

00377



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

DISPONIBILIDAD DE ALIMENTO Y COMPORTAMIENTO
AFILIATIVO DEL MONO ARAÑA (*Ateles geoffroyi*) EN LA
SELVA LACANDONA, CHIAPAS.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS (BIOLOGÍA ANIMAL)

P R E S E N T A

ALBA LETICIA PÉREZ RUIZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. RICARDO MONDRAGÓN CEBALLOS

MÉXICO, D. F.

DICIEMBRE, 2005

m.339887



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

FACULTAD DE CIENCIAS

**DISPONIBILIDAD DE ALIMENTO Y COMPORTAMIENTO
AFILIATIVO DEL MONO ARAÑA (*Ateles geoffroyi*)
EN LA SELVA LACANDONA, CHIAPAS.**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS (BIOLOGÍA ANIMAL).**

P R E S E N T A

ALBA LETICIA PÉREZ RUIZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. RICARDO MONDRAGÓN CEBALLOS

MÉXICO, D.F.

DICIEMBRE, 2005

INDICE

RESUMEN	1
1. INTRODUCCIÓN GENERAL	3
Ecología de la alimentación en primates y su relación con el comportamiento social.	3
DIETA	
DISTRIBUCIÓN DEL ALIMENTO	
PATRONES DE ALIMENTACIÓN	
Conductas de afiliación en la estructura social de los primates.	11
DISTINTAS FUNCIONES DE LA AFILIACION EN LOS PRIMATES.	
Ecología alimentaria del mono araña.	13
DIETA	
ORGANIZACIÓN SOCIAL	
PATRONES DE ACTIVIDAD Y FORRAJE	
Comportamiento social en el mono araña.	18
CONDUCTAS AFILIATIVAS Y AGRESIVAS	
Planteamiento del problema	20
HIPOTESIS Y OBJETIVOS	
2. EFECTO DE LA DISPONIBILIDAD DE FRUTOS SOBRE LA AFILIACIÓN.	23
INTRODUCCIÓN	
MÉTODOS	25
Sujetos de estudio	
Sitio de estudio	
Conductas	
Procedimiento	
Análisis	
RESULTADOS	30
Frecuencia de las conductas afiliativas en relación con el número y tipo de frutos disponibles.	
Duración de las conductas afiliativas en relación con el número y tipo de frutos disponibles.	
DISCUSIÓN	38
3. VARIACIÓN EN LA FRECUENCIA Y DURACIÓN DE LAS CONDUCTAS AFILIATIVAS EMITIDAS POR MACHOS Y HEMBRAS EN FUNCIÓN DE LA DISPONIBILIDAD DE ALIMENTO.	42
INTRODUCCIÓN	
MÉTODOS	44
RESULTADOS	44
Frecuencia de las conductas afiliativas para machos y hembras en función de la disponibilidad de frutos.	

Duración de las conductas afiliativas para machos y hembras en relación con el número de frutos.

DISCUSIÓN 66

4. ANÁLISIS DE LAS CONDUCTAS DE AFILIACIÓN EMITIDAS DURANTE LOS PERIODOS DE ALIMENTACIÓN.

INTRODUCCIÓN 58

MÉTODOS 61

RESULTADOS 61

Porcentaje de frecuencias totales de las distintas conductas afiliativas.

Frecuencia de afiliación en las distintas especies de árbol.

Análisis de las tres conductas afiliativas más frecuentes.

DISCUSIÓN 66

5. CONCLUSIÓN 70

6. REFERENCIAS. 72

RESUMEN

Varios estudios han argumentado que los recursos alimenticios tiene un importante efecto en la intensidad de una interacción competitiva y con ello en la resultante organización social, la cual se moldea de acuerdo a las presiones que afectan el comportamiento social.

Dado que la cohesión de un grupo social de primates se establece y se mantiene a través de interacciones sociales afiliativas, es de esperar que el recurso alimenticio sea una variable ecológica que afecte las interacciones afiliativas entre los miembros del grupo, las cuales son determinantes en el comportamiento social a corto y a largo plazo. El complejo sistema de organización social del mono araña (*Ateles geoffroyi*) que se denomina de fisión-fusión es un caso interesante. por la flexibilidad en los patrones de asociación entre los individuos, para analizar de qué manera influyen los factores ecológicos en el comportamiento social del grupo.

En este estudio se analiza el efecto que tiene la disponibilidad de alimento sobre la emisión de las conductas afiliativas entre los individuos presentes durante los periodos de alimentación. Se espera que a mayor disponibilidad de alimento la emisión de conductas afiliativas sea mayor y a menor disponibilidad de alimento disminuyan las afiliaciones.

El estudio se realizó con una comunidad no perturbada de monos araña que pertenece a la Reserva de la Biosfera de Montes Azules en la Selva Lacandona en el Estado de Chiapas. Se analizó la relación entre la disponibilidad de alimento y la emisión de afiliaciones considerando seis especies de las plantas más consumidas, en el sitio de estudio, por el mono araña (*Brosimum alicastrum*, *Viola koschnyi*, *Manilkara zapota*, *Spondias radlkoferi*, *Ampelocera hottlei* y *Ficus lapathifolia*). Utilizando el método de registro focal se obtuvieron las frecuencias y tiempo de duración de las conductas afiliativas emitidas durante los periodos de alimentación. Se consideró la disponibilidad de alimento como la cantidad de frutos disponibles en el árbol en los periodos de alimentación. Dentro de los comportamientos afiliativos considerados, los más importantes fueron el contacto corporal, el aseo social y estar juntos.

Los resultados mostraron que sí existe una correlación lineal entre la cantidad de frutos y la frecuencia de afiliaciones emitidas durante los periodos de alimentación para cinco de las especies de planta consideradas, solo en el caso de *Ficus lapathifolia* que es una planta que al parecer no presenta periodos de fructificación bien definidos, no se obtuvieron resultados

significativos. Lo anterior parece indicar que en las especies más consumidas con periodos de fructificación estacionales, a mayor disponibilidad de frutos la frecuencia de afiliación aumenta y a menor disponibilidad de frutos la frecuencia de afiliación disminuye.

Los resultados obtenidos considerando el tiempo de afiliación mostraron una correlación significativa inversa para 4 especies, es decir que a partir de un umbral en la cantidad de frutos disponibles, a menor disponibilidad de frutos se incrementa el tiempo de afiliación y a mayor disponibilidad de alimento disminuye el tiempo de afiliación. Para *Ficus latifolia* nuevamente no se encontraron diferencias significativas. Sólo una especie (*Spondias radlkoferi*) mostró una correlación directamente proporcional entre cantidad de frutos y tiempo de afiliación. Cabe mencionar que en cuanto al tiempo de afiliación son importantes también otras variables que no fueron consideradas para este estudio, como son el parentesco y las relaciones particulares, entre otras.

En relación a las conductas afiliativas emitidas por machos y hembras con respecto a la disponibilidad de alimento, también se encontraron diferencias significativas en la emisión de afiliaciones en las distintas especies de árbol consideradas.

Los resultados muestran que sí existe cierta correlación entre la disponibilidad de alimento y la emisión de afiliaciones y además sugieren una repercusión de la fenología de las principales especies de plantas consumidas en las interacciones sociales del mono araña.

CAPITULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL.

ECOLOGÍA DE LA ALIMENTACIÓN EN PRIMATES Y SU RELACIÓN CON EL COMPORTAMIENTO SOCIAL.

DIETA

Los primates al igual que otras especies, necesitan obtener alimento para sobrevivir y reproducirse, de ahí que la búsqueda de este recurso sea primordial en su vida. Todos los primates tienen las mismas necesidades generales de energía, aminoácidos, minerales, vitaminas, agua y ciertos ácidos grasos pero sus requerimientos específicos individuales varían y están disponibles en una gran variedad de formas (Oates, 1987). Ninguna especie tiene una dieta idéntica a otra y aún dentro de las especies generalmente hay variación en la dieta entre individuos, grupos sociales y poblaciones. Esto es en parte el resultado de la variación espacial y temporal en cuanto a lo que el ambiente provee y por otra parte el resultado de las variaciones fisiológicas y anatómicas intra e interespecíficas en los primates. Las hembras lactantes, por ejemplo, tienen requerimientos más altos de proteínas y minerales que las hembras no lactantes o machos de tamaño similar. A medida que los animales son más grandes, requieren generalmente más alimento, aunque sus necesidades por kilogramo de peso corporal puedan disminuir. La estructura y el tamaño de un primate determinan que alimentos puede obtener mientras que sus características anatómicas (ej. mandíbulas dientes y estomago) y fisiológicas (ej. capacidad digestiva) determinan que tipo de alimento puede ser procesado una vez que ha sido obtenido (Oates, 1987; Fleagle, 1988; Milton, 1981; Milton, 1993).

Así, las diferencias en estructura y función, combinadas con diferencias en hábitat, producen un amplio rango de dietas. De acuerdo a Harding (1981), el eclecticismo es la regla en las dietas de los primates.

La gran mayoría de las especies comen una combinación de frutas, hojas y flores y muchos también comen algo de materia animal. Las raíces, cortezas, semillas y resina también destacan fuertemente en muchas dietas. Estos alimentos se toman de una amplia variedad

de fuentes; en la mayoría de los estudios detallados a largo plazo de la alimentación en poblaciones de primates en libertad, se han registrado más de 50 especies de plantas (Oates, 1987). Pero a pesar de este eclecticismo, se han reconocido tres amplias categorías de dieta enfatizando: materia de origen animal, frutos u hojas. Chivers y Hladick (1980) llamaron a los primates con estas dietas faunívoros, frugívoros, y folívoros respectivamente. En general los faunívoros y frugívoros obtienen la parte principal de sus requerimientos de proteínas de insectos, mientras que los folívoros obtienen la mayoría de sus proteínas de las hojas. Además, estos tipos de dieta están correlacionados con ciertos aspectos de los patrones de actividad diarios de los primates, tales como tamaño del ámbito hogareño, el rango de actividad diaria y el tamaño de grupo (Fleagle, 1988).

DISTRIBUCION DEL ALIMENTO

Cualquiera que sea el hábitat, la existencia de un suministro anual de alimento adecuado para satisfacer los gastos de mantenimiento, actividad y reproducción es un requerimiento ambiental básico para cualquier especie.

La gran mayoría de los primates no humanos habitan áreas con climas tropicales (Fleagle, 1988). Para un entendimiento adecuado de los patrones de comportamiento alimentario en primates es necesario tener conocimiento sobre la ecología de los árboles de que se alimentan. La gran diversidad de especies de árboles tropicales que existe, muestra una gran variación en tamaño; forma; patrones de producción, así como en la química de sus nutrientes (Challenger, 1998).

El conjunto particular de especies de árboles encontrados en cualquier lugar, su densidad y patrones de dispersión y las otras formas de plantas que crecen en asociación con ellos también varían mucho. Esta variación resulta de las diferencias en el suministro de agua, condiciones del suelo, comunidad animal, grado y tipo de alteración por humanos y presencia de barreras regionales para dispersar. Como resultado dos ambientes en los que existan primates no tendrán vegetación idéntica (Oates, 1987).

Un rasgo principal de muchas poblaciones de plantas en las selvas tropicales es su distribución fragmentada en tiempo y espacio. Es decir, su distribución espacial se presenta como agregaciones de individuos separados por distancias variables. Además la producción de hojas, flores y frutos muestra oscilaciones marcadas a través del año y de un ciclo anual a otro. Así, la naturaleza de los ambientes de los primates es tal que la comida se distribuye en parches, con áreas de alta concentración de alimento separadas por áreas de baja concentración. El tamaño de los parches, la separación de estos en espacio y tiempo y la densidad de los ítems dentro de los parches varían de acuerdo al tipo particular de alimento y al ambiente específico. Considerando que cada especie utiliza un grupo característico de ítems como alimento, diferentes especies de primates que compartan el mismo ambiente encontrarán diferentes patrones de distribución de los parches de alimento. Un primate que sea capaz de satisfacer una gran parte de sus necesidades nutricionales con follaje maduro será capaz de encontrar un adecuado y predecible suministro de alimento dentro de un área más pequeña de lo que lo haría un primate similar en tamaño cuya dieta se basara principalmente en frutos e insectos. Todo esto apoya la idea de que la distribución, el tamaño y la disponibilidad de los parches son determinantes significativos de los patrones de alimentación y como consecuencia de las interacciones sociales de los primates (Oates, 1987).

PATRONES DE ALIMENTACIÓN

El conjunto de las especies de primates que interactúan con una gran variedad de complicados patrones de distribución de alimento produce un panorama del comportamiento alimentario de los primates que es extremadamente complejo (Oates, 1987; Fleagle, 1988). La complejidad se incrementa aún más por el medio en el que la alimentación tiene lugar, donde se debe evitar a los depredadores, competir con otros individuos, hacer frente a los cambios en el clima, mantener las relaciones sociales y satisfacer las demandas reproductivas (Oates, 1987). Por lo anterior, los primates con

frecuencia tienen que enfrentar decisiones bajo fuertes presiones en su distribución del tiempo. De cualquier manera, al ser la comida un recurso crucial, las acciones requeridas para encontrarla y recolectarla son generalmente los principales determinantes de los patrones de actividad en tiempo y espacio de los primates. El uso del tiempo está generalmente dividido en tres actividades principales: alimentación, desplazamiento y descanso.

La gran mayoría de los primates, ya sean estrictamente diurnos o nocturnos, descansan a lo largo de la noche o durante el día en sitios cuidadosamente escogidos. La actividad, aparentemente determinada por los cambios en los niveles de luz, empieza por lo general cerca del amanecer o al anochecer. De cualquier manera, el tiempo preciso del comienzo de la actividad varía entre las especies y poblaciones y puede ser modificado por factores ambientales, en particular, la temperatura ambiental (Richard, 1978). La subsecuente duración del período de actividad y la extensión a la cual es interrumpido por períodos de descanso también varían ampliamente.

En el mismo hábitat, las consecuencias de la actividad diurna o nocturna pueden ser muy diferentes: en cada una de estas fases de luz, están activos diferentes conjuntos de animales de presa, competidores, y depredadores (Fleagle, 1988).

En los primates se ha reportado con frecuencia que los períodos de alimentación son más intensos y prolongados al principio y al final de los períodos de actividad. En muchos casos esto está probablemente relacionado no solo con la necesidad de construir reservas de energía después y antes de un largo período de sueño sino también con las altas temperaturas ambientales del medio día (Clutton-Brock, 1977; Iwamoto y Dumba, 1983; Oates, 1987). Esto sugiere que las condiciones del clima pueden influenciar los patrones de actividad. La alimentación es a veces precedida por una corta serie de interacciones sociales. El primer período de alimentación del día se caracteriza por la elección de un alimento que sea altamente digerible y altamente energético como es un concentrado de frutas maduras y hojas jóvenes. Después de este temprano período de alimentación, lo que

sigue depende de la naturaleza del primate y de la distribución del alimento en su ambiente (Richard, 1978; Oates, 1987).

De acuerdo a sus patrones de alimentación, los primates pueden dividirse en dos grupos: los que forrajean, es decir, que gran parte de su dieta proviene de pequeños parches altamente dispersos, y los que no forrajean y se alimentan en el mismo parche es decir, aquellos cuyo alimento se halla en parches que son relativamente más grandes que las necesidades del animal (Ripley, 1970). Cabe mencionar que esta clasificación no es absoluta y que ambos grupos representan los extremos de un espectro.

Los cambios estacionales en el suministro de alimento, que ocurren en un mayor o menor grado en todos los ambientes de los primates, tienen principales consecuencias en su comportamiento alimentario y producen cambios en lo que se come y en los patrones de actividad en tiempo y espacio.

La mayoría de los estudios de al menos un año, que han colectado datos tanto de disponibilidad de alimento como de alimentación, han mostrado que hay periodos cuando las partidas de alimento preferidos están escasas y en estas temporadas se comen las partidas de más baja calidad y los patrones de recolección cambian. La evidencia disponible indica que las especies relacionadas directamente con el follaje tienden a disminuir su nivel de actividad en temporadas del año cuando el alimento de buena calidad es escaso, mientras que las especies que se relacionan fuertemente con frutos o insectos aumentan la cantidad de tiempo empleado en buscar y procesar la comida (Richard, 1978, Oates, 1987).

Los cambios estacionales en la distribución de alimento son probablemente un factor importante en muchas de las situaciones en las que los primates se encuentran al tener distintas épocas de apareamiento. Tales épocas de apareamiento pueden tener influencias determinantes en el comportamiento alimentario y social (Lancaster y Lee, 1965).

El comportamiento alimentario de los primates varía a través de su periodo de actividad, la alimentación ocurre con frecuencia en distintos momentos separados por periodos de desplazamiento y descanso. Si un número de animales está por desplazarse y funciona

como un grupo cooperativo, a pesar de las diferencias en los requerimientos alimenticios basadas en la edad, sexo y condición reproductiva, debe ocurrir cierta sincronización en los encuentros de alimentación (Oates, 1987). De cualquier manera, aunque los miembros de un grupo social de primates generalmente viajan en una forma más o menos coherente, rara vez hay sincronización absoluta en la alimentación. El grado de sincronización varía con el tipo de primate, el tamaño del grupo y el alimento que se explota (Green, 1979).

Harcourt (1978 a) ha señalado que la sincronización no aleatoria de la actividad en grupo hacia las provisiones puede producir inclinaciones en el comportamiento social, el cual parece variar tanto en frecuencia como en sus patrones de acuerdo a la actividad predominante. Por ejemplo, un gorila de dos años prefiere asociarse más cercanamente con el macho espalda plateada durante periodos de desplazamiento y alimentación, pero parece estar más cercano a su madre durante los periodos de descanso. Así, si se estudia el comportamiento social predominantemente durante periodos particulares de actividad, tales como los periodos de descanso se obtiene un panorama comprensible de las relaciones espaciales.

En la competencia entre los primates se puede establecer una distinción básica entre competencia de interferencia y competencia de explotación. En la primera los competidores interactúan en forma directa, mientras que en la competencia por explotación, los individuos interaccionan entre sí indirectamente, es decir, agotan parte de un recurso sin encontrarse directamente (Begon y Harper, 1988).

La sincronización de la actividad de alimentación inevitablemente tiende a incrementar la competencia por interferencia por las partidas de comida entre los individuos. Las especies que obtienen mucho de su alimento por forrajeo tienden a dispersarse mientras se mueven y se alimentan, así reducen la competencia por cada partida de alimento (Struhsaker, 1980; Robinson, 1981). En estas circunstancias, las especies tropicales con frecuencia usan llamadas de contacto, las cuales aparentemente sirven para mantener coordinación en ausencia de contacto visual.

Las fuerzas opuestas de competencia y cooperación se conjuntan en aquellos casos donde los primates individualmente cooperan unos con otros para impedir el acceso de otros individuos a parches particulares de comida. Esto ha sido observado dentro de los grupos (Walters y Seyfarth, 1987) y entre grupos (Cheney, 1987). La cooperación entre individuos puede también usarse para aumentar el éxito alimentario en esfuerzos conjuntos para capturar presas móviles, por ejemplo, en los chimpancés y los babuinos (Teleki, 1973; Strum, 1981).

Dado que los parches de comida tiene una compleja distribución en espacio tanto como en tiempo, los primates se enfrentan con decisiones no solo de cuando alimentarse sino de donde hacerlo. Esto involucra decisiones sobre la dirección, la distancia y la velocidad de movimiento. Otros factores además de la comida también deben tomarse en cuenta (ej. fuentes de agua, sitios para dormir) (Oates, 1987).

Varios estudios de campo han encontrado evidencia de que los primates pueden hacer movimientos altamente dirigidos a parches particulares de comida y otros recursos, en un sentido fuertemente sugestivo de dirección de metas y de la existencia de mapas mentales del ambiente (Wrangham, 1977; Milton, 1980, 1992). Se ha argumentado que la familiaridad con un área y viajar a través de ella a lo largo de rutas mas o menos arregladas, más que al azar, resulta en un patrón más eficiente de explotación de recursos y permite monitorear importantes fuentes de alimento. La dirección de metas y los mapas mentales son difíciles de probar rigurosamente, pero hay considerable evidencia de que los patrones de movimiento de los primates en espacio están fuertemente influenciados por los patrones de distribución espacial de los recursos, especialmente los recursos alimenticios.

Los primates, por lo general, muestran una fuerte adherencia a un área en particular (son filopátricos). El uso de espacio se puede determinar en distintas formas: la distancia que un individuo o grupo recorre en un solo día se denomina "rango diario de actividad". Si se mapearan todos los rangos de actividad diaria por un periodo a largo plazo para un grupo de primates, se obtendría el área total usada en un periodo de tiempo, por ejemplo un año, esta

área se denomina "ámbito hogareño". La parte del ámbito hogareño que es usada con más intensidad se llama "área núcleo" (Feagle, 1988). En general, entre más grande es el área en la cual los recursos alimentarios de una población de primates se dispersan, más grande es la extensión de la ruta diaria de un individuo y el tamaño del ámbito hogareño anual. Los primates que explotan fuentes de alimento altamente dispersas e impredecibles, viajan más cada día y cubren un área más grande en el curso de un año que las especies que se alimentan de recursos abundantes (denso, espeso) que están más equitativamente distribuidos y con disponibilidad predecible. Así, las especies terrestres tienden a tener más largas extensiones de las rutas diarias y ámbitos hogareños anuales más largos que los arbóreos, y los frugívoros tienden a seguir rutas más largas y tienen ámbitos hogareños anuales más largos que los folívoros (Milton y May, 1976; Clutton-Brock y Harvey, 1977). Estas relaciones generales se complican en casos individuales por factores tales como peso corporal, tasa metabólica, tamaño del grupo social, grado de competencia local por el alimento, actividad diurna o nocturna y la densidad y fluctuación estacional de los recursos alimentarios en cualquier sitio dado (Clutton-Brock y Harvey, 1977)

Los primates individualmente están afectados en su uso del espacio por la competencia entre grupos así como dentro de los grupos. Frecuentemente los ámbitos hogareños de grupos vecinos de la misma especie se traslapan, en otros casos casi no hay traslapamiento (Feagle, 1988). Aunque en unos pocos casos, se ha observado que diferentes grupos se ignoran largamente unos a otros para entremezclarse sin agresión, la evasión activa o la defensa agresiva de al menos parte del ámbito hogareño es usual. Brown (1964) ha argumentado que la territorialidad -la defensa de un área- se presenta cuando los recursos que los individuos requieren están limitados, pero ocurre dentro de un área que puede ser económicamente defendida. Si el suministro de comida explotado por una población de primates se distribuye en tal forma que los grupos sociales pueden defender económicamente un área que suministrará sus requerimientos de comida a lo largo de un ciclo anual, entonces el comportamiento territorial ocurre con frecuencia.

Finalmente, con base en todo lo anterior podemos decir que el tipo de dieta tiene una importancia fundamental en el comportamiento alimentario. La distribución espacial del alimento influencia fuertemente los patrones de movimiento de los primates, además el patrón temporal particular de comportamiento que muestran los primates individualmente está afectado no solo por la distribución del alimento sino por otros numerosos factores, incluyendo tiempo del día, clima, y el comportamiento de conespecíficos.

CONDUCTAS DE AFILIACIÓN EN LA ESTRUCTURA SOCIAL DE LOS PRIMATES

DISTINTAS FUNCIONES DE LA AFILIACION EN LOS PRIMATES

En los grupos de primates, los individuos que los integran tienen relaciones sociales con cada uno de sus compañeros. Aunque estas relaciones varían en forma. Por una parte, las relaciones sociales funcionan para mantener la integridad del grupo y así resolver los problemas ecológicos para los cuales la vida en grupo es una adaptación característica de los primates. En otro nivel, las relaciones sociales pueden haber surgido para encargarse de algunos de los problemas causados por la vida en grupo, por ejemplo: la necesidad de coordinación de las actividades y prioridades de los individuos, el aumento de la competencia intragrupo, ó la proximidad de conespecíficos potencialmente peligrosos que puede requerir acciones cooperativas entre individuos relacionados (Cords, 1997).

La forma en la cual las relaciones sociales se desarrollan, se mantienen y se utilizan es un aspecto distintivo de la vida social de los grupos de primates. Antes de enfocarnos en este aspecto es importante considerar lo que significa una relación social. Hinde (1979) usó este término para referirse en forma descriptiva al contenido, patrones y calidad de las interacciones entre dos individuos. Por otra parte Kummer (1978) enfatizó una perspectiva más funcional describiendo las relaciones sociales como inversiones que benefician a los individuos involucrados en ellas.

En este contexto, las interacciones se ven como formas de desarrollar las relaciones para maximizar el valor del compañero social, y también como expresiones de los beneficios de

la relación. Tanto la definición de Hinde como la de Kummer son válidas y no son mutuamente excluyentes. La perspectiva de Kummer es especialmente útil en la interpretación de los mecanismos de comportamiento involucrados en el desarrollo, mantenimiento y expresión adaptativa de las relaciones sociales.

El comportamiento social de un individuo está influenciado por presiones tanto sociales como ecológicas (Wrangham, 1987). El desarrollo de las conductas afiliativas permite no solo enfrentar las presiones ambientales, sino también reducir las tensiones que se producen por los inconvenientes de la competencia de la vida en grupo. Los costos y los beneficios de la competencia dependen del valor como compañero o aliado de un competidor (Walters y Seyfarth, 1987). Los individuos no interactúan de igual manera con todos sus compañeros sociales aún si pertenecen a la misma clase de edad y sexo o parentesco. Así, la disponibilidad de un animal para interactuar con otro depende de la evaluación de los posibles resultados a corto y a largo plazo de la interacción (Santillán *et al.* 1991). Las relaciones afiliativas ocurren con frecuencia entre parientes pero no están limitadas a ellos (Silk, 1994; van Hooff y van Schaik, 1994).

El aseo social es una de las principales conductas que se ha considerado para estudiar la afiliación en primates ya que además de su función higiénica original, sirve para mantener la cohesión de un grupo, desarrollar vínculos sociales, reducir la tensión dentro del grupo, formar consorcios sociales, amistades, alianzas y restaurar las relaciones después de una agresión (Dunbar, 1991; Cords, 1997; Mondragón, 2003). Además del aseo, que no es tan frecuente en especies del Nuevo Mundo, existen otras conductas que se consideran para el estudio de la afiliación como son: el estar en proximidad, el contacto corporal, el abrazo y ciertas conductas cooperativas como las alianzas, entre otras. Las vocalizaciones también se han considerado recientemente como mediadores de la cohesión grupal (Cords, 1997; Chapman y Lefebvre, 1990).

Los lazos afiliativos y las relaciones de amistad entre los miembros de un grupo permiten establecer relaciones de cooperación a largo plazo como ha sido enfatizado por distintos

autores en los estudios sobre el aseo social y en la formación de alianzas (Cheney *et al.* 1987; Silk, 1987; Mondragón, 1989; Dumbaugh, 1991). Las relaciones al largo plazo les otorgan beneficios importantes como son: el acceso juntos a pequeños parches de alimento, el apoyo en encuentros agresivos con terceros, la adquisición y mantenimiento del rango de dominancia, entre otros.

Finalmente en términos evolutivos cabe mencionar que el valor adaptativo de las conductas afiliativas juega un papel muy importante en la evolución de los sistemas sociales de los primates, ya que a medida que las estrategias de conducta individual son más elaboradas, la estructura social de los primates adquiere formas específicas de acuerdo a las distintas especies.

ECOLOGIA ALIMENTARIA DEL MONO ARAÑA.

DIETA

Todas las especies del género *Ateles* son principalmente frugívoros y se alimentan mayormente de las partes suaves y maduras de una gran variedad de frutos (Peres, 1994). Las estimaciones de la importancia del fruto en la dieta de los monos araña varían de 71.4% a 90% del tiempo de alimentación (71.4% Chapman, 1988a, 76.9% Symington, 1987; 90% van Roosmalen y Kein, 1988). También consumen con menor frecuencia otras partes de las plantas, especialmente hojas jóvenes, flores, cortezas de árboles y semillas jóvenes (Chapman y Chapman, 1991; Milton, 1981). Además se ha observado que comen insectos, aparte de la ingesta activa de éstos, consumen pasivamente las larvas que se encuentran en todos los frutos del género *Ficus* (Carpenter, 1935; van Roosmalen y Kein, 1988).

Así durante los meses del periodo de bajo suministro de frutos, los monos araña complementan su dieta con relativamente altos porcentajes de flores y brotes de hojas. Cuando la abundancia de frutos es la más alta, las flores y brotes de hojas juegan un papel secundario en la dieta.

Los monos araña frecuentemente ingieren grandes cantidades de frutos en periodos de tiempo relativamente cortos (Klein y Klein, 1977). Son frugívoros especializados e

importantes dispersores de semillas y pueden ser los únicos agentes dispersores de semillas para especies de plantas que no son consumidas por otros frugívoros especializados (van Roosmalen y Kein, 1988).

Se han observado diferencias de género en la conducta alimenticia de esta especie (Muskin y Fischgrund, 1981), las hembras tienden a concentrar su alimentación en recursos donde encuentran grandes cantidades de alimento a la vista, es decir que minimizan el costo de la búsqueda usando pocos árboles que ofrecen grandes cantidades de frutos y los machos que no tienen las limitaciones fisiológicas de las hembras como preñez o lactancia, son capaces de minimizar el tiempo que gastan en cada sitio y viajan ampliamente, incrementando la posibilidad de contacto con diferentes hembras (Toledo-Cárdenas 1993).

En general los periodos de floración y fructificación de los árboles y lianas son estacionales. Una excepción importante es el género *Ficus*, del cual, la mayoría de las especies no parecen mostrar ninguna tendencia a la estacionalidad. La mayoría de las especies de árboles tienden a fructificar cada año. Sin embargo, los periodos de floración y fructificación de una especie particular pueden variar considerablemente de un año a otro. Mas aún, los individuos de algunas especies fructifican solo una vez cada dos años o incluso una vez cada tres o cuatro años. Algunos años la fructificación de una especie puede fallar por alguna razón (van Roosmalen y Kein, 1988).

Se ha reportado que los monos araña se alimentan de un mínimo de 100 especies distintas de plantas (Milton, 1980; Mittermeier y van Roosmalen, 1981).

Muchas de las especies de plantas más consumidas por el mono araña pertenecen a los siguientes géneros: *Brosimum*, *Ficus*, *Cecropia*, *Manilkara*, *Dialium*, *Castilla*, *Ampelocera*, *Protium*, *Bursera*, *Spondias*, *Virola*, *Inga*, *Paullinia*, *Licania*, *Guarea*, *Clarisia*, *Ceiba*, *Quaribea*, *Pouteria*, *Acacia* y *Anona* entre otros (van Roosmalen y Klein, 1988; Cant, 1990).

ORGANIZACIÓN SOCIAL

Los monos araña son de gran interés entre los primates del Nuevo Mundo por su inusual modo de locomoción y su sistema de organización social que es similar al del chimpancé común (*Pan troglodytes*) (Symington, 1986; Cant, 1990).

A diferencia de la mayoría de las especies de primates con grupos sociales cohesivos, los machos y las hembras de los monos araña no están siempre en un grupo único, ya que presentan un sistema de organización social de fisión-fusión donde los individuos se agrupan en subgrupos llamados partidas. Cada individuo tiene la opción de asociarse con partidas de diferentes tamaños o composición, incluso varias veces en el mismo día (Symington, 1987, Ahumada, 1992; Chapman *et al.* 1993).

Los estudios a largo plazo del mono araña han mostrado que este animal vive en un sistema social de sexos segregados que es relativamente poco común en el orden de los primates (Klein y Klein 1977; Symington, 1987). Los adultos pasan su tiempo en pequeños subgrupos que cambian su tamaño y composición frecuentemente. Se ha observado que los machos con frecuencia están en subgrupos compuestos sólo por machos que recorren más y viajan más rápido que los subgrupos con hembras y juveniles (Symington, 1988). Todos los individuos asociados en estos subgrupos son miembros de una misma comunidad que está compuesta de alrededor de 20 a 42 individuos. (Chapman 1990a) Todos los miembros de la comunidad utilizan un ámbito hogareño común y los límites de éste pueden ser defendidos (Symington, 1987) o no (Chapman, 1990b). Sólo los machos son territoriales y respetan los límites muy bien definidos. En este sentido las comunidades están separadas por interacciones agonistas conducidas por los machos adultos, principalmente por medio de vocalizaciones con distancia considerable entre los oponentes. Las hembras generalmente permanecen en los límites de su comunidad y ocasionalmente visitan a miembros de grupos vecinos por periodos que van desde varias horas a un día entero y algunas veces incluso pernoctan con miembros de los grupos vecinos. También se sabe que puede haber emigración, sobre todo de hembras jóvenes, que aún no poseen un área núcleo (Roosmalen

y Klein; 1988).

Una de las características más impresionantes de la organización social de los monos araña es que todos los miembros de una comunidad es muy raro que sean vistos en el mismo lugar.

El tamaño de los subgrupos varia desde individuos solitarios hasta más de 20 individuos (Klein, 1972, Freese 1976). La composición de los subgrupos es también variable. Pueden estar compuestos por individuos de cualquier sexo y edad. Es decir, puede haber partidas de hembras solas, hembras y juveniles, hembras con sus infantes, machos y hembras de diferentes edades y partidas de machos únicamente. La asociación más permanente es la de la madre con su cria. (Robinson y Janson,1987). En cuanto a la proporción de sexos se ha observado que hay una mayor proporción de hembras que de machos (Cant, 1978; Bramblet, 1980,). Coelho *et al.* (1976b) y Cant (1978) reportaron una proporción de 1:2.2 y 1:1.8 respectivamente para esta especie en Guatemala y en México Silva López *et al.* (1988) reportaron 1:1.56 en los Tuxtlas.

PATRONES DE ACTIVIDAD Y FORRAJEEO.

Los patrones de dispersión y asociación entre los miembros de un grupo de monos araña varían en diferentes épocas del año, y parecen estar relacionados con las variaciones estacionales en el suministro de alimento (van Roosmalen y Klein, 1988).

El sistema social de los monos araña parece haber evolucionado en paralelo con la especialización por el alimento de la especie que está particularmente dirigida hacia el consumo de frutos nutritivos (van Roosmalen y Klein,1988; Castellanos y Chanin, 1996). El suministro de este tipo de alimento varía mucho en las diferentes estaciones del año y la maduración de los frutos es por lo general lenta y asincrónica en y entre plantas individuales con frutos.

Los monos araña son arborícolas y casi nunca bajan al suelo. Las distancias que recorren diariamente pueden ser muy variables dependiendo del tamaño y composición de los

subgrupos, la estación del año, el clima, la capacidad de carga de su hábitat y de los patrones fenológicos de las plantas de que se alimentan. Su rango de actividad diaria se ha estimado que puede ser mayor de 3000 m. Además se ha reportado que los periodos de actividad dedicados a la alimentación son más intensos durante las primeras dos horas después de que dejan los árboles donde duermen y alcanza un segundo pico dos horas antes de regresar a sus sitios para dormir (van Roosmalen y Klein, 1988). Intercalan sus periodos de alimentación con periodos de descanso que se hacen más evidentes alrededor del medio día.

Como ya se ha mencionado, los monos araña obtienen su alimento de una gran variedad de especies de plantas y utilizan un número de diferentes especies cada día. Además agotan los frutos de los árboles donde se alimenta (Symington, 1987; Chapman, 1988b).

Los datos reportados por Milton 1988, muestran que los monos araña utilizan marcadamente el elemento de predictibilidad para mejorar la eficiencia de la búsqueda del alimento. Con frecuencia viajan por las mismas rutas de árboles a través de la selva. Más aún sus desplazamientos de forrajeo parecen estar invariablemente dirigidos a una meta; los individuos solos, los subgrupos o el grupo completo se mueven directamente de un árbol con frutos a otro, viajando con frecuencia una distancia considerable entre los árboles sin pararse a comer en el camino. Al día siguiente varios miembros de la comunidad revisan 1 ó 2 de los mismos árboles y de 4 a 8 nuevos árboles con frutos de la misma especie son añadidos a la ruta diaria, moviéndose por una ruta que minimiza las distancias de recorrido entre los árboles. Estos datos muestran que los monos araña conocen la ubicación de árboles particulares, los reconocen como individuos, y se dan cuenta de que cuando un árbol de una especie esta produciendo frutos maduros entonces otros árboles de esa especie están probablemente produciéndolos también. Esto sugiere que los monos araña son capaces de formular una ruta de forrajeo por adelantado que los lleva a un número de diferentes árboles con frutos en el curso de un recorrido de un día normal, de tal manera que no tienen que regresar ni cubrir áreas ya visitadas.

COMPORTAMIENTO SOCIAL EN EL MONO ARAÑA

INTERACCIONES AFILIATIVAS Y AGRESIVAS

En contraste con nuestro conocimiento de las relaciones sociales de los monos del Viejo Mundo que viven en grandes grupos sociales, poco se sabe de la calidad y cantidad de interacciones sociales en los monos del Nuevo Mundo como es el caso de las especies del género *Ateles*. En este género la importancia de una clara definición de grupo es básica para comprender otros parámetros sociales que derivan de esta asociación. Klein (1972) definió el grupo (o comunidad) de monos araña como una red compuesta de individuos que mantienen una relación positiva relativamente consistente entre ellos. La descripción e interpretación de las relaciones sociales que existen entre los miembros del grupo son cruciales para entender el origen y mantenimiento del grupo.

Varios estudios se han enfocado en el comportamiento social de los monos araña. Se ha reportado que en el género *Ateles* las interacciones agresivas entre los miembros de un mismo grupo son raras. Con base en esto se ha sugerido que los grupos de monos araña no presentan un sistema de dominancia-subordinación bien definido y también se ha planteado un punto de vista alternativo que propone que si existen las relaciones de dominancia-subordinación entre los miembros de un grupo de monos araña pero que no son evidentes a través de las interacciones agonistas (Ahumada, 1989). De cualquier manera, varios autores coinciden en que los machos adultos sí presentan jerarquías definidas. También hay relaciones de dominancia entre algunas hembras. Además, los machos son dominantes sobre las hembras, son más agresivos que éstas y dirigen la gran mayoría de sus comportamientos agresivos hacia las hembras. Cuando un macho ataca a una hembra, esta

grita, huye y puede llegar a descender del árbol hasta una altura de 10 a 3 metros donde la persecución termina. Ninguna persecución o ataque termina en daño y los comportamientos agresivos y sumisivos que se exhiben durante los ataques parecen estar estereotipados, constituyendo un despliegue de intimidación más que un intento de capturar a la víctima y provocarle daño (Fedigan y Baxter, 1984; Rodinelli y Klein, 1976).

Las interacciones afiliativas entre machos son más comunes que las interacciones afiliativas entre hembras. Los machos adultos tienden a asociarse más entre ellos, mientras que las hembras permanecen más tiempo solitarias, pero se involucran más en interacciones sociales cuando tienen crías (Robinson y Hanson, 1987) y se ha observado que éstas se asocian más con los infantes y los juveniles que son su descendencia (Klein, 1972; Izawa, Kimura y Nieto, 1979) y también con otras hembras.

Se ha reportado que los machos adultos pueden asociarse en subgrupos de distintos sexo y edad durante los periodos de juego y descanso y es entonces cuando se da una mayor incidencia de comportamientos afiliativos. Pero en el resto del día cuando están moviéndose y forrajeando, los machos adultos frecuentemente viajan en subgrupos separados. Estas agregaciones compuestas sólo de machos son altamente cohesivas y pueden actuar como coaliciones contra hembras o contra machos de otros grupos (Fedigan y Baxter, 1984). Los patrones reportados en las interacciones afiliativas y agresivas apoyan la idea de que los monos araña viven en una sociedad de sexos segregados.

Se ha propuesto (Symington, 1987) que la competencia por el alimento impide que las hembras formen lazos afiliativos a largo plazo entre ellas, aunque pueden ocurrir coaliciones oportunistas. Los machos no forman coaliciones para incrementar su acceso a las hembras receptivas a corto plazo pero pueden obtener ventajas reproductivas a largo plazo a través de la cooperación en la defensa de su ámbito hogareño.

PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

La gran variedad de sistemas sociales en los primates no humanos refleja la presencia de un conjunto de presiones selectivas que cada una de las especies resuelve de manera distinta, de acuerdo a su plasticidad para adaptarse a las condiciones ambientales y su habilidad para acceder a los recursos.

La disponibilidad del alimento tiene una gran influencia en los patrones de alimentación y el comportamiento de forrajeo de las especies, que durante los periodos de alimentación tienen que evitar a los depredadores y desarrollar mecanismos de comportamiento social que les permitan reducir la competencia intraespecífica e interespecífica para acceder al alimento (Oates, 1987).

Así, las distintas especies, dependiendo de los costos de la competencia, modifican sus patrones de forrajeo para la recolección del alimento, esto significa que dependiendo de la disponibilidad, distribución y tamaño de los parches de alimentación, se modifica el tamaño, composición y patrones de comportamiento de los grupos de primates, donde las relaciones interindividuales son fundamentales en las estrategias para lograr el acceso a los recursos alimenticios (Wrangham, 1987).

El valor de las relaciones sociales interindividuales puede estimarse en términos de costo-beneficio a través de la frecuencia y tiempo de emisión de conductas específicas que permita a los individuos aumentar sus posibilidades de acceso al recurso con un costo mínimo de energía y asegurar su adecuación reproductiva.

Las conductas afiliativas son los principales indicadores de vínculos sociales en los primates y pueden funcionar para prevenir (Klein y Klein, 1971) o resolver agresiones (De Waal, 1986) y formar coaliciones o alianzas a corto y a largo plazo. A través del análisis de

la influencia de factores sociales y ecológicos se puede estudiar el contexto en el que el comportamiento afiliativo se presenta y determinar su función.

Chapman (1990a) argumentó que las organizaciones sociales representan una asociación de individuos tratando de satisfacer sus propias necesidades mientras están limitados por restricciones ecológicas. La flexibilidad en los patrones de asociación dada por la organización social de fisión fusión del mono araña permite analizar de qué manera influyen los factores ecológicos y sociales en la organización social de esta especie

Chapman, (1990a) y Symington (1987) analizaron independientemente que los costos y beneficios de la vida en grupo en el mono araña varían entre los miembros del grupo; esto es altamente probable, sobretodo si se toma en cuenta que los factores sociales y ecológicos pueden afectar de manera distinta a cada individuo.

El análisis de la disponibilidad de alimento así como de factores biológicos, como el sexo, que influyen en la emisión del comportamiento afiliativo de una comunidad de mono araña (*Ateles geoffroyi*) en vida libre, aporta información para determinar la repercusión de este comportamiento en el sistema social del grupo, especialmente en relación a los costos y beneficios para los miembros del mismo durante los periodos de alimentación, esto contribuye para determinar el grado de sociabilidad del grupo y su relación con la disponibilidad del recurso alimenticio.

HIPOTESIS Y OBJETIVOS

La hipótesis de este estudio supone que a mayor disponibilidad de alimento aumente la tolerancia entre los individuos mediante el comportamiento afiliativo, durante los periodos de alimentación, mientras que al disminuir la disponibilidad del alimento se espera que disminuya la tolerancia interindividual reduciéndose la emisión de afiliaciones. En ambos casos se considera al sexo como un factor que afecta la frecuencia y duración de las interacciones afiliativas. En este sentido, la afiliación vendría siendo un factor importante en las estrategias de esta especie para reducir la competencia y lograr un mejor acceso a los recursos durante los periodos de alimentación.

Los tres objetivos principales propuestos para este estudio son los siguientes:

- Determinar el efecto de la disponibilidad de alimento en la frecuencia y duración de las conductas afiliativas para 6 de las especies de plantas más consumidas.
- Determinar con relación a la disponibilidad de alimento, los patrones de variación en la frecuencia y duración de las conductas afiliativas para machos y hembras.
- Analizar la frecuencia e importancia de las conductas afiliativas (tanto las que implican contacto físico como proximidad). emitidas por los individuos durante los periodos de alimentación.

CAPITULO 2. EFECTO DE LA DISPONIBILIDAD DE FRUTOS SOBRE LA AFILIACION.

INTRODUCCION

Algunos estudios de campo han reportado que los parámetros ecológicos tales como abundancia, distribución y calidad del alimento determinan la variación que existe en la dieta y el comportamiento de los primates (Klein y Klein, 1975; Wrangham, 1981). Sin embargo, también se ha reportado que la abundancia y distribución de este recurso no influye en la conducta de los primates como respuesta a los cambios ambientales, sugiriéndose que esta respuesta está más relacionada con los ciclos fenológicos de plantas específicas, como en el caso de los cébidos (Chapman, 1988a). Por otra parte, se ha propuesto que ciertos aspectos de la organización social de los primates tales como el tamaño y la composición de los grupos, así como su comportamiento social, son respuestas adaptativas para obtener alimento y evitar la competencia y depredación (Van Schaik, 1983, Chapman, 1990a).

Los recursos alimenticios tienen un importante efecto en la intensidad de una interacción competitiva y con ello en la resultante organización social, la cual se moldea de acuerdo a las presiones que afectan el comportamiento social (Symington, 1987). Dado que la cohesión de un grupo social de primates se establece y se mantiene a través de interacciones sociales afiliativas, es de esperar que los recursos alimenticios sean una variable ecológica que afecte las interacciones de afiliación entre los miembros del grupo las cuales, por su variedad de funciones, son determinantes en el comportamiento social a corto y a largo plazo. En los primates, la distribución de las interacciones afiliativas y agonistas entre los individuos revela mucho acerca del patrón de las relaciones sociales

dentro del grupo (Walters y Seyfarth, 1987; Symington, 1990). La disponibilidad de un animal para interactuar con otro puede ser explicada como el resultado de la evaluación de los posibles alcances (a corto o a largo plazo) de la interacción (Santillán Doherty *et al.* 1991). Con base en que varios autores han reportado que distintas variables, como el sexo, rango, edad, y la disponibilidad de alimento entre otras, modulan los patrones de interacción entre sujetos, al parecer en el sentido de favorecer su adecuación individual (Smuts, 1987; Estrada, 1988; Santillán Doherty *et al.* 1991) es de esperar que cada una de estas variables, como es el caso de la disponibilidad de alimento, afecte el comportamiento social de los primates en cuanto a sus tasas de interacción social.

Por otra parte, dentro de la vida en grupo los individuos no solo forman relaciones sociales generales sino que establecen también relaciones afiliativas particulares que podrían considerarse como relaciones "amistosas" (Cords, 1997). Desde un punto de vista evolutivo, el hecho de que los primates formen lazos afiliativos sería de poca importancia si estas relaciones no confirieran a los participantes alguna ventaja relacionada con la supervivencia y la reproducción. En este sentido, se pueden mencionar dos tipos de relaciones de afinidad, las que son de tipo relación social general y las que son de tipo amistosas (Cords, 1997).

Una relación social general dentro de un grupo permite numerosos beneficios que incluyen: el aumento en la protección ante los depredadores; que los individuos sean relativamente tolerantes uno a otro en contextos de alimentación y sociales; y el apoyo de unos a otros en enfrentamientos con otros grupos por sitios de alimentación o límites territoriales (Walters y Seyfarth, 1987; Fleagle, 1988; Cords, 1997).

Cuando la relación afiliativa entre dos individuos de un grupo es de amistad, existen beneficios adicionales como: una mucho mayor tolerancia de uno a otro (esto permite por

ejemplo el acceso juntos a pequeños parches de alimento); apoyo en encuentros agresivos con otros miembros del grupo; y la formación de alianzas (se sabe que en varias especies la formación de alianzas es importante para adquirir y mantener el rango social) (Cords, 1997; Walters y Seyfarth, 1987).

Así, el comportamiento social en los grupos de primates es un delicado balance entre la competencia y la cooperación (Walters y Seyfarth, 1987). Considerando que los factores ecológicos (que implican competencia) son algunos de los principales determinantes en el comportamiento social de los primates (Wrangham, 1987), en este capítulo se muestra el efecto de la disponibilidad de frutos en un árbol sobre la emisión de las conductas afiliativas entre los individuos presentes en el árbol durante los periodos de alimentación, en una comunidad de mono araña, cuyo complejo sistema de organización social constituye un caso interesante, por la flexibilidad en los patrones de asociación entre los individuos, para analizar de que manera influyen los factores ecológicos en el comportamiento social de los primates.

METODOS

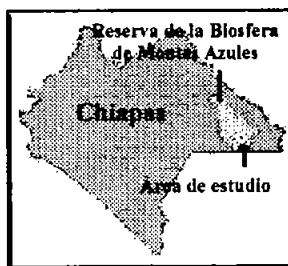
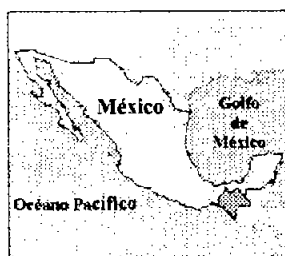
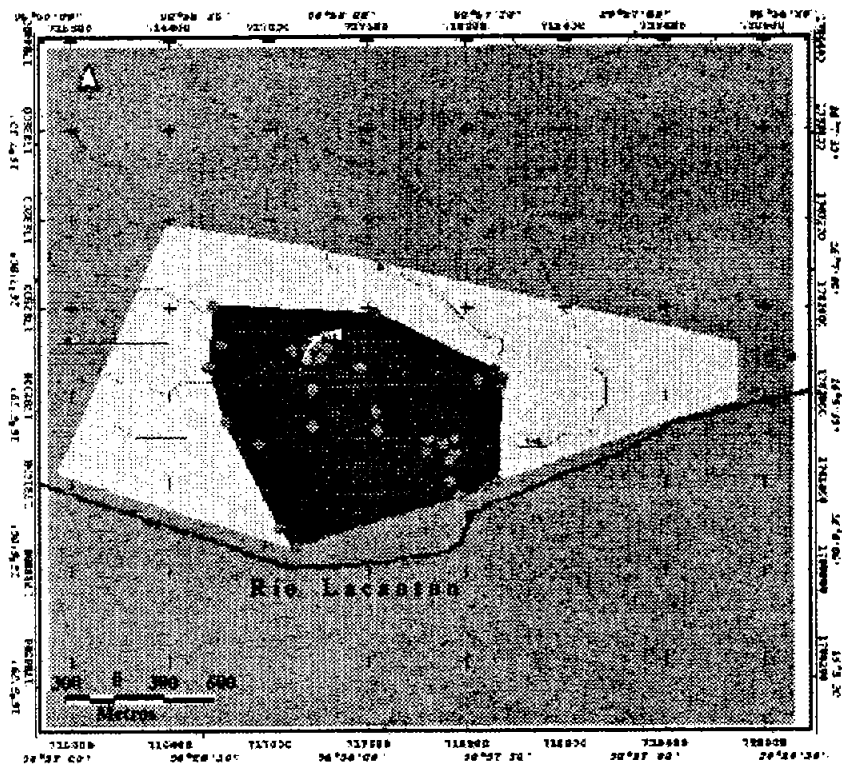
Sujetos de estudio.

El estudio se realizó en una comunidad no perturbada de monos araña (*Ateles geoffroyi*) que se encuentra en la Reserva de la Biosfera de Montes Azules de la Selva Lacandona en el Estado de Chiapas. El área de actividad del grupo de estudio a lo largo del año comprende una superficie de alrededor de 500 hectáreas. (figura 1).

La comunidad estaba constituida por un promedio de 37 individuos: 16 hembras adultas, 9 machos adultos, 5 juveniles y 7 infantes.

Sitio de estudio.

El sitio de estudio se localiza en una zona de la región de Chajul (Figura 1) que se encuentra próxima a la estación de Biología Tropical Chajul (16° 06' 41'' latitud Norte y 90° 56' 23'' longitud Oeste a 140 msnm) misma que sirvió de base logística para este estudio. La Estación Biológica Chajul se localiza en el extremo sur de la Reserva de la Biosfera de Montes Azules (RBMA), a 300 m del Río Lacantún que funciona como límite sur de la Reserva, la cual tiene una extensión de 331,200 hectáreas (SEMARNAP, CONABIO, 1995). El tipo de vegetación en la zona de estudio corresponde a una selva alta perennifolia o bosque tropical perennifolio, con una temperatura media anual de 25.3 °C y con una precipitación promedio anual de 2963 mm³.



- Sitio de estudio
226.4 ha
- Área de actividad
552.3 ha
- Río Lacantón
- Puntos de observación

Figura 1. Localización del sitio de estudio y ubicación del área de actividad del mono araña (*Ateles geoffroyi*) en la Reserva de la Biosfera de Montes Azules, Chiapas.

Conductas

Los comportamientos afiliativos que fueron tomados en cuenta en este estudio se dividen en dos grupos: de contacto y sin contacto.

Comportamientos afiliativos de contacto.

En este tipo de interacciones los actores entran en contacto físico sin causarse daño y existe una tolerancia respecto a la cercanía de uno con el otro (que se hace evidente por la duración). La afiliación puede ser activa, donde el emisor realiza algún acto sobre el cuerpo del receptor (aseo social), o pasiva, cuando el emisor se limita a quedar pegado cuerpo con cuerpo con el receptor (contacto), sin intercambio de actos y donde cada sujeto puede además realizar alguna otra actividad (p.ej. comer o descansar).

Para este estudio los comportamientos de contacto que se consideraron fueron: contacto corporal, abrazo, aseo, olfateo pectoral con abrazo, toque y juego.

Aseo. Esparcir el pelo de otro animal, entresacando partículas con la mano o boca. Incluye aseo de los genitales y de la región perineal.

Contacto corporal. Cuando dos individuos se tocan uno al otro con cualquier parte del cuerpo excepto manos y patas por un lapso mayor de 5 segundos.

Abrazo. Rodear con uno o ambos brazos a otro individuo.

Toque. Colocar la mano o los dedos sobre el cuerpo de otro individuo, por un lapso mayor de 5 segundos.

Olfateo pectoral con abrazo. Oler el área de la glándula pectoral, inmediatamente seguido de un abrazo.

Juego. Acciones que implican contacto corporal activo y persecuciones, sin que los individuos involucrados lleguen a lastimarse ni a usar conductas sumisas para detener uno el comportamiento del otro.

Comportamientos afiliativos sin contacto.

Los individuos no entran en contacto físico pero se encuentran en proximidad (ej: estar juntos sin tocarse, solicitud de aseo).

El único comportamiento sin contacto que se evaluó en este estudio fue *estar juntos*.

Juntos. El estar en proximidad a menos de un metro sin tocarse.

Procedimiento

Se realizaron registros focales de cada animal mediante grabaciones descriptivas en audio de su comportamiento. Estos registros se hicieron grabando en forma aleatoria 3 minutos por cada individuo. Los muestreos se realizaron entre las 7:00 y las 17:00 horas por un periodo de un año a partir de enero de 1997.

De cada partida de monos (subgrupo temporal de composición variable en una comunidad) se registró la composición por edades y sexos y el número de individuos presentes en el árbol. En cada registro se especificó el contexto con respecto a recursos alimenticios, en que se llevó a cabo. Se obtuvieron las conductas afiliativas emitidas durante los periodos de alimentación, registrando además, el tiempo total de duración de cada una y la identidad de los individuos involucrados cuando fue posible.

En cuanto a los recursos alimenticios se registró la *disponibilidad de alimento* en el árbol y el tipo de fruto consumido durante los periodos de alimentación.

El término disponibilidad de alimento se refiere a la cantidad de frutos disponibles en el árbol durante los periodos de alimentación. El registro de los frutos disponibles se llevó a cabo mediante el conteo visual de los frutos totales en el árbol.

Se consideraron seis especies distintas de árboles para estudiar la relación entre comportamiento afiliativo y disponibilidad de frutos. Estas especies fueron: *Manilkara*

zapota que presentó frutos disponibles en noviembre, diciembre y enero, *Virola kochnyi* en junio y julio, *Spondias radlkoferi* en septiembre, octubre y noviembre, *Ficus lapatifolia* en abril, *Brosimum alicastrum* en marzo y abril y *Ampelocera hottlei* en abril y mayo.

Análisis

Para los análisis se emplearon tres pruebas estadísticas de acuerdo a la hipótesis que se pretendía probar y el tipo de datos. Estas pruebas (coeficiente de correlación parcial de Kendall, el modelo general lineal univariado y la regresión lineal) se explican con más detalle en los resultados. El nivel de significancia que se estableció fue $p < 0.05$.

RESULTADOS

Frecuencia de las conductas afiliativas en relación con el número y tipo de frutos disponibles.

Se obtuvieron un total de 1340 afiliaciones durante el periodo de estudio, de las cuales se registraron 105 en *Ampelocera hottlei*, 286 en *Manilkara zapota*, 86 en *Ficus lapatifolia*, 240 en *Brosimum alicastrum*, 262 en *Spondias radlkoferi* y 361 en *Virola koschnyi*.

Para cada una de las especies de árbol se llevó a cabo la prueba de correlación parcial de Kendall con el fin de probar la hipótesis de que existe una correlación entre la disponibilidad de frutos y la frecuencia de las conductas afiliativas. Para esta prueba se utilizaron las afiliaciones totales obtenidas para las distintas cantidades de frutos disponibles, así como el número de individuos por árbol.

La Tabla I muestra los resultados del análisis de correlación parcial de Kendall para cada una de las especies de árbol consideradas. En la primera columna numérica se observa la correlación entre frutos y afiliaciones controlando el número de individuos. En la segunda se muestra la correlación entre frutos e individuos, controlando las afiliaciones y en la

tercera columna numérica se presenta la correlación entre afiliaciones e individuos controlando la cantidad de frutos.

Tabla 1. Correlación parcial de Kendall para cada especie de árbol, considerando las variables: frecuencia total de afiliaciones, número de frutos y número de individuos por árbol.

Especie	Frutos-Afiliaciones		Frutos-Individuos		Afiliaciones Individuos	
	Coef	P	Coef	P	Coef	P
<i>Manilkara zapota</i>	0.8453	0.0001	-0.0745	0.648	0.3507	0.026
<i>Virola koschnyi</i>	0.7891	0.0001	0.2696	0.026	0.1345	0.274
<i>Spondias radlkoferi</i>	0.7800	0.0001	0.1427	0.303	0.1096	0.430
<i>Ficus lapathifolia</i>	0.2462	0.523	0.5033	0.167	0.2373	0.539
<i>Brosimum alicastrum</i>	0.7482	0.0001	0.3857	0.029	0.2013	0.269
<i>Ampelocera hottlei</i>	0.6038	0.004	0.5436	0.011	0.0443	0.849

Los resultados del análisis muestran que existe una correlación entre la cantidad de frutos y la frecuencia de afiliación independientemente del número de individuos por árbol para cinco de las especies estudiadas *Manilkara zapota* ($p < 0.0001$), *Virola koschnyi* ($p < 0.0001$), *Spondias radlkoferi* ($p < 0.0001$), *Brosimum alicastrum* ($p < 0.0001$) y *Ampelocera hottlei* ($p < 0.004$), esta última con menor nivel de significancia que las anteriores. La única especie para la cual no se obtuvieron resultados significativos fue *Ficus lapathifolia* ($p = 0.523$).

Se aplicó el mismo análisis para evaluar la correlación entre el número de frutos y el número de individuos controlando las afiliaciones. Los resultados fueron significativos para tres especies: *Virola koschnyi* ($p < 0.026$), *Brosimum alicastrum* ($p < 0.029$) y *Ampelocera hottlei* ($p < 0.011$). Finalmente, la relación entre afiliaciones y número de individuos

controlando el número de frutos también fue analizada y se obtuvieron resultados significativos únicamente para la especie: *Manilkara zapota* $p < 0.026$.

En la Figura 2 se muestran las líneas de tendencia en función del número de frutos y las frecuencias de afiliaciones por individuo para cada una de las seis especies estudiadas. Se puede observar como a mayor número de frutos aumenta la frecuencia de las conductas afiliativas, excepto para *Ficus* donde la correlación no fue significativa.

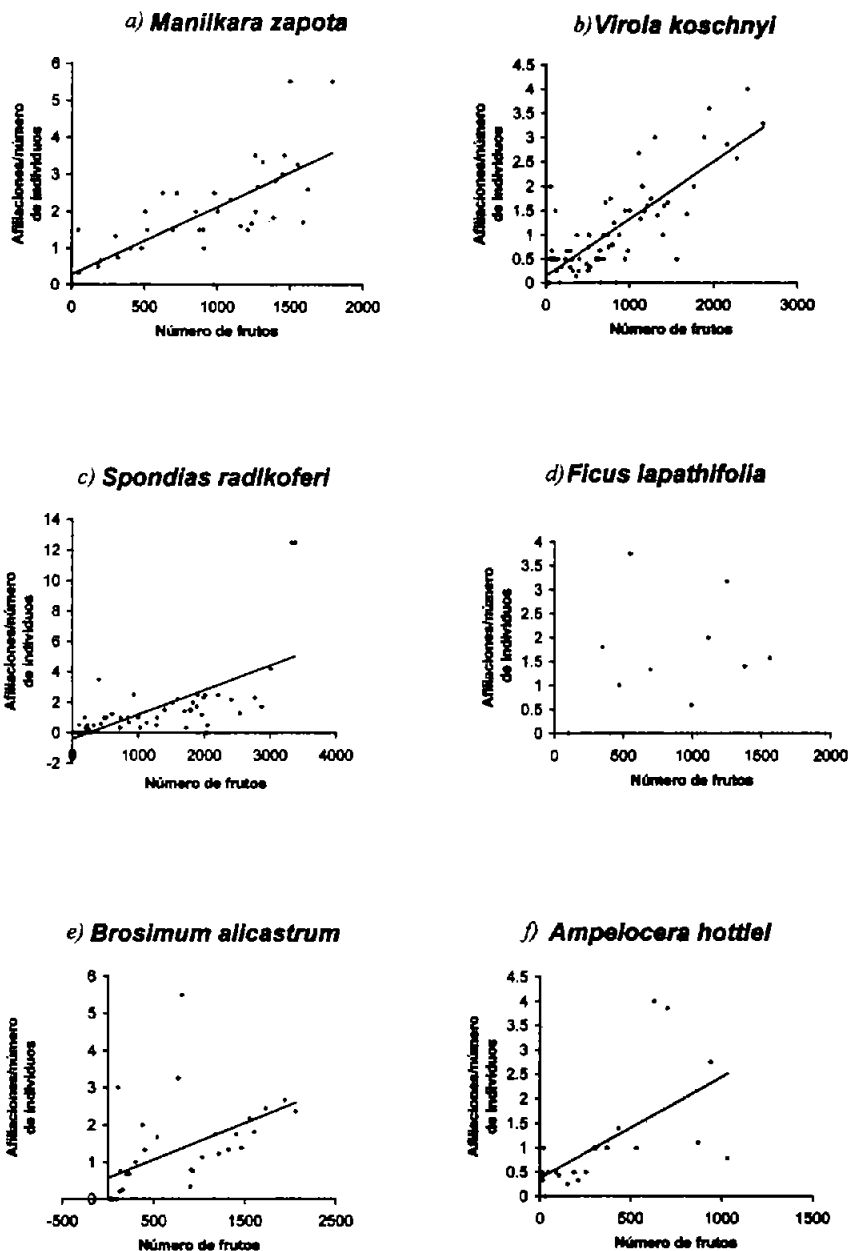


Figura 2. Líneas de tendencia en función del número de frutos y la frecuencia de afiliación para las seis especies de árbol consideradas. a) *Manilkara zapota*, b) *Virola koschnyi*, c) *Spondias radlkoferi*, d) *Ficus lapathifolia*, e) *Brosimum alicastrum*, f) *Ampelocera hottlei*.

-Duración de las conductas afiliativas en relación con el número y tipo de frutos disponibles.

Se utilizó un modelo lineal general univariado para determinar si existía variación en la duración de las afiliaciones con relación al tipo de árbol, número de frutos o la interacción entre tipo de árbol y cantidad de frutos. Los efectos principales y las interacciones que resultaran significativas se analizaron mediante regresiones lineales. Dado que la distribución de las duraciones no era normal y las varianzas eran heterogéneas, los análisis estadísticos se llevaron a cabo transformando la variable al logaritmo natural del tiempo total de afiliación sobre individuos por árbol. Los resultados mostraron variación significativa para: tipo de árbol ($R^2=0.183$, $F=6.46$, $gl=5$, $p<0.0001$), número de frutos ($R^2=0.183$, $F=46.60$, $gl=1$, $p<0.0001$) y para la interacción frutos por árbol ($R^2= 0.183$, $F=27.32$, $gl=5$, $p<0.0001$).

Las regresiones mostraron ajustes significativos para *Manilkara zapota*, *Spondias radlkoferi*, *Viola koschnyi*, *Brosimum alicastrum* y *Ampelocera hottlei*, pero no para *Ficus lapathifolia* (Tabla 2). Las pendientes negativas de las regresiones para *M. zapota*, *V. koschnyi*, *B. alicastrum* y *A. hottlei* muestran que a mayor disponibilidad de frutos el tiempo de afiliación fue menor. Por el contrario, *Spondias radlkoferi* mostró una correlación directa es decir que a mayor disponibilidad de frutos el tiempo de afiliación aumentó. En la figura 3 se muestran las líneas de tendencia de la duración de las afiliaciones por especie de árbol.

Tabla 2. Regresión lineal en relación al número de frutos y el tiempo de afiliación para cada especie de árbol.

Variable	coeficiente	R ²	F	P	gl
<i>Manilkara zapota</i>	-0.000216	0.038	11.45	0.001	1/288
<i>Virola koschnyi</i>	-0.000218	0.185	82.89	0.0001	1/366
<i>Spondias radlkolferi</i>	0.000119	0.038	10.59	0.001	1/272
<i>Ficus lapathifolia</i>	-0.000042	0.007	03.17	0.437	1/85
<i>Brosimum allicastrum</i>	-0.000397	0.226	71.37	0.0001	1/245
<i>Ampelocera hottlei</i>	-0.000658	0.224	30.00	0.0001	1/104

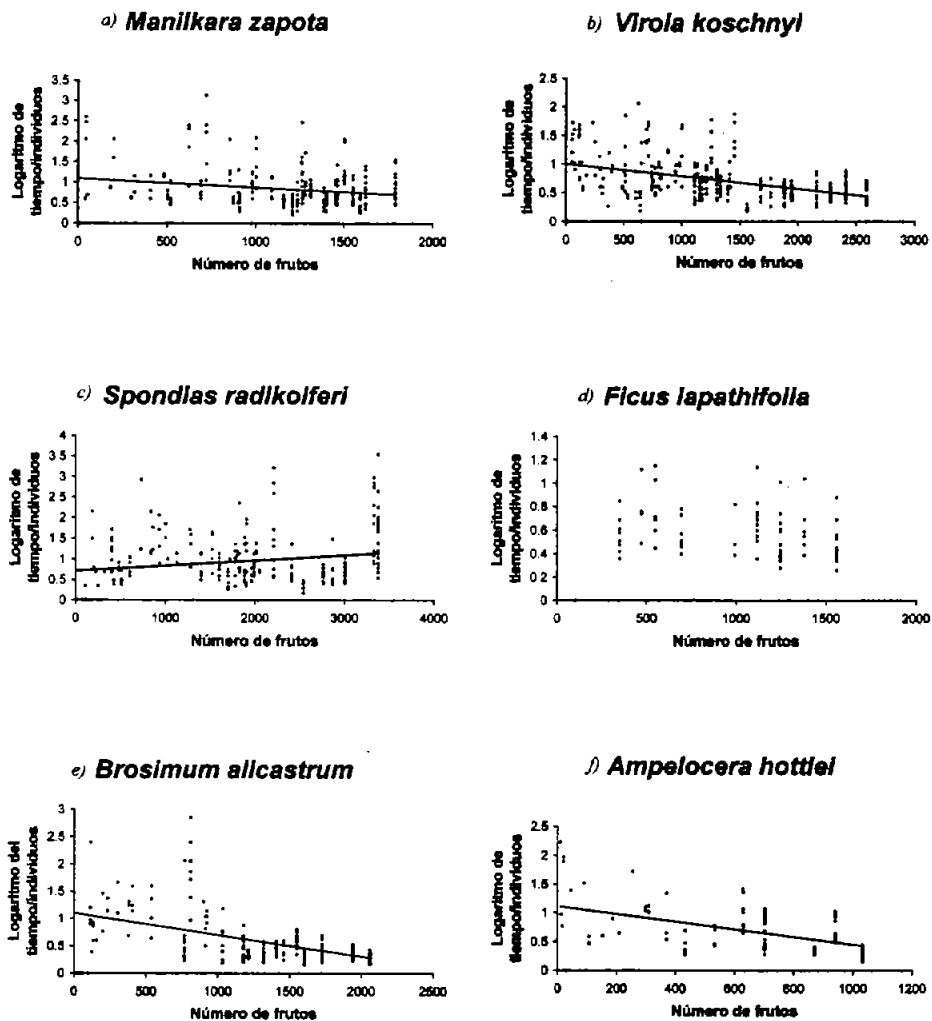


Figura 3. Líneas de tendencia en función del número de frutos y el tiempo de afiliación, para cada una de las especies estudiadas. a) *Manilkara zapota*, b) *Virola koschnyi*, c) *Spondias radlkoferi*, d) *Ficus lapathifolia*, e) *Brosimum alicastrum*, f) *Ampelocera hottlei*.

De acuerdo con los resultados obtenidos, La especie que mostró la correlación más significativa entre número de frutos y número de afiliaciones fue *Manilkara zapota*, es decir, como se observa en la figura 2A, existe una tendencia lineal directamente proporcional, donde a mayor cantidad de frutos hay mayor frecuencia de afiliación. Sin embargo al analizar el tiempo de afiliación se observó una correlación inversa con la disponibilidad de alimento que solo explica un cierto porcentaje de los datos de acuerdo a la R^2 obtenida; es probable que en la duración de las afiliaciones estén interviniendo otros factores además de la disponibilidad de alimento.

La especie *Virola koschnyi* que fue la segunda en presentar una alta correlación positiva entre disponibilidad de alimento y frecuencia de afiliación, también presentó una correlación inversa al analizar el tiempo de afiliación, al igual que *Brossimum alicastrum* y *Ampelocera hottlei*, siendo esta última la que presentó la correlación más baja en cuanto a frecuencia.

En estas cuatro especies se observó el mismo patrón: a mayor frecuencia de afiliación hubo menor tiempo de afiliación y al disminuir la disponibilidad de alimento disminuyó la frecuencia de afiliación pero aumentó el tiempo empleado en afiliar.

La especie *Spondias raldkoferi* presentó una correlación positiva tanto en frecuencia como en tiempo de afiliación.

DISCUSION

Los resultados del presente capítulo apoyan la hipótesis de que existe una correlación entre la disponibilidad de alimento y el comportamiento afiliativo del mono araña (*Ateles geoffroyi*).

De acuerdo a lo anterior, se puede decir que en general la emisión de conductas afiliativas se modificó en función de la disponibilidad de frutos de dos maneras:

La frecuencia de afiliación resultó directamente proporcional a la disponibilidad de frutos en el árbol y el tiempo de afiliación fue inversamente proporcional a la disponibilidad de frutos para la mayoría de las especies.

Al analizar la frecuencia de las conductas afiliativas en las seis especies de árbol estudiadas, 5 de ellas mostraron que al disminuir el número de frutos, también disminuye la frecuencia de afiliaciones entre los individuos presentes en el árbol durante los periodos de alimentación, e incluso existe un umbral en la cantidad de frutos para cada especie, por debajo del cual ya no se presentan interacciones afiliativas entre los individuos. El umbral más alto se observó en *Spondias raldkoferi* (104 frutos) y el más bajo fue para *Ampelocera hottlei* (9 frutos).

La correlación positiva que se observó en la frecuencia de afiliación podría ser explicada en términos de competencia intragrupo, es decir, al haber mayor disponibilidad del recurso que en este caso es el alimento, disminuye la competencia con lo cual se reduce la tensión entre los individuos presentes en el árbol, favoreciendo el incremento en la frecuencia del comportamiento afiliativo. Por el contrario al disminuir la disponibilidad del recurso existe

una mayor competencia, aumentando la tensión entre los individuos y por consiguiente se reduce la frecuencia de afiliación.

En el caso del tiempo de afiliación se obtuvo una correlación significativa para cinco de las seis especies estudiadas al igual que en la frecuencia de afiliación, sin embargo solo una especie mostró una correlación positiva y las cuatro restantes fueron negativas.

El que solo una especie presentara una correlación positiva en cuanto al tiempo de afiliación, podría estar asociado al hecho de que esta especie fue la que mostró mayor cantidad de frutos disponibles durante los periodos de registro y el tiempo de fructificación fue más prolongado que en otras especies; y si relacionamos este hecho con los estudios de Symington (1987) donde se reporta que la competencia intragrupo en los monos araña es menos intensa cuando el tamaño de los parches de alimentación es mayor y aumenta cuando los parches se reducen, tal vez esta situación permitía que emplearan más tiempo en afiliarse ya que no tenían el estrés de la competencia por el alimento y al reducirse la tensión por el recurso al haber mayor disponibilidad de frutos podían emplear periodos más largos de afiliación.

En las cuatro especies que mostraron una correlación negativa, es decir, que a mayor disponibilidad de alimento el tiempo de afiliación fue menor y a menor disponibilidad de frutos el tiempo invertido en afiliarse fue mayor, al comparar la frecuencia con el tiempo de afiliación, se observó que a mayor disponibilidad del recurso aumentó la frecuencia de afiliación pero la duración de las afiliaciones se redujo. Este patrón podría estar reflejando los costos y beneficios de la vida en grupo de los monos araña (Chapman, 1990a), ya que a mayor disponibilidad de alimento aumenta la frecuencia de afiliación y podría no ser necesario emplear más tiempo en afiliación para lograr un acceso al recurso porque la tensión generada por la competencia es menor y el aumento en la frecuencia del

comportamiento afiliativo podría estar haciendo la función de mantener la cohesión dentro del grupo.

En cambio cuando el alimento disminuyó se redujo la frecuencia de afiliación y se empleó más tiempo en afiliar ya que la frecuencia de emisión de las conductas afiliativas disminuye porque aumenta la competencia al escasear la comida, pero el incremento en el tiempo de afiliación en este caso podría considerarse que funciona como una estrategia de costo-beneficio para acceso al recurso sobre todo cuando este es escaso y preciado. Esto implica que la inversión en el tiempo de afiliación cuando el alimento se reduce da el beneficio de acceder al recurso. Además los resultados apoyan la idea de que los costos y beneficios de la vida en grupo varían entre los miembros del grupo (Chapman, 1990), esto significaría que existen preferencias de afiliación en los distintos individuos dentro del grupo en función de sus costos, ya que de acuerdo a los resultados obtenidos la disponibilidad de alimento no es el único factor que afecta el tiempo de afiliación, existen otros factores que podrían estar afectando muy probablemente la duración del comportamiento afiliativo como es el caso del parentesco, sexo, edad, relaciones particulares entre individuos (amistad), estatus reproductivo así como el tipo de planta consumida. Con base en lo anterior, es muy probable que estas variables aunadas a variables ecológicas como la disponibilidad de alimento tengan un efecto en conjunto sobre el tiempo de afiliación.

De las seis especies de árbol estudiadas solo *Ficus lapatifolia* presentó un comportamiento totalmente diferente al relacionar la disponibilidad de alimento con la afiliación. En esta especie no se obtuvo una correlación significativa ni para frecuencia ni para tiempo de afiliación. Esto muy probablemente se deba a la fenología de este tipo de árbol ya que se sabe que la mayoría de las especies de *Ficus* no muestran tendencia a la estacionalidad (Roosmalen y Klein, 1988), además el periodo de fructificación de esta especie fue

marcadamente asincrónico y se dio al mismo tiempo que el de otras especies como es el caso de *Brosimum alicastrum*, siendo esta última, según se ha reportado, mucho más consumida por los monos araña que el *Ficus*. (Cant, 1990; Coelho, 1976b). Es decir que si ambas especies fructificaban al mismo tiempo los individuos prefirieron emplear más tiempo en alimentarse de *Brosimum* que de *Ficus*.

Los resultados muestran que sí existe correlación entre la disponibilidad de alimento y la emisión de afiliaciones para las distintas especies de plantas consumidas. Esto significa que la disponibilidad de alimento es una variable ecológica que sí afecta la emisión de las conductas afiliativas sobre todo en el caso de frecuencias, en relación al de tiempo de afiliación, además de la disponibilidad de frutos, también están involucradas otras variables. Por otra parte, los resultados sugieren una repercusión de la fenología de las principales especies de plantas consumidas en las interacciones sociales del mono araña.

CAPÍTULO 3.

VARIACIÓN EN LA FRECUENCIA Y DURACIÓN DE LAS CONDUCTAS AFILIATIVAS EMITIDAS POR MACHOS Y HEMBRAS EN FUNCIÓN DE LA DISPONIBILIDAD DE ALIMENTO.

INTRODUCCION.

Las generalizaciones acerca de las diferencias sexuales en el comportamiento de los primates se derivan en su mayoría de las especies de macacos y babuinos del viejo mundo que han sido bien estudiados y son sexualmente dimórficos. (Raleigh, Flannery y Erving, 1979; Mitchell, 1979; Fedigan, 1992) Muchas de las diferencias de comportamiento encontradas en estas especies entre machos y hembras han sido ligadas conceptualmente al dimorfismo sexual y a la teoría de la selección sexual (Andersson, 1994; Fedigan, 1992). Específicamente, se ha propuesto que la correlación entre el dimorfismo sexual por tamaño y los patrones generales de las diferencias sexuales en el comportamiento de los monos del viejo mundo es el resultado de la competencia entre machos y de la selección para los rasgos del macho relacionados con agresividad, protección (cuidado de las hembras y sus crías) y nomadismo (es decir, movilidad en la búsqueda de mejores oportunidades de apareamiento) (Fedigan y Baxter, 1984, Smuts, 1987, Fedigan, 1992). Al considerar que, en los primates, los machos son más agresivos y dominantes que las hembras cuando las superan en tamaño, se podría suponer que tales diferencias no deberían ocurrir en un género no dimórfico como es el caso de *Ateles* (Fedigan y Baxter, 1984). Sin embargo no sucede así, ya que sí existen estas diferencias en este género (Fedigan y Baxter, 1984).

Por otra parte, cabe mencionar que entre los primates no humanos, los patrones de transferencia intergrupales parecen tener importantes efectos en las relaciones intrasexuales

dentro de los grupos (Wrangham 1980, Harcourt y Stewart 1983, Smuts, 1987). En las especies en las que las hembras permanecen en su grupo natal las relaciones entre hembras son más prominentes que las relaciones entre machos, las hembras desarrollan fuertes lazos con otras hembras que se denotan por asociaciones frecuentes (Strier,1999). Pero las relaciones entre machos son más prominentes en especies donde las hembras se transfieren (Wrangham, 1980, Smuts,1987) como es el caso de los monos araña (*Ateles geoffroyi*). Esta especie, muestra marcadas diferencias en el comportamiento de hembras y machos. Se ha reportado que las hembras adultas son más solitarias y menos sociales que los machos adultos, pero no sucede así en el caso de hembras con descendencia que por lo general son más afiliativas (Fedigan y Baxter,1984). Las hembras adultas dirigen sus comportamientos afiliativos a todas las clases de edades y sexos mientras que los machos adultos muestran una fuerte afinidad dentro de su propia clase de edad y sexo.

Los monos araña poseen una estructura social inusual, caracterizada, entre otros atributos, por su gran flexibilidad en los patrones de agrupamiento dentro de una unidad social (Klein y Klein, 1977; Cant, 1978; Fedigan y Baxter, 1984; Chapman, 1990). Con base en esto y considerando que la decisión de unirse o dejar un grupo, o partida, puede hacerse en cualquier momento, es de esperar que un individuo, en promedio, se sitúe en partidas que reflejen los costos y beneficios de estar en un grupo para ese individuo, ya sea macho o hembra; y como ya lo habíamos mencionado en el capítulo anterior, factores como el sexo, edad parentesco, estatus reproductivo y disponibilidad de alimento afectan lo que sería un grupo óptimo para un individuo particular. También es de esperar que en los monos araña la distribución de las interacciones competitivas y cooperativas entre individuos difiera de la típica encontrada en otras especies de primates (matrilíneales) a causa de su inusual patrón de emigración de las hembras y la filopatría natal de los machos.

De acuerdo a los resultados obtenidos en el capítulo anterior se comprobó que existe una correlación entre la disponibilidad de alimento y la emisión de conductas afiliativas. En este capítulo se pretende determinar si existe un grado de variación en la frecuencia y duración de las conductas afiliativas emitidas por machos y hembras en función de la disponibilidad de alimento.

MÉTODOS.

Los sujetos, conductas y procedimiento fueron los mismos que se utilizaron en el capítulo anterior. De los registros focales obtenidos durante los periodos de alimentación se obtuvieron la frecuencia y duración de las conductas afiliativas emitidas por machos y por hembras en relación a las distintas cantidades de alimento disponible.

Se aplicaron las mismas pruebas utilizadas en el capítulo anterior (coeficiente de correlación parcial de Kendall, el modelo general lineal univariado y la regresión lineal) para determinar si existen diferencias por sexo en la correlación que se encontró entre comportamiento afiliativo y disponibilidad de alimento.

RESULTADOS.

Frecuencia de las conductas afiliativas para machos y hembras en relación con la disponibilidad de frutos.

Para probar la hipótesis de que existe una correlación entre disponibilidad de alimento y frecuencia de afiliación con respecto al sexo, se usó la prueba de correlación parcial de Kendall. Para esta prueba se utilizaron las afiliaciones totales emitidas por hembras y por machos para las distintas cantidades de frutos disponibles, así como el número de individuos (machos o hembras) por árbol, en cada una de las especies de árbol estudiadas. De las 1340 afiliaciones registradas se obtuvieron en *Manilkara zapota* 133 para machos y

153 para hembras; en *Virola koschnyi* 94 para machos y 267 para hembras, en *Spondias radlkoferi* 184 para machos y 78 para hembras, en *Ficus lapathifolia* 37 para machos y 49 para hembras, en *Brossimum alicastrum* 152 para machos y 88 para hembras, y en *Ampelocera hottlei* 65 para machos y 40 para hembras.

La Tabla 3 muestra los resultados del análisis de correlación parcial de Kendall para cada una de las especies de árbol consideradas. Se muestra la correlación entre el número de frutos y el número de afiliaciones emitidas por machos y por hembras, controlando los individuos por árbol. En la primera columna numérica se observa la correlación (afiliaciones- No. de frutos) para hembras, y en la segunda. la correlación (afiliaciones- No. de frutos) para machos.

Tabla 3. Correlación entre la disponibilidad de alimento y la frecuencia de afiliación para machos y hembras en seis de las especies más consumidas.

Árbol (especie)	Coef. de correlación hembras		Coef. de correlación machos	
	Σ	p	Σ	p
	<i>Manilkara zapota</i>	0.6990	0.0001	0.5274
<i>Virola koschnyi</i>	0.8002	0.0001	0.6134	0.0001
<i>Spondias radlkoferi</i>	0.6182	0.0001	0.6972	0.0001
<i>Ficus lapatifolia</i>	0.1166	0.765	0.4849	0.270
<i>Brosimum alicastrum</i>	0.8379	0.0001	0.6804	0.001
<i>Ampelocera hottlei</i>	0.5345	0.027	0.2694	0.352

VARIABLES: frecuencia de afiliaciones emitidas por hembras, frecuencia de afiliaciones emitidas por machos, número de frutos y número de individuos (machos o hembras) por árbol.

Los resultados de la Tabla 3 muestran que existe una correlación positiva entre la cantidad de frutos y la frecuencia de afiliación de machos y/o hembras independientemente del número de individuos en cinco de las especies estudiadas:

En *Manilkara zapota* se observa una correlación significativa entre el número de frutos y las afiliaciones emitidas tanto por hembras ($p < 0.0001$) como por machos ($p < 0.003$).

Aunque ambas fueron significativas, la correlación fue un poco más alta en el caso de las

hembras.

En *Virola koschnyi* la correlación también fue más alta para hembras (0.8002, $p < 0.0001$) que para machos (0.6134, $p < 0.0001$).

En *Spondias radlkoferi* tanto para machos ($p < 0.0001$) como para hembras ($p < 0.0001$) se obtuvo una correlación positiva similar. Además en esta especie se obtuvo la correlación más alta entre disponibilidad de alimento y frecuencia de afiliaciones para machos. En

Ampelocera hottlei solo fue significativa la correlación para hembras (0.027).

En *Brosimum alicastrum* se obtuvo la más alta correlación entre número de frutos y frecuencia de afiliaciones emitidas por hembras (0.0001). También fue significativa la correlación para machos (0.001).

Ficus lapatifolia fue la única especie en la que no hubo correlación entre disponibilidad de alimento y frecuencia de afiliaciones emitidas ni por hembras ni por machos.

La Figura 4 muestra la línea de tendencia en función del número de frutos y la frecuencia de afiliaciones emitidas por hembras y por machos para cada una de las 6 especies estudiadas.

Se observa que la línea de tendencia para hembras y machos es positiva en 4 especies (*M. zapota*, *V. Koschnyi*, *S. radlkoferi*, *B. alicastrum*); en *Ampelocera hottlei* solo se muestra la línea de tendencia para hembras porque en machos no hubo correlación. *Ficus lapathifolia* fue la única especie que no mostró ninguna correlación significativa.

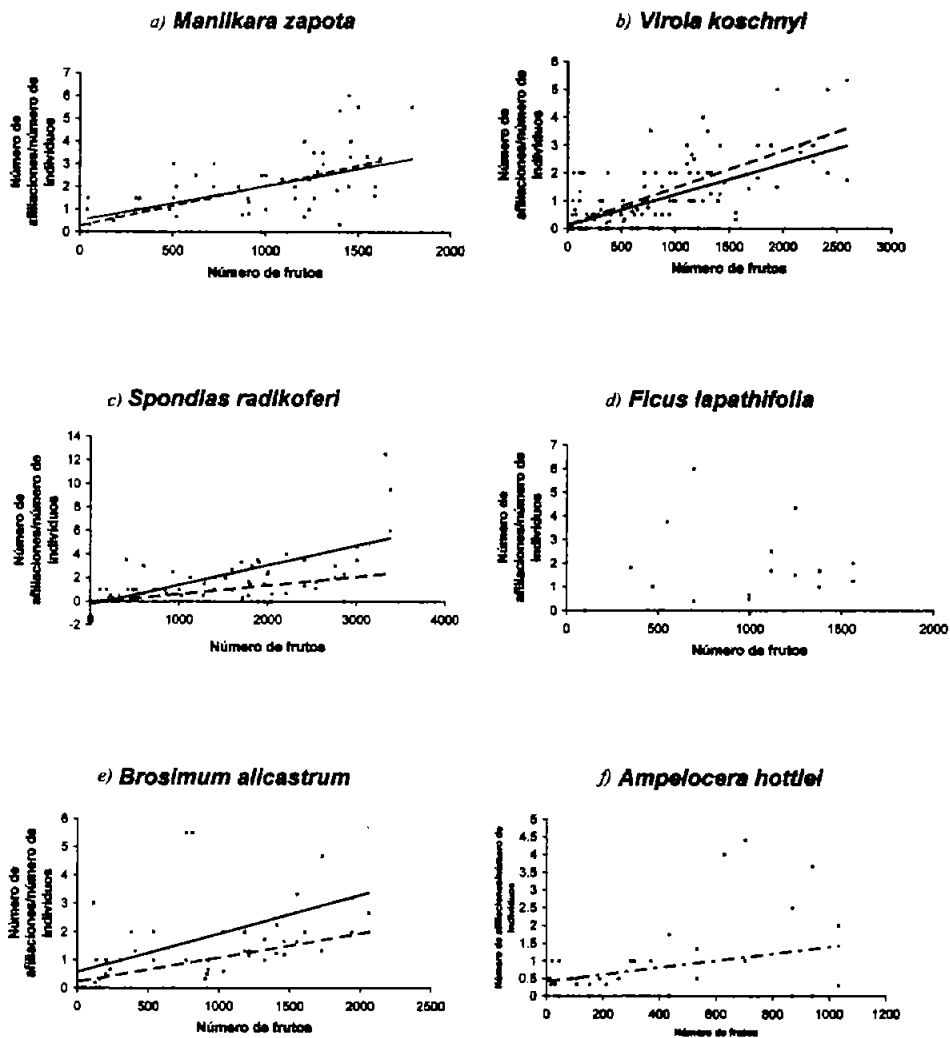


Figura 4. Línea de tendencia para machos y hembras de la correlación entre frecuencia de afiliación y número de frutos en cada una de las seis especies estudiadas. a) *Manilkara zapota*, b) *Virola koschnyi*, c) *Spondias radikoferi*, d) *Ficus lapathifolia*, e) *Brosimum alicastrum*, f) *Ampelocera hottlei*. Hembras - - - Machos ———

Duración de las conductas afiliativas para machos y hembras en relación con el número de frutos.

Para determinar si existía variación en la duración de las afiliaciones, con relación al tipo de árbol, número de frutos, sexo o la interacción entre tipo de árbol y cantidad de frutos, tipo de árbol y sexo, cantidad de frutos y sexo así como la interacción entre tipo de árbol, sexo y cantidad de frutos se llevó a cabo un modelo lineal general univariado. Al igual que en el capítulo anterior, los efectos principales y las interacciones que resultaron significativas se analizaron mediante regresiones lineales.

Los resultados del análisis univariado mostraron variación significativa para tipo de árbol ($R^2=0.145$, $F=7.84$, $gl=5$, $p<0.0001$), sexo ($R^2=0.145$, $F=9.83$, $gl=1$, $p<0.002$), cantidad de frutos ($R^2=0.145$, $F=3.65$, $gl=1$, $p<0.05$) y las interacciones árbol x frutos ($R^2=0.145$, $F=9.95$, $gl=5$, $p<0.0001$) y árbol x sexo x frutos ($R^2=0.145$, $F=2.81$, $gl=5$, $p<0.016$).

Las regresiones mostraron ajustes significativos para hembras en *Virola koschnyi*, *Spondias radlkoferi* y *Ficus lapathifolia*. (Tabla 4) y para machos en *Manilkara zapota*, *Spondias radlkoferi*, *Brosimum alicastrum* y *Ampelocera hottlei* (Tabla 5).

Las pendientes negativas obtenidas para *V. koschnyi* en las hembras y para *M. zapota*, *S. radlkoferi*, *B. alicastrum* y *A. hottlei* en los machos muestran que a mayor disponibilidad de frutos el tiempo de afiliación fue menor y a menor disponibilidad de frutos la duración de las afiliaciones aumentó.

Spondias radlkoferi fue la única especie que mostró una correlación directa tanto en machos como en hembras. Es decir, que a mayor disponibilidad de alimento el tiempo de afiliación fue mayor. *Ficus lapathifolia* también mostró una correlación positiva en el caso de las hembras.

Tabla 4. Regresión lineal entre cantidad de frutos y ln del tiempo sobre individuos por árbol para afiliaciones emitidas por hembras.

Variable	Coefficiente	R	F	P	gl.
<i>Manilkara zapota</i>	-0.000162	0.011	1.67	NS	1/156
<i>Virola koschnyi</i>	-0.000224	0.068	20.07	0.0001	1/274
<i>Spondias radlkoferi</i>	0.000257	0.102	10.78	0.001	1/95
<i>Ficus lapaifolia</i>	0.000329	0.133	7.34	0.009	1/48
<i>Brosimum alicastrum</i>	-0.000103	0.011	1.07	NS	1/93
<i>Ampelocera hottlei</i>	-0.000455	0.084	3.67	NS	1/40

Tabla 5. Regresión lineal entre cantidad de frutos y ln de tiempo sobre individuos para afiliaciones emitidas por machos.

Variable	coeficiente	R	F	P	gl.
<i>Manilkara zapota</i>	-0.000390	0.040	5.57	0.020	1/133
<i>Virola koschnyi</i>	0.000167	0.007	0.819	0.367	1/111
<i>Spondias radlkoferi</i>	0.000260	0.074	15.48	0.001	1/195
<i>Ficus lapathifolia</i>	0.000168	0.014	0.495	0.486	1/36
<i>Brosimum alicastrum</i>	-0.000332	0.071	12.06	0.0001	1/157
<i>Ampelocera hottlei</i>	-0.000980	0.277	25.29	0.0001	1/66

En la Figura 5 se muestran las líneas de tendencia en función del número de frutos y el tiempo de afiliación para emisores machos y hembras en cada una de las seis especies consumidas.

En cinco de las seis especies estudiadas se obtuvieron resultados significativos solo para un sexo. *S. radlkoferi* presentó resultados significativos para ambos sexos.

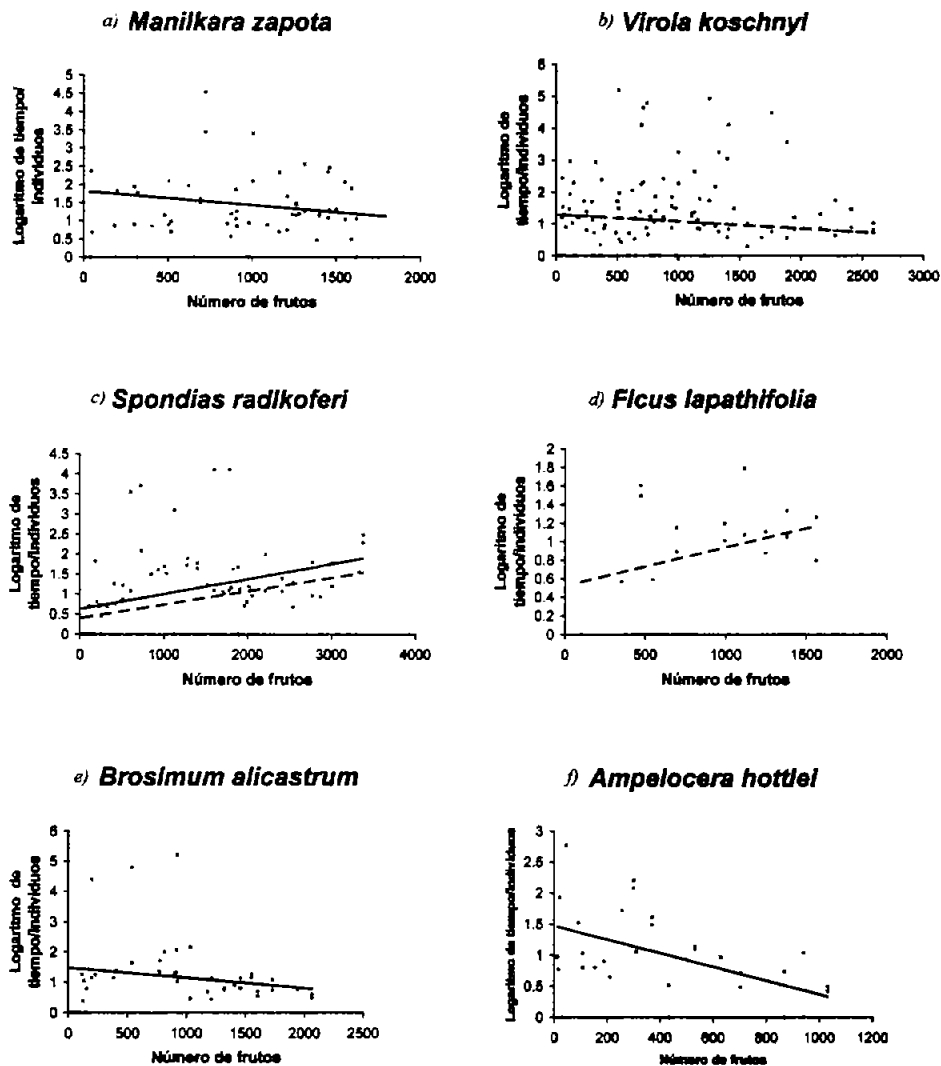


Figura 5. Línea de tendencia para machos y hembras de las regresiones lineales en función del tiempo de afiliación y la disponibilidad de frutos para cada especie de árbol. a) *Manilkara zapota*, b) *Viola koschnyi*, c) *Spondias radlkoferi*, d) *Ficus lapathifolia*, e) *Brosimum alicastrum*, f) *Ampelocera hottlei*. Hembras - - - Machos ———

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en el presente estudio muestran que, independientemente del número de individuos, existe una correlación entre la cantidad de frutos, la frecuencia de afiliación y el sexo en los monos araña. Esto quiere decir que a mayor disponibilidad de alimento se dio una mayor frecuencia en las conductas afiliativas emitidas por machos y hembras en cinco de las seis especies de árbol estudiadas, lo cual se podría explicar por el hecho de que al haber mayor cantidad de frutos disponibles se reduce la tensión entre los individuos y esto les permite aumentar la frecuencia de afiliación, por el contrario, a menor disponibilidad de alimento la frecuencia de afiliación es menor ya que aumenta la competencia entre los individuos y por consiguiente la tensión es mayor. La única especie en que no se obtuvo una correlación significativa fue *Ficus lapathifolia* esto es probable que se deba a la fenología de este tipo de árbol, que como ya se había mencionado en el capítulo anterior, no muestra una tendencia marcada a la estacionalidad (Roosmalen y Klein, 1988).

De las cinco especies de árbol que presentaron una correlación, en el caso de las hembras todas fueron significativas, esto quiere decir que a mayor disponibilidad de alimento se dio una mayor frecuencia de afiliaciones emitidas por hembras y a medida que se reducía la cantidad de alimento la frecuencia de afiliación disminuía. En el caso de los machos fueron cuatro las especies significativas que presentaron este patrón.

Las hembras presentaron una tendencia a una mayor correlación que los machos entre la frecuencia de afiliación y la cantidad de frutos; a pesar de que, como se sabe, en los monos araña de acuerdo a su sistema de organización social de fisión-fusión, la frecuencia del comportamiento afiliativo en las hembras es menor que en los machos (Symington, 1987;

Ahumada, 1989). Sin embargo el incremento en la frecuencia de afiliación de las hembras podría considerarse como un indicador de que la disponibilidad de alimento influye en la frecuencia del comportamiento afiliativo, incluso modificando los patrones de conducta habituales de los sexos. Esto apoya la idea de diversos autores (Smuts, 1987; Symington, 1987; Chapman, 1990) de que las diferencias individuales en el comportamiento de los primates involucran muchas variables, que incluyen: edad, parentesco, estatus y como sucede en este caso, el sexo y la disponibilidad de recursos.

En cuanto al tiempo de afiliación, los resultados de la correlación entre duración de las conductas afiliativas y la disponibilidad de alimento muestran diferencias por sexo dependiendo de la especie de árbol.

En las hembras se observó una correlación inversa entre la disponibilidad de alimento y la duración del comportamiento afiliativo para la especie *Virola korschii*, esto significa que a mayor disponibilidad de frutos el tiempo de afiliación fue menor y a menor disponibilidad de frutos la duración de las afiliaciones aumentó. Si comparamos este patrón de comportamiento con los resultados obtenidos para esta especie en cuanto a frecuencia de afiliación, los resultados muestran que al tener mas alimento disponible las conductas afiliativas de las hembras aumentan pero el tiempo que invierten en afiliar es menor, en cambio cuando el alimento disminuye las afiliaciones son menos frecuentes pero duran más tiempo. Se observó que *Virola korschii* es muy consumida por las hembras sobre todo cuando están preñadas o con infantes es muy probable que ésta especie sea un recurso importante por sus propiedades nutritivas durante la gestación y crianza. Así, al haber más cantidad de frutos disponibles las hembras afilian con más frecuencia para mantener la cohesión del grupo pero invierten menos tiempo en la afiliación porque dan prioridad al consumo de este preciado recurso.

Debido a la importancia del recurso cuando se reduce la disponibilidad de alimento, se reduce la frecuencia de afiliación pero aumenta el tiempo empleado en afiliarse, es posible que esto se deba al costo beneficio en relación al recurso (Chapman, 1990) es decir que cuando el alimento es escaso las hembras deben mostrar cierta tolerancia traducida en conductas afiliativas para lograr un mejor acceso al recurso.

En los machos se observó una tendencia a una correlación inversa en la mayoría de las especies que mostraron resultados significativos. Es decir a mayor disponibilidad de alimento hubo menor tiempo de afiliación y viceversa. En el caso de *Manilkara zapota* y *Brosimum alicastrum* se observó que a mayor disponibilidad de frutos aumentó la frecuencia de afiliación y se redujo el tiempo empleado en afiliarse, este patrón que es similar al observado en *Virola* podría estar indicando que cuando hay un recurso importante en la dieta de esta especie existe un costo beneficio que se refleja en la afiliación para acceder al recurso.

El único caso en el que se observó el mismo patrón de correlación tanto en la duración como en la frecuencia de afiliación en función de la disponibilidad de alimento para ambos sexos fue en la especie *Spondias radlkoferi*, siendo esta correlación positiva, es decir, que a mayor disponibilidad de frutos aumentaron la frecuencia y el tiempo de afiliación y al disminuir la cantidad de frutos disminuyeron ambas. Posiblemente esto se debió a que durante el periodo de estudio esta especie fue la que presentó mayor tiempo de fructificación y mayor disponibilidad de frutos. En este caso la alta disponibilidad del alimento no requiere la inversión de un costo beneficio en el tiempo de afiliación para acceder al recurso. Pero de cualquier manera, existe una influencia de la disponibilidad de alimento en la frecuencia y el tiempo de afiliación.

En términos generales los resultados de este estudio demuestran que hay una correlación

positiva entre la frecuencia del comportamiento afiliativo y la disponibilidad de alimento para ambos sexos. Sin embargo en el caso del tiempo de afiliación, no solo se obtuvieron correlaciones positivas sino también negativas. Además en algunos casos el tiempo no fue significativo sobre todo en las hembras.

Si consideramos que cuando se reduce la disponibilidad del recurso disminuye la frecuencia de afiliación y aumenta la tensión del grupo esto favorece la fisión en subgrupos pequeños donde permanecen sólo aquellos que tienen alguna relación de parentesco o amistad para asegurar un mayor acceso al recurso (Ahumada,1989; Cords,1997), esto podría explicar el porque aumenta el tiempo de afiliación, por ejemplo, en los machos durante el periodo de estudio, se observaron preferencias intrasexuales así como individuales de afiliación, es decir, un macho no mostraba asociaciones al azar con otro macho sino preferencias específicas. Lo anterior sugiere que la competencia por el alimento no es el único factor que afecta la duración de las interacciones afiliativas emitidas por machos y hembras. Otros factores como parentesco, sexo, edad, calidad de los frutos y afinidad particular entre los individuos también pueden estar afectando el tiempo que los individuos emplean en las interacciones sociales afiliativas.

Finalmente, podemos decir que las diferencias obtenidas en la emisión de conductas afiliativas tanto de los machos como de las hembras parecen reflejar los relativos costos de la competencia y los beneficios de la cooperación para ambos sexos, sobre todo con relación al tiempo de afiliación. Para machos y hembras el control de los beneficios que no pueden ser obtenidos a la fuerza como es el caso de los lazos afiliativos, representa una fuente de ventaja para el emisor en las interacciones con otros individuos (Cords, 1997). Esta idea se ve apoyada por los resultados obtenidos, ya que particularmente las hembras variaron la frecuencia y duración de sus conductas afiliativas en relación al costo beneficio

de obtener el alimento disponible.

CAPITULO 4

ANÁLISIS DE LAS CONDUCTAS DE AFILIACIÓN EMITIDAS DURANTE LOS PERIODOS DE ALIMENTACIÓN.

INTRODUCCIÓN

La cohesión de un grupo social de primates se establece y se mantiene a través de interacciones sociales afiliativas entre los individuos (Colmenares, 2002). De ahí que la descripción y el análisis de las conductas involucradas en la afiliación, resulte de gran importancia para predecir y comprender el comportamiento social.

Las conductas afiliativas se pueden agrupar en activas y pasivas. En la afiliación activa, el emisor realiza algún acto sobre el cuerpo del receptor (p. ej. aseo social), y en la pasiva el emisor se limita a quedar cuerpo con cuerpo con el receptor (p. ej. contacto) o en proximidad (p. ej. juntos), sin intercambio de actos y donde cada sujeto puede además realizar alguna actividad distinta (p. ej. alimentarse).

A diferencia de la mayoría de las especies de primates con grupos sociales cohesivos, en los monos araña que, como ya se ha mencionado, viven en un sistema social de fisión-fusión, la incidencia de comportamientos afiliativos no es tan frecuente. Esta diferencia ha llevado a distintos autores a interesarse en el estudio del comportamiento afiliativo de esta especie tanto en vida libre como en cautiverio.

Algunas de las conductas afiliativas más importantes que se han observado en el comportamiento del mono araña, tanto en libertad como en cautiverio, son: contacto corporal, aseo, abrazo, juntos y olfateo pectoral, entre otras, y se ha reportado que las que implican contacto son mucho más frecuentes en los machos que en las hembras (Fedigan y Baxter 1984).

El aseo social es una de las conductas afiliativas más estudiadas ya que juega un papel importante en la vida social de los primates (Boccia, 1982, Dunbar, 1991). Se han propuesto distintas funciones de esta conducta en el comportamiento social además de su función higiénica original; entre sus principales funciones sirve para mantener la cohesión grupal, desarrollar y mantener vínculos sociales, reducir tensiones, restaurar relaciones después de un conflicto, formar coaliciones, amistades y alianzas, (Dunbar, 1991; Cords, 1997 y Mondragón, 2003). Recientemente también se ha propuesto que el aseo se puede intercambiar por comodidades tales como la tolerancia en contextos de competencia (Henzi *et al.*, 1999; Barret *et al.*, 1999).

Los estudios sobre aseo social en mono araña en libertad muestran que es un comportamiento de corta duración, poco frecuente y que se emite principalmente durante los periodos de descanso (Ahumada, 1992b). Además se ha observado que en condiciones naturales, esta conducta es mucho menos frecuente que en condiciones de cautiverio (van Roosmalen, M. y Klein, L. 1988) y puede servir para estrechar lazos entre los individuos o las clases de edades y sexos (Ahumada, 1992b).

Los primeros estudios sobre el comportamiento del mono araña en libertad (*Ateles geoffroyi*), realizados por Carpenter (1935), reportaron escasos episodios de aseo social que se observaron principalmente entre hembras y su descendencia. Klein y Klein (1977) estimaron en *Ateles belzebuth* en libertad que menos del 1% del tiempo del día fue empleado por los individuos adultos aseando a sus con-específicos. Ahumada (1992b) observó en *Ateles geoffroyi* que el aseo social era una conducta poco frecuente en vida libre con un 2.5% de su actividad diaria. En cambio en los monos araña cautivos se han reportado episodios de aseo del 5% del tiempo del día (Eisenberg, 1976; Rodinelli y Klein, 1976).

El contacto corporal entre los primates se ha considerado como un indicador de vínculos sociales entre los individuos ya que no se distribuye en forma azarosa entre los miembros de un grupo (Macias, 1993). Esta es una de las conducta afiliativa que se observan con mayor frecuencia en los monos araña. Fedigan y Baxter (1984) reportaron que las conductas de contacto en el mono araña tienen la función de incrementar o mantener los lazos sociales entre los individuos.

La conducta juntos en los monos araña parece ser una manera efectiva de reducir la tensión inter-animal sobre todo entre individuos adultos del mismo sexo (Rodineli y Klein, 1976), y podría aumentar la tolerancia en situaciones de competencia. Incluso se ha sugerido que su función puede ser a largo plazo en primates (Aureli *et al.*, 1989).

El abrazo tiene la función de mantener la cohesión social del grupo (Ahumada, 1989), es un mecanismo de reforzamiento de los lazos y se presenta en todos los cébidos (Eisenberg, J. 1976).

Se ha propuesto que el olfateo pectoral es una especie de saludo o mutuo reconocimiento entre dos animales del mismo grupo y que aparentemente ocurre cuando los individuos en cuestión se reencuentran después de un periodo de separación (van Roosmalen, 1988; Ahumada, 1989). Se ha sugerido que tienen la función de reducir el antagonismo interindividual en situaciones que producen tensión (Klein y Klein 1971).

Considerando que después de un olfateo pectoral o de un abrazo es muy raro que ocurra una agresión, es muy probable que estas conductas ocurran cuando aumenta la posibilidad de una interacción agresiva; parece ser que una de sus funciones más importantes es reducir la tensión entre los individuos.

De acuerdo a lo anterior se esperaría que a través del análisis de las conductas afiliativas de una especie se puedan determinar sus funciones estratégicas de acuerdo a los costos y beneficios para los miembros del grupo en situaciones de competencia por el alimento.

El objetivo de este capítulo es analizar las conductas afiliativas más significativas del mono araña en este estudio con el fin de determinar su importancia, función estratégica e implicaciones en las distintas especies consideradas durante los periodos de alimentación.

MÉTODOS

Los sujetos conductas y procedimiento fueron los mismos que se utilizaron en el capítulo anterior. De los registros focales obtenidos durante los periodos de alimentación se obtuvieron las frecuencias de las distintas conductas afiliativas en cada una de las especies de árbol estudiadas.

Para este capítulo se consideraron solo las cinco conductas afiliativas que se emitieron con mayor frecuencia (contacto, aseo, juntos, abrazo y olfateo pectoral).

Se aplicó la prueba de X^2 para dictaminar las diferencias significativas entre las distintas conductas afiliativas consideradas y para comparar y analizar la emisión de estas conductas en las distintas especies de plantas estudiadas.

RESULTADOS

Porcentaje de frecuencias totales de las distintas conductas afiliativas .

Se obtuvieron los porcentajes de frecuencias totales de las cinco conductas más emitidas. Los resultados mostraron diferencias significativas entre las distintas conductas ($X^2 = 350.67$, $p < 0.0001$). De acuerdo a estos resultados las tres conductas más significativas fueron: juntos, contacto y aseo. La conducta juntos fue la que obtuvo la mayor frecuencia

(55.15%) seguida del contacto (31.12%), aseo (8.06%), olfateo pectoral (3.06%) y abrazo (2.61%) (Tabla 6).

Tabla 6. Porcentaje de frecuencias totales de las conductas afiliativas más frecuentes.

Conducta	Aseo	Contacto	Abrazo	Juntos	Olfateo Pectoral
% de frecuencia	8.06	31.12	2.61	55.15	3.06

Frecuencia de afiliación en las distintas especies de árbol.

Se obtuvo el porcentaje de frecuencias totales de afiliación para cada una de las especies de árbol consumidas (Tabla 7). Los resultados mostraron diferencias significativas entre las distintas especies ($X^2 = 257.53$, $p < 0.0001$). Siendo *Virola koschnyi* la que presentó mayor frecuencia de afiliación (26.94%). Seguida por *M. zapota* (21.34%). La especie *Ficus lapatifolia* fue la que presentó menor porcentaje de afiliación (6.72%).

Tabla. 7 . Porcentaje de frecuencias totales de afiliación en las distintas especies de árbol.

Especies	<i>M. zapota</i>	<i>V. koschnyi</i>	<i>S. radlkoferi</i>	<i>F. Lapatifolia</i>	<i>B. alicastrum</i>	<i>A. hottlei</i>
% de afiliación	21.34	26.94	19.55	6.42	17.91	7.84

Al analizar las frecuencias de las distintas conductas afiliativas emitidas en cada especie, los resultados mostraron que para las cinco especies de árbol que resultaron significativas en los capítulos anteriores, la conducta de estar juntos fue la que obtuvo el porcentaje más alto en todas las especies. La segunda conducta que se presentó con mayor frecuencia en las cinco especies fue el contacto. En el caso del aseo, éste fue la tercera conducta más

frecuente para cuatro de las cinco especies (*M. zapota*, *Virola koschnyi*, *S. radlkoferi*, *A. hottlei*) (Figura 6). En *Brosimum alicastrum* no fue el aseo sino el abrazo la tercera conducta más frecuente. Por otra parte el abrazo fue la conducta menos frecuente en *M. zapota*, *V. koschnyi* y *S. radlkoferi* (Figura 6). En *A. hottlei* el comportamiento afiliativo menos frecuente fue el olfateo pectoral.

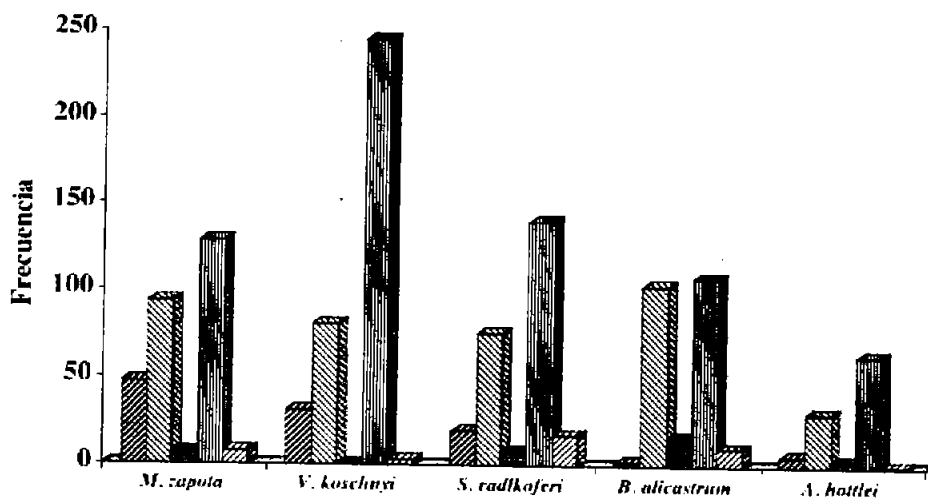







Figura 6. Comparación de la frecuencia de las distintas conductas emitidas en cada especie.  Aseo,  contacto,  abrazo,  juntos,  olfateo pectoral.

Análisis de las tres conductas afiliativas más frecuentes.

Considerando que el olfateo pectoral y el abrazo presentaron un porcentaje muy bajo del total de frecuencias de las cinco conductas afiliativas seleccionadas, se analizó el patrón de emisión de las tres conductas más importantes por su frecuencia en las cinco especies de árbol consideradas.

Al comparar la frecuencia de emisión de aseo social en las distintas especies de árbol, los resultados mostraron diferencias significativas ($X^2 = 66.42$, $p < 0.001$). El aseo fue más frecuente en orden descendente en *M. zapota* (44.4%), en *Virola* (29.6%) y en *Spondia* (18.5%). La especie que presentó la frecuencia mas baja fue *Brosimum alicastrum* (1.85%)

Fig 7A.

La conducta afiliativa de contacto también presentó diferencias significativas ($X^2 = 40.81$, $p < 0.001$). Su mayor frecuencia fue en *Brosimum alicastrum* (26.94%) seguida por *M. zapota* (24.35%), *V. koschnyi* (20.99%), *S. radlkoferi* (19.69%) y la más baja fue en *A. hottlei* 8.03%. (Fig 7B).

Los resultados mostraron diferencias significativas entre las distintas especies de árbol para la conducta juntos ($X^2 = 130.05$, $p < 0.0001$). Esta conducta se presentó con mayor frecuencia en *Virola* 33.5% con un porcentaje significativamente mayor que en las otras especies de árbol. *M. zapota*, *S. radlkoferi* y *B. alicastrum* presentaron porcentajes que fluctuaron entre 14 y 18%. La especie que mostró menor porcentaje de contactos fue *A. hottlei* (9.33%).

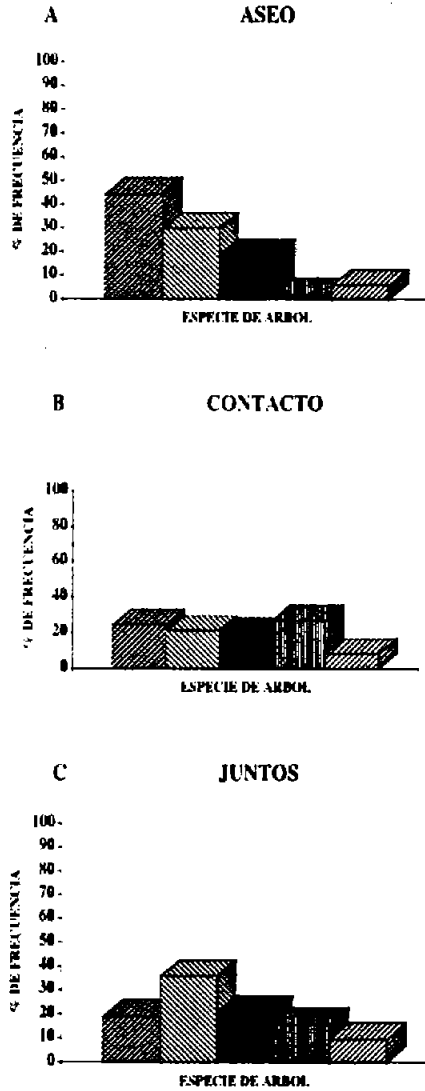


Figura 7. Porcentaje de frecuencia de las tres conductas afiliativas más importantes. A) aseo, B) contacto, C) abrazo.

▨ *M. zapota*, ▩ *V. koschnyi*, ■ *S. radlkoferi*, ▧ *B. alicastrum*, ▤ *A. hottlei*

DISCUSIÓN

Los resultados del presente capítulo apoyan la idea de que la emisión de las distintas conductas afiliativas en los monos araña no se distribuyen al azar y que las variaciones que se dan entre las distintas especies de árbol consumidas es posible que se deban a diversos factores tanto ecológicos como sociobiológicos.

De las siete conductas afiliativas analizadas en este estudio, tres de ellas fueron las más importantes por su frecuencia durante los periodos de alimentación, esto podría implicar la importancia del comportamiento social en situaciones de competencia intra-grupo como es el caso de los periodos de alimentación (Symington, 1988a). Estas tres conductas en periodos de competencia podrían funcionar como indicadores de las implicaciones de los costos y beneficios de las interacciones entre los individuos durante los periodos de alimentación.

Los resultados apoyan la teoría sobre la importancia de la función de las conductas afiliativas para mantener la cohesión del grupo (Colmenares, 2002) y reducir la tensión de la competencia por el alimento entre los individuos, favoreciendo la cooperación en la búsqueda del alimento y la protección contra los depredadores (Cords, 1997). Además la emisión de afiliaciones como el aseo social durante los periodos de alimentación podría permitirles establecer vínculos o relaciones particulares que incluso a largo plazo pueden favorecer el acceso a los parches de alimento.

Se sabe que el aseo social es una de las conductas más importantes en el comportamiento social de los primates en general (Dunbar, 1991). Sin embargo en la estructura social de fisión-fusión que presenta el mono araña tiene una frecuencia baja (van Roosmalen, M y Klein, 1988, Ahumada, 1992) y el hecho de que esta conducta se presente en los periodos

de alimentación, aun siendo baja en el contexto de los patrones de actividad diaria para esta especie, refleja que su emisión tiene una función importante, es decir, que puede proporcionar ventajas entre los individuos que fortalecen las coaliciones entre los mismos y permiten acceder a las fuentes de alimento. Esta conducta mostró una frecuencia más alta de emisión en las especies de árbol con mayor disponibilidad y que probablemente son muy apreciadas por su valor nutritivo, energético y por su palatabilidad. Es posible que estas tres especies sean de mayor importancia para las hembras ya que durante los periodos de registro se observó que el mayor porcentaje de conductas de aseo fue emitido por hembras. Esto sugiere que las conductas afiliativas emitidas por hembras les permiten disminuir los efectos negativos de la competencia ecológica sobre su éxito reproductivo.

Las conductas juntos y contacto fueron las que presentaron las frecuencias más altas en relación con las otras conductas de afiliación en las cuatro especies de árbol. Su mayor frecuencia de emisión se puede explicar en parte porque al ser conductas afiliativas pasivas permiten fortalecer las relaciones y porque al mismo tiempo permiten acceder al alimento con un bajo costo energético.

La conducta juntos presentó el porcentaje de frecuencias más alto en todas las especies y mostró la mayor variación entre las distintas especies de árbol, particularmente en la especie *V. koschnyi*, que presentó el porcentaje significativamente más alto de esta conducta.

Este comportamiento en *Virola* refuerza los resultados del capítulo anterior sobre la importancia de esta especie en la dieta de las hembras lactantes o preñadas ya que las hembras mostraron un alto porcentaje de frecuencia de emisión de esta conducta (73%) en relación con los machos (27%).

A pesar de que en los monos araña la afiliación es mayor en los machos que en las hembras

(Fedigan y Baxter, 1984), esta alta frecuencia de emisión podría implicar la importancia de esta conducta, sobre todo en esta especie de árbol, por sus beneficios para el éxito reproductivo de las hembras.

El contacto corporal fue la segunda conducta más emitida durante los periodos de alimentación, sin embargo, no presentó una variación tan marcada en el porcentaje de emisión en las cuatro especies más importantes.

El hecho de que las conductas juntos y contacto presentaran la mayor frecuencia durante los periodos de alimentación podría estar relacionado con un menor costo energético que les permite el acceso al alimento reduciendo la tensión por competencia intragrupo. Es decir, la emisión de estas conductas les puede proporcionar ventajas a corto y a largo plazo con un menor costo energético en la emisión de la conducta. Por otra parte, la variación de la frecuencia de emisión de estas conductas en cada una de las especies más importantes también podría estar modificada por los factores ecológicos particulares de cada especie de árbol, como son la disponibilidad espacial y temporal, su fenología, valor nutritivo y contenido energético, como fue el caso de *Brosimum alicastrum*, *Manilkara zapota*, *Virola koschnyi* y *Spondias radlkoferi*.

La variación en la frecuencia de emisión también pudo ser afectada por la influencia de factores sociobiológicos (parentesco, sexo y relaciones particulares), por ejemplo la conducta de aseo social fue emitida en un mayor porcentaje por las hembras en especies con un alto valor energético (*V. koschnyi*, *M. zapota* y *S. radlkoferi*). Si bien el aseo implica una mayor inversión energética que las otras conductas, los beneficios se reflejan en asegurar, sobre todo a las hembras, el acceso al recurso que les permita un mayor éxito reproductivo. El contacto podría ser una estrategia para fortalecer las relaciones especiales fomentando la cooperación en la búsqueda de alimento, la reducción de la tensión durante

los periodos de alimentación por competencia intraespecífica y la defensa de los parches por competencia interespecífica.

En términos de inversión durante los periodos de alimentación, la conducta que implica menor costo fue la que mayor frecuencia presento en todas las especies. Esta conducta "juntos", por ser pasiva, al mismo tiempo que refleja los beneficios de la afiliación sobre todo la tolerancia entre los individuos para disminuir la tensión por competencia, permite realizar otra actividad como el alimentarse.

Finalmente, los resultados sugieren que las frecuencias de las distintas conductas afiliativas son moduladas dependiendo del costo beneficio del uso de esa conducta para contrarrestar los efectos negativos de la competencia en los periodos de alimentación y que la variación en la frecuencia de las conductas entre las especies más preciadas, dependiendo del costo beneficio para los individuos, podría estar afectada por factores como disponibilidad de frutos en el árbol, disponibilidad espacio-temporal, sexo, parentesco, relaciones particulares, características fenológicas de cada especie, valor nutritivo, palatabilidad, entre otros.

5. CONCLUSIÓN

La disponibilidad de frutos presentes en un árbol sí tiene un efecto en la frecuencia y en el tiempo de emisión de las conductas afiliativas durante los periodos de alimentación en las especies estacionales consumidas.

La disponibilidad de alimento determina la intensidad de las interacciones competitivas entre los individuos, esto significa que a mayor disponibilidad de frutos la competencia por el alimento es menos intensa, con lo cual se reduce la tensión entre los individuos presentes en el árbol, favoreciendo el incremento en la frecuencia de las interacciones sociales afiliativas, mientras que a menor disponibilidad de frutos la competencia por el alimento es más intensa, aumentando la tensión entre los individuos, lo que conlleva a una menor frecuencia en la emisión de conductas afiliativas.

La tendencia del tiempo de afiliación en relación con la disponibilidad de frutos fue inversa a la frecuencia en la mayoría de las especies consideradas. Esto significa que cuando la disponibilidad de frutos disminuye, al aumentar la competencia por el alimento, la frecuencia de afiliación disminuye pero el tiempo de afiliación es mayor, esto sugiere que los monos araña utilizan el tiempo de afiliación como una estrategia de costo-beneficio que les permite establecer vínculos (a corto o a largo plazo) entre individuos específicos para acceder al alimento, considerando esta estrategia, es muy probable que en el tiempo de afiliación, además de la disponibilidad de frutos en el árbol, estén influyendo otros factores como el sexo, parentesco y/o relaciones particulares entre los individuos.

La emisión del comportamiento afiliativo de machos y hembras sí mostró variación en la frecuencia y en el tiempo de afiliación con relación a la disponibilidad de frutos. Esta

variación parece reflejar los relativos costos de la competencia y los beneficios de la cooperación para ambos sexos.

Existe una variación tanto en la frecuencia como en la duración de las conductas afiliativas emitidas por ambos sexos para las distintas especies de árbol consumidas. En esta variación además de la disponibilidad de frutos esta influyendo el valor (nutritivo, energético, palatabilidad y fenología) que tienen las distintas especies de planta para cada sexos.

Las hembras mostraron una correlación positiva más alta que los machos en la frecuencia de emisión de afiliaciones con respecto a la disponibilidad de frutos para ciertas especies potencialmente valiosas.

La correlación entre el tiempo de afiliación y la disponibilidad de alimento fue inversa en la mayoría de las especies es decir, a mayor disponibilidad de alimento el tiempo de afiliación disminuyó y a menor disponibilidad de alimento emplearon más tiempo en afiliar, este patrón fue más característico de los machos y muy probablemente este comportamiento esta relacionado con los beneficios a largo plazo de la interacción.

Las hembras solo mostraron esta correlación inversa en el tiempo de afiliación para la especie *Virola koschnyi* que podría considerarse, por sus valor nutritivo y energético, un recurso preciado para su éxito reproductivo.

Al considerar la función de las diferentes conductas emitidas, tres de ellas (juntos, contacto y aseo) fueron las más importantes en términos de costo-beneficio durante los periodos de alimentación. Los resultados sugieren que la emisión de estas conductas permite contrarrestar los efectos negativos de la competencia durante los periodos de alimentación e incluso les puede dar ventajas a largo plazo en el acceso a las especies de árbol más preciadas.

6. REFERENCIAS

- Ahumada, J.A. 1989. Behavior and social structure of free ranging spider monkeys (*Ateles belzebuth*) in la Macarena. *Field Studies of New World Monkeys. La Macarena Colombia* 2, 7-31.
- Ahumada, J.A. 1992a. Changes in Size and compositions in a group of spider monkeys at la Macarena. *Field Studies of New World Monkeys. La Macarena. Colombia* 4. 57-60.
- Ahumada, J. A. 1992b. Grooming behavior of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) on Barro Colorado Island, Panama. *International Journal of Primatology*, 33-49.
- Aureli, F., van Schaik, C.P. y van Hooff, J.A. 1989. Functional aspects of reconciliation among captive long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *American Journal of Primatology* 19. 39-51.
- Andersson, M. 1994. Sexual Selection. Princeton, Princeton University Press.
- Barret, L., Henzi, S.P., Weingrill, T., Lycett, J.E. y Hill, A.R. 1999. Market forces predict grooming reciprocity in female baboons. *Proceedings of the Royal Society of London B* 266, 665-670.
- Begon, M., Harper, J.L. y Townsend, C.R. 1988. *Ecología. individuos, poblaciones y comunidades*. Barcelona, Ediciones Omega.
- Boccia, M.L., Rockwood, B. y Novak, M.A. 1982. The influence of behavioral context and social characteristics on the physical aspects of social grooming in rhesus monkeys *International Journal of Primatology* 3, 91-107.
- Bramblett, C.A., Bramblett, S.S., Cohelo, A.M. y Quick, L.B. 1980. Party composition

- in spider monkeys of Tikal, Guatemala. A. comparison of stationary vs. moving observers. *Primates* 21, 123-127.
- Brown, J.L. 1964. The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bull.* 76, 160-69.
- Cant, J.G.H. 1978. Population survey of the spider monkey (*Ateles geoffroyi*) at Tikal Guatemala. *Primates* 19, 525-535.
- Cant, J.G.H. 1990. Feeding ecology of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) at Tikal, Guatemala. *Human Evolution* 5, 269-281.
- Carpenter, C.R. 1935. Behavior of red spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in Panama. *Journal of Mammalogy* 16, 171-180.
- Castellanos, H.G. y Chanin. P. 1996. Seasonal differences in food choice and patch preferences of long haired spider monkeys (*Ateles belzebuth*). En: *Adaptative Radiations of Neotropical Primates*. Norconk, M.A. et al. (eds.). New York, Plenum Press, pp. 451-466.
- Challenger, A. 1998. *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México*. México, D.F., Redacta S.A. de C.V.
- Chapman, C. 1987. Flexibility in diets of three species of Costa Rican primates. *Folia Primatológica* 49, 90-105.
- Chapman, C. 1988a. Patterns of foraging and range use by three species of neotropical primates. *Primates* 29, 177-194.
- Chapman, C. 1988b. Patch use and patch depletion by the spider and howling monkeys of Santa Rosa National Park, Costa Rica. *American Journal of Primatology* 99-115.

- Chapman, C. 1990a. Association patterns of spider monkeys: the influence of ecology and sex on social organization. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 26, 409-414.
- Chapman C. 1990b. Ecological constraints on group size in three species of neotropical primates. *Folia Primatologica* 55, 1-9.
- Chapman, C.A. y Lefebvre, L. 1990. Manipulating foraging group size: spider monkey food calls at fruiting trees. *Animal Behavior* 39, 891-896.
- Chapman C. y Chapman, L. 1991. The foraging itinerary of spider monkeys: when to eat leaves?. *Folia Primatologica* 56, 162-166.
- Chapman, C., White, F. y Wrangham, R. 1993. Defining subgroup size in fission-fusion societies. *Folia Primatologica* 61, 31-34.
- Cheney, D.L. 1987. Interactions and relationships between groups. En: *Primates Societies*. Smuts, B. et al. (eds.). Chicago, The University of Chicago Press, pp. 267-281.
- Cheney, D., Seyfarth, R., Smuts, B. y Wrangham, R. 1987. The study of primates societies. En: *Primates Societies*. Smuts, B. et al. (eds.). Chicago, The University of Chicago Press, pp. 1-8.
- Chivers, D.J. y Hladik, C.M. 1980. Morphology of the gastrointestinal tract in primates: comparisons with other mammals in relation to diet. *Journal of Morphology* 166, pp. 337-86.
- Clutton-Brock, T.H. 1977. Some aspects of intraspecific variation in feeding and ranging behavior in primates. En: *Primate Ecology: Studies of Feeding and Ranging Behavior in Lemurs, Monkeys and Apes*, Clutton-Brock, T.H. (ed.). London, Academic Press.

- Clutton-Brock, T.H. y Harvey P.H. 1977. Primate ecology and social organization. *Journal of Zoology*, 183, 1-39.
- Coelho, L. S., Coelho, A.M., Bramblett, C.A., Bramblett, S. y Quik, L.B. 1976b. Ecology, population characteristics, and sympatric association in primates: a socio-bioenergetic analysis of howler and spider monkeys in Tikal, Guatemala. *Yearbook of Physical Anthropology* 20, 96-134.
- Cohelo, A., Bramblett, C.A., Quik, L.B. y Bramblett, Sh. S. 1976a. Resource availability and population density in primates: a socio-bioenergetic analysis of the energy budgets of guatemalan howler and spider monkeys. *Primates* 17 (1), 63-80.
- Colmenares, F. 2002. Socioecología y relaciones sociales. En: *Primates: evolución, cultura y diversidad*. Martínez-Contreras, J. y Veá J.J. (eds.). México, CEFPSVLT, pp 271-331.
- Cords, M. 1997. Friendships, alliances, reciprocity and repair. En : *Machiavellian Intelligence II. Extensions and Evaluations*. Whiten,A y Byrne, R. (eds.). Cambridge, University Press, pp. 24-49.
- De Waal, F. 1986. Conflict resolution in monkeys and apes. En: *Primates. The Road of Self-sustaining Populations*. Benirschke, K. (ed.). New York, pp. 341-350.
- Dunbar, R.I.M. 1991. Functional significance of social grooming in primates. *Folia Primatológica* 57, 121-131.
- Eisenberg, J.F. 1976. Communication mechanisms and social integration in the black spider monkeys, *Ateles fusciceps robustus*, and related species. *Smithsonian Contribution to Zoology* 213, 1-108.

- Estrada, A. 1988. *Comportamiento animal, el caso de los primates*. Colección la ciencia desde México, Num. 65. México. Fondo de Cultura Económica. S.A. de C.V.
- Fedigan, L.M. 1992. *Primates Paradigms. Sex Roles and Social Bonds*. 2da. ed. Chicago, The University of Chicago Press.
- Fedigan, L.M. y Baxter, M.J. 1984. Sex differences and social organization in Free-ranging spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Primates* 25, 279-294.
- Fleagle, J.G. 1988. *Primates Adaptation and Evolution*. Academy Press Inc. London.
- Freese, C. 1976. Censusing *Alouatta palliata*, *Ateles geoffroyi* and *Cebus capuchinus* in the Costa Rican dry forest. En: *Neotropical Primates: Field Studies and Conservation*. Thorington, R.W. Jr. y P.G. Heltne, P.G. (eds.). Washington, D.C., National Academy of Sciences, pp. 4-9.
- Green, S. 1978. Feeding, spacing and movements as correlates of troop size in the lion tailed macaque. En: *Recent Advances in Primatology*. Vol. 1. Chivers, D.J. y Herbert, J.(eds.), London, Academic Press.
- Harcourt, A. H. 1978. Activity periods and patterns of social interactions: a neglected problem. *Behavior* 66, 121-135.
- Harcourt y Stewart, 1983. Interactions, relationships and social structure: the great apes. En: *Primate Social Relationships: An Integrated Approach*, Hinde, R.A. (ed.) Oxford: Blackwell.
- Hashimoto, Ch., Takeshi, F. y Tashiro, Y. 2001. What factors affect the size of chimpanzee parties in the Kalinzu Forest, Uganda? Examination of fruit abundance and number of estrous females. *International Journal of Primatology* 22, 947-959.

- Harding, R.S.O. 1981. An order of omnivores: nonhuman primates diets in the wild. En: *Omnivorous Primates: Gathering and Hunting. In Human Evolution*, Harding, R.S.O. y Teleki, G. (eds). New York, Columbia University Press.
- Henzi, P.S. 1999. The value of grooming to female primates. *Primates. Special Edition. Primates Socioecology* 40 (1), 47-59.
- Hinde, R.A. 1979. *Towards Understanding Relationships*. London, Academic Press.
- Hladik, C.M. 1981. Diet and the evolution of feeding strategies among forest primates. En: *Omnivorous Primates: Gathering and Hunting in Human Evolution*. Harding, R. y Teleki, G. (eds.). New York, Columbia University Press.
- Iwamoto, T. y Dumber, R. I. M. 1983. Thermoregulation, habitat quality and the behavioral ecology of gelada baboons. *Journal of Animal Ecology* 52, 357-366.
- Izawa, K., Kimura, K. y Nieto, A.S. 1979. Grouping of the wild spider monkey. *Primates* 20, 503-512.
- Klein, L.L. 1972. *The Ecology and Social Organization of the Spider Monkey, Ateles belzebuth*, Unpubl. Doctoral thesis. Berkeley, University of California.
- Klein, L.L. y Klein, D.J. 1971. Aspects of social behavior in a colony of spider monkeys, *Ateles geoffroyi*, at the San Francisco Zoo. *International Zoology Yearbook* 11, 175-181.
- Klein, L.L. y Klein, D.J. 1975. Social and ecological contrasts between four taxa of neotropical primates. En: *Socioecology and Psychology of Primates*, R.H. Tuttle (ed.). Mouton, The Hague, pp. 59-85.
- Klein, L.L. y Klein, L.L. 1977. Feeding behavior of the the colombian spider monkey,

Ateles belzebuth. En: *Primate Ecology: Studies of Feeding and Ranging Behavior in Lemurs, Monkeys and Apes*. T.H. Clutton-Brock (ed.). London. Academic Press, pp. 153-181.

Kummer, H. 1978. On the value of social relationships to non human primates: a heuristic scheme. *Social Science Information* 17, 687-705.

Lancaster, J.B. y Lee, R.B. 1965. The annual reproductive cycle in monkeys and apes. En: *Primates Behavior: Field Studies of Monkeys and Apes*, I De Vore. (ed.). New York, Holt, Rinehart and Winston.

Macias Ordoñez, R. 1993. El contacto como indicador de la estructura social. En: *Estudios primatológicos en México*. Vol. 1. Estrada, A., Rodríguez Luna, E., López Vilchis, R., Coates-Estrada, R. (eds.). Xalapa, Veracruz. Universidad Veracruzana, pp. 255-266.

Milton, K. 1980. *The Foraging Strategy of Howler Monkeys*. New York, Columbia University Press.

Milton, K., 1981. Food choice and digestive strategies of two sympatric primate species. *The American Naturalist* 117 (4), 496-503.

Milton, K. 1992. Foraging behavior and the evolution of primate intelligence. En: *Maquiavellian Intelligence: Social Expertise and the Evolution of Intellect in Monkeys, Apes and Humans*. Byrne, R.W. y Whiten, A. (eds.). Oxford, Clarendon Press, pp. 285-305.

Milton, C. 1993. Dieta y evolución en primates. *Investigación y Ciencia*. Octubre, 56-63.

Milton, K. y May, L.M. 1976. Body weight, diet and home range area in primates. *Nature* 259, 459-462.

- Mitchell, G.D. 1979. *Behavioral Sex Differences in Non-human Primates*. Van Nostrand Reinhold, New York.
- Mittermeier, R.A. y van Roosmalen, M.G. 1981. Preliminary observations on habitat utilization and diet in eight Surinam monkeys. *Folia primatológica* 36, 1-39.
- Mondragón Ceballos, R. 2002. *Interferencias a las conductas generosas en macacos cola de muñón (Macaca arctoides): el dilema del prisionero y los atributos sociobiológicos compartidos entre los actores*. Tesis de doctorado. Instituto de Neurobiología, UNAM. Queretaro, México.
- Oates, J.F. 1987. Food distribution and foraging behavior. En: *Primates Societies*. Smuts, B. et al. (eds.). Chicago, The University of Chicago Press, pp. 197-209.
- Muskin, A. y Fischgrund, A.J. 1981 Seed Dispersal of *Stemmadenia* (Apocynaceae) and sexually dimorphic feeding strategies by *Ateles* in Tikal, Guatemala. *Biotropica*, Suppl. Reproductive Botany 13, 78-80.
- Peres, C.A. 1994. Diet and feeding ecology of gray woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha cana*) in Central Amazonia: comparisons with other Atelines. *International Journal of Primatology* 15 (3), 333-372.
- Raleigh, M.J; Flannery, J.W. y Ervin, F.R. 1979. Sex. Differences in behavior among juvenile vervet monkeys (*Cercopithecus aetiops*). *Behav. Neur. Biol.* 26, 445-465.
- Richard, A. 1978. *Behavioral Variation: Case Study of Malagasy Lemur*. Lewisburg, Pa., Bucknell University Press.
- Ripley, S. 1970. Leaves and leaf-monkeys: The social organization of foraging in gray

- langurs. *Presbytis entellus thersites*. En: *Old World Monkeys: Evolution, Systematics and Behavior*, Napier, J.R. y Napier, P.H. (eds.). New York, Academic Press.
- Rodinelli, R. y Klein, L.L. 1976. An analysis of adult social spacing tendencies and related social interactions in a colony of spider monkeys, *Ateles geoffroyi*, in the San Francisco Zoo. *Folia Primatologica* 25, 122-142.
- Robinson, J.G. 1981. Spatial structure in foraging groups of wedge capped capuchin monkeys *Cebus nigrivittatus*. *Animal Behavior* 29, 1036-1056.
- Robinson, J. y Janson, C. H. 1987. Capuchins, squirrel monkeys, and atelines: socioecological convergence with Old World primates. En: *Primate Societies*. Smuts, B. et al. (eds.). Chicago, The University of Chicago Press, pp. 69-82.
- Santillán Doherty, A., Díaz, J.L. y Mondragón Ceballos, R. 1991. Synergistic effects of kinship, sex and rank in the behavioural interactions of captive stump-tailed macaques. *Folia primatologica* 56, 177-189.
- Silva López, G., García Orduña, F., y Rodríguez-Luna, 1988. The status of *Ateles geoffroyi* and *Alouatta palliata* in disturbed forest areas of sierra de Santa Marta, México. *Primate Conservation* 9, 53-61.
- Strier, K. B. 1999. Why is female kin bonding so rare? En: *Comparative Primate Socioecology*. P.C. Lee (ed). Cambridge, Cambridge University Press, pp 300-319.
- Struhsaker, T.T. 1980. Observations on two rare and endangered populations of red colobus monkeys in East Africa: *Colobus badius gordonorum* and *Colobus badius kirkii*. *Afr. J Ecol.* 18, 191-216.

- Strum, S.C., 1981. Processes and products of change: Baboon predatory behavior at Gilgil, Kenya. En: *Omnivorous Primates: Gathering and Hunting in Human Evolution*. Harding, R. S. O. y Teleki, G. (eds.). New, York, Columbia University press.
- Shimooka, Y. 2003. Seasonal variation in association patterns of wild spider monkeys (*Ateles belzebuth belzebuth*) at La Macarena, Colombia. *Primates* 44, 83-90.
- Silk, J.B. 1987. Social behavior in an evolutionary perspective. En: *Primate Societies*. Smuts, B. et al. (eds.). Chicago and London. The University of Chicago Press, pp. 318-329.
- Silk, J.B. 1994. Social relationships of male bonnet macaques: male bonding in a matrilineal society. *Behavior* 130, 271-292.
- Smoot McDaniel, P., Janzow, F., Porton, I. y Asa, CH. S. 1993. The reproductive and social dynamics of captive *Ateles geoffroyi* (black-handed spider monkeys). *American Zoology* 33, 173-179.
- Smuts, 1987. Gender, aggression and influence. En: *Primate Societies*. Smuts, B. et al. (eds.). Chicago. The University of Chicago Press, pp. 400-412.
- Symington, M. M. 1987. Spider monkeys social relationships: competition and cooperation in males and females. En: *Ecological and Social Correlates of Party Size in the Black Spider Monkey, Ateles paniscus chamek*, Ph. D. thesis, Princeton University.
- Symington, M.M. 1988a. Food competition and foraging party size in the black spider monkey (*Ateles paniscus chameck*). *Behavior* 105, 117-134.
- Symington, M. 1988b. Demography, ranging patterns, and activity budgets of black

spider monkeys (*Ateles paniscus chamek*) in the Manu National Park, Peru.
American Journal of Primatology 15, 45-67.

Symington, M. 1986. Ecological determinants of fission-fusion sociality in *Ateles* and *Pan*. En: *Primate Ecology and Conservation*. J.G. Else y P.C. Lee (eds.). Cambridge. Cambridge University Press, pp. 181-190.

Symington, M.M. 1990. Fission-fusion social organization in *Ateles* and *Pan*.
International Journal of Primatology 11, 47-61.

Toledo-Cárdenas, M.R. 1993. *Locomoción, posturas y patrón diario de actividades del mono araña mexicano (Ateles geoffroyi vellerosus Kellog y Goldman, 1944) en tres situaciones ambientales*. Tesis, Facultad de Biología, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz.

Teleki, G. 1973. *The Predatory Behavior of Chimpanzees*. Lewisburg, Pa. Bucknell University Press.

Van Hoof, J.A.R.A. y Van Schaik, C.P. 1994. Male bonds: affiliative relationships among non-human primates males. *Behavior* 130, 309-337.

Van Schaik, C.P. 1983. Why are diurnal primates living in groups. *Behaviour* 87, 120-44.

Walter, J. y Seyfarth, R. 1987. Conflict and cooperation. En: *Primates Societies*. Smuts, B. et al. (eds.). Chicago. The University of Chicago Press, pp. 306-317.

Wrangham, R.W. 1977. Feeding behavior of chimpanzees in Gombe National Park, Tanzania. In *Primate Ecology*. Clutton-Brock (ed.). New York Academic Press.

Wrangham, R.W. 1980. An ecological model of female bonded primate groups.

Behavior 75, 262-300.

Wrangham, R. W. 1981. Drinking competition in vervet monkeys. *Animal Behavior* 29, 904-910.

Wrangham, R W. 1987. Evolution of social structure. En: *Primates Societies*. Smuts, B. *et al.* (eds.). Chicago. The University of Chicago Press, pp. 282-296.

Van Roosmalen y Klein, 1988. The spider monkey genus *Ateles*. En: *Ecology and Behavior of Neotropical Primates*. Mittermeier, R.A. *et al.*(eds.). Washington D.C. World Wildlife Fund, pp. 455-537.