



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Biología

**INTERACCIONES SOCIALES ENTRE MACHOS
ADULTOS EN GRUPOS DE MONOS AULLADORES
(*Alouatta pigra*): EVALUACIÓN DE LOS MODELOS
DE COMPETENCIA Y CONCESIÓN Y NIVELES DE
CORTISOL.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

CHIARA ELENA CASTIGLIONI

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. ALEJANDRO ESTRADA MEDINA
COMITÉ TUTOR: DR. RICARDO MONDRAGÓN-CEBALLOS

MÉXICO, D.F.

NOVIEMBRE, 2011



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Biología

**INTERACCIONES SOCIALES ENTRE MACHOS
ADULTOS EN GRUPOS DE MONOS AULLADORES
(*Alouatta pigra*): EVALUACIÓN DE LOS MODELOS
DE COMPETENCIA Y CONCESIÓN Y NIVELES DE
CORTISOL.**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

CHIARA ELENA CASTIGLIONI

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. ALEJANDRO ESTRADA MEDINA
COMITÉ TUTOR: DR. RICARDO MONDRAGÓN-CEBALLOS

MÉXICO, D.F.

NOVIEMBRE, 2011

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 17 de octubre de 2011, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** de la alumna **CASTIGLIONI CHIARA ELENA** con número de cuenta **510450641** con la tesis titulada **"Interacciones sociales entre machos adultos en grupos de monos aulladores (*Alouatta pigra*): evaluación de los modelos de competencia y concesión y niveles de cortisol"**, realizada bajo la dirección del **DR. JESÚS ALEJANDRO ESTRADA MEDINA:**

Presidente: DR. RICARDO MONDRAGON CEBALLOS
Vocal: DR. FRANCISCO A. GALINDO MALDONADO
Secretario: DRA. ANA LILIA CERDA MOLINA
Suplente: DR. GERARDO SUZAN AZPIRI
Suplente: DRA. MARTA CATALINA ROMANO PARDO

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 8 de Noviembre de 2011.

María del Coro Arizmendi
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a)

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

A CONACYT, por los apoyos económicos recibidos durante los cuatro semestres de Maestría (número de registro de becario: 231154).

A los miembros del Comité Tutor:

Dr. Alejandro Estrada Medina,

Dr. Ricardo Mondragón-Ceballos.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Al Dr. Ernesto Armando Rodríguez Reyes, por su infinita disponibilidad y comprensión, y a Lilia Jiménez Solís, Lilia Judith Espinosa Sánchez y Patricia Oliva Estrella (Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM) por facilitar los trámites burocráticos y apoyarme en los mismos.

A Rocío González Acosta, Auxiliar del IBUNAM, por su increíble y constante disponibilidad.

Al Dr. Alejandro Estrada Medina, mi tutor, por ser un buen maestro y por haberme ofrecido la oportunidad de vivir la selva y conocer a los asombrosos monos aulladores.

Al Dr. Ricardo Mondragon-Ceballos, miembro del comité tutorial, que me abrió las puertas al mundo de la investigación con primates neotropicales.

A la Dra. Kathryn E. Stoner, por seguir mi proyecto a lo largo de la carrera.

A la Dra. Sarie Van Belle, por su orientación en el campo, en los métodos de muestreo y en el análisis de datos conductuales.

Al Laboratorio de Primatología de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtla” del IBUNAM, por los apoyos para cubrir gastos de campo en Palenque y de laboratorio en la Ciudad de México.

A la Dra. Marta Romano y al Prof. Ricardo Valdez (Departamento de Fisiología, Biofísica y Neurociencias del CINVESTAV-IPN, Zacatenco) que permitieron el uso de su laboratorio, me entrenaron con paciencia y me apoyaron para correr los análisis de las muestras y en la discusión de los resultados .

A Luz María Buendía Rangel y al Personal Técnico y Administrativo del Departamento de Fisiología, Biofísica y Neurociencias del CINVESTAV-IPN (Zacatenco), por la ayuda.

Al Mtro. Margarito Álvarez Rubio (Ciencias del Mar y Limnología, UNAM), por sus valiosas clases y capacidad de transmitir el deseo por aprender nuevas cosas.

A los profesores de la Maestría en Ciencias Biológicas, en particular a Jaime Zuñiga Vega, Teresa Valverde Valdes, Santana Zenon Cano, Jorge Meave del Castillo, Carlos Martorell Delgado, Victor Arroyo-Rodríguez y Guillermo Ibarra Manríquez, por el desafío y la comprensión.

Este trabajo no hubiera sido posible sin el permiso para trabajar en el Parque Nacional Palenque (Chiapas, México) por parte de la SEMARNAT y la CONANP-Palenque otorgado al Dr. Alejandro Estrada.

A Gunni y Anna, hermanas dispersas por el mundo, por estar siempre presentes.

A Laura y Meghan por hacerme sentir bien en momentos difíciles, por las sorpresas al final de un día de trabajo y, obviamente, por su gran profesionalidad.

A Omare (Becerra Soria), que desde el primer día de Maestría aguantó mis berrinches y aprendió a entenderme.

A la Fam. Lastra-García, por aceptarme y quererme.

A Elda, por enseñarme - en estos días - que no tiene caso cerrar puertas.

A Jorge Carranza, querido pedacito de familia.

A la Nicki, amiga de la infancia.

A los chicos de la casa 1, por los buenos momentos y la ayuda en campo.

A Katie, por las locuras con los Motiepa.

A Alba y Guadalupe, por apoyarme en los análisis de laboratorio.

A Irene, por conocerme tanto que a veces no necesita palabras.

A David Muñoz y Jason Hunnicutt, por entrenarme en campo y lograr que no me quedara perdida en los fragmentos de selva.

Al Dr. Marco Casonato (Universidad Degli Studi Milano-Bicocca, Italia), por haber creído en mí.

A Lilian Mayagoitia, Pilar Chiappa, Leonor Hernández y Ana Lilia Molina (Instituto Nacional de Psiquiatría “Ramón de la Fuente Muñiz”, Tlalpan), que me animaron a aventarme a una nueva carrera.

DEDICATORIA

A mi papa y mi mama, por ser como un *grande albero*, y por acompañarme y guiarme aunque lejanos.

A Ilaria, que por un lado me enseñó a no dejarme llevar por la corriente y, por el otro, a disfrutarla.

A Lupicini, segura de que pronto experimentará la magia de la selva del Parque Nacional Palenque.

A Ivan, por ser Ivan, casa, familia. Por estar y saber cuándo estar. Por los cuentos, los sueños y la niñez encontrados. Por enseñarme que todos tenemos miedo, lo importante es no dejar que nos pare.

ÍNDICE

RESUMEN	12
ABSTRACT	13
CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN	14
• · <i>Conducta social y estrategias reproductivas de los machos adultos</i>	15
• · <i>Mecanismos endocrinos y sociales involucrados en la liberación de cortisol</i>	16
○ · <i>Respuesta de estrés y sus mediadores</i>	16
○ · <i>Niveles de estrés y factores sociales</i>	17
CAPÍTULO 2. ANTECEDENTES	19
• · <i>Semblanza sobre estudios de cortisol en relación a los planteamientos del problema de investigación</i>	19
• · <i>Estudios sobre las interacciones sociales y la respuesta de estrés en <i>Alouatta pigra</i></i>	20
○ · <i>Interacciones sociales entre machos adultos</i>	20
○ · <i>Estrategias reproductivas del mono aullador negro</i>	21
○ · <i>Evaluación experimental de la respuesta de estrés en <i>A. pigra</i></i>	21
• · <i>Estudios sobre los efectos de la fragmentación del hábitat en <i>Alouatta pigra</i></i>	22
○ · <i>Datos demográficos relativos a grupos de <i>Alouatta pigra</i> presentes en hábitat continuo y en fragmentado</i>	22
○ · <i>Estrés fisiológico en grupos de <i>Alouatta pigra</i> presentes en hábitat fragmentado</i>	23
CAPÍTULO 3. OBJETIVOS GENERALES E HIPÓTESIS	25
• · <i>Objetivos</i>	25
• · <i>Hipótesis y predicciones</i>	25
○ · <i>Hipótesis I</i>	25
○ · <i>Hipótesis II</i>	26
CAPÍTULO 4. METODOLOGÍA	27
• · <i>Área de estudio y poblaciones de monos aulladores negros</i>	27
• · <i>Características demográficas relativas a los grupos de estudio</i>	28
○ · <i>Características demográficas de las poblaciones de monos aulladores negros en el PNP y en los fragmentos de selva</i>	29
• · <i>Colecta de datos</i>	30
○ · <i>Técnicas de muestreo conductual</i>	31
○ · <i>Técnica de recolecta de muestras fecales</i>	32
• · <i>Procesamiento preliminar de las muestras en campo</i>	33
• · <i>Trabajo de laboratorio</i>	34
○ · <i>Extracción de cortisol</i>	34

○ · <i>Radioinmunoanálisis (RIA) y cuantificación de los niveles de cortisol</i>	34
• · <i>Análisis de los datos conductuales</i>	36
○ · <i>Representación gráfica de las asociaciones espaciales de los machos</i>	38
• · <i>Análisis de datos hormonales</i>	40
CAPÍTULO 5. RESULTADOS: MEDIDAS DE DISTANCIAMIENTO ESPACIAL	43
• · <i>Resultados relativos al hábitat continuo</i>	43
• · <i>Resultados relativos al hábitat fragmentado</i>	48
• · <i>Resultados relativos a las comparaciones intergrupales</i>	55
CAPÍTULO 6. RESULTADOS: NIVELES DE CORTISOL	59
• · <i>Resultados relativos al hábitat continuo</i>	59
• · <i>Resultados relativos al hábitat fragmentado</i>	60
• · <i>Comparaciones de los niveles de cortisol entre hábitat continuo y fragmentado</i>	63
CAPÍTULO 7. DISCUSIÓN	66
• · <i>Interacciones entre machos en hábitat fragmentado</i>	66
○ · <i>Asociaciones espaciales entre machos</i>	66
○ · <i>Asociaciones espaciales intersexuales</i>	67
○ · <i>Interacciones y conductas sociales de los machos</i>	68
○ · <i>Interacciones sexuales</i>	69
• · <i>Interacciones entre machos en hábitat continuo</i>	70
○ · <i>Asociaciones espaciales entre machos</i>	70
○ · <i>Asociaciones espaciales intersexuales</i>	70
○ · <i>Interacciones y conductas sociales de los machos</i>	72
○ · <i>Interacciones sexuales</i>	72
• · <i>Niveles de cortisol</i>	73
• · <i>Consistencia de los datos con los modelos de competencia y concesión</i>	75
CAPÍTULO 8. CONCLUSIONES	77
• · <i>Conclusiones generales</i>	77
• · <i>Recomendaciones para seguimiento del tema de investigación</i>	78
REFERENCIAS CITADAS	79
APÉNDICE 1. TABLAS	94
APÉNDICE 2. FIGURAS	101

LISTA DE TABLAS Y FIGURAS

Tabla 1. Datos demográficos relativos a los grupos de estudio	28
Fig.1. <i>Dedós</i> , uno de los monos aulladores sujeto de estudio.....	30
Fig.2. Ejemplos de sociogramas.....	39
Fig.3. Sociograma del grupo Motiepa.....	44
Fig.4. Sociograma del grupo Pakal	47
Fig.5. Sociograma del grupo Balam.....	48
Fig.6. Sociograma del grupo Chankah.....	52
Fig.7. Sociograma del grupo Griffin.....	53
Fig.8. Sociograma del grupo David	55
Fig.9. Porcentajes promedio de tiempo pasado en asociaciones espaciales macho-macho y macho-hembra.....	57
Fig.10. Concentraciones de cortisol de los machos de los grupos Motiepa, Pakal y Balam	59
Fig.11. Concentraciones de cortisol de los machos de los grupos David, Chankah y Griffin.....	61
Fig.12. Concentraciones de cortisol de los machos del grupo Chankah	62
Fig.13. Concentraciones de cortisol de los machos adultos de los grupos presentes en hábitat continuo y en fragmentado.....	64

RESUMEN

La aplicabilidad de los modelos de competencia (*tug-of-war model*) y de concesión (*concession model*) a las interacciones sociales entre machos de *Alouatta pigra* fue investigada en seis grupos de mono aullador negro, tres del Parque Nacional Palenque (PNP, Chiapas, México) y tres de dos fragmentos de selvas aledaños al PNP. Para la colecta de los datos relativos a las conductas sociales y asociaciones espaciales de los machos adultos y subadultos se utilizaron registros focales y medidas de distanciamiento espacial.

Se colectaron también muestras fecales de cada macho y se cuantificaron las concentraciones de cortisol contenido en ellas por medio de un radioinmunoanálisis (RIA). Esto permitió evaluar la relación entre las interacciones sociales bajo estudio y los niveles de cortisol.

La comparación entre los grupos en el PNP y aquellos en los fragmentos permitió probar las dos hipótesis aquí propuestas relativas a la predominancia del modelo de concesión en hábitat continuo y de lo de competencia en fragmentado. En particular, los machos presentes en hábitat continuo exhibieron tolerancia mutua en el contexto de las interacciones sexuales, compartieron las oportunidades reproductivas y cooperaron para la defensa del grupo a través de vocalizaciones. En cambio, en hábitat fragmentado las relaciones entre machos se caracterizaron por rivalidad y menor cooperación. Lo anterior sugiere que en *A. pigra* las relaciones entre machos pueden variar a lo largo de un continuum concesión-competencia dependiendo del tipo de hábitat.

Con respecto a los niveles de cortisol, no fue posible evaluar de forma concluyente la hipótesis aquí propuesta de un mayor grado de estrés de los machos en condiciones de fragmentación del hábitat debido a problemas de robustez de los datos hormonales. Sin embargo, el contexto ecológico y social resultó ser un factor importante en la variación en las concentraciones de cortisol observada a nivel inter e intragrupal en hábitat fragmentado.

Palabras clave: *Alouatta pigra*, Parque Nacional Palenque, fragmentación del hábitat, cortisol fecal, radioinmunoanálisis, estrés.

ABSTRACT

Social interactions between adult or sub-adult males in *Alouatta pigra* (black howler monkey) groups were analyzed via the viability of two behavioral models, the *tug-of-war model*, and the *concession model*.

To determine if the *tug-of-war model* and the *concession model* can be applied to the interactions amongst males of *A. pigra*, an investigation was conducted on six groups, three inhabiting the Parque Nacional Palenque (Palenque National Park, PNP, Chiapas, Mexico) and three inhabiting two forest fragments in the proximities of to the PNP.

Focal sampling and scan sampling were used to collect information about social behaviors and spatial associations of adult and sub-adult males.

Fecal samples were collected for each male and the concentrations of cortisol in them were quantified with a radioimmunoanalysis. This allowed to analyze the relationship between the social interactions here investigated and fecal cortisol levels.

Comparisons between groups from the PNP and those living in forest fragments, permitted to confirm both hypotheses here presented, suggesting the prevalence of the concession model in continuous habitat and the tug-of-war in forest fragments.

Particularly in continuous forests, males exhibited mutual tolerance in the context of sexual interactions, they shared reproductive opportunities and cooperated to defend the group by mutual howling. On the other hand, males inhabiting forest fragments showed rivalry and poor cooperation.

This suggests that social relationships between males of *A. pigra* can be based on concession or competition, depending on the type of habitat.

In relation to cortisol level, the hypotheses here proposed that male howler monkeys from fragmented habitats suffer a higher degree of stress, could not be evaluated due to a lack of consistent hormonal data. Nevertheless, ecological and social context resulted to be an important factor in intergroup and intragroup variation of cortisol levels.

Key words: *Alouatta pigra*, Palenque National Park, hábitat fragmentation, fecal cortisol, radioimmunoanalysis, stress.

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN

Las interacciones sociales en primates que viven en grupos compuestos por varios machos adultos con diferentes rangos de dominancia han sido explicadas con base en dos modelos elaborados en el ámbito de la teoría del sesgo reproductivo, uno que examina las relaciones de competencia (*tug-of-war model*) y otro que examina las relaciones de concesión (*concession model*) (Vehrencamp, 1983a, 1983b; Keller y Reeve, 1994; Cant, 1998; Clutton-Brock, 1998; Reeve *et al.*, 1998; Johnstone, 2000; Hager, 2003a; Kutsukake y Nunn, 2006; Port y Kappeler, 2010).

El modelo de competencia o desafío (*tug-of-war model*) propone que el macho dominante y los subordinados compiten por las oportunidades de reproducción y que el éxito reproductivo está determinado por la habilidad competitiva de cada uno de ellos (Reeve *et al.*, 1998; Cant, 1998, Clutton-Brock, 1998; Port y Kappeler, 2010). Por lo general, el macho dominante tiende a ganar más interacciones agonistas y tiene prioridad de acceso a las parejas sexuales (Altmann, 1962; Wingfield *et al.*, 1990; Álvarez, 2008; van Hooff, 2000). En el contexto de la competencia, se ha documentado que los machos pueden presentar elevados niveles de glucocorticoides, por ejemplo de cortisol, por el estrés energético y social al que están sometidos (Abbott *et al.*, 2003; Goymann y Wingfield, 2004; Álvarez, 2008).

El modelo de concesión (*concession model*) asume que el macho dominante otorga o cede ciertos beneficios reproductivos a sus subordinados, a cambio de que éstos cooperen para proteger a las hembras, monopolizar recursos y repeler a otros machos (Vehrencamp, 1983a; Keller y Reeve, 1994; Clutton-Brock, 1998; Johnstone, 2000; Hager, 2003a; Port y Kappeler, 2010). En este contexto, los machos ceden y reciben incentivos reproductivos, por lo tanto no están sujetos a los costos de la competencia (Buston *et al.*, 2007).

En los últimos 50 años, las selvas del sureste de México han estado sujetas a un proceso de extensa transformación por la actividad humana; el resultado ha sido la fragmentación y el aislamiento del hábitat y de las poblaciones de monos aulladores negros (*Alouatta pigra*) que ahí existen, con consecuencias perjudiciales sobre la viabilidad de aquellas remanentes (Estrada y Coates-Estrada, 1996; Marsh, 2003; UNEP, 2004; Estrada *et al.*, 2006a; Martínez-Mota *et al.*, 2007).

Este proceso de transformación del hábitat ha resultado en una desorganización demográfica, social y reproductiva de las unidades sociales de *A. pigra* (Van Belle y Estrada, 2006). En el nivel fisiológico, se ha reflejado en un mayor grado de estrés (*e.g.*, niveles de cortisol) para los

monos aulladores (*A. pigra*) que viven en hábitat fragmentado en comparación con los de bosques continuos (Martínez-Mota *et al.*, 2007). Lo anterior sugiere que, aun cuando los aulladores no son una especie que se extinga en el corto plazo, podrían estar sobreviviendo en condiciones que reducen su potencial reproductivo y su sobrevivencia futura (Martínez-Mota *et al.*, 2007).

En el presente estudio, se investigaron las interacciones sociales entre machos (adultos o subadultos) de grupos de *A. pigra* que viven en hábitat continuo y en fragmentado con el objetivo de evaluar diferencias conductuales relacionadas con el tipo de hábitat. En particular, se evaluó cuál de los dos modelos conductuales (competencia y concesión) predomina en las interacciones sociales entre machos en cada uno de los hábitats arriba mencionados.

De igual modo, se analizaron las concentraciones fecales de cortisol de los machos para evaluar el estrés al que están sometidos y si este varía entre hábitats (continuo y fragmentado).

• ***Conducta social y estrategias reproductivas de los machos adultos***

En términos generales, los machos compiten por el acceso a las hembras receptivas y, usualmente, el dominante gana y monopoliza las oportunidades reproductivas (van Hooff, 2000). Sin embargo, las interacciones entre machos dependen del trueque entre competencia inter e intragrupal para el acceso a las hembras (van Schaik y van Hooff, 1992, 1994; van Hooff, 2000).

En un contexto de elevada competencia intragrupal, los machos pueden excluir a los individuos del mismo sexo y formar grupos unimacho (para una revisión: Van Belle *et al.*, 2008), o pueden establecer relaciones de dominancia a través de interacciones agonistas (van Hooff, 2000; Hager, 2003a). En cambio, en un contexto de competencia intergrupala intensa, la reducción de la competencia intragrupal constituye una estrategia del macho dominante para mantener a los individuos subordinados en el grupo con el objetivo de que cooperen en la defensa de éste (Vehrencamp, 1983a). Los beneficios que el dominante obtiene de la presencia de otros machos residentes, en términos de defensa cooperativa del grupo, son superiores a los costos de la concesión de algunos beneficios reproductivos (van Hooff, 2000). En este contexto, las relaciones entre machos residentes deben resultar menos agresivas y más de afiliación (van Hooff y van Schaik, 1992, 1994).

• ***Mecanismos endocrinos y sociales involucrados en la liberación de cortisol***

• *Respuesta de estrés y sus mediadores*

La medición de los niveles de cortisol y otros glucocorticoides en sangre, orina o heces permite monitorear la actividad endocrina de un individuo (Möstl y Palme, 2002; Touma y Palme, 2005) y proporciona un indicador útil de la *respuesta de estrés*, un conjunto de modificaciones fisiológicas y comportamentales enfocado en que el organismo enfrente un estresor (McEwen y Wingfield, 2003; Romero, 2004). Por lo general, un estresor consiste en un estímulo nocivo o imprevisible que representa una amenaza para la homeostasis, el equilibrio dinámico de las condiciones internas de un individuo (Romero, 2004; Brousset Hernández-Juáregui *et al.*, 2005; Álvarez, 2008; Rangel-Negrín *et al.*, 2009).

La activación del eje hipotalámico-hipofisario-adrenal (HHA) constituye una de las principales respuestas de estrés y está caracterizada por una cascada de eventos neuroendocrinos en los cuales el hipotálamo secreta el factor liberador de corticotropina que estimula la adenohipófisis a sintetizar hormonas adrenocorticotropicas (DeVries *et al.*, 2003; Álvarez, 2008). Éstas actúan sobre la corteza de las glándulas adrenales donde promueven la liberación de glucocorticoides, entre ellos de cortisol, al torrente sanguíneo (Romero, 2004; Reeder y Kramer, 2005; Valdespino *et al.*, 2007; Álvarez, 2008).

La función de los glucocorticoides (GC), a menudo llamados *hormonas del estrés* (DeVries *et al.*, 2003), consiste en mantener la homeostasis o restablecerla en caso de que haya sido alterada: su liberación, y el consiguiente incremento temporal en las concentraciones plasmáticas, representa una respuesta adaptativa a un estresor agudo o a corto plazo (Sapolsky *et al.*, 1997; Sapolsky *et al.*, 2000). Esta respuesta permite enfrentar cambios en las condiciones ambientales internas o externas de forma relativamente rápida y eficaz (Wingfield *et al.*, 1998; McEwen, 2000; McEwen y Wingfield, 2003; Rangel-Negrín *et al.*, 2009).

Una vez liberados al torrente sanguíneo, los GC actúan principalmente sobre el metabolismo de los glúcidos, proteínas y lípidos (Brousset Hernández-Juáregui *et al.*, 2005) y aumentan la energía disponible para enfrentar situaciones de alta carga metabólica (Möstl y Palme, 2002; Reeder y Kramer, 2005). Los niveles sanguíneos de cortisol, el principal glucocorticoide en distintos primates (Sapolsky, 2002; *e.g.*, en *Cebus apella nigrinus*: Lynch *et al.*, 2002; en *Lemur catta*: Pride, 2005a), proporcionan también un mecanismo de retroalimentación por medio del cual se regula la secreción hormonal del eje HHA una vez que el organismo ha respondido al estímulo estresante (Brousset Hernández-Juáregui *et al.*, 2005; Álvarez, 2008).

En particular, el cortisol inhibe retroactivamente distintos componentes del eje HHA y, por consecuencia, la respuesta de estrés, con lo cual se evita una exposición duradera del organismo a las hormonas involucradas en aquella (Sapolsky, 1992; Reeder y Kramer, 2005). La eficacia del mecanismo de retroalimentación del cortisol se ve afectada negativamente en circunstancias patológicas o en situaciones de estrés repetido o intenso (Tresguerres, 2005), lo cual impide que se restablezcan gradualmente las concentraciones basales de GC una vez extinguido el factor estresante. En este caso, la respuesta de estrés deja de ser eficaz y adaptativa debido a que los GC alcanzan concentraciones potencialmente nocivas, que pueden deprimir las funciones reproductivas e incrementar la susceptibilidad de un organismo a contraer enfermedades (Nelson *et al.*, 2002), infecciones parasitarias o a padecer de estrés metabólico (Rangel-Negrín *et al.*, 2009).

• *Niveles de estrés y factores sociales*

Entre los factores que influyen en la actividad endocrina, las interacciones interindividuales y la posición social pueden alterar el funcionamiento hipotalámico-hipofisario-adrenal y la *carga alostática* a la que está sometido un individuo (Abbott *et al.*, 2003; DeVries *et al.*, 2003; Goymann y Wingfield, 2004; Álvarez, 2008). La carga alostática ha sido definida a partir del concepto de *alostasis*, el proceso que soporta la homeostasis a través de cambios mediados principalmente por los GC, y consiste en los requerimientos energéticos procedentes de eventos predecibles y no predecibles (McEwen y Wingfield, 2003).

Las interacciones sociales pueden influir en la carga alostática positiva o negativamente provocando una reducción o un incremento en los niveles circulantes de GC (Álvarez, 2008) y representando, respectivamente, amortiguadores del estrés o estresores potenciales (Creel, 2001; DeVries *et al.*, 2003). En particular, conductas de afiliación como el apoyo social pueden constituir estrategias de enfrentamiento que reducen los requerimientos energéticos de un individuo, con efectos benéficos sobre la actividad HHA (Goymann y Wingfield, 2004). En cambio, el estar en situaciones de estrés social, por ejemplo emitiendo o recibiendo agresión, incrementa la carga alostática y promueve el sistema HHA, con implicaciones potencialmente negativas en el caso de un incremento duradero en las concentraciones de GC (Padgett *et al.*, 1998; DeVries *et al.*, 2003).

La posición social es otro factor que influye en la actividad hipotalámica-hipofisaria-adrenal y en la secreción de cortisol (Abbott *et al.*, 2003). Sin embargo, la asociación entre la posición

social y el grado de estrés varía en relación a la estabilidad social y a los despliegues conductuales de los dominantes (Sapolsky, 1990; Creel *et al.*, 1996; Goymann y Wingfield, 2004). Por lo general, éstos tienen acceso prioritario a los recursos y a las hembras (DeVries *et al.*, 2003) y defienden su posición social empezando un número de interacciones agresivas mayor que los subordinados (Creel *et al.*, 1996). Estas interacciones pueden resultar fisiológicamente estresantes tanto para los dominantes como para individuos de rango inferior (Creel, 2001).

De acuerdo a la *hipótesis del estrés por subordinación*, las interacciones agresivas pueden constituir una situación de estrés social para los subordinados que las reciben, con lo cual incrementan temporalmente la carga alostática y los niveles de GC (Ray y Sapolsky, 1992). Por otro lado, las interacciones agresivas y agonistas de defensa de la posición social pueden implicar niveles de estrés superiores para los dominantes, como propone la *hipótesis del estrés por dominancia* (Ray y Sapolsky, 1992). En este caso, las concentraciones de GC de los individuos de rango superior son mayores a los de los subordinados (Ray y Sapolsky, 1992).

Si bien una elevada actividad HHA puede representar una respuesta fisiológica a interacciones agresivas interpretable en términos de costo de la subordinación o de la dominancia, la participación en interacciones de afiliación puede amortiguar dicho costo (Creel, 2001; Álvarez, 2008). Por lo tanto, el grado de estrés al que está sometido un individuo no procede directamente de su posición social, sino que deriva de la mediación proporcionada por los rasgos conductuales, por ejemplo las agresiones y las oportunidades de apoyo social, que caracterizan aquella (Sapolsky y Ray, 1989; Creel, 2001; Abbott *et al.*, 2003; De Vries *et al.*, 2003; Goymann y Wingfield, 2004).

CAPÍTULO 2. ANTECEDENTES

• *Semblanza sobre estudios de cortisol en relación a los planteamientos del problema de investigación*

La formulación de las hipótesis relativas a los correlatos fisiológicos de la conducta social ha sido favorecida por la implementación y la aplicación de técnicas no invasivas para monitorear la actividad endocrina en animales silvestres (Pelletier *et al.*, 2003). En particular, la medición de hormonas esteroides ha sido validada como parámetro para la valoración del estado fisiológico en primates neotropicales y para la comprensión de la interacción entre conducta y fisiología (*e.g.*, corticosterona fecal en *Alouatta palliata* (Cristóbal-Azkarate *et al.*, 2007), glucocorticoides, andrógenos, estradiol y progesterona en *Alouatta pigra* (Martínez-Mota *et al.*, 2007; Martínez-Mota *et al.*, 2008; Van Belle *et al.*, 2009a, 2009b; Behie *et al.*, 2010; Rangel-Negrín *et al.*, 2010), cortisol fecal en *Ateles geoffroyi yucatanensis* (Rangel-Negrín *et al.*, 2009)).

Con respecto a los correlatos fisiológicos de la conducta, el modelo de la asociación entre estatus social y hormonas del estrés propuesto por Goymann y Wingfield (2004) explica las diferencias de rango en las concentraciones de cortisol en primates (metabolitos de GC en heces: *Lemur catta* y *Cebus apella*; en orina: *Macaca fascicularis*, *Gorilla gorilla* y *Pan troglodytes*; en sangre: *Papio anubis*) a través del concepto de alostasis (Goymann y Wingfield, 2004).

Este modelo permite predecir los niveles de GC a partir de la carga alostática de un individuo, en particular asume que ésta puede incrementar en un contexto de conflicto social, resultando en niveles de GC basales superiores (Goymann y Wingfield, 2004). Esto concuerda con las hipótesis del estrés por subordinación y por dominancia que describen el incremento en los niveles de GC como respuesta a la agresión en el contexto de la competencia entre individuos (Ray y Sapolsky, 1992; Álvarez, 2008).

En el caso de primates sociales, se ha reportado que la competencia entre machos a través de interacciones agresivas para obtener una posición social de dominancia se refleja en niveles de andrógenos y GC superiores en los dominantes en comparación con los subordinados (*e.g.*, testosterona fecal en *Mandrillus sphinx* (Wickings y Dixson, 1992) y en *Propithecus verreauxi* (Brockman *et al.*, 1998; Kraus *et al.*, 1999); cortisol fecal en *Lemur catta* (Cavigelli y Pereira, 2000)).

· ***Estudios sobre las interacciones sociales y la respuesta de estrés en *Alouatta pigra****

· *Interacciones sociales entre machos adultos*

El mono aullador negro (*A. pigra*) puede considerarse un modelo para el estudio de las interacciones sociales entre machos debido a la variabilidad intraespecífica de su estructura social (Di Fiore y Campbell, 2007).

Los aulladores pueden vivir en grupos bisexuales unimacho o multimacho igualitarios en los cuales no se distinguen jerarquías lineales ni rangos de dominancia entre machos (Van Belle *et al.*, 2009a; Behie *et al.*, 2010). Sin embargo, se pueden diferenciar posiciones sociales de centralidad y de no centralidad en las relaciones entre machos residentes. El macho “central” ha sido definido como aquel que se mantiene significativamente más próximo (a 0-1 m) con las hembras fértiles que los otros machos residentes (Van Belle *et al.*, 2008, 2009a).

Por lo general, las relaciones intragrupalas entre machos adultos de *A. pigra* han sido descritas como sutiles o poco manifiestas debido a la bajas tasas de interacciones intrasexuales de afiliación y agresión, y a la escasa tendencia a mantenerse próximos entre sí (Van Belle *et al.*, 2008). Conforme a lo anterior, la cooperación y la afiliación entre machos residentes no están claramente reflejadas en sus relaciones espaciales y sociales que, en cambio, se caracterizan por tolerancia y evitamiento (Van Belle *et al.*, 2008). La tolerancia entre machos residentes no parece estar asociada a las actividades en las cuales participan (Bernstein, 1964), sin embargo se ha sugerido que pueda ser menor en condiciones de saturación y fragmentación del hábitat (Estrada *et al.*, 2006b).

A nivel intragrupal, los machos centrales y no centrales compiten de forma no agresiva o indirecta a través de la regulación de sus interacciones con las hembras fértiles (Van Belle *et al.*, 2009a). En cambio, la competencia entre machos se hace explícita sobre todo a nivel intergrupala, durante las vocalizaciones y en encuentros con otros grupos (Horwich *et al.*, 2000; Van Belle *et al.*, 2008). Machos solitarios pueden formar coaliciones para ingresar a un grupo y, una vez que logran invadirlo, se involucran menos en interacciones agonistas y pasan más tiempo en proximidad entre sí que díadas formadas por un macho residente y un inmigrante (Horwich *et al.*, 2000; Van Belle *et al.*, 2008).

Con respecto a la cooperación entre machos residentes, éstos participan en la defensa del grupo a través de vocalizaciones de largo alcance, una alternativa menos costosa al enfrentamiento físico directo en el contexto de un encuentro intergrupala o con machos solitarios (Kitchen, 2004; Kitchen *et al.*, 2004; Van Belle *et al.*, 2008). El macho central defiende

activamente su posición iniciando un mayor número de aullidos y la participación de los machos no centrales a vocalizaciones grupales se considera un buen indicador de la cooperación para la defensa del grupo (Kitchen, 2004; Kitchen *et al.*, 2004; Van Belle *et al.*, 2008, 2009a, 2009b).

· *Estrategias reproductivas del mono aullador negro*

En *A. pigra*, las oportunidades reproductivas están sesgadas hacia el macho central, quien copula y se mantiene más próximo con las hembras cuando se encuentran en el período de mayor fertilidad, definido como periovulatorio o POP (Van Belle *et al.*, 2009b). El sesgo de las oportunidades reproductivas hacia el individuo central emerge sólo durante el POP y procede principalmente de las solicitudes sexuales que las hembras dirigen a él (Van Belle *et al.*, 2009b). A su vez, el macho central parece monitorear el ciclo estral de las hembras, debido a que incrementa significativamente sus relaciones espaciales, de afiliación y sexuales con ellas en el período POP (Van Belle *et al.*, 2009a, 2009b). En cambio, los machos no centrales tienen pocas oportunidades reproductivas y no cambian su conducta hacia las hembras cuando éstas son más fértiles (Van Belle *et al.*, 2009a, 2009b).

Pese a los comportamientos sexuales preferenciales entre las hembras fértiles y el macho central, ellas ocasionalmente copulan con los no centrales o individuos externos al grupo, lo cual puede amenazar el monopolio reproductivo del macho central (Van Belle *et al.*, 2009b).

La competencia entre machos para las parejas sexuales ha sido demostrada en un estudio sobre los mecanismos hormonales a la base de las estrategias reproductivas del mono aullador (Van Belle, 2009; Van Belle *et al.*, 2009a). En particular, las elevadas concentraciones de glucocorticoides y andrógenos del macho central *vs.* no centrales han sido asociadas a las frecuentes relaciones de afiliación entre él y las hembras receptoras; esto fue interpretado como una forma de *competencia no agresiva o indirecta* entre machos que impone un alto costo metabólico al individuo central (Van Belle, 2009; Van Belle *et al.*, 2009a).

· *Evaluación experimental de la respuesta de estrés en A. pigra*

La respuesta de estrés en *A. pigra* ha sido investigada experimentalmente a través de la medición de los niveles de glucocorticoides en suero y heces en monos aulladores negros a los cuales había sido aplicado el anestésico ketamina como estresor (Martínez-Mota *et al.*, 2008). Éste indujo un incremento en los niveles de GC fecales entre 24 y 96 horas después de su aplicación, con diferencias interindividuales en el intervalo temporal entre estimulación y pico de excreción de GC (en promedio, entre 72 y 96 horas), y en los valores que éstos alcanzan

(Martínez-Mota *et al.*, 2008). Si bien el incremento en los GC resultó ser significativo sólo marginalmente¹, los resultados obtenidos validan la medición de los niveles de cortisol fecal como técnica para obtener un parámetro del estrés fisiológico en *A. pigra* (Martínez-Mota *et al.*, 2008).

· ***Estudios sobre los efectos de la fragmentación del hábitat en *Alouatta pigra****

La respuesta del mono aullador negro a la fragmentación del hábitat ha sido analizada desde una perspectiva demográfica (Van Belle y Estrada, 2005, 2006, 2008) y endocrina (Martínez-Mota *et al.*, 2007). Se ha encontrado que este proceso de transformación del hábitat tiene como consecuencia una desorganización demográfica y social (Van Belle y Estrada, 2006), y también puede resultar en condiciones ecológicas en las cuales los aulladores están sometidos a estrés fisiológico (Martínez-Mota *et al.*, 2007).

· ***Datos demográficos relativos a grupos de *Alouatta pigra* presentes en hábitat continuo y en fragmentado***

Los estudios sobre la demografía de *A. pigra* (Van Belle y Estrada, 2005, 2006, 2008) demuestran una similitud entre los parámetros demográficos que caracterizan a los grupos de aulladores presentes en diferentes localidades de México (Campeche, Quintana Roo, Chiapas). Sin embargo, la comparación entre poblaciones de *A. pigra* en hábitat continuo, por ejemplo selva extensa y protegida > 8.5 km², y hábitat fragmentado, no protegido y < 4 km², ha revelado una variabilidad en relación al tamaño, la composición y la estructura de las unidades sociales (Van Belle y Estrada, 2005, 2006), con diferencias significativas en los dos últimos parámetros.

En particular, las respuestas demográficas y conductuales del mono aullador a cambios en la distribución y disponibilidad del hábitat, consecuencias del proceso de fragmentación, indican que un ambiente reducido y aislado puede llevar a una reducción en el número de machos adultos residentes y a la prevalencia de una estructura social unimacho-unihembra o unimacho-multihembra, en contraste con la multimacho-multihembra que predomina en hábitat continuo (Van Belle y Estrada, 2005, 2006).

Con respecto a las características demográficas, en hábitat continuo (*e.g.*, foresta extensa o conservada) los grupos de aulladores tienen un tamaño promedio de 6.57 ± 1.20 individuos, con un promedio de 2.07 ± 0.41 machos adultos, 2.26 ± 0.33 hembras adultas, 1.28 ± 0.48 juveniles y de 0.96 ± 0.44 infantes (con un cociente de sexos de 1.36 ± 0.20 hembras adultas por macho; Van

¹ El nivel de significatividad estadística fue $p=0.06$.

Belle y Estrada, 2006, 2008). La densidad de las poblaciones en esas áreas varía entre 12.7 y 44.1 individuos/km², y la estructura social predominante es la multimacho-multihembra (Van Belle y Estrada, 2006).

En cambio, los grupos de aulladores que se encuentran en hábitat fragmentado de Palenque (Chiapas) presentan un tamaño promedio de 5.94 ± 3.08 individuos, y están constituidos por un promedio de 1.39 ± 0.50 machos adultos, 1.83 ± 0.92 hembras adultas (con un cociente de sexos de 1.39 ± 0.78 hembras adultas por macho), 0.78 ± 0.81 machos y 1.11 ± 1.08 hembras juveniles, y 0.83 ± 0.86 infantes (Van Belle y Estrada, 2006). La densidad poblacional en hábitat fragmentado oscila entre 11.3 y 315.8 individuos/km² (con promedio de 119.2 ± 83.0 ind./km²), y las unidades unimacho-unihembra o unimacho-multihembra son predominantes, e incluso más frecuentes que en hábitat continuo (Van Belle y Estrada, 2005, 2006).

La alta densidad poblacional y la reducción en el número de machos en grupos en hábitat fragmentado podrían afectar negativamente el potencial reproductivo y la viabilidad de las poblaciones allí existentes (Marsh, 2003; Van Belle y Estrada, 2005, 2006; Martínez-Mota *et al.*, 2007).

· *Estrés fisiológico en grupos de *Alouatta pigra* presentes en hábitat fragmentado*

En grupos de *A. pigra* en vida silvestre, se ha documentado un efecto del tipo de hábitat (fragmentado vs. continuo) sobre el grado de estrés al que están sometidos los aulladores (Martínez-Mota *et al.*, 2007). En particular, se compararon grupos de *A. pigra* presentes en parches de selva inferiores a 2 ha, considerados hábitats fragmentados, y grupos en áreas de selva de 1400 ha, consideradas hábitats continuos.

A través del análisis de las concentraciones fecales de cortisol y sus metabolitos, se demostró que individuos presentes en hábitat fragmentado presentan concentraciones promedio de cortisol significativamente superiores a las de individuos en hábitat continuo (en promedio, 399 ± 23 ng/g vs. 313 ± 14 ng/g); por lo tanto, se consideró que los primeros están sometidos a un grado de estrés mayor que los segundos (Martínez-Mota *et al.*, 2007).

Debido a que los patrones de actividades diarias (interacciones sociales, descanso y alimentación) no variaron entre hábitats, los elevados niveles de cortisol de los aulladores en hábitat fragmentado han sido interpretados en términos de *respuesta fisiológica de estrés* a condiciones ambientales subóptimas, lo que soporta la hipótesis de un mayor grado de estrés de los individuos en hábitat fragmentado (Martínez-Mota *et al.*, 2007).

Por otro lado, se reconoce que para que sea posible entender los mecanismos de variación del cortisol entre diferentes hábitats, es necesario identificar cuáles variables ambientales, por ejemplo escasez y baja calidad de recursos, discontinuidad del dosel, disrupción social o perturbaciones locales, representan un factor de estrés para el mono aullador (Martínez-Mota *et al.*, 2007). Con respecto a esto, recientemente se ha demostrado que la disponibilidad de fruta y la presencia de turistas constituyen importantes fuentes de variación en las concentraciones fecales de cortisol en *A. pigra*; por lo tanto, pueden considerarse posibles estresores (Behie *et al.*, 2010).

CAPÍTULO 3. OBJETIVOS GENERALES E HIPÓTESIS

· Objetivos

De acuerdo con el planteamiento anterior, los objetivos fueron los siguientes:

1. Evaluar cuál de estos dos modelos conductuales (de competencia o de concesión) predomina en las interacciones entre machos adultos o subadultos en grupos de monos aulladores negros (*A. pigra*) que existen en hábitat continuo y en hábitat fragmentado.
2. Evaluar el estrés al que están sometidos los machos adultos y subadultos a través de la medición de los niveles de cortisol detectado en sus heces.

· Hipótesis y predicciones

· Hipótesis I

En las interacciones sociales entre machos adultos de *A. pigra* en hábitat continuo predominará el modelo de concesión sobre el de competencia, debido a que, para sostener su posición social y los beneficios reproductivos y sociales anexos frente a machos provenientes de otros grupos en la vecindad, el macho central requerirá de la ayuda de los machos no centrales.

Asimismo, en las interacciones entre machos adultos en el hábitat fragmentado predominará el modelo de competencia sobre el de concesión, debido a que en condiciones ecológicas de reducción en tamaño del hábitat y aislamiento de éste, los recursos (*e.g.*, hembras, alimento y espacio) son limitados.

Predicciones

1. En **hábitat continuo** predominará el modelo de concesión y las predicciones en este caso serán las siguientes:

- Interacciones agresivas escasas entre machos e inferiores a lo esperado bajo el modelo de competencia, lo cual se considera indicativo de escasa rivalidad entre machos.
- Interacciones de afiliación y asociaciones espaciales entre machos frecuentes y superiores a lo esperado bajo el modelo de competencia. Esto se considera indicador de una mayor afiliación y tolerancia entre machos en condiciones de competencia intragrupal relajada (van Hooff y van Schaik, 1992, 1994).
- Oportunidades reproductivas compartidas y toleradas entre machos residentes (Vehrencamp, 1983a; Reeve *et al.*, 1998; Cant, 1998; Clutton-Brock, 1998).
- Vocalizaciones mutuas entre machos residentes más frecuentes de lo pronosticado bajo el modelo de competencia, lo cual se considera en términos de una mayor cooperación en el

contexto de la competencia intergrupala (Kitchen, 2004; Kitchen *et al.*, 2004; Van Belle *et al.*, 2008).

2. En **hábitat fragmentado** predominará el modelo de competencia, con las predicciones siguientes:

- Interacciones agresivas entre machos más directas y frecuentes de lo esperado bajo el modelo de concesión (van Hooff y van Schaik, 1992, 1994).
- Interacciones de afiliación y asociaciones espaciales entre machos escasas e inferiores a lo esperado bajo el modelo de concesión (van Hooff y van Schaik, 1992, 1994).
- Oportunidades reproductivas no compartidas o no toleradas entre machos residentes.
- Vocalizaciones mutuas entre machos residentes escasas.

· *Hipótesis II*

En grupos de aulladores en donde predomina el modelo de competencia, el grado de estrés al que están sometidos los machos será más alto que en grupos en donde predomina el modelo de concesión.

Predicciones

1. El grado de estrés de los machos adultos y subadultos bajo el **modelo de concesión** será reducido en comparación con aquel esperado bajo el modelo de competencia, y la predicción será la siguiente:

- Concentraciones promedio de cortisol para los machos residentes inferiores a lo pronosticado bajo el modelo de competencia.

2. El grado de estrés de los machos adultos bajo el **modelo de competencia** será elevado y la predicción será la siguiente:

- Concentraciones promedio de cortisol para los machos residentes superiores a lo esperado bajo el modelo de concesión.

CAPÍTULO 4. METODOLOGÍA

· *Área de estudio y poblaciones de monos aulladores negros*

El área de estudio es aquella en donde se encuentra ubicado el Parque Nacional Palenque (PNP) en Chiapas, México (17° 28'N, 99° 03'W). El clima del área es cálido y húmedo y la temperatura oscila entre 22 y 29 °C, con una media anual de 26 °C (Estrada *et al.*, 2002a, 2002b). La precipitación media anual es de 2200 mm, con una estación seca de enero a abril (precipitación media mensual de 62 ± 18 mm) y una estación húmeda de mayo a diciembre (precipitación media mensual de 240 ± 106 mm); el gradiente altitudinal va de 50 a 500 m sobre el nivel medio del mar (Estrada *et al.*, 2002a, 2002b).

El PNP cuenta con una extensión de 1,771 ha de las cuales aproximadamente 900 ha están cubiertas por selva alta perennifolia primaria y por vegetación en distintos estados de regeneración (Estrada *et al.*, 2002b; Van Belle *et al.*, 2008), mientras que el resto está constituido por pastizales inducidos (Díaz Gallegos, 1996). La protección del PNP por parte de CONANP y SEMARNAT, así como por parte del INAH que tiene en tutela el sitio arqueológico maya, ha contribuido a salvaguardar las poblaciones de monos aulladores negros que existen en sus selvas (Estrada *et al.*, 2002a, 2006c).

La selva del PNP se consideró un hábitat continuo por su extensión > 8.5 km² y por el hecho de estar protegida por el gobierno local (Van Belle y Estrada, 2006). Sin embargo, turistas y personas lugareñas acceden legal e ilegalmente al PNP durante todo el año y los monos aulladores que allí se encuentran constituyen una de las principales atracciones para ellos.

En el caso de los paisajes que rodean al PNP, la selva remanente existe en forma de fragmentos aislados de vegetación nativa con tamaños variables y diferentes historias de aislamiento y de manejo (Estrada *et al.*, 2002b). Considerando una superficie de 250 km² alrededor del PNP, la transformación de estos paisajes ha sido el resultado de la conversión de la selva a grandes extensiones de pastizales por la acción humana (Estrada *et al.*, 2002b).

Un estudio en paisajes al norte y noreste del PNP reporta la existencia de 44 fragmentos de selva, de los cuales el 50% está ocupado por grupos de monos aulladores negros (Estrada *et al.*, 2002b). Los fragmentos se encuentran a distancias variables entre sí (0.5-5 km), tienen un tamaño medio de 10.8 ± 14.9 ha (entre 1-86 ha) y el área total que cubren es de 477 ha (Estrada *et al.*, 2002b).

Los sitios de estudio considerados como hábitat fragmentado incluyeron dos parches de selva, el CBETA y el Chankah, que no están conectados a grandes extensiones de selva y cuya área es

inferior a 4 km² (Van Belle y Estrada, 2006). Estos parches no están protegidos, se encuentran cerca de asentamientos humanos y carreteras, y son transitados por personas y vehículos.

El sitio Chankah (17° 29'N, 92° 0'W) es parte de la propiedad del hotel Chan-Kah Resort Village. Es un parche de selva de forma aproximadamente oval, con una extensión de 11.4 ha, y se encuentra a una distancia de 2.2 km del PNP y de 200 m desde el parche más cercano. La vegetación que lo caracteriza está constituida principalmente por selva alta perennifolia primaria y por vegetación en distintos estados de regeneración. El sitio CBETA (17° 31'N, 91° 59'W), cuyo territorio está en parte al interior de la reserva del Centro de Bachillerato Tecnológico y Agropecuario de Palenque, y en parte es de propiedad privada, tiene una superficie de 23 ha, está a una distancia de 7.5 km del PNP y de 300 m del parche más cercano. Está caracterizado por selva alta perennifolia y vegetación en distintos estados de regeneración.

• ***Características demográficas relativas a los grupos de estudio***

La investigación se realizó con 6 grupos de monos aulladores negros, 3 habitan en la selva continua y protegida del PNP y 3 en fragmentos de selva al norte del PNP. La definición de los grupos objeto de estudio se realizó durante 3 visitas exploratorias, de una semana cada una (entre enero y abril de 2010), y se basó en la elección de aquellos más similares entre sí en tamaño y composición para cada hábitat. En seguida, se describe la composición de cada grupo de estudio (véase Tabla 1).

Tabla 1. Datos demográficos relativos a los grupos de estudio.								
Los grupos que fueron sujetos a cambios ² en su composición a lo largo de la fase de observación se señalan con un asterisco (*). (MA=Macho adulto/subadulto; HA=Hembra adulta; MJ=Macho juvenil; HJ=Hembra juvenil; MI=Macho infante; HI=Hembra infante).								
Hábitat	Grupo	MA	HA	MJ	HJ	MI	HI	N. individuos
Continuo	<i>Pakal*</i>	2-2	3	0	2	1-0	0-1	8-9
Continuo	<i>Motiepa</i>	4	2	2	0	0	1-1	9-10
Continuo	<i>Balam</i>	2	2	2	0	0	0	6
Fragmentado	<i>David</i>	2	4	2	0	2	0	10
Fragmentado	<i>Chankah*</i>	4-3	2	1	0	1	0	7
Fragmentado	<i>Griffin*</i>	2-1	2	0	1	0	0	4

² Los cambios en la composición de los grupos se describen en la sección “Resultados: medidas de distanciamiento espacial”.

· *Grupos en hábitat continuo (PNP)*

1. Pakal: el grupo está constituido por 2 machos adultos, 3 hembras adultas y 2 hembras juveniles y 1 infante. Por lo general, el grupo ocupa un área de aproximadamente 0.075 ha en el PNP.
2. Motiepa: el grupo está constituido por 4 machos adultos (2 de ellos subadultos), 2 hembras adultas, 2 machos juveniles y 2 hembras infantiles. El área que el grupo ocupa es aproximadamente de 0.22 ha.
3. Balam: el grupo está constituido por 2 machos adultos, 2 hembras adultas, 2 machos juveniles, y ocupa un área de aproximadamente 0.1 ha.

· *Grupos en hábitat fragmentado*

1. Chankah: el grupo está compuesto por 4 machos adultos (2 de ellos subadultos), 2 hembras adultas, 1 macho juvenil y 1 infante, se encuentra en el parche de selva Chankah y ocupa un área de aproximadamente 0.1 ha.
2. David: el grupo está constituido por 2 machos adultos, 4 hembras adultas, 2 machos juveniles, y 2 machos infantiles. Ocupa un área de aproximadamente 0.2 ha en la zona oeste del parche de selva del sitio CBETA.
3. Griffin: el grupo está constituido por 2 machos adultos, 2 hembras adultas y 1 hembra juvenil. Este grupo se encuentra en un área de aproximadamente 0.1 ha en la parte noreste del parche de selva, al interior del sitio CBETA.

· *Características demográficas de las poblaciones de monos aulladores negros en el PNP y en los fragmentos de selva*

Los datos demográficos relativos a las poblaciones de *A. pigra* existentes en el PNP reportan la presencia de un total de 136 individuos, 128 monos aulladores repartidos en 19 grupos y 8 solitarios, con una densidad estimada promedio de 23 individuos/km² (Estrada *et al.*, 2002b; Van Belle y Estrada, 2006). El tamaño de esos grupos es aproximadamente de 7 individuos, con una variación de entre 2 y 12 individuos/grupo; el 60% de las unidades sociales es multimacho (Estrada *et al.*, 2002c). La composición promedio de los grupos es de 2.05 ± 0.91 machos adultos, 1.91 ± 1.03 hembras adultas, 1.74 ± 1.37 juveniles y 1.00 ± 0.94 infantiles (Van Belle y Estrada, 2006).

En hábitat fragmentado, el tamaño promedio de los grupos es aproximadamente de 6 individuos (similar a los grupos en el PNP) y la densidad poblacional es de 119.2 ± 83.0 ind/km², 5.4 veces superior que en el PNP (Estrada *et al.*, 2002b; Van Belle y Estrada, 2005, 2006). El número de machos adultos en grupos en hábitat fragmentado varía entre uno y dos individuos (con un promedio de 1.39 ± 0.50) y resulta inferior a lo observado en los grupos de monos en el PNP, que oscila entre 1 y 4 individuos (Van Belle y Estrada, 2006).

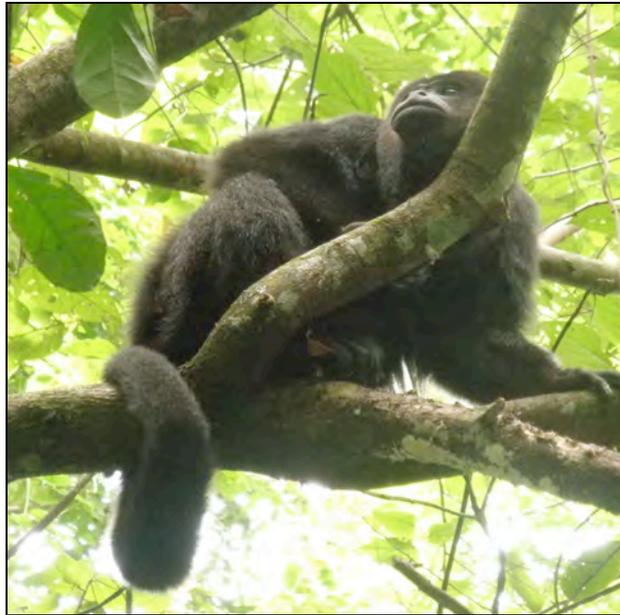


Fig.1. *Dedós*, uno de los monos aulladores sujeto de estudio.

• *Colecta de datos*

El muestreo fue realizado entre agosto de 2010 y marzo de 2011, por un período total de campo de 5 meses durante los cuales se alternaron 6 ciclos de observación entre hábitat fragmentado y continuo. Durante un ciclo de observación en un hábitat, cada uno de los tres grupos fue observado por un “bloque” de tres días consecutivos (6.30 am-4 pm) seguido por un día de suspensión. Por lo tanto, en cada ciclo se efectuaron 9 días efectivos de observación sistematizada. En total, se realizaron 54 días de observación en hábitat continuo y 41 días en fragmentado.

· *Técnicas de muestreo conductual*

Las interacciones sociales entre machos adultos o subadultos fueron registradas por medio de dos procedimientos: registros focales y medidas de distanciamiento interindividual. A continuación, se describe cada uno.

1. Registros focales

Para la colecta de los datos conductuales de los machos, se utilizaron registros focales (Altmann, 1974) de media hora y se anotó en orden secuencial toda conducta que el sujeto focal desarrolló (véase Apéndice 1, Tabla 1). En caso de que no fuera posible observar un individuo focal por > 10 min. (*e.g.*, el animal queda fuera de la vista del observador), se pasó al registro del macho focal sucesivo. No se consideraron completos los registros focales menores a 20 minutos.

Durante los registros focales, se alternaron de manera secuencial los sujetos focales (*e.g.*, macho 1, macho 2, etcétera) y, una vez concluida la ronda de muestreos de todos los machos del grupo, se comenzaba otra hasta terminar el período de observación diario. En caso de que no fuera posible alternar entre sujetos, porque no siempre estaban visibles o presentes, se realizaron focales de un mismo macho intercalándolos con pausas de ≥ 2 min. Se evitó efectuar ≥ 5 registros consecutivos de un mismo sujeto para evitar subestimar o sobrestimar la frecuencia y duración de su conducta y, al término de un bloque de observación, se trató de obtener un número de registros balanceado entre los sujetos focales de un grupo.

Durante el periodo focal, se registraron la ocurrencia y la direccionalidad de las interacciones de afiliación, agonistas y sexuales (véase Apéndice 1, Tabla 1), con hora de inicio y término de cada una (Van Belle *et al.*, 2008; Van Belle *et al.*, 2009a). De esa manera, se obtuvieron datos sobre la frecuencia y la duración de cada conducta social. Asimismo, se llevaron a cabo registros de las vocalizaciones de largo alcance emitidas por el macho en observación (Van Belle *et al.*, 2008).

En total, se efectuaron 531.5 horas focales (hábitat continuo: 278.5 horas; hábitat fragmentado: 253 horas) correspondientes a 1063 registros focales, 557 en hábitat continuo y 506 en fragmentado.

2. Medidas de distanciamiento interindividual

Cada día de observación, se realizaron registros de barrido instantáneo o *scans* (Altmann, 1974) a intervalos de 15 min. durante el periodo focal de cada macho. Se registró la cercanía de otros individuos (machos y hembras adultos, subadultos y juveniles) según tres categorías de

distanciamiento: contacto físico (0 m), a 1 m (categoría que abarca distancias entre 0 y 1 m) y 5 m (distancias entre 1 y 5 m) (Strier *et al.*, 2002; Wang y Milton, 2003; Van Belle *et al.*, 2008, 2009a). Las medidas de distanciamiento interindividual no incluyeron datos relativos a individuos que se hallaban a distancias mayores que las categorías mencionadas arriba (> 5 m).

En los 95 días de observación, se efectuó un total de 3,118 registros de barrido instantáneo: 1,643 en hábitat continuo y 1,475 en fragmentado.

· *Técnica de recolecta de muestras fecales*

La colecta de muestras fecales de los machos fue efectuada a partir del tercer ciclo de observación, por las dificultades en la identificación de las mismas en los primeros dos ciclos. En cada bloque de observación de un grupo, se recolectaron dos muestras fecales de cada macho adulto y subadulto cuando fue posible identificar de manera inequívoca el individuo de pertenencia (Van Belle *et al.*, 2009a).

Para evitar que la variación intradiaria en la concentración de cortisol resultante del ritmo circadiano afectara al análisis, se trató de coleccionar las muestras en la mañana (Whitten *et al.*, 1998; Hodges y Heistermann, 2011). Sin embargo, esto no fue siempre posible y las muestras fueron recolectadas antes del mediodía en el 52.6% de los casos (n=51 muestras) y en el 47.4% (n=46 muestras) después de esta hora.

La frecuencia de muestreo fue planeada conforme al tamaño muestral mínimo recomendado para obtener datos robustos (Hodges y Heistermann, 2011). Éste no debe ser inferior a seis muestras por condición y, de preferencia, de por lo menos diez muestras para garantizar la significatividad de los resultados (Hodges y Heistermann, 2011). No se coleccionaron más muestras/individuo/bloque debido a que, para la evaluación de los niveles de estrés medido a través de cortisol, no son necesarias colectas diarias de muestras fecales (Whitten *et al.*, 1998).

Con respecto al procedimiento de colecta, la excreta de un individuo fue homogeneizada manualmente con una espátula para evitar que la distribución no uniforme de los metabolitos en las heces perjudicara la representatividad de la muestra (Wasser *et al.*, 1996; Beenher y Whitten, 2004; Millspaugh y Washburn, 2004). Una vez homogeneizada la excreta, se coleccionó una muestra de aproximadamente 5 g la cual fue colocada, limpia de orina y de otras impurezas, en tubos estériles de polipropileno de 50 ml (Hodges y Heistermann, 2003).

Los contenedores de almacenaje fueron etiquetados para que, por cada muestra, se registraran fecha y hora de colecta, individuo de pertenencia (Rangel-Negrín, 2009; Van Belle *et al.*, 2009a)

y posible contaminación con orina (Hodges y Heistermann, 2003). Las muestras fueron procesadas el mismo día de la colecta para minimizar el metabolismo bacteriano y la degradación del cortisol (Möstl *et al.*, 2005).

En total, se recolectaron 97 muestras de los 17 machos focales, aproximadamente 5.71 ± 1.70 muestras/individuo (hábitat continuo: n=50 muestras, promedio=5.55 muestras/ind.; hábitat fragmentado: n=47 muestras, promedio=5.88 muestras/ind.). Para 4 machos (individuos PK, SB, YM y BR) se recolectaron menos de 6 muestras/ind. debido a que desaparecieron a lo largo del período de muestreo.

• *Procesamiento preliminar de las muestras en campo*

Las muestras fueron procesadas en la estación de campo antes de someterlas al procedimiento de extracción. Esto permitió reducir costos y tiempos para el análisis de laboratorio (Ziegler y Wittwer, 2005).

El procesamiento consistió en homogeneizar la excreta, extraer 5 gramos de ella y colocarlos en hojas de papel aluminio para desecarlos en un horno eléctrico convencional (Oster 299-13) a una temperatura de 60°C, evitando una alteración de la hormona y sus metabolitos (Wasser *et al.*, 1993; Adams *et al.*, 1994; Wasser *et al.*, 1996; Lynch *et al.*, 2003; Millspaugh y Washburn, 2004). La eficacia de la desecación para preservar una muestra depende de la temperatura utilizada, la cual, por lo general, oscila entre 40 y 80 °C, con un cierto grado de variación en caso de que se utilicen temperaturas a ambos extremos (Ziegler y Wittwer, 2005).

La excreta seca de cada individuo fue pulverizada en un mortero y tamizada para eliminar fibras y otras impurezas (Keay *et al.*, 2006). Las muestras obtenidas fueron colocadas en tubos herméticos de ensayo Monoject y conservadas en *ziplocks*. De esta manera, se evitó su rehidratación y la consiguiente alteración de las concentraciones de metabolitos de cortisol en ellas contenidos.

La desecación constituye un método práctico y estable para la conservación y el transporte a temperatura ambiente de las muestras fecales (Khan *et al.*, 2002; Terio *et al.*, 2002) y ha sido utilizada para el estudio de primates neotropicales (*A. palliata* (Zucker *et al.*, 1995), *Ateles geoffroyi yucatanensis* (Rangel-Negrín *et al.*, 2009)) y prosimios del Madagascar (*Propithecus verreauxi* (Brockman y Whitten, 1998), Whitten *et al.*, 1998). Debido a que no hay índices de corrección para muestras fecales (Brousset Hernández-Jáuregui *et al.*, 2005), la desecación permite expresar las concentraciones de hormona en gramos de materia seca (*vs.* húmeda), con lo

cual se controlan mejor los efectos de la dieta en la tasa de excreción de esteroides (Wasser *et al.*, 1993). La eliminación de la variabilidad intra e interindividual en el contenido de agua de una muestra, que oscila entre el 30 y 75% de la masa fecal (Ziegler *et al.*, 1996), favorece medidas más robustas de los esteroides fecales (Ziegler y Wittwer, 2005).

· **Trabajo de laboratorio**

· *Extracción de cortisol*

Las muestras fecales fueron procesadas en el laboratorio del Departamento de Fisiología, Biofísica y Neurociencias del Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del Instituto Politécnico Nacional (CINVESTAV-IPN, Zacatengo), en la asesoría de la Dra. Marta Romano y del Prof. Ricardo Valdez.

La extracción de cortisol fue efectuada a través del método empleado en el laboratorio del Departamento de Fisiología, Biofísica y Neurociencias (CINVESTAV-IPN). Se utilizó un radioinmunoanálisis (RIA) en fase sólida con la hormona trazadora marcada con yodo-125 (¹²⁵I) y anticuerpos monoclonales (kit ¹²⁵I-CORT-CT2 CIS Bio International®) (Romano *et al.*, 2010).

La extracción de cortisol a partir de muestras secas fue efectuada según el método descrito por Brousset *et al.* (2003): después de pesar 0.2 g de heces secas, se adicionaron 5 ml de etanol absoluto y se mezcló la solución en un vórtex durante 10 minutos. En seguida, se pusieron las muestras a baño maría a una temperatura de 80 °C durante 20 minutos y, sucesivamente, se les añadió etanol absoluto para reponer el que se había evaporado. Las muestras se homogeneizaron en el vórtex y se centrifugaron a 3,000 RPM por 20 minutos. El sobrenadante obtenido se decantó en tubos limpios que fueron puestos a secar en baño maría a 40 °C con aire a presión.

Evaporado el etanol, se añadió 1 ml de éste a las muestras, se agitaron en el vórtex durante 10 minutos, y se dejaron reposar por otros 30. El vórtex fue utilizado debido a que permite recuperaciones aproximadas del 85-100% de esteroides fecales, además que reduce el tiempo del análisis de laboratorio (Wasser *et al.*, 2000). Finalmente, se centrifugaron las muestras a 1,500 RPM durante 20 minutos y el sobrenadante se decantó en tubos RIA para proceder con el radioinmunoanálisis.

· *Radioinmunoanálisis (RIA) y cuantificación de los niveles de cortisol*

Previamente al radioinmunoanálisis, se añadieron 500 µl de metanol a los extractos y se agitaron en el vórtex durante un minuto. Para el RIA, se utilizaron 20 µl de extracto diluido con

Buffer RIA (1:5 o 1:3), siguiendo el procedimiento descrito en el *kit* comercial específico para el cortisol (*kit* ¹²⁵I -CORT-CT2 CIS Bio International®).

Las concentraciones de cortisol de los extractos se cuantificaron colocando los tubos RIA procesados (dos por cada muestra) en un contador *gamma* para obtener las cuentas por minuto de las muestras (*cpm*). A partir de éstas, se calculó el promedio de los duplicados de cada muestra y el porcentaje de unión al anticuerpo de los promedios obtenidos.

Con base en el porcentaje de unión al anticuerpo (B/B_0)³ y en los datos de concentración, se construyó la curva estándar dentro de los límites 0 nmol/l (correspondiente a un porcentaje de unión del 100%) y 2000 nmol/l (correspondiente aproximadamente a un porcentaje de unión del 12%). La curva estándar fue utilizada como referencia para cuantificar las concentraciones de cortisol en las muestras, según la fórmula matemática empleada en el laboratorio de Fisiología II (CIVESTAV-IPN).

Las concentraciones de cortisol obtenidas fueron transformadas a logaritmo (\log_{10}) y ajustadas con base en las diluciones de las muestras con Buffer RIA (1:5 y 1:3) y el peso de cada muestra. Los resultados se expresaron en nanogramos de heces secas.

El RIA es una técnica frecuentemente utilizada para cuantificar moléculas presentes en fluidos biológicos en concentraciones reducidas (nanogramos por mililitro), y se considera un ensayo estructuralmente específico (Montes-Pérez, 1995). Este método ha sido empleado en distintos ámbitos para el monitorear la actividad endocrina y comparar perfiles hormonales entre organismos (Miller *et al.*, 1991; Carlstead *et al.*, 1992, 1993; Graham y Brown, 1996; Terio *et al.*, 2002; Kau *et al.*, 2002; Rangel- Negrín *et al.*, 2009).

En distintos estudios, se ha documentado la precisión, la reproducibilidad (Ziegler y Wittwer, 2005; Romano *et al.*, 2010) y la sensibilidad del RIA como técnica rápida para el seguimiento de la actividad endocrina (Voller *et al.*, 1979; Albert *et al.*, 1980; Willig *et al.*, 1980; Montes-Pérez, 1995) y, en particular, para la detección y la cuantificación de esteroides en heces de diferentes especies (en guepardos, *Acinonyx jubatus*: Terio *et al.*, 1999; en una especie híbrida del género Papio: Beehner y Whitten, 2004; en monos arañas, *Ateles geoffroyi yucatanenses*: Rangel-Negrín *et al.*, 2009).

³ B/B_0 : radioactividad de la fracción unida al trazador (B) en relación con la radioactividad correspondiente a la concentración cero del analito (B_0) (Alvarez-Cervera, 2002).

• *Análisis de los datos conductuales*

Para cada díada de machos presente en un grupo, se calcularon los porcentajes de tiempo pasado en contacto (0 m), proximidad (> 0-1 m) y cercanía (> 1-5 m). Los porcentajes de tiempo fueron calculados dividiendo la suma del número de *scans* en los cuales los miembros de una díada estuvieron en contacto, proximidad y cercanía (respectivamente) por la suma de los *scans* totales de ambos individuos (Van Belle *et al.*, 2008).

Se decidió agrupar las categorías espaciales de proximidad (> 0-1 m) y cercanía (> 1-5 m) en una única categoría dentro de una distancia de > 0-5 m debido a que el tiempo que en promedio los machos pasaron a > 0-1 m fue del $0.25 \pm 0.13\%$. El porcentaje de tiempo pasado a > 0-5 m fue obtenido dividiendo la suma del número de *scans* que los miembros de una díada pasaron en proximidad y cercanía por la suma de los *scans* totales de ambos individuos. Todos los resultados se reportan como promedio \pm desviación estándar (DE).

En la historia de un grupo en hábitat continuo (grupo Pakal) y de dos grupos en hábitat fragmentado (Chankah y Griffin), se distinguió entre dos períodos conforme a los cambios que ocurrieron en la composición grupal, por ejemplo la desaparición de un residente o inmigración de un macho al grupo. Para esos tres grupos, los porcentajes de tiempo relativos a las asociaciones espaciales entre machos fueron calculados en cada período y se reportan por separado. En la presentación de los resultados, el período al que hacen referencia los datos se indica en un subíndice.

La separación de los resultados por períodos permitió evaluar el posible efecto que el cambio en la composición de machos adultos tuvo en las relaciones espaciales entre los residentes. En particular, la comparación de las asociaciones espaciales MA-MA (0 m y > 0-5 m) antes y después de la desaparición de un residente permitió determinar si este cambio reforzó las relaciones espaciales entre machos. La comparación entre las asociaciones espaciales de díadas formadas por dos residentes (R-R) y un residente y un inmigrante (R-I), respectivamente, permitió determinar si machos con experiencias previas de relaciones sociales o espaciales se asociaron espacialmente más que aquellos que no las tuvieron, como en lo reportado para *A. palliata* (Dias *et al.*, 2010).

Para el análisis estadístico, se efectuaron comparaciones interdíadas relativas al tiempo que cada díada de machos pasó a 0 m y a > 0-5 m a través de la prueba χ^2 (Wang y Milton, 2003; Van Belle *et al.*, 2008; Dias *et al.*, 2010). En el caso de grupos constituidos por más de dos díadas de machos, se realizaron comparaciones interdíadas tanto entre dos díadas como entre todas ellas.

De esta manera, se pudo determinar cuáles individuos presentaron una mayor preferencia por mantenerse a 0 m y a > 0-5 m entre sí y cuáles estuvieron menos en estas asociaciones espaciales.

Se efectuaron comparaciones de las asociaciones MA-MA entre grupos presentes en un mismo hábitat a través de la prueba de Kruskal-Wallis para evaluar posibles diferencias intergrupales en la tendencia de los machos para mantenerse a 0 m y a > 0-5 m.

Para confrontar las asociaciones MA-MA de contacto (0 m) y cercanía (> 0-5 m) entre hábitats, se utilizaron la prueba U de Mann-Whitney y la ANOVA a una vía, respectivamente. En caso de resultados significativos, se procedió con el análisis *post hoc* de Tukey.

El objetivo fue evaluar si las díadas de machos presentes en hábitat continuo (HC) se asociaron espacialmente más que en hábitat fragmentado (HF), conforme a la hipótesis de la predominancia de un modelo de concesión en hábitat continuo.

Con respecto a las asociaciones espaciales entre machos y hembras adultas (HA), se calcularon los porcentajes de tiempo que cada macho pasó en contacto (0 m), proximidad (> 0-1 m) y cercanía (> 1-5 m) con las hembras adultas (Van Belle *et al.*, 2008). En particular, se dividió la suma del número de *scans* que un macho pasó a 0 m, > 1-0 m, y a > 1-5 m de cualquier hembra adulta residente por el número total de sus *scans*. Para los grupos sujetos a cambios en la composición de machos, las asociaciones espaciales MA-HA fueron calculadas por separado en cada período de la historia del grupo.

Las categorías espaciales de proximidad (> 0-1 m) y cercanía (> 1-5 m) fueron agrupadas en una sola categoría dentro de una distancia de > 0-5 m. El porcentaje de *scans* que un macho pasó a > 0-5 m de las hembras adultas fue calculado dividiendo la suma del número de *scans* que pasó en proximidad y cercanía de ellas por el número total de sus *scans*.

De esta manera, fue posible analizar estadísticamente las diferencias interindividuales en el tiempo que los machos pasaron en asociaciones espaciales intersexuales (0 m y > 0-5 m). En particular, se efectuaron comparaciones interindividuales del tiempo que los machos pasaron a 0 m y a > 0-5 m de las hembras a través de la prueba χ^2 (Wang y Milton, 2003). En los grupos con más de dos machos adultos o subadultos, se realizaron comparaciones interindividuales tanto entre dos machos como entre todos ellos. Así, fue posible determinar si las asociaciones espaciales de contacto (0 m) y cercanía (> 0-5 m) con las hembras variaron a nivel intragrupal y si fueron sesgadas hacia un individuo.

El posible efecto que los cambios en la composición de machos tuvieron en las relaciones espaciales intersexuales fue evaluado paragonando el tiempo que los machos pasaron a 0 m y a > 0-5 m de las hembras entre períodos, a través la prueba χ^2 .

Las asociaciones espaciales MA-HA (0 m y > 0-5 m) fueron comparadas entre grupos de un mismo hábitat (prueba de Kruskal-Wallis), para evaluar si el tiempo que un macho pasó en asociaciones intersexuales varió con base en el grupo de pertenencia. La comparación de las asociaciones MA-HA (0 m y > 0-5 m) entre hábitat continuo y fragmentado (prueba U de Mann-Whitney y ANOVA a una vía) permitió determinar dónde estas asociaciones fueron más frecuentes.

Para todos los análisis estadísticos, el nivel de significatividad fue $p > 0.05$. El programa utilizado fue STATISTICA para Windows, versión 8.0 (StatSoft Inc., 1984-2007).

Con respecto a las conductas sociales, las interacciones de afiliación y de agresión entre machos residentes fueron escasas ($n=7$ eventos) y ocurrieron sólo en uno de los seis grupos de estudio, por lo tanto no se pudo realizar un análisis estadístico robusto de estas interacciones. Tampoco se analizaron estadísticamente las interacciones sexuales de los machos ($n=11$) ni las vocalizaciones intergrupales ($n=5$ vocalizaciones/grupo) debido al reducido número de eventos registrados.

· *Representación gráfica de las asociaciones espaciales de los machos*

Las asociaciones espaciales macho-macho y macho-hembras fueron graficadas a través de sociogramas. La representación de las relaciones interindividuales (espaciales y sociales) a través de esos diagramas permite comunicar información relativa a las características de una red social (Huang *et al.*, 2006), un conjunto de actores y las relaciones que ellos establecen entre sí (Wasserman *et al.*, 1994).

En particular, los sociogramas o diagramas nodo-vínculo permiten modelar una red social y sus elementos constitutivos: en estos diagramas, los actores se representan como puntos en la red o nodos, y sus relaciones (espaciales o sociales) como líneas entre pares de nodos (Menéndez, 2003; Huang *et al.*, 2006).

En los sociogramas utilizados para modelar las asociaciones espaciales de los machos en estudio, cada nodo azul representa un macho adulto o subadulto residente. Las hembras adultas de un grupo se representan en conjunto a través de un nodo rojo (o dos, según el tamaño del grupo) para facilitar la lectura del diagrama. Ejemplos de sociogramas se reportan en la Fig.2.

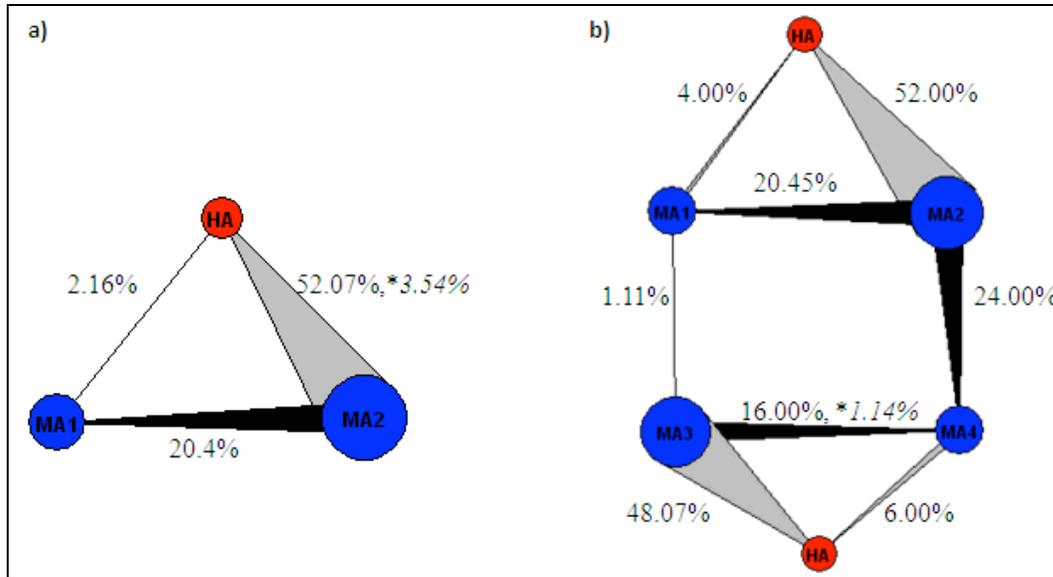


Fig.2. Ejemplos de sociogramas. a) Sociograma de un grupo compuesto por 2 machos adultos (MA1, MA2) y 4 hembras adultas (en conjunto, HA). El macho 1 (MA1) se mantuvo a $> 0-5$ m de las hembras por el 2.16% del tiempo, mientras que el macho 2 (MA2) por el 52.07%. Este se mantuvo también en contacto (0 m) con las hembras por el 3.54% del tiempo. La diada de machos MA1-MA2 no fue observada en contacto y estuvo a $> 0-5$ m por el 20.4% del tiempo. Los extremos de la línea entre los nodos azules son de diferentes grosores debido a que el número de *scans* que MA2 pasó a $> 0-5$ m de MA1 (durante sus registros focales) fue superior al número de *scans* que MA1 pasó a $> 0-5$ m de MA2. b) Sociograma de un grupo constituido por 4 machos adultos y 4 hembras adultas. Éstas se representan a través de 2 nodos para facilitar la lectura del diagrama. En este ejemplo, las diadas MA1- MA4 y MA2-MA3 no fueron observadas en contacto (0 m) ni en cercanía ($> 0-5$ m).

En el sociograma, la línea entre pares de nodos representa la asociación espacial de cercanía ($> 0-5$ m) entre individuos. El grosor de la línea es proporcional al tiempo que dos individuos pasaron a $> 0-5$ m; este se indica al lado de la línea. Si dos individuos fueron observados en contacto (0 m), el porcentaje de tiempo pasado en esta asociación se reporta en letras cursivas precedidas por un asterisco (*).

En el caso de los machos, el tamaño del nodo es proporcional al tiempo que un individuo pasó en asociaciones de cercanía ($> 0-5$ m) inter o intrasexuales, mientras que para las hembras el tamaño del nodo se mantuvo fijo.

Para las diadas de machos, los extremos de la línea entre nodos pueden ser de distintos grosores debido a que son proporcionales al porcentaje de tiempo en que cada miembro de la diada fue observado a $> 0-5$ m del otro durante sus *scans* (es decir, cuando él era el sujeto focal). El porcentaje de tiempo en que un individuo focal estuvo a $> 0-5$ m de otro fue calculado dividiendo el número de *scans* que el focal pasó en esta asociación por el número total de *scans* de ambos individuos. La utilización de este dato para la construcción de los sociogramas permitió representar más detalladamente las asociaciones espaciales MA-MA observadas.

El programa utilizado para construir los sociogramas fue Sociogram para Windows, versión 1.0 (2005).

• *Análisis de datos hormonales*

La variación intradiaria en las concentraciones de cortisol de cada individuo fue controlada a través de la prueba U de Mann-Whitney para muestras independientes. No emergió ninguna diferencia significativa en las concentraciones de cortisol de muestras recolectadas antes y después del mediodía (véase Apéndice 1, Tabla 2), de acuerdo con lo reportado para esta especie (Van Belle *et al.*, 2009a). Por lo tanto, se consideró que la hora de recolecta de las muestras fecales de un individuo no influyó significativamente en el nivel de cortisol detectado en ellas. Desde un punto de vista estadístico, esto implica que la hora de colecta no representó un factor de variación en los niveles de cortisol.

La ausencia de diferencias estadísticamente significativas entre las concentraciones de cortisol relativas a la mañana vs. la tarde pudo haber procedido del reducido número de muestras/ind. colectadas (en promedio, 5.71 ± 1.79 muestras/ind.) y del plazo temporal a lo largo del cual se recolectaron las muestras durante el día (7:00 am-16:00 pm). Estos aspectos metodológicos pueden haber ocultado la variación circadiana que caracteriza la secreción de cortisol en primates (Sousa y Ziegler, 1998; Lynch *et al.*, 2002; Anestis y Bribiescas, 2004; Muller y Wrangham, 2004a, b; Torres-Farfán *et al.*, 2008).

La posible influencia del mes de recolecta en las concentraciones de cortisol de un individuo fue controlada comparando los promedios mensuales de los niveles de cortisol a través de la prueba de Kruskal-Wallis. Ningún macho presentó una variación significativa en las concentraciones mensuales promedio de cortisol (véase Apéndice 1, Tabla 2), por lo tanto, se consideró que el mes de recolecta de las muestras no afectó los niveles de cortisol detectado en ellas.

Debido a que los niveles individuales de cortisol no presentaron una variación con base en la hora o el mes de recolecta de las muestras fecales, la concentración de cortisol promedio para un macho fue calculada utilizando todas sus muestras. A partir de los promedios individuales de cortisol, se calculó la concentración promedio de cortisol para los machos de un mismo grupo. Las concentraciones de cortisol se reportan en ng/g \pm desviación estándar (DE).

Para la presentación gráfica de los niveles de cortisol de los machos, se utilizaron histogramas y diagramas de caja. En los primeros, se representa el nivel promedio de cortisol \pm error estándar

(EE) para un individuo o para los individuos de un grupo. En los segundos, se representa la distribución de los datos hormonales con base en la mediana, los cuartiles y los valores extremos.

Para el análisis de los datos hormonales, se utilizaron pruebas no paramétricas (U de Mann-Whitney, de Kruskal-Wallis, de Wilcoxon y de los Signos) debido a que no se pudo asumir la normalidad de los datos (prueba de Kolmogorov-Smirnov: $d=0.110$, $p<0.20$). Esto fue en parte consecuencia del reducido número de muestras/ind. recolectadas (5.71 ± 1.79 muestras/ind).

Para determinar si las concentraciones promedio de cortisol variaron entre individuos, éstas fueron comparadas a nivel intragrupal tanto entre dos individuos como entre todos aquellos presentes. Las pruebas utilizadas fueron la U de Mann-Whitney y la de Kruskal-Wallis (Cristóbal-Azkarate *et al.*, 2007).

Si en la historia de un grupo se distinguió entre dos períodos, los niveles de cortisol de un individuo fueron comparados entre períodos a través de la prueba de Wilcoxon para muestras pareadas. En caso de que el número de muestras a compararse no fuera suficiente para aplicar la prueba de Wilcoxon, se utilizó la prueba de los Signos; así se pudo evaluar si los niveles de cortisol de un individuo cambiaron al variar la composición del grupo.

Las concentraciones promedio de cortisol de los machos fueron comparadas entre los grupos presentes en hábitat continuo a través de la prueba de Kruskal-Wallis. Para el hábitat fragmentado, la comparación intergrupala de los niveles de cortisol fue realizada a través de una ANOVA a una vía, debido a que las concentraciones de cortisol de los machos se distribuyeron normalmente. En caso de resultados significativos, se procedió con el análisis *post hoc* de Tukey. De esta manera, se evaluó si las concentraciones de cortisol variaron entre grupos presentes en un mismo hábitat.

Para probar la hipótesis de un mayor grado de estrés de los machos en condiciones de fragmentación del hábitat, se compararon las concentraciones individuales promedio de cortisol entre hábitats a través de una ANOVA a una vía.

La posible existencia de una relación entre las concentraciones promedio de cortisol de los machos y el tiempo que ellos pasaron en asociaciones espaciales intersexuales (0 m y $> 0\text{-}5 \text{ m}$) fue evaluada utilizando el coeficiente de correlación por rangos de Spearman. El coeficiente de correlación de Pearson fue utilizado para evaluar la posible relación entre las concentraciones hormonales promedio de los machos de un mismo grupo y la tasa diaria de encuentros intergrupales (ésta fue calculada dividiendo el número de encuentros observados entre el grupo focal y otro por el número de días de observación del grupo focal).

Para todos los análisis estadísticos, el nivel de significatividad fue $p > 0.05$. El programa utilizado fue STATISTICA para Windows, versión 8.0 (StatSoft Inc., 1984-2007).

CAPÍTULO 5. RESULTADOS: MEDIDAS DE DISTANCIAMIENTO ESPACIAL

• *Resultados relativos al hábitat continuo*

Grupo Motiepa

Análisis diádico de las asociaciones espaciales de los machos

El grupo Motiepa fue constituido por 2 machos adultos (Jupiler, JP y Hugo, HG), 2 machos subadultos (Mafu, MF y Kimbu, KB), 2 hembras adultas, 2 machos juveniles y 2 infantes. Los machos adultos y subadultos fueron observados sistemáticamente por 17 días.

No se observó que ninguna de las díadas MA-MA (n=6) se mantuviera a 0 m. En cambio, el tiempo que ellas pasaron a > 0-5 m varió dentro de un rango de entre 0 y 8.96%.

Algunos machos presentaron una preferencia significativa por mantenerse en cercanía (> 0-5 m) entre sí con respecto a otros. En particular, las díadas JP-HG y JP-KB se mantuvieron a > 0-5 m por el 8.96% y el 7.66% del tiempo, valores significativamente superiores al tiempo que la díada JP-MF pasó a la misma distancia (JP-HG vs. JP-MF: $\chi^2=19.643$, $gl=1$, $p<0.001$; JP-KB vs. JP-MF: $\chi^2=18$, $gl=1$, $p<0.001$).

La díada que HG formó con el adulto JP se mantuvo más que las díadas HG-KB y HG-MF a > 0-5 m (JP-HG vs. HG-KB: $\chi^2=11.293$, $gl=1$, $p=0.001$; JP-HG vs. HG-MF: $\chi^2=18.726$, $gl=1$, $p<0.001$).

Asimismo, el subadulto KB permaneció más a > 0-5 m de JP que de MF y HG (KB-JP vs. KB-MF: $\chi^2=6.60$, $gl=1$, $p=0.010$; KB-JP vs. KB-HG: $\chi^2=8.909$, $gl=1$, $p=0.003$). En cambio, el tiempo que MF pasó a > 0-5 m de otro macho fue escaso y no varió marcadamente entre las díadas en las que participó (MF-JP vs. MF-KB: $\chi^2=0$, $gl=1$, $p=1.00$; MF-JP vs. MF-HG: $\chi^2=2.250$, $gl=1$, $p=0.133$; MF-KB vs. MF-HG: $\chi^2=1.875$, $gl=1$, $p=0.171$). Por lo tanto, el subadulto MF no exhibió ninguna preferencia espacial por mantenerse en cercanía de otro macho residente, ni viceversa.

De acuerdo con lo anterior, a nivel grupal las díadas JP-HG y JP-KB fueron las que se mantuvieron a > 0-5 m por más tiempo (JP-HG: $\chi^2=50.688$, $gl=5$, $p<0.001$; JP-KB: $\chi^2=35.921$, $gl=4$, $p<0.001$).

Con respecto a las asociaciones espaciales intersexuales, el adulto JP fue el único macho que se mantuvo a 0 m de las hembras y pasó el 1.43% del tiempo en esta asociación. Sin embargo, no se hallaron diferencias interindividuales en el tiempo que los machos pasaron en contacto intersexual (a nivel grupal: $\chi^2=2$, $gl=3$, $p=0.572$).

En promedio, los cuatro machos se mantuvieron a > 0-5 m de las hembras por el $26.86 \pm 16.04\%$ del tiempo (rango: 6.90-45.0%). A nivel grupal, JP fue el macho que estuvo más a > 0-5

m de las hembras ($\chi^2=28.865$, $gl=3$, $p<0.001$). Después de él, HG fue quien se mantuvo en cercanía ($> 0-5$ m) de las hembras por más tiempo ($\chi^2=15.308$, $gl=2$, $p<0.001$), mientras que el subadulto MF fue el macho que pasó menos tiempo en esta asociación (HG vs. MF: $\chi^2=16.123$, $gl=1$, $p<0.001$; KB vs. MF: $\chi^2=7.036$, $gl=1$, $p=0.008$).

Análisis multidiádico con sociograma

En el grupo Motiepa, las asociaciones espaciales macho-macho no fueron ecuamente distribuidas entre las seis díadas (Fig.3). El macho JP fue él que más participó en las asociaciones de cercanía ($> 0-5$ m) con un macho, y la díada que formó con el otro adulto (HG) fue la que se mantuvo significativamente más a $> 0-5$ m ($\chi^2=50.688$, $gl=5$, $p<0.001$).

Los adultos de este grupo (JP y HG) resultaron ser también los machos que más se relacionaron espacialmente con las hembras. Ellos no difirieron entre sí con respecto al tiempo pasado en cercanía intersexual. Sin embargo, a nivel grupal, JP fue el macho que pasó más tiempo a $> 0-5$ m de las hembras (para los valores de p , ver la sección anterior).

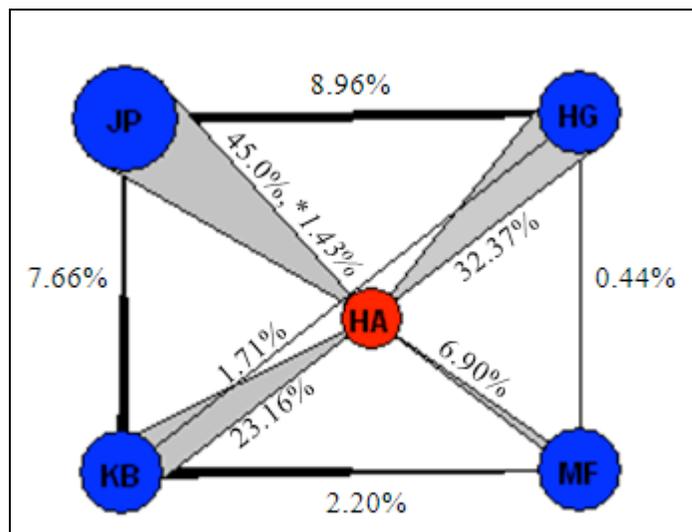


Fig.3. Sociograma de las asociaciones espaciales MA-MA y MA-HA para los machos del grupo Motiepa. El asterisco (*) por encima de la línea de unión entre dos individuos indica que ellos se mantuvieron en contacto entre sí (0 m) y el correspondiente porcentaje de tiempo se reporta en letras cursivas.

El subadulto más grande (MF) fue el individuo que menos se mantuvo a $> 0-5$ m tanto de los otros machos como de las hembras y permaneció a menudo separado de los miembros adultos del grupo (para los valores de p , ver la sección anterior). Si bien él se mantuvo principalmente en cercanía ($> 0-5$ m) con las hembras y con el otro subadulto (KB), el tiempo que pasó en estas

asociaciones fue escaso comparado con lo que los otros machos pasaron en las mismas asociaciones (para los valores de p , ver la sección anterior).

Resumen

En el grupo Motiepa, las asociaciones espaciales inter e intrasexuales de cercanía ($> 0-5$ m) resultaron sesgadas hacia uno de los cuatro machos, el adulto más viejo (JP). Él participó en las diadas de machos que pasaron más tiempo en cercanía y se mantuvo significativamente más que los otros machos a $> 0-5$ m de las hembras. Adicionalmente, fue el único individuo observado en contacto (0 m) con ellas.

Después de JP, el adulto HG fue el individuo que más se mantuvo a $> 0-5$ de otro macho y también de las hembras. En cambio, el subadulto más grande (MF) resultó ser el macho que participó menos frecuentemente en las asociaciones espaciales con los otros miembros del grupo.

Grupo Pakal

Análisis diádico de las asociaciones espaciales de los machos

A lo largo del período de estudio, el grupo Pakal fue sujeto a dos cambios en la composición de machos adultos. Desde julio de 2010 hasta el final de octubre de 2010, el grupo estuvo constituido por los machos adultos Pakal (PK) y Kin (KN), 3 hembras adultas, 2 hembras juveniles y 1 infante. En enero de 2011, el individuo PK y el infante desaparecieron, mientras que un macho adulto (Sibal, SB) inmigró al grupo. No se conoce con exactitud cuándo PK y el infante desaparecieron y cuándo SB inmigró al grupo debido a que estos eventos ocurrieron durante el período de suspensión de la fase de observación (entre noviembre y diciembre de 2010).

Conforme a lo anterior, en la historia del grupo Pakal se distinguió entre el período 1, cuando los machos residentes fueron PK y KN, y el período 2, cuando KN y SB estuvieron presentes en el grupo. Los machos fueron observados sistemáticamente por 15 días en el primer período y por 6 días en el segundo.

En el grupo Pakal, los machos adultos no fueron observados a 0 m el uno del otro en ninguno de los dos períodos. El porcentaje de tiempo que pasaron a $> 0-5$ m el uno del otro fue significativamente superior en el primer período con respecto al siguiente (período 1 vs. 2: $\chi^2=8.167$, $gl=1$, $p=0.004$).

Con respecto a las asociaciones MA-HA, ningún macho fue observado a 0 m de las hembras en el período 1. En cambio, el tiempo pasado en esta asociación varió dentro de un rango de 0 y 7.32% durante el período 2. En este período, KN se mantuvo en contacto con las hembras más

que SB y el porcentaje de tiempo que pasó en esta asociación fue marcadamente superior que en el período 1 (KN vs. SB: $\chi^2=5.513$, $gl=1$, $p=0.019$; KN₍₂₎ vs. KN₍₁₎: $\chi^2=9.113$, $gl=1$, $p=0.003$).

En promedio, los machos se mantuvieron en cercanía (> 0-5 m) de las hembras por el $27.27 \pm 11.82\%$ del tiempo (rango: 18.91-35.63%) en el período 1, y el $58.81 \pm 35.25\%$ en el período 2 (rango: 33.88-83.74%). El individuo KN permaneció significativamente más tiempo a > 0-5 m de las hembras que el residente PK y el inmigrante SB (KN vs. PK: $\chi^2=9.602$, $gl=1$, $p=0.002$; KN vs. SB: $\chi^2=25.005$, $gl=1$, $p<0.001$). Cuando éste llegó al grupo, KN incrementó el tiempo pasado en cercanía con las hembras con respecto al período anterior (KN₍₂₎ vs. KN₍₁₎: $\chi^2=729.457$, $gl=1$, $p<0.001$).

Análisis multidiádico con sociograma

En el grupo Pakal, las asociaciones espaciales de los machos adultos variaron significativamente cuando la composición del grupo cambió. Una vez que PK desapareció y SB inmigró al grupo, disminuyó el tiempo que los machos pasaron en cercanía intrasexual (> 0-5 m). En particular, KN se mantuvo menos a > 0-5 m del recién inmigrado SB que del residente PK (KN-SB vs. KN-PK: $\chi^2=8.167$, $gl=1$, $p=0.004$; Fig.4).

A nivel grupal, el contacto y la cercanía MA-HA incrementaron marcadamente en el segundo período (período 2 vs. 1: “0 m”, $\chi^2=9.113$, $gl=1$, $p=0.003$; “> 0-5 m”, $\chi^2=40.112$, $gl=1$, $p<0.001$). El reforzamiento de la asociación de cercanía con las hembras se debió a que, en este período, tanto el residente KN como el inmigrante SB pasaron un elevado porcentaje de tiempo a > 0-5 m de ellas.

Con respecto al período 1, KN duplicó el tiempo pasado en cercanía (> 0-5 m) de las hembras y también incrementó el contacto con ellas. En total, KN permaneció en esas asociaciones por el 90.00% de su tiempo, aproximadamente.

El recién inmigrado SB se mantuvo en cercanía con las hembras menos que el residente KN (SB vs. KN: $\chi^2=25.005$, $gl=1$, $p<0.001$). Sin embargo, el tiempo que SB pasó a $> 0-5$ m de ellas fue elevado y resultó superior al tiempo que PK pasó en la misma asociación (SB vs. PK: $\chi^2=6.503$, $gl=1$, $p=0.011$).

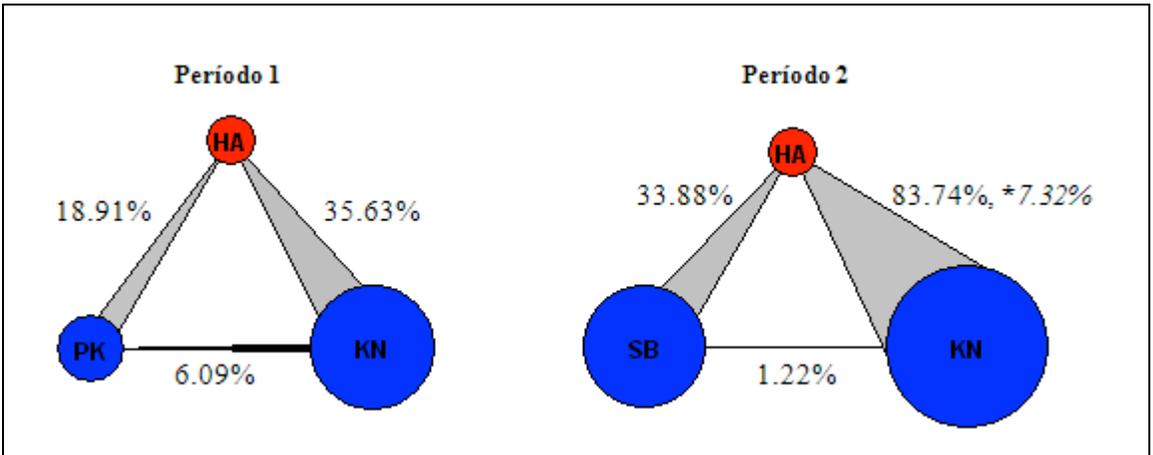


Fig.4. Sociograma de las asociaciones espaciales MA-MA y MA-HA para los machos del grupo Pakal. Las asociaciones de contacto (0 m) se indican con un asterisco (*) y el correspondiente porcentaje de tiempo se reporta en letras cursivas.

Resumen

En la historia del grupo Pakal se observaron dos cambios en la composición de machos adultos, la desaparición del residente PK y la inmigración de SB. Estos eventos implicaron una alteración en las asociaciones espaciales intra e intersexuales para el residente KN, si bien él fue el macho que más se asoció con las hembras en ambos periodos de la historia del grupo.

Por un lado, KN redujo significativamente el tiempo pasado a $> 0-5$ m de otro macho una vez que la composición del grupo cambió. Por el otro, él incrementó significativamente el tiempo pasado en contacto (0 m) y en cercanía ($> 0-5$ m) con las hembras cuando SB estuvo presente en el grupo.

Grupo Balam

Análisis diádico de las asociaciones espaciales de los machos

El grupo Balam fue el menos numeroso entre aquellos presentes en hábitat continuo. Este grupo estuvo formado por los machos adultos Guz (GZ) y Kriek (KR), 2 hembras adultas y 2 machos juveniles. Los machos fueron observados sistemáticamente por 16 días.

La diada de machos GZ-KR no se mantuvo a 0 m y estuvo a una distancia de $> 0-5$ m por el 7.77% del tiempo. Ninguno de los machos adultos del grupo fue observado a 0 m de las hembras.

En promedio, ellos se mantuvieron a $> 0-5$ m de ellas por el $21.21 \pm 1.05\%$ del tiempo (rango: 20.46-21.95%) y no difirieron entre sí en el tiempo pasado en esta asociación (GZ vs. KR: $\chi^2=0.15$, $gl=1$, $p=0.699$).

Análisis multidiádico con sociograma

Los machos GZ y KR no fueron observados en asociaciones de contacto (0 m) intersexual ni intrasexual. El porcentaje de tiempo que pasaron en cercanía ($> 0-5$ m) el uno del otro fue particularmente elevado (Fig.5), siendo similar a lo de las díadas de machos que más se mantuvieron en esta asociación en los grupos Motiepa (e.g., JP-HG y JP-KB) y Pakal (KN-PK).

Con respecto a la cercanía intersexual, esta no resultó sesgada hacia ninguno de los machos, los cuales pasaron en promedio el 20.00% del tiempo en esta asociación (para los valores de p , ver la sección anterior).

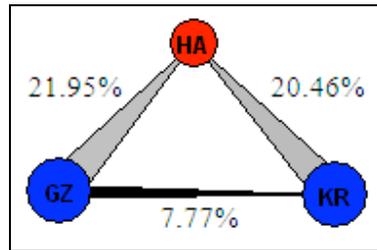


Fig.5. Sociograma de las asociaciones espaciales MA-MA y MA-HA para los machos del grupo Balam.

Resumen

En el grupo Balam, los machos adultos no mantuvieron asociaciones de contacto entre sí ni con las hembras. Ellos estuvieron a $> 0-5$ m el uno del otro por un porcentaje de tiempo elevado si se compara con lo de las díadas de machos que más se mantuvieron a esta distancia en los grupos Pakal (díada KN-PK) y Motiepa (díada JP-HG).

Con respecto a la cercanía intersexual, ninguno de los machos del grupo Balam pasó más tiempo que el otro a $> 0-5$ m de las hembras. Por lo tanto, las asociaciones de cercanía intersexual fueron equamente distribuidas entre los machos residentes, en contraste con lo observado en los otros grupos presentes en hábitat continuo.

• Resultados relativos al hábitat fragmentado

Grupo Chankah

Análisis diádico de las asociaciones espaciales de los machos

El grupo Chankah estuvo sujeto a un cambio en la composición de machos adultos a consecuencia de la muerte de uno de ellos, el individuo Yum (YM). Por lo tanto, en la historia

del grupo se distinguió entre un período 1 (cuando YM estuvo presente) y un período 2 (cuando ya no estuvo). No se conoce con exactitud cuándo ni cómo YM murió, por lo tanto se consideró que el período 2 empezara el día en que él desapareció (25 de enero de 2011) aunque sus restos fueron encontrados posteriormente (17 de febrero de 2011).

En el período 1, el grupo estuvo constituido por los machos adultos Yum (YM) y Chucho (CC), los machos subadultos Al (AL) y Sam (SM), 2 hembras adultas, 1 macho juvenil y 1 infante. En el período 2, el adulto YM no estuvo presente. Los días de observación sistematizada realizados en los períodos 1 y 2 fueron 7 y 6, respectivamente.

Sólo dos de las seis díadas de machos adultos o subadultos fueron observadas a 0 m en el período 1 y el tiempo que pasaron a esta distancia fue de $0.52 \pm 0.01\%$. En este período, ninguna de las díadas de MA se mantuvo más que las otras a 0 m ($\chi^2=3.533$, $gl=5$, $p=0.618$). Las únicas díadas observadas a esta distancia no difirieron entre sí en el tiempo pasado a 0 m (CC-SM₍₁₎ vs. AL-SM₍₁₎: $\chi^2=0.461$, $gl=1$, $p=0.497$). Durante el período 2, no se observaron díadas de machos ($n=3$ díadas) a 0 m.

Las díadas de machos se mantuvieron a $> 0-5$ m por el $6.45 \pm 4.14\%$ del tiempo en el primer período (rango: 3.18-14.44%). Los subadultos AL y SM pasaron más tiempo en cercanía entre sí que con los machos adultos (AL-SM vs. AL-YM: $\chi^2=12.549$, $gl=1$, $p<0.001$; AL-SM vs. AL-CC: $\chi^2=11.765$, $gl=1$, $p=0.001$; AL-SM vs. SM-YM: $\chi^2=3.832$, $gl=1$, $p=0.050$; AL-SM vs. SM-CC: $\chi^2=8.763$, $gl=1$, $p=0.003$). A nivel grupal, AL y SM constituyeron la díada que se mantuvo más a $> 0-5$ m en el período 1 ($\chi^2=24.123$, $gl=5$, $p<0.001$). Las otras díadas no difirieron entre sí con respecto al tiempo pasado a $> 0-5$ m ($\chi^2=3.187$, $gl=4$, $p=0.527$; véase Apéndice 1, Tabla 3).

En el segundo período, las díadas de machos se mantuvieron a $> 0-5$ m por el $6.65 \pm 3.85\%$ del tiempo (rango: 2.44-10.0%) y ninguna de ellas se mantuvo en cercanía más que las otras ($\chi^2=3.609$, $gl=2$, $p=0.165$; véase Apéndice 1, Tabla 3).

A nivel intradiádico, no se observaron variaciones en el tiempo que los machos pasaron a $> 0-5$ m entre períodos, excepto por la díada CC-AL (CC-SM₍₁₎ vs. CC-SM₍₂₎: $\chi^2=0.844$, $gl=1$, $p=0.358$; AL-SM₍₁₎ vs. AL-SM₍₂₎: $\chi^2=2.296$, $gl=1$, $p=0.130$; CC-AL₍₁₎ vs. CC-AL₍₂₎: $\chi^2=4.176$, $gl=1$, $p=0.041$). Esta díada incrementó marcadamente sus asociaciones de cercanía en el segundo período.

Con respecto a las asociaciones espaciales intersexuales, el tiempo que los machos del grupo Chankah pasaron a 0 m de las hembras en el período 1 varió dentro de un rango de 0 y 1.08%, y de 0 y 5.06% en el período 2. Las asociaciones de contacto no resultaron sesgadas hacia ningún

macho (período 1: $H_{(3, N=4)}=3$, $p=0.392$; período 2: $H_{(2, N=3)}=2$, $p=0.368$; véase Apéndice 1, Tabla 4).

A nivel intraindividual, el macho CC fue el único que incrementó significativamente el tiempo pasado a 0 m de las hembras en el período 2, cuando YM desapareció ($CC_{(2)}$ vs. $CC_{(1)}$): $\chi^2=4.375$, $gl=1$, $p=0.036$; véase Apéndice 1, Tabla 4).

En este período, el tiempo que en promedio los machos pasaron a $> 0-5$ m de las hembras fue significativamente mayor que en el anterior (período 2 vs. 1: $\chi^2=33.725$, $gl=1$, $p<0.001$). En particular, los machos se mantuvieron en cercanía ($> 0-5$ m) de las hembras por el $14.50 \pm 9.06\%$ del tiempo en el período 1 (rango: 1.08-20.59%), y por el $43.24 \pm 33.40\%$ en el período 2 (rango: 4.88-65.85%).

Entre todos los machos residentes, CC resultó ser él que más se mantuvo en cercanía ($> 0-5$ m) de las hembras en ambos períodos (período 1: $\chi^2=15.95$, $gl=3$ $p=0.001$; período 2: $\chi^2=21.164$, $gl=2$, $p<0.001$). Sin embargo, en el período 1 no emergieron diferencias significativas en el tiempo que CC, YM y SM pasaron en esta asociación (YM vs. CC: $\chi^2=0.233$, $gl=1$, $p=0.637$; YM vs. SM: $\chi^2=0.142$, $gl=1$, $p=0.706$; CC vs. SM: $\chi^2=0.103$, $gl=1$, $p=0.749$; véase Apéndice 1, Tabla 4). Cada uno de ellos se mantuvo a $> 0-5$ m de las hembras más que AL (CC vs. AL: $\chi^2=14.850$, $gl=1$, $p<0.001$; YM vs. AL: $\chi^2=12.343$, $gl=1$, $p<0.001$; SM vs. AL: $\chi^2=13.511$, $gl=1$, $p<0.001$).

En el segundo período, el porcentaje de tiempo pasado en cercanía con las hembras no difirió significativamente entre CC y AL (CC vs. AL: $\chi^2=0.080$, $gl=1$, $p=0.777$). Ambos machos incrementaron el tiempo pasado en cercanía intersexual en el período 2 (CC: $\chi^2=17.042$, $gl=1$, $p<0.001$; AL: $\chi^2=51.630$, $gl=1$, $p<0.001$) y se mantuvieron en esta asociación más que el subadulto más joven (CC vs. SM: $\chi^2=21.522$, $gl=1$, $p<0.001$; AL vs. SM: $\chi^2=18.763$, $gl=1$, $p<0.001$; véase Apéndice 1, Tabla 4).

Análisis multidiádico con sociograma

En el grupo Chankah, la desaparición del macho adulto YM fue seguida por un cambio significativo en las asociaciones espaciales intra e intersexuales de los machos residentes (Fig.6).

Cuando YM estuvo presente, las asociaciones de cercanía ($> 0-5$ m) con las hembras resultaron ecuamente distribuidas entre los dos adultos (YM y CC) y el subadulto más joven (SM). Esos tres machos pasaron en promedio el 19.00% del tiempo (aproximadamente) en esta asociación. En cambio, el subadulto AL pasó el 1.08% cerca ($> 0-5$ m) de las hembras y resultó

ser el individuo que se asoció espacialmente menos con ellas (para los valores de p , ver sección anterior).

Una vez que YM desapareció, el porcentaje promedio de tiempo que los machos pasaron a $> 0-5$ m de las hembras fue tres veces superior con respecto al período anterior y los individuos que más se mantuvieron en esta asociación fueron AL y CC (Fig.6). Ambos machos reforzaron el tiempo pasado cerca de las hembras y el adulto CC incrementó también el contacto con ellas (para los valores de p ver la sección anterior). En total, él se mantuvo en asociaciones intersexuales por el 75.00% del tiempo.

En cambio, el subadulto más joven (SM) no varió el tiempo pasado cerca ($> 0-5$ m) de las hembras una vez que YM desapareció ($SM_{(1)}$ vs. $SM_{(2)}$: $\chi^2=1.929$, $gl=1$ $p=0.165$), y fue el macho que menos se asoció espacialmente con ellas en este período.

Con respecto a las asociaciones espaciales MA-MA, no se encontraron diferencias interdiádicas en el tiempo que los machos pasaron en contacto (0 m) entre sí. Las únicas diádas observadas en contacto (diádas CC- $SM_{(1)}$ y AL- $SM_{(1)}$) involucraron al macho subadulto más joven (SM) y no difirieron entre sí en el tiempo pasado a 0 m (para los valores de p , ver la sección anterior).

En el período 1, las asociaciones de cercanía entre machos variaron a nivel interdiádico y resultaron sesgadas hacia la diáda formada por los subadultos (para los valores de p , ver la sección anterior). En cambio, en el período 2 no emergieron diferencias interdiádicas en el tiempo pasado en cercanía, aunque los machos AL y CC incrementaron marcadamente el tiempo pasado en esta asociación con respecto al período anterior (para los valores de p , ver la sección anterior).

Resumen

En el grupo Chankah, ninguno de los machos se mantuvo más que otro en contacto con las hembras adultas. En cambio, la asociación de cercanía ($> 0-5$ m) con ellas resultó sesgada hacia el adulto CC. Sin embargo, en el primer período el tiempo pasado a $> 0-5$ m de ellas no varió significativamente entre los machos YM, CC y SM, quienes se mantuvieron en esta asociación por más tiempo que el subadulto AL.

Una vez que el adulto YM desapareció, las asociaciones de cercanía inter e intrasexuales de los machos más viejos (CC y AL) se reforzaron. En particular, éstos pasaron más tiempo en cercanía ($> 0-5$ m) con las hembras y CC incrementó también el contacto con ellas. Los machos

AL y CC también aumentaron el tiempo que pasaron en cercanía el uno del otro con respecto al período anterior.

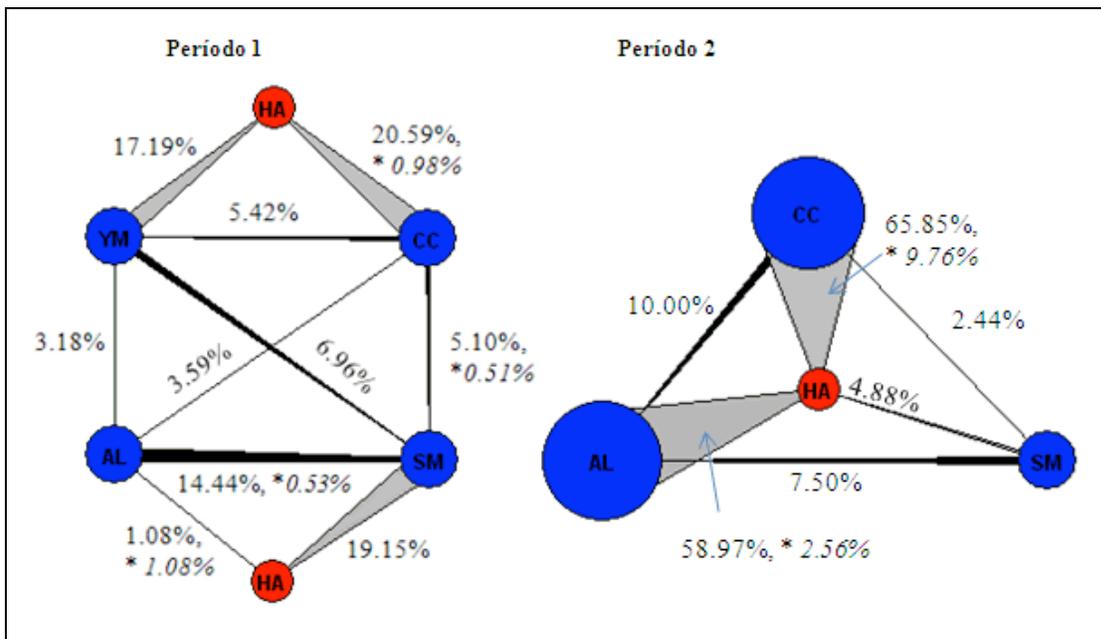


Fig.6. Sociograma de las asociaciones espaciales MA-MA y MA-HA para los machos del grupo Chankah. Las asociaciones de contacto (0 m) se indican con un asterisco (*) y el correspondiente porcentaje de tiempo se reporta en letras cursivas.

Grupo Griffin

Análisis diádico de las asociaciones espaciales de los machos

En la historia del grupo Griffin se distinguió entre los períodos 1 y 2 debido a que uno de los machos adultos residentes, el individuo Bro, desapareció en enero de 2011. Conforme a lo anterior, durante el período 1 el grupo estuvo compuesto por los machos adultos Pet (PT) y Bro (BR), 2 hembras adultas y 1 hembra juvenil. En el período 2, BR no estuvo presente y el grupo consistió en una unidad unimacho-multihembra. Los días de observación sistematizada durante los períodos 1 y 2 fueron 6 y 7, respectivamente.

Los machos del grupo Griffin no fueron observados a 0 m el uno del otro. Ellos pasaron el 1.29% del tiempo a una distancia dentro de $> 0-5$ m.

Con respecto a las asociaciones espaciales intersexuales, sólo el macho PT fue observado en contacto con las hembras y el tiempo que pasó en esta asociación fue del 0.76% en el periodo 1 y del 0.43% en el 2. El porcentaje de tiempo que PT pasó en contacto intersexual no fue significativamente superior comparado con el de BR (PT vs. BR: $\chi^2=0.042$, $gl=1$, $p=0.838$). Tampoco varió una vez que el grupo fue unimacho (PT₍₁₎ vs. PT₍₂₎: $\chi^2=0.088$, $gl=1$, $p=0.767$).

Los machos BR y PT se mantuvieron a > 0-5 m de las hembras por el 4.90% y el 68.70% del tiempo (respectivamente) en el período 1. El macho PT se mantuvo más que BR en cercanía intersexual y el tiempo que pasó en esta asociación no varió entre períodos (PT vs. BR: $\chi^2=58.425$, $gl=1$, $p<0.001$; PT₍₁₎ vs. PT₍₂₎: $\chi^2=0.46$, $gl=1$, $p=0.498$).

Análisis multidiádico con sociograma

En el grupo Griffin, las relaciones espaciales MA-MA fueron poco frecuentes. Los machos no estuvieron en contacto (0 m) entre sí y el tiempo que pasaron a > 0-5 m fue escaso (Fig.7).

El macho BR se mantuvo en asociaciones con los otros residentes adultos por bajos porcentajes de tiempo y, por lo general, permaneció alejado del grupo por varias horas al día durante el período de observación. En cambio, PT estuvo en contacto y cercanía con las hembras por casi el 70.00% del tiempo (Fig.7). De acuerdo con lo anterior, las asociaciones intersexuales de cercanía resultaron sesgadas hacia él cuando el grupo fue una unidad multimacho-multihembra (para los valores de p , ver la sección anterior).

Una vez que BR desapareció, no se observó una modificación significativa en las asociaciones intersexuales de contacto (0 m) y cercanía (> 0-5 m) de PT.

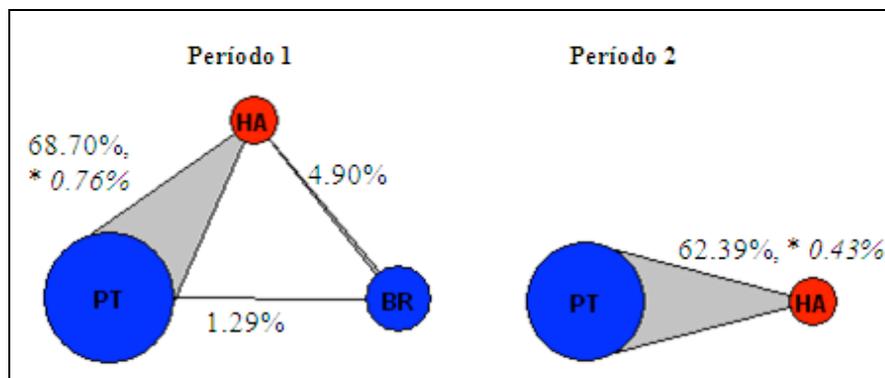


Fig.7. Sociograma de las asociaciones espaciales MA-MA y MA-HA para los machos del grupo Griffin. Las asociaciones de contacto (0 m) se indican con un asterisco (*) y el correspondiente porcentaje de tiempo se reporta en letras cursivas.

Resumen

El grupo Griffin fue el menos numeroso entre los grupos de estudio, con un total de cuatro adultos, dos machos y dos hembras. En este grupo, la participación en las asociaciones espaciales con las hembras adultas difirió marcadamente entre los machos residentes.

El macho PT fue el único que se mantuvo en contacto (0 m) con las hembras. El tiempo que pasó en cercanía (> 0-5 m) de ellas fue elevado y superior a lo que BR pasó en la misma

asociación. Este macho se mantuvo raramente en cercanía con los otros adultos residentes, y a menudo fue observado alejarse del grupo por varias horas al día. Una vez que BR desapareció, las asociaciones intersexuales de PT no variaron con respecto al período anterior.

Grupo David

Análisis diádico de las asociaciones espaciales de los machos

El grupo David estuvo constituido por los machos adultos Dedós (DD) y T-one (T1), 4 hembras adultas, 2 machos juveniles y 2 infantes. Los machos adultos fueron observados sistemáticamente por 15 días.

No se registraron asociaciones de contacto entre T1 y DD, quienes se mantuvieron a $> 0-5$ m el uno del otro por el 7.43% del tiempo.

Con respecto a las asociaciones espaciales intersexuales, DD y T1 estuvieron a 0 m de las hembras por el $1.02 \pm 0.91\%$ del tiempo (rango: 0.39-1.67%), y se mantuvieron a $> 0-5$ m de ellas por el $51.44 \pm 8.32\%$ del tiempo (rango: 45.56-57.32%). Los machos no difirieron entre sí con respecto a estas asociaciones (“0 m”: $\chi^2=0.970$, $gl=1$, $p=0.325$; “ $> 0-5$ m”: $\chi^2=3.349$, $gl=1$, $p=0.067$).

Análisis multidiádico con sociograma

En el grupo David, los machos residentes no fueron observados en contacto entre sí (0 m). Sin embargo, se mantuvieron en cercanía con frecuencia. Desde un punto de vista descriptivo, la díada T1-DD fue una de las que más se asoció espacialmente ($> 0-5$ m) en hábitat fragmentado, después de las díadas AL-SM y CC-AL (grupo Chankah).

En promedio, los machos pasaron aproximadamente el 50% del tiempo en cercanía con las hembras y esta asociación no resultó sesgada hacia ninguno de ellos (Fig.8).

Resumen

El grupo David se caracterizó por ser numeroso y presentar una elevada proporción de sexos (1:2) con respecto a los otros grupos multimacho presentes en hábitat fragmentado (Chankah_(1,2) y Griffin₍₁₎). Los machos T1 y DD pasaron aproximadamente el 50.00% del tiempo en contacto (0 m) y cercanía ($> 0-5$ m) con las cuatro hembras adultas. Desde un punto de vista descriptivo, el tiempo promedio que pasaron en estas asociaciones fue el más elevado entre los grupos multimacho en hábitat fragmentado.

En el grupo David, las asociaciones MA-HA de cercanía fueron ecuamente distribuidas entre los machos, quienes se mantuvieron también cerca el uno del otro con frecuencia.

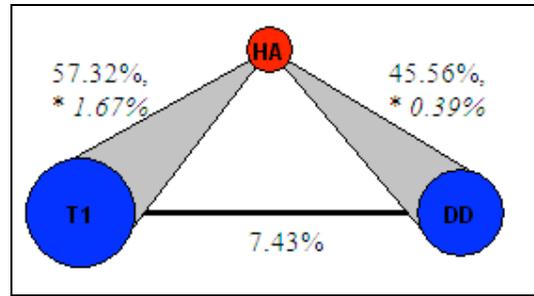


Fig.8. Sociograma de las asociaciones espaciales MA-MA y MA-HA para los machos del grupo David. Las asociaciones de contacto (0 m) se indican con un asterisco (*) y el correspondiente porcentaje de tiempo se reporta en letras cursivas.

• *Resultados relativos a las comparaciones intergrupales*

Asociaciones espaciales de los machos adultos

En hábitat fragmentado, las únicas díadas ($n=2$) observadas en contacto estuvieron constituidas por machos adultos y subadultos residentes en el grupo Chankah₍₁₎ (véase Apéndice 1, Tabla 5). En cambio, en hábitat continuo, ninguna díada de machos ($n=9$) se mantuvo a 0 m.

A excepción de una díada de machos (JP-MF, en HC), todas las demás se mantuvieron en cercanía ($> 0-5$ m) y pasaron en promedio el $5.05 \pm 0.58\%$ del tiempo en este tipo de asociación (HC: $4.64 \pm 2.88\%$; HF: $5.46 \pm 2.81\%$; véase Apéndice 1, Tabla 5).

Desde un punto de vista descriptivo, en hábitat continuo los machos adultos de los grupos Balam y Pakal₍₁₎ fueron los que más se mantuvieron en cercanía el uno del otro. La díada residente-inmigrante (KN-SB) del grupo Pakal₍₂₎ fue la que pasó menos tiempo en esta asociación.

En hábitat fragmentado, las asociaciones de cercanía espacial más frecuentes ocurrieron entre los machos de los grupos David y Chankah (Chankah_(1,2)), respectivamente. En cambio, los residentes del grupo Griffin fueron los machos que menos se asociaron espacialmente entre sí ($> 0-5$ m).

Los porcentajes de tiempo que las díadas de machos pasaron en asociaciones de contacto (0 m) y cercanía ($> 0-5$ m) no presentaron variación significativa entre los grupos de un mismo hábitat (categoría espacial “0 m”: HC, $H_{(3,N=9)}=0$, $p=1.00$; HF, $H_{(3,N=11)}=1.833$, $p=0.608$; “ $> 0-5$ m”: HC, $H_{(3,N=9)}=1.956$, $p=0.581$; HF: $H_{(3,N=11)}=2.909$, $p=0.406$; véase Apéndice 1, Tabla 6).

Tampoco se hallaron diferencias significativas en las asociaciones (0 m y $> 0-5$ m) MA-MA entre hábitats (“0 m”: HC vs. HF, $n_1=9$, $n_2=11$, $U=40.50$, $Z=-0.684$, $p=0.494$ “ $> 0-5$ m”: HC vs. HF, $F_{(1, 18)}= 1.640$, $p=0.217$, K-S: $d=0.177$, $p>0.20$; véase Apéndice 1, Tabla 7).

A nivel intersexual, los machos pasaron en promedio el $1.14 \pm 0.21\%$ del tiempo en contacto con las hembras (HC: $1.00 \pm 1.78\%$; HF: $1.29 \pm 1.60\%$; véase Apéndice 1, Tabla 8). Los machos de los grupos Pakal₍₂₎ y Chankah₍₂₎ fueron los que estuvieron más tiempo a 0 m de las hembras en hábitat continuo y en fragmentado, respectivamente. Sin embargo, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas en el tiempo que los machos pasaron en contacto (0 m) con las hembras entre grupos ni hábitats (“0 m”: HC, $H_{(3,N=10)}=2.918$, $p=0.404$; HF: $H_{(4,N=12)}=3.333$, $p=0.504$; HC vs. HF: $n_1=10$, $n_2=12$, $U=36$, $Z=-1.586$, $p=0.114$; véase Apéndice 1, Tablas 6 y 7).

Las asociaciones de contacto con las hembras tampoco variaron entre hábitats cuando se compararon por separado los porcentajes de tiempo que los machos adultos y los subadultos pasaron en esta asociación (adultos: HC vs. HF, $n_1=n_2=8$, $U=19$, $Z=-1.365$, $p=0.172$; subadultos: HC vs. HF, $n_1=2$, $n_2=4$, $U=2$, $Z=-0.926$, $p=0.354$). Ellos no difirieron entre sí con respecto al tiempo pasado a 0 m de las hembras (adultos vs. subadultos: $n_1=16$, $n_2=6$, $U=42$, $Z=0.442$, $p=0.658$).

Con respecto a la cercanía espacial, los machos se mantuvieron a $> 0-5$ m de las hembras por un alto porcentaje de tiempo, en promedio del $37.60 \pm 5.75\%$ (HC: $33.54 \pm 17.07\%$; HF: $41.67 \pm 17.95\%$; Fig.9; véase Apéndice 1, Tabla 8). Desde un punto de vista descriptivo, los machos del grupo Pakal₍₂₎ en hábitat continuo y aquellos del grupo Griffin₍₂₎ en hábitat fragmentado fueron los que más se mantuvieron en cercanía de las hembras. Ellos pasaron aproximadamente el 60.00% del tiempo en esta asociación.

El tiempo pasado en cercanía intersexual fue superior a lo pasado en contacto (prueba de Wilcoxon: HC, $N=10$, $Z=2.803$, $p=0.005$; HF, $N=12$, $Z=2.923$, $p=0.003$) y no varió significativamente entre los grupos de un mismo hábitat (HC, $H_{(3,N=10)}=2.264$, $p=0.519$; HF: $H_{(4,N=12)}=1.943$, $p=0.746$; véase Apéndice 1, Tabla 6) ni difirió entre hábitats ($F_{(1,20)}=0.104$, $p=0.750$, K-S: $d=0.117$, $p>0.20$; véase Apéndice 1, Tabla 7).

Tampoco se encontraron diferencias entre hábitats con respecto a la cercanía intersexual cuando se compararon por separado los porcentajes de tiempo que los machos adultos y los subadultos pasaron en este tipo de asociación (adultos: $F_{(1,14)}=0.298$, $p=0.593$; K-S: $d=0.150$, $p>0.20$; subadultos: HC vs. HF, $n_1=2$, $n_2=4$, $U=3$, $Z=0.643$, $p=0.354$). Si bien los machos adultos pasaron más tiempo que los subadultos en cercanía de las hembras, la variación no resultó significativa (adultos: $42.81 \pm 25.04\%$, subadultos: $19.02 \pm 21.37\%$; $F_{(1,20)}=3.737$, $p=0.067$; K-S: $d=0.177$, $p>0.20$). La ausencia de significatividad estadística podría, en parte, proceder del escaso tamaño muestral.

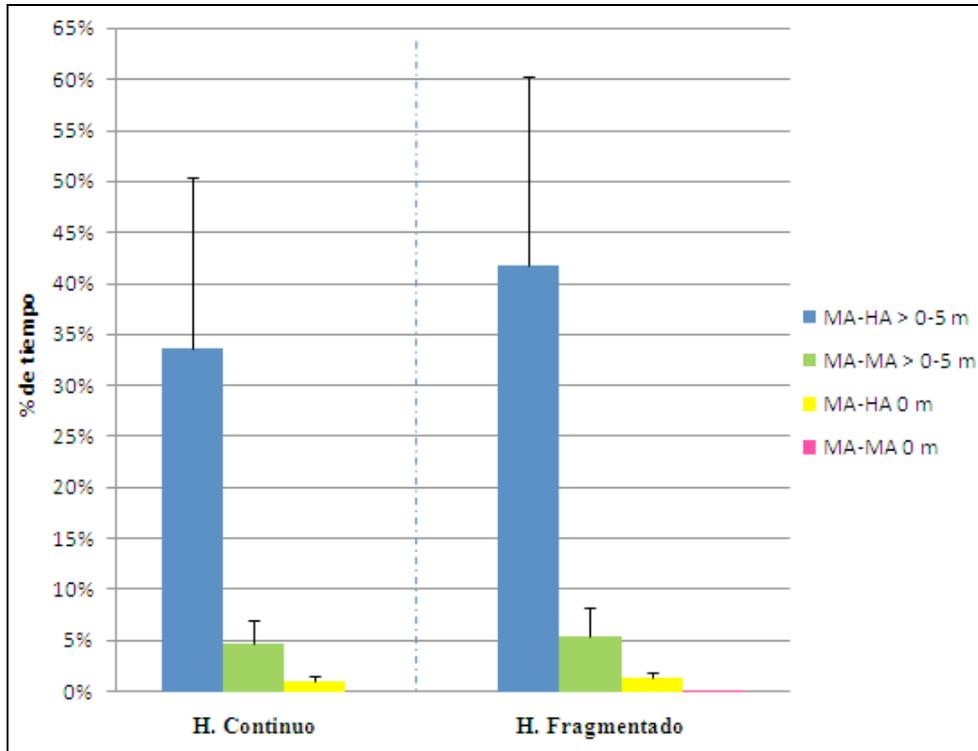


Fig.9. Porcentajes promedio de tiempo (\pm error estándar) pasado en asociaciones espaciales MA-HA y MA-MA de contacto (0 m) y cercanía (> 0-5 m) para los machos de los grupos presentes en hábitat continuo y en hábitat fragmentado.

Resumen

Por lo general, los machos adultos o subadultos presentaron una baja tendencia a mantenerse en asociaciones espaciales entre sí y los porcentajes de tiempo que pasaron a 0 m y a > 0-5 m resultaron inferiores a los que han sido reportados para esta especie (Van Belle *et al.*, 2008). El contacto intrasexual resultó ser la relación espacial menos frecuente en la cual participaron los machos. Las asociaciones espaciales MA-MA (0 m y > 0-5 m) no variaron entre grupos ni hábitats.

Con respecto a las asociaciones espaciales con las hembras, sólo algunos machos fueron observados en contacto con ellas, mientras que todos se mantuvieron a > 0-5 m de las hembras. En promedio, los machos pasaron un alto porcentaje de tiempo en cercanía de las hembras tanto en hábitat continuo como en fragmentado y esta asociación fue la principal relación espacial en la cual participaron los machos. Adultos y subadultos no difirieron significativamente en el tiempo pasado en cercanía intersexual.

En el nivel intragrupal, este tipo de asociación resultó sesgado hacia un macho adulto en todos los grupos a excepción de dos, el grupo Balam en hábitat continuo y el grupo David en fragmentado.

En el nivel intergrupar, el tiempo que en promedio los machos pasaron a 0 m y a > 0-5 m de las hembras no difirió entre grupos presentes en un mismo hábitat ni varió en relación con el tipo de hábitat (continuo *vs.* fragmentado).

CAPÍTULO 6. RESULTADOS: NIVELES DE CORTISOL

• Resultados relativos al hábitat continuo

En total, se recolectaron 50 muestras fecales de los machos adultos y subadultos presentes en hábitat continuo (en promedio, 5.56 ± 1.01 muestras/ind.). La concentración promedio de cortisol para los machos de los tres grupos presentes en este hábitat fue de 105.31 ± 5.07 ng/g (rango: 100.31-110.44 ng/g; Fig.10).

Los residentes del grupo Motiepa, el más grande y con el mayor número de machos ($n=4$), presentaron la concentración promedio de cortisol más alta. En cambio, los machos del grupo menos numeroso (Balam) tuvieron la menor concentración promedio de cortisol. Sin embargo, la variación intergrupar en los niveles promedio de cortisol no resultó significativa ($H_{(2,N=9)}=2.244$, $p=0.326$).

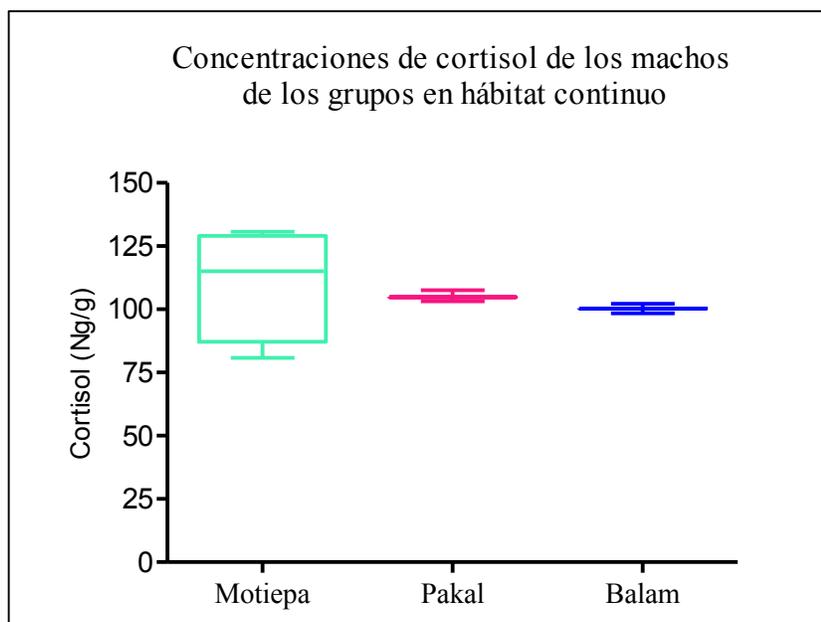


Fig.10. Diagrama de caja de las concentraciones de cortisol de los machos de los grupos Motiepa ($n=4$), Pakal ($n=3$) y Balam ($n=2$).

Grupo Motiepa

La concentración promedio de cortisol para los machos ($n=4$) del grupo Motiepa fue de 110.44 ± 22.33 ng/g (rango: 80.79-130.74 ng/g; véase Apéndice 2, Fig.1).

Si bien los niveles promedio de cortisol variaron entre machos, no emergieron diferencias interindividuales significativas en las concentraciones de cortisol ($H_{(3,N=24)}=3.45$, $p=0.328$; véase Apéndice 1, Tabla 9).

Grupo Pakal

La concentración promedio de cortisol para los machos ($n=3$) del grupo Pakal fue de 105.19 ± 2.19 ng/g (rango: 103.23-107.55 ng/g). Durante el período 1, los dos machos residentes presentaron una concentración promedio de cortisol de 114.04 ± 9.19 ng/g (rango: 107.54-120.54 ng/g). En el período 2, el nivel promedio de cortisol para los residentes resultó de 99.69 ± 7.24 ng/g (rango 94.57-104.81 ng/g; véase Apéndice 2, Fig.2).

No se hallaron diferencias interindividuales estadísticamente significativas en las concentraciones de cortisol de los machos (KN₍₁₎ vs. PK₍₁₎: $n_1=2$, $n_2=3$, $U=2$, $Z=0.58$, $p=0.564$; KN₍₂₎ vs. SB₍₂₎: $n_1=4$, $n_2=5$, $U=7$, $Z=0.73$, $p=0.462$).

Tampoco emergieron diferencias intraindividuales en los niveles de cortisol entre períodos. En particular, si bien KN presentó una disminución en sus niveles en el período 2 vs. 1, la variación no resultó significativa (KN₍₁₎ vs. KN₍₂₎: $Z=-0.70$, $p=0.479$).

Grupo Balam

Los machos residentes ($n=2$) del grupo Balam presentaron una concentración promedio de cortisol de 100.31 ± 2.67 ng/g (rango 98.43-102.20 ng/g). Los niveles promedio de cortisol no difirieron a nivel interindividual entre GZ y KR (GZ vs. KR: $n_1=n_2=6$, $U=14$, $Z=-0.64$, $p=0.522$; véase Apéndice 2, Fig. 3).

Resumen

En hábitat continuo, el grupo de pertenencia no tuvo un efecto significativo en los niveles de cortisol de los machos. A nivel grupal, los machos residentes no difirieron entre sí con respecto a las concentraciones de cortisol. La ausencia de diferencias inter e intraindividuales estadísticamente significativas en los niveles de cortisol puede, en parte, atribuirse al escaso número de muestras/ind. recolectadas (grupo Motiepa: $n=6$ muestras/ind., grupo Pakal: $n \leq 6$ muestras/ind., grupo Balam: $n=6$ muestras/ind.).

• Resultados relativos al hábitat fragmentado

En hábitat fragmentado, se recolectaron 47 muestras fecales de los machos adultos y subadultos residentes en los grupos aquí presentes (en promedio, 5.88 ± 2.47 muestras/ind.). La concentración promedio de cortisol para los machos de estos grupos resultó de 117.42 ± 19.45 ng/g (Fig.11).

En este hábitat, las concentraciones de cortisol promedio de los machos variaron en un rango de 95.97-133.90 ng/g entre los tres grupos, y la diferencia intergrupar resultó estadísticamente significativa ($F_{(2, 5)}=6.582, p=0.040$; K-S: $d=0.153, p>0.20$). En particular, el nivel promedio de cortisol para los machos del grupo David fue significativamente superior al nivel promedio para los machos del grupo Griffin (prueba de Tukey: $gl=5, p=0.039$).

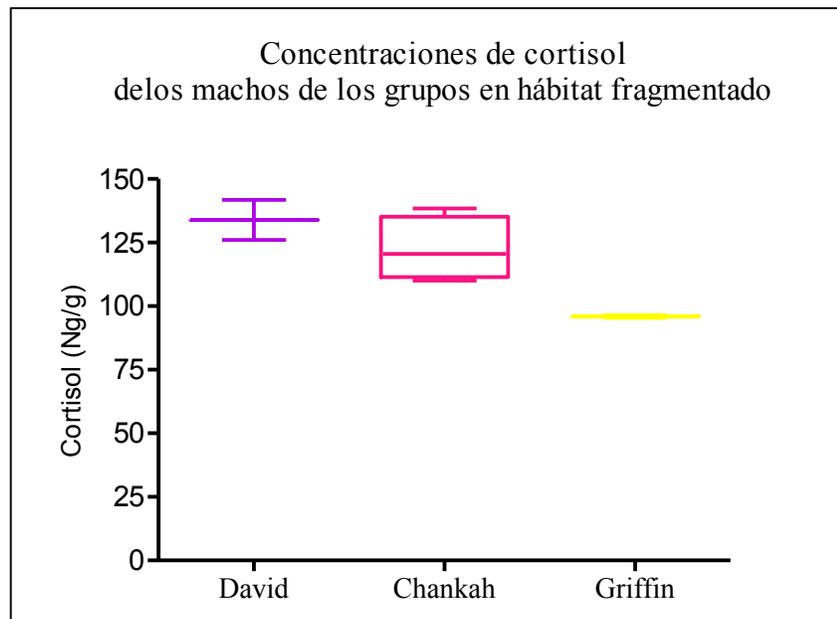


Fig.11. Diagrama de caja de las concentraciones de cortisol de los machos de los grupos David (n=2), Chankah (n=4) y Griffin (n=2).

Grupo Chankah

La concentración promedio de cortisol para los machos (n=4) del grupo Chankah fue de 122.40 ± 12.45 ng/g (rango: 110.05-138.40 ng/g). El nivel promedio de cortisol para los machos residentes fue de 138.45 ± 12.07 ng/g (rango: 127.28-155.23 ng/g) en el período 1, y de 99.11 ± 21.81 ng/g (rango: 85.86-124.29 ng/g) en el período 2 (véase Apéndice 2, Fig. 4).

Por un lado, en ninguno de los dos períodos se hallaron diferencias interindividuales significativas en los niveles de cortisol (período 1: $H_{(6, N=11)}=0, p=1.00$; período 2: $H_{(6, N=11)}=0, p=1.00$; véase Apéndice 1, Tabla 10).

Por el otro, la concentración promedio de cortisol para los machos residentes resultó significativamente inferior en el segundo período (período 1 vs. 2: $n_1=4, n_2=3, U=0, Z=2.121, p=0.034$; Fig.12). Sin embargo, las variaciones en los niveles de cortisol entre períodos no

resultaron significativas para ninguno de los machos ($CC_{(1)}$ vs. $CC_{(2)}$ = $AL_{(1)}$ vs. $AL_{(2)}$ = $SM_{(1)}$ vs. $SM_{(2)}$: $Z=1.60$, $p=0.109$).

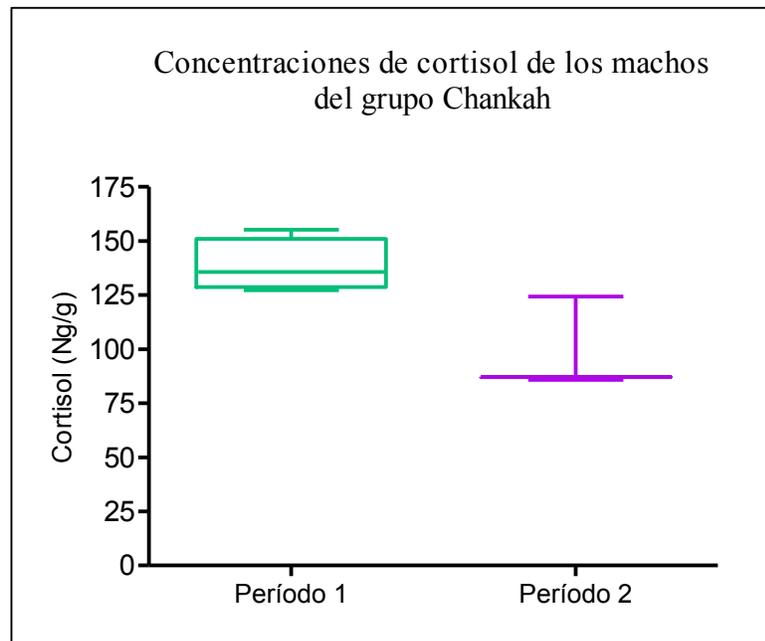


Fig.12. Diagrama de caja de las concentraciones de cortisol de los machos residentes en el grupo Chankah en los periodos 1 y 2.

Grupo Griffin

La concentración promedio de cortisol para los machos ($n=2$) del grupo Griffin fue de 95.97 ± 0.73 ng/g (rango: 95.44-96.48 ng/g). En particular, los machos residentes en el período 1 presentaron una concentración promedio de 107.87 ± 21.72 ng/g (rango: 82.80-135.76 ng/g; véase Apéndice 2, Fig. 5). En el período 2, la concentración promedio de cortisol para el único macho residente (PT) fue de 88.55 ± 16.18 ng/g (rango: 56.88-103.47 ng/g; véase Apéndice 2, Fig. 5).

Los niveles de cortisol no mostraron una variación significativa, tanto a nivel interindividual como intraindividual (PT vs. BR: $n_1=2$, $n_2=2$, $U=1$, $Z=0.77$, $p=0.439$; $PT_{(1)}$ vs. $PT_{(2)}$: $Z=0.707$, $p=0.479$).

Grupo David

Los machos residentes ($n=2$) del grupo David presentaron una concentración promedio de 133.90 ± 11.12 ng/g (rango: 126.04-141.76 ng/g; véase Apéndice 2, Fig. 6), la más elevada entre los grupos presentes en hábitat fragmentado. En este grupo, no se halló una diferencia

significativa en las concentraciones de cortisol entre machos (DD vs. T1: $n_1=8$, $n_2=7$, $U=23$, $Z=-0.57$, $p=0.563$).

Resumen

En hábitat fragmentado, las concentraciones promedio de cortisol de los machos variaron a nivel intergrupar. En particular, los machos del grupo David tuvieron el nivel de cortisol más elevado. Éste resultó significativamente superior al nivel de cortisol promedio para los residentes del grupo Griffin.

En ninguno de los grupos presentes en hábitat fragmentado, se hallaron diferencias interindividuales ni intraindividuales con respecto a las concentraciones de cortisol. En el grupo Chankah, el cambio en la composición grupal fue seguido por una disminución significativa en el nivel promedio de cortisol para los residentes.

Como se describió anteriormente, la ausencia de variaciones interindividuales e intraindividuales en los niveles de cortisol puede ser consecuencia del reducido número de muestras/ind. colectadas (grupo David: $n>6$ muestras/ind., grupos Chankah y Griffin: $n<6$ muestras/ind.).

• *Comparaciones de los niveles de cortisol entre hábitat continuo y fragmentado*

La concentración promedio de cortisol para los machos de los grupos presentes en hábitat continuo fue de 105.31 ± 5.07 ng/g, mientras que para aquellos en hábitat fragmentado resultó de 117.42 ± 19.45 ng/g (véase Apéndice 2, Fig.7).

Con respecto a la hipótesis de un mayor grado de estrés de los machos en hábitat fragmentado en comparación con los de hábitat continuo, no se hallaron diferencias significativas en las concentraciones de cortisol considerando en conjunto los machos adultos y subadultos (HC vs. HF: $F_{(1,15)}=2.501$, $p=0.135$; K-S: $d=0.139$, $p>0.20$).

Cuando se confrontaron entre hábitats las concentraciones promedio de cortisol de los machos considerando por separado adultos y subadultos, los adultos presentaron valores de cortisol superiores en hábitat fragmentado vs. continuo. En particular, la concentración promedio de cortisol para los machos ($n=6$) presentes en HF fue de 120.62 ± 20.16 ng/g, mientras que para aquellos ($n=7$) en HC fue de 103.01 ± 12.80 ng/g (Fig.13). Sin embargo, la variación no resultó significativa (adultos: $F_{(1,11)}=3.651$, $p=0.082$; K-S: $d=0.193$, $p>0.20$), lo cual puede proceder del reducido tamaño muestral. Los subadultos no presentaron niveles de cortisol diferentes entre hábitats (HC: 118.44 ± 17.39 ng/g; HF: 112.82 ± 3.91 ; HC vs. HF: $n_1=n_2=2$, $U=2$, $Z=0$, $p=1.00$).

Los niveles promedio de cortisol de los machos no resultaron correlacionados al tiempo que pasaron a 0 m ni a > 0-5 m de las hembras (“0 m”: $r=-0.037$, $p>0.05$; “> 0-5 m”: $r=-0.255$, $p>0.05$). Tampoco se halló una correlación entre los niveles hormonales promedio de los grupos y la tasa diaria de encuentros intergrupales ($r=0.44$, $p>0.05$; para los grupos en HC: tasa= 0.47 ± 0.37 encuentros/día; para los grupos en HF: tasa= 0.42 ± 0.38 encuentros/día).

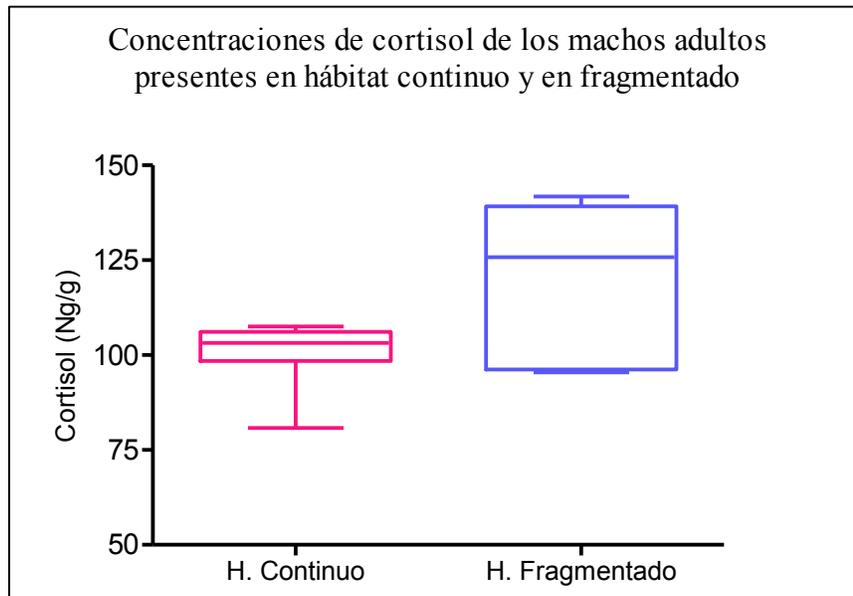


Fig.13. Diagrama de caja de las concentraciones de cortisol de los machos adultos de los grupos presentes en hábitat continuo ($n=7$ machos) y en hábitat fragmentado ($n=6$ machos).

El número de muestras fecales recolectadas de cada individuo fue inferior a lo previsto en el diseño experimental debido a cambios en la composición de machos adultos ocurridos en tres grupos. Esto implicó que el número de muestras/individuales colectadas resultara inferior al tamaño muestral mínimo de 6-10 muestras/ind. recomendado para un análisis robusto de los datos (Hodges y Heistermann, 2011).

Adicionalmente, el número de muestras comparadas para probar la hipótesis de un mayor grado de estrés en hábitat fragmentado vs. continuo fue inferior a 10 muestras por condición, lo cual pudo haber afectado el nivel de significatividad estadística de los resultados. En particular, en el caso de la comparación de las concentraciones de cortisol de los machos adultos entre hábitats, el reducido tamaño muestral ($N=13$) podría explicar el valor de p obtenido ($p=0.082$), lo cual fue sólo marginalmente inferior al nivel de significación establecido ($\alpha \leq 0.05$).

Resumen

Conforme a lo anterior, no se halló un efecto estadísticamente significativo del tipo de hábitat (continuo *vs.* fragmentado) en las concentraciones de cortisol de los machos. Desde un punto de vista descriptivo, los machos adultos en hábitat fragmentado presentaron concentraciones de cortisol superiores comparados con los del hábitat continuo. La ausencia de significatividad estadística en los resultados se atribuye, en parte, al reducido tamaño muestral.

Con respecto a la conducta espacial de los machos, el nivel promedio de cortisol de un individuo no resultó correlacionado con los porcentajes de tiempo pasado en asociaciones espaciales (0 m y > 0-5 m) con las hembras. La concentración promedio de cortisol para los machos residentes en un mismo grupo no se correlacionó con la tasa diaria de encuentros intergrupales.

CAPÍTULO 7. DISCUSIÓN

La discusión de las relaciones sociales entre machos fue enfocada principalmente a la evaluación de los datos conductuales. En particular, la conducta social de los machos fue evaluada con base en las relaciones espaciales de contacto y cercanía (0 m y > 0-5 m) que mantuvieron con otro adulto. Estos tipos de relaciones han sido consideradas la mejor fuente de información sobre las asociaciones entre monos aulladores (Crockett y Eisenberg, 1987).

Los resultados relativos a las asociaciones espaciales, junto con las interacciones sociales y las vocalizaciones mutuas registradas, soportaron la hipótesis de la prevalencia del modelo de concesión en las interacciones MA-MA en hábitat continuo y de aquel de competencia en fragmentado.

• *Interacciones entre machos en hábitat fragmentado*

• *Asociaciones espaciales entre machos*

Por lo general, el contacto (0 m) y la cercanía (> 0-5 m) entre machos adultos o subadultos fueron poco frecuentes y no presentaron una variación significativa entre grupos. Los machos se mantuvieron en contacto intrasexual por el 0.04% del tiempo. Las únicas dos díadas de machos observadas en esta asociación se constituyeron por subadultos, y por un adulto y un subadulto. El subadulto más joven SM participó a ambas esas díadas, y su edad explica, en parte, su tendencia a iniciar y mantenerse en contacto con otro individuo (Clarke *et al.*, 2007). Ninguna díada de adultos se mantuvo a 0 m. Esto concuerda con la escasa tendencia de los machos adultos de mono aullador a mantenerse en contacto con un individuo del mismo sexo (Wang y Milton, 2003; Van Belle *et al.*, 2008).

El hecho de que el contacto MA-MA se registrara durante conductas sociales (una vocalización grupal y una interacción de juego) sugiere la relevancia de esta asociación, como se ha propuesto para *A. palliata* (Wang y Milton, 2003). Sin embargo, su frecuencia (0.04%) indica que el contacto no constituye la modalidad principal a través de la cual los machos regulan sus relaciones sociales.

La cercanía espacial (> 0-5 m) entre machos fue más frecuente que el contacto. En promedio, los machos presentes en hábitat fragmentado pasaron aproximadamente el 5.64% del tiempo en cercanía con un individuo del mismo sexo, sin variación a nivel intergrupar.

A nivel intragrupal, emergieron diferencias significativas en el tiempo que las díadas de machos residentes pasaron en cercanía. En el grupo Chankah, la díada de subadultos fue la que más se asoció espacialmente y pasó el 14.44% del tiempo a > 0-5 m. Debido a que la cercanía es

una medida robusta de la preferencia espacial entre individuos (Crockett y Eisenberg, 1987), los subadultos exhibieron una marcada preferencia para mantenerse cercanos entre sí más que con los adultos del mismo sexo.

Uno de estos subadultos (AL) incrementó significativamente el tiempo pasado cerca de un adulto (CC), después de la desaparición de un macho residente (YM). En particular, en ausencia de YM, la díada adulto-subadulto (CC-AL) duplicó el tiempo pasado a $> 0-5$ m.

En *A. pigra*, el reforzamiento de las asociaciones de una díada de machos después de un cambio en la composición grupal ha sido atribuido al incremento en las asociaciones entre todos los residentes (Van Belle *et al.*, 2008). En el grupo Chankah, el tiempo que en promedio los machos pasaron en cercanía de las hembras incrementó considerablemente después de la desaparición de YM. Conforme a lo anterior, es posible atribuir el aumento en la cercanía entre el adulto y el subadulto a la mayor cohesión entre los miembros del grupo.

· *Asociaciones espaciales intersexuales*

En promedio, los machos pasaron el 1.29% del tiempo en contacto intersexual y no emergieron diferencias significativas entre grupos con respecto a este tipo de asociación.

A nivel intragrupal, se observó un incremento significativo en el contacto que un macho adulto mantuvo con las hembras, después de que el otro adulto desapareció. El contacto intersexual de ese macho fue registrado en el 30% de los casos durante interacciones de afiliación o sexuales con las hembras. Esto indica que el mantenimiento del contacto intersexual no implica necesariamente la participación en interacciones sociales. Sin embargo, junto con la proximidad, ha sido considerado una asociación espacial socialmente más relevante que la cercanía (Wang y Milton, 2003).

Pese a la relevancia social del contacto intersexual, la cercanía con las hembras resultó ser la principal asociación en la cual participaron los machos. En promedio, los machos pasaron el 41.67% del tiempo en esta asociación, la cual resultó sesgada hacia un residente en todos los grupos a excepción de uno (grupo David). En éste, los machos pasaron aproximadamente el 50% de su tiempo en cercanía intersexual y manifestaron también mutua tolerancia espacial, manteniéndose en cercanía entre sí por el 7.43% del tiempo.

En el grupo Chankah, las asociaciones de cercanía con las hembras resultaron sesgadas hacia uno de los adultos (CC), mientras que el subadulto más grande (AL) fue el individuo que menos se mantuvo en esta asociación. Una vez que la composición del grupo cambió, estos dos machos

incrementaron significativamente el tiempo pasado a $> 0-5$ m de las hembras, y el adulto CC incrementó también el contacto con ellas.

Debido a que el mantenimiento de asociaciones estrechas con las hembras representa una de las estrategias reproductivas de los machos (Weingrill, 2000), el reforzamiento de las asociaciones intersexuales de AL y CC, después de la desaparición de YM, pudo haber representado un intento indirecto de los machos por incrementar las oportunidades reproductivas cuando las hembras fueron más accesibles. Lo anterior refleja rivalidad entre machos para el acceso a las hembras, de acuerdo al modelo de competencia (Reeve *et al.*, 1998).

En el grupo Griffin, las asociaciones de cercanía con las hembras resultaron sesgadas hacia uno de los dos machos, PT, mientras que el otro se mantuvo aislado del grupo. Contrariamente a lo observado en el grupo Chankah, en el grupo Griffin el cambio en la composición de machos no fue seguido por una reorganización de las relaciones espaciales intersexuales. En particular, cuando el grupo resultó unimacho, PT siguió pasando la mayoría de su tiempo (el 60%, aproximadamente) cerca de las hembras. Esto junto con la ausencia de otro macho residente, competidor potencial para el acceso a las hembras, puede explicar porque PT no reforzó sus asociaciones con ellas una vez que la composición del grupo varió.

· *Interacciones y conductas sociales de los machos*

La afiliación (n=6 eventos) y agresión (n=3 eventos) entre machos fueron escasas y no representaron la modalidad principal de interacciones entre ellos, de acuerdo a lo reportado para *Alouatta* spp. (Crockett y Eisenberg, 1987; Zucker y Clarke, 1998; Wang y Milton, 2003; Di Fiore y Campbell, 2007; Bezanson *et al.*, 2008; Van Belle *et al.*, 2008).

Todas las interacciones de afiliación entre machos residentes se registraron en el grupo Chankah. Los machos que participaron en estas interacciones fueron los dos subadultos, los sujetos de estudio más jóvenes, quienes fueron observados en interacciones de juego recíproco en las cuales, a veces, también participó el juvenil del grupo. En *Alouatta* spp., los machos adultos juegan con otros adultos o con infantes, sin embargo el juego social ocurre principalmente entre individuos jóvenes presentando un patrón a U invertida con un pico en la edad juvenil (Baldwin y Baldwin, 1978; Zucker y Clarke, 1992; Bravo y Sallenave, 2003). Asimismo, los juveniles son los individuos más sociables (Clarke *et al.*, 2007). En el caso del grupo Chankah, se estima que por su tamaño y rasgos faciales, uno de los dos subadultos (macho SM) fuese más joven que el otro. Esto puede en parte explicar su pronunciada tendencia a empezar interacciones de juego con

el otro subadulto. En el grupo Chankah, también se registró la única interacción agresiva entre machos residentes, un adulto y un subadulto. Este era un individuo casi adulto que fue observado exhibir conductas agresivas como la sacudida o ruptura de ramas cerca del adulto YM, posible modalidad para afirmar o mantener su posición en el grupo. De acuerdo con lo anterior, aulladores juveniles o subadultos emigran de su grupo natal y este proceso se caracteriza por agresiones por parte de los adultos (Clarke y Glander, 1984; Clarke y Zucker, 1989; Clarke, 1990; Clarke *et al.*, 1998; Clarke *et al.*, 2007).

Las otras dos interacciones agresivas involucraron al residente de un grupo unimacho (grupo Griffin) y un individuo solitario. Ellos fueron observados perseguirse y agredirse físicamente. Si bien la competencia directa entre machos de *A. pigra* ocurre principalmente durante los encuentros intergrupales o los eventos de inmigración (Horwich *et al.*, 2000; Van Belle *et al.*, 2008), el número de interacciones agresivas observadas no es suficiente para inferir una mayor competencia o intolerancia MA-MA a nivel intergrupales *vs.* intragrupal.

Los machos residentes vocalizaron juntos durante el 39.23% de las vocalizaciones intergrupales, en los grupos David y Chankah. En el grupo Griffin, no se registraron vocalizaciones mutuas entre machos. Debido a que la participación conjunta de los machos en vocalizaciones grupales es un índice de cooperación para la defensa del grupo (Wang y Milton, 2003; Kitchen, 2004; Kitchen *et al.*, 2004; Van Belle *et al.*, 2008), en este hábitat la cooperación entre machos se considera escasa e inconstante.

· *Interacciones sexuales*

En los grupos Griffin y Chankah, los machos que se mantuvieron más cerca de las hembras participaron también en interacciones sexuales. En el grupo Griffin, la única interacción sexual observada ocurrió cuando el grupo era unimacho. En el grupo Chankah, las interacciones sexuales de un adulto (CC) con las hembras residentes ocurrieron a la vista de los otros machos, quienes no interfirieron ni manifestaron conductas agresivas.

Debido a que dichas conductas (agresión, interferencia) se consideran un indicador de intolerancia en el contexto de las interacciones sexuales (Van Belle, 2009; Kowalewsky y Garber, 2010), en este grupo los machos se demostraron tolerantes.

· *Interacciones entre machos en hábitat continuo*

· *Asociaciones espaciales entre machos*

Las díadas de machos adultos o subadultos no se mantuvieron en contacto en ninguno de los grupos y pasaron aproximadamente el 4.64% del tiempo en asociaciones de cercanía, sin variación a nivel intergrupar.

En el grupo con más de una díada de machos (grupo Motiepa), los machos adultos (JP-HG) presentaron una preferencia espacial significativa para mantenerse a $> 0-5$ m el uno del otro, formando la díada que más permaneció a esta distancia a nivel grupal. El macho JP también presentó una preferencia espacial para el subadulto más joven (KB). La díada JP-KB fue la segunda en mantenerse más en cercanía. En cambio, el subadulto más grande (MF) resultó ser el macho que menos se asoció con miembros del mismo sexo. En *Alouatta* spp., los individuos casi adultos dejan su grupo natal (Clarke y Glander, 1984; Clarke y Zucker, 1989; Clarke, 1990, Clarke *et al.*, 1998, 2007) y la tendencia de MF a mantenerse en una posición periférica con respecto a este pudo servir para explorar el territorio antes de emigrar. De acuerdo con esto, MF dejó al grupo poco después de la conclusión de la fase de observación (comunicación personal por parte de K. Amato⁴).

En el grupo Pakal, la díada residente-inmigrante (KN-SB) pasó significativamente menos tiempo en cercanía que la díada de residentes (KN-PK). Debido a que las relaciones entre machos del género *Alouatta* están influenciadas por experiencias previas de interacciones o familiaridad (*A. palliata*: Dias *et al.*, 2010; *A. pigra*: Kitchen, 2004; *A. seniculus*: Pope, 1990), es posible que la prolongada coexistencia de los machos PK y KN al interior del mismo grupo haya influido en sus frecuentes asociaciones de cercanía.

En el grupo Balam, el porcentaje de tiempo que los machos pasaron a $> 0-5$ m fue del 7.77% y resultó ser similar a lo de las díadas de adultos que exhibieron una marcada preferencia espacial en los grupos Motiepa (JP-HG y JP-KB) y Pakal (KN-PK).

· *Asociaciones espaciales intersexuales*

En promedio, los machos se mantuvieron en contacto con las hembras por el 1.01% del tiempo. No se halló variación intergrupar con respecto al tiempo pasado en contacto intersexual. A excepción del grupo Pakal, en ninguno emergieron diferencias interindividuales relativas al contacto con las hembras.

⁴ Katherine R. Amato, candidata a Doctor en la University of Illinois, Urbana-Champaign.

En el grupo Pakal, el incremento significativo en el contacto que KN mantuvo con las hembras, cuando un nuevo macho llegó al grupo, concuerda con el aumento en las interacciones intersexuales que se ha reportado en un grupo de aulladores después de un evento de inmigración (Van Belle *et al.*, 2008). El reforzamiento en el contacto intersexual puede haber representado una estrategia reproductiva (Weingrill, 2000). De acuerdo con esta posibilidad, KN estaba participando en interacciones de afiliación y sexuales aproximadamente en el 40% de los casos de contacto con las hembras.

La asociación de cercanía con las hembras fue más frecuente que el contacto con ellas. Todos los machos fueron observados cerca de las hembras y, en promedio, se mantuvieron a $> 0-5$ m de ellas por el 33.54% del tiempo. La cercanía intersexual resultó sesgada hacia un residente en dos de los grupos presentes en este hábitat.

En el grupo Motiepa, el macho que más se asoció con las hembras fue uno de los dos adultos (JP). Como se ha descrito anteriormente, él presentó también una elevada tolerancia espacial hacia dos machos residentes, el otro adulto (HG) y un subadulto (SM). En cambio, el macho (MF) que menos se relacionó espacialmente con las hembras fue también quien menos se asoció con los otros machos.

En el grupo Pakal, el macho KN se mantuvo cerca de las hembras más que el residente PK. Una vez que este macho desapareció y otro inmigró al grupo, KN incrementó significativamente el tiempo pasado en cercanía intersexual, la cual resultó sesgada hacia él. En este grupo, el tiempo que en promedio los machos pasaron a $> 0-5$ m de las hembras, después del cambio en la composición grupal, resultó el doble con respecto al período anterior. Esto concuerda con lo observado en los otros dos grupos de estudio sujetos a cambios en la composición de machos adultos (grupos Chankah y Griffin).

Debido a que en *A. pigra* las relaciones entre machos están influenciadas por la habilidad de éstos para establecer relaciones con las hembras (Van Belle *et al.*, 2008), es posible que el incremento en las asociaciones intersexuales de KN le permitió definir su posición social frente al recién inmigrado. A su vez, el tiempo que este pasó cerca de las hembras fue muy elevado, lo cual pudo servir para aumentar sus posibilidades reproductivas en el nuevo contexto social en el que se encontraba (Weingrill, 2000).

· *Interacciones y conductas sociales de los machos*

En ninguno de los grupos, los machos participaron en interacciones de afiliación o agresión con un individuo del mismo sexo. Sin embargo, ellos presentaron una elevada tendencia a cooperar para la defensa del grupo a través de vocalizaciones mutuas. En promedio, los machos residentes vocalizaron juntos en el 73% de las vocalizaciones intergrupales (aproximadamente).

Esto fue observado también en el caso de la díada residente-inmigrante del grupo Pakal, lo cual indica que estos machos cooperaron para la defensa grupal (Kitchen, 2004; Kitchen *et al.*, 2004; Van Belle *et al.*, 2008) pese al poco tiempo que llevaban al interior del mismo grupo y a las escasas asociaciones espaciales que mantuvieron.

· *Interacciones sexuales*

Los machos participaron en interacciones sexuales con las hembras residentes en dos de los grupos presentes en este hábitat.

En el grupo Balam, ambos machos adultos fueron observados solicitar sexualmente a la misma hembra y copular con ella a la vista del otro, por tres días consecutivos. Si bien no se monitoreó el ciclo estral de las hembras, es probable que la hembra observada en interacciones sexuales se encontrara en su período periovulatorio, cuando las cópulas son más frecuentes (Van Belle, 2009; Van Belle *et al.*, 2009b).

Durante el POP, las oportunidades reproductivas están sesgadas hacia el macho central, aunque los no centrales pueden competir con él y lograr copular con las hembras fértiles (Van Belle 2009, Van Belle *et al.*, 2009b). Si bien se desconoce la posición social (central y no central) de los machos residentes del grupo Balam, el hecho de que ambos participaran en interacciones sexuales con la misma hembra puede indicar que ninguno de ellos tuvo el control completo de las oportunidades reproductivas (Van Belle 2009, Van Belle *et al.*, 2009b), de acuerdo al modelo de competencia (Reeve *et al.*, 1998). Sin embargo, ellos no interfirieron ni manifestaron desplantes agresivos en respuesta a las relaciones sexuales del otro, las cuales, se considera, fueron toleradas (Van Belle, 2009; Kowalewsky y Garber, 2010).

En el grupo Pakal, tanto el inmigrante como el residente (KN) participaron en interacciones sexuales con las hembras. En particular, SB dirigió dos solicitudes sexuales hacia ellas a la vista de KN. Éste copuló con una de ellas en presencia de SB. El residente ni el inmigrante interfirieron con las interacciones sexuales del otro, ni manifestaron conductas agresivas cuando

éstas ocurrieron, por lo tanto, se considera que ambos machos toleraron las interacciones sexuales del otro.

• *Niveles de cortisol*

Con respecto a las concentraciones de cortisol, se hallaron diferencias significativas a nivel intergrupar e intragrupal sólo en hábitat fragmentado. A nivel intergrupar, la concentración de cortisol promedio para los machos del grupo David fue significativamente superior a la de los residentes del grupo Griffin, lo cual puede explicarse con base en el contexto social. Estos grupos habitan en el mismo fragmento de selva, por lo tanto se asume que las condiciones ecológicas en las que ellos se encontraban fueron similares. Sin embargo, el grupo David fue el más numeroso entre de los en hábitat fragmentado y ocupó un área del fragmento que se traslapa, en parte, con la de otros 5 grupos que se observaron a lo largo del período de estudio. En cambio, el grupo Griffin fue el más reducido y pasó la mayoría del tiempo en un área en que no se observaron otros aulladores.

La presencia de numerosos conspecíficos en el área ocupada por el grupo David, junto con su tamaño y composición, pudo haber sometido a los machos residentes a una presión social superior a la de los machos del grupo Griffin. En particular, la presencia de otros grupos en las cercanías incrementa el riesgo de encuentros intergrupales que es un estresor para el mono aullador (Cristóbal-Azkarate *et al.*, 2007). Asimismo, el tamaño del grupo puede afectar los niveles de cortisol de los residentes, sobre todo en condiciones ecológicas desfavorables (Foley *et al.*, 2001; Pride, 2005b) como las resultantes de la fragmentación del hábitat. Con respecto a la composición grupal, en *A. pigra* la presencia de infantes influye en la conducta de los machos residentes, aumentando su nivel de vigilancia y defensa del grupo (Treves *et al.*, 2001; Kitchen, 2004). En el caso del grupo David, la presencia de 2 infantes y de 4 hembras pudo volver al grupo particularmente vulnerable a ataques por parte de individuos externos, una amenaza para la estabilidad grupal. Conforme a lo anterior, los elevados niveles de cortisol de los machos del grupo David comparados a los del grupo Griffin pueden ser el reflejo de la presión social a la que estuvieron sometidos los residentes.

En el caso del grupo Chankah, la reducción en las concentraciones de cortisol de los machos entre el período 1 y 2 puede asociarse, en parte, a la desaparición de uno de los dos adultos del grupo (macho YM). El número de machos en un grupo representa un factor de estrés debido a que influye en la competencia intragrupal y en los niveles de cortisol de los individuos (Gould *et*

al., 2005). En el grupo Chankah, es posible que la reducción en el número de machos adultos, junto con la redefinición no agresiva de la posición social de los remanentes individuos, redujo el grado de estrés de éstos. Cabe mencionar que el macho que desapareció exhibió conductas agresivas hacia el subadulto más grande, que a su vez manifestaba agresividad cuando estaba cerca de él. En este contexto, la reducción de los niveles de cortisol promedio de los residentes puede asociarse a la menor tensión interindividual que caracterizó al grupo una vez que YM murió.

Con respecto a la comparación de los niveles de cortisol de los machos entre hábitats, no emergió una diferencia significativa, por lo tanto no se comprobó la hipótesis de un mayor grado de estrés de los machos en hábitat fragmentado. No obstante, este resultado no se considera concluyente debido a que la ausencia de significancia estadística pudo deberse al reducido tamaño muestral.

Es importante mencionar que la distinción entre hábitat continuo y fragmentado se basó en la extensión de los parches de selva y en su estado de conservación y protección. Sin embargo, quedaron variables ambientales sin controlar. En particular, se desconoce con qué frecuencia e intensidad los monos aulladores estuvieron sujetos a estresores naturales o antropogénicos, por ejemplo parásitos, encuentros con otros aulladores, presencia de turistas y actividades humanas. Asimismo, la respuesta a un estímulo nocivo y los consecuentes cambios en los niveles de cortisol pueden variar entre individuos de la misma especie, edad y sexo dependiendo de cómo perciben y enfrentan al estresor (Wingfield, 1997).

Por ejemplo, el sitio Chankah es parte de la propiedad de un hotel y los monos allí presentes están constantemente expuestos a los humanos, sin embargo es posible que por ello estén acostumbrados a este tipo de estresor. En cambio, para los monos presentes en el sitio CBETA las perturbaciones antropogénicas, como la tala con maquinarias, son menos previsibles, lo que puede haber influido en los niveles de cortisol más que la presencia constante de actividad humana. Efectivamente, los aulladores de este sitio estaban menos acostumbrados a los humanos que los del sitio Chankah.

Con respecto a los aulladores del hábitat continuo, si bien el PNP es un sitio conservado, no se puede excluir la presencia de disturbios con distintos grados de previsibilidad, como turistas, cazadores furtivos o talamontes. Es importante mencionar también que los aulladores presentes en el PNP presentaron más colmoyotes que los de los otros dos sitios de estudio, lo que indica que estuvieron más expuestos a picaduras del parásito *Alouattamyia baeri*, un estresor para los

aulladores (Milton, 1996). Elevados índices de infección parasitaria influyen negativamente en los niveles de cortisol (Chapman, 2006; Muehlenbein, 2006). Por lo tanto es posible que las concentraciones de la hormona se vieran modificadas por la parasitosis que padecían los animales, que fue más frecuente que en el hábitat fragmentado.

• ***Consistencia de los datos con los modelos de competencia y concesión***

Los modelos de competencia y concesión (*tug-of-war* y *concession models*) no son mutuamente excluyentes (Johnstone, 2000; Reeve y Shen, 2006) y la predominancia de uno sobre el otro en las interacciones entre machos puede variar a nivel intraespecífico dependiendo de las condiciones demográficas, ecológicas o sociales (Van Belle, 2009; Dietz, 2004; Kutsukake y Nunn, 2009).

En el caso de *A. pigra*, la baja frecuencia de las interacciones sociales y sexuales de los machos dificultó la evaluación del grado de competencia y concesión que caracteriza sus relaciones. Sin embargo, el análisis de la conducta social de los machos permitió concluir que aspectos de ambos modelos pueden explicar sus interacciones en relación al tipo de hábitat (continuo o fragmentado), como se ha sugerido para esta especie (Van Belle, 2009). En particular, si bien las asociaciones espaciales y las interacciones entre machos no variaron entre hábitat continuo y hábitat fragmentado, en el primero las oportunidades reproductivas fueron compartidas a nivel grupal, hubo tolerancia en el contexto de las interacciones sexuales y los machos cooperaron en defensa del grupo. En cambio, en hábitat fragmentado, se observaron casos de rivalidad (inter e intragrupal) y menor cooperación.

Con respecto a las relaciones espaciales, los machos adultos y subadultos presentaron una baja tendencia a asociarse entre sí. El contacto y la cercanía entre machos fueron raros y menos frecuentes que lo reportado para esta especie (Van Belle *et al.*, 2008), sin embargo la cercanía entre machos resultó un buen indicador de tolerancia espacial. El hecho de que una díada consolidada de machos comparada con una díada recién formada pasara más tiempo en cercanía concuerda con la variación de las relaciones entre machos procedente de la familiaridad entre ellos (en *A. palliata*: Dias *et al.*, 2010).

Por otro lado, debido a que la cercanía MA-MA también puede reflejar la elevada cohesión entre los miembros adultos del grupo (Van Belle *et al.*, 2008), no se considera un indicador *per se* de tolerancia intrasexual sino que debe interpretarse en relación al contexto social (*e.g.*, las relaciones con las hembras, las oportunidades de apoyo social). De acuerdo a lo anterior, la

tolerancia o la rivalidad entre machos emergió analizando las relaciones intersexuales. Éstas constituyen una forma indirecta a través de la cual los machos de mono aullador regulan las relaciones con individuos del mismo sexo (Wang y Milton, 2003; Van Belle *et al.*, 2008).

Con respecto a las asociaciones espaciales intersexuales, el contacto fue poco frecuente y no implicó necesariamente la participación en interacciones con una hembra. La cercanía fue la asociación espacial en la cual los machos adultos y subadultos participaron con más frecuencia. En todos los grupos, excepto en dos, este tipo de asociación resultó sesgado hacia un macho adulto. Éste no se consideró el central, por no poder afirmar que fue el individuo que se mantuvo más próximo a las hembras fértiles y sexualmente activas (Van Belle, 2009; Van Belle *et al.*, 2008, 2009a).

Debido a que no se pudo determinar la posición social de los machos, el grado de concesión y de competencia fue evaluado considerando las oportunidades de acceso a las hembras (en términos espaciales y sexuales) y el nivel de cooperación expresado a través de la participación en vocalizaciones intergrupales.

Conforme a lo anterior, si bien las díadas de machos se mantuvieron en contacto y cercanía intra e intersexual por un porcentaje de tiempo similar entre hábitats, en conjunto los datos relativos a las relaciones espaciales, sociales y sexuales soportan la predicción de una mayor tolerancia MA-MA en hábitat continuo. Por lo menos en dos de los grupos aquí presentes, los residentes toleraron las oportunidades reproductivas de otro macho, e incluso las compartieron a nivel grupal. Ellos fueron observados vocalizar juntos durante la mayoría de las vocalizaciones intergrupales. Esta conducta cooperativa, junto con la tolerancia recíproca de los machos hacia las relaciones sexuales de otro, concuerda con el modelo de concesión (Vehrencamp, 1983a).

En cambio, en dos de los grupos en hábitat fragmentado, sólo uno de los residentes participó en interacciones sexuales. Por la escasa frecuencia de éstas, las oportunidades reproductivas en esos grupos no pueden considerarse controladas completamente por un único individuo, como se asume en el modelo de concesión (Kutsukake y Nunn, 2006). Sin embargo, en esos grupos la rivalidad de algunas díadas y la participación reducida y poco constante en vocalizaciones mutuas sugieren que las relaciones MA-MA se caracterizaron por una baja tolerancia, una escasa cooperación, o ambas.

CAPÍTULO 8. CONCLUSIONES

• Conclusiones generales

La afiliación y la agresión no constituyeron las modalidades de interacción principales para los machos adultos o subadultos, quienes definieron sus relaciones a través del mantenimiento de la cercanía con las hembras. Este tipo de asociación estuvo sesgado hacia uno de los residentes adultos en la mayoría de los grupos y su regulación resultó ser la principal forma de reorganización social a través de la cual los machos redefinen su posición al interior del grupo después de cambios en la composición de éste.

En ninguno de los hábitats, los machos intentaron interferir con las oportunidades reproductivas de otro ni manifestaron conductas agresivas en respuestas a éstas, por lo cual se consideró que exhibieron tolerancia mutua. Sin embargo, sólo en hábitat continuo los machos toleraron, e incluso compartieron las oportunidades reproductivas al interior del grupo.

La competencia entre machos se manifestó en forma directa y agresiva durante los encuentros intergrupales en hábitat fragmentado. Persecuciones y embestidas fueron observadas en los enfrentamientos entre un individuo solitario y un residente de un grupo unimacho. Si bien las agresiones intergrupales registradas fueron escasas, lo anterior sugiere que en un grupo unimacho el riesgo de usurpación por parte de machos no residentes es particularmente elevado.

La participación conjunta de los machos en las vocalizaciones intergrupales resultó ser más frecuente y constante en hábitat continuo que en fragmentado, indicando que el grado de cooperación entre machos es variable y depende, en parte, del tipo de hábitat (continuo o fragmentado).

Conforme a lo anterior, se concluye que las relaciones entre los machos se caracterizaron por concesión, tolerancia y cooperación en hábitat continuo, y por rivalidad y menor cooperación en fragmentado.

Con respecto a los niveles de cortisol de los machos, se considera que la ausencia de una diferencia significativa entre hábitats continuo y fragmentado fue, en parte, una consecuencia del tamaño muestral utilizado. Conforme a lo anterior, si bien los resultados no soportaron la hipótesis de un mayor grado de estrés de los machos en hábitat fragmentado, no se consideran concluyentes por los problemas metodológicos descritos.

• ***Recomendaciones para seguimiento del tema de investigación***

La tolerancia y la competencia entre machos pueden variar en función de factores sociales y ecológicos, como se ha reportado en primates (van Hooft y van Schaik 1992, 1994; van Hooff, 2000; Dietz, 2004; Van Belle, 2009). Por lo tanto, para comprender las relaciones entre machos de *A. pigra* y la variabilidad en éstas son necesarios más estudios en los cuales se comparen grupos multimacho de aulladores en condiciones sociales y ambientales diferentes.

En el análisis de la conducta social de los machos, se deberá determinar la posición social de los individuos con base en las relaciones espaciales con las hembras fértiles, monitoreando el ciclo estral de las residentes. De esta manera, será posible distinguir entre interacciones sexuales verdaderamente toleradas (por ser dirigidas a las hembras más receptivas) y aquellas sólo aparentemente “concedidas”, y evaluar el grado de sesgo reproductivo hacia un individuo. La conducta reproductiva de los machos deberá también evaluarse en relación a las vocalizaciones mutuas para determinar si la tolerancia o la rivalidad en el contexto de las interacciones sexuales se reflejan en la frecuencia de las conductas cooperativas.

Por otro lado, la evaluación de los modelos de concesión y de competencia en relación al tipo de hábitat requiere una definición puntual de las características sociales y ambientales de cada hábitat (*e.g.*, oportunidades reproductivas, calidad o cantidad de recursos). De esta manera, será posible entender cuáles variables socio-ambientales tienen un mayor impacto en las relaciones entre machos de mono aullador negro presentes en hábitats diferentes.

Finalmente, frente a los problemas de robustez de los datos sociales y hormonales que emergieron en este estudio, es importante que las investigaciones futuras sobre las relaciones entre machos de *A. pigra* y los correlatos endócrinos de la conducta contemplen un mayor número de grupos de estudio y períodos de observación más extensos.

REFERENCIAS CITADAS

- Abbott, D.H., Keverne, E.V., Bercovitch, F.B., Shively, C.A., Mendoza, S.P., Saltzman, W., Snowdon, C.T., Ziegler, T.E., Banjevic, M., Garland, T.Jr. y Sapolsky, R.M. 2003. Are subordinates always stressed? A comparative analysis of rank differences in cortisol levels among primates. *Hormones and Behavior* 43:67-82.
- Adams, N.R., Abordi, J.A., Briegel, J.R. y Sanders, M.R. 1994. Effect of diet on the clearance of estradiol-17 in the ewe. *Biology of Reproduction* 51:668-674.
- Alvarez-Cervera, J.H. 2002. Manejo de datos de radioinmunoanálisis. *Revista Biomédica* 13:277-287.
- Agoramoorthy, G. y Rudran, R. 1995. Infanticide by adult and subadult males in free-ranging red howler monkeys, *Alouatta seniculus*, in Venezuela. *Ethology* 99:75-88.
- Ahumada, J.A. 1989. Behavior and social structure of free ranging spider monkeys (*Ateles belzebuth*) in La Macarena field studies of new world monkeys. *La Macarena, Colombia* 2:7-31.
- Albert, W.H.W., Kleinhammer, G., Transwell, P. y Linke, R. 1980. Enzyme immunoassay for in vitro diagnosis of thyroid function. En: Malvano, R. (ed.), *Immunoenzymatic assay techniques*. Martinus Nijhoff Publishers, The Hague/Boston/London. pp.75-89.
- Alfaro, J.W. 2005. Male mating strategies and reproductive constraints in a group of wild tufted capuchin monkeys (*Cebus apella nigritus*). *American Journal of Primatology* 67:313-328.
- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49:227-267.
- Altmann, S.A. 1962. A field study of sociobiology of the rhesus monkey, *Macaca mulatta*. *Annals of the New York Academy of Sciences* 102:338-435.
- Álvarez, L. 2008. Negative effects of stress on reproduction in domestic animals. *Archivos de Zootecnia* 57:39-59.
- Anestis, S.F. y Bribiescas, R.G. 2004. Rapid changes in chimpanzee (*Pan troglodytes*) urinary cortisol excretion. *Hormones and Behavior* 45:209-213.
- Baldwin, J.I. y Baldwin, J.D. 1978. Exploration and play in howler monkeys. *Primates* 19:411-422.
- Beenher, J.C. y Whitten, P.L. 2004. Modifications of a field method for fecal steroid analysis in baboons. *Physiology and Behavior* 82:269-277.
- Behie, A.M., Pavelka, S.M. y Chapman, C.A. 2010. Sources of variation in cortisol levels in howler monkeys in Belize. *American Journal of Primatology* 71:1-7.

- Bernstein, I. 1964. A field study of the activities of howler monkeys. *Animal Behavior* 12:92-97.
- 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*). *International Journal of Primatology* 70:282-293.
- Bravo, S.P. y Sallenave, A. 2003. Foraging behavior and activity patterns of *Alouatta caraya* in the northeastern argentinean flooded forest. *International Journal of Primatology* 24:825-846.
- Brockman, D.K., Whitten, P.L., Richard, A.F. y Schneider, A. 1998. Reproduction in free-ranging male *Propithecus verreauxi*: the hormonal correlates of mating and aggression. *American Journal of Physical Anthropology* 105:137-151.
- Brousset, D.M. 2003. Efecto del enriquecimiento ambiental sobre el bienestar de tres especies de felinos mexicanos en peligro de extinción (ocelote, margay y jaguarundi) mantenidos en cautiverio. Tesis de Doctorado. FMVZ-UNAM.
- Brousset, D.M., Galindo, M.F., Valdez, P.R.A., Romano, P.M. y Schuneman, A. A. 2005. Cortisol en saliva, orina y heces: evaluación no invasiva en mamíferos silvestres. *Veterinaria México* 36(3):325-337.
- Buston, P.M., Reeve, H.K., Cant, M.A., Vehrencamp, S.L. y Emlen, S.T. 2007. Reproductive skew and the evolution of group dissolution tactics: a synthesis of concession and restraint models. *Animal Behaviour* 74:1643-1654.
- Cant, J.G.H. 1977. Ecology, locomotion, and social organization of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). Ph.D. Dissertation. University of California.
- Cant, M.A. 1998. A model for the evolution of reproductive skew without reproductive suppression. *Animal Behaviour* 55:163-169.
- Carlstead, K., Brown, J., Monfort, S., Killens, R. y Wildt, D. 1992. Urinary monitoring of adrenal responses to psychological stressors in domestic and nondomestic felids. *Zoo Biology* 11:165-176.
- Carlstead, K., Brown, J. y Seidensticker, J. 1993. Behavioral and adrenocortical responses to environmental changes in leopard cats, *Felis bengalensis*. *Zoo Biology* 12:321-331.
- Carnegie, S.D. 2004. Reproductive behavior and hormonal patterns in white-faced capuchins, *Cebus capucinus*. Tesis de Maestría. University of Alberta.
- Carnegie, S.D., Fedigan, L.M. y Ziegler, T.E. 2005. Behavioral Indicators of Ovarian Phase in White-Faced Capuchins (*Cebus capucinus*). *American Journal of Primatology* 67:51-68.

- Carnegie, S.D., Fedigan, L.M. y Ziegler, T.E. 2006. Post-conceptive mating in white-faced capuchins: hormonal and sociosexual patterns in cycling, non-cycling and pregnant females. En: Estrada, A., Garber, P.A., Pavelka, M. y Luecke, L. (eds.), *New perspectives in the study of Mesoamerican primates: Distribution, ecology and conservation* Springer, New York. pp.387-409.
- Carosi, M., Linn, G.S. y Visalberghi, E. 2005. The sexual behavior and breeding system of tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Advances in the Study of Behavior* 35:105-49.
- Carosi, M. y Visalberghi, E. 2002. Analysis of tufted capuchin (*Cebus apella*) courtship and sexual behavior repertoire: changes throughout the female cycle and female interindividual differences. *American Journal of Physical Anthropology* 118:11-24.
- Cavigelli, S.A. y Pereira, M. E. 2000. Mating season aggression and fecal testosterone levels in male ring-tailed lemurs (*Lemur catta*). *Hormones and Behavior* 37:246-255.
- Chapman, C.A., Wasserman, M.D., Gillespie, T.R., Speirs, M.L., Lawes, M.J., Saj, T.L. y Ziegler, T.E. 2006. Do food availability, parasitism, and stress have synergistic effects on red colobus populations living in forest fragments? *American Journal of Physical Anthropology* 131:525-534.
- Clarke, M.R. 1983. Infant-killing and infant disappearance following male takeovers in a group of free-ranging howling monkeys (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. *American Journal of Primatology* 5:241-247.
- 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. y Glander, K.E. 1984. Female reproductive success in a group of free-ranging howling monkeys (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. En: Small, M.F. (ed), *Female primates: studies by women primatologists*. New York: Alan R. Liss. pp.111-126.
- Clarke, M.R. y Zucker, E.L. 1989. Social correlates of timing of sexual maturity in free-ranging howling monkeys (*Alouatta palliata*). *American Journal of Primatology* 18:140.
- 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.
- Clarke, M.R., Zucker, E.L., Ford, R.T. y Harrison, R.M. 2007. Behavior and endocrine concentrations do not distinguish sex in monomorphic juvenile howlers (*Alouatta palliata*). *American Journal of Primatology* 69:477-484.

- Clutton-Brock, T.H. 1998. Reproductive skew, concessions and limited control. *Trends in Ecology and Evolution* 13:288-292.
- Creel, S. 2001. Social dominance and stress hormones. *Trends in Ecology and Evolution* 16:491-497.
- Creel, S., Creel, N.M y Monfort, S. 1996. Social stress and dominance. *Nature* 379:212.
- Cristobal-Azkarate, J., Chavira, R., Boeck, L., Rodríguez-Luna, E., Veà, J.J. 2006. Testosterone levels of free-ranging resident mantled howler monkey males in relation to the number and density of solitary males: a test of the challenge hypothesis. *Hormones and Behaviour* 29: 261-267.
- Cristóbal-Azkarate, J., Chavira, R., Boeck, L., Rodríguez-Luna, E. y Veà, J. J. 2007. Glucocorticoid levels in free ranging resident mantled howlers: a study of coping strategies. *American Journal of Primatology* 69:866-876.
- Crockett, C.M. y Eisenberg, J.F. 1987. Howlers: variations in group size and demography. En: Smuts, B.B., Cheney, D.L., Seyfarth, R.M., Wrangham, R.W., Struhsaker, T.T. (eds.), *Primate societies*. University of Chicago Press, Chicago. pp.54-68.
- Crockett, C. M. y Sekulic, R. 1984. Infanticide in red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). En: Hausfater, G. y Hrdy, S. B. (eds.), *Infanticide: Comparative and Evolutionary Perspectives*. Aldine, Nueva York. pp.173-191.
- DeVries, A.C., Glasper, E.R. y Detillion, C.E. 2003. Social modulation of stress responses. *Physiology and Behavior* 79:399-407.
- Di Fiore, A. y Campbell, C.J. 2007. The Atelines: Variation in ecology, behavior, and social organization. En: Campbell, C.J., Fuentes, A., MacKinnon, K.C., Panger, M. y Bearder, S.K. (eds.), *Primates in perspective*. Oxford University Press, Nueva York. pp.155-185.
- Di Fiore, A. y Fleischer, R.C. 2005. Social behavior, reproductive strategies, and population genetic structure of *Lagothrix poeppigii*. *International Journal of Primatology* 26:1137-1173.
- Dias, P.A.D., Rangel-Negrin, A., Veà, J.J. y Canales-Espinosa, D. 2010. Coalitions and male-male behavior in *Alouatta palliata*. *Primates* 51:91-94.
- Díaz Gallegos, J.R. 1996. Estructura y composición florística de la vegetación del Parque Nacional Zona Arqueológica de Palenque, Chiapas, México. Tesis. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.

- Dietz, J.M. 2004. Kinship structure and reproductive skew in cooperatively breeding primates. En: Chapias, B. y Berman, C.M. (eds.), Kinship and behavior in primates. New York: Oxford University Press, pp. 223-241.
- Estrada, A. y Coates-Estrada, R. 1996. Tropical rain forest fragmentation and wild populations of primates at Los Tuxtlas. *International Journal of Primatology* 5:759-783.
- Estrada, A., Castellanos, L., Coates-Estrada, R., Ibarra, A., García del Valle, Y., Muñoz, D., Rivera, A., Franco, B., Fuentes, E. y Jiménez, C. 2002a. Survey of the population of the black howler monkey, *Alouatta pigra*, at the Mayan site of Palenque, Chiapas, Mexico. *Neotropical Primates* 44:51-58.
- Estrada, A., Mendoza, A., Castellanos, L., Pacheco, R., Van Belle, S., García, Y. y Muñoz, D. 2002b. Population of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in a fragmented landscape in Palenque, Chiapas, Mexico. *American Journal of Primatology* 58:45-55.
- Estrada, A., Castellanos, L., Mendoza, A. y Pacheco, R. 2002c. Población, ecología y comportamiento de monos aulladores (*Alouatta pigra*) en Palenque, Chiapas, México. Lakamhá. Boletín Informativo del Museo y Zona Arqueológica de Palenque (CONACULTA-INAH) 3:9-15.
- Estrada, A., Garber, P.A., Pavelka, M.S.M. y Luecke, L. 2006a. Overview of the Mesoamerican Primate Fauna, Primate Studies, and Conservation Concerns. En: Estrada, A., Garber, P.A., Pavelka, M. y Luecke, L. (eds.), *New perspectives in the study of Mesoamerican primates: Distribution, ecology and conservation* Springer, New York. pp.1-22.
- Estrada, A., Garber, P.A., Pavelka, M.S.M. 2006b. General introduction: population responses to disturbance. En: Estrada, A., Garber, P.A., Pavelka, M. y Luecke, L. (eds.) *New perspectives in the study of Mesoamerican primates: Distribution, ecology and conservation* Springer, New York. pp.117-120.
- Estrada, A., Van Belle, S., Luecke, L. y Rosales-Meda, M. 2006c. Primate populations in the protected forests of Maya archaeological sites in southern Mexico En: Estrada, A., Garber, P.A., Pavelka, M. y Luecke, L. (eds.), *New perspectives in the study of Mesoamerican primates: Distribution, ecology and conservation* Springer, New York. pp.471-488.
- Fedigan, L.M. 2003. Impact of male takeovers on infant deaths, births and conceptions in *Cebus capucinus* at Santa Rosa, Costa Rica. *International journal of primatology* 24:723-741.
- Fedigan, L.M. y Baxter, M. J. 1984. Sex differences and social organization in free-ranging spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Primates* 25:279-294.

- Fernandez-Duque, E. 2003. Influences of moonlight, ambient temperature and food availability on the diurnal and nocturnal activity of owl monkeys (*Aotus azarai*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 54:431-440.
- Foley, C. A. H., Papageorge, S. y Wasser, S. K. 2001. Noninvasive stress and reproductive measures of social and ecological pressures in free-ranging African elephants. *Conservation Biology* 15:1134-1142.
- Fernandez-Duque, E. 2004. High levels of intrasexual competition in sexually monomorphic owl monkeys. *Folia Primatologica* 75:260.
- Fragaszy, D., Visalberghi, E. y Fedigan, L. 2004. *The complete capuchin: the biology of the genus cebus*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gould, L., Ziegler, T. E. y Wittwer, J. 2005. Effects of reproductive and social variables on fecal glucocorticoid levels in a sample of adult male ring-tailed lemurs (*Lemur catta*) at the Beza Mahafaly Reserve, Madagascar. *American Journal of Primatology* 67:5-23.
- Goymann, W. y Wingfield, J.C. 2004. Allostatic load estatus and stress hormones: the costs of social estatus matter. *Animal Behaviour* 6:591-602.
- Graham, L.H. y Brown, J. 1996. Cortisol metabolism in the domestic cat and implications for noninvasive monitoring of adrenocortical function in endangered felids. *Zoo Biology* 15:71-82.
- Hager, R. 2003a. Models of reproductive skew applied to primates. En: Jones, C.B. (ed.), *Sexual Selection and Reproductive Competition in Primates: New Perspectives and Directions*. American Society of Primatology: Special Topics in Primatology, Vol.3. The American Society of Primatologists, Norman, OK. pp.65-101.
- Hodges, K.J. y Heistermann, M. 2011. Field endocrinology: monitoring hormonal changes in free-ranging primates. En: Setchell, J.M. y Curtis, D.J (eds.), *Field and laboratory methods in primatology: a practical guide*. Cambridge University Press, Nueva York. pp.353-370.
- Hodges, J.K. y Heistermann, M. 2003. Field endocrinology: monitoring hormonal changes in free-ranging primates. En: Setchell, J.M. y Curtis, D.J (eds.), *Field and laboratory methods in primatology: a practical guide*. Cambridge University Press, Nueva York. pp.282-294.
- Horwich, R.H., Brockett, R.C. y Jones, C.B. 2000. Alternative male reproductive behaviors in the Belizean black howler monkey (*Alouatta pigra*). *Neotropical Primates* 8:95-98.
- Huang, W., Hong, S.H. y Eades, P. 2006. How people read sociograms: a questionnaire study. *Proceedings of the 2006 Asia-Pacific symposium on information visualisation*, 60:207-216.

- Huck, M., Löttker, P. y Heymann, E. 2004. Proximate mechanisms of reproductive monopolization in male moustached tamarins (*Saguinus mystax*). *American Journal of Primatology* 64:39-56.
- Huck, M., Löttker, P., Heymann, E. y Heistermann, M. 2005. Characterization and social correlates of fecal testosterone and cortisol excretion in wild male *Saguinus mystax*. *International Journal of Primatology* 26:159-179.
- Jack, K.M. 2003. Affiliative relationships among male white-faced capuchins (*Cebus capucinus*): evidence of male bonding in a female bonded species. *Folia Primatologica* 74:1-16.
- Jack, K.M. y Fedigan, L.M. 2006. Why be alpha male? Dominance and reproductive success in wild white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). En: Estrada, A., Garber, P.A., Pavelka, M. y Luecke, L. (eds.), *New perspectives in the study of Mesoamerican primates: Distribution, ecology and conservation* Springer, New York. pp.367-386.
- Johnstone, R.A. 2000. Models of reproductive skew: a review and synthesis. *Ethology* 106:5-26.
- Jones, C.B. 1985. Reproductive patterns in mantled howler monkeys: estrus, mate choice and copulation. *Primates* 26:130-142.
- Jones, C.B. 1995. Alternative reproductive behaviors in the mantled howler monkey (*Alouatta palliata* gray): testing Carpenters' hypothesis. *Boletín Primatológico Latinoamericano* 5:1-5.
- Kau, J.H., Lin, C.G., Huang, H.H., Hsu, H.L. y Chen, K.C., *et al.* 2002. Calyculin A sensitive protein phosphatase is required for *Bacillus anthracis* lethal toxin induced cytotoxicity. *Current Microbiology* 44: 106–111.
- Keller, L. y Reeve, H.K. 1994. Partitioning of reproduction in animal societies. *Trends in Ecology and Evolution* 9:98-102.
- Khan, M.Z., Altmann, J., Isani, S. y Yu, J. 2002. A matter of time: evaluating the storage of fecal samples for steroid analysis. *General and Comparative Endocrinology* 128:57-64.
- Kitchen, D.M. 2000. Aggression y assessment among social groups of Belizean black howler monkeys (*Alouatta pigra*). Tesis de Doctorado. University of Minnesota.
- Kitchen, D.M. 2004. Alpha male black howler monkey responses to loud calls: effect of numeric odds, male companion behaviour, and reproductive investment. *Animal Behaviour* 67:125-139.
- Kitchen, D.M., Horwich, R.H. y James, R.A. 2004. Subordinate male black howler monkey (*Alouatta pigra*) responses to loud calls: experimental evidence for the effects of intra-group

- male evidence for the effects of intra-group male relationships and age. *Behaviour* 141:703-723.
- Kowalewsky, M.M. y Garber, P.A. 2010. Mating promiscuity, energetics, and reproductive tactics in black and gold howler monkeys (*Alouatta caraya*). *American Journal of Primatology* 72:734-748.
- Kraus, C., Heistermann, M. y Kappeler, P.M. 1999. Physiological suppression of sexual function of subordinate males: a subtle form of intrasexual competition among male sifakas (*Propithecus verreauxi*)? *Physiology and Behaviour* 66:855-861.
- Kutsukake, N. y Nunn, C.L. 2006. Comparative tests of reproductive skew in male primates: the roles of demographic factors and incomplete control. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60:695-706.
- Kutsukake, N. y Nunn, L.C. 2009. The causes and consequences of reproductive skew in male primates. En: Hager, R. y Jones, C. (eds.), *Reproductive Skew in Vertebrates*. Cambridge University Press.
- Linn, G.S., Mase, D., Lafrancois, D., O'Keefe, R.T. y Lifshitz, K. 1995. Social and menstrual cycle phase influences on the behavior of group-housed *Cebus apella*. *American Journal of Primatology* 35:41-57.
- Lynch, J.W., Khan, M.Z., Altmann, J., Njahira, M.N. y Rubenstein, N. 2003. Concentrations of four fecal steroids in wild baboons: short-term storage conditions and consequences for data interpretation. *General and Comparative Endocrinology* 132:264-271.
- Lynch, J.W., Ziegler, T.E. y Strier, K.B. 2002. Individual and seasonal variation in fecal testosterone and cortisol levels of wild tufted capuchin monkeys, *Cebus apella nigrurus*. *Hormones and Behavior* 41:275-287.
- Marsh, L.K. (ed.) 2003. *Primates in Fragments, Ecology and Conservation*. Kluwer Academic / Plenum Publishers, Nueva York pp.400.
- Martínez-Mota, R., Valdespino, C., Rivera Rebolledo, J.A. y Palme, R. 2008. Determination of fecal glucocorticoid metabolites to evaluate Stress Response in *Alouatta pigra*. *International Journal of Primatology* 29:1365-1373.
- Martínez-Mota, R., Valdespino, C., Sánchez-Ramos, M.A. y Serio-Silva, J.C. 2007. Effects of forest fragmentation on the physiological stress response of black howler monkeys. *Animal Conservation* 10:374-379.

- McEwen, B.S. 2000. The neurobiology of stress: from serendipity to clinical relevance. *Brain Research* 886(1-2):172-189.
- McEwen, B.S. y Wingfield, J.C. 2003. The concept of allostasis in biology and biomedicine. *Hormones and Behavior* 43:2-15.
- Menéndez, L.S. 2003. Análisis de redes sociales: o cómo representar las estructuras sociales subyacentes. Asociación para el Avance de la Ciencia y la Tecnología en España (AACTE).
- Millspaugh, J.J. y Washburn, B.E. 2003. Within-sample variation of fecal glucocorticoid measurement. *General and Comparative Endocrinology* 132:21-26.
- Millspaugh, J.J. y Washburn, B.E. 2004. Use of fecal glucocorticoid metabolite measures in conservation biology research: considerations for application and interpretation. *General and Comparative Endocrinology* 138:189-199.
- Milton K. 1996. Effects of bot fly (*Alouattomyia baeri*) parasitism on a free-ranging howler (*Alouatta palliata*) population in Panama. *Proceedings of the Zoological Society of London* 239:39-63.
- Montes-Pérez, R.C. 1995. Las técnicas de unión para medir hormonas. *Revista Biomédica* 6:33-46.
- Möstl, E., Rettenbacher, S. y Palme, R. 2005. Measurement of corticosterone metabolites in birds' droppings: an analytical approach. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1046: 17-34.
- Möstl, E. y Palme, R. 2002. Hormones as indicators of stress. *Domestic Animal Endocrinology* 23:67-74.
- Muehlenbein, M.P. 2006. Intestinal parasite infections and fecal steroid levels in wild chimpanzees. *American Journal of Physical Anthropology* 130:546-550.
- Muller, M.N. y Wrangham, R.W. 2004a. Dominance, aggression and testosterone in wild chimpanzees: a test of the "challenge hypothesis". *Animal Behaviour* 67:113-123.
- Muller, M.N., Wrangham, R.W. 2004b. Dominance, cortisol and stress in wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*). *Behavioral ecology and Sociobiology* 55:332-340.
- Nelson, R.J. 2000. An introduction to behavioral endocrinology. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Nishimura, A. 1994. Social interaction patterns of woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha*): A comparison among the atelines. *Science and Engineering. Review of Doshisha University* 35:236-254.

- Padgett, D.A., Sheridan, J.F., Dorne, J., Berntson, G.G., Candelora, J. y Glaser, R. 1998. Social stress and the reactivation of latent herpes simplex virus type 1. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95:7231-7235.
- Pelletier, F., Bauman, J. y Festa-Bianchet, M. 2003. Fecal testosterone in bighorn sheep (*Ovis canadensis*): behavioural and endocrine correlates. *Canadian Journal of Zoology* 81:1678-1684.
- Perry, S. 1998a. A case report of a male rank reversal in a group of wild white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). *Primates* 39:51-70.
- Perry, S. 1998b. Male-male social relationships in wild white-faced capuchins, *Cebus capucinus*. *Behaviour* 135:1-34.
- Pope, T.R. 1990. The reproductive consequences of male cooperation in the red howler monkey: paternity exclusion in multi-male and single-male troops using genetic markers. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 27:439-446.
- Pope, T.R. 2000. Reproductive success increases with degree of kinship in cooperative coalitions of female red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 48:253-267.
- Port, M. y Kappeler, P. M. 2010. The utility of reproductive skew models in the study of male primates, a critical evaluation. *Evolutionary Anthropology* 19:46-56.
- Pride, R.E. 2005a. Foraging success, agonism, and predator alarms: behavioural predictors of cortisol in *Lemur catta*. *International Journal of Primatology* 26:295-319.
- Pride, R.E. 2005b. Optimal group size and seasonal stress in ring-tailed lemurs (*Lemur catta*). *Behavioral Ecology* 16:550-560.
- Ramos-Fernández G., Boyer D., Aureli F. y Vick L.G. 2009. Association networks in spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63:999-1013.
- Rangel-Negrín, A., Serio-Silva, J.C., Valdéz-Pérez R.A. y Romano M. 2009. Stress in Yucatan spider monkeys: effects of environmental conditions on fecal cortisol levels in wild and captives populations. *Animal Conservation* 2:496-502.
- Rangel-Negrín, A., Dias, P.A., Chavira, R. y Canales-Espinosa, D. 2010. Social modulation of testosterone levels in male black howlers (*Alouatta pigra*). *Hormones and Behaviour* 59:159-166.
- Ray, J.C. y Sapolsky, R.M. 1992. Styles of male social behavior and their endocrine correlates among high-ranking wild baboons. *American Journal of Primatology* 28:231-250.

- Reeder, D. y Kramer, K.M. 2005. Stress in free-ranging mammals: integrating physiology, ecology, and natural history. *Journal of Mammology* 86(2):225-235.
- Reeve, H.K., Emlen, S.T. y Keller, L. 1998. Reproductive sharing in animal societies: reproductive incentives or incomplete control by dominant breeders. *Behavioral Ecology* 9:267-278.
- Reeve, H.K. y Shen, S-F. 2006. A missing model in reproductive skew theory: the bordered tug-of-war. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103:8430-8434.
- Romano, M.C., Zulema Rodas, A., Valdez, R.A., Hernández, S.E., Galindo, F., Canales, D. y Brousset, D.M. 2010. Stress in wildlife species: noninvasive monitoring of glucocorticoids. *Neuroimmunomodulation* 17:209-212.
- Romero, L.M. 2004. Physiological stress in ecology: lessons from biomedical research. *Trends in Ecology and Evolution* 19(5):249-255.
- Sapolsky, R.M. 1990. Adrenocortical function, social rank, and personality among wild baboons. *Biological Psychiatry* 28:862-878.
- Sapolsky, R.M. 1992. Neuroendocrinology of the stress response. En: Becker, J.B., Breedlove, S.M., Crews, D. y McCarthy, M.M. (eds.), *Behavioral Endocrinology*. MIT Press, Nueva York. pp. 287-324.
- Sapolsky, R.M. 2002. Endocrinology of stress response. En: Becker, J.B., Breedlove, S.M., Crews, D. y McCarthy, M.M. (eds.) *Behavioral Endocrinology*. MIT Press, Nueva York. pp.409-450.
- Sapolsky, R., Alberts, S. y Altmann, J. 1997. Hypercortisolism associated with social subordination or social isolation among wild baboons. *Archives of General Psychiatry* 54(12):1137-43.
- Sapolsky, R. y Ray, J. 1989. Styles of dominance and their endocrine correlates among wild olive baboons (*Papio anubis*). *American Journal Primatology* 18:1-13.
- Sapolsky, R.M., Romero, L.M.y Munck, A.U. 2000. How do glucocorticosteroids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions. *Endocrine Reviews* 21:55-89.
- Sousa, M.B.C. y Ziegler, T.E. 1998. Diurnal variation on the excretion patterns of fecal steroids in common marmosets (*Callithrix jacchus*) females. *American Journal of Primatology*, 46:105-117.

- Strier, K.B. 1990. New World primates, new frontiers: Insights from the woolly spider monkey, or muriqui (*Brachyteles arachnoides*). *International Journal of Primatology* 11:7-19.
- Strier, K.B. 1994. Brotherhoods among atelins: Kinship, affiliation, and competition. *Behaviour* 130:151-167.
- Strier, K.B. 1997. Subtle cues of social relations in male muriqui monkeys (*Brachyteles arachnoides*). En: Kinzey, W.G. (ed.), *New World Primates: ecology, evolution, and behavior*. Aldine de Gruyter, Nueva York. pp.109-118.
- Strier, K.B., Carvalho, D.S. y Bejar, N.O. 2000. Prescription for peacefulness. En: Aureli, F. y deWaal, F.B.M. (eds.), *Natural Conflict Resolution*. University of California Press, Los Angeles. pp.315-317.
- Strier, K.B., Dib, L.T., Figueira, J.E.C. 2002. Social dynamics of male muriquis (*Brachyteles arachnoides hypoxanthus*). *Behaviour* 139:315-342.
- Symington, M. 1987. Ecological and Social Correlates of Party Size in the Black Spider Monkey, *Ateles paniscus chamek*. Tesis de Doctorado. Princeton University.
- Symington, M. 1990. Fission-fusion social organization in *Ateles* and *Pan*. *International Journal of Primatology* 11:47-61.
- Terio, K.A., Citino, S.B. y Brown, J.L. 1999. Fecal cortisol metabolite analysis for non-invasive monitoring of adrenocortical function in the cheetah (*Acinonyx jubatus*). *Journal of Zoo and Wildlife Medicine* 30:484-491.
- Terio, K.A., Brown, J.L., Moreland, R. y Munson, L. 2002. Comparison of different drying and storage methods on quantifiable concentrations of fecal steroids in the cheetah. *Zoo Biology* 21:215-222.
- Torres-Farfán, C., Valenzuela, F.C., Ebensperger, R., Méndez, N., Campino, C. y Richter, H.G. 2008. Circadian cortisol secretion and circadian adrenal responses to ACTH are maintained in dexamethasone suppressed capuchin monkeys (*Cebus apella*). *American Journal of Primatology* 70:93-100.
- Touma, C. y Palme, R. 2005. Measuring fecal glucocorticoid metabolites in mammals and birds: the importance of validation. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1046:54-74.
- Tresguerres, J.A.F. 2005. *Fisiología Humana*. Editorial Mcgraw-Hill Interamericana, Madrid. p.922.
- Treves, A., Drescher, A. y Ingrisano, N. 2001. Vigilance and aggregation in black howler monkeys (*Alouatta pigra*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50:90-95.

- UNEP. 2004. United Nations Environmental Programme. www.rolac.unep.mc/recnat7esp/CBM/
- Valdespino, C., Martínez-Mota, R., García-Feria, L.M. y Martínez-Romero, L.E. 2007. Evaluación de eventos reproductivos y estrés fisiológico en vertebrados silvestres a partir de sus excretas: evolución de una metodología no invasiva. *Acta Zoológica Mexicana* 23:151-180.
- Van Belle, S. 2009. Social and hormonal mechanisms underlying male reproductive strategies in black howler monkeys (*Alouatta pigra*). Tesis de Doctorado. University of Wisconsin-Madison.
- Van Belle, S. *et al.* 2009a. Social and hormonal mechanisms underlying male reproductive strategies in black howler monkeys (*Alouatta pigra*). *Hormones and Behavior* 56:355-363.
- Van Belle, S. y Estrada, A. 2005. Cambios demográficos en poblaciones del mono aullador negro (*Alouatta pigra*) como consecuencia de la fragmentación del hábitat. *Universidad y Ciencia* 2 (Num. Esp.):1-9.
- Van Belle, S. y Estrada, A. 2006. Demographic features of *Alouatta pigra* populations in extensive and fragmented forests. En: Estrada, A., Garber, P.A., Pavelka, M. y Luecke, L. (eds.), *New perspectives in the study of Mesoamerican primates: Distribution, ecology and conservation* Springer, New York. pp.121-142.
- Van Belle, S. y Estrada, A. 2008. Group size and composition influence male and female reproductive success in Black Howler Monkeys (*Alouatta pigra*). *American Journal of Primatology* 70:1-7.
- Van Belle, S., Estrada, A. y Strier, K.B. 2008. Social relationships among male *Alouatta pigra*. *International Journal of Primatology* 29:1481-1498.
- Van Belle, S., Estrada, A., Ziegler, T.E. y Strier, K.B. 2009b. Sexual behavior across ovarian cycles in black howler monkeys (*Alouatta pigra*): male mate guarding and female mate choice. *American Journal of Primatology* 71:153-164.
- van Hooff, J.A.R.A.M. 2000. Relationships among non-human primate males: A deductive framework. En: Kappeler, P.M. (ed.), *Primate males*. Cambridge University Press, Cambridge. pp.219-235.
- van Hooff, J.A.R.A.M. y van Schaik, C.P. 1992. Cooperation in competition: The ecology of primate bonds. En: Harcourt, A.H. y de Waal, F.B.M. (eds.), *Coalitions and alliances in humans and other animals*. Oxford University Press, Oxford. pp. 357-389.

- van Hooff, J.A.R.A.M. y van Schaik, C.P. 1994. Male bonds: Affiliative relationships among nonhuman primate males. *Behaviour* 130:309-337
- van Roosmalen, M.G.M. y Klein, L.L. 1988. The spider monkeys, genus *Ateles*. En: Mittermeier, R.A., Rylands, A. B., Coimbra-Filho, A.F. y da Fonseca, G.A.B. (eds.), *Ecology and Behavior of Neotropical Primates (Vol.2)*. World Wildlife Fund, Washington. pp.455-537.
- Vehrencamp, S.L. 1983a. A model for the evolution of despotic versus egalitarian societies. *Animal Behaviour* 31:667-682.
- Vehrencamp, S.L. 1983b. Optimal degree of skew in cooperative societies. *American Zoologist* 23:327-335.
- Voller, A., Bidwell, D.E. y Bartlett, A. 1979. The enzyme linked immunosorbent assay (ELISA). A guide with abstracts of microplate applications. Dynatech laboratories, Inc., Virginia. pp.45-60.
- Wang, E. y Milton, K. 2003. Intragroup social relationships of male (*Alouatta palliata*) on Barro Colorado Island, Republic of Panama. *International Journal Primatology* 24:1227-1243.
- Wasser, S.K., Thomas, R., Nair, P.P., Guidry, C., Southers, J., Lucas, J., Wildt, D.E. y Monfort, S.L. 1993. Effects of dietary fiber on faecal steroid measurements in baboons (*Papio cynocephalus cynocephalus*). *Journal of Reproduction and Fertility* 97:569-574.
- Wasser, S.K., Papageorge, S., Foley, C. y Brown, J.L. 1996. Excretory fate of estradiol and progesterone in the African elephant (*Loxodonta africana*) and patterns of fecal steroid concentrations throughout the estrous cycle. *General and Comparative Endocrinology* 102:255-262.
- Wasser, S.K., Hunt, K.E., Brown, J.L., Cooper, K., Crockett, C.M., Bechert, U., Millsbaugh, J.J., Larson, S. y Monfort, S.L., 2000. A generalized fecal glucocorticoid assay for use in a diverse array of nondomestic mammalian and avian species. *General and Comparative Endocrinology* 120:260-275.
- Wasserman, S. y Faust, K. 1994. *Social network analysis. Methods and applications*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Weingrill, T. 2000. Infanticide and the value of male-female relationships in mountain chacma baboon. *Behaviour* 137:337-359.
- Whitley E. y Ball, J. 2002. Statistics review 6: nonparametric methods. *Critical Care* 6:509-513.
- Whitten, P.L., Brockman, D.K. y Stavisky, R.C. 1998. Recent advances in non-invasive

- techniques to monitor hormone behaviour interaction. *Yearbook of Physical Anthropology* 41:1-23.
- Wickings, E.J. y Dixon, F.A. 1992. Testicular function, secondary sexual development, and social estatus in male mandrills (*Mandrillus sphinx*). *Physiology and Behaviour* 52:909-916.
- Willig, R.P. y Bluck, W. 1980. Quantitation of plasma cortisol and other C21-steroids by radioimmunoassay. En: Gupta, D. (ed.), *Radioimmunoassay of steroid hormones*. Verlag Chemie, Weinheim. pp.161-167.
- Wingfield, J.C., Hunt, K., Breuner, C., Dunlap, K., Fowler, G.S., Freed, L., y Lepson, J. 1997. Environmental stress, field endocrinology, and conservation biology. En: Clemmons, J.R y Buchholz, R. (eds.), *Behavioral approaches to conservation in the wild*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 95-131.
- Wingfield, J.C., Hegner, R.E., Dufty, A.M. y Ball, G.F. 1990. The “challenge hypothesis”: theoretical implications for patterns of testosterone secretion, mating systems, and breeding strategies. *American Naturalist* 136:829-846.
- Wingfield, J.C., Maney, D.L., Breuner, C.W., Jacobs, J.D., Lynn, S., Ramenofsky, M. y Richardson, R.D. 1998. Ecological bases of hormone-behavior interactions: the emergency life-history stage. *American Zoologist* 38:191-206.
- Ziegler, T.E., Scheffler, G., Wittwer, D.J., Schultz-Darken, N.J., Snowdon, C.T. y Abbott, D.H. 1996. Metabolism of reproductive steroids during the ovarian cycle in two species of callitrichids, *Saguinus oedipus* and *Callithrix jacchus*, and estimation of the ovulatory period from fecal steroids. *Biology of Reproduction* 54:91-99.
- Ziegler, T.E. y Wittwer, D.J. 2005. Fecal Steroid research in the field and laboratory: improve methods for storage, transport, processing and analysis. *American Journal of Primatology* 67:159-174.
- 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.
- 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.
- Zucker, E.L., Clarke, M.R., Harrison R.M. 1995. Fecal estradiol values for group-living, cycling, pregnant and lactating female howling monkeys (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. *American Journal of Primatology* 36:167.

APÉNDICE 1. TABLAS.

- Tabla 1. Conductas y categorías espaciales registradas.

Tabla 1. Conductas y categorías espaciales registradas.		
Registro	Categoría	Conducta
Focal	Interacciones de afiliación	Acicalamiento
		Juego
		Tocarse
		<i>Greeting</i>
	Interacciones agresivas	Pelea
		Seguimiento
		Embestida
	Interacciones sexuales	Solicitud sexual
		Cópula
	Vocalizaciones	Aullido, bramido, ladrido
	Otra	Alimentación
		Movimiento
		Viaje
		Descanso
		Defecación
		Sale de la vista
		Encuentro intergrupar
		Encuentro con macho solitario
Scan	Distanciamiento interindividual	Contacto (0 m)
		A un metro (> 0-1 m)
		Entre uno y cinco metros (> 1-5 m)

Tabla 2. Variación circadiana y mensual de los niveles de cortisol.

Tabla 2. Comparaciones de las concentraciones de cortisol de muestras colectadas antes y después del mediodía (prueba U de Mann-Whitney) y comparaciones de los niveles mensuales de cortisol (prueba de Kruskal-Wallis).			
El símbolo “-” fue utilizado cuando el número de concentraciones mensuales promedio de cortisol a compararse fue menor a dos (N=1).			
Grupo	Individuo	Prueba U de Mann-Whitney	Prueba de Kruskal-Wallis
Balam	GZ	$n_1=4, n_2=2, U=0, Z=-1.851, p=0.064$	$H_{(2, N=3)}=2, p=0.368$
	KR	$n_1=4, n_2=2, U=2, Z=0.926, p=0.355$	$H_{(2, N=3)}=2, p=0.368$
Pakal	PK	$n_1=1, n_2=2, U=0, Z=0, p=1.00$	-
	KN	$n_1=2, n_2=4, U=2, Z=0.926, p=0.355$	$H_{(2, N=3)}=2, p=0.368$
	SB	$n_1=2, n_2=3, U=0, Z=1.732, p=0.083$	$H_{(2, N=2)}=0, p=1.00$
Motiepa	JP	$n_1=3, n_2=3, U=4, Z=-0.218, p=0.827$	$H_{(2, N=3)}=2, p=0.368$
	HG	$n_1=3, n_2=3, U=4, Z=-0.218, p=0.827$	$H_{(2, N=3)}=2, p=0.368$
	MF	$n_1=5, n_2=1, U=0, Z=0, p=1.00$	$H_{(2, N=3)}=2, p=0.368$
	KB	$n_1=4, n_2=2, U=0, Z=-1.851, p=0.064$	$H_{(2, N=3)}=2, p=0.368$
Chankah	YM	$n_1=1, n_2=1, U=0, Z=0, p=1.00$	-
	CC	$n_1=3, n_2=4, U=5, Z=-0.354, p=0.724$	$H_{(2, N=3)}=2, p=0.368$
	AL	$n_1=4, n_2=3, U=4, Z=0.707, p=0.480$	$H_{(2, N=3)}=2, p=0.368$
	SM	$n_1=3, n_2=3, U=1, Z=1.528, p=0.127$	$H_{(2, N=3)}=2, p=0.368$
Griffin	PT	$n_1=4, n_2=4, U=7, Z=0.289, p=0.773$	$H_{(2, N=2)}=0, p=1.00$
	BR	$n_1=0, n_2=2, U=0, Z=0, p=1.00$	-
David	T1	$n_1=4, n_2=3, U=6, Z=0, p=1.00$	$H_{(2, N=3)}=2, p=0.368$
	DD	$n_1=4, n_2=4, U=6, Z=-0.577, p=0.564$	$H_{(2, N=3)}=2, p=0.368$

Tabla 3. Comparaciones interdiádicas relativas al tiempo que los machos del grupo Chankah pasaron a 0 m y a > 0-5 m (prueba χ^2).

Tabla 3. Comparaciones interdiádicas relativas al tiempo que los machos del grupo Chankah pasaron a 0 m y a > 0-5 m.			
Los resultados significativos se indican con un asterisco (*).			
		Prueba χ^2	
Período	Díada	0 m	> 0-5 m
1	YM-CC vs. YM-AL	$\chi^2=0$, gl=1, $p=1.00$	$\chi^2=1.143$, gl=1, $p=0.285$
	YM-CC vs. YM-SM	$\chi^2=0$, gl=1, $p=1.00$	$\chi^2=0.2$, gl=1, $p=0.655$
	YM-AL vs. YM-SM	$\chi^2=0$, gl=1, $p=1.00$	$\chi^2=0.113$, gl=1, $p=0.737$
	CC-YM vs. CC-AL	$\chi^2=0$, gl=1, $p=1.00$	$\chi^2=1.016$, gl=1, $p=0.313$
	CC-YM vs. CC-SM	$\chi^2=0$, gl=1, $p=1.00$	$\chi^2=0.019$, gl=1, $p=0.890$
	CC-AL vs. CC-SM	$\chi^2=0.461$, gl=1, $p=0.497$	$\chi^2=0.236$, gl=1, $p=0.627$
	AL-YM vs. AL-CC	$\chi^2=0$, gl=1, $p=1.00$	$\chi^2=0.00$, gl=1, $p=1.00$
	AL-SM vs. AL-YM	$\chi^2=0$, gl=1, $p=1.00$	$\chi^2=12.549$, gl=1, $p<0.001^*$
	AL-SM vs. AL-CC	$\chi^2=0$, gl=1, $p=1.00$	$\chi^2=11.765$, gl=1, $p=0.001^*$
	SM-YM vs. SM-CC	$\chi^2=0$, gl=1, $p=1.00$	$\chi^2=0.194$, gl=1, $p=0.659$
	SM-AL vs. SM-YM	$\chi^2=0$, gl=1, $p=1.00$	$\chi^2=3.832$, gl=1, $p=0.050^*$
	SM-AL vs. SM-CC	$\chi^2=0.461$, gl=1, $p=0.497$	$\chi^2=8.763$, gl=1, $p=0.003^*$
2	CC-AL vs. CC-SM	$\chi^2=0$, gl=1, $p=1.00$	$\chi^2=3.6$, gl=1, $p=0.058$
	AL-SM vs. AL-CC	$\chi^2=0$, gl=1, $p=1.00$	$\chi^2=0.286$, gl=1, $p=0.593$
	SM-AL vs. SM-CC	$\chi^2=0$, gl=1, $p=1.00$	$\chi^2=1.125$, gl=1, $p=0.289$
1 vs. 2	CC-AL vs. CC-AL	$\chi^2=0.19$, gl=1, $p=0.663$	$\chi^2=4.176$, gl=1, $p=0.041^*$
	CC-SM vs. CC-SM	$\chi^2=0.19$, gl=1, $p=0.663$	$\chi^2=0.844$, gl=1, $p=0.358$
	AL-SM vs. AL-SM	$\chi^2=0.19$, gl=1, $p=0.663$	$\chi^2=2.296$, gl=1, $p=0.130$

Tabla 4. Comparaciones inter e intraindividuales relativas al tiempo que los machos del grupo Chankah pasaron a 0 m y a > 0-5 m de las hembras adultas (prueba χ^2).

Tabla 4. Comparaciones inter e intraindividuales relativas al tiempo que los machos pasaron en asociaciones espaciales (0 m y > 0-5 m) con las hembras.			
Los resultados significativos se indican con un asterisco (*).			
		Prueba χ^2	
Período	Individuos	0 m	> 0-5 m
1	YM vs. CC	$\chi^2=0.042$, gl=1, $p=0.838$	$\chi^2=0.233$, gl=1, $p=0.637$
	YM vs. AL	$\chi^2=0.042$, gl=1, $p=0.838$	$\chi^2=12.343$, gl=1, $p<0.001^*$
	YM vs. SM	$\chi^2=0$, gl=1, $p=1.00$	$\chi^2=0.142$, gl=1, $p=0.706$
	CC vs. AL	$\chi^2=0.5$, gl=1, $p=0.479$	$\chi^2=14.850$, gl=1, $p<0.001^*$
	CC vs. SM	$\chi^2=0$, gl=1, $p=1.00$	$\chi^2=0.103$, gl=1, $p=0.749$
	SM vs. AL	$\chi^2=0$, gl=1, $p=1.00$	$\chi^2=13.511$, gl=1, $p<0.001^*$
2	CC vs. AL	$\chi^2=0.649$, gl=1, $p=0.420$	$\chi^2=0.080$, gl=1, $p=0.777$
	CC vs. SM	$\chi^2=1.25$, gl=1, $p=0.264$	$\chi^2=21.522$, gl=1, $p<0.001^*$
	AL vs. SM	$\chi^2=0$, gl=1, $p=1.00$	$\chi^2=18.763$, gl=1, $p<0.001^*$
1 vs. 2	CC vs. CC	$\chi^2=4.375$, gl=1, $p=0.036^*$	$\chi^2=17.042$, gl=1, $p<0.001^*$
	AL vs. AL	$\chi^2=0.024$, gl=1, $p=0.877$	$\chi^2=51.630$, gl=1, $p<0.001^*$
	SM vs. SM	$\chi^2=0.00$, gl=1, $p=1.00$	$\chi^2=1.929$, gl=1, $p=0.165$

Tabla 5. Asociaciones espaciales de contacto (0 m) y cercanía (> 0-5 m) de las diadas de machos de los grupos presentes en hábitat continuo y en fragmentado.

Tabla 5. Asociaciones espaciales MA-MA: porcentajes promedio de tiempo (\pmDE) que las diadas de machos pasaron a 0 m y > 0-5 m.				
El símbolo “-” fue utilizado para indicar la ausencia de datos.				
Hábitat	Grupo	0 m	> 0-5 m	N. diadas
Continuo	Motiepa	-	3.49 \pm 3.84	6
	Pakal ₍₁₎	-	6.09	1
	Pakal ₍₂₎	-	1.22	1
	Balam	-	7.77	1
Fragmentado	Chankah ₍₁₎	0.17 \pm 0.27	6.45 \pm 4.14	6
	Chankah ₍₂₎	-	6.65 \pm 3.85	3
	Griffin ₍₁₎	-	1.29	1
	Griffin ₍₂₎	-	-	0
	David	-	7.43	1
Continuo	Promedio\pmDE	-	4.64 \pm 2.88	9
Fragmentado	Promedio\pmDE	0.04 \pm 0.09	5.46 \pm 2.81	11

- Tabla 6. Comparaciones intergrupales relativas a las asociaciones espaciales (0 m y > 0-5 m) macho-macho (MA-MA) y macho-hembras (MA-HA). Las comparaciones fueron efectuadas a través de la prueba de Kruskal-Wallis.

Tabla 6. Comparaciones intergrupales relativas a las asociaciones espaciales (0 m y > 0-5 m) MA-MA y MA-HA.		
Asociac. esp.	Prueba de Kruskal-Wallis	
MA-MA	Hábitat continuo	Hábitat fragmentado
0 m	$H_{(3,N=9)}=0, p=1.00$	$H_{(3,N=11)}=1.833, p=0.608$
> 0-5 m	$H_{(3,N=9)}=1.956, p=0.581$	$H_{(3,N=11)}=2.909, p=0.406$
MA-HA	Hábitat continuo	Hábitat fragmentado
0 m	$H_{(3,N=10)}=2.918, p=0.404$	$H_{(4,N=12)}=3.333, p=0.504$
> 0-5 m	$H_{(3,N=10)}=2.264, p=0.519$	$H_{(4,N=12)}=1.943, p=0.746$

- Tabla 7. Comparaciones de las asociaciones espaciales (0 m y > 0-5 m) MA-MA y MA-HA entre los machos presentes en hábitat continuo y en fragmentado. La prueba U de Mann-Whitney fue utilizada para comparar las asociaciones de contacto (0 m), mientras que para aquellas de cercanía (> 0-5 m) se utilizó una ANOVA a una vía.

Tabla 7. Comparaciones de las asociaciones espaciales (0 m y > 0-5 m) MA-MA y MA-HA entre hábitat continuo vs. fragmentado.	
Asociac. esp.	Prueba U de Mann-Whitney y ANOVA a una vía
MA-MA	HC vs. HF
0 m	$n_1=9, n_2=11, U=40.50, Z=-0.684, p=0.494$
> 0-5 m	$F_{(1, 18)}= 1.640, p=0.217$
MA-HA	HC vs. HF
0 m	$n_1=10, n_2=12, U=36, Z=-1.586, p=0.114$
> 0-5 m	$F_{(1, 20)}=0.104, p=0.750$

- Tabla 8. Asociaciones espaciales intersexuales de contacto (0 m) y cercanía (> 0-5 m) de los machos de los grupos presentes en hábitat continuo y en fragmentado.

Tabla 8. Asociaciones espaciales MA-HA: porcentajes promedio de tiempo (\pmDE) que los machos pasaron a 0 m y a > 0-5 m de las hembras adultas.				
El símbolo “-” fue utilizado para indicar la ausencia de datos.				
Hábitat	Grupo	0 m	> 0-5 m	N. machos
Continuo	Motiepa	0.36 \pm 0.71	26.86 \pm 16.04	4
	Pakal ₍₁₎	-	27.27 \pm 11.82	2
	Pakal ₍₂₎	3.66 \pm 5.17	58.81 \pm 35.25	2
	Balam	-	21.21 \pm 1.05	2
Fragmentado	Chankah ₍₁₎	0.51 \pm 0.59	14.50 \pm 9.06	4
	Chankah ₍₂₎	4.11 \pm 5.06	43.24 \pm 33.40	3
	Griffin ₍₁₎	0.38 \pm 0.54	36.80 \pm 45.11	2
	Griffin ₍₂₎	0.43	62.39	1
	David	1.03 \pm 0.91	51.44 \pm 8.32	2
Continuo	Promedio\pmDE	1.00 \pm 1.78	33.54 \pm 17.07	
Fragmentado	Promedio\pmDE	1.29 \pm 1.60	41.67 \pm 17.95	

- Tabla 9. Comparaciones inter e intraindividuales de los niveles de cortisol de los machos presentes en hábitat continuo (pruebas U de Mann-Whitney y de los Signos).

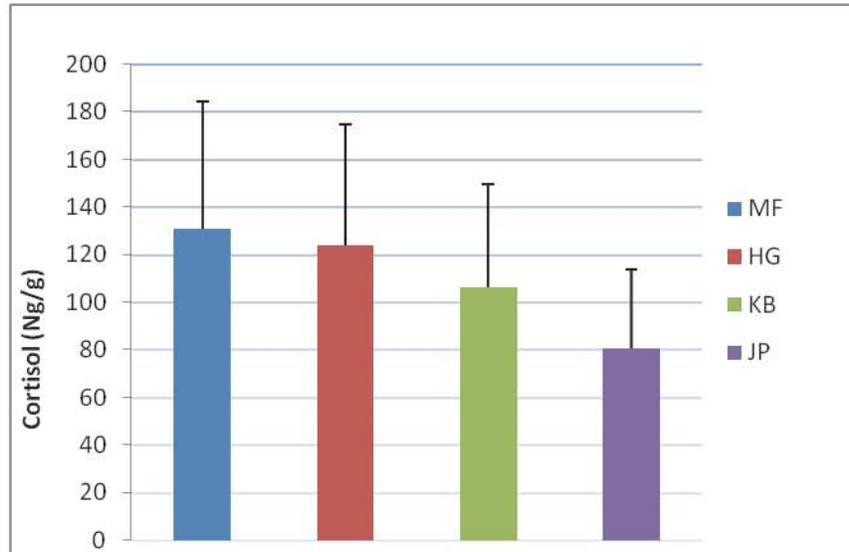
Tabla 9. Comparaciones inter e intraindividuales de los niveles de cortisol de los machos presentes en hábitat continuo.			
Grupo	Individuos	Pruebas U de Mann-Whitney y de los Signos	Valor de <i>p</i>
Motiepa	JP vs. HG	$n_1=n_2=6$, $U=10$, $Z=-1.20$	$p=0.200$
	JP vs. MF	$n_1=n_2=6$, $U=8$, $Z=-1.60$	$p=0.109$
	JP vs. KB	$n_1=n_2=6$, $U=9$, $Z=-1.44$	$p=0.150$
	HG vs. MF	$n_1=n_2=6$, $U=15$, $Z=-0.48$	$p=0.631$
	HG vs. KB	$n_1=n_2=6$, $U=17$, $Z=-0.160$	$p=0.873$
	MF vs. KB	$n_1=n_2=6$, $U=16$, $Z=0.32$	$p=0.749$
Pakal	KN vs. PK	$n_1=2$, $n_2=3$, $U=2$, $Z=0.58$	$p=0.564$
	KN vs. SB	$n_1=4$, $n_2=4$, $U=7$, $Z=0.73$	$p=0.462$
	KN ₍₁₎ vs. KN ₍₂₎	$Z=-0.70$	$p=0.479$
Balam	GZ vs. KR	$n_1=n_2=6$, $U=14$, $Z=-0.64$	$p=0.522$

- Tabla 10. Comparaciones inter e intraindividuales de los niveles de cortisol de los machos del grupo Chankah (pruebas U de Mann-Whitney y de Wilcoxon).

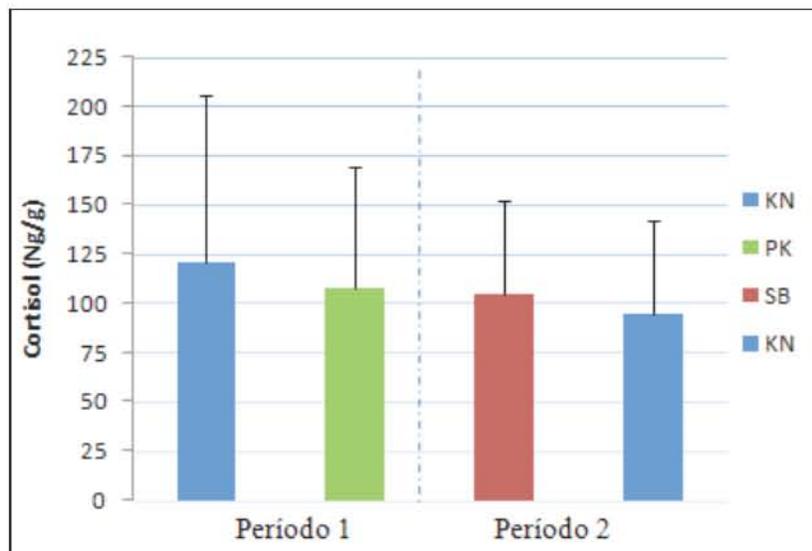
Tabla 10. Comparaciones inter e intraindividuales de los niveles de cortisol de los machos del grupo Chankah.			
	Individuos	Prueba U de Mann-Whitney	Valor de <i>p</i>
Período 1	YM vs. CC	$n_1=2, n_2=3, U=1, Z=1.15$	$p=0.248$
	YM vs. AL	$n_1=2, n_2=3, U=2, Z=-0.58$	$p=0.564$
	YM vs. SM	$n_1=2, n_2=3, U=2, Z=0.58$	$p=0.564$
	CC vs. AL	$n_1=3, n_2=3, U=3, Z=-0.65$	$p=0.513$
	CC vs. SM	$n_1=3, n_2=3, U=4, Z=-0.22$	$p=0.827$
	AL vs. SM	$n_1=3, n_2=3, U=3, Z=0.65$	$p=0.513$
Período 2	CC vs. AL	$n_1=4, n_2=4, U=2, Z=1.73$	$p=0.083$
	CC vs. SM	$n_1=4, n_2=3, U=3, Z=1.06$	$p=0.289$
	AL vs. SM	$n_1=4, n_2=3, U=6, Z=0$	$p=1.00$
	Individuos	Prueba de Wilcoxon	Valor de <i>p</i>
Período 1 vs. 2	CC vs. CC	$Z=1.60$	$p=0.109$
	AL vs. AL	$Z=1.60$	$p=0.109$
	SM vs. SM	$Z=1.60$	$p=0.109$

APÉNDICE 2. FIGURAS.

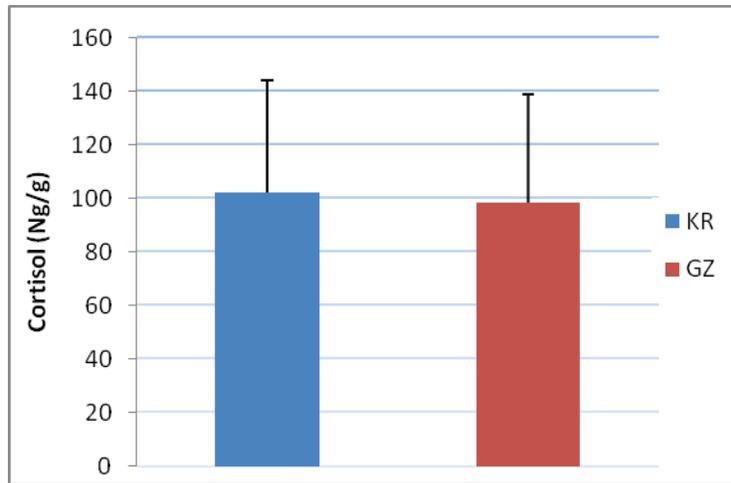
· Fig.1. Concentraciones promedio de cortisol \pm EE de los machos del grupo Motiepa.



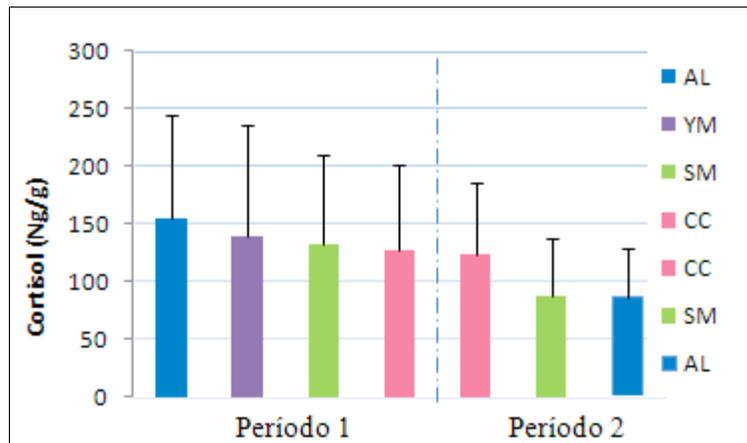
· Fig.2. Concentraciones promedio de cortisol \pm EE de los machos del grupo Pakal.



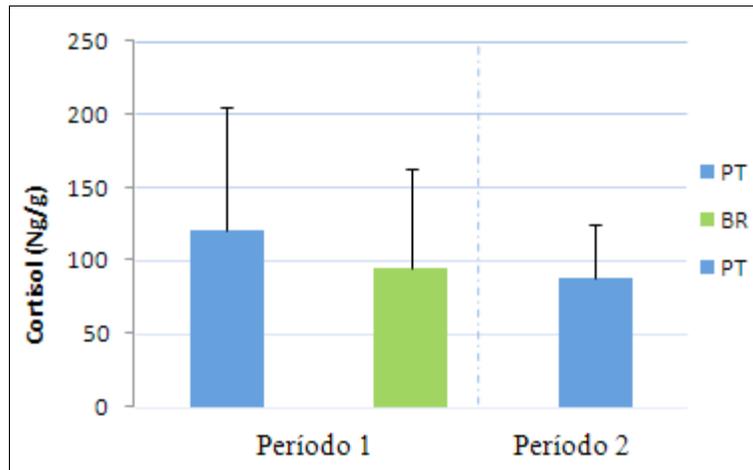
· Fig.3. Concentraciones promedio de cortisol \pm EE de los machos del grupo Balam.



· Fig.4. Concentraciones promedio de cortisol \pm EE de los machos del grupo Chankah.



· Fig.5. Concentraciones promedio de cortisol \pm EE de los machos del grupo Griffin.



· Fig. 6. Concentraciones promedio de cortisol \pm EE de los machos del grupo David.

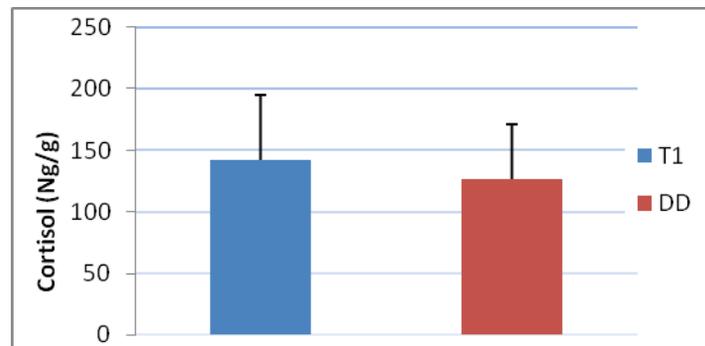


Fig.7. Diagrama de caja de las concentraciones de cortisol de los machos adultos y subadultos presentes en hábitat continuo (n=9 machos) y en hábitat fragmentado (n=8 machos).

