° C y 24° C. La temperatura mas bajas entre el 9 y el 11 de enero y la máxima menor entre el 28 de abril y el 6 de mayo. Las temperaturas máximas ocurrieron regularmente al mediodía, siendo la más alta de 27° C grados con variaciones entre 19° C y 34° C. Los valores más altos ocurrieron entre el 7 y el 15 de mayo y la mínima máxima entre el 14 y 16 de febrero. Finalmente la precipitación media fue de 6 mm prevaleciendo los días sin lluvia (figura 14).

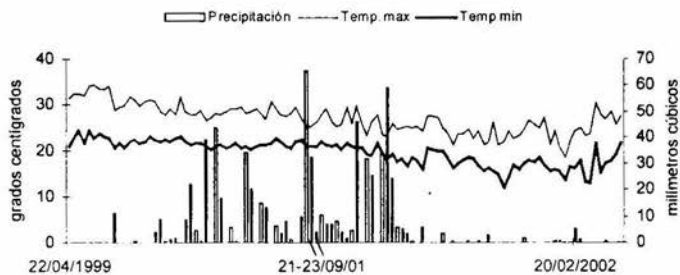


Figura 14. Distribución de los factores meteorológicos en los 11 meses de registro.

5.2.4 Estadística

Para los parámetros circadianos y conductuales se utilizaron las descritas en el capítulo 4.

Los análisis de la probable influencia del ciclo lunar sobre el ritmo de reposo-actividad, se determinaron de la siguiente forma:

Dado que la variable fase lunar es continua, se hizo necesario hacerla discreta, para evitar sesgos en los resultados, por lo tanto se tomaron los tres días más importantes de cada fase lunar, cuya variación en intensidad de luz es solamente del 2% (US Naval Observatory <http://aa.usno.navy.mil/>); el día antes al cambio de fase, el día de cambio de fase y el día inmediatamente posterior. Para determinar la significancia estadística los datos se sometieron a las pruebas no paramétricas de Wilcoxon y de Friedman (Siegel, 1988), y siguiendo la metodología propuesta por Erkert y Kappeler (2004) se hizo un análisis más fino de la actividad por cada tres horas para las mismas fases lunares.

5.3 Resultados

5.3.1 Patrones de actividad

Las figuras 14-15 ilustran sendos actogramas de actividad, del mismo sujeto, a lo largo de los 330 días, el primero cubre el registro de 1999 y el segundo el registro del 2001-2002, presentando las siguientes características: el promedio *alfa* fue de 13:10 horas (DS = 1 h 52 minutos), mientras que el fotoperíodo en promedio es de 12:08 (DS = 48 minutos), lo que denota que el período *alfa* es mayor en 58 minutos que el fotoperíodo. El período *rho* fue de 10:50 horas (DS = 46 minutos). La hora de inicio de actividad fue a las 6:38 horas (DS = 54

minutos), mientras que la hora de salida del sol ocurrió a las 5:38 (DS = 24 minutos), mostrando una posición de fase negativa (Ψ_i) de la hora de inicio de actividad con respecto a la salida del sol. La hora del final de actividad fue a las 19:48 horas (DS = 41 minutos), mientras que la hora de puesta del sol ocurrió a las 17:45 (29 minutos) también con posición de fase negativa (Ψ_f). El promedio de actividad alfa de los 11 meses fue del 92% y la actividad durante el reposo del 8%, ratificando que el *Ateles* es una especie de hábitos diurnos.

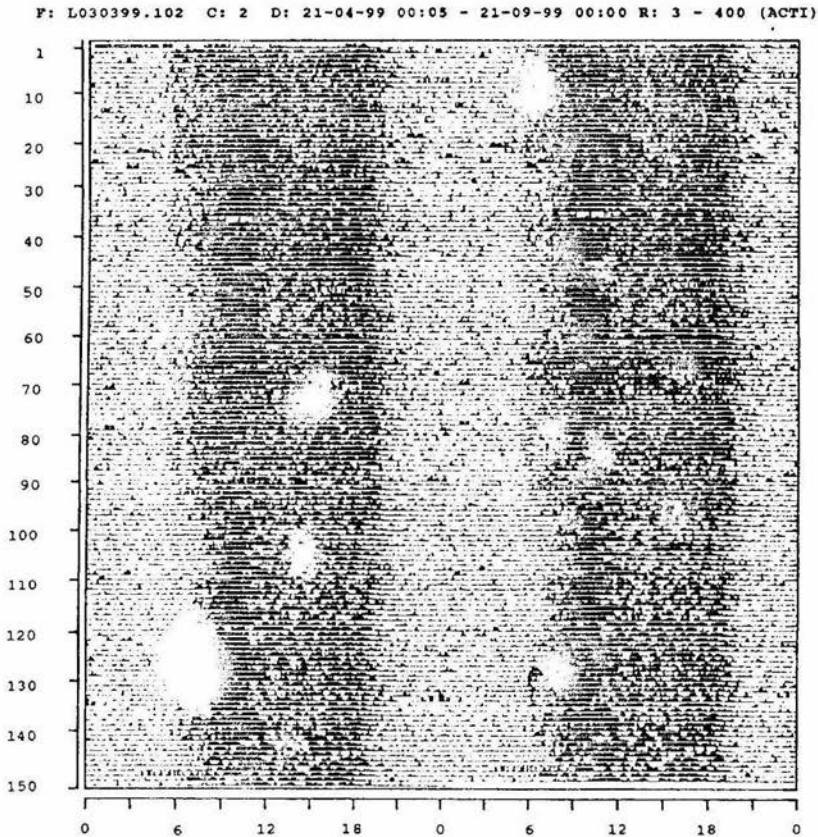


Figura 14. Se muestra el actograma de doble figura del ritmo de actividad de la hembra Lankenao, correspondiente a 150 días consecutivos, iniciando el 21 de abril de 1999. Las líneas en los histogramas muestran los datos originales de cada cinco minutos del período de registro. Los espacios de las líneas corresponden a 100 valores por cada cinco minutos.

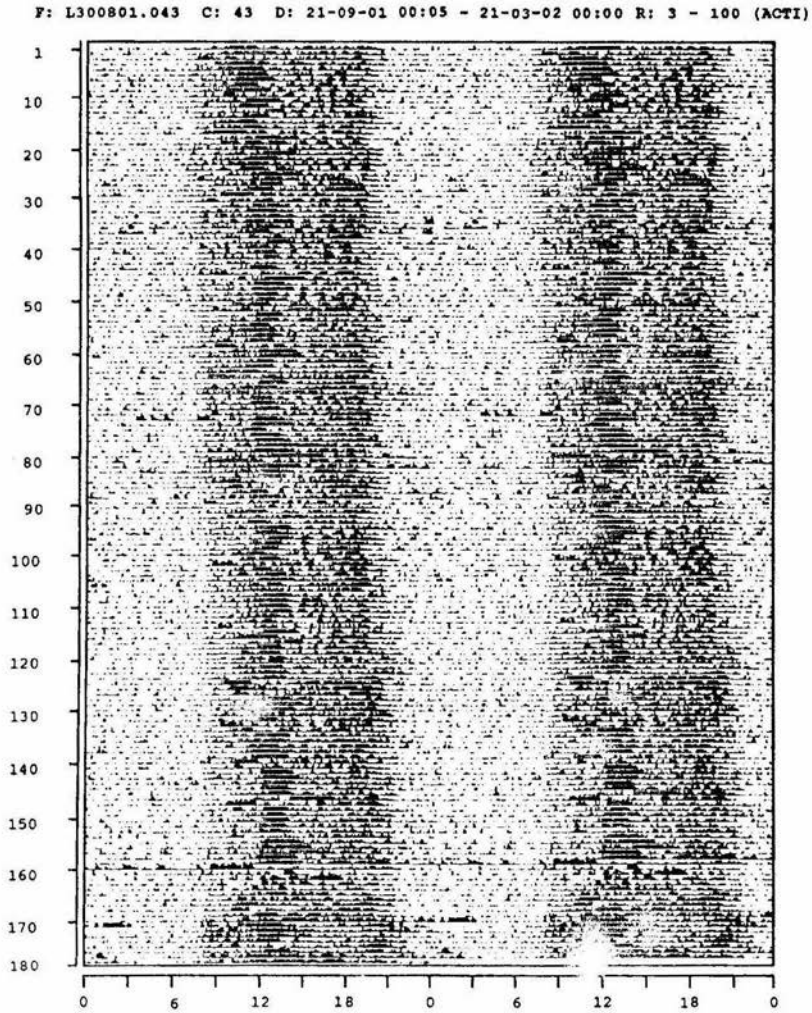


Figura 15. Se muestra el actograma de doble figura del ritmo de actividad de la hembra Lankenao, correspondiente a 180 días consecutivos, iniciando con el equinoccio de otoño el 21 de septiembre del 2001. Las líneas en los histogramas muestran los datos originales de cada cinco minutos del período de registro. Los espacios de las líneas corresponden a 100 valores por cada cinco minutos.

La actividad de las 24 horas presentó un patrón bimodal, con un primer pico máximo a las 10:10 horas, y el segundo pico a las 17:30 horas para el grupo (n=3) (figura 16).

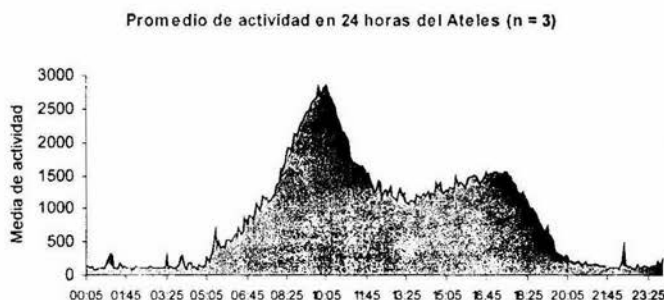


Figura 16. La figura muestra el patrón promedio de actividad bimodal de los 3 sujetos. Los valores de la ordinal son el porcentaje del promedio total de actividad por día.

5.3.2 Variables astronómicas, meteorológicas y parámetros conductuales.

5.3.2.1 Astronómicas

Las tabla 4. muestra las correlaciones significativas por grupo (n = 3) del análisis de regresión múltiple de los parámetros conductuales con los parámetros astronómicos y meteorológicos, a lo largo de los 11 meses de registro. Se observa que el grupo presentó una correlación significativa del alfa y la hora final de actividad con el crepúsculo matutino y vespertino. No obstante el total de actividad, y la cantidad total de actividad alfa correlacionó negativamente con el crepúsculo matutino. También se encontró correlación negativa entre alfa y la salida del sol.

5.3.2.2 Meteorológicas

La temperatura mínima tuvo un efecto negativo sobre la hora de inicio de actividad. Asimismo la temperatura máxima mostró un efecto significativo sobre el período alfa y la hora final de la actividad (Tabla 4).

Tabla 4. Coeficientes de regresión múltiple de las variables estudiadas.

Astronómicas	Salida del sol		Duración del crepúsculo matutino		Duración del crepúsculo vespertino	
	T	Sig	t	Sig	t	Sig
Alfa	-2.53	0.01	5.29	0.00	4.84	0.00
inicio actividad						
final actividad			4.04	0.00	3.42	0.00
total actividad			-3.72	0.00	-2.55	0.01
Actividad de alfa			-4.12	0.00	-2.87	0.00

Meteorológicas	Temperatura máxima		Temperatura mínima	
	t	Sig	t	Sig
Alfa	2.16	0.03		
inicio actividad			-3.59	0.00
final actividad	2.02	0.04		

5.3.3 Diferencias del ritmo de reposo-actividad con relación a las estaciones de secas y de lluvias

En los análisis por individuo realizados con respecto a la actividad motriz y las estaciones de secas y de lluvias se obtuvo los siguientes resultados: alfa se alargó significativamente en los tres sujetos durante la época de lluvias (Macho Macuile $t=-2.09$, $p=0.043$, hembra Alanis $t=-3.76$, $p=0.001$, hembra Lankenao $t=-3.80$, $p<0.000$) (figura 17).

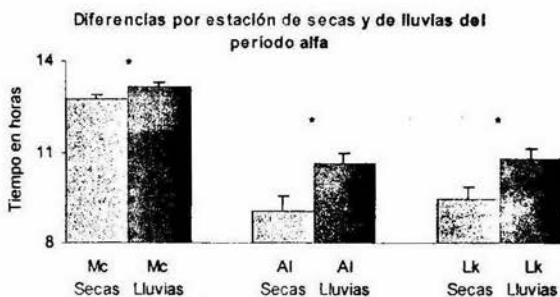


Figura 17. Se muestra el promedio y el error de alfa en cada estación para cada uno de los sujetos: Macho Mc= Macuile (secas=12.75, EE=0.14; lluvias=13.14, EE=0.14), hembra AI= Alanis (secas=9.07, EE=0.47; lluvias=10.60, EE=0.37), hembra Lk= Lankenao (secas=9.45, EE=0.42; lluvias=10.78, EE=0.36). Las hembras tienden a tener un alfa menor en secas que en lluvias.

La figura 18, muestra la diferencia significativa de los tres sujetos a finalizar la actividad más temprano en días de estación seca que en la de lluvias (Macuile $t=-2.48$, $p=0.017$; Alanis $t=-3.31$, $p=0.002$; Lankenao $t=-2.37$, $p=0.022$).



Figura 18. Se muestra el promedio y el error estandar de la hora final de actividad para cada sujeto de la estación de secas y de lluvias. Mc (secas=19.08, EE=0.11; lluvias=19.38, EE=0.008), AI (secas=19.18, EE=0.009; lluvias=19.53, EE=0.009), Lk (secas=19.87, EE=0.007; lluvias=20.16, EE=0.009). Se muestra que la actividad finaliza más tarde en la estación de lluvias que en la de secas.

Finalmente en la figura 19 se puede observar cómo la cantidad de actividad total y la actividad de alfa fue significativamente mayor en el macho

Macuile durante la época de lluvias (actividad total $t=-3.47$, $p=0.001$; actividad alfa $t=-3.43$, $p=0.001$), con relación a la de secas.

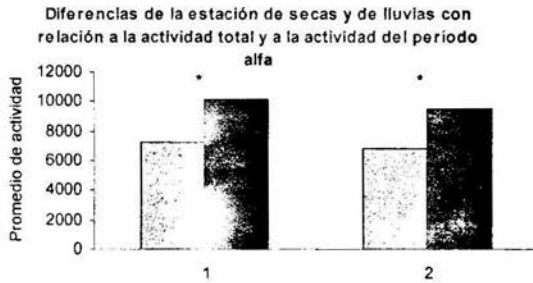


Figura 19. Muestra el promedio y el error estandar de la actividad total (1) (secas=7235, EE=894, lluvias=10183, EE=1018) y de alfa (secas=6801, EE=825; lluvias=9549, EE=958) de la hembra Lankenao. La actividad del período alfa y el total de actividad se incrementaron más en la estación de lluvias que en la de secas.

5.3.4 Efectos del ciclo lunar

5.3.4.1 Variaciones en 11 meses ($n = 3$)

Como se aprecia en la figura 20 la actividad total promedio presentó diferencias significativas en un macho y una hembra a lo largo de los once meses con relación a la fase lunar. Ambos sujetos mostraron menos actividad en luna nueva: la hembra Alanis mostró menos actividad en luna nueva que en llena y menguante y la mayor actividad cuando los días eran de luna llena. El macho Macuile, mostró mayor actividad en luna creciente.

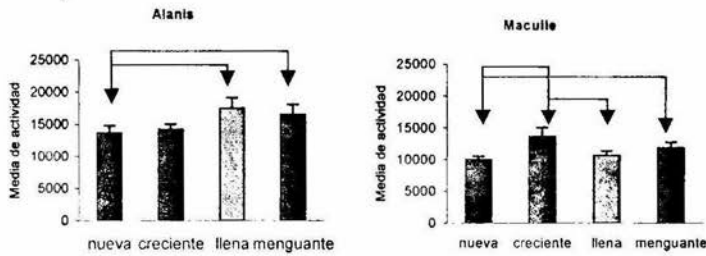


Figura 20. Se muestra el promedio y el error estandar de la actividad en cada fase lunar para la hembra Alanis (nueva=13652, EE=1107; creciente=14218, EE=813; llena=17459, EE=1677; menguante=16462, EE=1626) y para el macho Maculle (nueva=9976, EE=527; creciente=13646, EE=1434; llena=10645, EE=740; menguante=11842, EE=911). Se observa una tendencia a mostrar menor actividad en luna nueva.

Con respecto a la hora de inicio de la actividad en los análisis por individuo encontramos que los tres sujetos inician actividad más temprano en luna llena que en las fases restantes (figura 21. $t = -3.17$; $p = 0.01$).

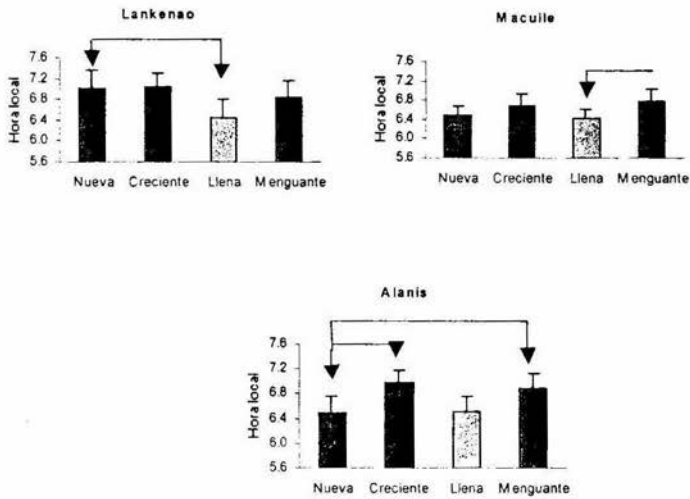


Figura 21. Se muestra el promedio y el error estandar de la hora de inicio de actividad para cada sujeto (hembra Lankenao, nueva=7.02, EE=0.34; creciente=7.05, EE=0.25; llena=6.62, EE=0.39; menguante=6.84, EE=0.31) (macho Maculle, nueva=6.47, EE=0.29; creciente=6.68, EE=0.14; llena=6.53, EE=0.36; menguante=6.77, EE=0.23) (hembra Alanis, nueva=6.48, EE=0.28; creciente=6.97, EE=0.21; llena=6.76, EE=0.31; menguante=6.88, EE=0.24). Se observa que la hora de inicio de actividad, representada por la hora local, en los tres sujetos es más temprano en luna llena. Las diferencias significativas se marcan con las flechas.

El final de la actividad ocurrió más tarde en luna nueva que en menguante en la hembra Lankenao (figura 22).

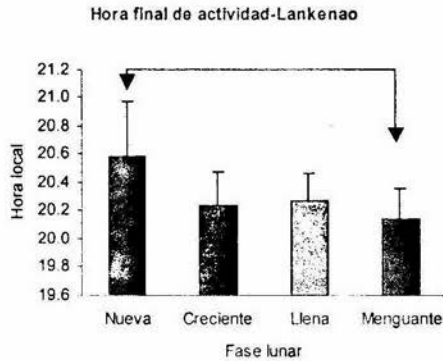


Figura 22. Se muestra el promedio y el error estandar de la hora final de actividad de la hembra Lankenao en cada fase lunar (nueva=20.58, EE=0.38, creciente=20.23, EE=0.23, llena=20.42, EE=0.18, menguante=20.14, EE=0.20). Lankenao finalizó la actividad más temprano en luna menguante.

5.3.4.2 Variaciones en 6 meses (n = 5)

La actividad se incrementó significativamente en noches de luna llena, entre las 19:00 y las 04:00 horas, excepción hecha entre la 01:00 y las 04:00 horas. En la mañana hubo menor actividad en presencia de luz solar de las 07:00 a las 10:00 horas después de las noches de luna llena (figuras 23, 24, 25, 26).

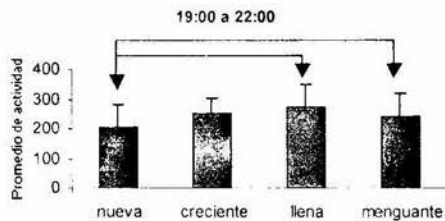


Figura 23. Se muestra el promedio y el error estandar de la Actividad motriz total de las 19:00 a las 22:00 horas en cada fase lunar (nueva=207, EE=74; creciente=249, EE=54; llena=272, EE=77; menguante=239, EE=79). La actividad se reduce en luna nueva. Las diferencias estadísticas se marcan de nueva a llena ($Z=-2.2$, $p=0.028$) y de nueva a menguante ($Z=-1.99$, $p=0.046$).

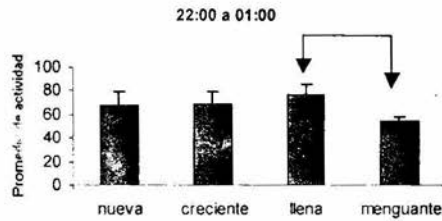


Figura 24. Se muestra el promedio y el error estandar de la actividad motriz total de las 22:00 a las 01:00 horas en cada fase lunar (nueva=67 EE=12; creciente=69, EE=9; llena=77, EE=9, menguante= 55, EE=4). La actividad de la luna llena se incrementó y muestra diferencias estadísticas con respecto a luna menguante ($Z=-1.99$, $p=0.046$).

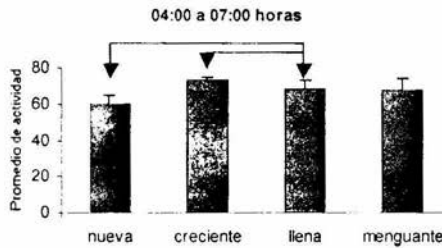


Figura 25. Se muestra el promedio y el error estandar de la actividad motriz total de las 04:00 a las 07:00 horas en cada fase lunar (nueva=60, EE=5; creciente=73, EE=2; llena=68, EE=5; menguante=67, EE=7). El promedio de actividad motriz se incrementa en luna creciente con respecto a luna llena ($Z=-2.20$, $p=0.028$), y se observan diferencias entre luna llena y nueva ($Z=-1.99$, $p=0.046$).

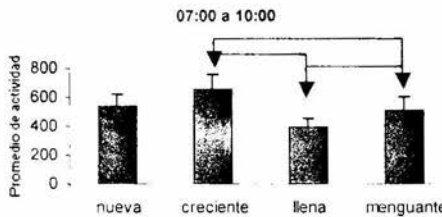


Figura 26. Se muestra el promedio y el error estandar de la actividad motriz total de las 07:00 a las 10:00 horas en cada fase lunar (nueva=538, EE=87; creciente=655, EE=102; llena=393, EE=58; menguante=503, EE=95). El promedio de actividad motriz se decrementa notablemente en luna llena y se incrementa en Luna creciente ($Z=-2.2$, $p=0.028$), y que en luna menguante ($Z=-2.2$, $p=0.028$). La actividad en menguante es estadísticamente mayor que en luna llena ($Z=-2.2$, $p=0.028$).

5.4 Discusión

Los resultados del análisis de 11 meses ratifican los presentados en los capítulos 3 y 4 correspondientes al análisis de 6 meses, en el sentido de que el *A. Geoffroyi* es de hábitos diurnos, diferenciando a la especie de otras catemerales o crepusculares y nocturnas (Tattersal, 1978; Erkert y Schardt, 1991; Fernández-Duque, 2003).

Asimismo se ratifica el patrón de actividad bimodal, con un pico alto que ocurre a las 10:10 horas y un segundo pico menor a las 17:30 horas. La diferencia significativa que observamos entre estos picos, y la ausencia de esta diferencia en condiciones de curso libre (*free-running*) (Muñoz-Delgado y cols., 2004b) nos permite suponer que la alta actividad del pico matutino está relacionada con la disponibilidad de alimento. Esto sugiere que es necesario hacer registros en condiciones de libertad, donde la actividad de alimentación es derivada del forrajeo. Igualmente es necesario asociar los picos de actividad con observaciones conductuales finas para determinar qué tipo de actividades predominan durante los picos. Estos registros actualmente los estamos llevando a cabo. La actividad durante la noche es mínima y probablemente esté asociada a pautas del sueño y a breves actividades de reacomodo, como las observadas en especies de macacos (Muñoz-Delgado y cols, 1995, 2004; Ramakrishnan, 2001).

5.4.1 Variables astronómicas, meteorológicas y parámetros conductuales.

Los resultados obtenidos muestran que los factores de iluminación que varían a lo largo del año tienen la categoría de *zeitgeber* para sincronizar los patrones de actividad motriz en *A. geoffroyi*, de manera similar a los resultados

recientemente reportados por Erkert y Kappeler (2004) en *Propithecus verreauxi*.

Con relación a los patrones de actividad y la modulación de variables astronómicas, en nuestros resultados encontramos que alfa presenta una correlación positiva con la salida del sol y es más largo que el fotoperiodo, pero también presenta una diferencia negativa de ángulo de fase, con la salida y puesta del sol; esto es, que el período de actividad inicia y termina después de que sale y se pone el sol respectivamente. El alfa mostró también una correlación positiva con el crepúsculo matutino y vespertino. Esto nos indica que alfa depende también de la duración de los crepúsculos astronómicos.

La hora final de actividad mostró una correlación positiva con el crepúsculo vespertino, sugiriendo que el decremento paulatino de luz influye sobre el final de la actividad. Lo que puede estar ocurriendo en los Ateles es que el crepúsculo vespertino corresponda con conductas autodirigidas como el autoaseo y con el momento estratégico para la búsqueda de un buen sitio para pasar la noche mediante la emisión de conductas de aseo social y búsqueda de alianzas, como se ha visto en otras especies de primates (Anderson, 1984, 1998, 2000; Muñoz-Delgado y cols., 1995). Para poder demostrarlo se requiere realizar observaciones conductuales finas. El incremento de actividad a esas horas podría estar relacionado también con la "zona prohibida de sueño", que coincide con el pico máximo de temperatura corporal que en el hombre ocurre entre las 19:00 y las 20:00 (Borbély y Achermann, 1992).

Con respecto a los parámetros climáticos encontramos que a mayor temperatura mínima, la actividad comienza más temprano, mientras que el alfa y el final de actividad se correlacionan positivamente con la temperatura

máxima. Resultados similares se obtuvieron con el análisis de 6 meses, ratificando que las variaciones climáticas enmascaran el ritmo circadiano de reposo-actividad en el *Ateles*.

5.4.2 Diferencias del ritmo de reposo-actividad con la estación de lluvias y la de secas.

En la época de lluvias el período de actividad se incrementa en comparación con la estación seca. En otras especies de primates en condiciones naturales se han encontrado diferencias estacionales en la actividad asociadas a la distribución del alimento en el hábitat (Garber, 1988) y entre las estaciones de lluvias y secas (Apelgren y cols., 1985) que se ha interpretado como respuesta a la disponibilidad de alimento al permitir periodos largos de forrajeo seguidos por períodos de relativo descanso (Apelgren y cols., 1985; Garber, 1988); sin embargo, dada la condición de cautiverio en que los monos se encontraban en nuestro estudio, y a que la disponibilidad de alimento no requería de forrajeo ya que era proporcionada diariamente por los cuidadores, las diferencias podrían estar más bien asociadas a la temperatura ambiente. El período de secas es el más caluroso, con temperaturas medias anuales de 27° C, pudiendo ser que la actividad se reduzca en ese periodo con el propósito de reducir el gasto energético. Esto nos indica una dependencia momentánea de la actividad motriz con la temperatura, el cual hemos sugerido como factor de enmascaramiento.

5.4.3 Variaciones del ritmo de reposo-actividad con relación al ciclo lunar

Los resultados obtenidos sobre la relación de los parámetros conductuales con el ciclo lunar se obtuvieron para 6 meses en 5 *ateles*. Los resultados de 11 meses en cambio, provienen de solamente 3 *ateles*, por lo tanto, estos últimos pueden considerarse preliminares y no pueden generalizarse sin antes realizar observaciones similares en un número mayor de monos.

Los resultados encontrados a lo largo de 11 meses muestran una tendencia a presentar menor actividad en luna nueva en dos de los tres sujetos, y en los tres sujetos a iniciar la actividad más temprano en luna llena que en las otras fases.

Cuando se hizo el análisis de 6 meses por cada tres horas para el grupo de 5 *Ateles*, encontramos que la actividad se incrementa en luna llena desde las 19:00 hasta la 01:00 y de las 04:00 a las 07:00 y disminuye entre las 07:00 y las 10:00 horas. El incremento de actividad con la luna llena está de acuerdo con los resultados observados en tárvidos espectrales, así como en el *Aotus* que extiende la actividad a toda la noche (Erkert, 1991) y en *Galagos* que incrementan las vocalizaciones en luna llena (Bearder y Martín, 1980, 2002).

Los escasos estudios sobre la relación entre el ciclo de luminosidad lunar y el ritmo de actividad-reposo en primates hace difícil presentar explicaciones con bases sólidas demostradas experimentalmente sobre las razones de los cambios en la actividad motriz en alguna fase lunar, y obliga a presentar solamente hipótesis que requieren de confirmación experimental.

El incremento de actividad con la luna (relación filial del *Ateles* en términos de Gursky, 2003) podría estar relacionado con el decremento de visibilidad en noches oscuras en especies diurnas y por lo tanto a mayor

exposición a los depredadores. Otro factor adicional que requiere de ser estudiado, podría ser que la presencia de luz lunar ocasione mayor cantidad de movimientos asociados a perturbaciones del sueño.

Otro aspecto que merece ser investigado es la relación entre el ciclo de actividad-reposo y la melatonina. En la oscuridad se induce la producción de la hormona melatonina, secretada por la glándula pineal, que en mamíferos diurnos está relacionada con el periodo de reposo (Lerner y Nordlund, 1978; Lynch y cols., 1975; Akerstedt y cols, 1979; Zhdanova y cols, 1996, 1997; Stone, 2000). En esta dirección Zhdanova y cols., (2002) usando la técnica de la actigrafía para detectar estados del sueño en primates diurnos, encontró en macacos cola de cerdo (*Macaca nemestrina*), en el mono cynomolgus (*Macaca fascicularis*) y en el mono rhesus (*Macaca mulatta*), que la melatonina también funciona como inductor del sueño. Dado que la melatonina depende de la luz, nuestros resultados sugieren que la luminosidad lunar podría modular la producción de melatonina. Esta hipótesis nos parece novedosa y de interés para estudiar, por lo que se sugieren experimentos de laboratorio sobre la concentración de melatonina con relación a las diferentes intensidades de luz producidas por cada fase lunar.

La falta de diferencias significativas en la cantidad de actividad entre la 01:00 y las 04:00 pueden deberse al pico máximo de sueño que ocurre a esas horas, con expresión de temperatura corporal más baja y un impulso de sueño incontrolable demostrado en otras especies (Borbély y Achermann, 1992). La disminución de la actividad entre las 07:00 y las 10:00 horas después del incremento de actividad durante la luna llena, podría deberse a un rebote de sueño.

Capítulo 6

Discusión general

Uno de los objetos de la presente investigación es obtener información cronobiológica del ritmo actividad-reposo en condiciones seminaturales y bajo control de laboratorio en primates no-humanos, en este caso en el *A. geoffroyi*. La importancia de llevar a cabo estudios en condiciones naturales y/o seminaturales reside en la posibilidad de obtener información sobre los procesos de adaptación de los relojes circadianos, mejor estudiados en condiciones controladas de laboratorio, a los cambios y variaciones del ambiente natural, así como a las interacciones intra- e interespecies y dilucidar el papel que juegan como *zeitgebers* y/o enmascaradores del ritmo circadiano.

La mayor parte de la información que se tiene sobre los relojes biológicos circadianos se ha obtenido en condiciones controladas de laboratorio, a veces muy alejadas de las variaciones sutiles que se dan en condiciones naturales, en tanto que la información conocida en condiciones naturales se basa sobre todo en técnicas de muestreo conductual. Las investigaciones que incluyen condiciones de laboratorio y seminaturales conjuntamente y las llevadas a cabo en condiciones naturales o seminaturales con registros continuos y objetivos como en el presente trabajo son escasas.

La realización conjunta de ambos tipos de estudio puede servir de puente entre los estudios de la cronobiología y la ecología conductual (Halle y Stenseth, 2000), enmarcándolos en una de las recientes subdisciplinas de la cronobiología denominada cronoecología de la conducta. Esta subdisciplina es

el estudio combinado de los mecanismos de los relojes circadianos, fundamentales en la vida de los organismos y los procesos de adaptación a los cambios y variaciones del ambiente (Halle y Stenseth, 2000), discutidos recientemente por autores como Fernández-Duque (2003) Wirz-Justice (2004), y la revista *Biological Rhythm Research* que recientemente le dedicó los números 1 y 2 del volumen del 2004 al tema. Es importante dilucidar la interacción entre los mecanismo temporales internos de los organismos y los cambios en el ambiente para comprender las alteraciones en la fisiología y la conducta introducidas por adaptaciones temporales a los cambios ambientales (Marques y Waterhouse, 2004).

Desde otro punto de vista este trabajo contribuye a demostrar que la actigrafía, utilizada recientemente en prosimios (Erkert y Kappeler, 2004), es una técnica de registro robusta para obtener datos duros acerca del período de actividad-reposo. Esta técnica es también adecuada para estudios en otras especies de primates por la riqueza de la información que contiene (Zhdanova y cols, 2002).

La actigrafía es una herramienta no-invasiva, de rápida adaptación en los organismos que por su flexibilidad puede ser utilizada para estudios de reposo-actividad con intervalos de 5 minutos y para registros continuos durante largos períodos de tiempo en condiciones seminaturales como en este y otros trabajos (Erkert y Kappeler, 2003), y en condiciones de laboratorio (Muñoz-Delgado y cols., 2004b) y puede extenderse también a estudios de sueño con intervalos de registro de 1 minuto (Zhdanova, 2002). La actigrafía se convierte así, en una de las técnicas más confiables para obtener información en condiciones naturales, así como para comparar diferentes condiciones. De esta

manera permite el estudio de las relaciones entre las repercusiones generadas por condiciones artificiales experimentales y los factores ambientales que rodean cualquier organismo en condiciones naturales.

Otro de los aspectos importantes derivados del uso de la actigrafía es la posibilidad de realizar registros durante largos lapsos de tiempo, meses y años, como en este trabajo. La obtención de datos continuos durante varios meses permite contar con bancos de datos para análisis futuros que van más allá de los objetivos de esta tesis. Dichos análisis permitirán por ejemplo, establecer relaciones entre variaciones anuales de luminosidad y de temperatura entre otras, y su efecto sobre los patrones conductuales. La temperatura en estas latitudes puede variar dentro de una misma estación o ser igual en diferentes estaciones. El análisis de estas diferencias permitirá establecer la influencia de la duración del fotoperiodo y/o de la temperatura sobre las variaciones en la conducta motriz. El contar con información durante periodos de acortamiento y de alargamiento del fotoperiodo permitirá también, por ejemplo, realizar análisis de correlación cruzada para ver el efecto de estas variaciones sobre la adaptación conductual a ellas.

Si bien es cierto que se sabe que las variaciones conductuales en primates no-humanos y en el *Homo sapiens sapiens* están influidas no sólo por factores astronómicos y meteorológicos, sino también por otros factores como las interacciones sociales tanto verbales como no-verbales entre díadas o triádas, y las relaciones económicas y etnográficas, como las creencias, usos y costumbres, es importante diseccionar esas variaciones y conocer cómo y de qué manera se afectan los ritmos de actividad circadiana.

Un aspecto que está por estudiarse es la posible ritmicidad o no, de conductas sociales o autodirigidas, por ejemplo de agresión y su relación con otros marcadores de la actividad motriz, como por ejemplo los picos de la actividad bimodal. Es posible que algunas de estas variaciones circadianas puedan estar funcionando como sincronizadores y/o como enmascaradores de conductas específicas. Su estudio aportaría información valiosa para determinar los procesos de adaptación de las especies desde un punto de vista evolutivo. Hasta el momento, al menos en el mono araña, no hay un estudio sistemático de los posibles ciclos de actividad conductual.

Bibliografía

Anderson JR. Ethology and Ecology of sleep in monkeys and apes. In Rosenblatt I. editor. *Advances in the study of behaviour*. New York: Academic press. 165-229, 1984.

Anderson JR. Sleep, sleeping sites, and sleep-related activities: awakening to their significance. *Am J. Primatol.* 46:63-75, 1998.

Anderson JR. Sleep-related behavioural adaptations in free-ranging anthropoid primates. *Sleep Med.* 4(4):355-373, 2000.

Akerstedt T, Froberg JA, Friberg Y, Wetterberg L. Melatonin excretion, body temperature and subjective arousal during 64 hours of sleep deprivation. *Psychoneuroendocrinology.* 4:219-225, 1979.

Alvarez del Toro M. *Los mamíferos de Chiapas*. Universidad Autónoma de Chiapas. Tuxtla, Gutierrez, Chiapas, México, 1977.

Apelgren KN, Frim DM, Harling-Berg CJ, Gander PH, Moore-Ede MC. Effectiveness of cyclic intragastric feeding as a circadian zeitgeber in the Squirrel monkey. *Physiology and behavior.* 34:335-340, 1985.

Aschoff J. Exogenous and Endogenous Components in Circadian Rhythms *Cold Spring Harb Symp Quant Biol.* 25:11-28, 1960.

Aschoff J. (Comp) Biological Rhythms, Handbook of Behavioral Neurobiology. vol. 4, Plenum press, Nueva York, 1981.

Aschoff J, Daan S, Honma KI. Zeitgebers, entrainment, and masking: Some unsettled questions. In: Vertebrate Circadian Systems, Structure and Physiology. Aschoff, J.; Daan, S.; Gross G. A. (eds.). Springer-Verlag, Berlin, Germany, 13-24, 1982

Aschoff J, Tokura H. Circadian activity rhythms in squirrel monkeys: entrainment by temperature cycles. J Biol Rhythms. 1:91-99, 1986.

Baldellou M, Adan A. Diurnal and seasonal variations in vervet monkeys' activity. Psychol Reports. 83:675-685, 1998.

Blaffer S. The Woman that Never Evolved. Harvar University press, USA, 1999.

Bearder S, Martin RD. The social organization of a nocturnal primate revealed by radio telemetry. En Amlaner D, MacDonald R (eds). A Handbook of Biotelemetry and Radio Tracking. Pergamon, Oxford, pp. 633-648, 1980.

Bearder S, Nekaris KA, Buzell A. Dangers in the night: Are some nocturnal primates afraid of a dark? En Eat or Be eaten: Predator Sensitive Foraging Among Primates. Cambridge University press, Cambridge, pp 21-43, 2002.

Borbély A, Achermann P. Concepts and models of sleep regulation: an overview. *Journal Sleep Research*. 1: 63-79, 1992.

Branch JE, Gust DA. Effect of solar eclipse on the behavior of a captive group of chimpanzee (*Pan troglodytes*). *American Journal of Primatology*. 11:367-373, 1986.

Bünning, E. *The Physiological Clock. Circadian Rhythms and Biological Chronometry*. Third edition. Springer-Verlag, Heidelberg Berlin, 1973.

Cant JGH. Feeding ecology of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) at Tikal, Guatemala. *Human Evol*. 5(3):269-281, 1990.

Chico-Ponce de León F. *Anatomía Funcional del Cerebro*. CD. Instituto Nacional de Psiquiatría Ramón de la Fuente, México, 2003.

Collins AC, Dubach JM. Biogeographic and ecological forces responsible for speciation in *Ateles*. *Int J Primatol*. 21(3):421-444, 2000.

Coelho AM Jr., Bramblett CA, Quick LB. Activity patterns in howler and spider monkeys: an application of socio-bioenergetic methods. In: *Primate Ecology and Human Origins: Ecological influences on Social Organization*. Bernstein IS, Smith EO (eds). Garland STPM Press, New York, pp. 175-199, 1979.

Collins AC, Dubach JM. Nuclear DNA variation in spider monkeys (*Ateles*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 19(1):67-75, 2001.

Csernus V, Mess B. Biorhythms and pineal gland. *Neuro Endocrinol. (Lett)* 24(6):404-411, 2003.

Current Primates References. Primate Information Center Washington, 1999.

Curtis DJ, Zaramody A, Martin R. Cathemerality in the mongoose lemur, *Eulemur mongoz*. *Am J Primatol*. 47:279-298, 1999.

De la Iglesia HO, Cambras T, Schwartz WJ, Díez-Noguera A. Forced Desynchronization of Dual Circadian Oscillators within the Rat Suprachiasmatic Nucleus. *Current Biology*. 14(9):796-800, 2004.

Doerrscheid GJ, Beck I. Advanced methods for evaluating characteristic parameters of circadian rhythms. *J. Math. Biol.* 2:107-121, 1975.

Donati G, Borgognini S. The cathemeral activity pattern of the collared brown lemur, *Eulemur fulvus collaris*: an account from the littoral forest (Abstract). Abstracts of the XIXth Congress the International Primatological Society. Beijing, China, 2002.

Donati G, Lunardini A, Kappeler PM, Borgognini S, Tarli SM. Nocturnal activity in the cathemeral red-fronted lemur (*Eulemur fulvus rufus*), UIT observations during a lunar eclipse. *Am J Primatol.* 53:69-78, 2001.

Ebadi M, Govitrapong P. Neural pathways and neurotransmitters affecting melatonin. *J. Neural Transm Suppl.* 21:125-155, 1986.

Edgar DM, Dement W, Fuller CH. Effect of SCN Lesions on Sleep in Squirrel Monkeys: Evidence for Opponent Processes in Sleep-Wake Regulation. *The Journal of Neurosciences.* 13(3):1065-1079, 1993.

Engqvist A, Richard A. Diet as a possible determinant of cathemeral activity patterns in primates. *Fol Primatol.* 57:169-172, 1991.

Erkert HG. Der einfluss des mondlichtes auf die aktivitätsperiodik nachtaktiver saugetierte. *Oecologia.* 14:269-287, 1974.

Erkert HG. Lighting requirements of nocturnal primates in captivity: a chronobiological approach. *Zoo Biology.* 8:179-191, 1989a.

Erkert HG. Characteristics of the circadian activity rhythm in common marmosets (*Callithrix j. jacchus*). *Amer J Primatol.* 17:271-286, 1989b.

Erkert HG. Influence of ambient temperature on circadian rhythm in Colombian owl monkeys, *Aotus lemurinus griseimembra* pp. 435-438 *Primate Today*. A Ehara, T Kimura, O Takenaka M Iwamoto (eds). Amsterdam Elsevier Sci Publ, 1991.

Erkert HG. Chronobiological aspects of Primate research. In: *Field and Laboratory Methods in Primatology*, ed Sectchell JM & Curtis DJ, pp 252-270, Cambridge UK: Cambridge University Press, 2003.

Erkert HG y Kappeler PM. Diel and seasonal activity patterns in wild Verreaux's sifakas (*Propithecus v. verreauxi*; Primates: Indriidae). 2004. Submitted ms

Erkert HG, Gröber J. Direct modulation of activity and body temperature of owl monkeys (*Aotus lemurinus griseimembra*) by low light intensities. *FoI Primatol.* 47:171-188, 1986.

Erkert HG, Nagel B, Stephani I. Light and social effects on the free-running circadian activity rhythm in common marmosets (*Callithrix jacchus*; Primates): social masking, pseudo-splitting, and relative coordination. *Behav Ecol Sociobiol.* 18:443-452, 1986.

Erkert HG, & Schardt U. Social entrainment of circadian activity rhythms in common marmosets, *Callithrix j. jacchus* (Primates). *Ethology.* 87:189-202, 1991.

Escobar MI, Pimienta HJ. Sistema Nervioso. Anatomía-Histología-Clínica. Centro editorial Universidad del Valle. Cali, Colombia, 1994.

Fernández-Duque E. Influences of moonlight, ambient temperature, and food availability on the diurnal and nocturnal activity of owl monkeys (*Aotus azarae*). Behavioral Ecology and Sociobiology. 54:431-440, 2003.

Fuller CA, Sulzman FM, Moore-Ede MC. Circadian control of thermoregulation in the squirrel monkey *Saimiri sciureus*. Am J Physiol. 236(3):153-161, 1979.

Garber PA. Foraging decisions during nectar feeding by tamarin monkeys (*Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*, Callitrichidae, Primates) in Amazonian Peru. Biotropica. 20:100-106, 1988.

García-Orduña F. Comparación de las estrategias de forrajeo de *Ateles geoffroyi* y *Alouatta palliata mexicana*, en un fragmento de selva en la Sierra de Santa Marta, Veracruz. Tesis de Maestría en Neuroetología, Universidad Veracruzana. Xalapa, Veracruz, México, 2003.

Glass JD, Tardiff SD, Clements R, Mrosowsky N. Photic and nonphotic circadian phase resetting in a diurnal primate, the common marmoset. Am J Physiol. R191-R197; 2001.

Gil-Burmann C, Beltrami M. Effect of solar acclipse of the behavior of a captive grupo of Hamadryas Baboons (*Papio hamadryas*). Zoo Biology. 22:299-303, 2003.

Gilbert B, y Boutin S. Effect of moonlight on winter activity of snowshoe hares. Arctic Alpine Res. 23:61-65, 1991.

Gruart A, Delgado JM, Escobar C, Aguilar Roblero R. Los relojes que gobiernan la vida. Fondo de Cultura Económica, México, 2002.

Guevara MA, Ramos J, Hernández-González M, Zarabozo D, Corsi-Cabrera, M. POTENCOR: a program to calculate power and correlation spectra of EEG signals. Computer Methods and Programs in Biomedicine. 72:241-250, 2002.

Guilford JP. Fundamental statistics in Psychology and Education, 4a Edición. McGraw-Hill. Tokyo, 1965.

Gursky SH. Lunar Philia in a Nocturnal Primate. International Journal of Primatology. 24(2):351-367, 2003.

Haimov I, Lavie P. Melatonin – a chronobiotic and soporific hormone. Arch Gerontol Geriatr. 24(2):167-173, 1997.

Hall ER, Dalquest W. The mammals of Veracruz. Univ. Kansas Publ. Mus Nat. Hist. 14:165-362, 1963.

Halle S; Stenseth NC. Activity patterns in small mammals. Springer, Berlin, Heidelberg New York, 2000.

Hauty GT, Yellin AM. Activity Cycles of the Monkey (*Macaca mulatta*) Under Different Environmental Conditions. *J Interdisciplinary Cycle Research*. 1(2):181-191, 1970.

Hernández-López L, Mayagoitia L, Esquivel-Lacroix C, Rojas-Maya S, Mondragón-Ceballos R. The menstrual cycle of the spider monkey (*Ateles geoffroyi*). *Am J Primatol*. 44:183-195, 1998.

Hernández-López L, Cerezo Parra G, Cerda-Molina AL, Pérez-Bolaños SC, Díaz Sánchez V, Mondragón-Ceballos R. Sperm quality differences between the rainy and dry season in captive black-handed spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Am J Primatol*. 57:35-41, 2002.

Isobe Y, Nishino H. Signal transmission from the suprachiasmatic nucleus to the gland via the paraventricular nucleus: analysed from arg-vas peptide, rPer2 mRNA and AVP mRNA changes and pineal A mRNA after the melatonin injection during light and dark period. *Brain Research*. 1013(2):204-211, 2004.

Kandel ER, Schwartz JH, Jessel ThM. Neurociencia y conducta. Prentice Hall, España, 1997.

Kappeler PM, Erkert HG. On the move around the clock: correlates and determinants of cathemeral activity in wild redfronted lemurs (*Eulemur fulvus rufus*). Behav Ecol and Sociobiol. 54(4):359-369, 2003.

Kavanau JL. Activity of nocturnal primates: influences of twilight Zeitgebers and weather. Science. 191:83-86, 1976.

Klein LL, Klein DJ. Neotropical primates: aspects of habitat usage, population density, and regional distribution in La Macarena, Colombia. En: Neotropical Primates: Field Studies and Conservation, R. W. Throrington Jr and P. G. Heltne (eds). National Academy of Sciences, Washington, D. C. pp70-78, 1976.

Klein LL, Klein DJ. Feeding behavior of a Colombian spider monkey, *Ateles belzebuth*. En Primate Ecology: Studies of Feeding and Ranging Behaviour in Lemurs, Monkeys and Apes. T. H. Clutton-Brock (ed). Academic press, London. Pp 153-181. 1977.

Kramer KM, Birney EC. Effect of light intensity on activity patterns of Patagonian leaf-eared mice, *Phyllotis xanthopygus*. Journal of Mammalogy. 82(2) 535-544. 2001.

Lerner AB, Nordlund JJ. Melatonin: clinical pharmacology. *J Neural Transm.* (Suppl). 13:339-347, 1978.

Lockard R, y Ownings D. Seasonal variation in moonlight avoidance by bannertail kangaroo rats. *J. Mammal.* 55:189-193, 1974.

Luna-Villegas G, Muñoz-Delgado J, Mondragón-Ceballos R. Conductas de reposo (letargo) de los macacos cola de muñón (*Macaca arctoides*) en cautiverio, causadas por un eclipse solar. *Salud Mental.* 17(3):49-52, 1994.

Lynch HJ, Wurtman RJ, Moskowitz MA, Archer MC, Ho MH. Daily rhythm in human urinary melatonin. *Science.* 187:169-171, 1975.

Marques MD, Waterhouse J. Rhythms and Ecology-Do Chronobiologists Still Remember Nature? Editorial. *Biological Rhythm Research.* 35(1/2):1-2, 2004.

Menezes AAL, Moreira LFS, Menna-Barreto L. Ontogeny of the locomotor activity rhythm in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Biological Rhythm Research.* 27(3):319-328, 1996.

Menezes AAL, Moreira LFS, Menna-Barreto L. Annual Variation in an Eltradian Component in the Locomotor Activity Rhythm of the Common Marmoset (*Callithrix jacchus*). *Biological Rhythm Resesarch.* 29(5):556-562, 1998.

Metcalfe N, Fraser N, Burns M. Food availability and the nocturnal vs. diurnal foraging trade-off in juvenile salmon. *J Anim Ecol.* 68:371-381, 1999.

Milton K. Estimates of reproductive parameters for free-ranging *Ateles geoffroyi*. *Primates.* 22:574-579, 1981.

Moore-Ede MC, Sulzman FM, Fuller Ch. A. The Clocks that Time us. *Physiology of the Circadian Timing System.* Harvard University Press, USA, 1982.

Moore RY, Speh JC, Leak RK. Suprachiasmatic nucleus organization. *Cell Tissue Res.* 309:89-98, 2002.

Morrison D. Lunar phobia in a neotropical fruit bat, *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera, Phyllostomidae). *Anim Behav.* 26:852-855, 1978.

Mrosovsky N. Masking: History, definitions, and measurement. *Chronobiology International.* 16(4), 415-429, 1999.

Muñoz-Delgado J, Arenas-Rosas R, Santillán-Doherty AM, Mondragón-Ceballos R. Nighttime Behavior in Captive Stumptail Macaques (*Macaca arctoides*): A Preliminary Report on Age and Sex Differences. *Laboratory Primate Newsletter.* 43(1):6-10, 2004.

Muñoz-Delgado J, Luna-Villegas G, Mondragón-Ceballos R, Fernández-Guardiola A. Caracterización de las conductas y de las agrupaciones nocturnas en macacos cola de muñón (*Macaca arctoides*). Anales del Instituto Mexicano de Psiquiatría. 183-193, 1992.

Muñoz-Delgado J, Luna-Villegas G, Mondragón-Ceballos R and Fernández-Guardiola A. Behavioral Characterization of Sep in Stumptail Macaques (*Macaca arctoides*) in Exterior Captivity by Means of High-Sensitivity Videorecording. American Journal of Primatology. 36:245-249, 1995.

Muñoz-Delgado J, Corsi-Cabrera M, Canales-Espinosa D, Santillán-Doherty AM, Erkert HG. Astronomical and meteorological parameters and rest-activity rhythm in the Spider monkey *Ateles geoffroyi*. Physiology and Behavior. 83(1):107-117, 2004a.

Muñoz-Delgado J, Fuentes-Pardo B, Euler Baum A, Lanzagorta N, Arenas-Rosas R, Santillán-Doherty AM, Guevara MA, Corsi-Cabrera M. Presence of a circadian rhythm in the Spider monkey's (*Ateles geoffroyi*) motor activity. Biological Rhythm Research. 2004b (en prensa)

Muñoz-Delgado J, Santillán-Doherty AM, Mondragón-Ceballos R, Erkert HG. Moon cycle effects on humans: Mit. or reality? Salud Mental. 23 (6):33-39, 2000.

Muñoz-Delgado J. A propósito de los ritmos circa-lunares. Ciencia. 2004 (Manuscrito sometido a publicación).

Nash L. Influence of moonlight level on traveling and calling patterns in two sympatric species of Galago in Kenya. En Taub D, King F (eds). Current perspectives in Primate Social Dynamics, Van Norstrand Reinhold, New York, pp. 357-367, 1986.

Nelson D. Gull predation on Cassin's Auklet varies with the lunar cycle. Auk. 106:495-497, 1989.

Nowak R. Primates of the World. The Johns Hopkins University Press, USA, 1999.

Overdorff DJ. Ecological correlates to activity and habitat use of two prosimian primates: *Eulemur rubriventer* and *Eulemur fulvus rufus* in Madagascar. Am J Primatol. 40:327-342, 1996.

Overdorff DJ. Preliminary report on the activity cycle and diet of the red-bellied lemur (*Lemur rubriventer*) in Madagascar. Am J Primatol. 16:143-154, 1988.

Overdorff DJ, Rasmussen MA. Determinants of night-time activity in "diurnal" lemur primates. In: Creatures of the Dark: the Nocturnal Prosimians. Alterman L (ed.) Plenum, New York, pp 61-74, 1995.

Petterssen S. Introduction to Meteorology, segunda edición. McGraw Hill, New York, 1958.

Ramakrishnan UA. A comparison of the sleeping behavior of the three sympatric primates. A preliminary report. Folia Primatologica. 72(1):51-53, 2001.

Rappold I, Erkert HG. Re-entrainment, Phase-response and Range of Entrainment of Circadian Rhythms in Owl Monkeys (*Aotus lemurinus g.*) of Different Age. Biological Rhythm Research. 25(2):133-152, 1994.

Rauth-Widmann B, Thiemann-Jäger A, Erkert HG. Significance of nonparametric light effects in entrainment of circadian rhythms in owl monkeys (*Aotus lemurinus griseimembra*) by light-dark cycles. Chronobiology International. 8:251-266, 1991.

Reppert SM, Weaver DR. Molecular análisis of mammalian circadian rhythms. Ann. Rev. Physiol. 63:547-676, 2001.

Richter CP. Inherent twenty-four hour and lunar clocks of a primate – the squirrel monkey. Comm. Behav. Biol. Part A, 1:305-332, 1968.

Shinohara K, Morofushi M, Funabashi T, Mitsushima D, Kimura F. Effects of 5 α -Androst-16-en-3 α -ol on the Pulsatile Secretion of Luteinizing Hormone in Human Females. Chem. Senses. 25:465-467, 2000.

Siegel S, Castellan JN, Jr. Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences. Second edition. McGraw-Hill. Singapore, 1988

Stern K, McClintock MK. Regulation of ovulation by human pheromones. *Nature*. 392:177-179, 1998.

Stone BM, Turner C, Nicholson AN. Hypnotic activity of melatonin. *Sleep* 23(5):663-669, 2000.

Stoskopf MK, Gobbons EF Jr. Quantitative Evaluation of the effects of Environmental Parameters on the Physiology, Behavior, and Health of Animals in Naturalistic Captive Environments pp. 140-160. En EF Gibbons, Jr, EJ Wyers, E Waters, EW Menzel (eds.) *Naturalistic Environments in Captivity for Animal Behavior Research*. State University of New York, Albany, 1994.

Sulzman FM, Fuller CA, Moore-Ede MC. Tonic effects of light on the circadian system of the squirrel monkey. *Journal of Comparative Physiology*. 129:43-50, 1979.

Sussman RW, Tattersall I. Cycles of activity, group composition, and diet of *Lemur mongoz* in Madagascar. *FoI Primatol*. 26:270-283, 1976.

Symington MM. Demography, ranging patterns, and activity budgets of black spider monkeys (*Ateles paniscus chamek*) in the Manu National Park, Peru. Amer J. Primatology. 15:45-67, 1988.

Tattersall I. Cathemeral activity in primates: a definition. Fol Primatol. 49:200-202. 1978.

Thiemann-Jäger A. *Charakteristika der circadianen Aktivitätsperiodik von Nachtaffen (Aotus trivirgatus, Humboldt 1811)*; Diss. Tübingen, 1986.

Tokura H, Aschoff J. Effects of temperature on the circadian rhythm of pigtailed macaques *Macaca nemestrina*. Am J Physiol. 245, R800-R804, 1983.

Traina A. Activity pattern and feeding behavior of ringtailed lemurs (*Lemur catta*) at Berenty Reserve in Madagascar during the day and night. Fol Primatol. 72:188, 2001.

Van Roosmalen MGM. Habitat preferences, diet, feeding strategy and social organization of the black spider monkey (*Ateles paniscus paniscus* Linnaeus 1758) in Surinam. Acta Amazonica, 15(3-4) suplemento. set/dez 238pp, 1985.

Van Rosmalen M, Klein L. The spider monkeys, Genus *ateles* pp 455-537. In: Ecology and Behavior of Neotropical Primates. Mittermeier R, Rylands A, Coimbra-Filho A, Fonseca G (eds). World Wildlife Fund, Washington, DC, USA, 1988.

Wallace R. Diurnal activity budgets of black spider monkeys, *Ateles chamek*, in a Southern Amazonian tropical forest. *Neotropical Primates*. 9(3):101-107, 2001.

Watanuki Y, Nakayama Y. Age difference in activity pattern of Japanese monkeys: effects of temperature, snow, and diet. *Primates*. 34(4):419-430, 1993.

Welsh DK, Logothetis DE, Meister M, Reppert SM. Individual neurons dissociated from rat suprachiasmatic nucleus express independently phased circadian firing rhythms. *Neuron*. 14:697-706, 1995.

Wirz-Justice A. Chronoecology: Our sleep-wake cycles forced into the procrustian bed of the real world. (Abstract). ESRS 807. European Sleep Research Society, JSR 13 (suppl. 1), 1, 2004.

Wolfe J, y Summerlin C. The influence of lunar light on nocturnal activity of the old field mouse. *Animal Behavior*. 37:410-414, 1989.

Wright PC. The nocturnal primate niche in the New World. *J Human Evol.* 18:635-658, 1989.

Yellin AM, Hauty GT. Activity cycles of the Rhesus monkey (*Macaca mulatta*) under several Experimental Condition, both in Isolation and in a group situation. J Interdisc Cycle Research. 2(4):475-490, 1971.

Zachariah SB, Zachariah PE, Huda S. Effect of the full moon on seizure frequency. JNS 187 (suppl) June: S404, 2001.

Zhdanova IV, Geiger DA, Schwagerl AL, Leclair OU, Killiany R, Taylor JA, Rosene DL, Moss MB, Madras BK. Melatonin promotes sleep in three species of diurnal nonhuman primates. Physiology and Behavior. 75:523-529, 2002.

Zhdanova IV, Lynch HJ, Wurtman RJ. Melatonin: a sleep promoting hormone. Sleep. 20:899-907, 1997.

Zhdanova IV, Wurtman RJ, Morabito C, Piotrovskaya VR, Lynch HJ. Effects of low oral doses of melatonin, given 2-4 hours before habitual bedtime, on sleep in normal young humans. Sleep. 19:423-431, 1996.