



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

FACULTAD DE MEDICINA  
ECOLOGÍA

**RELACIONES DE PARENTESCO E INTERACCIONES SOCIALES DE INDIVIDUOS  
JÓVENES EN GRUPOS DE MONOS AULLADORES (*Alouatta palliata*) EN HÁBITAT  
CONTINUO Y FRAGMENTADO EN LOS TUXTLAS, VERACRUZ, MÉXICO**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**DOCTORA EN CIENCIAS**

PRESENTA:

**JASSO DEL TORO CRISTINA**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:**

**DR. RICARDO MONDRAGÓN CEBALLOS**  
INSTITUTO NACIONAL DE PSIQUIATRÍA "RAMÓN DE LA FUENTE  
MUÑIZ"

**COMITÉ TUTOR:**

**DR. JESÚS ALEJANDRO ESTRADA MEDINA**  
INSTITUTO DE BIOLÓGÍA, UNAM

**DR. FERNANDO ALFREDO CERVANTES REZA**  
INSTITUTO DE BIOLÓGÍA, UNAM

**MÉXICO, CD. MX., DICIEMBRE, 2016**



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.



Lic. Ivonne Ramírez Wence  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Me permito informar a usted que el Subcomité de Biología Experimental y Biomedicina del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria del día 23 de mayo de 2016, aprobó el jurado para la presentación del examen para obtener el grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** de la alumna **JASSO DEL TORO CRISTINA** con número de cuenta **505017129**, con la tesis titulada **"RELACIONES DE PARENTESCO E INTERACCIONES SOCIALES DE INDIVIDUOS JÓVENES EN GRUPOS DE MONOS AULLADORES (*Alouatta palliata*) EN HÁBITAT CONTINUO Y FRAGMENTADO EN LOS TUXTLAS, VERACRUZ, MÉXICO"**, realizada bajo la dirección del **DR. RICARDO MONDRAGÓN CEBALLOS**:

Presidente: DR. JORGE ORTEGA REYES  
Vocal: DRA. MARÍA GUADALUPE MÉNDEZ CÁRDENAS  
Secretario: DR. FERNANDO ALFREDO CERVANTES REZA  
Suplente: DRA. COLLEEN M. SCHAFFNER  
Suplente: DR. JESÚS ALEJANDRO ESTRADA MEDINA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE  
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"  
Cd. Universitaria, Cd, Mx., a 03 de noviembre de 2016

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA  
COORDINADORA DEL PROGRAMA



## **AGRADECIMIENTOS**

*Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) por todo el apoyo brindado a lo largo del programa doctoral.*

*Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada (número de becario:165059) para realizar mis estudios de doctorado.*

*A The Animal Behavior Society, Sigma Xi, The American Society of Mammalogists - Latin American Student Field Research Award y al Instituto Nacional de Psiquiatría «Ramón de la Fuente Muñiz» por el financiamiento otorgado para el desarrollo del proyecto de esta tesis.*

*A mi asesor de tesis, Dr. Ricardo Mondragón Ceballos por apoyarme en todo momento durante el programa doctoral.*

*A los miembros del comité tutorial, Dr. Jesús Alejandro Estrada Medina y Dr. Fernando Alfredo Cervantes Reza por apoyarme en todo momento, y guiarme con sus conocimientos y experiencias durante mi formación. ¡Gracias por todo!*

## **AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL**

*Al Dr. **Ricardo Mondragón Ceballos** por la confianza, orientación y sugerencias brindadas durante el desarrollo de este proyecto de investigación.*

*A la M. en C. **Laura Márquez Valdelamar** por su apoyo total en todo momento para llevar a cabo los análisis moleculares de mi proyecto de investigación.*

*A los miembros del jurado, Dr. **Jorge Ortega Reyes**, Dra. **Colleen M. Schaffner** y Dra. **María Guadalupe Méndez Cárdenas**, por sus valiosos comentarios que permitieron mejorar y enriquecer la tesis.*

*A la M. en Psicobiología **Lilian Mayagoitia Novales** por apoyarme y alentarme siempre en la realización de este proyecto.*

*A la Dra. **Liliana Cortés Ortiz** por sus valiosas observaciones realizadas a los capítulos de genética de esta tesis.*

*A la Dra. **Cora Varas-Nelson** y A.F. **Celta Alejandra Gómez Trejo** por el tiempo dedicado a instruirme en las técnicas de genética molecular.*

*A la Dra. **Raquel Muñiz Salazar** por revisar las secciones de genética de esta tesis y orientarme con los análisis genéticos.*

*A la Biol. **Rosamond Coates** por el apoyo logístico durante mi estancia en la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”.*

*A **Santos Landa** por su gran ayuda como guía y asistente de campo durante la colecta de datos de este proyecto.*

*A **Genaro Gutiérrez** por sus consejos, comprensión y por estar siempre a mi lado durante todas las etapas que formaron parte del desarrollo de esta tesis doctoral.*

*A la **Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”** del Instituto de Biología de la UNAM por todas las facilidades brindadas durante el trabajo de campo del proyecto de doctorado.*

*Al laboratorio de **Secuenciación Genómica de la Biodiversidad y de la Salud** del Instituto de Biología de la UNAM, por facilitar las instalaciones y reactivos para el procesamiento de las muestras fecales del mono aullador.*

## DEDICATORIA

*A la memoria de mi padre Rubén Jasso*

*Quien forjó los cimientos para la  
construcción de mi vida profesional.*

*A mi Madre Olivia del Toro*

*Por su apoyo incondicional y por enseñarme que con  
paciencia, perseverancia y trabajo se pueden  
alcanzar todas las metas propuestas.  
Madre, este logro también es tuyo.*

*A mis hermanos Ramona, Manuel y Alejandrina*

*Por estar conmigo y apoyarme siempre.*

*A mis sobrinos*

*Que el largo camino que he recorrido los motive  
a no renunciar a la búsqueda de sus sueños.*

*A Genaro Gutiérrez*

*Por creer siempre en mí, por su cariño, y por todo el apoyo  
incondicional para realizarme profesionalmente.*

## ÍNDICE

RESUMEN .....	1
ABSTRACT.....	3
INTRODUCCIÓN.....	5
ESTRUCTURA DE LA TESIS.....	12
CAPÍTULO I.....	20
<b>Potential food availability influences social interactions of infant and juvenile howler monkeys (<i>Alouatta palliata mexicana</i>) in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve in Veracruz, Mexico.</b>	
Abstract .....	21
Introduction.....	22
Methods .....	24
Results .....	30
Discussion .....	33
Acknowledgements. ....	36
References .....	37
CAPÍTULO II .....	45
<b>Diversidad genética en grupos de monos aulladores de manto(<i>Alouatta palliata mexicana</i>) en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas (Veracruz, México)</b>	
Resumen.....	46
Abstract .....	47
Introducción .....	49
Materiales y métodos .....	53
Resultados .....	60
Discusión.....	64
Conclusiones.....	67
Agradecimientos.....	68
Referencias .....	69

<b>CAPITULO III</b> .....	77
<b>Efecto del parentesco y disponibilidad de alimento en las asociaciones afiliativas y agonísticas de los jóvenes aulladores (<i>Alouatta palliata</i>) en Los Tuxtlas (Veracruz, México).</b>	
Resumen.....	78
Introducción .....	79
Métodos.....	82
Resultados .....	88
Discusión.....	98
Agradecimientos .....	106
Referencias .....	106
<b>DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN GENERAL</b> .....	116
<b>RECOMENDACIONES PARA FUTUROS ESTUDIOS</b> .....	122
Literatura citada.....	124



## RESUMEN

La pérdida y fragmentación de la selva tiene un impacto importante en el hábitat de diferentes especies de primates, debido a que modifican las condiciones micro y macro climáticas, alteran la distribución y composición de la vegetación, y reducen la cantidad y calidad del alimento disponible. Ante esta situación, los primates no humanos se ven obligados a realizar ajustes en sus patrones conductuales, con el objetivo de adaptarse a las nuevas condiciones ambientales y ecológicas de su hábitat. El mono aullador de manto (*Alouatta palliata*) ha estado expuesto a una extensa deforestación y fragmentación de su hábitat. Existen diversos estudios que han analizado la influencia de las modificaciones en el hábitat sobre aspectos biológicos, ecológicos y conductuales del mono aullador, principalmente en la etapa adulta. Sin embargo, existe escasa información sobre el impacto de los cambios bióticos y abióticos del hábitat en las interacciones sociales de infantes y juveniles. Además, se desconoce el efecto de la disponibilidad de alimento en las interacciones sociales de infantes y juveniles con parientes y/o no parientes.

Los objetivos de este trabajo fueron: a) evaluar el efecto de la disponibilidad de alimento sobre las interacciones sociales de los individuos jóvenes aulladores (*A. palliata*); b) estimar la diversidad genética de los grupos de monos aulladores en hábitat continuo y fragmentos de selva; y c) evaluar el efecto de la interacción del parentesco y de la disponibilidad de alimento en el establecimiento de las asociaciones afiliativas y agonísticas de los individuos jóvenes. Durante un periodo de 15 meses se observaron a infantes y juveniles pertenecientes a dos grupos en un hábitat continuo (640 ha) y a tres grupos en fragmentos de selva (4, 42 y 93 ha) en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, en Veracruz. Se utilizó el muestreo focal-animal durante 15 minutos para registrar la frecuencia y duración de conductas afiliativas y agonísticas. La disponibilidad de alimento se estimó de forma indirecta en cada sitio a través de un Índice de Alimento Potencial Disponible (PFAI) el cual fue calculado considerando el área basal, abundancia y el índice de diversidad de Shannon Wiener (H).

El método de Ecuaciones de Estimación Generalizada (modelos GEE) se utilizó para evaluar el efecto del PFAI en las tasas y/o duración de las conductas sociales de infantes I

(0-3 meses), infantes II (4-7 meses), infantes III (8-14 meses) y juveniles (15-30 meses). Los resultados de este análisis indican que los infantes II se involucran más en juego social y proximidad, y los infantes III presentan más acicalamiento a medida que se incrementa el PFAI. En cambio, las tasas de acicalamiento para juveniles disminuyen cuando el PFAI se incrementa. Estos resultados sugieren que las interacciones sociales de los monos aulladores jóvenes son afectadas por variaciones en la disponibilidad de alimento.

Con respecto a los análisis genéticos, se colectaron 61 muestras fecales de monos aulladores pertenecientes a cuatro grupos en hábitat continuo y tres grupos en fragmentos de selva. Se extrajo ADN de las muestras fecales colectadas y se analizaron 13 loci de microsatélites, de los cuales 8 resultaron polimórficos. Los resultados obtenidos sugieren una baja diversidad genética en *A. palliata* ( $H_o=0.14$ ,  $H_e=0.23$ ,  $N_a=2.88$ ), y una baja diferenciación genética ( $F_{st} = 0.043$ ,  $p = 0.01$ ) entre el hábitat continuo y fragmentado. También se encontró una deficiencia de heterocigocidad en los grupos que se encuentran en ambas condiciones ecológicas.

Con la finalidad de evaluar el efecto del parentesco y PFAI en las asociaciones afiliativas y agonísticas de infantes y juveniles, se utilizaron los 8 loci polimórficos para estimar un coeficiente de parentesco ( $R$ ) promedio para cada grupo. Así mismo, se calculó un índice de asociación promedio para las conductas afiliativas y agonísticas de infantes y juveniles. Los resultados del análisis jerárquico con el Modelo Lineal Generalizado (GLM) indican que, variaciones en el coeficiente de parentesco en el grupo influye en el índice de asociación de aproximación en juveniles, y de conductas agonísticas en juveniles e infantes. La disponibilidad de alimento afecta el índice de asociación de la mayoría de conductas afiliativas, y agonísticas de infantes y juveniles. La interacción de las variables disponibilidad de alimento y parentesco, influye en las asociaciones formadas por infantes a través del juego social

Los resultados de este trabajo sugieren que el contexto genético (parentesco) y ecológico (disponibilidad de alimento) en donde se desenvuelven los individuos jóvenes son factores importantes para el desarrollo de interacciones sociales durante la etapa infantil y juvenil de los monos aulladores de manto.

## **ABSTRACT**

Habitat loss and fragmentation have a significant impact on the environment of different primate species. These events modify the micro and macroclimatic conditions, change the distribution and composition of vegetation, and reduce the amount and quality of food resources. These habitat alterations could result in modifications of behavioral patterns in non-human primates allowing them to subsist under these new ecological conditions. The mantled howler monkey (*Alouatta palliata*) is one non-human primate that has been exposed to habitat fragmentation and deforestation. This adverse situation has generated several studies that analyze the impact of habitat modification on biological, ecological and behavior aspects of this primate species, particularly at the adult stage. However, there is limited information in relation to the impact of biotic and abiotic changes on social interactions of infants and juveniles. Additionally, there is scarce information about the influence of food availability on social interactions of infants and juveniles with their relatives and non-relatives.

The objectives of this study were to: a) evaluate the effect of food availability on social interactions of young howler monkey (*A. palliata*); b) estimate the genetic diversity of howler monkey groups in the continuous habitat and forest fragment; and c) evaluate the effect of kinship and food availability on agonistic and affiliative associations of young howler monkeys. Infants and juvenile members of two groups inhabiting continuous forest (640 ha), and three groups living in different forest fragments (4, 42, and 93 ha) were observed for 15 months. The continuous habitat and forest fragments are located at Los Tuxtlas Biosphere Reserve in Veracruz. Fifteen-minute focal animal sampling was used to record frequency and/or duration of affiliative and agonistic behaviors. Food availability was estimated indirectly in each site by calculating a Potential Food Availability Index (PFAI) based on basal area, abundance, and Shannon Wiener diversity index (H) of tree food species.

Generalized Estimating Equation (GEE) was used to evaluate the effect of PFAI on rates and/or duration of affiliative and agonistic behaviors of infant I (0-3 months), infant II (4-7 months), infant III (8-14 months), and juveniles (15-30 months). The results of this

analysis indicate that an increment of PFAI resulted in significantly more social play and proximity for infants II and more grooming for infants III. Conversely, juvenile grooming rates decreased as PFAI increased. These results suggest that variation in food resources influence young howler monkeys' social interactions.

The genetic analysis consisted of the collection of fresh fecal samples from 61 individuals belonging to four groups in continuous habitat and three groups in forest fragments; DNA was extracted from the fecal samples and analyzed for 13 microsatellite loci resulting in 8 polymorphic loci. These results suggest low levels of genetic diversity ( $H_o = 0.14$ ,  $H_e = 0.23$  and  $N_a = 2.88$ ) and low genetic differentiation ( $F_{st} = 0.043$ ,  $p = 0.01$ ) between continuous and fragmented habitats. Additionally, heterozygosity deficiency was found in all the groups.

In order to evaluate the effect of kinship and PFAI on affiliative and agonistic associations in infants and juveniles, 8 polymorphic loci were used to calculate a kinship coefficient. An average association index was also calculated for each affiliative and agonistic behavior of infants and juveniles. The results of the hierarchical analysis with the Generalized Linear Model (GLM) indicate that variations in a group's kinship coefficient affect the association index of proximity in juveniles and agonistic behaviors in infants and juveniles. Variations in food availability influence the association index of most of affiliative and agonistic behavior in infants and juveniles. The kinship coefficient and food availability index affect the association index of social play of infants.

The results of this study indicate that the genetic (kinship) and ecological (food availability) context are important factors for the development of social interactions in infant and juvenile mantled howler monkeys.



# *INTRODUCCIÓN*

La fragmentación y pérdida de las selvas son resultado principalmente de la deforestación inmoderada, la cual, a su vez, obedece al crecimiento poblacional y la intensificación del uso del suelo para actividades como la agricultura (Cowlshaw y Dunbar, 2000) y ganadería (Laurance, 1999). La tasa de deforestación en el periodo 1990 y 2000 para Mesoamérica (sur de México, Belice, Guatemala, El salvador, Honduras, Nicaragua, Costa Rica y Panamá) fue de 440,000 has/año, y para los países de la cuenca amazónica (Colombia, Venezuela, Ecuador, Perú, Brasil, Suriname, y Guyana) fue de 3.5 millones de has/año (Estrada, 2006).

La alta deforestación y por consiguiente la fragmentación de las selvas tienen efectos negativos en diferentes grupos taxonómicos como aves, mamíferos, reptiles, anfibios, invertebrados y plantas (Fischer y Lindenmayer, 2007), teniendo como consecuencia la extinción local, regional y, por último, la extinción global de ciertas especies (Henle et al., 2004). Lo anterior se debe a que la fragmentación del hábitat implica una reducción del área total del hábitat, un incremento en el número de parches de menor tamaño, un aumento en el aislamiento entre los remanentes de selva, un incremento en el área de borde de los fragmentos (Haddad et al., 2015), y una disminución en la calidad del hábitat (Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006). Estas modificaciones provocan una reducción en el tamaño poblacional, una disminución en la riqueza de especies y probabilidad de persistencia, un aumento en el aislamiento entre poblaciones, y cambios en las cadenas tróficas (Fahrig, 2003; Haddad et al., 2015). De igual forma, aspectos biológicos y conductuales de diferentes especies de animales se modifican tales como los patrones de dispersión y apareamiento, el ámbito hogareño, los patrones de vocalización, la interacción entre especies (ej. incremento de competencia, depredación, parasitismo: Fischer y Lindenmayer, 2007), y las interacciones sociales dentro de las especies con consecuencias en la adecuación de los individuos y viabilidad de la población (Banks, 2007).

Adicionalmente, la reducción y aislamiento de las poblaciones genera endogamia y depresión endogámica, un incremento de la deriva génica, pérdida de diversidad genética, una reducción en el flujo genético entre poblaciones, una fijación de

mutaciones deletéreas y una diferenciación genética entre poblaciones locales; lo cual tiene implicaciones para la persistencia de las especies a corto y largo plazo (Keyghobadi, 2007).

En el caso particular de los primates no humanos, anualmente se pierden 32 millones de primates debido a la desaparición de aproximadamente 125,000 km<sup>2</sup> de selva anualmente (Pavelka y Chapman, 2006). La pérdida y fragmentación del hábitat ha provocado que diferentes especies de primates vivan aislados y en pequeños fragmentos de selva (Marsh y Chapman, 2013). En fragmentos pequeños se presenta un aumento en la densidad poblacional (Carretero-Pinzón, 2013), lo cual reduce la disponibilidad de recursos para los individuos. Esta situación puede incrementar los niveles de estrés en los primates afectando negativamente su sistema inmune (Behie y Pavelka, 2013). Adicionalmente, una reducción en la conectividad entre fragmentos restringe la tasa de dispersión, se interrumpe el flujo génico entre las poblaciones y por consiguiente, hay una pérdida de diversidad genética (Oklander y Corach, 2013).

La pérdida y fragmentación de la selva también tiene un impacto importante en el hábitat de cada especie de primate, ya que cambian las condiciones micro y macro climáticas y se modifica la disponibilidad de recursos por cambios en la composición y distribución de la vegetación (Saunders et al., 1991; Fahrig, 2003; Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006; Fischer y Lindenmayer, 2007). Estos cambios en el hábitat obligan a los primates a realizar ajustes a sus patrones conductuales con el objetivo de sobrevivir ante las nuevas condiciones ambientales. Por ejemplo, se ha documentado en diferentes especies de primates el consumo de plantas exóticas o pioneras como alternativa para satisfacer los requerimientos nutricionales de cada individuo en sitios perturbados (*Alouatta caraya*: Bicca-Marques y Calegario-Marques, 1994; *A. palliata*: Estrada et al., 1999; *Colobus vellerosus*: Wong et al., 2006; *Ateles geoffroyi*: Chaves et al., 2012; para más ejemplos, ver: Nowak y Lee, 2013). Además, a ciertos primates arborícolas se les ha visto descender al suelo en búsqueda de alimento debido a las malas condiciones de su hábitat (*A. pigra*: Pozo-Montuy y Serio-Silva, 2007; para más ejemplos, ver: Nowak y Lee, 2013). Este comportamiento terrestre tiene altos costos para el individuo debido a que se corre el riesgo

de ser presa de un depredador terrestre (*A. palliata*: Cuarón, 1997; *Macaca silenus*: Singh et al., 2001) o adquirir infecciones por parásitos gastrointestinales o bacterias al entrar en contacto con el suelo contaminado (*A. pigra*: Vitazkova y Wade, 2006; *Procolobus rufomitratu*s, *C. guereza* y *Cercopithecus ascanius*: Goldberg et al., 2008).

La modificación en el tiempo que invierten los primates a las conductas del patrón de actividad general (ej. alimentación, viaje, descanso) es otro ejemplo evidente de los efectos de la alteración de su hábitat. En fragmentos de selva o hábitats perturbados, los individuos incrementan el tiempo invertido en la conducta de “alimentación”, como un ajuste necesario para la búsqueda y consumo de alimento en un hábitat de bajos recursos (*A. seniculus*: de Thoisy y Richard-Hansen, 1997; *A. palliata*: Clarke et al., 2002; *Trachypithecus leucocephalus*: Li y Rogers, 2004; *A. palliata*: Illes, 2005; *M. tonkeana*: Riley, 2007). Además, se ha documentado que los primates disminuyen el tiempo invertido en “viaje” como resultado de la pérdida de hábitat, lo cual limita el desplazamiento de los monos dentro del área para la explotación de recursos (*A. palliata*, González-Picazo et al., 2001; *M. tonkeana*, Riley, 2007; *Chiropotes satanas*, Silva y Ferrari, 2009).

Las interacciones sociales también son afectadas por la deforestación y fragmentación de las selvas. Por ejemplo, el sakí negro (*C. satanas*: Silva y Ferrari, 2009) y los monos aulladores (*A. seniculus*: de Thoisy y Richard-Hansen, 1997; *A. palliata*: Clarke et al., 2002; *A. pigra*: Behie y Pavelka, 2005) disminuyen el tiempo invertido a conductas sociales. Específicamente, en el langur (*T. leucocephalus*) se ha observado menos juego social (Li y Rogers, 2004), mientras que en el mono aullador (*A. pigra*) disminuyen el tiempo invertido en acicalamiento (MacKenzi, 2005).

### **El caso del mono aullador de manto: *Alouatta palliata***

El mono aullador de manto (*A. palliata*) no se encuentra exento de los efectos de la extensa deforestación y fragmentación del hábitat. Actualmente, existen grupos de monos aulladores aislados en fragmentos de selva de diferente tamaño y con recursos de baja calidad (Estrada et al., 1999; Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006). Con el objetivo de entender cómo las modificaciones en el hábitat de *A. palliata* afectan los aspectos



conductuales y biológicos de ésta especie, se han realizado estudios sobre patrones de actividad general, dieta, demografía, organización social, y estrés en grupos de aulladores que habitan en fragmentos de selva o sitios recién perturbados (Arroyo-Rodríguez y Dias, 2010; Cristóbal-Azkarate y Dunn, 2013). Algunos estudios señalan que a medida de que el área disponible para los monos aulladores se reduce, la tasa de dispersión se modifica, observándose un declive en la inmigración de los individuos (Clarke et al., 2002; Clarke et al., 2002; Arroyo-Rodríguez et al., 2008). Así mismo, se documenta una disminución en el número de individuos y una modificación en las clases de edad/sexo en las tropas (Estrada y Coates-Estrada, 1996; Clarke et al., 2002; Clarke et al., 2002).

La baja calidad y reducción de la cantidad de recursos en el hábitat, han obligado a los monos aulladores de manto a realizar ajustes al patrón de actividad general, principalmente, invirtiendo mayor tiempo en la conducta de “alimentación” y menor tiempo en la conducta de “viaje” (Juan et al., 2000; González-Picazo et al., 2001; Clarke et al., 2002; Illes, 2005). Los ajustes realizados al tiempo invertido en conductas relacionadas con la alimentación, pueden provocar que los aulladores inviertan menos tiempo en interacciones sociales en un hábitat perturbado (Clarke et al., 2002).

A pesar de la amplia información sobre los ajustes conductuales que realizan los monos aulladores de manto ante los cambios en su hábitat, existe muy poca información sobre los efectos de la modificación del hábitat en la conducta social de este primate, específicamente en la edad temprana de los individuos (Baldwin y Baldwin, 1973; Arroyo-Rodríguez et al., 2007). Los estudios existentes sobre conducta social en *A. palliata* ponen escasa atención en los jóvenes o se enfocan en los adultos (Zucker y Clarke, 1998; Domingo-Balcells et al., 2003; Duarte Días y Rodríguez-Luna, 2003; Wang y Milton, 2003; Cristóbal-Azkarate et al., 2004). Además, se desconoce cómo el ambiente influye en las interacciones sociales de los individuos jóvenes con parientes y no parientes en esta especie de primate.

Las interacciones sociales en individuos jóvenes son de gran importancia ya que es la forma en la que se crean relaciones con diferentes compañeros del grupo, se aprenden las formas y reglas de organización e interacción social de su grupo y se refuerzan las habilidades sociales, motoras y de forrajeo; lo cual puede influir en el éxito social y

reproductivo del individuo en la edad adulta (Clarke et al., 1998; Fragaszy et al., 2004; Lonsdorf y Ross, 2012). Sin embargo, variaciones en el ambiente puede modificar las experiencias sociales de los individuos jóvenes con repercusiones importantes en la etapa adulta. Animales criados en ambientes donde las experiencias sociales son restringidas, presentan un desarrollo conductual inadecuado, exhiben comportamientos “extraños” y patrones conductuales agresivos, y tienen problemas de adaptación social (Poirier, 1977; Anaya-Huertas et al., 1994).

Por lo tanto, considerando la importancia de las interacciones sociales en una edad temprana del individuo y la escasa información sobre este tipo de interacciones en individuos jóvenes de *A. palliata*, este trabajo se enfoca al estudio de la conducta social de infantes y juveniles en monos aulladores que habitan en selva continua y fragmentos de selva. La mayoría de los estudios ya reportados para esta especie de mono aullador, comparan los patrones conductuales entre hábitats continuos y fragmentos de selva, con el objetivo de evaluar los efectos de las modificaciones en el hábitat en diferentes conductas. En cambio, en éste trabajo se estimaron parámetros (disponibilidad de alimento y parentesco) a partir de las diferencias ecológicas entre los sitios de estudio, y se analizó su efecto en las interacciones sociales de los individuos jóvenes aulladores.

La disponibilidad de alimento y parentesco se estimaron ya que son un reflejo del contexto ecológico y social en donde se desarrollan los infantes y juveniles. Además, existe evidencia de que dichos parámetros varían entre hábitat continuos y fragmentados (disponibilidad de alimento: Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006; parentesco: Oklander et al., 2010), y tienen un impacto importante en la conducta social de los primates. Por ejemplo, dependiendo de la disponibilidad de alimento en el hábitat, los primates invierten más o menos tiempo en conducta afiliativas o agonísticas (van Schaik, 1989; Isbell, 1991; Isbell y Young, 2002). Además, de acuerdo a la teoría de selección de parentesco (Hamilton, 1964), las conductas afiliativas o agonísticas que se presentan entre los miembros de un grupo dependen del grado de relación genética que guarden entre los individuos interactuantes (Charpentier et al., 2008; Van Belle et al., 2014).

En este trabajo se evaluaron los efectos del parentesco y disponibilidad de alimento en las interacciones sociales de los individuos jóvenes en monos aulladores (*A. palliata*). Este trabajo se realizó con monos aulladores de manto, ya que estos se encuentran en hábitats continuos y fragmentos de selva. Ésta condición permite realizar estudios de ecología conductual con la finalidad de entender cómo los individuos se comportan ante las variaciones bióticas y abióticas de su hábitat para sobrevivir y reproducirse. Por lo tanto, la información generada en este trabajo permitirá incrementar el conocimiento sobre el impacto de los factores ecológicos y genéticos en las interacciones sociales durante el desarrollo de los monos aulladores de manto.

## ESTRUCTURA DE LA TESIS

La tesis se encuentra constituida por los siguientes tres capítulos, en los cuales se mencionan los tres objetivos planteados en este trabajo de investigación.

**El primer capítulo** se titula Potential food availability influences social interactions of infant and juvenile howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve in Veracruz, Mexico. El objetivo de este trabajo fue evaluar el efecto de la disponibilidad de alimento en las interacciones sociales de los individuos jóvenes aulladores. Para lo cual, se generó una variable ecológica (Índice de Alimento Potencial Disponible) que representa la disponibilidad de alimento en el hábitat de los monos aulladores. Además, se analizaron conductas afiliativas y agonísticas en infantes y juveniles.

**El segundo capítulo** se titula Diversidad genética en grupos de monos aulladores de manto (*Alouatta palliata mexicana*) en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas (Veracruz, México). El objetivo de este estudio fue determinar la diversidad genética de los grupos de monos aulladores en hábitat continuo y fragmentos de selva. Para llevar a cabo este objetivo se extrajo ADN nuclear de muestras fecales para el análisis de microsatélites. La información generada del análisis de microsatélites formaron la base para estimar el coeficiente de parentesco del capítulo 3.

**El tercer capítulo** se titula Efecto del parentesco y disponibilidad de alimento en las asociaciones afiliativas y agonísticas de los jóvenes aulladores (*Alouatta palliata*) en Los Tuxtlas (Veracruz, México). El objetivo de este trabajo fue evaluar el efecto de la interacción del parentesco y disponibilidad de alimento en las asociaciones afiliativas y agonísticas de los individuos jóvenes aulladores. Por lo anterior, se determinó el coeficiente de parentesco en los grupos de monos aulladores, y se estimó el índice de asociación promedio para conductas afiliativas y agonísticas de infantes y juveniles. Este último capítulo permitió integrar tanto los aspectos genéticos, ecológicos (disponibilidad de alimento) y conductuales de los jóvenes aulladores.

Por último, se presentan las conclusiones y discusiones generales, y una sección de recomendaciones para futuras investigaciones.

## Referencias

- Anaya-Huertas, C., Arenas-Frias, V., Mayagoitia, L. y Mondragon-Ceballos, R. (1994), Socialization patterns in a group of hand-reared spider monkeys. En J. R. Anderson, N. Herrenschmidt, Roeder y B. Thierrys (Eds.), *Current primatology. Social development. Learning and behavior* (pp. 303-307). Strasbourg Université Louis Pasteur.
- Arroyo-Rodríguez, V., Asensio, N. y Cristóbal-Azkarate, J. (2008). Demography, life history and migrations in a Mexican mantled howler group in a rainforest fragment. *American Journal of Primatology*, 70, 114-118
- Arroyo-Rodríguez, V. y Dias, P. A. (2010). Effects of habitat fragmentation and disturbance on howler monkeys: a review. *American Journal of Primatology*, 72, 1-16
- Arroyo-Rodríguez, V. y Mandujano, S. (2006). Forest fragmentation modifies habitat quality for *Alouatta palliata*. *International Journal of Primatology*, 27, 1079-1096
- Arroyo-Rodríguez, V., Serio-Silva, J. C., Alamo-García, J. y Ordano, M. (2007). Exploring immature-to-mother social distances in Mexican mantled howler monkeys at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology*, 69, 173-181
- Banks, S. C., Piggott, M. P., Stow, A. J. y Taylor, A. C. (2007). Sex and sociality in a disconnected world: a review of the impacts of habitat fragmentation on animal social interactions. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, 85, 1065-1079
- Baldwin, J. D. y Baldwin, J. I. (1973). Interactions between adult female and infant howling monkeys (*Alouatta Palliata*). *Folia Primatologica*, 20, 27-71
- Behie, A. M. y Pavelka, M. S. M. (2005). The short-term effects of a hurricane on the diet and activity of black howlers (*Alouatta pigra*) in Monkey River, Belize. *Folia Primatologica*, 76, 1-9
- Behie, A. M. y Pavelka, M. S. M. (2013), Interacting Roles of Diet, Cortisol Levels, and Parasites in Determining Population Density of Belizean Howler Monkeys in a Hurricane Damaged Forest Fragment. En K. L. Marsh y A. C. Chapmans (Eds.),

- Primates in Fragments: Complexity and Resilience* (pp. 447-456). New York, NY: Springer New York.
- Bicca-Marques, J. C. y Calegario-Marques, C. (1994). Exotic plant species can serve as staple food sources for wild howler populations. *Folia Primatologica*, 63, 209-211
- Carretero-Pinzón, X. (2013), An Eight-Year Life History of a Primate Community in the Colombian Llanos. En K. L. Marsh y A. C. Chapmans (Eds.), *Primates in Fragments: Complexity and Resilience* (pp. 159-182). New York, NY: Springer New York.
- Clarke, M. R., Collins, D. A. y Zucker, E. L. (2002). Responses to deforestation in a group of mantled howlers (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. *International Journal of Primatology*, 23, 365-381
- Clarke, M. R., Crockett, C. M., Zucker, E. L. y Zaldivar, M. (2002). Mantled howler population of Hacienda La Pacifica, Costa Rica, between 1991 and 1998: Effects of deforestation. *American Journal of Primatology*, 56, 155-163
- Clarke, M. R., Glander, K. E. y Zucker, E. L. (1998). Infant-nonmother interactions of free-ranging mantled howlers (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. *International Journal of Primatology*, 19, 451-472
- Cowlishaw, G. y Dunbar, R. (2000). *Primate conservation biology*. The University of Chicago Press, Chicago and London. 498 p.
- Cristóbal-Azkarate, J., Dias, P. A. y Veá, J. J. (2004). Causes of intraspecific aggression in *Alouatta palliata mexicana*: evidence from injuries, demography, and habitat. *International Journal of Primatology*, 25, 939-953
- Cristóbal-Azkarate, J. y Dunn, J. C. (2013), Lessons from Los Tuxtlas: 30 Years of Research into Primates in Fragments. En L. K. Marsh y C. A. Chapmans (Eds.), *Primates in Fragments* (pp. 75-88). New York: Springer
- Cuaron, A. D. (1997). Conspecific aggression and predation: costs for a solitary mantled howler monkey. *Folia Primatologica*, 68, 100-105
- Charpentier, M. J. E., Deubel, D. y Peignot, P. (2008). Relatedness and social behaviors in *Cercopithecus solatus*. *International Journal of Primatology*, 29, 487-495

- Chaves, O. M., Stoner, K. E. y Arroyo-Rodríguez, V. (2012). Differences in diet between spider monkey groups living in forest fragments and continuous forest in Mexico. *Biotropica*, 44, 105-113
- de Thoisy, B. y Richard-Hansen, C. (1997). Diet and social behaviour changes in a red howler monkey (*Alouatta seniculus*) troop in a highly degraded rain forest. *Folia Primatologica*, 68, 357-361
- Domingo-Balcells, C., Rodríguez-Luna, E., Escobar-Aliaga, M. y Morales-Mávil, J. (2003). Interacciones sociales en un grupo de monos aulladores *Alouatta palliata mexicana* en cautiverio. *Neotropical Primates*, 11, 114-121
- Duarte Días, P. A. y Rodríguez-Luna, E. (2003). Estrategias conductuales entre los machos de un grupo de *Alouatta palliata mexicana* (Isla Agaltepec, Veracruz, México). *Neotropical Primates*, 11, 159-162
- Estrada, A. (2006). Human and non-human primate co-existence in the neotropics: a preliminary view of some agricultural practices as a complement for primate conservation. *Ecological and Environmental Anthropology*, 2, 17-29
- Estrada, A. y Coates-Estrada, R. (1996). Tropical rain forest fragmentation and wild populations of primates at Los Tuxtlas, Mexico. *International Journal of Primatology*, 17, 759-783
- Estrada, A., Juan-Solano, S., Martínez, T. O. y Coates-Estrada, R. (1999). Feeding and general activity patterns of a howler monkey (*Alouatta palliata*) troop living in a forest fragment at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology*, 48, 167-183
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 34, 487-515
- Fischer, J. y Lindenmayer, D. B. (2007). Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 265-280
- Fragaszy, D. M., Visalberghi, E. y Fedigan, L. M. (2004). *The complete capuchin: the biology of the genus cebus*. Cambridge University Press, Cambridge. 339 p.

- Goldberg, T. L., Gillespie, T. R., Rwego, I. B., Estoff, E. L. y Chapman, C. A. (2008). Forest fragmentation as cause of bacterial transmission among nonhuman primates, humans, and livestock, Uganda. *Emerging Infectious Disease journal*, 14, 1375
- González-Picazo, H., Estrada, A., Coates-Estrada, R. y Ortiz-Martínez, T. (2001). Consistencias y variaciones en el uso de recursos alimentarios utilizados por una tropa de monos aulladores (*Alouatta palliata*) y deterioro del hábitat en Los Tuxtlas, Veracruz, México *Universidad y Ciencia*, 17, 27-36
- Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Clobert, J., Davies, K. F., Gonzalez, A., Holt, R. D., Lovejoy, T. E., Sexton, J. O., Austin, M. P., Collins, C. D., Cook, W. M., Damschen, E. I., Ewers, R. M., Foster, B. L., Jenkins, C. N., King, A. J., Laurance, W. F., Levey, D. J., Margules, C. R., Melbourne, B. A., Nicholls, A. O., Orrock, J. L., Song, D.-X. y Townshend, J. R. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, 1, 1-9
- Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behavior. *Journal of Theoretical Biology*, 7, 1-52
- Henle, K., Lindenmayer, D. B., Margules, C. R., Saunders, D. A. y Wissel, C. (2004). Species survival in fragmented landscapes: where are we now? *Biodiversity and Conservation*, 13, 1-8
- Illes, L. I. (2005). *Mantled howlers monkeys (Alouatta palliata) in a fragmented habitat on the isle de Ometepe, Nicaragua* Fullerton. Master dissertation. California State University. Fullerton.
- Isbell, L. A. (1991). Contest and scramble competition: patterns of female aggression and ranging behavior among primates. *Behavioral Ecology*, 2, 143-155
- Isbell, L. A. y Young, T. P. (2002). Ecological models of female social relationships in primates: similarities, disparities, and some directions for future clarity. *Behaviour*, 139, 177-202
- Juan, S., Estrada, A. y Coates-Estrada, R. (2000). Contrastes y similitudes en el uso de recursos y patrón general de actividades en tropas de monos aulladores (*Alouatta*



- palliata*) en fragmentos de selva en Los Tuxtlas, México. *Neotropical Primates*, 8, 131-135
- Keyghobadi, N. (2007). The genetic implications of habitat fragmentation for animals. *Canadian Journal of Zoology*, 85, 1049-1064
- Laurance, W. F. (1999). Reflections on the tropical deforestation crisis. *Biological Conservation*, 91, 109-117
- Li, Z. Y. y Rogers, M. E. (2004). Habitat quality and activity budgets of white-headed langurs in Fusui, China. *International Journal of Primatology*, 25, 41-54
- Lonsdorf, E. V. y Ross, S. R. (2012), Socialization and development of behavior. En J. C. Mitani, J. Call, P. M. Kappeler, R. A. Palombit y J. B. Silks (Eds.), *The evolution of primate societies* (pp. 245-268). Chicago: The University of Chicago Press.
- MacKenzi, L. (2005). *The effect of the Hurricane Iris on the social behaviour of black howlers (Alouatta pigra) in Monkey River, Belize*. Master dissertation. Department of Anthropology University of Calgary. Alberta
- Marsh, L. K. y Chapman, C. (2013). *Primates in fragments: Complexity and resilience*. Springer, New York.
- Nowak, K. y Lee, P. C. (2013), "Specialist" primates can be flexible in response to habitat alteration. En L. K. Marsh y C. A. Chapman (Eds.), *Primates in Fragments* (pp. 199-211). New York: Springer.
- Oklander, L. y Corach, D. (2013), Kinship and dispersal patterns in *Alouatta caraya* inhabiting continuous and fragmented habitats of Argentina. En L. K. Marsh y C. A. Chapman (Eds.), *Primates in fragments: complexity and resilience* (pp. 399-412). New York: Springer.
- Oklander, L., Kowalewski, M. y Corach, D. (2010). Genetic consequences of habitat fragmentation in black-and-gold howler (*Alouatta caraya*) populations from Northern Argentina. *International Journal of Primatology*, 31, 813-832
- Pavelka, M. S. M. y Chapman, A. C. (2006), Population structure of black howlers (*Alouatta pigra*) in southern Belize and responses to hurricane Iris. En A. Estrada, P. A. Garber, M. S. M. Pavelka y L. Lueckes (Eds.), *New perspectives in the study of mesoamerican*

- primates. Distribution, ecology, behavior and conservation* (pp. 143-163). New York: Springer.
- Poirier, F. E. (1977), Introduction. En S. Chevalier-Skolnikoff y F. E. Poiriers (Eds.), *Primate bio-social development: biological, social and ecological determinants* (pp. 1-39). New York, London: Garland Publishing, INC.
- Pozo-Montuy, G. y Serio-Silva, J. C. (2007). Movement and resource use by a group of *Alouatta pigra* in a forest fragment in Balancan, Mexico. *Primates*, 48, 102-107
- Riley, E. (2007). Flexibility in diet and activity patterns of macaca tonkeana in response to anthropogenic habitat alteration. *International Journal of Primatology*, 28, 107-133
- Saunders, D. A., Hobbs, R. J. y Margules, C. R. (1991). Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology*, 5, 18-32
- Silva, S. S. B. y Ferrari, S. F. (2009). Behavior patterns of southern bearded sakis (*Chiropotes satanas*) in the fragmented landscape of Eastern Brazilian Amazonia. *American Journal of Primatology*, 71, 1-7
- Singh, M., Kumara, H. N., Kumar, M. A. y Sharma, A. K. (2001). Behavioural responses of lion-tailed mcaques (*Macaca silenus*) to a changing habitat in a tropical rain forest fragment in the Western Ghats, India. *Folia Primatologica*, 72, 278-291
- Van Belle, S., Estrada, A. y Di Fiore, A. (2014). Kin-biased spatial associations and social interactions in male and female black howler monkeys (*Alouatta pigra*). *Behaviour*, 151, 2029-2057
- van Schaik, C. P. (1989), The ecology of social relationships amongst female primates. En V. Standon y R. A. Foleys (Eds.), *Comparative sociocology: the behavioral ecology of humans and other animals* (pp. 195-218). Oxford: Blackwell Publishing.
- Vitazkova, S. K. y Wade, S. E. (2006). Parasites of free-ranging black howler monkeys (*Alouatta pigra*) from Belize and Mexico. *American Journal of Primatology*, 68, 1089-1097
- Wang, E. y Milton, K. (2003). Intragroup social relationships of male *Alouatta palliata* on Barro Colorado Island, Republic of Panama. *International Journal of Primatology*, 24, 1227-1243

- Wong, S. N. P., Saj, T. L. y Sicotte, P. (2006). Comparison of habitat quality and diet of *Colobus vellerosus* in forest fragments in Ghana. *Primates*, 47, 365-373
- Zucker, E. L. y Clarke, M. R. (1998). Agonistic and affiliative relationships of adult female howlers (*Alouatta palliata*) in Costa Rica over a 4-year period. *International Journal of Primatology*, 19, 433-449



# *CAPÍTULO I*

## **Potential food availability influences social interactions of infant and juvenile howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve in Veracruz, Mexico.**

### **Abstract**

Deforestation and natural events have caused the destruction of habitat of Mexican mantled howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*), leading groups to dwell in forest patches or zones of secondary growth. When animals change habitats they must adjust their behavioral patterns, such as diet, activity budgets and social behavior, due to the new ecological and environmental conditions. Little is known how changes in habitat conditions influence the social interactions of immature howler monkeys. In this study, we focused on the effect of food availability on social interactions of young howler monkeys. For 15 months we observed infant and juvenile members of two groups inhabiting continuous forest habitat (640 ha), and three groups living in different forest fragments (4, 42, and 93 ha). A potential food availability index (PFAI) was estimated for each habitat, based on three parameters: the basal area, the Shannon-Wiener diversity index and the abundance of food tree species. Fifteen-minute focal animal sampling was used to record frequency and/or duration of affiliative and agonistic behaviors. Statistical analysis of the rate and/or duration of social behaviors as a function of PFAI indicates that an increment in available food resulted in significantly more social play and proximity for infants II and more grooming for infant III. Conversely, juvenile grooming rates decreased as PFAI increased. These results suggest that variation in food resources influence young howler monkeys' social interactions. The reduction in social interactions could be interpreted as an energy-minimization strategy to cope with limited resources in disturbed habitats.

**Keywords:** Food availability; Forest fragments; Immature howler monkeys; Social behavior; Socialization.

## Introduction

The combined effects of human activity and natural events have resulted in modifications of the natural habitat in which animals live (Cuarón 2000; Isabirye-Basuta and Lwanga 2008). At the present time, most species have to cope with habitat loss and forest fragmentation, two conditions that lead to: a) changes in the distribution and composition of vegetation, b) modifications of the micro and macro climatic conditions (e.g., increasing solar radiation, higher temperature, exposure to wind), and c) reduction in the quantities and qualities of food resources (Saunders et al. 1991; Arroyo-Rodríguez and Mandujano 2006; Fischer and Lindenmayer 2007).

The habitat alterations mentioned above could result in modifications of behavioral patterns in non-human primates, which would allow them to subsist under these new ecological conditions. Several studies in New and Old World primates report that habitat switching is accompanied by an increase in both consumption of non-native pioneer plants and terrestrial activities (*Alouatta caraya*: Bicca-Marques and Calegario-Marques 1994; *A. palliata*: Estrada et al. 1999; *A. pigra*: Behie and Pavelka 2005; *Colobus vellerosus*: Wong et al. 2006; *Brachyteles hypoxanthus*: Mourthé et al. 2007; *Ateles geoffroyi*: Chaves et al. 2012). It has been reported that in forest fragments some primates spend more time resting and less time feeding, when habitat temperature increases (*A. fusca*: Chiarello 1993; *A. palliata*: Estrada et al. 1999; *A. pigra*: Behie and Pavelka 2005). When food is scarce, they spend less time traveling and more time feeding (*A. geoffroyi*, Chaves et al. 2011).

Social behavior of non-human primates might also change in response to ecological factors, in particular food availability (van Schaik 1989; Isbell 1991; Isbell and Young 2002; Banks et al. 2007). There are several studies showing that agonistic interactions increase due to competition for limited food (*Macaca mulatta*: Deutsch and Lee 1991; *Presbytis thomasi* and *M. fascicularis*: Sterck and Steenbeek 1997; *Cercopithecus aethiops* and *Erythrocebus patas*: Pruettz and Isbell 2000; *Cebus capucinus*: Vogel and Janson 2007; *C. apella*: Ferreira et al. 2008). But there is also evidence that agonistic interactions decrease when food diminishes (*M. mulatta*: Loy 1970; *C. aethiops*: Lee 1984). Loy (1970) argues that limited food resources are not an incentive for competition, while Lee (1984) claims that

individuals do not have enough energy to spend on agonistic interactions. In the same way, affiliative interactions are affected by food availability. Grooming, social play, and body-contact increase when food resources are abundant, but diminish when food is limited. Relationships between social interactions and food resources can be explained as a result of the constraints imposed by the time budgets (Defler 1995; Clarke et al. 2002; Alberts et al. 2005; Stone 2008) or by the energy available to perform social activities (Lee 1984; Sommer and Mendoza-Granados 1995; Sharpe et al. 2002; Li and Rogers 2004; Stone 2008).

Studies on young non-human primates indicate that social behavior changes in response to ecological pressures (*A. palliata*: Baldwin and Baldwin 1973; *C. aethiops*: Lee 1986; *P. entellus*: Sommer and Mendoza-Granados 1995; *Saimiri sciureus*: Stone 2008). However, little is known about the influence of habitat ecological conditions on social behavior of young non-human primates. There is also scarce information regarding the impact of ecological pressures on young mantled howler monkeys (*A. palliata*). There is only one study in which young howler monkeys living in a 40 hectares forest fragment stayed less than 5 m away from their mother and/or other group members (Arroyo-Rodríguez et al. 2007b). The authors in this study suggest that short distances between immature and other group members, may be a protective strategy of young individuals against a higher risks faced in forest fragments.

There are apparently no studies documenting the relationship between environmental variables and social behavior of young howler monkeys. That is remarkable, since most social interactions in this species occur in infants and juveniles, rather than adults (Baldwin and Baldwin 1978; Agostini et al. 2012). In addition, social interactions are essential to acquire the skills necessary to survive in adulthood (Lonsdorf and Ross 2012).

In our study, we examined the effects of food availability on social interactions in infant and juvenile howler monkeys, with the aim to determine if young howler monkeys' social behavior is affected by variations in food availability. Our study focused on Mexican mantled howler monkeys (*A. p. mexicana*). Populations of Mexican howler monkeys have been declining, since most groups live in isolated forest fragments of different size and disturbance levels (Arroyo-Rodríguez and Mandujano 2006). In consequence, they are

listed as endangered subspecies by the NOM-059-SEMARNAT-2010 (Mexican Endangered Species Act).

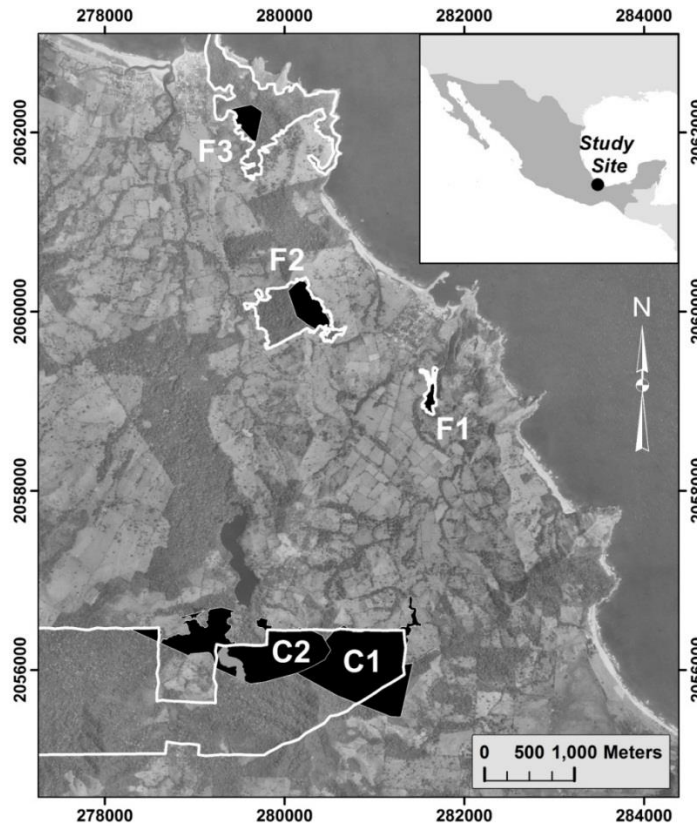
The variable ecological conditions of the current habitat of Mexican howler monkeys at the study site allowed to carry out a natural experiment to evaluate social behavior of infant and juvenile howler monkeys as a function of food availability in different habitats. Each site had different vegetation attributes (structure and composition), which in turn resulted in dissimilarities of the available food resources. We hypothesize that social behaviors of infant and juveniles would change in response to variation in food resources. In particular, we predict that immature individuals would be involved in fewer social interactions when food resources are lower, in order to reduce energy expenditure.

## **Methods**

### *Study site*

Our study was carried out at five different sites in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve in Veracruz, Mexico. The first two sites (C1 and C2) were inside the 640 hectares preserved continuous humid-tropical forest (18°34'-18°46'N, 95°04'-95°09'W), owned by the research station (Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas") of National Autonomous University of Mexico (UNAM). The two sites had its center at 95°05'N, 18°35'W (Fig. 1). The other three sites were forest fragments at a distance of 3.1, 3.9, and 6 kilometers from the continuous forest: Fragment 1 (F1) of 4 hectares with its center at 18°36'N, 95°04'W; Fragment 2 (F2) of 42 hectares at 18°37'N, 95°05'W; and Fragment 3 of 93 hectares at 18°38'N, 95°05'W (Fig. 1). The original vegetation of this area was high evergreen rainforest, but many forest fragments are severely disturbed and dominated by secondary vegetation (Ibarra-Manríquez et al. 1997). The climate is warm and humid, with a mean annual temperature of 24.1 °C and a mean annual rainfall of 4,201 mm at Coyame meteorological station between 1977 and 2006 (Gutiérrez-García and Ricker 2011).





**Figure 1.** Geographical location of the study site. Fragments and continuous forest are delimited in white polygons. F1= 4 ha fragment, F2 = 42 ha fragment, F3= 93 ha fragment. The quasi-rectangular white shape at the bottom represents the 640 ha continuous forest. The black areas inside the polygons represent the home range of the studied troops. C1 and C2 indicate the home range of the two troops in the continuous forest. Map sources: Digital orthophotos E15A63C and E15A63F (scale 1:75,000), National Institute of Statistics Geography and Informatics (2000).

### Subjects

We selected two groups (C1 and C2) of Mexican mantled howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) inhabiting the continuous habitat, and three groups living in forest fragments (GF1: group of 4 ha fragment, GF2: group of 42 ha fragment and, GF3: group of 93 ha fragment). Table 1 shows the average group sizes and composition throughout the study. All individuals within a social group were identified by physical characteristics, such as size, coloration of different body parts (e.g., blond pigmentation on tail and feet), scars, and age-sex classes. The studied subjects were immature individuals, classified according to the age categories from Balcells and Baró (2009): infant I (0-3 months), infant II (4-7 months), infants III (8-14 months) and juveniles (15-30 months). The total number of

immature individuals included in this study was 36: 5 in C1, 7 in C2, 6 in GF1, 8 in GF2, and 10 in GF3 (Table 2).

**Table 1.** Mean size and composition of howler monkey groups, with ranges in parenthesis

Groups	Age-sex classes							Total
	AM	AF	SA	I-I	I-II	I-III	J	
<b>GF1</b>	3.0 (3)	3.0 (3)	1.0 (0-2)	0.5 (0-1)	1.3 (0-3)	0.8 (0-1)	2.3 (2-4)	11.8 (11-13)
<b>GF2</b>	6.5 (6-7)	5.3 (5-6)	2.8 (1-4)	0.8 (0-1)	0.3 (0-1)	1 (1)	1.3 (0-3)	17.5 (16-19)
<b>GF3</b>	5.3 (5-6)	5.5 (5-6)	1.5 (0-3)	0.5 (0-1)	1 (0-2)	2.3 (1-4)	2.3 (2-3)	17.8 (15-22)
<b>C1</b>	5.5 (5-6)	2.5 (2-3)	0.0 (0)	0.8 (0-1)	0.5 (0-1)	0.5 (0-1)	0.3 (0-1)	10.0 (8-12)
<b>C2</b>	3.5 (2-4)	4.5 (3-5)	0.8 (0-2)	1.3 (0-2)	0.5 (0-1)	1.3 (0-3)	2.3 (1-3)	13.8 (10-16)

AF= adult female, AM= adult male, SA= subadult, J=juvenile, I-I= infant I, I-II = infant II, I-III= infant III. GF1= group of 4 ha fragment, GF2= group of 42 ha fragment, GF3= group of 93 ha fragment, C1= group of continuous forest 1, C2= group of continuous forest 2.

### *Behavioral data collection*

Behavioral observations were carried out from March to October 2009, April to November 2010, and May 2011. During the observation periods, two groups were observed every month during five consecutive days each, alternating between groups in the continuous forest and those in forest fragments. The total number of observation days, focal samples, and focal hours were different for infants and juveniles (Table 2), due to days of adverse climatic conditions that impaired visibility (e.g., heavy rain, strong northern or southern winds). Difficulties in locating the howler monkey groups and demographic changes (death, birth, and emigration) were also factors that influenced sampling.

All groups were followed from 0700 to 1600 h on each sampling day. Fifteen-minutes focal animal samples (Altmann 1974) were carried out for all infant and juvenile animals in each group (Table 2). During each behavioral observation, affiliative and agonistic interactions initiated and received by the focal immature were recorded along with the identity of the partners. Affiliative interactions included proximity (within 1 m), contact-behavior (touching and embracing), social play, and grooming.

**Table 2.** Age-classes, total number of day, focals and observation hours of each immature animal in the study sites. \* Age reached and studied during the study period.

Subjectcs	Age-Classes				Total observation		
	Infant I	Infant II	Infant III	Juvenile	Days	hours	Focals
<b>GF<sub>1</sub></b>							
Co				*	10	9	38
Da				*	5	5	23
Cs	*	*		*	18	18	76
Do		*	*	*	15	13	54
Lu			*	*	15	13	52
To	*		*	*	13	14	59
<b>GF<sub>2</sub></b>							
Ma				*	5	4	18
Fa				*	5	4	15
La				*	5	4	16
Po			*		5	4	17
Fe	*				5	4	15
Ll			*	*	13	23	93
Fi	*	*	*		16	27	113
Me	*				3	3	13
<b>GF<sub>3</sub></b>							
Om				*	5	3	14
Ka				*	5	3	11
Am			*	*	15	10	44
Na			*	*	11	6	28
Ol		*	*	*	18	13	54
An	*				5	3	11
Ch		*	*		10	7	29
No	*		*	*	13	12	49
Ar		*	*		8	7	28
Cn		*	*		8	7	28
<b>C<sub>1</sub></b>							
Cl	*	*	*		15	29	116
Pl		*	*		10	18	74
Ca				*	5	6	29
Cr	*				5	10	41
Pa	*				3	15	59
<b>C<sub>2</sub></b>							
Be	*	*	*	*	17	13	54
Ju				*	16	11	44
Le	*		*		16	10	43
Ja				*	6	3	14
Br				*	8	6	27
Jo	*		*		13	8	34
Sa	*				2	1	5

Agonistic interactions comprised fighting, chasing, displacement, and hitting. Each juvenile and infant was observed in a random order; focal samples of less than 5 minutes were discarded.

### *Potential Food Availability*

In order to estimate the potential food available in each group habitat, we carried out a vegetation assessment, following Gentry's (1982) protocol. The protocol has been used before in howler monkey studies for habitat characterization (Arroyo-Rodríguez and Mandujano 2006; Arroyo-Rodríguez et al. 2007a; Cristóbal-Azkarate et al. 2010; González-Di Pierro et al. 2011; Zárate et al. 2014) and in assessments of food resources (Dunn et al. 2009; Valdespino et al. 2010; Gómez-Espinosa et al. 2013). First, we randomly located 10 linear transects of 50 x 2 m (total sampled area of 1,000 m<sup>2</sup>) within the home ranges of each group (Fig. 1). Home range in each group was calculated with the Home Range Tools extension in ArcGIS 10.2 (Rodgers et al. 2007). We employed daily GPS coordinates taken each morning when howler monkeys groups were found and in the afternoon when the group was left. Subsequently, all trees present in each transect with a diameter at breast height (DBH)  $\geq$  10 cm were sampled (Ganzhorn et al. 2011). Tree species were identified *in situ* based on the floristic list of Ibarra-Manríquez and Sinaca Colín (1997) for the area; plant species names were double-checked with the Tropicos data base of the Missouri Botanical Garden ([www.tropicos.org](http://www.tropicos.org)).

We consulted published studies of food resources used by howler monkeys in the study area (e.g. Estrada 1984; Estrada et al. 1999; Juan et al. 1999; González-Picazo et al. 2001; Asensio et al. 2007; Cristóbal-Azkarate and Arroyo-Rodríguez 2007; Dunn et al. 2009; Dunn et al. 2010), to identify plant species in our sites as potential food. Structural characteristics of food tree species were employed to estimate several indicators of food availability in each site: total tree basal area (m<sup>2</sup>), Shannon-Wiener diversity index, and the abundance of medium and tall-sized trees (DBH  $\geq$ 30). With the purpose of having one variable that reflects the available food resources at each site, we created a Potential Food Availability Index (hereafter PFAI) using the three indicators above in the following formula for the

$PFAI = \frac{e_{SW} + e_{abun} + e_{ba}}{3}$ . Where  $e_{SW}$ ,  $e_{abun}$ , and  $e_{ba}$  are the normalized values of the Shannon-Wiener diversity index, abundance of medium and tall-sized food trees and basal area, respectively. The normalization of each variable was carried out using the following equation:  $e_i = \frac{e_i - E_{min}}{E_{max} - E_{min}}$ , where  $e_i$  is the variable to normalize, and  $E_{min}$  and  $E_{max}$  are the minimum and maximum values of the measure, respectively (Mohamad and Usman 2013). The normalization transforms the values of differently scaled variables into a dimensionless scale between zero and one. PFAI values near zero indicate low tree diversity, few medium and tall-sized trees and less basal area, while values near one indicate high tree diversity, much abundance of medium and tall-sized trees and more basal area (Table 3).

## *Analyses*

### *Social interactions*

We analyzed rates of social play, grooming, proximity, contact, and agonistic bouts as well as the duration of social play and grooming. Rates of social behaviors were calculated as the number of behavioral occurrences per hour of daily focal samplings. Duration and rates were adjusted to group size. We used Generalized Estimating Equations (GEE) (Liang and Zeger 1986; Zeger and Liang 1986) to perform semiparametric regressions of each social behavior rate, and duration of grooming and social play as a function of PFAI. This statistical technique was chosen based on the fact that GEE can deal with pseudo replications, unbalanced data, and the presence of missing observations (Davis 2002; Ballinger 2004). In the GEE analysis, we used tweedie and normal distribution (both with log-link function) for rate and duration data, respectively.

Considering that group size and composition could confound the relation between PFAI and social interactions, we included in each GEE model analysis two covariates: 1) the number of immature (infants and juveniles), and 2) the number of adults and subadults. These variables were centralized to avoid the effect of multicollinearity between them. All statistical analyses were carried out employing IBM SPSS Statistics 20.

## Results

### Vegetation

We recorded 357 trees, representing 95 species of 33 families, in a total area of 5,000 m<sup>2</sup> (2,000 m<sup>2</sup> of continuous forest, and 3,000 m<sup>2</sup> of forest fragments). We identified 49 species as potential food available for howler monkeys, of which 11 were recorded in F<sub>1</sub>, 15 in F<sub>2</sub>, 14 in F<sub>3</sub>, 22 in C<sub>1</sub> and 27 in C<sub>2</sub>. Continuous forest habitats showed the highest PFAI values compared to forest fragments, indicating that undisturbed continuous sites have a higher amount of food resources available for howler monkey groups compared to forest fragments (Table 3).

**Table 3.** Indicators of food availability and Potential Food Availability Index (PFAI) for each site. The numbers in parenthesis show the absolute values of tree abundance.

	% of abundance			
	BA (m <sup>2</sup> )	<i>H'</i>	DBH ≥30	PFAI
<b>F<sub>1</sub></b>	2.33	2.04	27 (14)	0.36
<b>F<sub>2</sub></b>	2.78	2.54	23 (12)	0.52
<b>F<sub>3</sub></b>	1.98	2.20	21 (11)	0.25
<b>C<sub>1</sub></b>	3.11	2.83	37 (19)	0.92
<b>C<sub>2</sub></b>	3.17	3.07	35 (18)	0.96

F<sub>1</sub>= 4 ha fragment, F<sub>2</sub> = 42 ha fragment, F<sub>3</sub>= 93 ha fragment, C<sub>1</sub>= continuous forest 1, C<sub>2</sub>= continuous forest 2, BA= basal area, *H'*= Shannon-Wiener diversity index. DBH = diameter at breast height

### PFAI and Social behavior

The results of the GEE analyses indicate that several social behaviors were significantly influenced by PFAI (Table 4), mostly occurring in infant II and III. We found a positive effect of PFAI on rate and duration of social play as well as in proximity rate in infant II, and on rate and duration of grooming in infant III (Table 4). The only behavior that was negatively affected by PFAI was grooming in juveniles (Table 4). We found no effect of PFAI on the rate of touching and agonism in any of the age-classes analyzed, and

nor on the rate and duration of social play in infant III and juvenile (Table 4). We excluded some age-classes from the statistical analysis due to a limited amount of behavioral records: infant I in social play (one event in GC<sub>1</sub> and GF<sub>2</sub>), infant II in grooming (one event in GC<sub>1</sub> and GF<sub>3</sub>) and agonism (one event in GC<sub>1</sub>). Infant I did not display grooming or agonism bouts.

**Table 4.** Parameters obtained by Generalized Estimating Equations (GEE) testing the effects of PFAI and group size on social behaviors of immature howler monkeys. Significant *p-values* are shown in bold.

	Infant I					Infant II					Infant III					Juvenile				
	<i>N</i>	<i>b</i>	SE	Wald's test	<i>P-value</i>	<i>N</i>	<i>b</i>	SE	Wald's test	<i>P-value</i>	<i>N</i>	<i>b</i>	SE	Wald's test	<i>P-value</i>	<i>N</i>	<i>b</i>	SE	Wald's test	<i>P-value</i>
<b>Social play<sup>a</sup></b>						129					382					357				
PFAI							0.70	0.16	18.75	<b>&lt;0.001</b>		-0.04	0.17	0.06	0.809		0.30	0.16	3.49	0.062
No. I and J							0.12	0.01	133.64	<b>&lt;0.001</b>		-0.02	0.05	0.13	0.724		0.02	0.03	0.41	0.523
No. SA and A							-0.01	0.003	17.85	<b>&lt;0.001</b>		-0.06	0.01	18.59	<b>&lt;0.001</b>		-0.07	0.01	56.84	<b>&lt;0.001</b>
<b>Social play<sup>b</sup></b>						129					382					357				
PFAI							0.59	0.27	4.86	<b>0.028</b>		0.03	0.31	0.01	0.922		0.13	0.31	0.18	0.668
No. I and A							0.001	0.04	0.001	0.980		-0.004	0.12	0.001	0.974		0.09	0.11	0.62	0.431
No. SA and A							-0.08	0.04	3.99	<b>0.046</b>		-0.17	0.04	15.57	<b>&lt;0.001</b>		-0.04	0.06	0.61	0.434
<b>Grooming<sup>a</sup></b>											34					17				
PFAI												0.78	0.35	4.94	<b>0.026</b>		0.17	0.10	2.87	0.090
No. I and J												0.13	0.07	3.85	<b>0.050</b>		-0.001	0.07	0.00	0.991
No. SA and A												-0.03	0.02	2.43	0.119		-0.09	0.01	42.93	<b>&lt;0.001</b>
<b>Grooming<sup>b</sup></b>											34					17				
PFAI												0.60	0.24	6.48	<b>0.011</b>		-1.58	0.71	5.00	<b>0.025</b>
No. I and J												-0.44	0.07	43.62	<b>&lt;0.001</b>		0.46	0.10	21.92	<b>&lt;0.001</b>
No. SA and A												-0.20	0.05	16.56	<b>&lt;0.001</b>		-0.13	0.04	8.89	<b>0.003</b>
<b>Agonism<sup>a</sup></b>											20					23				
PFAI												-0.02	0.27	0.004	0.952		-0.15	0.12	1.64	0.200
No. I and J												0.04	0.09	0.17	0.682		-0.09	0.03	11.12	<b>0.001</b>
No. SA and A												-0.08	0.03	7.04	<b>0.008</b>		-0.06	0.03	6.36	<b>0.012</b>
<b>Touching<sup>a</sup></b>						115					157					125				
PFAI							-0.24	0.14	2.93	0.087		0.10	0.16	0.38	0.539		0.11	0.14	0.61	0.434
No. I and J							-0.15	0.02	72.21	<b>&lt;0.001</b>		-0.03	0.04	0.46	0.498		-0.03	0.03	1.27	0.260
No. SA and A							-0.09	0.01	95.75	<b>&lt;0.001</b>		-0.07	0.02	10.97	<b>0.001</b>		-0.09	0.01	294.28	<b>&lt;0.001</b>
<b>Proximity<sup>a</sup></b>						95					118					347				
PFAI							-0.25	0.16	2.39	0.122		0.34	0.15	4.81	<b>0.028</b>		0.17		1.10	0.295
No. I and J							-0.13	0.02	53.42	<b>&lt;0.001</b>		-0.004	0.04	0.01	0.917		-0.05		3.41	0.065
No. SA and A							-0.08	0.01	53.68	<b>&lt;0.001</b>		-0.05	0.01	14.14	<b>&lt;0.001</b>		-0.10		146.55	<b>&lt;0.001</b>

*N*: Sample size for each behavior; *b*: Slope's value; SE: Standard Error; <sup>a</sup> Behavior measured as rate per individual; <sup>b</sup> Behavior measured as duration per individual; No: Number; I: infant; J: Juvenile; SA: subadult; A: Adult



### *Group size and Social behavior*

Results of the GEE analysis indicate that all social behaviors were significantly affected by group size, but not all age-classes (Table 4). In particular, in infant I, the number of infants, juveniles, subadults, and adults affected negatively touching and proximity rates. In infant II, the number of subadults and adults negatively affected social play, touching, and proximity rates; in the same age-class the number of juvenile and infants positively affected social play rate. In infant III, the number of subadults and adults negatively affected all social behaviors with exception of grooming rate. In the same age class, the number of infants and juveniles affected positively and negatively the rate and duration of grooming, respectively. In juveniles, the number of subadults and adults affected negatively all social behaviors with exception of social play duration. In the same age-class, the number of infants and juveniles affected positively and negatively the duration of grooming and agonism, respectively.

### **Discussion**

The central hypothesis in the present study was that social behaviors of infants and juveniles would be affected by variation of food resources. Our results support this hypothesis since the Potential Food Availability Index (PFAI) influenced significantly most social behaviors in infant and juvenile classes. We found that proximity for infant II and grooming for infant III were statistically related with the PFAI. These behaviors increased significantly when food resources increased, indicating that cohesiveness among individuals is favored in habitats with food resources. In contrast, when food resources diminished, infants II and III reduced proximity and grooming in order to avoid conflicts that may be energetically costly (Vogel and Janson 2007). These behavioral responses to food availability have been found in several studies carried out in other New and Old World monkeys (*M. mulatta*: Loy 1970; *S. sciureus*: Baldwin and Baldwin 1976; *C. aethiops*: Lee 1984; *L. lagotricha*: Defler 1995; *P. entellus*: Sommer and Mendoza-Granados 1995; *Trachypithecus leucocephalus*: Li and Rogers 2004; *S. sciureus*: Stone 2008; *A. guariba clamitans* and *A. caraya*: Agostini et al. 2012).

Juveniles spent more time grooming as PFAI diminished, this interaction involved all the other age-classes (data not shown). This result suggests, that in habitats with limited resources there might be an increment in grooming as a strategy to reduce tension caused by agonistic bouts between juveniles with other group members (Judge 2000; Cordoni and Palagi 2007; Paoli et al. 2007; Tacconi and Palagi 2009). There was not found any effect of PFAI on agonistic behaviors. However, juveniles living in forest fragments with low PFAI values showed higher absolute rates of aggression compared to juveniles living in continuous habitats (9 events in GF<sub>1</sub> and GF<sub>3</sub>, respectively; and 4 event in C<sub>2</sub>).

The Infants II played less frequently and social play bouts were shorter in reduced resources habitats. This result is supported by many studies carried out in non-human primates (*S. sciureus*: Baldwin and Baldwin 1976; *C. aethiops*: Lee 1984; *P. entellus*: Sommer and Mendoza-Granados 1995; *T. leucocephalus*: Li and Rogers 2004; *S. sciureus*: Stone 2008) in which social play of young individuals changed in response to variations in food resources. Social play behavior is paramount for the development of motor skills, communication, and building social relationships (Fagen 2002), however, it is energetically costly (Martin 1982). Therefore, a reduction in social play by young individuals in environments with food scarcity, could be a strategy to avoid excessive energy expenditure. In contrast, social play could be considered energetically affordable in environments with high food resources (Martin 1982; Barrett et al. 1992; Sharpe et al. 2002; Stone 2008). In the light of these results, infants in habitats with limited resources may be missing the opportunity to acquire important physical and social skills provided by social play, which in turn would influence the social and reproductive success of individuals in the adult stage (Fagen 2002). In order to sustain this assumption and provide reliable information about the impact of social play reduction on howler monkey's social development, it would be necessary to carry out longitudinal studies with howler monkeys living in habitats in different degrees of disturbance.

Infant I and Infant II were the age-classes that were less involved in agonistic interactions. This result could be explained by the fact that social interactions in the early life of individuals are usually positive (MacKinnon 2007). In this study infant III and

juveniles were involved in agonistic interactions, these behaviours were affected by group size and not by PFAI. This result suggest that aggressive encounters were mainly driven by groups size and not by the availability of food resources.

Our research shows that variation in food resources plays a significant role in social interactions of infants and juvenile howler monkeys. The PFAI affected affiliative interactions such as social play, grooming, and proximity. This finding is similar to studies carried out in rhesus monkey (*M. mulatta*: Loy 1970), vervet monkeys (*C. aethiops*: Lee 1984) and woolly monkeys (*L. lagotricha*: Defler 1995) in which is reported a reduction in social interactions among individuals as food resources diminished. As predicted, infant howler monkeys were involved in fewer social interactions as food available diminished. Since food availability relates positively with caloric input (Miller 1996; Heesen et al. 2013), the outcome of our study suggest that in habitats with reduced food resources, individuals may enter into an energy-minimization strategy, which translates into fewer opportunities for social interactions in infants (Lee 1984; Stone 2008).

In this study, food availability was not measured directly by counting the quantity and quality (nutritional value) of food on trees. Likewise, we did not analyzed seasonal food availability considering the phenology of food tree species (Stone 2007; Xiang et al. 2007; Dröscher and Kappeler 2014). However, we estimated the PFAI which is an indirect approximation of food availability based on three parameters: DBH and basal area which are indicators of plant productivity (Chapman et al. 1992; Heiduck 2002), and plant diversity that shows the variety of food species necessary in howler monkey's diet (Cristóbal-Azkarate et al. 2005). These three parameters have been used previously as an indirect measure of food availability in several studies involving numerous monkeys' species (*Alouatta palliata*: Cristóbal-Azkarate et al. 2005; *Ptilocolobus tephrosceles*: Chapman et al. 2006; *Colobus vellerosus*: Wong et al. 2006; *Ateles geoffroyi*: Chaves et al. 2012). However, in none of these studies these three parameters have been combined in a unique value that reflects the food available in monkey habitats. The information provided by PFAI in the present study indicates a reduced amount of food resources available for monkeys in fragments compared to continuous habitat, which is consistent with other studies carried

out in Los Tuxtlas (Arroyo-Rodríguez and Mandujano 2006) and Chiapas (Chaves et al. 2012).

In conclusion, food resources affect social interactions of immature howler monkeys. These results support our main prediction that immature individuals would be less involved in social interactions when food resources are reduced. Although cross-sectional, our findings demonstrate that in forest fragments access to food resources is a limiting factor for adequate socialization. Understanding these behavioral responses of primates to available food resources is important for designing adequate conservation plans of endangered primate species and understanding the impact of food deprivation on appropriate social development.

### **Acknowledgements.**

We thank the Posgrado en Ciencias Biológicas of the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) for support the first author's doctoral thesis project, including a scholarship from Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT). Furthermore, The Animal Behavior Society, Sigma Xi, and The American Society of Mammalogists - Latin American Student Field Research Award, provided financial support to carry out the project. We also thank Rosamond Coates for providing logistical support through all the data collection period at Los Tuxtlas Tropical Biology Research Station and for her help in editing the manuscript. We thank especially Santos Landa from Balzapote for his help as a guide and field assistant through the entire project. We also thank Sarie Van Belle and Martin Ricker for their valuable comments on earlier versions of the manuscript. Finally, we thank Alejandro Estrada Medina (Instituto de Biología, UNAM) and Fernando A. Cervantes (Instituto de Biología, UNAM) for their participation in the first author's doctoral committee. The research complied with protocols approved by the Mexican environmental agency (SEMARNAT).

## References

- Agostini I, Holzmann I, Di Bitetti MS (2012) Influence of seasonality, group size, and presence of a congener on activity patterns of howler monkeys. *J Mammal* 93: 645-657.
- Alberts SC, Mututua RS, Sayialel SN, Warutere JK (2005) Seasonally and long-term change in a savanna environment. In: Brockman DK, van schaik CP (eds) *Seasonality in Primates: studies of living and extinct human and non-human primates*. Cambridge University Press, New York, pp 157-195.
- Altmann J (1974) Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49: 227-265.
- Arroyo-Rodríguez V, Mandujano S (2006) Forest fragmentation modifies habitat quality for *Alouatta palliata*. *Int J Primatol* 27: 1079-1096.
- Arroyo-Rodríguez V, Mandujano S, Benítez-Malvido J, Cuende-Fanton C (2007a) The influence of large tree density on howler monkey (*Alouatta palliata mexicana*) presence in very small rain forest fragments. *Biotropica* 39: 760-766.
- Arroyo-Rodríguez V, Serio-Silva JC, Alamo-García J, Ordano M (2007b) Exploring immature-to-mother social distances in Mexican mantled howler monkeys at Los Tuxtlas, Mexico. *Am J Primatol* 69: 173-81.
- Asensio N, Cristóbal-Azkarate J, Dias PA, Veá JJ, Rodríguez-Luna E (2007) Foraging habits of *Alouatta palliata mexicana* in three forest fragments. *Folia Primatol* 78: 141-153.
- Balcells CD, Baró JJV (2009) Developmental stages in the howler monkey, subspecies *Alouatta palliata mexicana*: a new classification using age-sex categories. *Neotrop Primates* 16: 1-8.
- Baldwin JD, Baldwin JI (1973) Interactions between adult female and infant howling monkeys (*Alouatta Palliata*). *Folia Primatol* 20: 27-71.
- Baldwin JD, Baldwin JI (1976) Effects of food ecology on social play: laboratory simulation. *Z Tierpsychol* 40: 1-14.
- Baldwin JD, Baldwin JI (1978) Exploration and play in howler monkeys (*Alouatta palliata*). *Primates* 19: 411-422.

- Ballinger GA (2004) Using generalized estimating equations for longitudinal data analysis. *Organ Res Methods* 7: 127-150.
- Banks SC, Piggott MP, Stow AJ, Taylor AC (2007) Sex and sociality in a disconnected world: a review of the impacts of habitat fragmentation on animal social interactions. *Can J Zool-Rev Can Zool* 85: 1065-1079.
- Barrett L, Dunbar RIM, Dunbar P (1992) Environmental influences on play behavior in immature gelada baboons. *Anim Behav* 44: 111-115.
- Behie AM, Pavelka MSM (2005) The short-term effects of a hurricane on the diet and activity of black howlers (*Alouatta pigra*) in Monkey River, Belize. *Folia Primatol* 76: 1-9.
- Bicca-Marques JC, Calegario-Marques C (1994) Exotic plant species can serve as staple food sources for wild howler populations. *Folia Primatol* 63: 209-11.
- Clarke MR, Collins DA, Zucker EL (2002) Responses to deforestation in a group of mantled howlers (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. *Int J Primatol* 23: 365-381.
- Cordoni G, Palagi E (2007) Response of captive lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) to different housing conditions: testing the aggression-density and coping models. *Journal of Comparative Psychology* 121: 171-180.
- Cristóbal-Azkarate J, Arroyo-Rodríguez V (2007) Diet and activity pattern of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in Los Tuxtlas, Mexico: Effects of habitat fragmentation and implications for conservation. *Am J Primatol* 69: 1013-1029.
- Cristóbal-Azkarate J, Hervier B, Vegas-Carrillo S, Osorio-Sarabia D, Rodríguez-Luna E, Veà J (2010) Parasitic infections of three Mexican howler monkey groups (*Alouatta palliata mexicana*) living in forest fragments in Mexico. *Primates* 51: 231-239.
- Cristóbal-Azkarate J, Veà JJ, Asensio N, Rodríguez-Luna E (2005) Biogeographical and floristic predictors of the presence and abundance of mantled howlers (*Alouatta palliata mexicana*) in rainforest fragments at Los Tuxtlas, Mexico. *Am J Primatol* 67: 209-222.
- Cuarón AD (2000) A global perspective on habitat disturbance and tropical rainforest mammals. *Conserv Biol* 14: 1574-1579.

- Chapman CA, Chapman LJ, Wingham R, Hunt K, Gebo D, Gardner L (1992) Estimators of fruit abundance of tropical trees. *Biotropica* 24: 527-531.
- Chapman CA, Wasserman MD, Gillespie TR, Speirs ML, Lawes MJ, Saj TL, Ziegler TE (2006) Do food availability, parasitism, and stress have synergistic effects on red colobus populations living in forest fragments? *Am J Phys Anthropol* 131: 525-534.
- Chaves OM, Stoner KE, Arroyo-Rodriguez V (2011) Seasonal differences in activity patterns of Geoffroy's spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) living in continuous and fragmented forests in Southern Mexico. *Int J Primatol* 32: 960-973.
- Chaves OM, Stoner KE, Arroyo-Rodríguez V (2012) Differences in diet between spider monkey groups living in forest fragments and continuous forest in Mexico. *Biotropica* 44: 105-113.
- Chiarello AG (1993) Activity pattern of the brown howler monkey *Alouatta fusca*, Geoffroy 1812, in a forest fragment of southeastern Brazil. *Primates* 34: 289-293.
- Davis CS (2002) Statistical methods for the analysis of repeated measurements. Springer, New York.
- Defler TR (1995) The time budget of a group of wild woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha*). *Int J Primatol* 16: 107-120.
- Deutsch J, Lee PC (1991) Dominance and feeding competition in captive rhesus monkeys. *Int J Primatol* 12: 615-628.
- Dröscher I, Kappeler PM (2014) Competition for food in a solitarily foraging folivorous primate (*Lepilemur leucopus*)? *Am J Primatol* 79: 842-854.
- Dunn JC, Cristóbal-Azkarate J, Veà JJ (2009) Differences in diet and activity pattern between two groups of *Alouatta palliata* associated with the availability of big trees and fruit of top food taxa. *Am J Primatol* 71: 654-662.
- Dunn JC, Cristóbal-Azkarate J, Veà JJ (2010) Seasonal variations in the diet and feeding effort of two groups of howlers in different sized forest fragments. *Int J Primatol* 31: 887-903.
- Estrada A (1984) Resource use by howler monkeys (*Alouatta Palliata*) in the rain forest of Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Int J Primatol* 5: 105-131.

- Estrada A, Juan-Solano S, Martínez TO, Coates-Estrada R (1999) Feeding and general activity patterns of a howler monkey (*Alouatta palliata*) troop living in a forest fragment at Los Tuxtlas, Mexico. *Am J Primatol* 48: 167-183.
- Fagen R (2002) Primate juveniles and primate play. In: Pereira ME, Fairbanks LAS (eds) *Juvenile primates: Life history, development, and behavior*. Oxford University Press, New York, pp 182-196.
- Ferreira RG, Lee PC, Izar P (2008) Food competition in a semi-free-ranging *Cebus apella* group. *Folia Primatol* 79: 463-475.
- Fischer J, Lindenmayer DB (2007) Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Glob Ecol Biogeogr* 16: 265-280.
- Ganzhorn JU, Rakotondranary J, Ratovonamana YR (2011) Habitat description and phenology. In: Setchell JM, Curtis DJ (eds) *Field and laboratory methods in primatology: a practical guide*. Cambridge University Press, New York, pp 40-56.
- Gentry AH (1982) Patterns of neotropical plant species diversity. *Evol Biol* 15: 1-84.
- Gómez-Espinosa E, Rangel-Negrín A, Chavira R, Canales-Espinosa D, Dias PAD (2013) The effect of energetic and psychosocial stressors on glucocorticoids in mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*). *Am J Primatol* 76: 362-373.
- González-Di Pierro AM, Benítez-Malvido J, Méndez-Toribio M, Zermeño I, Arroyo-Rodríguez V, Stoner KE, Estrada A (2011) Effects of the physical environment and primate gut passage on the early establishment of *Ampelocera hottlei* Standley in rain forest fragments. *Biotropica* 43: 459-466.
- González-Picazo H, Estrada A, Coates-Estrada R, Ortíz- Martínez T (2001) Consistencias y variaciones en el uso de recursos alimentarios utilizados por una tropa de monos aulladores (*Alouatta palliata*) y deterioro del hábitat en Los Tuxtlas, Veracruz, México *Universidad y Ciencia* 17: 27-36.
- Gutiérrez-García G, Ricker M (2011) Climate and climate change in the region of Los Tuxtlas (Veracruz, Mexico): a statistical analysis. *Atmósfera* 24: 347-373.



- Heesen M, Rogahn S, Ostner J, Schülke O (2013) Food abundance affects energy intake and reproduction in frugivorous female assamese macaques. *Behav Ecol Sociobiol* 67: 1053-1066.
- Heiduck S (2002) The use of disturbed and undisturbed forest by masked titi monkeys *Callicebus personatus melanochir* is proportional to food availability. *Oryx* 36: 133-139.
- Ibarra-Manríquez G, Martínez-Ramos M, Dirzo R, Nuñez-Farfán J (1997) La región de Los Tuxtlas: La vegetacion. In: González-Soriano E, Dirzo R, Vogt RC (eds) *Historia natural de Los Tuxtlas*. UNAM-CONABIO, Distrito Federal, Mexico, pp 61-85.
- Ibarra-Manríquez G, Sinaca Colín S (1997) Fanerógamas. In: González-Soriano E, Dirzo R, Vogt RC (eds) *Historia natural de Los Tuxtlas*. UNAM-CONABIO, Distrito Federal, Mexico, pp 162-174.
- Isabirye-Basuta GM, Lwanga JS (2008) Primate populations and their interactions with changing habitats. *Int J Primatol* 29: 35-48.
- Isbell LA (1991) Contest and scramble competition: patterns of female aggression and ranging behavior among primates. *Behav Ecol* 2: 143-155.
- Isbell LA, Young TP (2002) Ecological models of female social relationships in primates: similarities, disparities, and some directions for future clarity. *Behaviour* 139: 177-202.
- Juan S, Ortiz-Martínez TJ, Estrada A, Coates-Estrada R (1999) Uso de plantas como alimento por *Alouatta palliata* en un fragmento de selva en Los Tuxtlas, México. *Neotrop Primates* 7: 8-11.
- Judge PG (2000) Coping with crowded conditions. In: Aureli F, de Waal FBM (eds) *Natural conflict resolution*. University of California Press, Berkeley, California, pp 129-154.
- Lee PC (1984) Ecological constraints on the social development of vervet monkeys. *Behaviour* 91: 245-261.

- Lee PC (1986) Environmental influences on development: play, weaning and social structure. In: Else JG, Lee PC (eds) Primate ontogeny, cognition, and social behaviour Cambridge University Press, Cambridge, pp 227-237.
- Li ZY, Rogers ME (2004) Habitat quality and activity budgets of white-headed langurs in Fusui, China. *Int J Primatol* 25: 41-54.
- Liang K-Y, Zeger SL (1986) Longitudinal data analysis using generalized linear models. *Biometrika* 73: 13-22.
- Lonsdorf EV, Ross SR (2012) Socialization and development of behavior. In: Mitani JC, Call J, Kappeler PM, Palombit RA, Silk JB (eds) The evolution of primate societies. The University of Chicago Press, Chicago, pp 245-268.
- Loy J (1970) Behavioral responses of free-ranging rhesus monkeys to food shortage. *Am J Phys Anthropol* 33: 263-271.
- MacKinnon K (2007) Social beginnings: the tapestry of infant and adult interactions. In: Campbell C, Fuentes A, MacKinnon K, Panger M, Beader S (eds) Primates in Perspective. . Oxford University Press, New York, pp 571-591.
- Martin P (1982) The energy cost of play: definition and estimation. *Anim Behav* 30: 294-295.
- Miller LE (1996) The behavioral ecology of wedge-capped capuchin monkeys (*Cebus olivaceus*). In: Norconk MA, Rosenberger AL, Garber PA (eds) Adaptive Radiations of Neotropical Primates. Plenum Press, New York, pp 271-288.
- Mohamad IB, Usman D (2013) Standardization and its effects on k-means clustering algorithm. *Research Journal of Applied Sciences, Engineering and Technology* 6: 3299-3303.
- Mourthé ÍMC, Guedes D, Fidelis J, Boubli JP, Mendes SL, Strier KB (2007) Ground use by northern muriquis (*Brachyteles hypoxanthus*). *Am J Primatol* 69: 706-712.
- Paoli T, Tacconi G, Tarli SMB, Palagi E (2007) Influence of feeding and short-term crowding on the sexual repertoire of captive bonobos (*Pan paniscus*). *Annales Zoologici Fennici* 44: 81-88.

- Pruetz JD, Isbell LA (2000) Correlations of food distribution and patch size with agonistic interactions in female vervets (*Chlorocebus aethiops*) and patas monkeys (*Erythrocebus patas*) living in simple habitats. *Behav Ecol Sociobiol* 49: 38-47.
- Rodgers AR, Carr A, Beyer H, Smith L, Kie J (2007) HRT: Home Range Tools for ArcGIS—Version 1.1: Ontario Ministry of Natural Resources, Centre for Northern Forest Ecosystem Research, Thunder Bay, Ontario, Canada.
- Saunders DA, Hobbs RJ, Margules CR (1991) Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conserv Biol* 5: 18-32.
- SEMARNAT (2010) NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, México.
- Sharpe LL, Clutton-Brock TH, Brotherton PNM, Cameron EZ, Cherry MI (2002) Experimental provisioning increases play in free-ranging meerkats. *Anim Behav* 64: 113-121.
- Sommer V, Mendoza-Granados D (1995) Play as indicator of habitat quality: a field study of langur monkeys (*Presbytis entellus*). *Ethology* 99: 177-192.
- Sterck EHM, Steenbeek R (1997) Female dominance relationships and food competition in the sympatric Thomas langur and long-tailed macaque. *Behaviour* 134: 749-774.
- Stone AI (2007) Responses of squirrel monkeys to seasonal changes in food availability in an eastern Amazonian forest. *Am J Primatol* 69: 142-157.
- Stone AI (2008) Seasonal effects on play behavior in immature *Saimiri sciureus* in eastern amazonia. *Int J Primatol* 29: 195-205.
- Tacconi G, Palagi E (2009) Play behavioural tactics under space reduction: social challenges in bonobos, *Pan paniscus*. *Anim Behav* 78: 469-476.
- Valdespino C, Rico-Hernández G, Mandujano S (2010) Gastrointestinal parasites of Howler monkeys (*Alouatta palliata*) inhabiting the fragmented landscape of the Santa Marta mountain range, Veracruz, Mexico. *Am J Primatol* 72: 539-548.

- van Schaik CP (1989) The ecology of social relationships amongst female primates. In: Standon V, Foley RA (eds) *Comparative sociocology: the behavioral ecology of humans and other animals*. Blackwell Publishing, Oxford, pp 195-218.
- Vogel ER, Janson CH (2007) Predicting the frequency of food-related agonism in white-faced capuchin monkeys (*Cebus capucinus*), using a novel focal-tree method. *Am J Primatol* 69: 533-550.
- Wong SNP, Saj TL, Sicotte P (2006) Comparison of habitat quality and diet of *Colobus vellerosus* in forest fragments in Ghana. *Primates* 47: 365-373.
- Xiang Z-f, Huo S, Xiao W, Quan R-c, Grueter CC (2007) Diet and feeding behavior of *Rhinopithecus bieti* at Xiaochangdu, Tibet: adaptations to a marginal environment. *Am J Primatol* 69: 1141-1158.
- Zárate DA, Andresen E, Estrada A, Serio-silva JC (2014) Black howler monkey (*Alouatta pigra*) activity, foraging and seed dispersal patterns in shaded cocoa plantations versus rainforest in southern Mexico. *Am J Primatol* 76: 890-899
- Zeger SL, Liang K-Y (1986) Longitudinal data analysis for discrete and continuous outcomes. *Biometrics* 42: 121-130.



## *CAPÍTULO II*

## Diversidad genética en grupos de monos aulladores de manto (*Alouatta palliata mexicana*) en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas (Veracruz, México)

*Genetic diversity in Mexican mantled howler monkeys (Alouatta palliata mexicana) at the Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas (Veracruz, Mexico)*

Cristina Jasso-del Toro <sup>a,\*</sup>, Laura Márquez-Valdelamar <sup>b</sup> y Ricardo Mondragón-Ceballos <sup>c</sup>

<sup>a</sup> Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria, 04510, Ciudad de México, México

<sup>b</sup> Laboratorio de Secuenciación Genómica de la Biodiversidad y de la Salud, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70-153, 04510, Ciudad de México, México

<sup>c</sup> Departamento de Etología, Instituto Nacional de Psiquiatría «Ramón de la Fuente Muñiz», Calzada México Xochimilco Núm. 101, 14370, Ciudad de México, México

Recibido el 13 de abril de 2015; aceptado el 7 de abril de 2016

Disponible en Internet el 17 de agosto de 2016

### Resumen

El mono aullador de manto *Alouatta palliata mexicana* es una subespecie mexicana cuyas poblaciones se han reducido por la pérdida y fragmentación de su hábitat. Esta alteración del hábitat tiene un impacto negativo sobre su diversidad genética. En este estudio se estima la diversidad genética para *A. palliata mexicana* en 4 grupos en hábitat continuo y 3 en fragmentos de selva, localizados en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. Se extrajo ADN de muestras fecales y se analizaron 13 loci de microsatélites, de los cuales 8 resultaron polimórficos. Los resultados obtenidos sugieren una baja diversidad genética en este primate ( $H_0 = 0.14$ ,  $H_e = 0.23$ ,  $N_a = 2.88$ ), y una baja diferenciación genética ( $F_{st} = 0.043$ ,  $p = 0.01$ ) entre el hábitat continuo y fragmentado. No se encontraron diferencias significativas al comparar los parámetros de diversidad genética entre grupos, ni tipo de hábitat. El índice de endogamia fue positivo para cada uno de los grupos, y significativamente diferente de cero en el hábitat continuo y en los fragmentos de selva, lo cual indica una deficiencia de heterocigocidad en ambas condiciones ecológicas. Los resultados obtenidos se discuten en relación con su historia de colonización y de la fragmentación de la selva.

Derechos Reservados © 2016 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. Este es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos de la Licencia Creative Commons CC BY-NC-ND 4.0.

**Palabras clave:** Variabilidad genética; Mono aullador; Primates; Microsatélites; Heterocigocidad; Endogamia; Fragmentos de selva

### Abstract

Habitat loss and fragmentation are major threats to Mexican mantled howler monkey (*Alouatta palliata mexicana*), which have reduced drastically the size of its natural populations. This reduction causes a negative impact on its genetic diversity, which in turns threatens the viability of its remnant populations. In this study, genetic diversity is determined in 4 groups of howler monkeys inhabiting continuous and 3 in fragmented forest sections at Los Tuxtlas Biosphere Reserve. DNA was extracted from fecal samples, and 13 microsatellite loci were analyzed, which resulted in 8 polymorphic loci. Our results suggest low levels of genetic diversity ( $H_o = 0.14$ ,  $H_e = 0.23$  and  $N_a = 2.88$ ) and low genetic differentiation ( $F_{st} = 0.043$ ,  $p = 0.01$ ) between continuous and fragmented habitats. We found no significant differences between groups or habitat type in any of the genetic diversity parameters analyzed. The inbreeding index was positive for each group and significantly different from zero in continuous and fragmented habitats, indicating heterozygosity deficiency in both ecological conditions. We discuss the results in relation to colonization history of howler monkeys and forest fragmentation.

All Rights Reserved © 2016 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. This is an open access item distributed under the Creative Commons CC License BY-NC-ND 4.0.

**Keywords:** Genetic variability; Howler monkeys; Primates; Microsatellites; Heterozygosity; Inbreeding; Forest fragments

\* Autor para correspondencia.

Correo electrónico: [jassocristy@gmail.com](mailto:jassocristy@gmail.com) (C. Jasso-del Toro).

La revisión por pares es responsabilidad de la Universidad Nacional Autónoma de México.

<http://dx.doi.org/10.1016/j.rmb.2016.07.003>

1870-3453/Derechos Reservados © 2016 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. Este es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos de la Licencia Creative Commons CC BY-NC-ND 4.0.



## Introducción

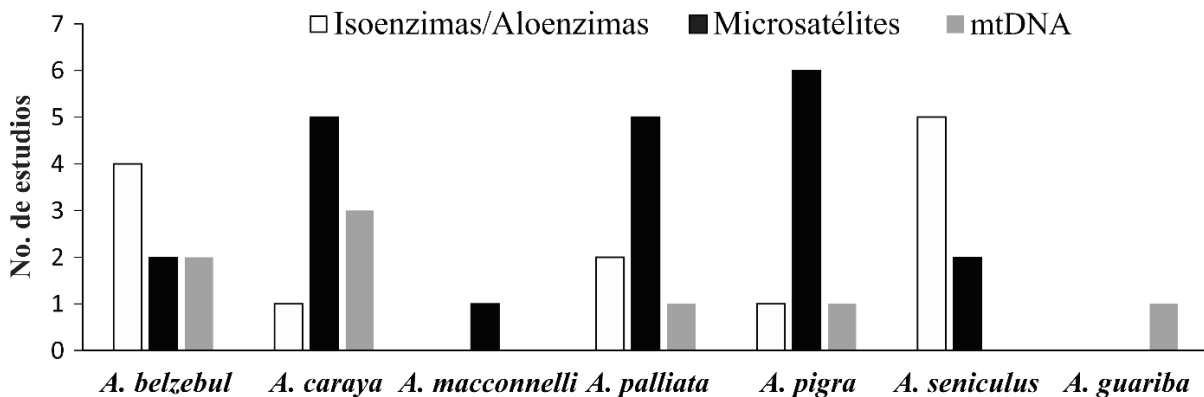
El género *Alouatta* representa primates neotropicales con una amplia distribución desde el sureste de México hasta el norte de Argentina (Cortés-Ortiz, Rylands y Mittermeier, 2015). Este género contiene 9 especies: *Alouatta palliata*, *Alouatta macconelli*, *Alouatta pigra*, *Alouatta seniculus*, *Alouatta arctoidea*, *Alouatta sara*, *Alouatta caraya*, *Alouatta belzebul*, y *Alouatta guariba* (Cortés-Ortiz et al., 2015). La especie *A. palliata* está constituida por 5 subespecies: *A. p. palliata*, *A. p. mexicana*, *A. p. aequatoriales*, *A. p. coibensis* y *A. p. trabeata* (Cortés-Ortiz et al., 2015).

En México, la subespecie *A. palliata mexicana* se distribuye en los estados de Veracruz, Tabasco, Chiapas y Oaxaca (Oropeza-Hernández y Rendón-Hernández, 2012) y es una de las subespecies que está catalogada por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza como críticamente amenazada (Cuarón, Shedden, Rodríguez-Luna, de Grammont y Link, 2008) y por la Norma Oficial Mexicana NOM-059 (Semarnat, 2010) como en peligro de extinción. A pesar del grado de vulnerabilidad de *A. p. mexicana*, existe escasa información sobre la diversidad genética en las poblaciones remanentes (Dunn et al., 2014). La información existente indica que esta subespecie presenta bajos niveles de variación, que pueden ser producto ya sea de un evento de cuello de botella o un efecto fundador; ambos relacionados con la historia de colonización y expansión de este primate en Centroamérica (Dunn et al., 2014; Ellsworth y Hoelzer, 2006).

La variación genética en diferentes poblaciones del género *Alouatta* se ha examinado utilizando diversos marcadores moleculares tales como isoenzimas, aloenzimas, microsatélites y secuencias de ADN mitocondrial (fig. 1). De estos marcadores, los microsatélites son los más utilizados principalmente en las especies *A. palliata*, *A. caraya* y *A. pigra* (fig. 1). Los resultados obtenidos de diversidad genética en diferentes especies de *Alouatta* indican que *A. belzebul* y *A. seniculus* son las especies con niveles altos de diversidad con distintos marcadores moleculares (tabla 1). La especie *A. caraya* tiende a mostrar niveles intermedios de diversidad genética (isoenzimas) aunque existen casos en los que se han documentado valores cercanos a los obtenidos para *A. belzebul* o *A. seniculus*, utilizando microsatélites y ADN

mitocondrial (tabla 1). En cambio, *A. pigra* y *A. palliata* son las especies que presentan niveles bajos de diversidad genética medida a través de ADN mitocondrial, isoenzimas y microsatélites (tabla 1).

Estas diferencias en los valores de diversidad genética entre las especies del género *Alouatta* se han atribuido a eventos relacionados con su historia biogeográfica (Cortés-Ortiz et al., 2003; Ellsworth y Hoelzer, 2006; Zaldívar et al., 2003), a los cambios en el tamaño de las poblaciones por huracanes o epidemias (fiebre amarilla), a la pérdida y fragmentación del hábitat (Oklander, Kowalewski y Corach, 2010; Pope, 1996; Ruiz-García et al., 2007), así como a diferencias en los patrones de dispersión debido a las condiciones ecológicas en las cuales se encuentran las poblaciones de aulladores (Nascimento, Bonvicino y Seuánez, 2007).



**Figura 1.** Marcadores moleculares utilizados en estudios que reportan variabilidad genética en diferentes especies de monos aulladores del género *Alouatta*. Referencias: *A. belzebul* (Schneider et al., 1991; Melo, Sampaio, Schneider y Schneider, 1992; Sampaio, Schneider y Schneider, 1996; Zaldívar et al., 2003; Gonçalves et al., 2004; Nascimento, Bonvicino, da Silva, Schneider y Seuanez, 2005; Nascimento, Bonvicino, de Oliveira, Schneider y Seuánez, 2008; Bastos, Gonçalves, Ferrari, Silva y Schneider, 2010). *A. caraya* (Szapkievich, Comas, Zunino y Mudry, 1998; Nascimento et al., 2005; Ascunce, Hasson, Mulligan y Mudry, 2007; Nascimento et al., 2007; Oklander, Zunino, Di Fiore y Corach, 2007; Ruiz-García et al., 2007; Oklander et al., 2010; Collevatti, Souza-Neto, Silva-Jr y Telles, 2013; Oklander y Corach, 2013). *A. macconnelli* (Ruiz-García et al., 2007). *A. palliata* (Malmgren y Brush, 1978; Zaldívar et al., 2003; Winkler et al., 2004; Ellsworth y Hoelzer, 2006; Ruiz-García et al., 2007; Milton et al., 2009; Cortés-Ortiz et al., 2010; Dunn et al., 2014). *A. pigra* (James, Leberg, Quattro y Vrijenhoek, 1997; Winkler et al., 2004; del Valle, Estrada, Espinoza, Lorenzo y Naranjo, 2005; Ellsworth y Hoelzer, 2006; Améndola-Pimenta, 2009; Cortés-Ortiz et al., 2010; Van Belle, Estrada, Strier y di Fiore, 2012). *A. seniculus* (Lima et al., 1990; Pope, 1992; Sampaio et al., 1996; Pope, 1998a; Zaldívar et al., 2003; Ellsworth y Hoelzer, 2006; Ruiz-García et al., 2007). *A. guariba* (Harris, Gifalli-Iughetti, Braga y Koiffmann, 2005).

**Tabla 1.** Diversidad genética estimada con diferentes marcadores moleculares en monos aulladores del género *Alouatta*.

	DNA mitocondrial ( <i>h</i> )	Isoenzimas/Aloenzimas ( <i>H</i> )	Microsatélites ( <i>H</i> )	Referencias
<i>A. belzebul</i>	0.95	0.05-0.09	0.65-0.74	Sampaio et al. (1996); Zaldívar et al. (2003); Gonçalves et al. (2004); Nascimento et al. (2008); Bastos et al. (2010)
<i>A. seniculus</i>		0.096-0.110	0.64-0.65	Lima et al. (1990); Zaldívar et al. (2003); Ellsworth y Hoelzer (2006); Ruiz-García et al. (2007)
<i>A. caraya</i>	0.877-0.946	0.04	0.54-0.60	Szapkievich et al. (1998); Ascunce et al. (2007); Nascimento et al. (2007); Oklander et al. (2010); Collevatti et al. (2013)
<i>A. pigra</i>		0.02	0.3-0.59	James et al. (1997); del Valle et al. (2005); Van Belle et al. (2012)
<i>A. palliata</i>	0.486	0-0.01	0.16-0.56	Zaldívar et al. (2003); Winkler et al. (2004); Ruiz-García et al. (2007); Milton et al. (2009); Dunn et al. (2014)

*h*: diversidad haplotípica. *H*: heterocigocidad promedio.

La pérdida y fragmentación del hábitat tienen consecuencias importantes en la diversidad genética de las poblaciones, ya que puede causar reducción de los tamaños poblacionales, aislamiento entre poblaciones y limitar la dispersión de los individuos entre parches; estos factores provocan una pérdida de diversidad genética, altos niveles de endogamia, y por consiguiente las poblaciones o especies corren el riesgo de extinción (Frankham, Ballou y Briscoe, 2010). Un caso particular es la región de Los Tuxtlas, Veracruz, en las selvas húmedas del sureste de México, ya que cerca del 80% de la vegetación original ha sido deforestada, principalmente por la conversión de selva a pastizales de ganadería (Ricker, López-Vega y Mendoza-Márquez, en prensa). Esta situación ha tenido un impacto negativo en las poblaciones de mono aullador de manto que habitan en la región, ya que se han reducido drásticamente las poblaciones y algunas permanecen aisladas en fragmentos de selva (Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006; Estrada, Juan-Solano, Martínez y Coates- Estrada, 1999). Sin embargo, existe escasa información sobre aspectos genéticos de estas poblaciones.

Por lo tanto, este estudio tiene como objetivos estimar la diversidad genética en *A. p. mexicana* en la región de Los Tuxtlas, y comparar la diversidad genética en grupos de monos aulladores de manto que habitan en selva continua y fragmentos de selva. Lo anterior, con la finalidad de generar información sobre aspectos genéticos en monos aulladores que habitan en un paisaje fragmentado en dicha región. Para ello, se analizó la variación de microsatélites a partir de ADN extraído de muestras fecales de monos aulladores de manto que habitan en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, en Veracruz. Considerando la historia biogeográfica de la especie, se espera que *A. p. mexicana* en la región de los Tuxtlas presente una baja diversidad genética. Por otro lado, los grupos de monos aulladores en fragmentos de selva presentarán bajos niveles de diversidad y altos niveles de endogamia en comparación con los grupos de selva continua, como resultado de la pérdida y fragmentación de la selva.

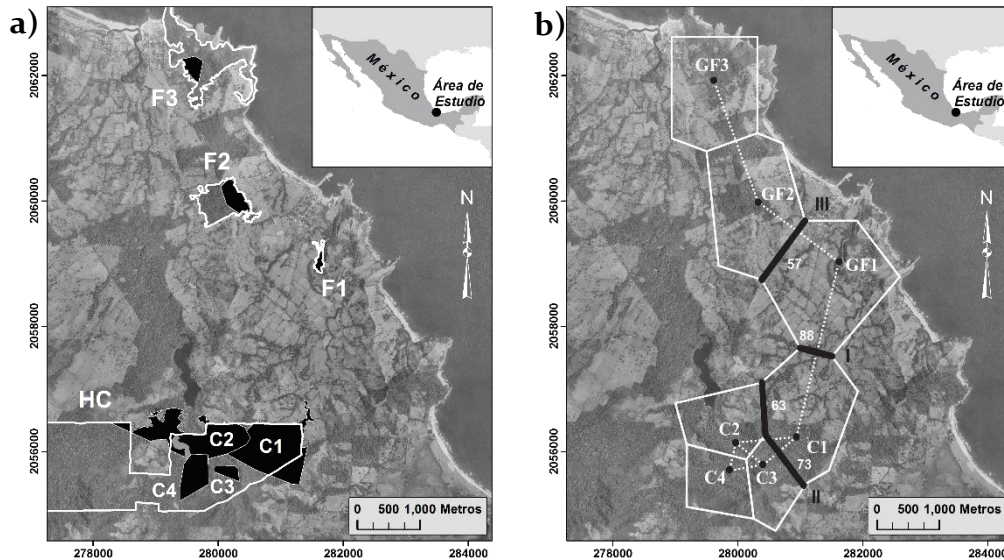
## Materiales y métodos

El presente estudio se llevó a cabo en un hábitat continuo y 3 fragmentos de selva que se encuentran en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas al sureste de Veracruz ( $18^{\circ}42' - 18^{\circ}15' \text{ N}$ ,  $95^{\circ}17' - 94^{\circ}40' \text{ O}$ ). La reserva cubre una superficie total de 155,122.46 ha, divididas en una de zona de amortiguamiento (125,403 ha) y 3 zonas núcleo: volcán San Martín Pajapan (1,883 ha), volcán Santa Marta (18,031 ha) y volcán San Martín Tuxtla (9,805 ha) (Diario Oficial de la Federación, 1998). La vegetación dominante en la reserva es selva alta perennifolia, aunque en el caso de las áreas fragmentadas presentan un alto grado de perturbación encontrándose vegetación secundaria (Ibarra-Manríquez, Martínez-Ramos, Dirzo y Núñez-Farfán, 1997). El clima es cálido y húmedo con temperatura promedio anual de  $24.1^{\circ}\text{C}$  y precipitación promedio anual de 4,201 mm; marzo (92 mm) y abril (77 mm) son los meses más secos, y la época de lluvia comprende de junio a febrero (Gutiérrez-García y Ricker, 2011).

El hábitat continuo se localiza en la selva protegida de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas del Instituto de Biología de la UNAM ( $18^{\circ}34' - 18^{\circ}46' \text{ N}$ ,  $95^{\circ}04' - 95^{\circ}09' \text{ O}$ ). Este sitio cubre una superficie total de 640 ha (fig. 2a) y forma parte del área de selva del volcán San Martín Tuxtla. En relación a los 3 fragmentos de selva, el primer fragmento (F1) tiene un área de 4 ha ( $18^{\circ}36' \text{ N}$  y  $95^{\circ}04' \text{ O}$ ) y el segundo fragmento (F2) de 42 ha ( $18^{\circ}37' \text{ N}$  y  $95^{\circ}05' \text{ O}$ ), los cuales se ubican en los terrenos del ejido Balzapote (fig. 2a). El tercer fragmento (F3) de selva de 93 ha ( $18^{\circ}38' \text{ N}$  y  $95^{\circ}05' \text{ O}$ ) se ubica en el cerro del Borrego en el ejido de Monte Pío (fig. 2a). La distancia promedio entre fragmentos es de 2 km, y de los fragmentos con el hábitat continuo es de 3.7 km.

Durante los periodos de marzo a octubre de 2009, abril a noviembre de 2010 y mayo de 2011 se recolectaron muestras fecales de individuos pertenecientes a 4 grupos de monos aulladores en hábitat continuo, de los cuales 2 fueron grupos vecinos (C3 y C4) con respecto a los 2 grupos principales de estudio (C1 y C2; fig. 2a). También se obtuvieron muestras fecales de 3 grupos en fragmentos de selva; cada grupo en un fragmento de tamaño diferente (GF1: grupo del fragmento de 4 ha, GF2: grupo del

fragmento de 42 ha y, GF3: grupo del fragmento de 93 ha; fig. 2a). El tamaño y composición de los grupos se muestran en la tabla 2.



**Figura 2.** a) Mapa del sitio de estudio. Los polígonos de color negro muestran el ámbito hogareño de los grupos de monos aulladores de manto en el hábitat continuo (C<sub>1</sub>, C<sub>2</sub>, C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub>) y en los fragmentos de selva (F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub> y F<sub>3</sub>). F<sub>1</sub> = fragmento de 4 ha. F<sub>2</sub> = fragmento de 42 ha. F<sub>3</sub> = fragmento de 93 ha. El hábitat continuo (HC) de la estación de Biología Tropical Los Tuxtlas y los tres fragmentos de selva se encuentran delimitados con las líneas blancas. b) Barreras genéticas detectadas en el programa Barrier v2.2. Las barreras se muestran con líneas negras y enumeradas de acuerdo al orden de importancia (I, II y III). Los valores a un lado de las barreras es el porcentaje de *bootstrap* que apoyan a cada segmento de la barrera. La línea punteada representa la triangulación de Delaunay y la línea sólida blanca indica la teselación de Voronoi.

Cada uno de los miembros del grupo se identificaron por edad (adultos, subadultos, juveniles e infantiles) siguiendo la clasificación de Balcells y Baró (2009); por sexo (macho y hembra) en adultos ya que en infantiles y juveniles no es posible detectarlo a simple vista, y por características físicas tales como, tamaño, manchas sin pigmento en piel y pelaje de diferentes partes del cuerpo (cola, manos y patas), y cicatrices faciales.

En total se recolectaron 61 muestras fecales de individuos pertenecientes a los 7 grupos estudiados (tabla 2). El excremento se colectó fresco ya que se siguió a cada uno de los individuos, previamente identificados, hasta el momento de la defecación. Cada muestra se tomó con guantes y cucharas desechables nuevas para evitar cualquier contaminación con ADN humano o de las heces de otro mono.

**Tabla 2.** Tamaño y composición de los grupos de monos aulladores de manto (*A. palliata mexicana*) en el hábitat continuo y en los fragmentos de selva de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. En paréntesis se indica el número de individuos que se genotiparon

	Hábitat continuo				Hábitat Fragmentado		
	C1	C2	C3 <sup>a</sup>	C4 <sup>a</sup>	GF1	GF2	GF3
MA	5-6 (5)	2-4 (3)	3 (1)	6 (2)	3 (3)	6-7 (3)	5-6 (3)
HA	2-3 (3)	3-5 (3)	4 (2)	2 (2)	3 (3)	5-6 (3)	5-6 (2)
SA	0	0-2 (1)	0	0	0-2	1-4	0-3 (2)
J	0-1 (1)	1-3 (2)	3	1	2-4 (2)	0-3 (3)	2-3 (2)
I	1-2 (2)	2-4 (1)	3	1	1-3 (2)	1-2 (2)	2-5 (3)
Total	8-12 (11)	10-16 (10)	13 (3)	10 (4)	11-13 (10)	16-19 (11)	15-22 (12)

C1 : grupo 1; C2 : grupo 2; C3 : grupo 3; C4 : grupo 4; GF1 : grupo del fragmento de 4 ha; GF2 : grupo del fragmento de 42 ha; GF3 : grupo del fragmento de 93 ha; HA : hembra adulta; I : infante; J : juvenil; MA : macho adulto; SA : subadulto.

<sup>a</sup> Grupos vecinos en el hábitat continuo.

Las excretas se almacenaron inmediatamente en frascos de plástico esterilizados y se mantuvieron en una hielera mientras permanecían en campo con el fin de evitar la degradación del ADN por incrementos en la temperatura del ambiente (Nsubuga et al., 2004). Después del trabajo de campo, las muestras fueron procesadas siguiendo el método de conservación de «dos pasos» (two-step) de Roeder, Archer, Poiner y Morin (2004) ya que permite extraer una mayor cantidad de ADN y de mejor calidad para los análisis genéticos. A este método se le aplicaron las siguientes modificaciones: a cada muestra se le añadió etanol al 100% y se colocaron en un refrigerador (4 °C) durante 24 a 26 h; posteriormente el etanol fue retirado, se le añadió sílica gel y se mantuvieron en refrigeración (4 °C) hasta el momento de extracción de ADN.

#### *Extracción y amplificación del ADN*

El ADN genómico de las heces de los aulladores fue extraído con el kit comercial QIAamp DNA Stool Mini Kit (Qiagen) siguiendo las instrucciones del protocolo de extracción del kit y las modificaciones sugeridas por Nsubuga et al. (2004). También se

extrajo ADN de tejido hepático y músculo de una hembra adulta (*A. palliata*) con el kit de extracción DNeasy Blood & Tissue (Qiagen). Estas muestras se utilizaron como control positivo para las extracciones y amplificaciones de ADN. Los tejidos fueron proporcionados por la Colección Nacional de Mamíferos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. El ADN extraído de heces y tejido fue almacenado a una temperatura de  $-20^{\circ}\text{C}$ .

El número de microsatélites seleccionados fueron 13 por ser identificados como polimórficos para *A. palliata*, de los cuales 5 fueron caracterizados para *A. palliata* (Ap68 y Ap74, Ellsworth y Hoelzer, 1998; Apm01, Apm04 y Apm09, Cortés- Ortiz, Mondragón y Cabotage, 2010), 3 fueron descritos para humanos (D6S260, D8S165 y D14S51, Ellsworth y Hoelzer, 1998) y 5 fueron diseñados para *A. belzebul* (Abo4, Abo6, Ab20, Ab17 y Ab16, Gonçalves Silva, Barbosa y Schneider, 2004).

El extremo 5' del oligo «forward» de cada microsatélite se marcó con fluorescencia FAM (Ap74, Abo6, Ap68, D6S260, Ab16, Apm04, D8S165), HEX (Apm09, D14S51, Ab20 y Abo4) y NED (Apm01, Ab17). Los 13 microsatélites fueron amplificados con los reactivos del kit Multiplex PCR Kit (Qiagen). Cada PCR fue realizada en un volumen final de 15  $\mu\text{L}$ , manteniendo las concentraciones de cada reactivo sugeridas por el protocolo de amplificación del Kit (PCR Multiplex con solución Q). Además, se agregó 1  $\mu\text{L}$  de albúmina de suero de bovino para eliminar inhibidores (ej. sustancias de plantas, alcaloides, poli- sacáridos) de la *Taq*DNA polimerasa que puedan encontrarse en las heces de los monos aulladores.

Las condiciones de amplificación en el termociclador fueron las siguientes: desnaturalización inicial a  $95^{\circ}\text{C}$  durante 15 min seguido de 40 ciclos de desnaturalización a  $95^{\circ}\text{C}$  por 1 min, alineamiento (ver tabla 3 para la temperatura específica de cada locus) por 1 min y extensión a  $72^{\circ}\text{C}$  por 1 min, y una extensión final a  $72^{\circ}\text{C}$  por 30 min. Los productos de cada PCR fueron visualizados mediante electroforesis en un gel de agarosa al 2% para verificar la calidad y el tamaño de las muestras amplificadas, así como para confirmar que no existiera contaminación en los controles negativos.



**Tabla 3.** Loci de microsatélites junto con su unidad repetida, temperatura de alineamiento (Ta) y el secuenciador en el cual fueron procesados (\*).

Locus	Secuencia repetida en tándem	Ta	Secuenciador			
			ABI PRISM			
			310	3100	3500	3730
Ap68	(TG) <sub>17</sub>	50.2°C	*	*	*	*
Ap74	(TG) <sub>19</sub>	56°C		*	*	*
Apm01	(TG) <sub>25</sub>	60°C		*	*	
Apm04	(AC) <sub>21</sub>	62°C		*	*	
Apm09	(CA) <sub>16</sub>	56°C		*	*	
Abo4	(GA) <sub>2</sub> AA(GA) <sub>12</sub> AG	60°C	*	*	*	
Abo6	(CT) <sub>9</sub> TTT(CT) <sub>11</sub> GTCTGTCTTAT(AC) <sub>16</sub>	55°C	*	*	*	
Ab16	(CAAA) <sub>11</sub> GAAGAAAGAAGGAAAGAA(GAAA) <sub>2</sub>	60°C		*	*	
Ab17	(CAAA) <sub>2</sub> G(GAAA) <sub>2</sub> GAGAAAAA(GAAA) <sub>14</sub>	62°C		*	*	
Ab20	(CAAA) <sub>16</sub>	63°C	*	*	*	
D6S260	(CA) <sub>23</sub>	55°C		*	*	
D8S165	(AC) <sub>16</sub>	55°C	*	*	*	
D14S51	(GT) <sub>19</sub>	56°C	*	*	*	

Los genotipos determinados a partir del análisis de microsatélites con ADN de muestras fecales están propensos a asignarlos de manera incorrecta debido a errores ligados a la secuencia de ADN (alelos nulos) y errores estocásticos (ej. falso alelo y amplificación preferencial de un alelo: «*allelic dropout*»; Bonin et al., 2004; Pompanon, Bonin, Bellemain y Taberlet, 2005). Por lo tanto, para incrementar la confiabilidad en la asignación de genotipos, se repitieron las PCR en el 33% (promedio) de las muestras para cada locus (tabla 4), y de las cuales se hicieron 3 repeticiones para homocigotos y 2 para heterocigotos (Bayes, Smith, Alberts, Altmann y Bruford, 2000).

### Genotipificación

Los productos de PCR visualizados en el gel de agarosa fueron separados mediante electroforesis capilar utilizando 4 diferentes secuenciadores (tabla 3). El uso de diferentes equipos se debió a que las muestras fueron analizadas en diferentes periodos de tiempo, y a la disponibilidad de estos en el laboratorio. Se utilizó el secuenciador ABI PRISM 3730 junto con GeneScan 500 ROX como marcador de peso estándar, y los secuenciadores ABI PRISM 310, 3500 y 3100 con GeneScan 350 ROX como marcador de peso estándar. Considerando que las muestras se procesaron en diferentes equipos, se utilizó el programa Allelogram v2.2. (Morin, Manaster, Mesnick y Holland, 2009) para identificar las diferencias en el número de pares de bases de los alelos resultantes y normalizar los alelos diferentes. Para normalizar los alelos se utilizaron muestras control, que en este caso fueron aquellas que se procesaron en los diferentes secuenciadores.

### Análisis genéticos

El programa GENEPOP v4.2 (Rousset, 2008) se usó para detectar aquellos loci que podrían presentar desviaciones del Equilibrio Hardy-Weinberg y evidencia de desequilibrio de ligamiento (DL). Este análisis se realizó a través del método exacto de Fisher y usando los parámetros preconfigurados de GENEPOP para el protocolo de la cadena de Markov (1,000 dememorizaciones, 100 lotes y 1,000 iteraciones por lote). El nivel de significancia ( $\alpha$ ) fue ajustado mediante la corrección de Bonferroni para comparaciones múltiples ( $p = 0.05/k$ , donde  $k$  es el número de grupos). El programa MICRO-CHEKER v2.2.3 (Van Oosterhout, Hutchinson, Wills y Shipley, 2004) se utilizó para detectar errores debido al «tartamudeo» de la polimerasa (stutter), a la amplificación preferencial de un alelo (*allelic dropout*) y alelos nulos. Además, se utilizó para determinar la frecuencia de alelos nulos en cada uno de los loci. El programa GenAlEx v6.5 (Peakall y Smouse, 2012) se usó para estimar el número de alelos ( $N_a$ ), número efectivo de alelos ( $N_e$ ), heterocigocidad observada ( $H_o$ ) y heterocigocidad esperada ( $H_e$ ) para cada locus.

Con el objetivo de comparar la diversidad genética entre los grupos de monos aulladores y entre tipos de hábitat (continuo vs. fragmentado), se estimaron diferentes parámetros de diversidad genética por grupo y por tipo de hábitat. Para lo cual, 5 loci polimórficos fueron seleccionados (*Apmo1*, *Apmo4*, *Abo4*, *Abo6* y *D6S260*) por presentar un mayor número de muestras amplificadas (tabla 4) y menos del 30% de datos faltantes por locus (promedio: 14.8% de datos faltantes por locus). También se seleccionaron aquellas muestras (50) que presentaron datos genotípicos en más de 2 loci de los 5 loci polimórficos.

Para cada grupo de monos aulladores y tipo de hábitat se estimó la riqueza alélica ( $A_r$ : número promedio de alelos por locus, corregido por tamaño de muestra) utilizando el método de rarefacción con el programa *Fstat* v2.9.3.2 (Goudet, 1995). También se determinó el número promedio de alelos por locus ( $A$ ),  $H_e$  y  $H_o$  con el programa *GenAlEx* v6.5 (Peakall y Smouse, 2012) y el coeficiente de endogamia ( $F_{is}$ ) en el programa *Genetix* v4.05 (Belkhir, Borsa, Goudet y Bonhomme, 2004). Las pruebas Kruskal–Wallis y U Mann-Whitney (Zar, 2010) se utilizaron para determinar diferencias en los parámetros de diversidad genética entre grupos y tipo de hábitat, respectivamente. Estos análisis estadísticos se realizaron en el programa IBM SPSS Statistics 22.

Para determinar si las poblaciones de monos aulladores han experimentado una reciente reducción en su tamaño efectivo poblacional (cuello de botella) se utilizó el programa *BOTTLENECK* v1.2.02 (Piry, Luikart y Cornuet, 1999). Este programa compara la  $H_e$  de la población con la heterocigocidad esperada en equilibrio de mutación-deriva génica ( $H_{eq}$ ) para cada locus, y determina si las poblaciones presentan un exceso de heterocigocidad ( $H_e > H_{eq}$ ) (Cornuet y Luikart, 1996). La prueba de Wilcoxon fue utilizada, debido al pequeño número de loci (5), para determinar si la población presenta un exceso de heterocigotos bajo el modelo de mutaciones de dos fases (TPM, por sus siglas en inglés; Di Rienzo et al., 1994) con 95% de SMM, varianza de 12% (Piry et al., 1999) y 10,000 repeticiones.

El nivel de diferenciación genética se determinó entre grupos y entre tipos de hábitat, estimando los valores de  $F_{st}$  a partir del análisis de varianza molecular (AMOVA, por sus siglas en inglés). Este análisis se realizó en el programa *GenAlEx* v6.5 (Peakall y

Smouse, 2012) activando la opción de interpolar datos faltantes. La significancia estadística de las pruebas se estimó a partir de 9,999 permutaciones y se aplicó la corrección Bonferroni para comparaciones múltiples.

El programa Barrier v2.2 (Manni, Guerard y Heyer, 2004) se utilizó para identificar la posible presencia de barreras genéticas entre los grupos. Para este análisis se utilizó una matriz de valores de *Fst* y la ubicación geográfica de cada grupo determinada por coordenadas geográficas. La confiabilidad de cada barrera se determinó a partir de 100 réplicas bootstrap de la matriz de *Fst*, utilizando el paquete diveRcity (Keenan, McGinnity, Cross, Crozier y Prodöhl, 2013). La robustez de cada barrera es proporcional al número de veces que la barrera es apoyada por las réplicas bootstrap.

## Resultados

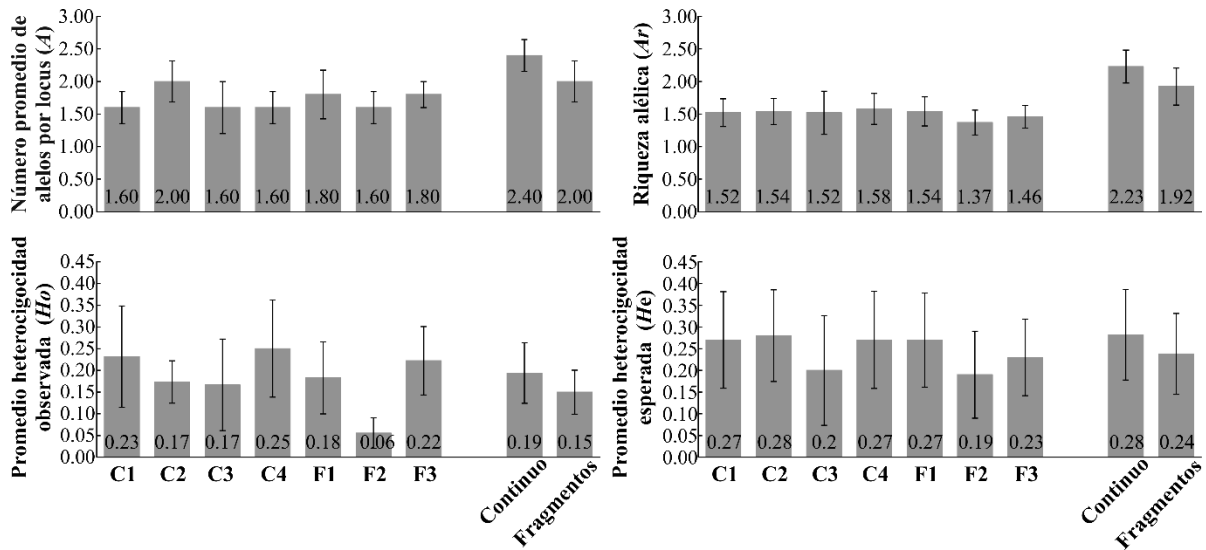
El análisis de 13 loci de microsatélites indicó que 5 loci fueron monomórficos y 8 polimórficos (tabla 4). No se encontró evidencia significativa de desequilibrio de Hardy-Weinberg ( $p > 0.05$ ) en ninguno de los loci variables, incluyendo el locus D14S51, después de aplicar la corrección Bonferroni ( $\alpha = 0.007$ ; tabla 4). En ninguno de los loci se encontró evidencia de DL ( $p > 0.05$ ). La frecuencia de alelos nulos presentó un valor de 0.2 para los loci Apm04 y D14S51, y 0.1 para Apm01. Dakin y Avise (2004) sugieren que la presencia de alelos nulos con una frecuencia menor o igual a 0.2 no causa algún problema en los análisis genéticos. Por tal razón, dichos loci no se descartaron de los análisis subsecuentes.

El análisis de los 8 loci polimórficos indicó que el promedio de  $H_o$  es de 0.14 y de  $H_e$  es de 0.23. El valor de  $A$  fue de 2.88 y el promedio de  $N_e$  fue de 1.37 (tabla 4). El análisis de diversidad por tipo de hábitat indicó que los monos aulladores en hábitat continuo presentaron valores ligeramente superiores en  $A$  (2.40),  $Ar$  (2.23),  $H_o$  (0.19) y  $H_e$  (0.28), comparado con los grupos en el hábitat fragmentado para cada uno de los parámetros de diversidad ( $A = 2.00$ ;  $Ar = 1.92$ ;  $H_o = 0.15$ ;  $H_e = 0.24$ ; fig. 3).

**Tabla 4.** Características de los 13 loci de microsatélites amplificados en 61 muestras de monos aulladores de manto (*Alouatta palliata mexicana*) de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, Veracruz.

Locus	N	Muestras repetidas (%)	Tamaño alelos (pb)	N <sub>a</sub>	N <sub>e</sub>	H <sub>o</sub>	H <sub>e</sub>	EHW		
								x <sup>2</sup>	df	P
Ap68	59	34	191	1	1.00	0.00	0.00	--	--	--
Ap74	34	37	146-152	3	1.16	0.15	0.14	0.00	4	1.00
Apmo1	50	27	208-222	5	1.20	0.10	0.17	8.31	4	0.08
Apmo4	39	29	246-250	2	1.98	0.23	0.49	16.78	12	0.16
Apmo9	22	61	176	1	1.00	0.00	0.00	--	--	--
Abo4	52	38	181-183	2	1.08	0.08	0.07	--	--	--
Abo6	38	41	272-276	3	1.14	0.08	0.12	--	--	--
Ab16	55	36	170	1	1.00	0.00	0.00	--	--	--
Ab17	20	33	162	1	1.00	0.00	0.00	--	--	--
Ab20	52	17	237	1	1.00	0.00	0.00	--	--	--
D6S260	55	19	176-180	3	2.03	0.42	0.51	13.24	14	0.51
D8S165	30	32	137-139	2	1.18	0.03	0.15	6.63	4	0.16
D14S51	35	25	135-143	3	1.19	0.00	0.16	15.28	6	0.02
Promedio (± EE) (Todos los loci)	41.62 (3.63)	33		2.15 (0.34)	1.23 (0.10)	0.08(0.03)	0.14 (0.05)	60.24	48	0.11
Promedio (± EE) (Loci variables)	41.63 (3.66)			2.88 (0.35)	1.37 (0.14)	0.14 (0.05)	0.23 (0.06)	60.24	48	0.11

EHW: equilibrio de Hardy-Weinberg; H<sub>e</sub>: heterocigocidad esperada; H<sub>o</sub>: heterocigocidad observada; N: número de muestras genotipificadas; N<sub>a</sub>: número de alelos; N<sub>e</sub>: número efectivo de alelos; --: parámetros no estimados por el programa GENEPOP.



**Figura 3.** Diversidad genética por grupo de monos aulladores de manto (*A. palliata mexicana*) y por tipo de hábitat. El número de individuos y loci utilizados para estimar cada uno de los parámetros de diversidad se muestran en la tabla 5. Los números dentro de las barras representan los valores promedio. Las líneas en la parte superior de las barras indican el error estándar.

El análisis por grupo indicó que el grupo GF2 presentó valores inferiores en todos los parámetros de diversidad genética ( $A = 1.60$ ;  $Ar = 1.37$ ;  $Ho = 0.06$ ;  $He = 0.19$ ) mientras que el grupo C4 presenta valores superiores en  $Ar$  (1.58) y  $Ho$  (0.25) y el C2 en  $A$  (2.00) y  $He$  (0.28) (fig. 3). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en los parámetros de diversidad genética entre hábitats (U Mann Whitney;  $A: U = 8.5 p = 0.42$ ;  $Ar: U = 10 p = 0.69$ ;  $Ho: U = 11 p = 0.84$ ;  $He: U = 10 p = 0.59$ ) ni entre grupos (Kruskal Wallis;  $A: H = 1.90 p = 0.93$ ;  $Ar: H = 1.03 p = 0.99$ ;  $Ho: H = 3.59 p = 0.73$ ;  $He: H = 1.18 p = 0.98$ ).

Los valores de  $F_{IS}$  resultaron positivos para todos los grupos de aulladores y por tipo de hábitat.  $F_{IS}$  fue significativamente diferente de cero para los grupos C2 y GF2, y para el hábitat continuo y fragmentado (tabla 5). El análisis de cuello de botella indicó que no hay un exceso significativo de heterocigocidad (tabla 5) bajo el modelo mutacional TPM en ninguno de los grupos ni en los tipo de hábitat.

**Tabla 5.** Índice de endogamia y valores de  $p$  obtenidos en la prueba de Wilcoxon del modelo mutacional de dos fases (TPM) calculado a través del programa Bottleneck.

	<i>N</i>	<i>Loci</i>	<i>F<sub>IS</sub></i>	<i>IC 95%</i>	<i>Valores de p para TPM</i>
<i>Grupos</i>					
C1	8	5	0.24	-0.50 a 0.61	0.06
C2	10	5	0.42	0.02 a 0.71	0.56
C3	3	5	0.38	-1.00 a 0.50	0.88
C4	4	5	0.25	-0.77 a 1.00	0.13
GF1	7	5	0.39	-0.27 a 0.79	0.19
GF2	9	5	0.75	0.18 a 1.00	0.81
GF3	9	5	0.18	-0.57 a 0.59	0.84
<i>Hábitat</i>					
Continuo	25	5	0.33	0.08 a 0.53	0.89
Fragmentado	25	5	0.39	0.06 a 0.66	0.84

C1 : grupo 1 del hábitat continuo; C2 : grupo 2 del hábitat continuo; C3 : grupo 3 del hábitat continuo; C4 : grupo 4 del hábitat continuo; FIS : índice de endogamia; GF1 : grupo del fragmento de 4 ha; GF2 : grupo del fragmento de 42 ha; GF3 : grupo del fragmento de 93; IC : intervalo de confianza para FIS; N: número de muestras.

El análisis de AMOVA mostró que no existe una diferenciación genética entre los grupos estudiados ( $F_{st} = 0.01$ ,  $p = 0.33$ ). Los valores de  $F_{st}$  entre grupos variaron desde -0.098 (GF2 vs. GF3) a 0.135 (GF1 vs. C1) (tabla 6). Ningún valor de  $p$ , entre comparaciones pareadas, fue significativo después de aplicar la corrección Bonferroni ( $p \leq 0.002$ ). En cambio, cuando se realizó el análisis por tipo de hábitat, AMOVA proporcionó un valor de  $F_{st}$  de 0.043 y significativo ( $p = 0.01$ ) lo cual indica una baja diferenciación genética entre el hábitat continuo y fragmentado. El análisis de Barrier detectó la existencia de 3 posibles barreras genéticas (fig. 2b), de las cuales la primera barrera (I) es apoyada con 88% de los bootstrap, mientras que la segunda (II) y la tercera barrera (III) son apoyadas con menos del 73% de los bootstrap. La barrera I separa a los grupos del hábitat continuo (C1, C2, C3 y C4) del fragmentado (GF1, GF2 y GF3) (fig. 2b).

**Tabla 6.** Valores de *Fst* (debajo la diagonal) para cada comparación pareada entre los grupos de monos aulladores.

	C1	C2	C3	C4	GF1	GF2	GF3
C1	-	0.245	0.083	0.397	0.012	0.059	0.019
C2	0.017	-	0.388	0.398	0.385	0.377	0.386
C3	0.109	-0.051	-	0.423	0.412	0.068	0.051
C4	-0.020	-0.085	-0.018	-	0.401	0.394	0.412
GF1	0.135	0.000	-0.011	-0.038	-	0.244	0.410
GF2	0.075	-0.036	0.115	-0.063	0.019	-	0.394
GF3	0.097	-0.029	0.104	-0.043	-0.040	-0.098	-

Los valores de *Fst* (debajo de la diagonal) y valores de *p* (arriba de la diagonal) se estimaron a partir de 9,999 permutaciones implementado en GenAlEx v6.5.

## Discusión

### *Diversidad genética en A. palliata mexicana*

Los resultados de este estudio sugieren que los grupos de *A. p. mexicana* estudiados en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, presentan una baja diversidad genética comparado con lo reportado en otros estudios con microsatélites para la misma especie. En este estudio se obtuvo en promedio 2.88 alelos por locus, una heterocigocidad observada de 0.14 y una heterocigocidad esperada de 0.23 considerando 8 loci polimórficos. En cambio, en otros trabajos para monos aulladores de manto (*A. palliata*) se ha reportado una diversidad alélica de 3 (Winkler et al., 2004), 4.7 (Ruiz-García et al., 2007), 5.7 (Milton, Lozier y Lacey, 2009) y hasta de 6.3 (Ellsworth y Hoelzer, 2006) alelos por locus, analizando 5, 9, 13, y 8 microsatélites, respectivamente. En el caso de la heterocigocidad esperada, se reportan valores de 0.37 (Ellsworth y Hoelzer, 2006), 0.45 (Ruiz-García et al., 2007) y 0.58 (Milton et al., 2009), y para la heterocigocidad promedio observada de 0.16 (Winkler et al., 2004), 0.35 (Ellsworth y Hoelzer, 2006) y 0.56 (Milton et al., 2009).

La baja diversidad genética encontrada en los grupos de monos aulladores de



manto en comparación con los estudios mencionados anteriormente, podría ser un reflejo de la historia de colonización y expansión en Centroamérica de esta subespecie (Dunn et al., 2014; Ellsworth y Hoelzer, 2006). Por lo anterior, es de esperarse que las poblaciones de monos aulladores de manto que se distribuyen en Norteamérica presenten una menor diversidad genética que aquellos que se encuentren en Centroamérica (Ellsworth y Hoelzer, 2006). Este supuesto coincide con lo reportado en este trabajo, ya que se analizaron muestras de monos aulladores de una localidad de México y se obtuvieron valores de diversidad genética menores en comparación con los estudios que analizaron muestras de Centroamérica (Ellsworth y Hoelzer, 2006; Milton et al., 2009; Ruiz-García et al., 2007; Winkler et al., 2004). Adicionalmente, dicho supuesto se corroboró al realizar un análisis de correlación entre los patrones de diversidad ( $H_o$ ,  $H_e$ ,  $A$ ,  $Ar$ ) y latitud, considerando los estudios realizados en Centroamérica (Ellsworth y Hoelzer, 2006; Milton et al., 2009; Winkler et al., 2004) y México (Cortés-Ortiz et al., 2010; Ellsworth y Hoelzer, 2006 y el presente estudio). Los resultados indican una relación negativa entre diversidad y latitud. Es decir, que a medida que aumenta la latitud (México) hay una disminución del número promedio de alelos (Rho de Spermán = -0.971,  $n = 6$ ,  $p = 0.001$ ), heterocigocidad observada (Rho de Spermán = -0.883,  $n = 6$ ,  $p = 0.002$ ) y heterocigocidad esperada (Rho de Spermán = -0.949,  $n = 5$ ,  $p = 0.05$ ). Este patrón de baja diversidad es consistente con lo reportado en trabajos que consideran muestras de poblaciones mexicanas de monos aulladores (*A. p mexicana*) utilizando microsatélites (Ellsworth y Hoelzer, 2006; Cortés-Ortiz et al., 2010) y ADN mitocondrial (Dunn et al., 2014).

#### *Diversidad genética y fragmentación del hábitat*

Se conoce que la pérdida de diversidad genética y aumento de endogamia resultan de la fragmentación del hábitat (Frankham et al., 2010). Los resultados de este estudio no apoyan de manera contundente la existencia de una pérdida de diversidad genética en los grupos de monos aulladores estudiados. No se encontraron diferencias significativas en los diferentes parámetros de diversidad genética ( $H_o$ ,  $H_e$ ,  $A$ ,  $Ar$ ) entre grupos del hábitat continuo y fragmentos de selva ni entre tipos de hábitats (continuo vs. fragmentado).

Estos resultados son similares a lo documentado para el títi plateado (*Mico argentatus*) y mono araña muriqui (*Brachyteles arachnoides*), en los cuales no se detectaron variaciones significativas en los niveles de diversidad genética reportados en los grupos estudiados en fragmentos de selva (Gonçalves et al., 2009; Pope, 1998b). Los resultados obtenidos en este estudio podrían sugerir que la baja diversidad se mantiene en los grupos a pesar de que el hábitat de los monos aulladores ha sido fragmentado. Sin embargo, es importante confirmar esta información incrementando el tamaño de muestra y número de microsatélites ya que al realizar el análisis por tipo de hábitat, se puede identificar una ligera tendencia de que en el hábitat fragmentado parecen tener en promedio menos alelos por locus ( $A$ ), riqueza alélica ( $A_r$ ),  $H_e$  y  $H_o$ , en comparación con el hábitat continuo. Estos resultados podrían ser un indicio de variaciones en la diversidad genética entre diferentes condiciones ecológicas. Diferencias en los patrones de diversidad entre sitios continuos y fragmentos de selva se ha reportado en otras especies de primates no humanos, en los cuales han encontrado una disminución en riqueza alélica (Holmes et al., 2013), número de alelos por locus, y heterocigocidad observada (Grativol, Ballou y Fleischer, 2001) en sitios fragmentados.

El análisis de cuello de botella realizado en este estudio indicó que los monos aulladores no han experimentado una reducción reciente o fuerte en el tamaño efectivo poblacional. Existe evidencia sobre la reducción en el tamaño de las poblaciones (cuello de botella) de lémures ratón (*Microcebus ravelobensis*, *Microcebus bongolavensis* y *Microcebus danfossi*; Olivieri, Sousa, Chikhi y Radespiel, 2008) y tamarinos (*Saguinus bicolor*, Farias, Santos, Gordo y Hrbek, 2015) atribuido a la fragmentación del hábitat. El número limitado de loci considerados en este estudio podría estar reduciendo la detección de un cuello de botella en la población (Cornuet y Luikart, 1996).

#### *Endogamia y diferenciación genética*

El índice de endogamia ( $F_{is}$ ) obtenido en este estudio revela un exceso de homocigotos tanto en los grupos del hábitat continuo como en los fragmentos de selva. Resultados similares fueron reportados por Gonçalves et al. (2003) quienes encontraron valores positivos de  $F_{is}$  en grupos de monos títi plateado (*Mico argentatus*) en selva

fragmentada y sugieren la presencia de endogamia. Los valores de *F<sub>is</sub>* de este estudio podrían indicar cierto nivel de endogamia en los grupos de monos aulladores estudiados. Sin embargo, el efecto Wahlund podría también estar influyendo en los resultados obtenidos de *F<sub>is</sub>*.

Los valores de *F<sub>st</sub>* revelan una baja diferenciación genética (*F<sub>st</sub>* = 0.01) entre el hábitat continuo y fragmentado. Estos resultados difieren a lo reportado en una especie hermana de mono aullador (*A. caraya*), para la cual se documentó una diferenciación genética mayor (*F<sub>st</sub>* = 0.10) entre selva continua y fragmentada (Oklander et al., 2010). Patrones similares se han reportado en otras especies de primates como *Leontopithecus rosalia* (Grativol et al., 2001) y *Lepilemur edwardsi* (Craul et al., 2009), en las cuales también se encontró una alta diferenciación genética entre sitios continuos y fragmentados.

La baja diferenciación genética entre los tipos de hábitats de este estudio sugiere que podría existir flujo genético entre las diferentes condiciones ecológicas. Sin embargo, este flujo podría ser afectado debido a la barrera detectada que separa a los grupos del hábitat continuo de los fragmentos de selva. En particular, esta barrera se ubica entre los grupos C<sub>1</sub> y el GF<sub>1</sub>, y en una zona ausente de vegetación por la presencia de potreros y cultivos. Esta barrera podría limitar la dispersión de los individuos entre sitios. Existe evidencia de que en zonas perturbadas, la tasa de dispersión puede ser afectada teniendo como consecuencia una reducción en el flujo génico entre los grupos (Améndola-Pimenta, 2009; Oklander y Corach, 2013; Oklander et al., 2010).

## Conclusiones

Es necesario realizar un análisis genético de poblaciones a mayor profundidad que incluya un mayor número de microsatélites y de grupos de monos aulladores en diferentes localidades y condiciones ecológicas de México. Esto con la finalidad de poder determinar, y/o diferenciar con mayor certeza los principales factores (historia biogeográfica o fragmentación del hábitat) que pueden estar influyendo en la baja variabilidad genética de las poblaciones actuales de *A. p. mexicana*. La localización de los distintos sitios de muestreo para este estudio, distribuidos a través de la extensión

de la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas, nos indica que la baja variación genética en nuestra muestra probablemente es representativa de la región. Es necesario realizar trabajos que permitan conocer el estatus genético de las poblaciones actuales de los monos aulladores de manto mexicanos (*A. p. mexicana*) para diseñar estrategias para su conservación que minimicen los efectos de la fragmentación en la diversidad genética. Los sitios de estudio considerados en este trabajo representan una zona importante para llevar a cabo trabajos de conservación debido a la baja diversidad encontrada en esta área. Se requiere mantener o incrementar el tamaño de las poblaciones así como favorecer la conectividad entre diferentes sitios que permitan el flujo génico entre grupos y por consiguiente se minimice la pérdida de diversidad y diferenciación genética entre poblaciones.

### **Agradecimientos**

Este artículo formó parte de la tesis doctoral del primer autor y constituye un requisito para la obtención del grado de Doctora en Ciencias del Posgrado en Ciencias, por lo que se agradece al Posgrado de Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, así como al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el financiamiento de la beca doctoral. A The Animal Behavior Society, Sigma Xi, The American Society of Mammalogists - Latin American Student Field Research Award y al Instituto Nacional de Psiquiatría «Ramón de la Fuente Muñiz» por el financiamiento otorgado. Al laboratorio de Secuenciación Genómica de la Biodiversidad y de la Salud del Instituto de Biología, UNAM, por facilitar las instalaciones y reactivos para el procesamiento de las muestras. A Rosamond Coates por el apoyo logístico durante el periodo de colecta de datos en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. A Cora Varas por su apoyo durante el procesamiento y análisis de las muestras. Al Dr. Alejandro Estrada y Dr. Fernando A. Cervantes por sus sugerencias y revisión del artículo. A los revisores anónimos por sus sugerencias y observaciones que enriquecieron la versión final del manuscrito.

## Referencias

- Améndola-Pimenta, M. (2009). *Estudio de la variabilidad genética en poblaciones de Alouatta pigra del estado de Campeche: implicaciones para la conservación Xalapa, Veracruz*. Tesis. Ecología y Manejo de Recursos Naturales, Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz.
- Arroyo-Rodríguez, V. y Mandujano, S. (2006). Forest fragmentation modifies habitat quality for *Alouatta palliata*. *International Journal of Primatology*, 27, 1079–1096.
- Ascunce, M. S., Hasson, E., Mulligan, C. J. y Mudry, M. D. (2007). Mitochondrial sequence diversity of the southernmost extant New World monkey, *Alouatta caraya*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43, 202–215.
- Balcells, C. D. y Baró, J. J. V. (2009). Developmental stages in the howler monkey, subspecies *Alouatta palliata mexicana*: a new classification using age-sex categories. *Neotropical Primates*, 16, 1–8.
- Bastos, H. B., Gonçalves, E. C., Ferrari, S. F., Silva, A. y Schneider, M. P. C. (2010). Genetic structure of red-handed howler monkey populations in the fragmented landscape of Eastern Brazilian Amazonia. *Genetics and Molecular Biology*, 33, 774–780.
- Bayes, M. K., Smith, K. L., Alberts, S. C., Altmann, J. y Bruford, M. W. (2000). Testing the reliability of microsatellite typing from faecal DNA in the savannah baboon. *Conservation Genetics*, 1, 173–176.
- Belkhir, K., Borsa, P., Goudet, J. y Bonhomme, F. (2004). *GENETIX 4.05: logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations*. Laboratoire Génome, Population, Interactions, CNRS-UPR 5000. Montpellier, France: Université de Montpellier II.
- Bonin, A., Bellemain, E., Bronken-Eidesen, P., Pompanon, F., Brochmann, C. y Taberlet, P. (2004). How to track and assess genotyping errors in population genetics studies. *Molecular Ecology*, 13, 3261–3273.
- Collevatti, R., Souza-Neto, A., Silva-Jr, N. y Telles, M. (2013). Kin structure and parallel dispersal in the black-and-gold howler monkey *Alouatta caraya* (Platyrrhini, Atelidae). *Genetics and Molecular Research*, 12, 6018–6031.

- Cornuet, J. M. y Luikart, G. (1996). Description and power analysis of two test for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics*, 144, 2001–2014.
- Cortés-Ortiz, L., Bermingham, E., Rico, C., Rodríguez-Luna, E., Sampaio, I. y Ruiz-García, M. (2003). Molecular systematics and biogeography of the Neotropical monkey genus *Alouatta*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 26, 64–81.
- Cortés-Ortiz, L., Mondragón, E. y Cabotage, J. (2010). Isolation and characterization of microsatellite loci for the study of Mexican howler monkeys, their natural hybrids, and other Neotropical primates. *Conservation Genetics Resources*, 2, 21–26.
- Cortés-Ortiz, L., Rylands, A. y Mittermeier, R. (2015). The taxonomy of howler monkeys: integrating old and new knowledge from morphological and genetic studies. En M. M. Kowalewski, P. A. Garber, L. Cortés-Ortiz, B. Urbani, y D. Youlatoss (Eds.), *Howler monkeys* (pp. 55–84). New York: Springer.
- Craul, M., Chikhi, L., Sousa, V., Olivieri, G. L., Rabesandratana, A., Zimmermann, E., et al. (2009). Influence of forest fragmentation on an endangered large-bodied lemur in northwestern Madagascar. *Biological Conservation*, 142, 2862–2871.
- Cuarón, A. D., Shedden, A., Rodríguez-Luna, E., de Grammont, P. C. y Link, A. (2008). *Alouatta palliata ssp. mexicana*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2. (consultado 12 Ene 2014) Disponible en: [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org).
- Dakin, E. E. y Avise, J. C. (2004). Microsatellite null alleles in parentage analysis. *Heredity*, 93, 504–509.
- Del Valle, Y. G., Estrada, A., Espinoza, E., Lorenzo, C. y Naranjo, E. (2005). Genética de poblaciones de monos aulladores (*Alouatta pigra*) en hábitat continuo y fragmentado en la selva Lacandona México: un estudio preliminar. *Universidad y Ciencia*, 55–60.
- Diario Oficial de la Federación, 1998. Tomo DXLII. N.º. 16. Decreto Presidencial de la Reserva de la Biosfera «Los Tuxtlas».

- Di Rienzo, A., Peterson, A. C., Garza, J. C., Valdes, A. M., Slatkin, M. y Freimer, N. B. (1994). Mutational processes of simple-sequence repeat loci in human populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 91, 3166–3170.
- Dunn, J., Shedden-González, A., Cristóbal-Azkarate, J., Cortés-Ortiz, L., Rodríguez-Luna, E. y Knapp, L. (2014). Limited genetic diversity in the critically endangered Mexican howler monkey (*Alouatta palliata mexicana*) in the Selva Zoque, Mexico. *Primates*, 55, 155–160.
- Ellsworth, J. A. y Hoelzer, G. A. (1998). Characterization of microsatellite loci in a New World primate, the mantled howler monkey (*Alouatta palliata*). *Molecular Ecology*, 7, 657–658.
- Ellsworth, J. A. y Hoelzer, G. A. (2006). Genetic evidence on the historical biogeography of central American howler monkeys. En S. M. Lehman y J. Fleagle (Eds.), *Primate biogeography* (pp. 81–103). New York: Springer.
- Estrada, A., Juan-Solano, S., Martínez, T. O. y Coates-Estrada, R. (1999). Feeding and general activity patterns of a howler monkey (*Alouatta palliata*) troop living in a forest fragment at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology*, 48, 167–183.
- Farias, I. P., Santos, W. G., Gordo, M. y Hrbek, T. (2015). Effects of forest fragmentation on genetic diversity of the critically endangered primate, the Pied Tamarin (*Saguinus bicolor*): implications for conservation. *Journal of Heredity*, 106, 512–521.
- Frankham, R., Ballou, J. D. y Briscoe, D. A. (2010). *Introduction to conservation genetics*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Gonçalves, E., Ferrari, S. F., Coutinho, P. E. G., Menezes, E., Silva, A. y Schneider, M. P. C. (2009). Limited dispersal and genetic structure of Silvery Marmosets (*Mico argentatus*) in the fragmented landscape of Central Amazonia. En M. S. Ford, M. L. Porter, y C. L. Davis (Eds.), *The smallest anthropoids: the marmoset/callimico radiation* (pp. 205–220). Boston: Springer.
- Gonçalves, E. C., Ferrari, S. F., Silva, A., Coutinho, P. E. G., Menezes, E. V. y Schneider, M. P. C. (2003). Effects of habitat fragmentation on the genetic variability of silvery marmosets, *Mico argentatus*. En L. K. Marsh (ed.), *Primates in Fragments: Ecology*

and Conservation (pp. 17–28). New York: Kluwer Academic/Plenum Publ.

- Gonçalves, E. C., Silva, A., Barbosa, M. S. R. y Schneider, M. P. C. (2004). Isolation and characterization of microsatellite loci in Amazonian red-handed howlers *Alouatta belzebul* (Primates, Platyrrhini). *Molecular Ecology Notes*, 4, 406–408.
- Goudet, J. (1995). FSTAT (Version 1.2): a computer program to calculate F- statistics. *Journal of Heredity*, 86, 485–486.
- Grativol, A. D., Ballou, J. D. y Fleischer, R. C. (2001). Microsatellite variation within and among recently fragmented populations of the golden lion tamarin (*Leontopithecus rosalia*). *Conservation Genetics*, 2, 1–9.
- Gutiérrez-García, G. y Ricker, M. (2011). Climate and climate change in the region of Los Tuxtlas (Veracruz, Mexico): a statistical analysis. *Atmósfera*, 24, 347–373.
- Harris, E. E., Gifalli-Iughetti, C., Braga, Z. H. y Koiffmann, C. P. (2005). Cytochrome B sequences show subdivision between populations of the brown howler monkey (*Alouatta guariba*) from Rio de Janeiro and Santa Catarina, Brazil. *Neotropical Primates*, 13, 16–21.
- Holmes, S. M., Baden, A. L., Brenneman, R. A., Engberg, S. E., Louis, E. E. y Johnson, S. E. (2013). Patch size and isolation influence genetic patterns in black-and-white ruffed lemur (*Varecia variegata*) populations. *Conservation Genetics*, 14, 615–624.
- Ibarra-Manríquez, G., Martínez-Ramos, M., Dirzo, R. y Núñez-Farfán, J. (1997). La región de Los Tuxtlas: la vegetación. En E. González-Soriano, R. Dirzo, y R. C. Vogts (Eds.), *Historia natural de Los Tuxtlas* (pp. 61–85). México, D.F: UNAM-Conabio.
- James, R. A., Leberg, P. L., Quattro, J. M. y Vrijenhoek, R. C. (1997). Genetic diversity in black howler monkeys (*Alouatta pigra*) from Belize. *American Journal of Physical Anthropology*, 102, 329–336.
- Keenan, K., McGinnity, P., Cross, T. F., Crozier, W. W. y Prodöhl, P. A. (2013). diveRsity: an R package for the estimation and exploration of population genetics parameters and their associated errors. *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 782–788.
- Lima, M. M. C., Sampaio, M. I. C., Schneider, M. P. C., Scheffrahn, W., Schneider, H. y Salzano, F. M. (1990). Chromosome and protein variation in red howler monkeys.



*Revista Brasileira de Genetica*, 13, 789–802.

- Malmgren, L. A. y Brush, A. H. (1978). Isozymes and plasma proteins in eight groups of golden mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*). En D. J. Chivers y K. A. Joyseys (Eds.), *Recent advances in primatology* (pp. 283–285). New York: Academic Press.
- Manni, F., Guerard, E. y Heyer, E. (2004). Geographic patterns of (genetic, morphologic, linguistic) variation: how barriers can be detected by using Monmonier's algorithm. *Human Biology*, 76, 173–190.
- Melo, A. C. A., Sampaio, M. I. C., Schneider, M. P. C. y Schneider, H. (1992). Biochemical diversity and genetic distance in two species of the genus *Saguinus*. *Primates*, 33, 217–225.
- Milton, K., Lozier, J. y Lacey, E. (2009). Genetic structure of an isolated population of mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*) on Barro Colorado Island, Panama. *Conservation Genetics*, 10, 347–358.
- Morin, P. A., Manaster, C., Mesnick, S. L. y Holland, R. (2009). Normalization and binning of historical and multi-source microsatellite data: overcoming the problems of allele size shift with allelogram. *Molecular Ecology Resources*, 9, 1451–1455.
- Nascimento, F. F., Bonvicino, C. R., de Oliveira, M. M., Schneider, M. P. C. y Seuánez, H. N. (2008). Population genetic studies of *Alouatta belzebul* from the Amazonian and Atlantic Forests. *American Journal of Primatology*, 70, 423–431.
- Nascimento, F. F., Bonvicino, C. R. y Seuánez, H. N. (2007). Population genetic studies of *Alouatta caraya* (Alouattinae, Primates): inferences on geographic distribution and ecology. *American Journal of Primatology*, 69, 1093–1104.
- Nascimento, F. F., Bonvicino, C. R., da Silva, F. C., Schneider, M. P. y Seuanez, H. N. (2005). Cytochrome b polymorphisms and population structure of two species of *Alouatta* (Primates). *Cytogenetic and Genome Research*, 108, 106–111.
- Nsubuga, A. M., Robbins, M. M., Roeder, A. D., Morin, P. A., Boesch, C. y Vigilant, L. (2004). Factors affecting the amount of genomic DNA extracted from ape faeces and the identification of an improved sample storage method. *Molecular Ecology*,

13, 2089–2094.

- Oklander, L. y Corach, D. (2013). Kinship and dispersal patterns in *Alouatta caraya* inhabiting continuous and fragmented habitats of Argentina. En L. K. Marsh y C. A. Chapmans (Eds.), *Primates in fragments: complexity and resilience* (pp. 399–412). New York: Springer.
- Oklander, L., Kowalewski, M. y Corach, D. (2010). Genetic consequences of habitat fragmentation in black-and-gold howler (*Alouatta caraya*) populations from Northern Argentina. *International Journal of Primatology*, 31, 813–832.
- Oklander, L. I., Zunino, G. E., Di Fiore, A. y Corach, D. (2007). Isolation, characterization and evaluation of 11 autosomal STRs suitable for population studies in black and gold howler monkeys *Alouatta caraya*. *Molecular Ecology Notes*, 7, 117–120.
- Olivieri, G. L., Sousa, V., Chikhi, L. y Radespiel, U. (2008). From genetic diversity and structure to conservation: genetic signature of recent population declines in three mouse lemur species (*Microcebus* spp.). *Biological Conservation*, 141, 1257–1271.
- Oropeza-Hernández, P. y Rendón-Hernández, E. (2012). *Programa de acción para la conservación de las especies: primates, mono araña (Ateles geoffroyi) y monos aulladores (Alouatta palliata, Alouatta pigra)*. México, D. F.: Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales /Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas.
- Peakall, R. y Smouse, P. E. (2012). GenA1Ex 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research an update. *Bioinformatics*, 28, 2537–2539.
- Piry, S., Luikart, G. y Cornuet, J. M. (1999). BOTTLENECK: a computer program for detecting recent reductions in the effective size using allele frequency data. *Journal of Heredity*, 90, 502–503.
- Pompanon, F., Bonin, A., Bellemain, E. y Taberlet, P. (2005). Genotyping errors: causes, consequences and solutions. *Nature Review Genetics*, 6, 847–846.
- Pope, T. R. (1992). The influence of dispersal patterns and mating system on genetic differentiation within and between populations of the red howler monkey (*Alouatta seniculus*). *Evolution*, 46, 1112–1128.

- Pope, T. R. (1996). Socioecology, population fragmentation, and patterns of genetic loss in endangered primates. En J. Avise y J. Hamricks (Eds.), *Conservation genetics: case histories from nature* (pp. 119–159). New York: Chapman and Hall.
- Pope, T. R. (1998a). Effects of demographic change on group kin structure and gene dynamics of populations of red howling monkeys. *Journal of Mammalogy*, 79, 692–712.
- Pope, T. R. (1998b). Genetic variation in remnant populations of the Woolly Spider Monkey (*Brachyteles arachnoides*). *International Journal of Primatology*, 19, 95–109.
- Ricker, M., López-Vega, E. y Mendoza-Márquez, P. (en prensa). Crecimiento a largo plazo, densidad de la madera, y masa foliar específica de 18 especies arbóreas en la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas (Veracruz, México). En: Reynoso V. H. y Coates R. (Eds.), *Avances y perspectivas en la investigación de bosques tropicales y sus alrededores: Los Tuxtlas*. México D.F.: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Roeder, A. D., Archer, F. I., Poiner, H. N. y Morin, P. A. (2004). A novel method for collection and preservation of faeces for genetic studies. *Molecular Ecology Notes*, 4, 761–764.
- Rousset, F. (2008). GENEPOP' 007: a complete re-implementation of the GENEPOP software for Windows and Linux. *Molecular Ecology Resources*, 8, 103–106.
- Ruiz-García, M., Escobar-Armel, P., Álvarez, D., Mudry, M., Ascunce, M., Gutiérrez-Espeleta, G., et al. (2007). Genetic variability in four *Alouatta* species measured by means of nine DNA microsatellite markers: genetic structure and recent bottlenecks. *Folia Primatologica*, 78, 73–87.
- Sampaio, I., Schneider, M. y Schneider, H. (1996). Taxonomy of the *Alouatta seniculus* group: biochemical and chromosome data. *Primates*, 37, 65–73.
- Schneider, H., Sampaio, M. I., Schneider, M. P., Ayres, J. M., Barroso, C. M., Hamel, A. R., et al. (1991). Coat color and biochemical variation in Amazonian wild populations of *Alouatta belzebul*. *American Journal of Physical Anthropology*, 85, 85–93.

- Semarnat, 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental - Especies nativas de México de flora y fauna silvestres - Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio - Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. 30 de diciembre de 2010, Segunda Sección, México.
- Szapkievich, V. B., Comas, C. I., Zunino, G. E. y Mudry, M. D. (1998). Análisis de variabilidad proteica en *Alouatta caraya* y *Cebus apella* (Primates: Platyrrhini). *Mastozoología Neotropical*, 5, 53–59.
- Van Belle, S., Estrada, A., Strier, K. B. y di Fiore, A. (2012). Genetic structure and kinship patterns in a population of black howler monkeys, *Alouatta pigra*, at palenque national park, Mexico. *American Journal of Primatology*, 74, 948–957.
- Van Oosterhout, C., Hutchinson, W. F., Wills, D. P. M. y Shipley, P. (2004). MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes*, 4, 535–538.
- Winkler, L. A., Zhang, X. C., Ferrell, R., Wagner, R., Dahl, J., Peter, G., et al. (2004). Geographic microsatellite variability in Central American howling monkeys. *International Journal of Primatology*, 25, 197–210.
- Zaldívar, M. E., Glander, K. E., Rocha, O., Aguilar, G., Vargas, E., Gutiérrez- Espeleta, G. A., et al. (2003). Genetic variation of mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*) from Costa Rica. *Biotropica*, 35, 375–381.
- Zar, J. (2010). *Biostatistical analysis*. New Jersey: Pearson Prentice Hall.



## *CAPÍTULO III*

## **Efecto del parentesco y disponibilidad de alimento en las asociaciones afiliativas y agonísticas de los jóvenes aulladores (*Alouatta palliata*) en Los Tuxtlas (Veracruz, México).**

### **Resumen**

La disponibilidad de alimento y el parentesco son dos factores importantes que afectan la conducta social de los primates. Se ha documentado que variaciones en la disponibilidad de alimento en el hábitat y el grado de parentesco entre los miembros del grupo, resultan en diferencias en las conductas afiliativas y agonísticas entre los individuos. En este estudio se investigó el efecto de la interacción de la disponibilidad de alimento y parentesco en las conductas sociales de individuos jóvenes en el mono aullador de manto (*Alouatta palliata*). Durante 15 meses, se registraron conductas afiliativas y agonísticas de infantes y juveniles de 2 grupos de monos aulladores en hábitat continuo (640 ha) y 3 grupos en fragmentos de selva (4, 42 y 93 ha). Para cada una de las conductas sociales se estimó el índice de asociación promedio con el programa *SOCPROG*. Se calculó un índice de alimento potencial disponible (PFAI) a partir de un censo de vegetación realizado en el ámbito hogareño de cada grupo. Se estimó el coeficiente de parentesco ( $R$ ) promedio con el programa *RELATEDNESS* para las siguientes categorías: todo el grupo, machos adultos, hembras adultas, jóvenes (juveniles, infantes y subadultos), y adultos (machos y hembras). Se realizó un análisis jerárquico con el Modelo Lineal Generalizado para determinar el efecto del parentesco y PFAI y su interacción, en las asociaciones afiliativas y agonísticas de infantes y juveniles. Las asociaciones formadas por infantes a través del juego social son afectadas por variaciones en el grado de parentesco y disponibilidad de alimento. En cambio, el grado de parentesco en el grupo influye únicamente en el índice de asociación por aproximación y conductas agonísticas de los individuos jóvenes. Las asociaciones afiliativas y agonísticas son afectadas por la disponibilidad de alimento en su hábitat. Los resultados confirman la importancia de ambos factores para el desarrollo de asociaciones en la edad temprana del individuo.

**Palabras clave:** conductas afiliativas; conductas agonísticas; disponibilidad de alimento; índice promedio de asociación; monos aulladores jóvenes; relaciones genéticas.

## Introducción

El grado de parentesco dentro de un grupo de primates está determinado principalmente por los patrones de dispersión (Di Fiore, 2009), que pueden ser de los siguientes tres tipos: 1) los machos emigran mientras que las hembras permanecen en el grupo (matrilocales); éste patrón es observado en lémures (*Eulemur fulvus rufus*: Silk, 2006; *Lemur catta*: Parga y Lessnau, 2008), cercopiteco verde (*Chlorocebus aethiops*: Silk, 2006), macacos (*Macaca mulatta* y *M. fuscata*: Cheney y Seyfarth, 1983), monos ardilla (*Saimiri boliviensis* y *S. sciureus*: Mitchell, 1994; Boinski et al., 2005; Silk, 2006) y monos capuchinos (*Cebus capucinus*: Fragaszy et al., 2004; Jack y Fedigan, 2004). 2) La dispersión es realizada por las hembras mientras que los machos son los que permanecen en el grupo (patrilocales); éste patrón es característico de varias especies del género *Ateles*, *Lagothrix* y *Brachyteles* (Di Fiore y Campbell, 2007), así como, del mono ardilla (*S. oerstedii*: Boinski et al., 2005), gorilas (*Gorilla gorilla*: Kapsalis, 2004), babuinos (*Papio cynocephalus hamadryas*: Silk, 2006), colobos (*Colobus badius temminckii*: Silk, 2006) y chimpancés (*Pan troglodytes*: Williams et al., 2002). 3) La dispersión es realizada tanto por hembras como por machos (dispersión bisexual); este patrón se ha observado en algunas especies de primates de nuevo y viejo mundo, tal es el caso de monos ardilla (*S. sciureus*: Boinski et al., 2005), monos aulladores (*Alouatta seniculus*: Rudran, 1979; *A. palliata*: Glander, 1992; *A. seniculus*: Crockett y Pope, 2002; *A. guariba*: Miranda et al., 2004) y colobos (*Procolobus verus*: Korstjens y Schippers, 2003).

Los patrones de dispersión antes mencionados resultan en diferencias en el grado de parentesco entre los miembros de un grupo. Por ejemplo, cuando las hembras se dispersan, los machos del grupo presenta un nivel de parentesco mayor en comparación con las hembras (Eriksson et al., 2006; Hammond et al., 2006; Di Fiore, 2009). En cambio, cuando las hembras permanecen en el grupo, las relaciones de parentesco entre ellas es alta en comparación con los machos (de Ruiter y Geffen, 1998; Nievergelt et al., 2000; Lawler et al., 2003).

Las relaciones de parentesco entre individuos es un factor importante que influye en la conducta social en los animales (Silk, 2006), tal como lo señala la teoría de selección de

parentesco. Esta teoría genera predicciones de cómo los individuos deben interactuar socialmente con sus conespecíficos, tomando en consideración el grado de parentesco que comparten entre ellos. Es de esperarse que los individuos incrementen su adecuación inclusiva, participando en conductas sociales que beneficien a individuos con los que tienen un alto grado de parentesco (Hamilton, 1964). Hipotéticamente, se presume que las conductas afiliativas se reparten entre individuos emparentados, mientras que en la emisión de conductas agonísticas se observa el patrón contrario (Gouzoules y Gouzoules, 1987; Strier, 2003). Este supuesto ha sido examinado en estudios recientes en primates no humanos, los cuales confirman que entre parientes predominan las conductas altruistas o cooperativas, de preferencia con sus parientes más cercanos que con los distantes o los no parientes; el patrón contrario parece ocurrir con respecto a las interacciones agonísticas (*M. mulatta*: Widdig et al., 2001; Widdig et al., 2002; *P. cynocephalus*: Silk et al., 2006; *Mandrillus sphinx*: Charpentier et al., 2007; *P. troglodytes*: Langergraber et al., 2007; *Cercopithecus solatus*: Charpentier et al., 2008; *C. capucinus*: Perry et al., 2008).

Los estudios primatológicos existentes sobre el parentesco se han enfocado en determinar cómo afectan las relaciones de parentesco en el patrón de las interacciones sociales. Sin embargo, se ha prestado escasa atención a los efectos que pueda tener el ambiente ecológico, en donde se desarrollan los individuos, sobre el tipo de interacciones sociales que ocurren entre familiares y no familiares. La información existente indica que, cuando la dispersión de individuos es limitada o los recursos son escasos y de baja calidad, los individuos emparentados presentan conductas competitivas, las cuales atentan contra su propia adecuación inclusiva (Bernstein, 1991; Griffin y West, 2002; West et al., 2002; Barrett y Henzi, 2006; Silk, 2006). Los recursos limitados como el alimento resultan en conductas competitivas entre todos los individuos (Colmenares, 2004), lo cual, favorece la aparición de un sistema en el que la fuerza y la dominancia subyacen a la obtención de recursos. Por otro lado, también se ha documentado que cuando los recursos se encuentran limitados, los individuos forman alianzas o asociaciones con parientes para defender y tener acceso al recurso limitado (Wrangham, 1980; van Schaik, 1989).



Los monos aulladores (*Alouatta spp.*) han estado expuestos a la extensa deforestación y fragmentación del hábitat por actividades humanas. Esta condición ha provocado una reducción en las oportunidades de dispersión para los miembros de los grupos de aulladores (Van Belle y Estrada, 2006; Arroyo-Rodríguez et al., 2008; Fortes y Bicca-Marques, 2008; Améndola-Pimenta, 2009) y como consecuencia, se tiene la presencia de grupos de monos aulladores formados por individuos cercanamente emparentados (Oklander et al., 2010; Oklander y Corach, 2013). Esta situación ha motivado la realización de estudios en los que se determina el parentesco a través de técnicas de genética molecular y se evalúa su efecto en la conducta social de monos aulladores adultos (*A. pigra*: Van Belle et al., 2014; *A. palliata*: Milton et al., 2016). En el caso de individuos jóvenes, existen estudios en los cuales el parentesco no es determinado por medio de técnicas de genética molecular pero documentan que algunas hembras son cooperativas y ayudan directamente a infantes emparentados (*A. palliata*: Clarke et al., 1998); los machos adultos forman asociaciones con otros machos adultos o jóvenes con quienes tienen una relación de parentesco (hijo o hermano) (*A. seniculus*: Crockett y Pope, 2002; *A. palliata*: Duarte Días y Rodríguez-Luna, 2003); y machos adultos agreden a aquellos juveniles con los que no están emparentados (*A. palliata*: Glander, 1992). Sin embargo, se desconoce cómo influyen las condiciones ecológicas en las interacciones sociales entre parientes y no parientes en las primeras etapas de vida de los monos aulladores de manto (*A. palliata*).

Con el objetivo de generar información sobre el impacto del ambiente en las interacciones sociales de los individuos jóvenes con parientes y no parientes, en este estudio se analizó la interacción de dos variables: disponibilidad de alimento y parentesco. Las relaciones genéticas se determinaron en los grupos de monos aulladores de manto en hábitat continuo y fragmentos de selva, a través de técnicas de genética molecular. Además, se consideró la disponibilidad de alimento como una variable ecológica que refleja las condiciones en las cuales se desarrollan los individuos jóvenes aulladores (*A. palliata*). La hipótesis general es que la disponibilidad de alimento afectará las conductas sociales de los individuos jóvenes en grupos formados por parientes y no parientes. Las predicciones relacionadas con la hipótesis son las siguientes:

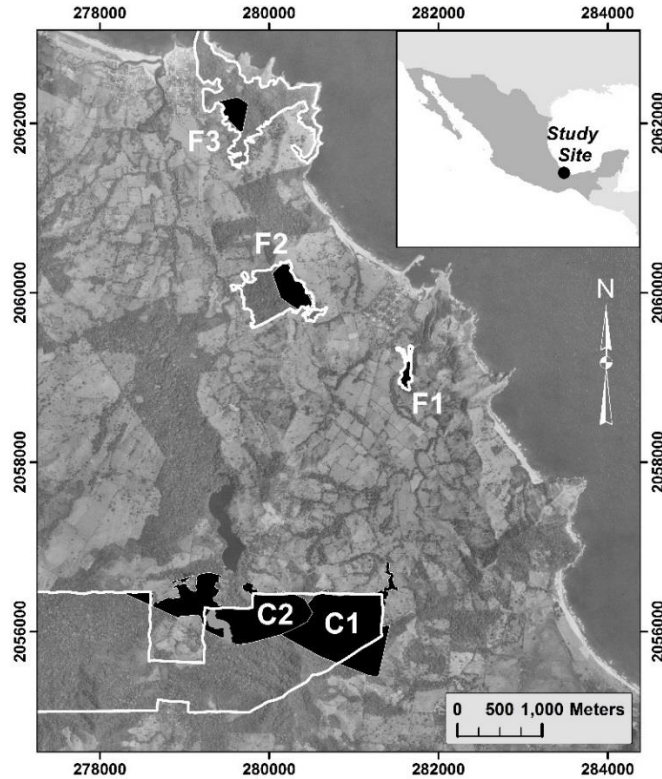
1. Considerando la teoría de selección de parentesco, se espera que los individuos jóvenes presentarán más asociaciones afiliativas y menos agonísticas a medida que aumenta el parentesco en el grupo.
2. Si los recursos limitados fomentan conductas competitivas entre individuos, se espera que, en condiciones de baja disponibilidad de alimento, los individuos jóvenes formarán asociaciones agonísticas en grupos formados por parientes y no parientes.
3. Si la escases de alimento fomenta asociaciones entre parientes para defender o tener acceso al recurso, es de esperarse que en condiciones de baja disponibilidad de alimento, los juveniles presentarán más asociaciones afiliativas, a medida que se incrementa el parentesco en el grupo.

## **Métodos**

### *Sitio de estudio*

El presente estudio se llevó a cabo en un hábitat continuo y tres fragmentos de selva que se encuentran en la Reserva de la Biosfera “Los Tuxtlas” al sureste de Veracruz ( $18^{\circ}42' - 18^{\circ}15' \text{ N}$  y  $95^{\circ}17' - 94^{\circ}40' \text{ O}$ ). El hábitat continuo se localiza en la selva protegida de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” del Instituto de Biología de la UNAM ( $18^{\circ}34' - 18^{\circ}46' \text{ N}$  y  $95^{\circ}04' - 95^{\circ}09' \text{ O}$ ). Este sitio cubre una superficie total de 640 ha y forma parte del área de selva del volcán San Martín Tuxtla (Fig. 1). En relación a los 3 fragmentos de selva, el primer fragmento de selva (F<sub>1</sub>) tiene un área de 4 ha ( $18^{\circ}36' \text{ N}$  y  $95^{\circ}04' \text{ O}$ ) y el segundo fragmento (F<sub>2</sub>) de 42 ha ( $18^{\circ}37' \text{ N}$  y  $95^{\circ}05' \text{ O}$ ), los cuales se ubican en los terrenos del ejido Balzapote. El tercer fragmento (F<sub>3</sub>) de selva de 93 ha ( $18^{\circ}38' \text{ N}$  y  $95^{\circ}05' \text{ O}$ ) se ubica en el Cerro del Borrego en el ejido de Monte Pio (Fig. 1). La distancia promedio entre fragmentos es de 2 km, y de los fragmentos con el hábitat continuo es de 3.7 km. La vegetación dominante en el área es selva alta perennifolia, aunque en el caso de las áreas fragmentadas presentan un alto grado de perturbación encontrándose vegetación secundaria (Ibarra-Manríquez et al., 1997). El clima es cálido y húmedo con temperatura promedio anual de  $24.1^{\circ} \text{ C}$  y precipitación promedio anual de 4,201 mm; marzo (92 mm) y abril (77 mm) son los meses

más secos, y la época de lluvia comprende de junio a febrero (Gutiérrez-García y Ricker, 2011).



**Figura 1. Ubicación geográfica del sitio de estudio.** En el mapa se muestra la ubicación del hábitat continuo y los tres fragmentos de selva delimitados por los polígonos blancos. El área oscura que se encuentra dentro de cada polígono es el ámbito hogareño de cada grupo. C1: grupo 1 del hábitat continuo. C2: grupo 2 del hábitat continuo. F1: fragmento de 4 ha. F2: fragmento de 42 ha. F3: fragmento de 93 ha.

### *Sujetos de estudio*

Se observaron infantes y juveniles de 2 grupos de monos aulladores en hábitat continuo (C1 y C2) y de tres grupos en distintos fragmentos de selva cada uno (GF1: grupo del fragmento de 4 ha, GF2: grupo del fragmento de 42 ha, y GF3: grupo del fragmento de 93 ha) (Fig.1). En el hábitat continuo se observaron 5 y 7 individuos jóvenes del grupo 1 (C1) y 2 (C2), respectivamente. En el caso de los fragmentos de selva, se observaron 6, 8 y 10 individuos jóvenes de los grupos GF1, GF2 y GF3, respectivamente. El Cuadro 1 muestra el tamaño y la composición de cada grupo. Cada uno de los miembros del grupo se identificó por edad (adultos, sub adultos, juveniles e infantes) siguiendo la clasificación de Balcells y

Baró (2009); sexo (macho y hembra) para el caso de los adultos ya que en los individuos jóvenes es difícil detectarlo a simple vista; y características físicas tales como, tamaño, coloraciones rubias en diferentes partes del cuerpo (cola y patas) y cicatrices faciales.

**Cuadro 1.** Tamaño y composición de las tropas de monos aulladores del hábitat continuo y fragmentos de selva.

	Hábitat continuo		Fragmentos de selva		
	C1	C2	GF1	GF2	GF3
MA	6 (5)	4 (3)	3 (3)	7 (3)	6 (3)
HA	4 (2)	5 (3)	3 (3)	6 (3)	6 (2)
SA	0	0	0	3	3 (2)
J	1 (1)	4 (3)	2 (1)	4 (3)	6 (2)
I	4 (2)	3 (1)	4 (2)	4 (2)	4 (2)
<b>Total</b>	<b>15 (10)</b>	<b>16 (10)</b>	<b>12 (9)</b>	<b>24 (11)</b>	<b>25 (11)</b>

El cuadro indica la totalidad de individuos observados en los grupos durante todo el periodo de muestreo. MA= Macho adulto. HA= Hembra adulta. SA= sub adulto. J= Juvenil. I= infante. C1= grupo 1 del hábitat continuo. C2= grupo 2 del hábitat continuo. GF1= grupo del hábitat fragmentado de 4 ha. GF2= grupo del hábitat fragmentado de 42 ha. GF3= grupo del hábitat fragmentado de 93 ha. En paréntesis se indican el número de individuos genotipificados, que se incluyeron en el análisis de parentesco.

### *Colecta de datos conductuales*

Las observaciones conductuales se realizaron durante los periodos de marzo a octubre de 2009, abril a noviembre de 2010, y mayo 2011. En cada uno de los meses de observación se siguieron de manera alternada a dos grupos de monos aulladores, uno en hábitat continuo y otro en fragmentos de selva. Cada grupo se siguió durante 5 días consecutivos por mes, y en un horario de 0700 a 1600 h. El método para registrar las interacciones sociales de infantes y juveniles, fue el muestreo focal (Altmann, 1974) por periodos de 15 minutos. En cada periodo de muestreo focal se registró la ocurrencia y/o duración de las conductas afiliativas y agonísticas, emitidas y recibidas por el individuo joven seleccionado, junto con la identidad del compañero participante en la interacción.

Las conductas afiliativas que se consideraron fueron aproximación (menos de 1 m de distancia entre individuos), contacto social (tocar y abrazo), juego social y acicalamiento.

Las conductas agonísticas consistieron en pelea, desplazamiento, persecución y golpe. La observación de los individuos jóvenes de cada grupo se realizó de manera aleatoria. En los casos en que el individuo focal desaparecía de la vista del observador, el muestreo focal se interrumpía y se reanudaba cuando el individuo era encontrado en un periodo no mayor a 5 min, ya que de lo contrario se suspendía el focal.

### *Índice de alimento potencial disponible*

El alimento potencial disponible para los monos aulladores se estimó a partir de la generación de un Índice de Alimento Potencial Disponible para cada uno de los sitios de estudio. Los pasos que se realizaron para generar este índice fueron los siguientes: 1) se realizó un censo de vegetación siguiendo el protocolo de Gentry (1982). Este protocolo consistió en trazar de manera aleatoria 10 transectos lineales de 50 x 2 m (1,000 m<sup>2</sup> de área total muestreada) dentro del ámbito hogareño de cada grupo (Fig. 1). En cada transecto se registraron todos los árboles con un diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor o igual a 10 cm (Ganzhorn et al., 2011); cada árbol registrado se identificó *in situ* a nivel de especie considerando la lista florística de Ibarra-Manríquez y Sinaca Colín (1997). Los nombres de las especies se corroboraron utilizando la base de datos “Tropicos” del Jardín Botánico de Missouri ([www.tropicos.org](http://www.tropicos.org)). 2) Una vez obtenido el listado de las especies registradas a partir del censo de vegetación, se identificaron aquellas especies de árboles que son alimento potencial para los monos aulladores. Para ello, se consultaron diferentes estudios que documentan las especies de árboles que forman parte de la dieta de los monos aulladores dentro del área de estudio (Estrada, 1984; Estrada et al., 1999; Juan et al., 1999; González-Picazo et al., 2001; Asensio et al., 2007; Cristóbal-Azkarate y Arroyo-Rodríguez, 2007; Dunn et al., 2009; Dunn et al., 2010). 3) Las especies de alimento identificadas se utilizaron para estimar tres diferentes indicadores de disponibilidad de alimento tales como el área basal total (m<sup>2</sup>), índice de diversidad de Shannon-Wiener, y la abundancia de árboles de talla mediana y grandes (DAP  $\geq 30$ ). 4) Los indicadores antes mencionados se utilizaron para generar una sola variable que refleje el alimento disponible en cada sitio de estudio, que en este caso fue el Índice de Alimento Potencial Disponible (PFAI, por sus siglas en

ingles). Este índice se calculó a través de la siguiente fórmula:  $PFAI = \frac{e_{SW} + e_{abun} + e_{ab}}{3}$  donde  $e_{SW}$ ,  $e_{abun}$  y  $e_{ab}$  son los valores normalizados del índice de diversidad de Shannon-Wiener, la abundancia de árboles de alimento grandes y medianos, y el área basal, respectivamente. La normalización de cada variable se realizó a través de la siguiente fórmula:  $e_i = \frac{e_i - E_{min}}{E_{max} - E_{min}}$ , donde  $e_i$  es la variable a normalizar, y  $E_{min}$  and  $E_{max}$  son los valores máximos y mínimos, respectivamente, de la variable (Mohamad y Usman, 2013).

La normalización transforma los valores de las variables, que tienen diferentes escalas, en una variable que toma valores entre cero y uno. Los valores cercanos a cero indican pocos árboles grandes y medianos, menor área basal y baja diversidad de especies que son fuente de alimento para los monos aulladores. Los valores próximos a 1 indican una mayor abundancia de árboles grandes y medianos, mayor área basal, y una alta diversidad de especies de alimento para los monos aulladores (Cuadro 2).

**Cuadro 2.** Índice de alimento potencial disponible (PFAI) en cada uno de los sitios de estudio.

Grupo	PFAI
Hábitat continuo	
C1	0.92
C2	0.96
Fragmentos de selva	
F1	0.36
F2	0.52
F3	0.25

C1: hábitat continuo 1; C2: hábitat continuo 2. F1: fragmento de 4 ha; F2: fragmento de 42 ha; F3: fragmento de 93 ha

### Análisis

#### Probabilidad de identidad

El programa GenAIEx v6.5 (Peakall y Smouse, 2012) fue utilizado para estimar la probabilidad de identidad (PI: probabilidad de que dos individuos elegidos al azar dentro de una población compartan el mismo genotipo). Este parámetro permite determinar el poder del conjunto de microsatélites analizados para distinguir genotipos individuales.

### Parentesco

El coeficiente de parentesco ( $R$ ) promedio se estimó con el programa *RELATEDNESS* 5.0.8 (Queller y Goodnight, 1989), considerando 8 loci polimórficos (Véase metodología Capítulo 2) y aquellos individuos que fueron genotipificados (Cuadro 1) en por lo menos tres loci (Queller y Goodnight, 1989). En cada grupo, los valores de  $R$  promedio fueron calculados para las siguientes categorías: machos adultos, hembras adultas, jóvenes (juveniles, infantes y subadultos), adultos (machos y hembras) y todo el grupo. El valor de  $R$  varía entre  $-1$  a  $+1$ , siendo que los valores positivos indican que dos individuos comparten más alelos que el promedio y los valores negativos señalan que dos individuos comparten menos alelos que el promedio de la población. Para éste análisis, se asignó el mismo peso a cada individuo y se corrigió para el sesgo de frecuencias por grupos. El error estándar fue estimado por medio del método Jackknife con 1000 réplicas entre los loci.

Para verificar si los loci de microsatélites usados presentan herencia mendeliana y si el coeficiente de parentesco ( $R$ ) proporciona una estimación confiable de la relación genética entre individuos, se calculó el valor de “ $R$ ” para 7 pares de individuos con un parentesco ya conocido, es decir entre madre e hijo. Las hembras y sus crías fueron previamente identificadas en cada uno de los grupos estudiados. El valor de “ $R$ ” obtenido para este par de individuos se comparó con el valor de “ $R$ ” esperado (madre-hijo=  $r \approx 0.5$ ).

### Conducta social

El índice de asociación promedio de las conductas de acicalamiento, juego social, contacto social, aproximación y agonísticas, se estimó con el objetivo de analizar el efecto del parentesco y del PFAI en las asociaciones de los individuos jóvenes aulladores. Este parámetro sociométrico mide el grado de asociación de los individuos jóvenes con los miembros de su grupo en cada una de las conductas sociales. La asociación promedio se calculó a partir de la construcción de 5 matrices de asociación (una matriz por conducta) con el índice de “Half-Weight” (Cairns y Schwager, 1987) y utilizando el programa SOCPROG 2.4 (Whitehead, 2009). La tasa (frecuencia/hora focal/número de individuos del grupo) de cada una de las conductas sociales fue utilizada para construir dichas matrices.

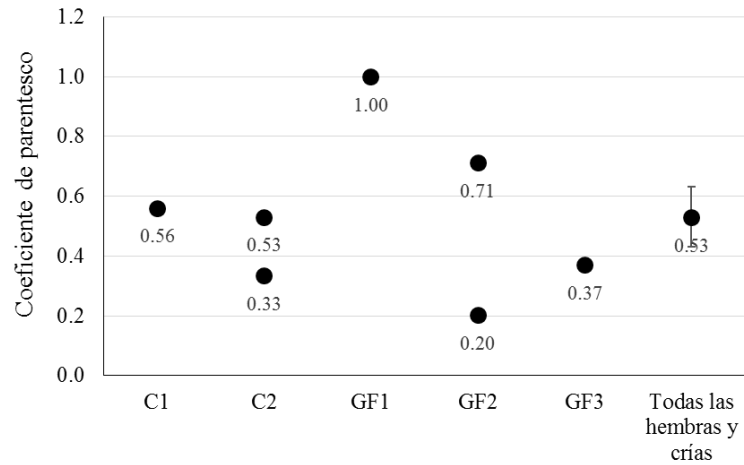
Se realizó un análisis jerárquico con el Modelo lineal Generalizado (GLM, por sus siglas en inglés) para determinar el efecto del parentesco y PFAI en la asociación promedio de las conductas sociales de infantes y juveniles. Para éste análisis, la variable parentesco está constituida por el valor del coeficiente de parentesco grupal o total, calculado para cada grupo (Fig. 3). Dicho valor fue utilizado debido a que no todos los individuos que interactuaron con los infantes y juveniles fueron genotipificados.

El análisis jerárquico consistió en la construcción de tres modelos ingresando las variables independientes de la siguiente forma: 1) parentesco, 2) parentesco y PFAI; y 3) Parentesco, PFAI y Parentesco\*PFAI (interacción de las variables). Se utilizó el Criterio de Información de Akaike (AIC) para identificar el mejor modelo para cada conducta social. El mejor modelo es aquel que presenta un valor menor de AIC. En el caso de que el mejor modelo sea el 2 o 3, las gráficas correspondientes presentarán los residuales. Estos análisis estadísticos se realizaron en el programa IBM SPSS Statistics 20. Por último, se utilizó el método de Bauer y Curran (2005) para graficar y analizar los efectos de la interacción de las variables (Parentesco\*PFAI) que resultaran significativas de los análisis del GLM.

## **Resultados**

El análisis de los 8 microsatélites polimórficos analizados en este estudio proporcionó una probabilidad de identidad (PI) de 0.02. Con este conjunto de microsatélites, se obtuvo un coeficiente de parentesco promedio entre las 7 hembras y sus crías de 0.53 (intervalo: entre 0.2 y 1, Figura 2). Dicho valor es similar al valor de “R” teórico esperado entre una madre y su cría ( $r = 0.5$ ).





**Figura 2.** Valor del coeficiente de parentesco ( $R$ ) entre las hembras y sus crías. Cada círculo representa el valor de “ $R$ ” para un par de individuos (madre-hijo) pertenecientes al grupo 1 ( $C_1$ ) y 2 ( $C_2$ ) del hábitat continuo, y a los fragmentos de 4 ha ( $GF_1$ ), 40 ha ( $GF_2$ ) y 93 ha ( $GF_3$ ). Por lo anterior, en  $C_1$ ,  $GF_1$  y  $GF_3$  se muestra el valor de  $R$  de una hembra con su cría, mientras que en  $C_2$  y  $GF_2$  se muestra los valores de “ $R$ ” correspondientes a dos hembras con sus respectivas crías. La categoría “todas las hembras y crías”, representa el promedio de “ $R$ ” considerando las 7 hembras con sus crías de todos los grupos.

La Figura 3 muestra los valores del coeficiente de parentesco ( $R$ ) promedio estimado para cada grupo, y clases de edad/sexo dentro de cada grupo. De manera descriptiva, el valor de  $R$  promedio total varía entre grupos, resultando en valores positivos en los grupos  $C_1$  ( $0.08 \pm 0.18$ , Fig. 3a),  $GF_2$  ( $0.15 \pm 0.17$ , Fig. 3d) y  $GF_3$  ( $0.02 \pm 0.32$ , Fig. 3e) y valores negativos en los grupos  $C_2$  ( $-0.11 \pm 0.15$ , Fig. 3b) y  $F_1$  ( $-0.15 \pm 0.18$ , Fig. 3c).

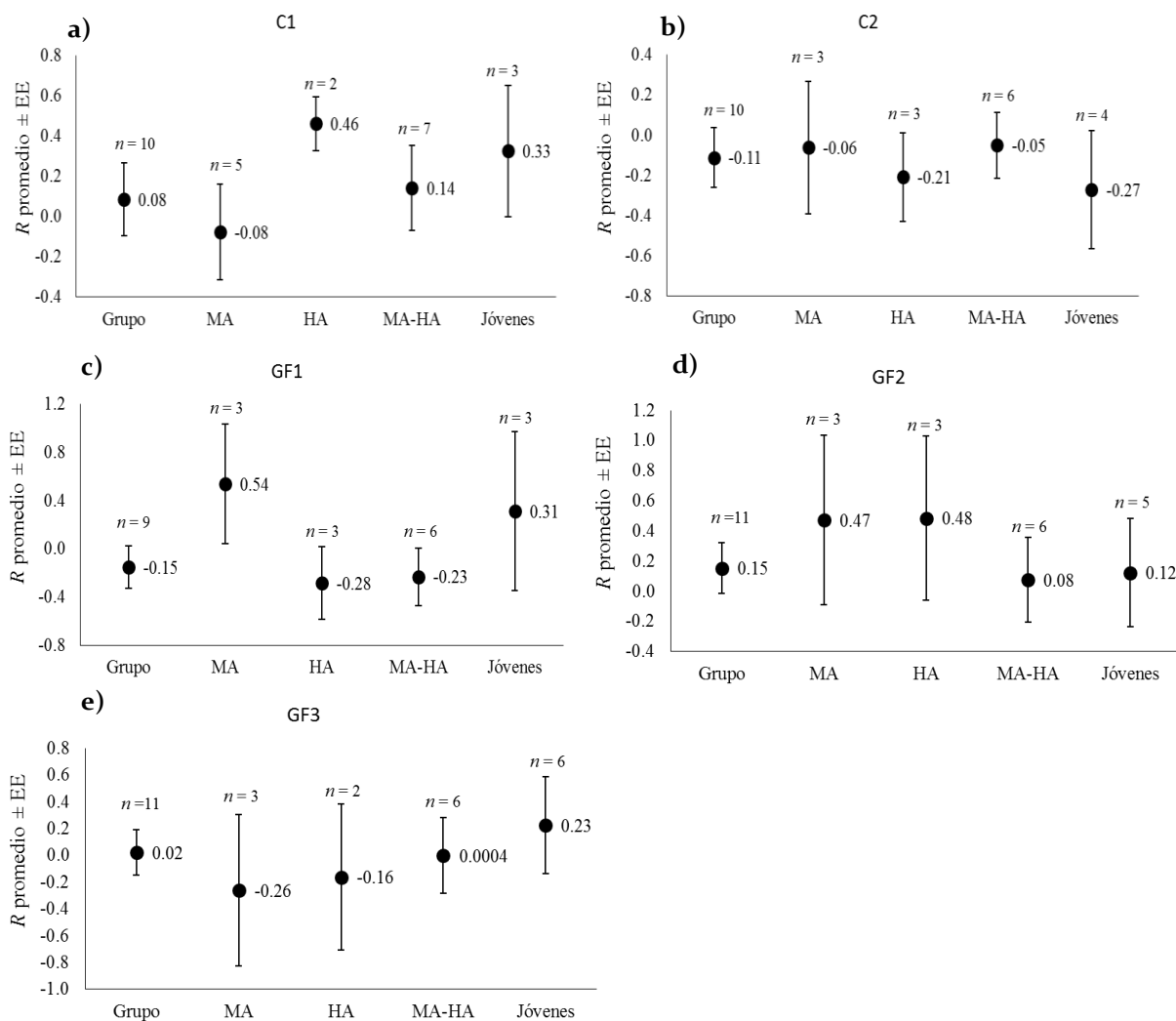
En el grupo  $C_1$  (Fig. 3a), los machos adultos presentaron un valor de  $R$  promedio de  $-0.08$  ( $\pm 0.24$ ), el cual es bajo en comparación con el  $0.46$  ( $\pm 0.13$ ) de las hembras adultas, el de  $0.33$  ( $\pm 0.33$ ) de individuos jóvenes y el de  $0.14$  ( $\pm 0.21$ ) de los machos con hembras adultas.

En el grupo  $C_2$  (Fig. 3b), todas las categorías de edad/sexo presentaron valores de  $R$  negativos; el valor de  $R$  promedio entre machos adultos es de  $-0.06$  ( $\pm 0.33$ ), entre hembras adultas de  $-0.21$  ( $\pm 0.22$ ), entre jóvenes de  $-0.27$  ( $\pm 0.30$ ), y entre machos y hembras adultos de  $-0.05$  ( $\pm 0.16$ ).

En el grupo  $GF_1$  (Fig. 3c), el valor de  $R$  promedio entre machos es de  $0.54$  ( $\pm 0.50$ ) y entre individuos jóvenes es de  $0.31$  ( $\pm 0.66$ ). Dichos valores de  $R$  son altos en comparación con el valor de  $R$  entre las hembras adultas que es de  $-0.28$  ( $\pm 0.30$ ) y entre machos con hembras adultas de  $-0.23$  ( $\pm 0.24$ ).

En el grupo **GF2** (Fig. 3d), todas las categorías de edad/sexo presentaron valores de  $R$  positivos; el valor de  $R$  entre machos adultos es de  $0.47 (\pm 0.56)$ , entre hembras adultas es de  $0.48 (\pm 0.54)$ , entre machos y hembras adultas es de  $0.08 (\pm 0.28)$ , y entre jóvenes es de  $0.12 (\pm 0.36)$ .

En el grupo **GF3** (Fig. 3e), el valor de  $R$  promedio de machos adultos es de  $-0.26 (\pm 1.17)$ , hembras adultas de  $-0.16 (\pm 0.56)$ , y de machos con hembras adultas de  $0.0004 (\pm 0.58)$ . Dichos valores de  $R$  son bajos en comparación con el valor de  $R$  promedio de los individuos jóvenes que es de  $0.23 (\pm 0.38)$ .



**Figura 3.** Coeficiente de parentesco promedio ( $R$ ) junto con el error estándar (EE), para cada categoría de edad/sexo en cada grupo y para los distintos grupos: continuo 1 (a), continuo 2 (b), GF1 (c), GF2 (d) y GF3 (e).

*Factores que influyen en la asociación agonística*

El Cuadro 3 muestra los resultados del análisis de jerarquías del GLM para las asociaciones agonísticas de infantes y juveniles. El mejor modelo que explicó la asociación promedio de agonismo en infantes, fue el modelo 2 que incluye los efectos de parentesco y PFAI, mientras que para juveniles es el modelo 1 compuesto únicamente por el efecto del parentesco. El valor de asociación promedio agonística de infantes se incrementa significativamente a medida que aumenta el parentesco ( $\chi^2$  de Wald = 5.83,  $df = 1$ ,  $P = 0.016$ , Fig. 4a) y PFAI ( $\chi^2$  de Wald = 15.83,  $df = 1$ ,  $P < 0.001$ , Fig. 4b). En cambio, el valor de asociación promedio agonística de juveniles disminuye significativamente a medida que se incrementa el parentesco ( $\chi^2$  de Wald = 3.70,  $df = 1$ ,  $P = 0.05$ , Fig. 5).

**Cuadro 3.** Análisis jerárquico del Modelo lineal Generalizado (GLM) para identificar el mejor modelo para la asociación promedio agonística de infantes y juveniles.

	<i>Asociación promedio-Agonística</i>								
	<i>Modelo 1</i>			<i>Modelo 2</i>			<i>Modelo 3</i>		
	<i>b</i>	<i>EE</i>	<i>AIC</i>	<i>b</i>	<i>EE</i>	<i>AIC</i>	<i>b</i>	<i>EE</i>	<i>AIC</i>
<b><i>Infantes</i></b>									
Parentesco	0.01	0.08	-41.81	0.14*	0.06	<b>-48.95</b>	0.14*	0.06	<b>-48.95</b>
PFAI				0.05*	0.01		0.05*	0.01	
Parentesco*PFAI							ne	ne	
<b><i>Juveniles</i></b>									
Parentesco	-0.25*	0.13	<b>-45.18</b>	-0.28*	0.14	<b>-43.53</b>	-0.28	0.14	<b>-43.53</b>
PFAI				-0.02	0.03		-0.02	0.03	
Parentesco*PFAI							ne	ne	

AIC: Criterio de información de Akaike

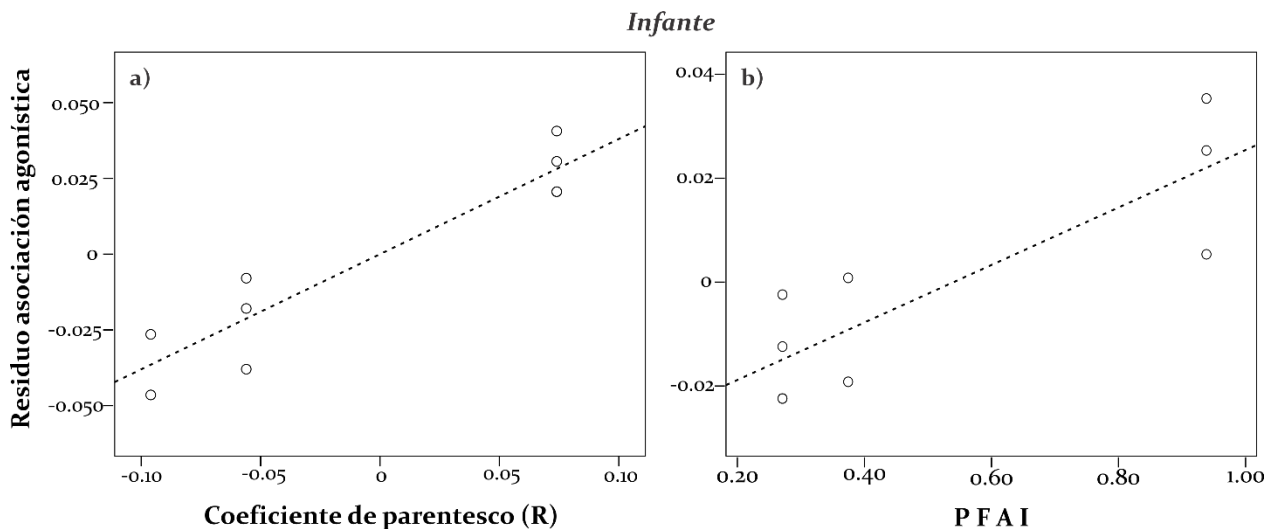
El valor de AIC correspondiente al de mayor información entre modelos se indica con negritas

b: valor de la pendiente de regresión.

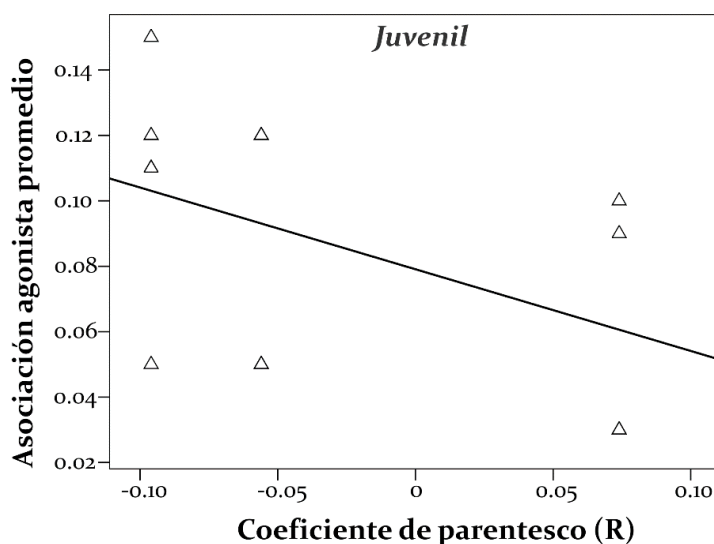
EE: Error estándar

\*Efecto significativo a  $P \leq 0.05$

“ne”: valor no estimado por el programa SPSS.



**Figura 4.** Relación de la asociación agonística de infantes con el coeficiente de parentesco (a) y con PFAI (b).



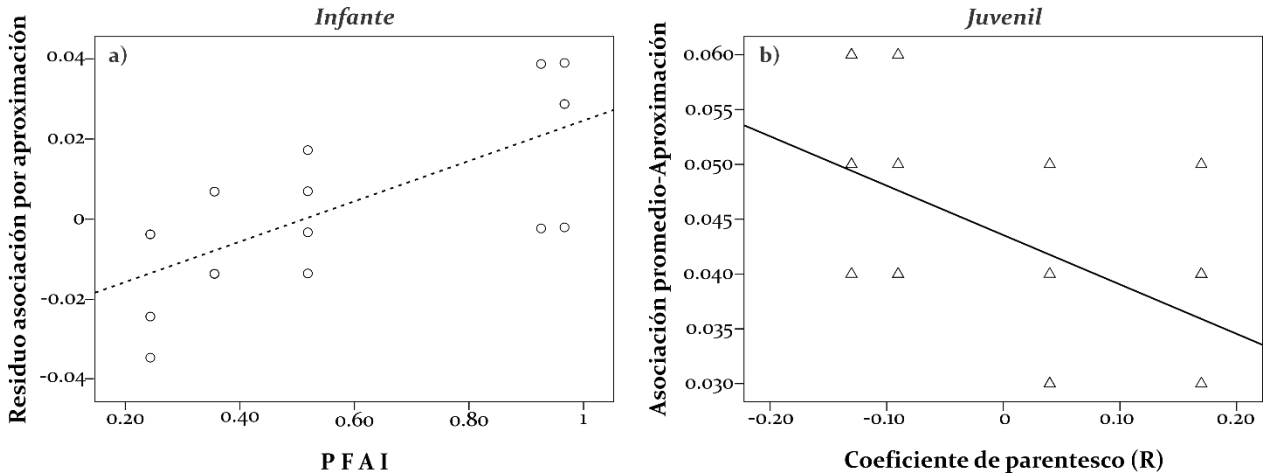
**Figura 5.** Relación de la asociación agonística promedio de juveniles con el coeficiente de parentesco del grupo.

*Factores que influyen en las asociaciones afiliativas*

Aproximarse

El modelo 2 que incluye el efecto de parentesco y PFAI, fue el mejor modelo que explica la asociación promedio por aproximación en infantes (cuadro 4). De las dos variables, únicamente PFAI afectó significativamente este tipo de asociación, es decir, el valor de asociación promedio por aproximación en infantes se incrementa

significativamente a medida que se incrementa los valores de PFAI ( $\chi^2$  de Wald = 25.62,  $df = 1$ ,  $P < 0.001$ , Fig. 6a). Para los juveniles, el mejor modelo es aquel que tiene únicamente el efecto del parentesco (modelo 1, Cuadro 4), el cual indica que el valor de asociación promedio por aproximación disminuye significativamente a medida que se incrementa el parentesco ( $\chi^2$  de Wald = 6.53,  $df = 1$ ,  $P = 0.01$ ; Fig. 6b).



**Figura 6.** Relación de la asociación por aproximación de infantes con PFAI (a) y de juveniles con el coeficiente de parentesco (b)

**Cuadro 4.** Análisis jerárquico del Modelo lineal Generalizado (GLM) para identificar el mejor modelo para la asociación promedio por aproximación y acicalamiento de infantes y juveniles.

	Aproximarse									Acicalamiento								
	Modelo 1			Modelo 2			Modelo 3			Modelo 1			Modelo 2			Modelo 3		
	b	EE	AIC	b	EE	AIC	b	EE	AIC	b	EE	AIC	b	EE	AIC	b	EE	AIC
<b>Infantes</b>																		
Parentesco	-0.001	0.03	-118.50	0.001	0.02	<b>-133.93</b>	0.001	0.02		-0.17	0.10	-42.69	-0.06	0.06	<b>-56.50</b>	-0.71	0.05	
PFAI				0.05*	0.01		0.05*	0.01	-131.96				0.12*	0.02		0.14*	0.03	-55.94
Parentesco*PFAI							-0.02	0.11								0.47	0.38	
<b>Juveniles</b>																		
Parentesco	-0.05*	0.02	<b>-114.00</b>	-0.04*	0.02		-0.04*	0.02		-0.08	0.04	-34.82	-0.06	0.04	<b>-36.12</b>	-0.06	0.04	-36.12
PFAI				0.01	0.01	-112.34	0.02*	0.01	-113.98				-0.10*	0.05		-0.10*	0.05	
Parentesco*PFAI							0.256*	0.13								ne	ne	

AIC: Criterio de información de Akaike

El valor de AIC correspondiente al de mayor información entre modelos se indica con negritas

b: valor de la pendiente de regresión.

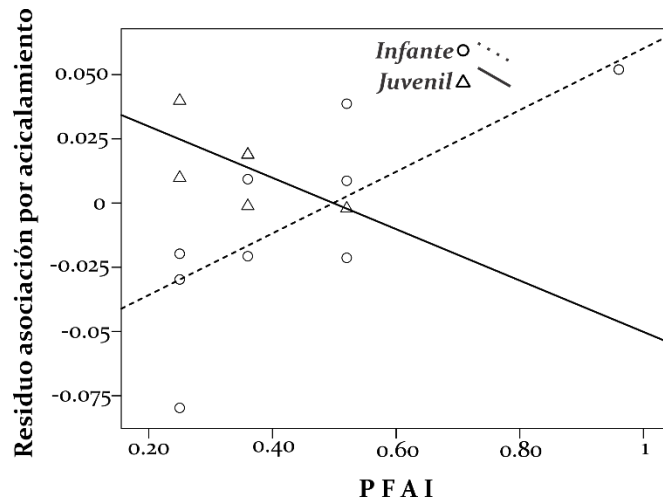
EE: Error estándar

\* Efecto significativo a  $P \leq 0.05$

“ne” valor no estimado por el programa SPSS.

### Acicalamiento

El modelo 2 que incluye los efectos de parentesco y PFAI fue el que mejor explica la asociación promedio por acicalamiento tanto para infantes como juveniles (Cuadro 4). El parentesco no afectó significativamente la asociación promedio por acicalamiento en infantes ( $\chi^2$  de Wald = 1.36 df = 1,  $P = 0.24$ ) y juveniles ( $\chi^2$  de Wald = 3.21, df = 1,  $P = 0.07$ ). Sin embargo, la variable PFAI afectó significativamente la asociación promedio de infantes ( $\chi^2$  de Wald = 30.87, df = 1,  $P < 0.001$ ) y juveniles ( $\chi^2$  de Wald = 4.23, df = 1,  $P = 0.04$ ). Las asociaciones que forman los infantes a través del acicalamiento se incrementan a medida que aumenta el PFAI (Fig. 7), mientras que en juveniles se observa el patrón contrario (Fig.7).

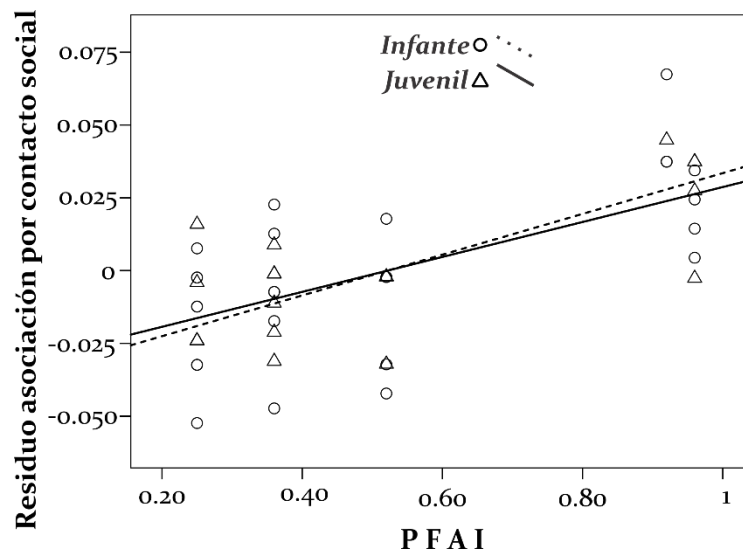


**Figura 7.** Relación de la asociación por acicalamiento con PFAI para infantes y juveniles.

### Contacto social

El mejor modelo que explica la asociación promedio por contacto social de infantes fue el modelo 2, el cual incluye las variables parentesco y PFAI. De las dos variables, únicamente PFAI afectó significativamente en este tipo de asociación ( $\chi^2$  de Wald = 20.84, df = 1,  $P < 0.001$ ) (Cuadro 5). Las asociaciones formadas por contacto social en infantes se incrementan a medida que aumenta el valor de PFAI (Fig.8). En el caso de los juveniles, el modelo 3 fue el que mejor explica este tipo de asociación. Este modelo incluye los efectos del parentesco, PFAI y la interacción de ambas variables (Cuadro 5), pero PFAI fue la única variable que afectó significativamente las asociaciones promedio por contacto social de los

juveniles ( $\chi^2$  de Wald = 13,56,  $df = 1$ ,  $P < 0.001$ ). Las asociaciones formadas por contacto social en juveniles se incrementan a medida que aumenta el valor de PFAI (Fig.8).



**Figura 8.** Relación de la asociación por contacto social de infantes y juveniles con el PFAI

### Juego social

El índice de asociación promedio por juego social en infantes está explicada por el modelo 3 que incluye los efectos del parentesco, PFAI y la interacción de ambos efectos (Cuadro 5). El PFAI y la interacción afectaron significativamente (PFAI:  $\chi^2$  de Wald = 10.91,  $df = 1$ ,  $P = 0.01$ ; interacción:  $\chi^2$  de Wald = 4.57,  $df = 1$ ,  $P = 0.03$ ) el índice de asociación promedio de juego social de infantes. Los resultados del Cuadro 5, indican un incremento significativo de este tipo de asociación a medida que aumenta PFAI (Fig. 9a). En cambio, considerando la interacción entre las variables PFAI y parentesco, los resultados indican que el índice de asociación por juego social en infantes se incrementa en grupos formados por parientes que con no parientes, y en un hábitat con alta disponibilidad de recursos (Fig.9b).

En juveniles, el coeficiente de parentesco no afecta significativamente el valor de asociación promedio por juego social ( $\chi^2$  de Wald = 0.008,  $df = 1$ ,  $P = 0.93$ ) a pesar de que ésta variable es parte del modelo 1 que mejor explica este tipo de asociación (Cuadro 5).



**Cuadro 5.** Análisis jerárquico del Modelo lineal Generalizado (GLM) para identificar el mejor modelo para la asociación promedio por contacto y juego social de infantes y juveniles

	Contacto social									Juego social								
	Modelo 1			Modelo 2			Modelo 3			Modelo 1			Modelo 2			Modelo 3		
	<i>b</i>	EE	AIC	<i>b</i>	EE	AIC	<i>b</i>	EE	AIC	<i>b</i>	EE	AIC	<i>b</i>	EE	AIC	<i>b</i>	EE	AIC
<b>Infantes</b>																		
Parentesco	-0.06	0.04	-110.59	-0.02	0.03	<b>-124.03</b>	-0.004	0.03		0.07	0.05	-70.05	0.05	0.04	-76.67	0.05	0.03	
PFAI				0.07*	0.01		0.07*	0.01	-123.64				0.06*	0.02		0.05*	0.02	<b>-78.66</b>
Parentesco*PFAI							0.16	0.12								0.38*	0.18	
<b>Juveniles</b>																		
Parentesco	-0.03	0.03	-92.70	0.001	0.03	<b>-98.16</b>	0.02	0.03		-0.004	0.04	<b>-87.82</b>	-0.00	0.04	-86.00	0.01	0.05	-84.68
PFAI				0.05*	0.01		0.06*	0.02	<b>-99.07</b>				0.01	0.02		0.02	0.03	
Parentesco*PFAI							0.22	0.12								0.26	0.32	

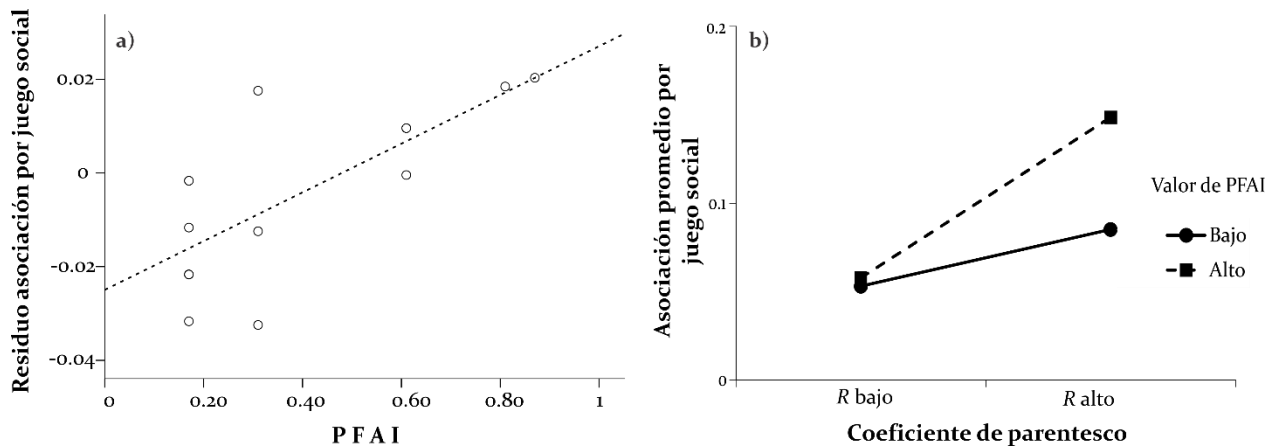
AIC: Criterio de información de Akaike

El valor de AIC correspondiente al de mayor información entre modelos se indica con negritas

*b*: valor de la pendiente de regresión.

EE: Error Estándar

\*Efecto significativo a  $P \leq 0.05$



**Figura 9.** Relación de la asociación por juego social de infantes con el PFAI (a), y con la interacción del coeficiente de parentesco y PFAI (b).

## Discusión

### Calidad de los datos genéticos

El conjunto de 8 microsatélites polimórficos analizados en este estudio proporciona una probabilidad de identidad (PI) de 0.02. Este valor indica que el 2% (1 individuo) de los 51 individuos analizados podrían compartir el mismo genotipo sin tener una relación de parentesco. Dicho valor de PI podría considerarse alto si es comparado con estudios en los cuales se han utilizado un número mayor de microsatélites polimórficos. Por ejemplo, Van Belle et al. (2012) reportaron un valor de PI de  $6.1 \times 10^{-13}$  al analizar 19 microsatélites polimórficos en 49 monos aulladores (*A. pigra*) del Parque Nacional Palenque en México. Baiz (2013) documentó un valor de PI de  $1.0 \times 10^{-14}$  para *A. pigra* y de  $3.1 \times 10^{-8}$  para *A. palliata* a partir del análisis de 22 microsatélites en 76 individuos de *A. pigra*, y 19 microsatélites en 140 individuos de *A. palliata*, de diferentes localidades de México y Guatemala.

A pesar de que el valor de PI es alto, es importante señalar que se encuentra cercano al rango sugerido por Waits et al. (2001) que es de 0.01-0.0001 para la identificación de individuos. El valor de PI obtenido puede ser resultado del número limitado de microsatélites polimórficos analizados así como la baja variabilidad genética (Mills et al., 2000) encontrada en los grupos de monos aulladores estudiados en este trabajo (Jasso-del Toro et al., 2016). Es posible disminuir el valor de PI incrementando el número de

microsatélites polimórficos o diseñar microsatélites específicos para la población de interés (Long et al., 2008).

Por otro lado, se calculó el coeficiente de parentesco ( $R$ ) entre hembras adultas y sus crías. El valor  $R$  promedio fue 0.53, similar al valor de  $R$  esperado ( $r = 0.5$ ) para ese par de individuos (madre-hijos). Este dato podría sugerir que la estimación del coeficiente de parentesco ( $R$ ) de Queller y Goodnight (1989) a partir de los 8 microsatélites utilizados en este estudio, proporciona información similar a lo que se esperaría teóricamente. Sin embargo, este resultado debe ser interpretado con precaución ya que también se encontró una alta variación en la estimación de  $R$  entre las hembras y sus crías de los diferentes grupos.

### Parentesco

Estudios realizados con monos aulladores (*Alouatta spp*) en fragmentos de selva, señalan que los individuos experimentan una limitada dispersión (Van Belle y Estrada, 2006; Arroyo-Rodríguez et al., 2008; Fortes y Bicca-Marques, 2008; Améndola-Pimenta, 2009; Oklander et al., 2010). La baja dispersión incrementa las relaciones genéticas entre los individuos, mientras que una alta dispersión reduce la probabilidad de que se encuentre a otros individuos con las mismas características genéticas (Hoelzer et al., 2004). Sin embargo, esta predicción no puede ser sustentada con los datos genéticos de este trabajo, ya que no todos los grupos de los fragmentos de selva tuvieron valores altos de  $R$  en comparación con los del hábitat continuo. No se detectó un patrón que permitiera identificar diferencias entre condiciones ecológicas. Estos resultados difieren a lo reportado por Oklander et al. (2010) quienes compararon las relaciones genéticas entre grupos de monos aulladores (*A. caraya*) en hábitat continuo y fragmentado. En dicho estudio se reportó que los grupos en hábitat continuo están formados por individuos no cercanamente emparentados. En cambio, los grupos en fragmentos de selva están constituidos por individuos emparentados. El grupo del fragmento 2 (GF2) fue el único que presentó un valor de  $R$  promedio alto, lo cual podría sugerir que los individuos que conforman este grupo se encuentran emparentados. Sin embargo, esta información sigue siendo limitada, y no

permite concluir si el grado de parentesco observado en los grupos es resultado de los cambios en las condiciones del hábitat. Por lo tanto, es necesario incrementar el tamaño de muestra que permitan identificar el papel del tipo de hábitat en las relaciones genéticas de los grupos de monos aulladores de manto.

Por otro lado, el coeficiente de parentesco calculado para cada categoría edad/sexo presentó cierta variación entre grupos, lo cual podría sugerir diferencias en los patrones de dispersión de cada tropa. Por ejemplo, los resultados genéticos indican que los machos y las hembras en el grupo C<sub>2</sub> y en el grupo GF<sub>3</sub> no se encuentran emparentados. Este resultado es de esperarse, ya que se ha documentado para *A. palliata* que individuos de ambos sexos emigran de su grupo natal en la etapa juvenil o subadulta (Glander, 1992) (Clarke y Glander, 2008). Este resultado también puede ser una consecuencia de la inmigración de múltiples individuos no emparentados a través del tiempo (Glander, 1992; Oklander et al., 2010).

Sin embargo, dicho patrón no es constante en todos los grupos de aulladores. Los resultados genéticos indican que el grupo GF<sub>2</sub> está constituido por hembras y machos cercanamente emparentados al nivel de padres-hijos o hermanos completos. El grupo C<sub>1</sub> está compuesto por hembras adultas emparentadas al nivel de madre-hija o hermanas completas, y por machos no emparentados; lo contrario ocurre en el grupo GF<sub>1</sub>. Estos resultados son similares a lo reportado en otros estudios con monos aulladores (Milton et al., 2009; Van Belle et al., 2012; Baiz, 2013), y apoyan lo ya documentado para *A. palliata* de que no todos los individuos del grupo se dispersan, sino que los grupos pueden estar conformados por individuos emparentados (Clarke y Glander, 2008; Nidiffer y Cortés-Ortiz, 2015; Milton et al., 2016). Por ejemplo, es posible encontrar grupos en donde el coeficiente de parentesco es alto entre hembras (Nidiffer y Cortés-Ortiz, 2015) mientras que en otros es entre machos (Milton et al., 2016).

Los resultados de este estudio podrían sugerir que los grupos de monos aulladores se encuentran formados tanto de parientes como no parientes. Las variaciones en las relaciones genéticas entre grupos podrían ser resultado de que cada grupo exhibe un patrón diferente de dispersión. En algunos grupos podría estar ocurriendo la dispersión bisexual

característica de *A. palliata* mientras que en otros grupos, las hembras o los machos son filopátricos. Además, no se descarta la posibilidad que las relaciones genéticas observadas en los grupos podría ser resultado de algunas estrategias que utilizan los individuos para permanecer con sus parientes tal como la dispersión de individuos emparentados o de la inmigración a grupos ya formados por parientes (Baiz, 2013). Es necesario realizar más estudios que permita identificar qué tipo de factores (ej. ecológicos, demográficos, sociales) pueden estar influyendo para que algunos individuos permanezcan en el grupo mientras que en otros emigren.

#### *Parentesco, alimento y las asociaciones de los individuos jóvenes.*

Las variaciones en las relaciones genéticas de cada grupo y variaciones en la disponibilidad de alimento en el ámbito hogareño de cada tropa, permiten analizar el efecto de ambas variables en las asociaciones de los individuos jóvenes. En las siguientes secciones se discute los resultados obtenidos en este estudio a partir del análisis de dichos parámetros. De manera general, los resultados indicaron que el parentesco y el índice de alimento potencial disponible (PFAI), juegan un papel importante en las asociaciones que forman los individuos jóvenes a través de interacciones afiliativas y agonísticas.

#### *Parentesco y asociaciones agonísticas*

Los resultados de este estudio indican que los juveniles interactuaron agonísticamente con menos compañeros cuando aumenta el grado de parentesco en el grupo. Resultados similares se han documentado en estudios realizados en monos aulladores (*A. pigra*: Van Belle et al., 2014), lémures (*L. catta*: Sbeglia et al., 2010) y cercopitecos (*C. solatus*: Charpentier et al., 2008), en los cuales reportan la existencia de interacciones agonísticas entre no parientes que entre parientes. Los resultados de este estudio podrían sugerir que la presencia de parientes en el grupo limita las interacciones agonísticas entre los juveniles y los miembros de su grupo. Este patrón es consistente con la teoría de selección de parentesco, ya que se espera que las interacciones agonísticas se

distribuyen entre individuos no emparentados obteniendo beneficios en su adecuación (Hamilton, 1964; Gouzoules y Gouzoules, 1987; Strier, 2003).

En cambio, el índice de asociación agonística en infantes se incrementa a medida que aumenta el parentesco en el grupo. Es decir, el número de individuos con los cuales se involucraron los infantes en las interacciones agonísticas aumenta cuando hay más parientes en el grupo. Este resultado no apoya la predicción de la teoría de selección de parentesco (Hamilton, 1964) sobre una reducción de agresiones entre individuos emparentados. Existen ciertos factores que podrían propiciar las agresiones entre parientes, por ejemplo, la dominancia, oportunidades de reproducción (Griffin y West, 2002; West et al., 2002), o incremento en la proximidad e interacciones sociales (Bernstein, 1991; Charpentier et al., 2008). Sin embargo, estos factores no apoyan de manera contundente los resultados obtenidos debido a que, las relaciones de dominancia no fueron determinadas en los grupos de monos aulladores estudiados. Las interacciones agonísticas no podrían ser resultado de una competencia para obtener oportunidades de reproducción, ya que los infantes no se encuentran en una edad reproductiva. Por último, la proximidad y el número de interacciones no apoyan los resultados obtenidos ya que en este estudio no se encontró una relación entre conductas afiliativas y parentesco en infantes.

Por lo tanto, el incremento en el índice de asociación agonística en infantes, cuando hay más parientes en el grupo, podría ser un reflejo de una falta de tolerancia entre parientes, tal como se ha documentado en otras especies de primates (ej. *C. capucinus*, *L. catta*) o mamíferos (ej. *Marmota flaviventris*, *Suricata suricatta*) (Smith, 2014). Sin embargo, es importante realizar un análisis a mayor detalle que permita determinar bajo qué contexto se están originando las interacciones agonísticas para conocer el porqué de la falta de tolerancia en grupos formados por parientes en esta etapa del individuo del mono aullador.

### *Parentesco y asociaciones afiliativas*

En este estudio se encontró que el índice de asociación por aproximación en juveniles disminuye a medida que aumenta el parentesco en el grupo. Es decir, el número de compañeros con los cuales se involucró el juvenil a través de aproximaciones disminuye

en grupos formados por parientes. Estos resultados no son consistentes con las predicciones de la teoría de selección de parentesco (Hamilton, 1964) que mencionan que, las conductas afiliativas predominarán entre individuos emparentados que entre no emparentados. Se ha documentado que la frecuente proximidad entre parientes origina a su vez más oportunidades de interacción agonística debido a una competencia por el mismo recurso (Bernstein, 1991; Bernstein et al., 1993). Bajo este contexto, en la etapa juvenil podría estar ocurriendo lo contrario, es decir en grupos formados por parientes, los individuos podrían estar reduciendo las interacciones por aproximación con otros compañeros para así evitar conflictos entre ellos. Este supuesto es apoyado con los resultados obtenidos en las asociaciones agonísticas ya que, los juveniles mostraron una disminución en este tipo de asociación en los grupos formados por parientes.

Los resultados de este estudio también revelan que el parentesco no influyó en el establecimiento de asociaciones afiliativas en infantes y juveniles (excepto aproximación). Este resultado es contrario a las predicciones planteadas en este trabajo así como a lo reportado en estudios en primates no humanos que demuestran que el grado de parentesco influye en las conductas afiliativas (ej. *P. cynocephalus*, *G. gorilla berengei*: Silk, 2009). Los datos de este estudio podrían sugerir que el parentesco no es un requisito en el establecimiento de interacciones afiliativas en infantes y juveniles, tal como ocurre en monos aulladores (*A. pigra*: Van Belle et al., 2014; *A. palliata*: Milton et al., 2016) y chimpancés (*P. troglodytes*: Langergraber et al., 2007). Sin embargo, esta ausencia del efecto del parentesco en las interacciones afiliativas podría también ser resultado por la falta de identificación de la relación específica de parentesco (ej. padre-hijo, hermanos, medios hermanos) entre las diadas involucradas en la interacción (Milton et al., 2016). Por ejemplo, estudios realizados en los lémures (*L. catta*: Taylor y Sussman, 1985) y monos capuchinos (*C. capucinus*: Perry et al., 2008), encontraron más conductas afiliativas (ej. acicalamiento, proximidad) entre parientes cercanos que entre no parientes o parientes distantes. En estos estudios estimaron un coeficiente de parentesco que determina la relación específica entre los individuos (madre-hija, hermanos, tíos-sobrinos, medios hermanos paternos). En cambio, en el presente trabajo se consideró un coeficiente de parentesco promedio a nivel

grupal. Esta situación podría limitar detectar el efecto de parentesco en las interacciones afiliativas. Es necesario realizar más estudios que permitan evaluar a fondo el papel que juega el parentesco en las interacciones afiliativas de infantes y juveniles en el mono aullador de manto.

*Parentesco y alimento en las asociaciones de los individuos jóvenes.*

En este estudio se encontró que la interacción de la variable parentesco y PFAI no afectó significativamente el índice de asociación agonística de los individuos jóvenes. Este resultado sugiere que la disponibilidad de alimento no influye en el número de individuos con los cuales los juveniles interactúan agonísticamente en grupos con parientes y no parientes. Por lo tanto, este resultado no permite sustentar la segunda predicción formulada en este estudio en la cual se estableció que, en condiciones de baja disponibilidad de alimento, los individuos jóvenes formarán asociaciones agonísticas en grupos formados por parientes y no parientes. Existe evidencia de que cuando los recursos son escasos y de baja calidad, los individuos emparentados presentan conductas competitivas reduciendo los beneficios obtenidos por actos altruistas (Bernstein, 1991; Griffin y West, 2002; West et al., 2002; Barrett y Henzi, 2006; Silk, 2006).

En cambio, la interacción de las variables parentesco y PFAI presentó un efecto significativo en las asociaciones formadas por juego social en infantes. Estos resultados indican que en condiciones de alta disponibilidad de recursos y un incremento en el grado de parentesco en el grupo, aumenta el número de individuos con los cuales juegan los infantes. Por lo tanto, estos datos sugieren que la presencia de parientes en el grupo y una alta disponibilidad de recursos, incrementa las oportunidades de juego social para infantes, lo cual podría favorecer el establecimiento de relaciones sociales y adquisición de experiencias útiles en la etapa adulta (Baldwin y Baldwin, 1974; Fairbanks, 2002).

Este resultado no puede sustentar la tercera predicción de este estudio en la cual se menciona que la escasez de alimento fomentará la formación de asociaciones entre parientes para defender o tener acceso al recurso. Lo anterior se debe a que el incremento en el índice de asociación de juego en grupos formados por parientes, es más notable en



condiciones con alta disponibilidad que con baja disponibilidad. Además, en la etapa infantil los individuos dependen de la madre para su alimentación (Balcells y Baró, 2009), por lo cual no se esperaría que los infantes interactúen con otros compañeros emparentados para defender o tener acceso al alimento limitado. Para apoyar la tercera predicción se esperaría que la interacción de parentesco y PFAI afectara significativamente el índice de asociación afiliativa principalmente de los juveniles, los cuales son independientes de la madre e incluyen en su dieta materia vegetal (Balcells y Baró, 2009). Es importante considerar que el coeficiente de parentesco utilizado en el análisis se encuentra a nivel de grupo debido al limitado número de individuos genotipificados. Este nivel de análisis proporciona un panorama general sobre las relaciones genéticas y su efecto en la conducta social de individuos jóvenes, pero también podría ser una limitante para identificar los efectos ecológicos (ej. disponibilidad alimento) en la conducta social regida por el parentesco. Es necesario realizar más estudios en los cuales se determine el grado de parentesco considerando todos los individuos que conforman el grupo. Así, en cada grupo se podrá identificar cuáles individuos están emparentados y cuáles no comparten una relación de parentesco para determinar si las asociaciones entre parientes y no parientes se modifican por diferencias en las condiciones del hábitat.

#### *Alimento y asociaciones afiliativas y agonísticas*

En el Capítulo I se documentó que la disponibilidad de alimento es un factor ecológico importante en el establecimiento de interacciones sociales de los individuos jóvenes. A diferencia del Capítulo 1, en este trabajo se evaluó el efecto de la interacción del PFAI y parentesco en el índice de asociación promedio en cada conducta social de infantes y juveniles. Para lo cual, se realizó un análisis con GLM considerando las variables parentesco, PFAI y la interacción de ambas variables. Los resultados de este estudio confirman que la variable PFAI es un factor importante para las interacciones sociales de infantes y juveniles. Los resultados obtenidos para infantes muestran un patrón similar a lo ya mencionado en el Capítulo 1. Un aumento en la disponibilidad de alimento incrementa el número de individuos con los cuales interactúan los infantes a través de conductas

afiliativas (aproximación, acicalamiento, contacto social y juego social) y agonísticas. En el caso de los juveniles, el número de individuos con los cuales interactúan a través de acicalamiento disminuye a medida que aumenta la disponibilidad de alimento, mientras que las asociaciones formadas por contacto social muestran el patrón contrario. Este resultado sugiere que los juveniles forman diferentes asociaciones afiliativas dependiendo la disponibilidad de alimento en su hábitat. Por ejemplo, bajo condiciones de alimento limitado, los juveniles podrían formar asociaciones por acicalamiento que probablemente les permita regular la tolerancia o facilitar el acceso a los recursos (Pastor-Nieto, 2001; Aureli et al., 2012), mientras que esta estrategia no es utilizada por los juveniles cuando hay alimento disponible. En cambio, asociaciones por contacto social podría estarse evitando bajo condiciones de pocos recursos, mientras que cuando hay alimento éste tipo de interacciones son favorecidas.

### **Agradecimientos**

Al Posgrado de Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, así como, al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el financiamiento de la beca doctoral. A The Animal Behavior Society, Sigma Xi, The American Society of Mammalogists - Latin American Student Field Research Award y al Instituto Nacional de Psiquiatría “Ramón de la Fuente Muñiz” por el financiamiento otorgado para el desarrollo de este proyecto. A Rosamond Coates por el apoyo logístico durante el periodo de colecta de datos en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas.

### **Referencias**

- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49, 227-265
- Améndola-Pimenta, M. (2009). *Estudio de la variabilidad genética en poblaciones de Alouatta pigra del estado de Campeche: implicaciones para la conservación* Xalapa, Veracruz. Tesis. Ecología y Manejo de Recursos Naturales, Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz.

- Arroyo-Rodríguez, V., Asensio, N. y Cristóbal-Azkarate, J. (2008). Demography, life history and migrations in a Mexican mantled howler group in a rainforest fragment. *American Journal of Primatology*, 70, 114-118
- Asensio, N., Cristóbal-Azkarate, J., Dias, P. A., Vea, J. J. y Rodríguez-Luna, E. (2007). Foraging habits of *Alouatta palliata mexicana* in three forest fragments. *Folia Primatologica*, 78, 141-153
- Aureli, F., Fraser, O. N., Schaffner, C. M. y Schino, G. (2012), The regulation of social relationships. En J. C. Mitani, J. Call, P. M. Kappeler, R. A. Palombit y J. B. Silks (Eds.), *The evolution of primate societies* (pp. 531-551). Chicago: The University of Chicago Press.
- Baiz, M. D. (2013). *Intragroup genetic relatedness in two howler monkey species (Alouatta pigra and A. palliata): Implications for understanding social systems and dispersal*. Master dissertation. The University of Michigan.
- Balcells, C. D. y Baró, J. J. V. (2009). Developmental stages in the howler monkey, subspecies *Alouatta palliata mexicana*: a new classification using age-sex categories. *Neotropical Primates*, 16, 1-8
- Baldwin, J. D. y Baldwin, J. I. (1974). Exploration and social play in squirrel monkeys (*Saimiri*). *American Zoologist*, 14, 303-315
- Barrett, L. y Henzi, S. P. (2006), Monkeys, markets and minds: biological markets and primate sociality. En P. M. Kappeler y C. P. van Schaiks (Eds.), *Cooperation in primates and humans. Mechanism and evolution* (pp. 209-232). Germany: Springer Berlin Heidelberg.
- Bauer, D. J. y Curran, P. J. (2005). Probing interactions in fixed and multilevel regression: inferential and graphical techniques. *Multivariate Behavioral Research*, 40, 373-400
- Bernstein, I. S. (1991). *The correlation between kinship and behaviour in non-human Primates*. Cambridge University Press, Cambridge, New York etc, 6-29 p.
- Bernstein, I. S. (1991), The correlation between kinship and behaviour in non-human primates. En P. G. Heppers (Ed.), *Kin Recognition*: (pp. 6-29). New York: Cambridge University Press.

- Bernstein, I. S. (1991), The correlation between kinship and behaviour in non-humans primates. . En P. G. Heppers (Ed.), *Kin recognition* (pp. 6-29). Cambridge: Cambridge University Press.
- Bernstein, I. S., Judge, P. G. y Ruehlmann, T. E. (1993). Kinship, association, and social relationships in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *American Journal of Primatology*, 31, 41-53
- Boinski, S., Ehmke, E., Kauffman, L., Schet, S. y Vreedzaam, A. (2005). Dispersal patterns among three species of squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii*, *S-boliviensis* and *S-sciureus*): II. Within-species and local variation. *Behaviour*, 142, 633-677
- Cairns, S. J. y Schwager, S. J. (1987). A comparison of association indices. *Animal Behaviour*, 35, 1454-1469
- Clarke, M. R. y Glander, K. E. (2008). Natal emigration by both sexes in the La Pacifica population of mantled howlers: when do some stay? *American Journal of Primatology*, 70, 195-200
- Clarke, M. R., Glander, K. E. y Zucker, E. L. (1998). Infant-nonmother interactions of free-ranging mantled howlers (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. *International Journal of Primatology*, 19, 451-472
- Colmenares, F. (2004), Kinship structure and its impact on behavior in multilevel societies En B. Chapais y C. M. Bermans (Eds.), *Kinship and behavior in primates* (pp. 242-270). New York: Oxford University Press, Inc.
- Cristóbal-Azkarate, J. y Arroyo-Rodríguez, V. (2007). Diet and activity pattern of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in Los Tuxtlas, Mexico: Effects of habitat fragmentation and implications for conservation. *American Journal of Primatology*, 69, 1013-1029
- Crockett, C. M. y Pope, T. R. (2002), Consequences of sex differences in dispersal for juvenile red howler monkeys. En M. E. Pereira y L. A. Fairbankss (Eds.), *Juvenile primates: life history, development and behavior* (pp. 105-118). New York: Oxford University press.
- Charpentier, M. J. E., Deubel, D. y Peignot, P. (2008). Relatedness and social behaviors in *Cercopithecus solatus*. *International Journal of Primatology*, 29, 487-495

- Charpentier, M. J. E., Peignott, P., Hossaert-Mckey, M. y Wickings, E. J. (2007). Kin discrimination in juvenile mandrills, *Mandrillus sphinx*. *Animal Behaviour*, 73, 37-45
- Cheney, D. L. y Seyfarth, R. M. (1983). Nonrandom dispersal in free-ranging vervet monkeys: social and genetic consequences. *American Naturalist*, 122, 392-412
- de Ruiter, J. R. y Geffen, E. (1998). Relatedness of matriline, dispersing males and social groups in long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 265, 79-87
- Di Fiore, A. (2009), Genetic approaches to the study of dispersal and kinship in New World Primates. En A. P. Garber, A. Estrada, J. C. Bicca-Marques, E. W. Heymann y K. B. Striers (Eds.), *South American Primates: Comparative Perspectives in the Study of Behavior, Ecology, and Conservation* (pp. 211-250). New York: Springer
- Di Fiore, A. y Campbell, C. J. (2007), The Atelines: variation in ecology, behavior, and social organization. En C. Campbell, A. Fuentes, K. MacKinnon, M. Panger y S. Beards (Eds.), *Primates in Perspective* (pp. 155-185). New York: Oxford University Press.
- Duarte Días, P. A. y Rodríguez-Luna, E. (2003). Estrategias conductuales entre los machos de un grupo de *Alouatta palliata mexicana* (Isla Agaltepec, Veracruz, México). *Neotropical Primates*, 11, 159-162
- Dunn, J. C., Cristóbal-Azkarate, J. y Veà, J. J. (2009). Differences in diet and activity pattern between two groups of *Alouatta palliata* associated with the availability of big trees and fruit of top food taxa. *American Journal of Primatology*, 71, 654-662
- Dunn, J. C., Cristóbal-Azkarate, J. y Veà, J. J. (2010). Seasonal variations in the diet and feeding effort of two groups of howlers in different sized forest fragments. *International Journal of Primatology*, 31, 887-903
- Eriksson, J., Siedel, H., Lukas, D., Kayser, M., Erler, A., Hashimoto, C., Hohmann, G., Boesch, C. y Vigilant, L. (2006). Y-chromosome analysis confirms highly sex-biased dispersal and suggests a low male effective population size in bonobos (*Pan paniscus*). *Molecular Ecology*, 15, 939-949
- Estrada, A. (1984). Resource use by howler monkeys (*Alouatta Palliata*) in the rain forest of Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *International Journal of Primatology*, 5, 105-131

- Estrada, A., Juan-Solano, S., Martínez, T. O. y Coates-Estrada, R. (1999). Feeding and general activity patterns of a howler monkey (*Alouatta palliata*) troop living in a forest fragment at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology*, 48, 167-183
- Fairbanks, L. A. (2002), Juvenile vervet monkeys: establishing relationships and practicing skills for the future. En M. E. Pereira y L. A. S. Fairbankss (Eds.), *Juvenile primates: Life history, development, and behavior* (pp. 211-227). New York: Oxford University Press, Inc.
- Fortes, V. B. y Bicca-Marques, J. C. (2008). Abnormal pelage color in an isolated population of *Alouatta guariba clamitans* cabrera, 1940 in South Brazil. *International Journal of Primatology*, 29, 717-722
- Fragaszy, D. M., Visalberghi, E. y Fedigan, L. M. (2004). *The complete capuchin: the biology of the genus cebus*. Cambridge University Press, Cambridge. 339 p.
- Ganzhorn, J. U., Rakotondrany, J. y Ratovonamana, Y. R. (2011), Habitat description and phenology. En J. M. Setchell y D. J. Curtiss (Eds.), *Field and laboratory methods in primatology: a practical guide* (pp. 40-56). New York: Cambridge University Press.
- Gentry, A. H. (1982). Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology*, 15, 1-84
- Glander, K. (1992). Dispersal patterns in Costa Rican mantled howling monkeys. *International Journal of Primatology*, 13, 415-436
- González-Picazo, H., Estrada, A., Coates-Estrada, R. y Ortíz- Martínez, T. (2001). Consistencias y variaciones en el uso de recursos alimentarios utilizados por una tropa de monos aulladores (*Alouatta palliata*) y deterioro del hábitat en Los Tuxtlas, Veracruz, México *Universidad y Ciencia*, 17, 27-36
- Gouzoules, S. y Gouzoules, H. (1987), Kinship. En B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. Wrangham y T. T. Struhsakers (Eds.), *Primates societies* (pp. 299-305). Chicago: University of Chicago Press.
- Griffin, A. S. y West, S. A. (2002). Kin selection: fact and fiction. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 15-21

- Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behavior. *Journal of Theoretical Biology*, 7, 1-52
- Hammond, R. L., Handley, L. J. L., Winney, B. J., Bruford, M. W. y Perrin, N. (2006). Genetic evidence for female-biased dispersal and gene flow in a polygynous primate. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 273, 479-484
- Hoelzer, G. A., Morales, J. C. y Melnick, D. J. (2004), Dispersal and the population genetics of primate species. En B. Chapais y C. M. Bermans (Eds.), *Kinship and behavior in primates* (pp. 109-131). New York: Oxford University Press, Inc.
- Ibarra-Manríquez, G. y Sinaca Colín, S. (1997), Fanerógamas. En E. González-Soriano, R. Dirzo y R. C. Vogts (Eds.), *Historia natural de Los Tuxtlas* (pp. 162-174). Distrito Federal, Mexico: UNAM-CONABIO.
- Jack, K. M. y Fedigan, L. (2004). Male dispersal patterns in white-faced capuchins, *Cebus capucinus* Part 1: patterns and causes of natal emigration. *Animal Behaviour*, 67, 761-769
- Jasso-del Toro, C., Márquez-Valdelamar, L. y Mondragón-Ceballos, R. (2016). Diversidad genética en grupos de monos aulladores de manto (*Alouatta palliata mexicana*) en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas (Veracruz, México). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87, 1069-1079
- Juan, S., Ortíz-Martínez, T. J., Estrada, A. y Coates-Estrada, R. (1999). Uso de plantas como alimento por *Alouatta palliata* en un fragmento de selva en Los Tuxtlas, México. *Neotropical Primates*, 7, 8-11
- Kapsalis, E. (2004), Matrilineal kinship and primate behavior. En B. Chapais y C. M. Bermans (Eds.), *Kinship and behavior in primates* (pp. 153-176). New York: Oxford University Press, Inc.
- Korstjens, A. H. y Schippers, E. P. (2003). Dispersal patterns among olive colobus in Tai National Park. *International Journal of Primatology*, 24, 515-539
- Langergraber, K. E., Mitani, J. C. y Vigilant, L. (2007). The limited impact of kinship on cooperation in wild chimpanzees. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 7786-7790

- Lawler, R. R., Richard, A. F. y Riley, M. A. (2003). Genetic population structure of the white sifaka (*Propithecus verreauxi verreauxi*) at Beza Mahafaly Special Reserve, southwest Madagascar (1992-2001). *Molecular Ecology*, 12, 2307-2317
- Long, R. A., MacKay, P., Ray, J. y Zielinski, W. (2008). *Noninvasive survey methods for carnivores*. Island Press, Washington, DC. 385 p.
- Milton, K., Lozier, J. y Lacey, E. (2009). Genetic structure of an isolated population of mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*) on Barro Colorado Island, Panama. *Conservation Genetics*, 10, 347-358
- Milton, K., Nolin, D. A., Ellis, K., Lozier, J., Sandel, B. y Lacey, E. A. (2016). Genetic, spatial, and social relationships among adults in a group of howler monkeys (*Alouatta palliata*) from Barro Colorado Island, Panama. *Primates*, 57, 253-265
- Mills, L. S., Citta, J. J., Lair, K. P., Schwartz, M. K. y Tallmon, D. A. (2000). Estimating animal abundance using noninvasive DNA sampling: promise and pitfalls. *Ecological Applications*, 10, 283-294
- Miranda, J. M. D., Bernardi, I. P., Moro-Rios, R. F., Aguiar, L. M., Ludwig, G. y Passos, F. C. (2004). Social structure of *Alouatta guariba clamitans*: a group with a dominant female. *Neotropical Primates*, 12, 135-138
- Mitchell, C. L. (1994). Migration alliances and coalitions among adult male south-american squirrel-monkeys (*saimiri-sciureus*). *Behaviour*, 130, 169-190
- Mohamad, I. B. y Usman, D. (2013). Standardization and its effects on k-means clustering algorithm. *Research Journal of Applied Sciences, Engineering and Technology* 6, 3299-3303
- Nidiffer, M. D. y Cortés-Ortiz, L. (2015). Intragroup genetic relatedness in two howler monkey species (*Alouatta pigra* and *A. palliata*): Implications for understanding social systems and dispersal. *American Journal of Primatology*, 77, 1333-1345
- Nievergelt, C. M., Digby, L. J., Ramakrishnan, U. y Woodruff, D. S. (2000). Genetic analysis of group composition and breeding system in a wild common marmoset (*Callithrix jacchus*) population. *International Journal of Primatology*, 21, 1-20



- Oklander, L. y Corach, D. (2013), Kinship and dispersal patterns in *Alouatta caraya* inhabiting continuous and fragmented habitats of Argentina. En L. K. Marsh y C. A. Chapmans (Eds.), *Primates in fragments: complexity and resilience* (pp. 399-412). New York: Springer.
- Oklander, L., Kowalewski, M. y Corach, D. (2010). Genetic consequences of habitat fragmentation in black-and-gold howler (*Alouatta caraya*) populations from Northern Argentina. *International Journal of Primatology*, 31, 813-832
- Parga, J. A. y Lessnau, R. G. (2008). Dispersal among male ring-tailed lemurs (*Lemur catta*) on St. Catherines Island. *American Journal of Primatology*, 70, 650-660
- Pastor-Nieto, R. (2001). Grooming, kinship, and co-feeding in captive spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Zoo Biology*, 20, 293-303
- Peakall, R. y Smouse, P. E. (2012). GenA1Ex 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update. *Bioinformatics*, 28, 2537-2539
- Perry, S., Manson, J. H., Muniz, L., Gros-Louis, J. y Vigilant, L. (2008). Kin-biased social behaviour in wild adult female white-faced capuchins, *Cebus capucinus*. *Animal Behaviour*, 76, 187-199
- Queller, D. C. y Goodnight, K. F. (1989). Estimating relatedness using genetic markers. *Evolution*, 43, 258-275
- Rudran, R. (1979), The demography and social mobility of a red howler (*Alouatta seniculus*) population in Venezuela. En J. F. Eisenbergs (Ed.), *Vertebrate ecology in the Northern neotropics*. (pp. 107-126). Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Sbeglia, G. C., Tang-Martinez, Z. y Sussman, R. W. (2010). Effects of food, proximity, and kinship on social behavior in ringtailed lemurs. *American Journal of Primatology*, 72, 981-991
- Silk, J. B. (2006), Practicing Hamilton's rule: kin selection in primate groups. En P. M. Kappeler y C. P. van Schaiks (Eds.), *Cooperation in primates and humans. Mechanism and evolution* (pp. 25-46). Germany: Springer Berlin Heidelberg.
- Silk, J. B. (2009). Nepotistic cooperation in non-human primate groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364, 3243-3254

- Silk, J. B., Altmann, J. y Alberts, S. C. (2006). Social relationships among adult female baboons (*Papio cynocephalus*) I. Variation in the strength of social bonds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61, 183-195
- Smith, J. E. (2014). Hamilton's legacy: kinship, cooperation and social tolerance in mammalian groups. *Animal Behaviour*, 92, 291-304
- Strier, K. B. (2003). *Primate behavioral ecology*. Allyn and Bacon, Boston. 422 p.
- Taylor, L. y Sussman, R. W. (1985). A preliminary study of kinship and organization in a semi-free-ranging group of *Lemur catta*. *International Journal of Primatology*, 6, 601-614
- Van Belle, S. y Estrada, A. (2006), Demographic features of *Alouatta pigra* populations in extensive and fragmented forests. En A. Estrada, P. A. Garber, M. Pavelka y L. Lueckes (Eds.), *New perspective in the study of mesoamerican primates. Distribution, ecology, behavior and conservation*. (pp. 121-142). New York: Springer.
- Van Belle, S., Estrada, A. y Di Fiore, A. (2014). Kin-biased spatial associations and social interactions in male and female black howler monkeys (*Alouatta pigra*). *Behaviour*, 151, 2029-2057
- Van Belle, S., Estrada, A., Strier, K. B. y Di Fiore, A. (2012). Genetic structure and kinship patterns in a population of black howler monkeys, *Alouatta pigra*, at palenque national park, Mexico. *American Journal of Primatology*, 74, 948-957
- van Schaik, C. P. (1989), The ecology of social relationships amongst female primates. En V. Standon y R. A. Foleys (Eds.), *Comparative sociocology: the behavioral ecology of humans and other animals* (pp. 195-218). Oxford: Blackwell Publishing.
- Waits, L. P., Luikart, G. y Taberlet, P. (2001). Estimating the probability of identity among genotypes in natural populations: cautions and guidelines. *Molecular Ecology*, 10, 249-256
- West, S. A., Pen, I. y Griffin, A. S. (2002). Cooperation and competition between relatives. *Science*, 296, 72-75
- Whitehead, H. (2009). SOCPROG programs: analysing animal social structures. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63, 765-778

- Widdig, A., Nurnberg, P., Krawczak, M., Streich, W. J. y Bercovitch, F. B. (2001). Paternal relatedness and age proximity regulate social relationships among adult female rhesus macaques. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98, 13769-13773
- Widdig, A., Nurnberg, P., Krawczak, M., Streich, W. J. y Bercovitch, F. B. (2002). Affiliation and aggression among adult female rhesus macaques: A genetic analysis of paternal cohorts. *Behaviour*, 139, 371-391
- Williams, J. M., Liu, H.-Y. y Pusey, A. (2002), Costs and benefits of grouping for female chimpanzees at Gombe. En B. Boesch, G. Hohmann y L. F. Marchants (Eds.), *Behavioural Diversity in Chimpanzees and Bonobos* (pp. 192-203). Cambridge: Cambridge Univ Press.
- Wrangham, R. W. (1980). An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour*, 75, 262-300



*DISCUSIÓN Y  
CONCLUSIÓN  
GENERAL*

En la presente tesis se estudió la conducta social de monos aulladores jóvenes (*Alouatta palliata*) en el hábitat continuo y fragmentos de selva. En estos hábitats se detectaron algunas diferencias en cuanto al contexto genético y ecológico en los cuales se desarrollan los individuos jóvenes.

El contexto ecológico se examinó en cada sitio de estudio a través de la disponibilidad de alimento. Para ello, se generó el Índice de Alimento Potencial Disponible (PFAI) el cual es una aproximación de la cantidad de recursos disponibles en cada hábitat de los monos aulladores de manto. Los valores de PFAI indicaron que el hábitat continuo tiene una mayor disponibilidad de alimento para los monos aulladores que los fragmentos de selva. Estos resultados son consistentes con lo reportado en otros estudios que mencionan que los fragmentos de selva presentan una disminución en la cantidad de recursos disponibles para los primates (*A. palliata*: Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006; *Ateles geoffroyi*: Chaves et al., 2012).

Los resultados del análisis del efecto de PFAI en las interacciones sociales (Capítulo I y III), indican que variaciones en la disponibilidad de alimento influye tanto en la duración y la frecuencia de las interacciones afiliativas de infantes y juveniles, así como en el número de individuos (asociación promedio) con los cuales interactúan los individuos jóvenes de manera afiliativa y agonística. Además, los cambios observados en las interacciones sociales ante la disponibilidad de alimento presentan patrones diferentes entre infantes y juveniles.

Los infantes II participan más en proximidad y juego social, y los infantes III se involucran más en acicalamiento a medida que se incrementan el PFAI. De igual forma, las asociaciones por aproximación, acicalamiento, contacto, juego social y agonismo en infantes se incrementan a medida que aumentan la disponibilidad de alimento en su hábitat. Considerando que el hábitat continuo presenta valores altos de PFAI y los fragmentos de selva valores bajos de PFAI, estos resultados podrían sugerir que los infantes que se encuentran en el hábitat continuo tienen más oportunidades de interactuar socialmente con otros individuos. En cambio, los infantes que habitan los fragmentos de selva, podrían estar experimentando una restricción de interacciones sociales. Resultados similares también fueron reportados en monos aulladores que habitan en sitios

deforestados (*A. palliata*: Clarke et al., 2002) y perturbados por huracanes (*A. pigra*: Behie y Pavelka, 2005; Pavelka y Chapman, 2006). En estos estudios no se evaluó el efecto de una variable ecológica sobre la conducta social de los individuos, pero documentaron cómo responden los individuos ante la destrucción de su hábitat que resultó en cambios en la vegetación y disponibilidad de recursos. Clarke et al. (2002) reportó que después de la deforestación el grupo de monos aulladores disminuyó las interacciones sociales e invirtieron más tiempo en la búsqueda e ingesta de alimento. Behie y Pavelka (2005) y Pavelka y Chapman (2006), encontraron también una disminución de interacciones sociales debido a los cambios en el tamaño y composición que sufrieron los grupos por la catástrofe natural.

En el presente trabajo no se analizó el tiempo que invirtieron los individuos jóvenes en otras actividades del patrón de actividad general (ej. descanso, alimentación viaje); sin embargo, si se incluyó en los análisis el número de individuos jóvenes, adultos y subadultos presentes en los grupos de monos aulladores, con el objetivo de controlar el efecto de esta variable sobre la conducta social. Los resultados indican que a pesar de que el número de individuos jóvenes y adultos en el grupo influyen en las interacciones sociales de los infantes; la disponibilidad de alimento es un factor importante en las interacciones sociales de los infantes.

Considerando que las interacciones sociales demandan costos energéticos (Coelho et al., 1976; Jones, 2005), la reducción de interacciones sociales en los infantes en hábitats con baja disponibilidad de recursos podría ser una estrategia para reducir gastos energéticos en un sitio donde el acceso al recurso es limitado. Sin embargo, esta estrategia podría tener costos para los infantes, ya que las interacciones sociales en esta etapa del individuo le permiten establecer relaciones y adquirir habilidades físicas y sociales necesarias para su sobrevivencia (Lonsdorf y Ross, 2012). Por lo tanto, una reducción de las interacciones sociales podría provocar en los infantes un desarrollo social inadecuado y que podría reflejarse en la etapa adulta. Por ejemplo, se ha documentado en monos aulladores adultos (*A. pigra*) una disminución en el número de conductas sociales, en particular aquellas conductas que demandan energía (ej. juego, persecución y pelea), en sitios altamente

perturbados por la actividad humana (Negrín et al., 2016). Es necesario realizar estudios longitudinales que permitan conocer cuáles son las consecuencias que enfrentan los monos aulladores en la etapa adulta ante una disminución en el tiempo invertido a las interacciones sociales durante la etapa infantil.

En comparación con los infantes, los juveniles muestran una respuesta conductual diferente ante las variaciones en la disponibilidad de alimento. Los juveniles invierten más tiempo en acicalamiento y forman más asociaciones a través del acicalamiento a medida que disminuye el PFAI. Considerando que los fragmentos presentan valores de PFAI bajos en comparación con los del hábitat continuo, estos resultados podrían sugerir que los juveniles en los fragmentos de selva participan más en acicalamiento que en el hábitat continuo. Esta diferencia entre juveniles e infantes, puede deberse a cambios en el patrón conductual que se presentan entre estas edades. A diferencia de los infantes, la dieta de los juveniles está compuesta principalmente de material vegetal; el tiempo invertido a algunas conductas como el juego disminuye mientras que otras aumentan (descanso y alimentación); y en la etapa juvenil comienza el proceso de emigración por lo cual pueden recibir agresiones de adultos forzándolos a salir del grupo (Clarke, 1990; Glander, 1992; Zucker y Clarke, 1992; Balcells y Baró, 2009). Estas características en el repertorio conductual de los juveniles pueden resultar en diferentes estrategias ante las condiciones de su hábitat. Por lo tanto, bajo condiciones de alimento limitado, los juveniles podrían estar formando relaciones a través del acicalamiento que les permita regular la tolerancia o facilitar el acceso a los recursos (Pastor-Nieto, 2001; Aureli et al., 2012).

El contexto genético en cada grupo se examinó a través de la estimación del coeficiente de parentesco. Previo a la estimación de dicho coeficiente, se realizó un análisis genético para determinar la diversidad genética de los monos aulladores estudiados en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. Los resultados revelan que los grupos de monos aulladores presentan una baja diversidad genética, siendo este resultado consistente con lo ya reportado en otras poblaciones de monos aulladores mexicanos (*A. p mexicana*: Ellsworth y Hoelzer, 2006; Cortés-Ortiz et al., 2010; Dunn et al., 2014). El nivel de diversidad

genética es similar entre los grupos del hábitat continuo y los fragmentos de selva a pesar de que el hábitat de los monos aulladores ha sido fragmentado. Además, el análisis de cuellos de botella no proporcionó evidencia sobre una reducción reciente en el tamaño de la población. Estos resultados sugieren que la baja diversidad encontrada en los monos aulladores puede estar relacionado con la historia de colonización de esta subespecie y no con la fragmentación de la selva. El reducido tamaño de muestra (número de loci y grupos) podría estar limitando la detección de los efectos de la fragmentación en la diversidad genética de los monos aulladores estudiados.

El análisis de parentesco indicó que existen grupos de monos aulladores formados por parientes u otros formados por no parientes, tanto en hábitat continuo y fragmentos de selva. Estos resultados podrían sugerir que cada uno de los grupos estudiados presentan diferentes patrones de dispersión. Este supuesto es apoyado por diferentes estudios realizados en *A. palliata*, en los cuales documentan que esta especie presenta dispersión bisexual en la etapa juvenil, por lo que es de esperarse encontrar grupos con individuos no emparentados (Glander, 1992; Clarke y Glander, 2008). En cambio, estudios genéticos recientes reportan que hay ciertos individuos que no emigran del grupo, por lo que es posible encontrar grupos de monos aulladores formados por individuos emparentados (Nidiffer y Cortés-Ortiz, 2015; Milton et al., 2016). Este tipo de información es relevante ya que al encontrar grupos formados por parientes y no parientes en *A. palliata*, permite examinar la influencia del parentesco en la conducta social de los individuos en esta especie de primate. Lo cual es contrario a lo que anteriormente se había documentado de que, las interacciones sociales entre los individuos en *A. palliata* no podrían ser afectadas por las relaciones genéticas debido a que es una especie que se caracteriza por la dispersión bisexual (Bezanson et al., 2008; Clarke y Glander, 2008).

Los resultados del análisis del efecto del parentesco sobre el índice de asociación de los individuos jóvenes indicaron que, el número de individuos con los cuales interactúan los individuos jóvenes a través de conductas agonísticas y aproximación se modifican en relación al grado de parentesco en el grupo. De igual forma, se encontró que tanto el parentesco como la disponibilidad de alimento son dos factores importantes en las



asociaciones que forman los infantes a través del juego social. Es necesario mencionar que este trabajo tiene algunas limitaciones en cuanto a tamaño de muestra (número de individuos genotipificados y de microsátélites analizados). Sin embargo, la información generada es de gran relevancia ya que por primera vez se documenta el papel que juega el parentesco en las interacciones sociales durante el desarrollo de los individuos en la especie *A. palliata*.



*RECOMENDACIONES  
PARA FUTUROS  
ESTUDIOS*

En la presente tesis, se analizó el efecto del parentesco y la disponibilidad de alimento en las interacciones sociales de infantes y juveniles que se encuentran en un hábitat continuo y en fragmentos de selva. Bajo esta temática, se proporciona a continuación algunas recomendaciones para futuras investigaciones:

- 1- Realizar estudios longitudinales en monos aulladores en un mayor número de hábitats con diferente grado de perturbación antropogénica. Esto con la finalidad de identificar las variables ecológicas que influyen en el desarrollo social de los individuos jóvenes y, por consiguiente, su impacto en los patrones conductuales y sobrevivencia de individuos adultos.
- 2- Analizar el efecto de las variables climáticas como precipitación, temperatura, y humedad relativa en la conducta social de los individuos jóvenes. Esta información permitirá comprender la influencia del clima en el proceso de socialización de los individuos en *A. palliata*.
- 3- Identificar la presencia de desnutrición en individuos que habiten fragmentos de selva, y analizar si esta deficiencia calórica repercute en el tiempo invertido en las conductas sociales. Por lo tanto, es necesario determinar el valor nutricional de hojas y frutos consumidos por los monos aulladores, así como el tiempo invertido en otras actividades como descanso, alimentación y viaje.
- 4- Determinar el impacto de la fragmentación del hábitat en la conducta social y relaciones genéticas de los individuos en *A. palliata*, considerando el tamaño y forma de fragmento, así como la distancia entre fragmentos remanentes.

## Literatura citada

- Arroyo-Rodríguez, V. y Mandujano, S. (2006). Forest fragmentation modifies habitat quality for *Alouatta palliata*. *International Journal of Primatology*, 27, 1079-1096
- Aureli, F., Fraser, O. N., Schaffner, C. M. y Schino, G. (2012), The regulation of social relationships. En J. C. Mitani, J. Call, P. M. Kappeler, R. A. Palombit y J. B. Silks (Eds.), *The evolution of primate societies* (pp. 531-551). Chicago: The University of Chicago Press.
- Balcells, C. D. y Baró, J. J. V. (2009). Developmental stages in the howler monkey, subspecies *Alouatta palliata mexicana*: a new classification using age-sex categories. *Neotropical Primates*, 16, 1-8
- Behie, A. M. y Pavelka, M. S. M. (2005). The short-term effects of a hurricane on the diet and activity of black howlers (*Alouatta pigra*) in Monkey River, Belize. *Folia Primatologica*, 76, 1-9
- Bezanson, M., Garber, P. A., Murphy, J. T. y Premo, L. S. (2008). Patterns of subgrouping and spatial affiliation in a community of mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*) *American Journal of Primatology*, 70, 282-293
- Clarke, M. R. (1990). Behavioral development and socialization of infants in a free-ranging group of howling monkeys (*Alouatta palliata*). *Folia Primatologica*, 54, 1-15
- Clarke, M. R., Collins, D. A. y Zucker, E. L. (2002). Responses to deforestation in a group of mantled howlers (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. *International Journal of Primatology*, 23, 365-381
- Clarke, M. R. y Glander, K. E. (2008). Natal emigration by both sexes in the La Pacifica population of mantled howlers: when do some stay? *American Journal of Primatology*, 70, 195-200
- Coelho, A., Jr., Bramblett, C., Quick, L. y Bramblett, S. (1976). Resource availability and population density in primates: A socio-bioenergetic analysis of the energy budgets of Guatemalan howler and spider monkeys. *Primates*, 17, 63-80

- Cortés-Ortiz, L., Mondragón, E. y Cabotage, J. (2010). Isolation and characterization of microsatellite loci for the study of Mexican howler monkeys, their natural hybrids, and other Neotropical primates. *Conservation Genetics Resources*, 2, 21-26
- Chaves, O. M., Stoner, K. E. y Arroyo-Rodríguez, V. (2012). Differences in diet between spider monkey groups living in forest fragments and continuous forest in Mexico. *Biotropica*, 44, 105-113
- Dunn, J., Shedden-González, A., Cristóbal-Azkarate, J., Cortés-Ortiz, L., Rodríguez-Luna, E. y Knapp, L. (2014). Limited genetic diversity in the critically endangered Mexican howler monkey (*Alouatta palliata mexicana*) in the Selva Zoque, Mexico. *Primates*, 55, 155-160
- Ellsworth, J. A. y Hoelzer, G. A. (2006), Genetic evidence on the historical biogeography of central American howler monkeys. En S. M. Lehman y J. G. Fleagles (Eds.), *Primate Biogeography* (pp. 81-103). New York: Springer.
- Glander, K. (1992). Dispersal patterns in Costa Rican mantled howling monkeys. *International Journal of Primatology*, 13, 415-436
- Jones, C. B. (2005). *Behavioral flexibility in primates. Causes and consequences*. University of Chicago Press, Chicago. 183 p.
- Lonsdorf, E. V. y Ross, S. R. (2012), Socialization and development of behavior. En J. C. Mitani, J. Call, P. M. Kappeler, R. A. Palombit y J. B. Silks (Eds.), *The evolution of primate societies* (pp. 245-268). Chicago: The University of Chicago Press.
- Milton, K., Nolin, D. A., Ellis, K., Lozier, J., Sandel, B. y Lacey, E. A. (2016). Genetic, spatial, and social relationships among adults in a group of howler monkeys (*Alouatta palliata*) from Barro Colorado Island, Panama. *Primates*, 57, 253-265
- Negrín, A. R., Fuentes, A. C., Espinosa, D. C. y Dias, P. A. D. (2016). The loss of behavioral diversity as a consequence of anthropogenic habitat disturbance: the social interactions of black howler monkeys. *Primates*, 57, 9-15
- Nidiffer, M. D. y Cortés-Ortiz, L. (2015). Intragroup genetic relatedness in two howler monkey species (*Alouatta pigra* and *A. palliata*): Implications for

- understanding social systems and dispersal. *American Journal of Primatology*, 77, 1333-1345
- Pastor-Nieto, R. (2001). Grooming, kinship, and co-feeding in captive spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Zoo Biology*, 20, 293-303
- Pavelka, M. S. M. y Chapman, A. C. (2006), Population structure of black howlers (*Alouatta pigra*) in southern Belize and responses to hurricane Iris. En A. Estrada, P. A. Garber, M. S. M. Pavelka y L. Lueckes (Eds.), *New perspectives in the study of mesoamerican primates. Distribution, ecology, behavior and conservation*. (pp. 143-163). New York: Springer.
- Zucker, E. L. y Clarke, M. R. (1992). Developmental and comparative aspects of social play of mantled howling monkeys in Costa-Rica. *Behaviour*, 123, 144-171