



**Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Estudios Superiores Iztacala**

Instituto Nacional de Psiquiatría Ramón de la Fuente Muñiz

Variaciones en el ritmo de reposo-actividad del
mono araña *Ateles geoffroyi* producidas por
cambio de hábitat, estado gestante, cambio en el
horario en que se provee alimento y factores
astronómicos.

T E S I N A

Que para obtener el título de Biólogo

P R E S E N T A

Pérez Galicia Sergio

Bajo la dirección del Dr. Jairo Ignacio Muñoz Delgado

Los Reyes Iztacala, Estado de México, 2012.





Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

ÍNDICE

RESUMEN.....	2
1. INTRODUCCIÓN.....	3
1.1 EL MONO ARAÑA	3
1.1.1 Clasificación taxonómica	3
1.1.2 Morfología	3
1.1.3 Distribución geográfica.....	4
1.1.4 Dieta y hábitos alimenticios.....	5
1.1.5 Ecología y organización social	6
1.1.6 Reproducción.....	7
1.2 RITMOS BIOLÓGICOS	8
2. ANTECEDENTES: ESTUDIOS DE RITMOS BIOLÓGICOS Y PATRONES DE ACTIVIDAD EN PRIMATES NO HUMANOS.	14
3. JUSTIFICACIÓN.....	20
4. PREGUNTAS E HIPÓTESIS	21
5. OBJETIVO	23
6. MATERIAL Y MÉTODO	24
6.1 REGISTRO DE ACTIVIDAD MOTRIZ.....	24
6.2 CAMBIO DE HÁBITAT	26
6.3 GESTACIÓN	27
6.4 CAMBIO EN LA HORA EN QUE SE PROVEE EL ALIMENTO.....	28
6.5 FACTORES ASTRONÓMICOS	28
7. RESULTADOS	30
7.1 CAMBIO DE HÁBITAT	30
7.2 GESTACIÓN	33
7.3 CAMBIO EN LA HORA EN QUE SE PROVEE EL ALIMENTO.....	36
7.4 RELACIÓN CON FACTORES ASTRONÓMICOS	38
7.5 DIFERENCIAS ENTRE INDIVIDUOS	40
8. DISCUSIÓN	43
8.1 CAMBIO DE HÁBITAT	43
8.2 GESTACIÓN	44
8.3 CAMBIO DE HORARIO	45
8.4 CORRELACIÓN CON FACTORES ASTRONÓMICOS	46
8.5 DIFERENCIAS ENTRE INDIVIDUOS	47
9. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS	49
LITERATURA CITADA	51

Resumen

El *Ateles geoffroyi* es una especie nativa de México, cuyo estudio en el ámbito cronobiológico ha sido escasamente desarrollado. En el presente trabajo se estudió el ritmo de reposo-actividad de cuatro individuos en condiciones seminaturales, utilizando actimetría, una técnica no invasiva que permite registrar actividad motriz de forma ininterrumpida por largos periodos de tiempo. Así, se analizó la manera en que dicho ritmo se ve afectado por el cambio de hábitat, el estado gestante, el cambio en el horario en que se proporciona alimento y su relación con diversos factores astronómicos.

Se encontró, que el *A. geoffroyi* adecua su ritmo de reposo-actividad en función de las condiciones del hábitat y de los recursos disponibles. En cuanto al estado gestante, los resultados indican que, con excepción de la hora de inicio de actividad, la madre no presenta alteraciones importantes en el ritmo de reposo-actividad luego de ocurrido el parto. Además se encontró que bajo las condiciones en que se llevó a cabo el estudio, la alimentación programada no representa un factor determinante para dicho ritmo. Por otra parte, se confirma la influencia de los factores astronómicos sobre el ritmo de reposo-actividad, y por último, se analizan las diferencias entre individuos y se discute el papel que juegan las interacciones sociales sobre dicho ritmo.

1. Introducción

De acuerdo con la SEMARNAT (2008), México está entre los países con mayor diversidad biológica en el mundo, además ocupa uno de los primeros lugares en cuanto a diversidad de mamíferos, con 525 especies nativas (Ceballos *et al.*, 2005). Dentro de este grupo se encuentra el mono araña (*Ateles geoffroyi*), cuyo estudio se ha dado principalmente en ámbitos como el ecológico y el etológico, siendo la cronobiología de la especie ignorada hasta hace pocos años.

Los estudios de cronobiología en primates, proporcionan información importante sobre los patrones de reposo-actividad, sueño, patrones temporales de reproducción, procesos termoregulatorios y sobre la secreción de hormonas.

1.1. El Mono araña

1.1.1. Clasificación taxonómica

El mono araña (*A. geoffroyi*) pertenece al Orden Primate y al Suborden Haplorrhini, cuyos miembros se caracterizan por la carencia de una membrana alrededor de la narinas, así mismo forma parte del Infraorden Simiiformes y del Parvorden Platyrrhini, en donde se ubica a todos los primates del continente americano; por sus hábitos arbóreos y sus miembros largos y prensiles ha sido agrupado en la Familia Atelidae (Perelman *et al.*, 2011).

1.1.2. Morfología

La morfología del mono araña le permite desplazarse a través de las copas de los árboles, lugar de donde obtiene alimento, por lo que su esqueleto flexible está diseñado para la braquiación (Figura 1) (Rosenberger *et al.* 2008). Su cuerpo es de apariencia esbelta con miembros largos y delgados, los pulgares

de las manos están ausentes, su cola es larga, prensil, con dermatoglifos y funciona como una quinta extremidad (van Roosmalen y Klein, 1988).

Con base en su tamaño corporal no se reconoce dimorfismo sexual (Ford y Davis, 1992), aunque las hembras se distinguen fácilmente de los machos debido a que presentan hipertrofia en el clítoris, el cual es más largo que el pene de los machos (Wislocki, 1936).

Es una de las especies más grandes del nuevo mundo, mide entre 34 y 52 cm (Yarto, 1992) y pesa entre 7.3 y 9.4 kg (Smith y Jungers, 1997).

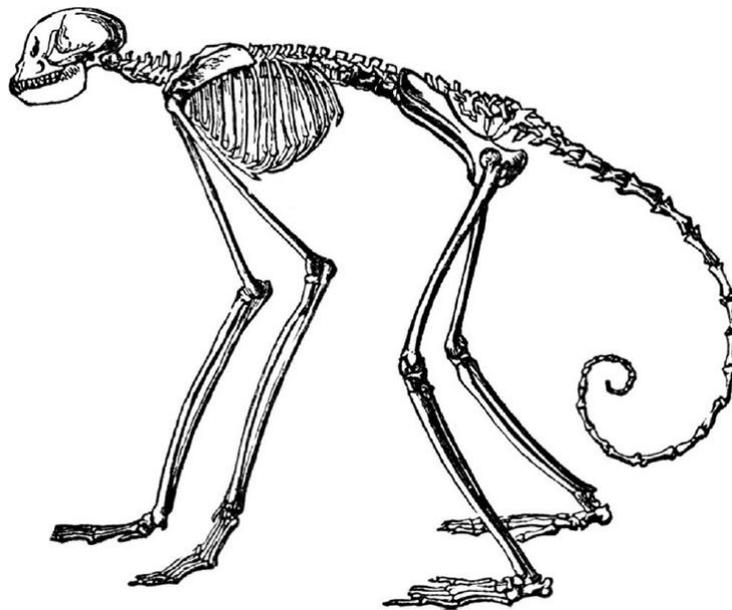


Figura 1. Esqueleto de *Ateles* (Encyclopedia Britannica, 1983).

1.1.3. Distribución geográfica

Al igual que la mayoría de los primates neotropicales, es posible que *A. geoffroyi* sea originario del sur de la cuenca Amazónica (Kinzey, 1997). Existe evidencia molecular que sugiere que *Ateles* se originó hace 5 millones de años y desde entonces se ha dispersado alrededor de hábitats neotropicales (Porter et. al., 1997). Es así que puede ser encontrado desde la península de Yucatán

y las regiones costeras del estado de Veracruz en México hasta el norte de Bolivia, y desde las costas del Pacífico en Ecuador hasta el noreste de Sudamérica en Guayana y Surinam (Rowe, 1996).

1.1.4. Dieta y hábitos alimenticios

Su dieta está compuesta principalmente por frutos maduros y se complementa con otras partes de plantas como hojas jóvenes, flores, semillas y raíces aéreas, las especies que consumen varían dependiendo de la región (Chapman, 1987). Se les ha visto también comiendo hongos e insectos, así como lamiendo suelos salinos (Suarez 2006).

El *A. geoffroyi* depende principalmente de frutas ricas en carbohidratos y lípidos de fácil digestión, las cuales se encuentran en las copas de árboles ampliamente distribuidos en parches. Así, los monos se mueven rápida y eficientemente a través de estos parches consumiendo grandes cantidades de alimento, sin dedicar mucho tiempo al proceso de predigestión (Di Fiore *et al.* 2008). Usualmente enfocan su esfuerzo de búsqueda en pocas “plantas clave” cada mes y la diversidad de especies consumidas varía dependiendo los ciclos fenológicos de cada especie (Di Fiore, 2004).

Los hábitos alimenticios del mono araña varían en el transcurso del día, típicamente tiene 2 picos de consumo de frutas, uno en la mañana y otro en la tarde (Castellanos y Chain, 1996). Chapman y Capman (1991) reportaron que el consumo de hojas tiende a elevarse al final del día y argumentaron que el mono araña opta por el consumo de hojas (la fuente principal de proteínas) en este horario para tomar ventaja del largo y obligado periodo de descanso nocturno. Además de que esta estrategia podría ayudar a reducir los costos

energéticos ocasionados por el transporte de hojas en el intestino durante los viajes diurnos.

1.1.5. Ecología y organización social

La dieta frugívora del mono araña juega un importante papel en la dispersión de semillas (Chapman, 1995), su capacidad para tragar frutas con semillas grandes y ricas en grasa, facilita la dispersión de varias especies vegetales que de otra forma difícilmente podrían hacerlo (Dew, 2005).

Se dice que la presión por depredación en Atelinos es muy baja (Terborgh, 1983), lo que, para el caso del mono araña, se atribuye a su sistema social de fusión-fisión, el cual reduce el riesgo generado por desplazarse en grandes grupos (Symington, 1987). A pesar de esto, se ha reportado al puma (*Felis concolor*) y al jaguar (*Panthera onca*) como depredadores de *A. geoffroy* (Matsuda y Izawa, 2008).

La organización social del mono araña está ligada fuertemente a su dieta y estrategias de forrajeo. Esta especie tiende a viajar y alimentarse en pequeños grupos que comprenden un flexible subconjunto de los miembros de la comunidad (Shimooka, 2003). Este patrón, conocido como fusión-fisión, es típicamente interpretado como una adaptación que permite a la especie enfocarse en recursos de alta calidad que se encuentran escasamente distribuidos en parches, particularmente frutas maduras (Di Fiore y Campbell, 2007). Algunos estudios han demostrado que el tamaño de los grupos de forrajeo se correlaciona positivamente con el tamaño del hábitat y con la disponibilidad de frutas maduras (Symington, 1987, 1988; Chapman *et al.*, 1995).

1.1.6. Reproducción

En cautiverio, el *A. geoffroyi* llega a vivir hasta 27 años, los machos alcanzan la madurez sexual a los 5 años y las hembras entre los 4 y 5 años (Rowe, 1996). Por lo general las hembras dan a luz su primera cría entre los 7 y 8 años y el periodo de cría a cría varía entre 32 y 50 meses (Figura 2)(Chapman y Chapman, 1990). El ciclo menstrual dura entre 20 y 24 días (Campbell *et al.*, 2001). Hernández-López *et al.* (2002) sugieren que existe una estacionalidad en la calidad del esperma de los machos, variando de acuerdo a la temporada y disponibilidad de alimento. Las cópulas son generalmente iniciadas por las hembras y no se ha descrito algún tipo de ritual precopulatorio. La gestación dura entre 7 y 7.5 meses mientras que el periodo de lactancia varía entre 12 y 20 meses (Eisenberg, 1973). La falta de reportes acerca del parto en *A.geoffroyi* sugiere que éste toma lugar durante la noche. Como la mayoría de los antropoides, el mono araña da a luz una cría a la vez, aunque la gestación de gemelos es también posible (Link *et al.* 2006).

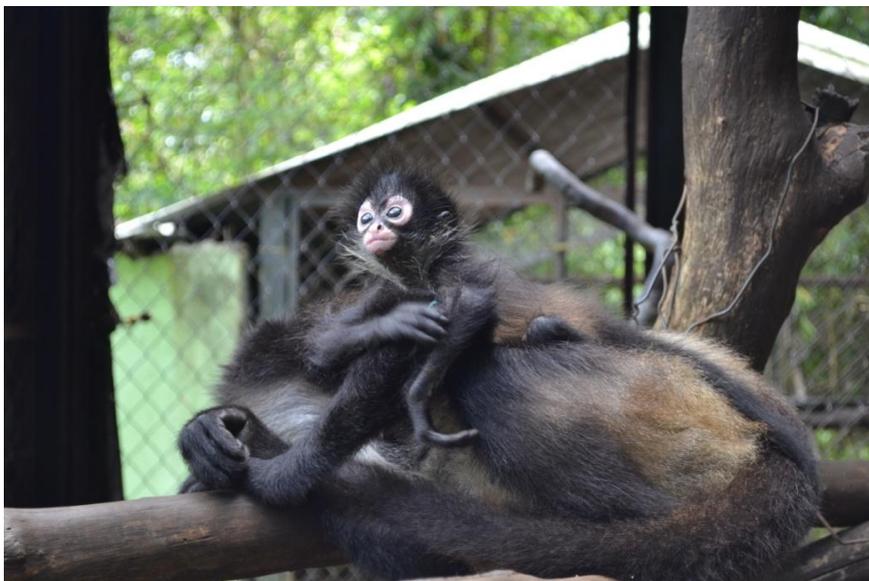


Figura 2. Hembra de *Ateles geoffroyi* con su cría en la Estación Primatológica de la Universidad Veracruzana.

1.2. Ritmos biológicos

La relevancia de medir el tiempo se ha constituido como una adaptación en los organismos para anticiparse a los diferentes eventos que ocurren de manera regular en el ambiente así como para regular procesos fisiológicos (Mercado-López y Díaz-Muñoz, 2011). La recurrencia de cualquier evento dentro de un sistema biológico en intervalos más o menos regulares puede ser considerado como un ritmo biológico (Kalmus, 1935). En todos los seres vivos las funciones fisiológicas, bioquímicas y conductuales ocurren de forma periódica, las 24 horas que le lleva al planeta girar sobre su propio eje han condicionado la aparición de un conjunto de ritmos biológicos conocidos como ritmos circadianos. Existen también, aunque menos estudiados, ritmos estacionales y anuales, así como otros con periodo menor a 24 horas (Golombek, 2002).

El medio ambiente se caracteriza por presentar periodicidades que derivan de los movimientos de la tierra y la luna con respecto al sol. Desde sus orígenes la vida ha tenido que hacer frente a estos pronunciados ciclos, tanto diarios como anuales, de luz y temperatura. El resultado ha sido la presencia de ritmos temporales innatos que permiten a los organismos llevar a cabo sus funciones metabólicas y conductuales durante el momento más adecuado dentro del ciclo de cambios ambientales externos (Pittendrigh, 1981). Es así que los ritmos circadianos han evolucionado para adaptar a los organismos a eventos temporalmente recurrentes en el ambiente (Reppert y Weaver, 2001), aunque se sabe que dichos ritmos son generados de manera endógena, la periodicidad en el ambiente opera en ellos como agente sincronizador. Estos factores ambientales capaces de sincronizar una ritmicidad circadiana han sido denominados *Zetgeibers* (Archoff, 1960). Un *Zetgeiber* describe un ciclo

ambiental periódico capaz de afectar la fase y el periodo de un reloj biológico (Griffiths, 1986). El término fase se refiere a un estado espontáneo en una oscilación, la fase del reloj biológico en sincronización con una señal externa define el inicio de cierto evento dentro del ciclo externo (Daan *et al.* 2002). El periodo es el tiempo que transcurre para que una oscilación describa un ciclo completo (Ardura *et al.* 1994). Un *zeitgeber* puede ser representado por A) una señal corta que ocurre aproximadamente cada 24 horas como la disponibilidad de alimento o señales sociales, B) un factor que cambia continuamente como el curso diario de la temperatura o la humedad, o C) un factor que alterne condiciones estables de manera regular como el ciclo diario de luz y oscuridad (Aschoff, 1960).

Los ritmos circadianos son funcionalmente adaptativos en la medida en que son capaces de medir el tiempo biológico. Los organismos además de medir el tiempo con base en cambios ambientales, son también capaces de medirlo en ausencia de dichas señales, lo cual es una capacidad distintiva de los relojes biológicos, estos se definen como un sistema celular capaz de generar un orden temporal en el funcionamiento del organismo (Aschoff, 1981). Es sabido que los ritmos circadianos pueden ser generados dentro de células independientes mediante circuitos de transcripción-traslación autorregulatorios (Reppert y Weaver, 2001).

El periodo de todos los relojes biológicos es marcadamente estable, incluso dentro de un amplio rango de variables ambientales. Esta homeostasis general contribuye a mantener la relación entre el ritmo y el ciclo externo. El éxito de los relojes biológicos en proveer un marco temporal estable, es contingente para el mantenimiento de una velocidad angular constante en la prevalencia de cada

fase del ciclo, para lo cual, la secuencia de eventos dentro del ritmo biológico y los eventos externos, deben ocurrir a intervalos de tiempo semejantes (Pittendrigh, 1981).

Se sabe que los ritmos biológicos son endógenos debido a que en condiciones de aislamiento total a señales ambientales temporales, la ritmicidad persiste, aunque con una ligera variación en el valor del periodo de la oscilación, lo cual indica que los ritmos no dependen de los fenómenos ambientales, reflejando así un proceso interno del organismo. Esta capacidad de los organismos para mantener su ritmicidad circadiana, aun en ausencia de señales ambientales periódicas, es conocida como oscilación en corrimiento libre (Salazar-Juárez *et al.* 2006).

En mamíferos, el sistema encargado de regular los ritmos circadianos se encuentra en el núcleo supraquiasmático (NSQ) (Moore y Silver, 1998). La señales fóticas del ciclo diario de luz-oscuridad llegan al NSQ a través del tracto retinohipotalámico. Las señales mandadas por el NSQ permiten al cerebro asegurar que el cuerpo entero permanezca sincronizado y mantenga su organización circadiana (LeSauter y Silver, 1999).

El NSQ es una estructura bilateral que se localiza en la porción ventral del hipotálamo anterior, ventrolateral al receso óptico del tercer ventrículo y dorsal al quiasma óptico. Las neuronas del NSQ expresan diversas sustancias neuroactivas que se distribuyen en dos poblaciones neuronales: una dorsomedial que se caracteriza por la presencia de vasopresina, y una ventrolateral caracterizada por la presencia del péptido intestinal vasoactivo (Klein *et al.* 1991).

Las neuronas del NSQ sincronizan su actividad con el ciclo día-noche. La cantidad de luz ambiental es detectada en la retina por fotorreceptores circadianos, que son un tipo especial de célula ganglionar que posee el fotorreceptor melanopsina y un campo receptivo visual muy amplio y codifica la cantidad de luz (Rollag *et al.*, 2003). Los axones de estas células ganglionares forman el tracto retino-hipotalámico que llega a la porción ventrolateral del NSQ, estos axones liberan un aminoácido excitador y el péptido hipofisiario activador de la adenilato ciclasa (Hannibal 2002). Algunas colaterales del tracto retino-hipotalámico proyectan bilateralmente a una región del cuerpo geniculado lateral del tálamo, llamada hojuela intergeniculada y a partir de esta se origina otra aferente del NSQ denominada tracto genículo-hipotalámico. Otras aferencias al supraquiasmático se originan del complejo del rafe y el núcleo paraventricular del tálamo. Tanto la hojuela intergeniculada como el núcleo del rafe proyectan a la región ventrolateral del NSQ con fibras que contienen respectivamente el neuropéptido-Y y serotonina. Estas aferentes participan en ajustar el inicio de la actividad de los ritmos circadianos con el inicio de la oscuridad (Aguilar-Roblero, *et al.* 2004).

El ritmo circadiano de la actividad de las neuronas del NSQ es consecuencia de la oscilación de un conjunto de genes reloj que forman asas de retroalimentación transcripción-traducción. Los productos dímerizados de los genes *clock* y *bmal-1* funcionan como factores de transcripción que se unen al elemento E-Box en los promotores de los genes *per1*, *per2*, *cry1*, *cry2*. Las proteínas producto de los genes *per* y *cry* forman heterodímeros que son fosforilados por las quinasas de caseína δ y ξ . Los dímeros fosforilados son más estables que los monómeros o que los dímeros no fosforilados, y además

pueden ser traslocados al núcleo donde inhiben su propia transcripción al desplazar el complejo CLOCK/BMAL1 del E-box. El periodo de oscilación parece depender principalmente de la tasa de degradación de las proteínas reloj, dicha degradación se relaciona en forma inversa con la formación y fosforilación de los dímeros y su traslocación hacia el núcleo (Leloup y Goldbeter, 2003).

Además del NSQ, la glándula pineal interviene también en la regulación de los ritmos biológicos, dicha glándula transmite información del fotoperiodo y los ritmos circadianos del medioambiente a las diferentes glándulas endocrinas y a diversas estructuras cerebrales. Esto ocurre a través de la modulación funcional tanto del eje hipotálamo-hipófisis como por efectos directos sobre diversos órganos blanco, por lo que se dice que la pineal funciona como un transductor neuroendocrino, en cuanto a que responde a impulsos nerviosos con la síntesis y la secreción de melatonina (Wutman, 1980). La información sobre el ciclo de iluminación ambiental es detectada por los fotorreceptores circadianos y transmitida al NSQ para posteriormente pasar al núcleo paraventricular del hipotálamo, las neuronas de éste último proyectan hacia las células del asta lateral en los segmentos espinales cervicales de la médula, estas neuronas forman las fibras preganglionares que inervan el ganglio cervical, que a su vez proyecta hacia la pineal (Klein *et al.* 1991).

Ya que la melatónina tiene un potente efecto antigonadotrópico, la regulación fotoperiódica de la actividad de la glándula pineal es de gran importancia en la adaptación del sujeto con su medio ambiente (Reiter, 1980). Además de la regulación por el NSQ, la glándula pineal también influye sobre el NSQ,

formándose así un circuito neuroendócrino entre ambas estructuras (Dubokovich, 1988).

2. Antecedentes: Estudios de ritmos biológicos y patrones de actividad en primates no humanos.

Se asume que los mamíferos existentes evolucionaron de un ancestro insectívoro de hábitos nocturnos a partir del cual se desarrolló filogenéticamente la diurnalidad encontrada actualmente en gran número de mamíferos (Starck, 1978), lo que es aceptado también para primates no humanos (Martin, 1990), en cuyo caso existen diversos patrones de actividad, en general, los prosimios son en su mayoría nocturnos y los antropoides diurnos, existe también una variante caracterizada por presentar cantidades significativas de actividad tanto en la fase oscura como en la de luz a lo largo de las 24 horas, este cronotipo se denomina catemeralidad y ha sido descrito para *Aotus azarae* (Wright, 1989) y lémures del género *Eulemur* (Tattersall y Sussman, 1975), estudios recientes han examinado la posibilidad de que este fenómeno se deba a factores como los ciclos de luz y temperatura, así como a la intensidad de luz nocturna (Curtis *et al.*, 1999; Donati *et al.*, 1999; Rasmussen, 1999).

Esta diversidad en los patrones de actividad en primates no humanos, es una adaptación que responde a la estructura temporal del ambiente físico y biótico, la cual está restringida por el desarrollo de un sistema circadiano, que está involucrado en la regulación de los fenómenos fisiológicos y conductuales que ocurren a diario (Erkert, 2011).

Los sistemas circadianos presentes en primates no difieren de los descritos en roedores. Experimentos de lesión en mono ardilla han mostrado que al igual que en roedores y muchos otros mamíferos, en primates, el principal marcapasos encargado de la regulación de los ritmos circadianos se localiza

en los núcleos supraquiasmáticos (NSQ) (Albers *et al.* 1984), cuya localización anatómica y apariencia se asemejan en gran medida con los sistemas descritos en roedores nocturnos, las vías aferentes de la retina al tracto retinohipotalámico también terminan en la porción ventral del NSQ, además, la hojuela intergeniculada, que también recibe impulsos nerviosos y se proyecta hacia el NSQ mediante las fibras del tracto geniculohipotalámico, se describe como un componente mucho más grande del complejo geniculado que en roedores, y las proyecciones aferentes parecen más ampliamente distribuidas (Costa *et al.* 1998). La expresión rítmica de los genes reloj (Bmal1, Cry y Per1) documentada en la glándula adrenal de *Macaca mulatta* indica que existe similitud entre primates no humanos y roedores, y que dicha glándula podría poseer un reloj circadiano intrínseco (Lemos *et al.*, 2006).

Por otra parte, se ha demostrado que diversos factores ambientales tienen influencia sobre los ritmos biológicos de primates, por ejemplo, Melo *et al.* (2010) reportan que la salida y puesta del sol, así como la temperatura máxima y la lluvia, tienen influencia sobre la actividad total del ritmo de reposo-actividad del mono tití (*Callithrix jacchus*).

Por otra parte, Muñoz-Delgado *et al.* (2004) encontraron que, diversos parámetros del ritmo de reposo-actividad de *A. geoffroyi*, tales como duración, inicio, término y picos de actividad están significativamente relacionados con factores astronómicos y meteorológicos. Además encontró que la hora en que se provee alimento se correlaciona con la hora en que se presenta el pico de actividad matutino. Resultados similares, en cuanto a la sincronización por disponibilidad de alimento en primates, han sido reportados por Sulzman *et al.* (1977-a; 1977-b; 1978) en diversas ocasiones.

En adición a esto, se sabe que no sólo la presencia o ausencia de determinadas señales ambientales influye en los ritmos circadianos de primates, sino que la intensidad con que estos factores se presentan juega también un papel importante, Donati *et al.* (2001) encontraron que la luminosidad de la luna es un factor determinante en la actividad motriz nocturna en el *Eulemur fulvus*, siendo menor durante las noches de luna nueva, en las que la luminosidad era menor a 10^{-4} lux, mientras que los valores de luminosidad máxima que se presentan durante las horas centrales de las noches de luna llena, se asociaron con los valores más altos de actividad. Otro ejemplo de esto es descrito por Fernández-Duque (2003) quien reporta que *Aotus azarai azarai* presenta, en promedio, 5 horas de actividad durante el día y 4 horas durante la noche, la cantidad de actividad diurna se mantiene constante a pesar de los cambios estacionales en el ambiente exógeno; sin embargo, la actividad nocturna se incrementa con la cantidad de luz lunar. Aunado a esto, se encontró que la temperatura ambiental es un buen predictor de la actividad, lo que indica una interacción entre luminosidad y temperatura que influye en los patrones de actividad.

El enmascaramiento de los ritmos circadianos por la baja o alta luminosidad ambiental parece ser mucho más pronunciada en primates que en otros grupos de mamíferos. Esto se relaciona, con el hecho de que, en general, los primates se orientan principalmente de manera visual, la mayoría de ellos viven en un mundo tridimensional, en el cual, una agudeza visual es esencial para la detección de alimento, pareja, o posibles depredadores. Es por esto que la visión reducida en ambientes con poca luminosidad podría ejercer un efecto

inhibitorio sobre la locomoción, el tono y la actividad muscular de estos animales, y a su vez, sobre el ritmo de la temperatura corporal (Erkert, 2008).

Además de la influencia de factores astronómicos y meteorológicos, se ha descrito que las interacciones sociales juegan también un papel importante en los ritmos biológicos de primates, Erkert *et al.* (1986) encontraron, que en *Callithrix jacchus*, las interacciones sociales de tipo acústico presentan un efecto de enmascaramiento sobre el ritmo diario de reposo-actividad. Con relación también a la sincronización social, Yellin y Hauty (1971) realizaron un estudio con *Macaca mulatta*, encontrando que individuos mantenidos aislados y en ausencia de señales ambientales regulares presentan un patrón de actividad disperso e irregular, mientras que individuos mantenidos en grupo bajo las mismas condiciones, presentan un patrón de actividad regular. En esta misma especie Rohles y Osbaldiston (1969) encontraron que existe una sincronización social específicamente para la conducta de forrajeo.

Otro aspecto estudiado en cronobiología de primates es la reproducción. Se ha encontrado, por ejemplo, la existencia de un ritmo circanual para la reproducción en *Macaca mulatta* (Michael y Bonsal, 1977) y el lémur naranja (*Microcebus murinos*) (Petter-Rousseaux, 1975). El mono araña, aunque se puede reproducir durante todo el año, presenta ciclos estacionales en cuanto a su actividad testicular. Investigaciones previas indican que durante la temporada de secas, las hembras muestran una mayor concentración de estrógeno y los machos una mejor calidad en el semen, así como niveles más altos de la hormona luteinizante sérica y testosterona, lo cual evidencía una tendencia a la sincronización reproductiva para asegurar la fertilización (Cerdá-Molina *et al.* 2009).

Desde otra perspectiva, los estudios de ritmos biológicos durante el estado gestante en primates se han enfocado principalmente en describir la fluctuación de concentraciones hormonales tanto en la madre como en el infante (Ducksay y Yellon, 1991), aunque se ha descrito también la ritmicidad en la presión sanguínea, el ritmo cardiaco (Kenney *et al.*, 2005), la ritmicidad en contracciones uterinas (Ducksay y Yellon, 1991), la manera en que está determinado el momento de parto en relación a los ritmos biológicos y la manera en que se transmiten dichos ritmos de la madre al infante (Longo y Yellon, 1988; Honnebier y Nathnielsz, 1994; Rawashdeh y Dubocovich 2009; Reppert, *et al.* 1984). Cancelliere (2012) realizó un estudio con Mono aullador (*Alouatta palliata*) para conocer las diferencias entre los patrones de actividad de hembras con cría y hembras sin cría. La autora encontró que las hembras con cría dedican más tiempo a la búsqueda de alimento y al descanso, y menos tiempo a viajar en comparación con las hembras sin cría, el estudio concluye que debido a las nuevas demandas energéticas, las hembras con crías optan por una estrategia de consumo mínimo de energía.

Los patrones de actividad se han estudiado también en función de las condiciones del hábitat y la disponibilidad de recursos, por ejemplo, González-Zamora *et al.* (2011), encontraron, en mono araña, que el itinerario de actividades varía dependiendo las condiciones atmosféricas, las condiciones del hábitat y la disponibilidad de alimento.

Además, en cautiverio se ha reportado que en monos del género *Semnopithecus* (Little y Sommer, 2002), así como en *Gorilla gorilla* y *Pan troglodytes* (Ross *et al.*, 2011), se presentan variaciones en la conducta luego de ser trasladados a un hábitat más complejo. En ambos casos, dichas

variaciones son atribuidas a la disponibilidad de nuevos recursos. Dentro de este mismo ámbito, Marín-Martín (2006) estudió las variaciones conductuales y fisiológicas de un grupo de *Macaca mulatta* causadas por el cambio de hábitat. La autora realizó su estudio en 3 bloques: justo antes del cambio de hábitat, inmediatamente después del cambio de hábitat y 7 meses luego del cambio de hábitat. Se encontró que inmediatamente después del traslado, los niveles de cortisol aumentaron significativamente, mientras que los niveles de testosterona disminuyeron. Con respecto a la conducta, se observaron aumentos significativos en la frecuencia de aquellas conductas relacionadas con auto-cuidado y exploración del medio. Siete meses después del traslado se registró una recuperación de casi todos los indicadores fisiológicos alcanzándose de nuevo, valores basales, mientras que el patrón de conducta observado tras siete meses, cambió registrándose frecuencias más altas de conductas de afiliación relacionadas posiblemente con la cohesión del grupo, debido a las condiciones del nuevo hábitat, el cual podría ser definido como enriquecido con respecto al anterior.

3. Justificación

Los estudios sobre ritmos biológicos en relación con el ambiente, son aún escasos, aunque durante los últimos años el interés por dicha relación se ha incrementado, la mayoría de los estudios cronobiológicos se han enfocado en las causas próximas de los ritmos biológicos, es decir en el “cómo”, mientras que el estudio de las causas últimas es frecuentemente ignorado, y aunque los estudios sobre patrones de actividad llegan a abordar este aspecto, generalmente no tienen un enfoque cronobiológico. Es así que en el presente estudio se explora la interacción entre ritmos biológicos y factores ambientales con el fin de entender cómo es que dichos ritmos son influenciados y alterados por el ambiente, y a su vez aportan información para explicar la posible función adaptativa de dichas alteraciones. Este tipo de estudio es de importancia tanto desde el punto de vista de la cronobiología como de la ecología de la conducta.

Los estudios de Cronoecología en primates son de interés debido a los diferentes cronoecotipos que se presentan dentro de estos grupos, por el impacto en los ecosistemas, y porque desde un enfoque antropocéntrico, proporcionan pistas filogenéticas para comprender la cronoecología del humano.

Aunque el *A. geoffroyi* se distribuye ampliamente en México, es considerada una especie amenazada, por lo que entender cómo responde a cambios ambientales puede, de manera indirecta, contribuir a la planificación de estrategias para su conservación y/o un manejo adecuado en cautiverio.

4. Preguntas e hipótesis

Con base en la evidencia existente sobre la influencia de factores ambientales, tanto bióticos como abióticos, así como de los procesos endógenos involucrados en el mantenimiento de los ritmos biológicos en primates, las preguntas que pretende responder el presente trabajo son:

- I. Estando en condiciones seminaturales ¿Existen diferencias en el ritmo de reposo-actividad del mono araña al cambiar de hábitat: de jaula a encierro electrificado?

Se espera que, inmediatamente después del cambio de hábitat, se presente una desincronización temporal en el patrón de actividad, y posteriormente, con base en los nuevos recursos del encierro electrificado, ocurra una reorganización, similar a la encontrada en la condición de jaula.

- II. ¿Existen diferencias en el ritmo de reposo-actividad de una hembra de mono araña durante y después del estado gestante, en condiciones seminaturales?

Debido a los nuevos retos y demandas energéticas que la hembra preñada enfrentará luego de dar a luz, se espera que se presenten cambios en su ritmo de reposo-actividad tras el parto

- III. ¿Existen diferencias en el ritmo de reposo-actividad del mono araña por efecto del cambio en el horario en que se provee alimento en condiciones seminaturales?

Con base en la evidencia de sincronización por alimentación programada, se espera que la actividad durante las primeras horas de la mañana cambie junto con la hora en que se provee el alimento.

- IV. ¿Cómo están modulados los parámetros del ritmo de reposo-actividad del mono araña por los factores astronómicos (salida y puesta del sol, fotoperiodo, y crepúsculo matutino y vespertino) en condiciones seminaturales?

Ya que se considera al fotoperiodo como el agente con mayor influencia sobre los ritmos biológicos, se espera que el ritmo de reposo-actividad del mono araña se ajuste al ciclo natural de luz-oscuridad.

5. Objetivo

- El objetivo de este trabajo fue determinar si existen variaciones en el ritmo de reposo-actividad de *A. geoffroyi* producidas por el cambio de hábitat, el estado gestante, el cambio en la hora en que se les provee alimento y los factores astronómicos.

6. Material y método

6.1. Registro de actividad motriz

Se efectuaron registros de la actividad motriz de un total de 4 monos araña (*A. geoffroyi*) en la Estación Primatológica de la Universidad Veracruzana, en el Estado de Veracruz. Dicha estación se sitúa a 18° 27' de latitud norte y 95° 02' de longitud Oeste, en un pequeño valle a 330 m sobre el nivel del mar. La estación se encuentra rodeada por selva alta y mediana perennifolia habitada por fauna local, asociaciones de vegetación secundaria, jimbal y pastizal. Pese a encontrarse en estado de cautiverio, los monos están expuestos al ciclo natural de luz-oscuridad y a sonidos propios del entorno, además reciben una pequeña ración de frutas de temporada, que es proporcionada diariamente por el personal de la estación entre las 8:40 y las 9:40 horas, este horario varía con los cambios de horario oficiales del país.

La actividad motriz se registró con actímetros AW4, que debido a su tamaño y capacidad de realizar registros a largo plazo sin necesidad de reemplazar baterías se consideran no invasivos (Colburn *et al.*, 1976). Los actímetros fueron inicializados para contar y memorizar impulsos en intervalos sucesivos de 5 minutos, posteriormente fueron colocados en pequeñas cajas de aluminio (40x32x13 mm) unidas a collares metálicos forrados de plástico (Figura 3). Para su colocación los monos fueron anestesiados, aproximadamente durante 30 minutos, con 2.5 mg/kg de ketamina hidrocloreto, considerando que los individuos de la especie pesa en promedio 8 kg (Smith y Jungers, 1997), esta dosis fue administrada mediante una cerbatana por personal especializado de la estación primatológica. Los registros fueron revisados con el software de ACTIWATCH y posteriormente reformateados para ser analizados con el

programa PGRAPH, el cual es usado para el análisis de periodogramas de acuerdo a Dörrscheidt y Beck (1975).

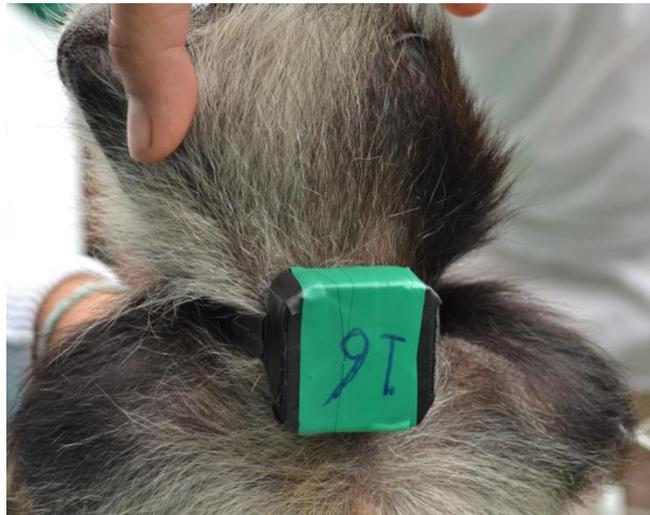


Figura 3. Colocación de un actímetro.

Del ritmo de reposo actividad de los monos se obtuvieron los siguientes parámetros:

- a) Duración de actividad.
- b) Hora de inicio de actividad.
- c) Hora de término de actividad
- d) Hora en que se presenta el pico de actividad matutino
- e) Media de actividad del pico matutino
- f) Porcentaje de actividad del pico matutino
- g) Hora en que se presenta el pico de actividad vespertino
- h) Media de actividad del pico vespertino
- i) Porcentaje de actividad del pico vespertino

El manejo de los animales se realizó bajo los lineamientos establecidos en la Norma Oficial Mexicana NOM-062-ZOO-1999, que establece las especificaciones técnicas para la producción, cuidado y uso de animales de laboratorio.

6.2. Cambio de hábitat

Se registró durante 6 meses la actividad motriz de 2 individuos de *A. geoffroyi*, un macho (Ca) y una hembra (Ne), seleccionados, tomando en cuenta la afinidad entre individuos con el fin de evitar conflictos y/o agresiones, de un grupo de 15 individuos que en principio se encontraban en una jaula de 6 m de ancho, 12 m de largo y 3 m de alto, parcialmente cubierta por laminas de aluminio, y dotada de perchas, troncos y cuerdas para satisfacer las necesidades motrices de los animales (figura 4). Posteriormente, estos 2 individuos fueron transferidos a un encierro electrificado, el cual consta de un $\frac{1}{4}$ de hectárea circundada por cerca eléctrica cubierta de vegetación y árboles propios de las zonas de distribución natural de la especie (figura 4), lo que permite una mayor gama de actividades, entre ellas el forrajeo. En este nuevo encierro se encontraba *a priori* un grupo de 4 individuos, de los cuales, 90 días después de ser transferidos los 2 nuevos inquilinos, se seleccionó un macho (Ng), al que se le colocó un actímetro para registrar su actividad motriz.

Del registro total (de Ne y Ca) se seleccionaron los datos correspondientes a los últimos 30 días en que los individuos permanecieron en la jaula (Periodo 1), los primeros 30 días correspondientes al encierro electrificado (Periodo 2), y 30 días correspondientes al encierro electrificado contados a partir del día 90 luego del cambio de hábitat (Periodo 3). Estos intervalos de tiempo fueron

comparados para cada individuo mediante pruebas t de Student de la siguiente manera: Periodo 1 vs Periodo 2, Periodo 1 vs Periodo 3 y Periodo 2 vs Periodo 3. Además se comparó el intervalo 3 de Ne y Ca con el registro obtenido de Ng.



Figura 4. Jaula y encierro electrificado.

6.3. Gestación

Se registró la actividad motriz de dos hembras adultas, Pa y su madre Ne, durante 140 días, estando la última en estado gestante de aproximadamente 5 meses al inicio del registro, las dos hembras se mantuvieron en el encierro electrificado descrito anteriormente.

Es importante mencionar que anestesiar a un espécimen en estado gestante representa un riesgo importante, por lo que se debe aclarar que cuando se colocó el actímetro a Ne, no se sabía de su condición, ya que, debido a la morfología de la especie y a que no se tienen datos fisiológicos, es difícil notarlo, así que una vez ocurrido el parto, se tomó la decisión de continuar con el registro y el posterior análisis de los datos para conocer el efecto del estado gestante y el parto sobre el ritmo de reposo-actividad.

Para determinar los posibles efectos sobre el ritmo de reposo-actividad ocasionados por el estado gestante, los datos se analizaron con respecto a la

fecha de parto ocurrida 46 días después de iniciado el registro. Se analizaron todos los parámetros del ritmo de reposo-actividad en cortes de 46 días antes del parto versus 46 días después del parto, 32 días antes del parto versus 32 días después del parto y 16 días antes del parto versus 16 días después del parto.

6.4. Cambio en la hora en que se provee el alimento

Al igual que en el caso anterior, se registro durante 140 días la actividad motriz de 2 hembras (Pa y Ne) mantenidas en el encierro electrificado.

Para determinar los efectos debidos al cambio en la hora en que se provee alimento, se tomó como referencia la fecha en que cambia el horario oficial, correspondiente al día 23 después de iniciado el registro, tras dicho cambio, el horario en que se proporciona el alimento a los animales se adelantó una hora. En este caso se analizaron todos los parámetros del ritmo de reposo-actividad en cortes de 22 días antes del cambio de horario versus 22 días después del cambio de horario, y 12 días antes del cambio de horario versus 12 días después del cambio de horario. Esto para saber a qué plazo se presentan los posibles efectos causados por el cambio de horario.

Todas las comparaciones se realizaron mediante pruebas T de Student.

6.5. Factores astronómicos

Se registró durante 100 días la actividad motriz de tres individuos adultos; dos hembras (Pa y Ne), y un macho (Ca) alojados en el encierro electrificado previamente descrito. Para determinar la correlación del ritmo de reposo-actividad con los factores astronómicos, se obtuvieron del Observatorio Naval de los Estados Unidos de América los siguientes datos:

- a) Hora de inicio del crepúsculo matutino
- b) Hora de salida del sol
- c) Hora de puesta del sol
- d) Hora de término del crepúsculo vespertino
- e) Duración del fotoperiodo

Todos correspondientes a las coordenadas geográficas de la Estación Primatólogica y a los mismos días en que se llevó a cabo el registro de actividad de los monos.

La información de los parámetros astronómicos se promedió en cortes de dos días, con los valores obtenidos se realizaron análisis de correlación bivariada de Spearman de la siguiente manera: las horas de salida del sol y de inicio del crepúsculo matutino fueron comparadas con la hora de inicio de actividad y la hora en que se presentó el pico de actividad matutino; las horas de puesta del sol y de término del crepúsculo matutino se compararon con la hora de término de actividad y la hora en que se presentó el pico de actividad vespertino; Además se comparó la duración del periodo de actividad con el fotoperiodo. En este caso todos los análisis se realizaron con los promedios de los 3 individuos registrados.

Por último, usando el mismo registro, se realizaron comparaciones de todos los parámetros del ritmo de reposo-actividad entre individuos, se compararon la hora de inicio y término de actividad interindividuo con una correlación bivariada de Spearman y los parámetros correspondientes a los picos de actividad mediante una prueba Kruskal-Wallis.

Todos los análisis estadísticos se realizaron con el software IBM SPSS Statistics versión 19.

7. Resultados

En todos los registros, tal y como se esperaba, se encontró un patrón de actividad bimodal con un pico de actividad por la mañana y uno por la tarde.

7.1. Cambio de hábitat

La figura 5 muestra el actograma del ritmo de reposo-actividad correspondiente a uno de los sujetos de estudio durante 120 días continuos. Los primeros 30 días corresponden al Periodo 1, en el cual los monos se encontraban en la jaula, durante este tiempo se puede observar un patrón de actividad regular, en el que la mayor parte de ésta se concentra en el pico matutino, el día 31 corresponde a la fecha en que fue transferido al encierro electrificado, a partir de este día y aproximadamente hasta el día 60 (Periodo 2), se observa una dispersión o desincronización de la actividad a los largo del día. Posteriormente, a partir del día 61 el patrón de actividad se regulariza de manera gradual.

En los histogramas (Figura 6), se puede observar el patrón de actividad bimodal para los 3 intervalos de tiempo, encontrándose varias diferencias: en los periodos 1 y 3, el pico de actividad matutino es claramente mayor que el vespertino, mientras que en el Intervalo 2 ambos picos son reducidos y similares entre sí, además de que la actividad se encuentra más dispersa. Así mismo, se observa que el pico matutino es mayor en el intervalo 1 que en el intervalo 3, mientras que para el pico vespertino se observa lo contrario, el correspondiente al intervalo 3 es ligeramente mayor que el del intervalo 1.

Las diferencias en la cantidad y duración de actividad se muestran en las tablas 1 y 2.

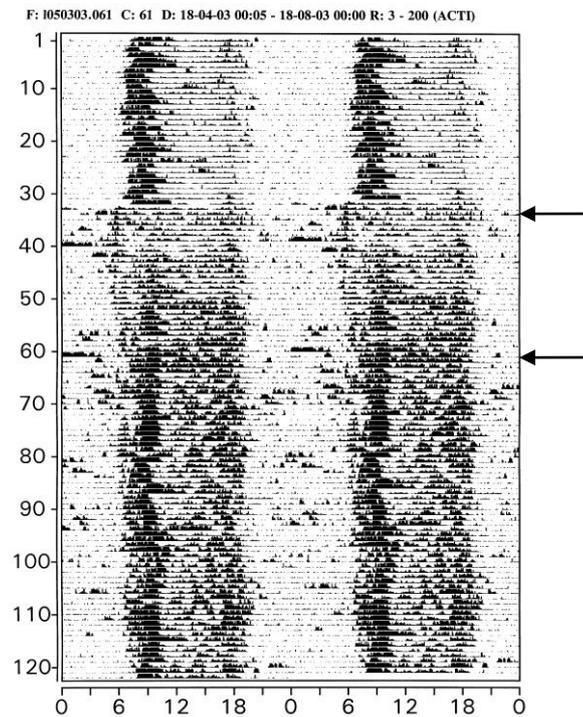


Figura 5. Actograma del registro de actividad de 120 días continuos correspondiente a Ca. El eje X corresponde a la hora, y el eje Y corresponde a los días. Las flechas indican los días en que se observan cambios en el patrón del ritmo de reposo-actividad.

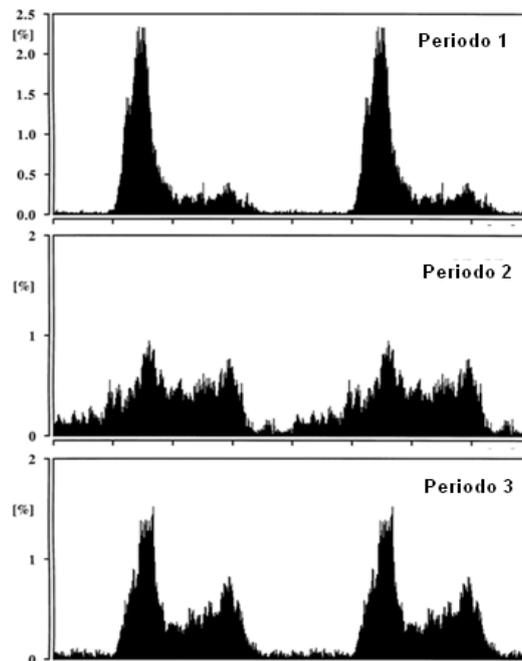


Figura 6. Histogramas – Patrón de actividad diaria de Ca en los 3 diferentes periodos.

Actividad	<i>t</i>	<i>p</i>
<i>Ca</i>		
Periodo 1 vs Periodo 2	7.913	0.000*
Periodo 1 vs Periodo 3	3.295	0.005*
Periodo 2 vs Periodo 3	-3.132	0.007*
Periodo 3 vs Ng	7.488	0.000*
<i>Ne</i>		
Periodo 1 vs Periodo 2	7.304	0.000*
Periodo 1 vs Periodo 3	5.92	0.000*
Periodo 2 vs Periodo 3	-1.277	0.223
Periodo 3 vs Ng	2.112	0.053

Tabla 1. Diferencias en la cantidad de actividad entre los 3 diferentes periodos y en comparación con el macho que ya se encontraba adaptado al encierro electrificado (Ng).

Actividad	<i>t</i>	<i>p</i>
<i>Ca</i>		
Periodo 1 vs Periodo 2	-11.275	0.000*
Periodo 1 vs Periodo 3	-5.712	0.000*
Periodo 2 vs Periodo 3	2.702	0.017*
Periodo 3 vs Ng	-1.580	0.137
<i>Ne</i>		
Periodo 1 vs Periodo 2	-6.197	0.000*
Periodo 1 vs Periodo 3	-1.372	0.192
Periodo 2 vs Periodo 3	3.863	0.002*
Periodo 3 vs Ng	-3.389	0.004*

Tabla 2. Diferencias en la duración de actividad entre los 3 diferentes periodos y en comparación con el macho que ya se encontraba adaptado al encierro electrificado (Ng).

Como se muestra en las tablas 1 y 2, las diferencias en la cantidad de actividad entre los tres periodos, para el caso de Ca resultaron significativas, mientras que en Ne, no se encontraron tales diferencias entre los periodos 2 y 3. En cuanto a las diferencias con respecto a Ng, sólo se encontró significancia entre Ne y Ng. Por otra parte, en cuanto a la duración de actividad, No se encontraron diferencias entre los periodos 1 y 3 para el caso de Ne, ni entre Ca y Ng, siendo significativas el resto de las comparaciones.

7.2. Gestación

En la hembra gestante (Ne) se encontraron diferencias significativas, antes y después del parto, en la hora de inicio de actividad. En los cortes de 46 días, el inicio de actividad se dio, en promedio, a las 6:22 horas antes del parto y después del parto a las 5:30 horas (figura 7). En los cortes de 32 días (Figura 8), el inicio de actividad se presentó, en promedio, a las 6:13 horas antes del parto y a las 5:37 horas del después del parto. Por último en los cortes de 16 días (Figura 9), el inicio de la actividad antes del parto se presentó a las 6:38 horas y a las 5:47 horas después del parto sin encontrarse diferencias significativas en este corte. En la tabla 3 se muestran las diferencias encontradas en cada uno de los parámetros del ritmo de reposo-actividad de Ne. La tabla 4 muestra las medias de cada uno de estos parámetros antes y después del parto.

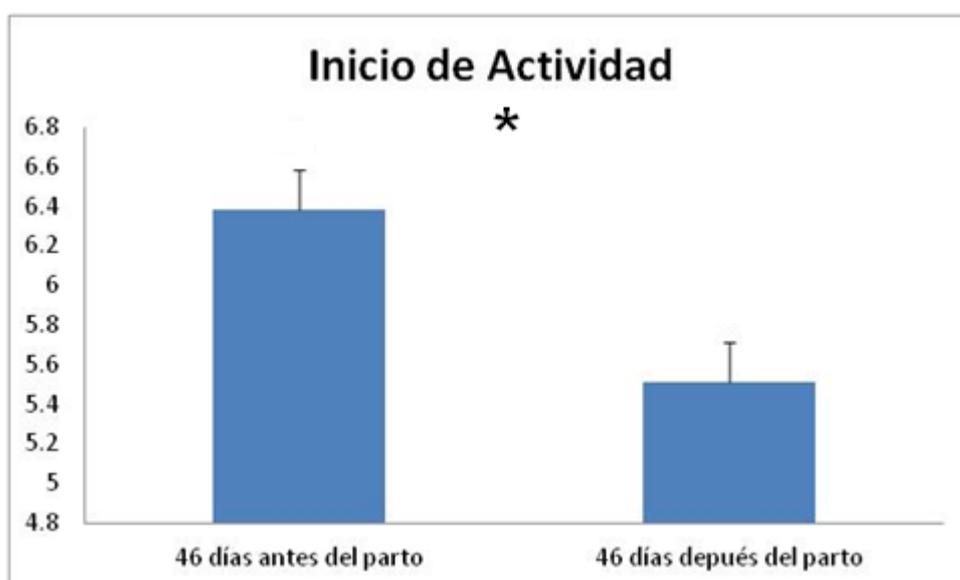


Figura 7. Diferencias en la hora de inicio de actividad de Ne 46 días antes vs. 46 días después del parto. $t=3.963$ y $p=0.001^*$.

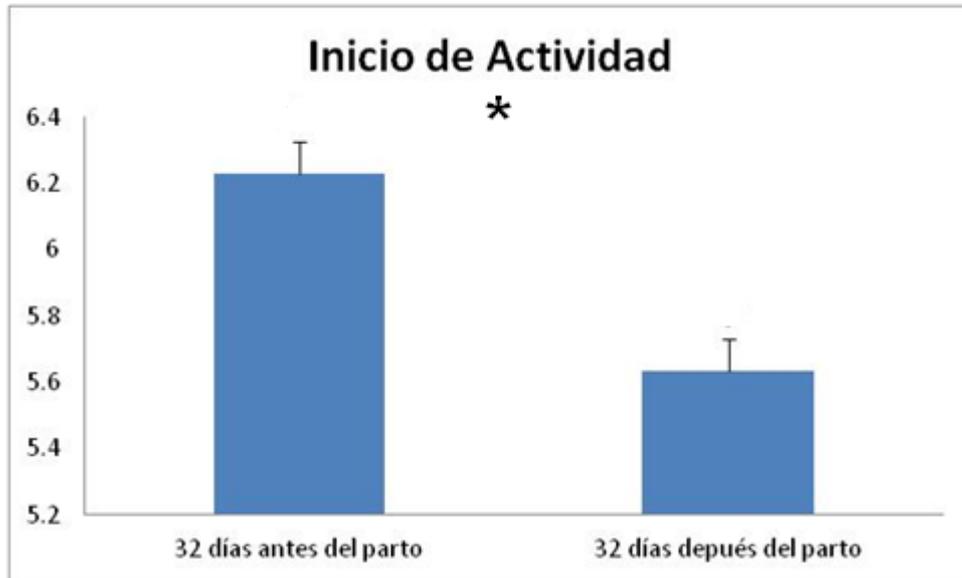


Figura 8. Diferencias en la hora de inicio de actividad de Ne 32 días antes vs. 32 días después del parto. $t=2.292$ y $p=0.037^*$.

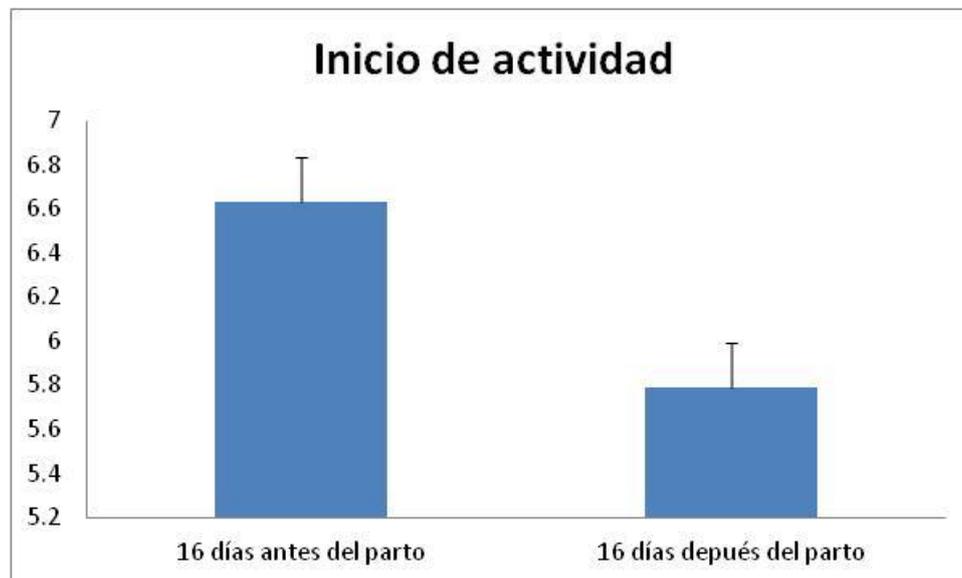


Figura 9. No se encontraron diferencias significativas en la hora de inicio de actividad de Ne 16 días antes vs. 16 días después del parto. $t=3.963$ y $p=0.051$.

	46 días		32 días		16 días	
	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>p</i>
Hora de inicio de actividad	3.963	0.001*	2.292	0.037*	3.963	0.051
Hora de pico matutino	0.219	0.828	-0.368	0.718	0.219	0.828
Porcentaje de actividad del pico matutino	1.73	0.098	0.168	0.869	1.73	0.098
Media de actividad del pico matutino	1.57	0.131	0.099	0.922	1.57	0.131
Hora de pico vespertino	-1.301	0.207	-1.81	0.09	-1.301	0.207
Porcentaje de actividad del pico vespertino	-0.054	0.957	-0.887	0.389	-0.54	0.957
Media de actividad del pico vespertino	-0.101	0.921	-1.144	0.27	-1.101	0.921
Término de actividad	0.312	0.758	1.754	0.1	0.312	0.758

Tabla 3. Diferencias encontradas en los parámetros del ritmo de reposo-actividad en Ne antes y después del parto.* Diferencias significativas con un valor de $p \leq 0.05$

	46 Días		32 Días		16 Días	
	Antes	Después	Antes	Después	Antes	Después
Hora de inicio de actividad	06:22	05:30	06:13	05:37	06:38	05:47
Hora de pico matutino	08:42	08:37	08:32	08:42	09:13	08:34
Porcentaje de actividad del pico matutino	3.53	2.95	3.65	3.61	3.94	3.83
Media de actividad del pico matutino	756.2	252.92	753.53	758.21	781.5	698.93
Hora de pico vespertino	16:40	17:02	16:33	17:10	16:45	17:17
Porcentaje de actividad del pico vespertino	2.87	2.89	3.26	3.47	3.44	3.61
Media de actividad del pico vespertino	389.96	401.33	641.61	733.68	637.5	664.125
Término de actividad	18:37	18:34	18:41	18:26	18:28	18:32

Tabla 4. Medias de los parámetros del ritmo de reposo-actividad de Ne antes y después del parto.

Para Pa, la hembra no gestante, el inicio de actividad presentó diferencias significativas únicamente entre los cortes de 46 días ($t=2.129$, $p=.045$), mostrándose, en promedio, a las 6:30 horas antes del parto y a las 5:58 horas después del parto. Sin embargo, también se encontró un aumento significativo en la media de actividad del pico de la mañana ($t=-2.986$, $p=0.007^*$), en la hora de término de actividad ($t=-2.1969$, $p=0.011^*$) y en la duración de actividad ($t=-2.606$, $p=0.016^*$).

7.3. Cambio en la hora en que se provee el alimento.

En cuanto al cambio en la hora en que se les provee alimento, se encontró que Ne presenta una tendencia a adelantar la hora de inicio de actividad ($t=2.181$, $p=0.057$), presentándose 33 minutos más temprano luego de ocurrido el cambio (figura 10) sin encontrarse diferencias significativas. Por otra parte, Pa presentó una disminución significativa en la media de actividad del pico vespertino ($t= 2.761$ $p=0.022$) (figura 11). Ambos casos se encontraron únicamente en los cortes de 22 días.

En las tabla 5 y 6 se muestran los valores de t y p del resto de los parámetros comparados. Con excepción de los 2 casos ya mencionados, no se encontraron diferencias significativas.

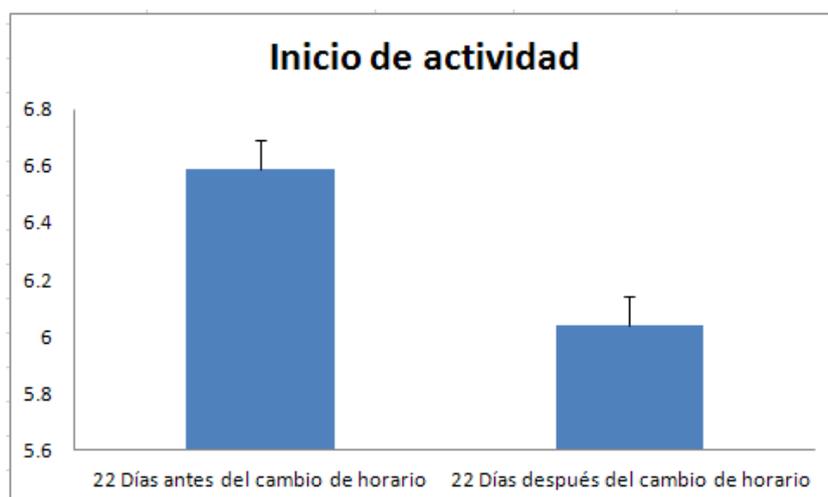


Figura 10. Diferencias en la hora de inicio de actividad de Ne 22 días antes vs. 22 días después del parto. $t=2.129$ y $p=0.057$.

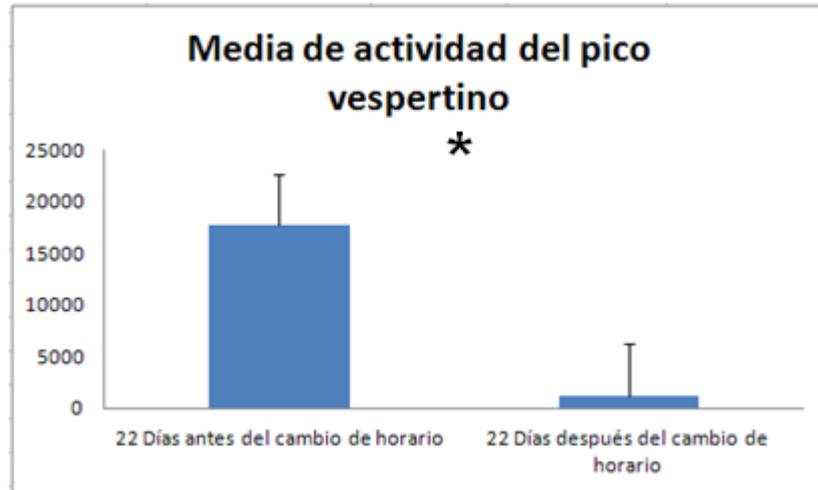


Figura 11. Diferencias en la media de actividad correspondiente al pico vespertino de Pa 22 días antes vs. 22 días después del parto. $t=2.761$ y $p=0.022^*$.

	22 Días		12 Días	
	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>p</i>
Hora de inicio de actividad	2.181	0.057	0.741	0.57
Hora de pico matutino	0.349	0.735	0.753	0.494
Porcentaje de actividad del pico matutino	-2.003	0.076	-1.730	0.159
Media de actividad del pico matutino	0.8	0.445	-1.444	0.222
Hora de pico vespertino	-0.728	0.485	-1.563	0.193
Porcentaje de actividad del pico vespertino	-1.339	0.213	1.166	0.309
Media de actividad del pico vespertino	-0.022	0.983	1.116	0.913
Término de actividad	0.000	1.0	-0.647	0.587

Tabla 5. Diferencias encontradas en los parámetros del ritmo de reposo-actividad de Ne antes y después del cambio en la hora en que se les provee alimento.

	22 Días		12 Días	
	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>p</i>
Hora de inicio de actividad	2.137	0.061	0.452	0.675
Hora de pico matutino	1.256	0.241	0.942	0.399
Porcentaje de actividad del pico matutino	0.262	0.799	-1.469	0.216
Media de actividad del pico matutino	1.205	0.259	1.114	0.328
Hora de pico vespertino	0.064	0.950	-1.046	0.354
Porcentaje de actividad del pico vespertino	1.439	0.184	0.081	0.940
Media de actividad del pico vespertino	2.761	0.022*	1.635	0.177
Término de actividad	-0.840	0.423	0.535	0.621

Tabla 6. Diferencias encontradas en los parámetros del ritmo de reposo-actividad de Pa antes y después del cambio en la hora en que se les provee alimento. *Diferencias significativas con una valor de $p \leq 0.05$.

8.4. Relación con factores astronómicos

No se encontró correlación entre el fotoperiodo y la duración de la actividad, sin embargo la hora de salida del sol se correlacionó con el inicio de actividad (Figura 12). Por otra parte, la hora en que se presenta el pico de actividad vespertino se correlacionó significativamente con la hora en que se pone el sol (Figura 13) y con la hora de término del crepúsculo vespertino (Figura 14). Ninguno de los factores geofísicos se correlacionó significativamente con el término de actividad.

En la tabla 7 se muestran los valores de rho y la significancia (p) resultado de la correlación bivariada de Spearman entre los parámetros del ritmo de reposo-actividad y los factores astronómicos.

	Salida del sol		Inicio crepúsculo matutino		Puesta del sol		Término del crepúsculo vespertino		Fotoperiodo	
	rho	p	rho	p	rho	p	rho	p	rho	p
Hora de inicio de actividad	0.351*	0.012*	0.27	0.058	-	-	-	-	-	-
Hora de pico matutino	-0.006	0.966	-0.121	0.402	-	-	-	-	-	-
Hora de pico vespertino	-	-	-	-	-0.453**	0.012**	-0.495**	0.000**	-	-
Término de actividad	-	-	-	-	-0.108	0.457	-0.082	0.573	-	-
Duración de actividad	-	-	-	-	-	-	-	-	-0.053	0.713

Tabla 7. Correlación entre parámetros del ritmo de reposo-actividad y factores astronómicos.* La correlación es significativa al nivel 0.05. **La correlación es significativa con un valor de $p \leq 0.01$.

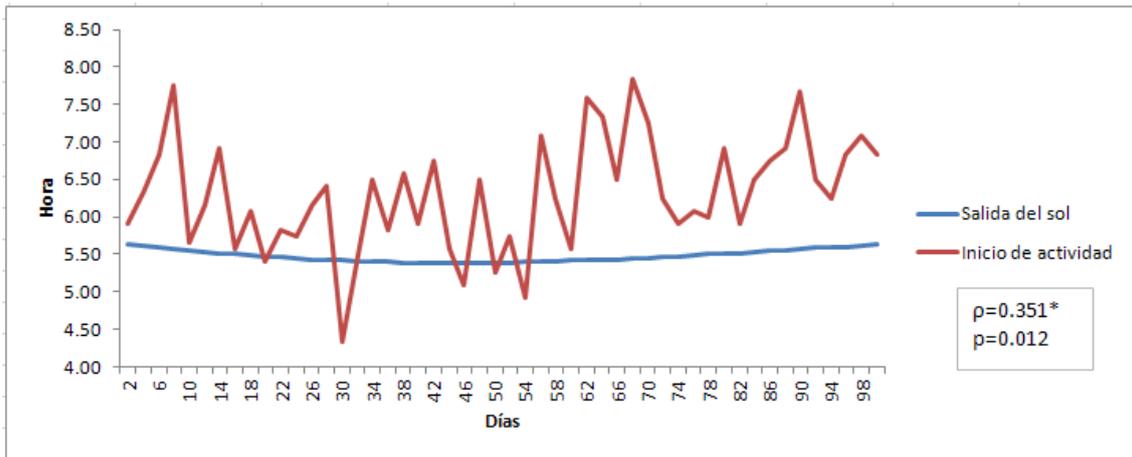


Figura 12. Correlación entre la hora de salida del sol y la hora de inicio de actividad.

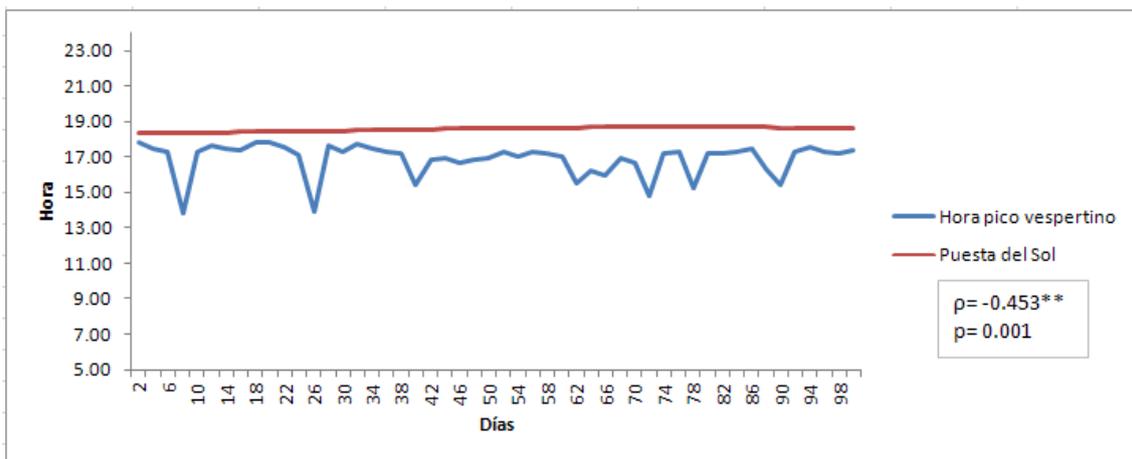


Figura 13. Correlación entre la hora del pico de actividad vespertino y la hora de puesta del sol.

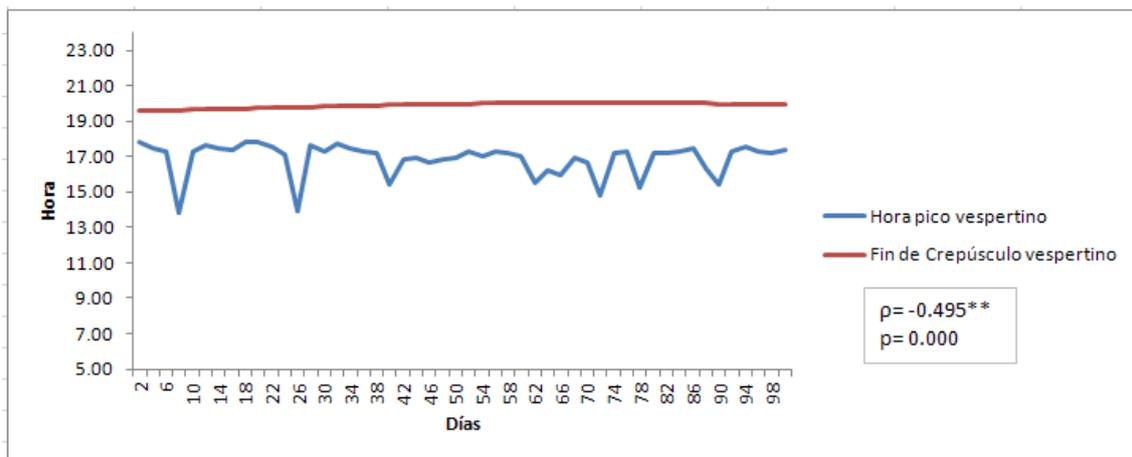


Figura 14. Correlación entre la hora del pico de actividad vespertino y el término del crepúsculo vespertino.

7.5. Diferencias entre individuos

En cuanto a las diferencias entre individuos, se encontró que tanto el inicio como el término de actividad de los tres individuos se correlacionan significativamente (tablas 10 y 11), además en la figura 15, se puede observar con detalle la similitud entre los patrones de actividad de las dos hembras registradas.

En los picos de actividad, se encontró que la hora en que se presenta el pico de actividad matutino y las medias de actividad de los picos matutino y vespertino se correlacionan significativamente entre los tres individuos. En las tablas 8 y 9 se muestran los valores de rho y p respectivamente, encontrados entre los picos de actividad de los tres individuos registrados.

	Pa		Ne		Ca	
	Ne	Ca	Pa	Ca	Pa	Ne
Hora del pico de la mañana	1.02*	0.52	-1.02*	-0.5	-0.52	0.5
Porcentaje del pico de la mañana	-0.18	-397.23*	0.18	-397.04*	397.23*	397.04*
Media del pico de la mañana	-272.85*	482.87*	272.85*	755.73*	-482.87*	-755.73*
Hora del pico de la tarde	0.1	-0.14	-0.1	-0.24	0.145	0.24
Porcentaje del pico de la tarde	0.418	-382.66*	-0.41	-383.08*	382.66*	383.08*
Media del pico de la tarde	-193.68*	519.94*	193.68*	713.63*	-519.94*	-713.63*

Tabla 8. Valores de rho. Diferencia de medias en los parámetros correspondientes a los picos de actividad matutino y vespertino, entre tres individuos de *A. geoffroyi* mantenidos en el encierro electricado. * Las diferencias son significativas al nivel $p \leq 0.05$.

	Pa		Ne		Ca	
	Ne	Ca	Pa	Ca	Pa	Ne
Hora del pico de la mañana	0.007*	0.260	0.007*	0.284	0.260	0.284
Porcentaje del pico de la mañana	1	0.000*	1	0.000*	0.000*	0.000*
Media del pico de la mañana	0.000*	0.000*	0.000*	0.000*	0.000*	0.000*
Hora del pico de la tarde	0.910	0.820	0.910	0.568	0.820	0.568
Porcentaje del pico de la tarde	0.999	0.000*	0.999	0.000*	0.000*	0.000*
Media del pico de la tarde	0.000*	0.000*	0.000*	0.000*	0.000*	0.000*

Tabla 9. Valores de p. Diferencia de medias en los parámetros correspondientes a los picos de actividad matutino y vespertino, entre tres individuos de *A. geoffroyi* mantenidos en el encierro electrificado. * Las diferencias son significativas al nivel $p \leq 0.05$.

	Pa		Ne		Ca	
	Ne	Ca	Pa	Ca	Pa	Ne
Inicio de Actividad	0.71**	0.79**	0.71**	0.68**	0.79**	0.68**
Término de actividad	0.37**	0.64**	0.37**	0.45**	0.64**	0.45**

Tabla 10. Valores de rho. Diferencia de medias en la hora de inicio y término de actividad, entre tres individuos de *A. geoffroyi* mantenidos en el encierro electrificado. **Las diferencias son significativas al nivel $p \leq 0.01$.

	Pa		Ne		Ca	
	Ne	Ca	Pa	Ca	Pa	Ne
Inicio de Actividad	0.00**	0.00**	0.00**	0.00**	0.000**	0.00**
Término de actividad	0.001**	0.00**	0.001**	0.001**	0.000**	0.001**

Tabla 11. Valores de p. Diferencia de medias en la hora de inicio y término de actividad, entre tres individuos de *A. geoffroyi* mantenidos en el encierro electrificado. **Las diferencias son significativas al nivel $p \leq 0.01$.

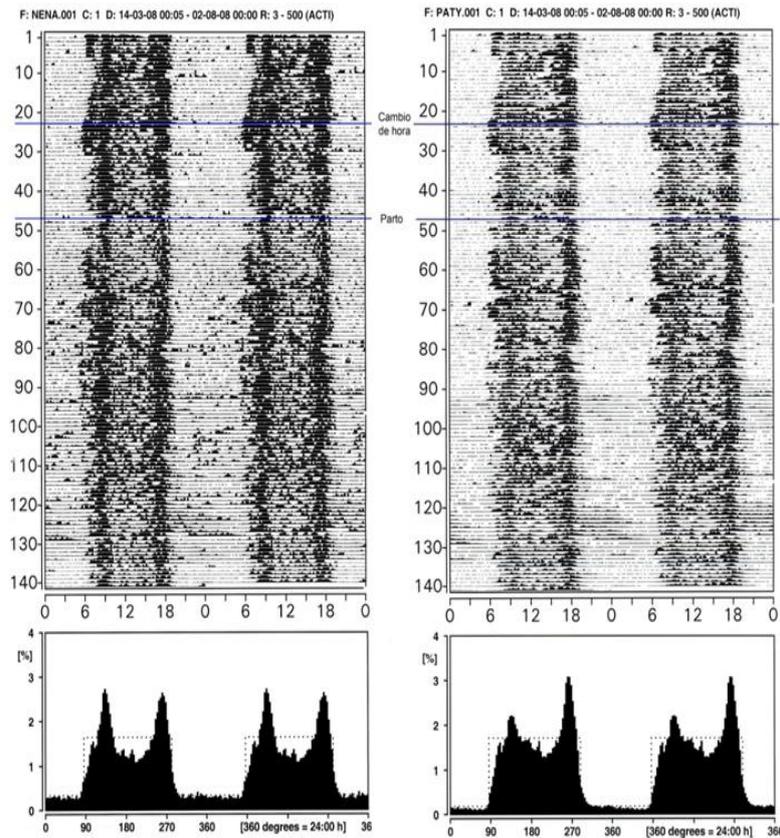


Figura 15. En la parte superior se muestran los actogramas correspondientes al ritmo de reposo-actividad de dos hembras: Ne (la hembra gestante) a la derecha, y Pa a la izquierda. Las líneas que cortan de manera horizontal indican las fechas de cambio en la hora en que se provee alimento y el día en que ocurrió el parto. Abajo se muestran los patrones de actividad bimodal, promediados del periodo total de actividad, correspondiendo el diagrama de la izquierda a Ne y el de la derecha a Pa.

8. Discusión

8.1. Cambio de hábitat

En el presente trabajo se evidencía la plasticidad del sistema circadiano de *A. geoffroyi*, el cual puede cambiar súbitamente en función de variaciones abruptas en el ambiente. Con base en los resultados, es posible pensar que la desincronización observada en el ritmo de reposo-actividad luego del cambio de hábitat, se deba principalmente, a un proceso de reconocimiento y exploración del nuevo hábitat, lo cual ya ha sido reportado anteriormente por Marín-Martín (2006), quién encontró un incremento en las conductas de exploración del medio en un grupo de *Macaca mulatta* luego de ser trasladados a una nueva condición de cautiverio, es así, que durante el periodo 2, que corresponde al periodo de tiempo inmediato al cambio de hábitat, se observa un cambio abrupto en el patrón de actividad, el cual, se regulariza de manera gradual, probablemente a medida que los individuos se familiarizan con su nuevo entorno, para dar lugar a una nueva organización en el patrón de actividad diario, que a su vez podría estar dado en función a los nuevos recursos.

Además, el estrés generado por la manipulación y el traslado de los individuos al nuevo hábitat, podría también ser un factor relacionado con la “desincronización” observada durante el periodo 2. De acuerdo con Torres-Farfan *et al.* (2007) en *Cebus apella*, la concentración de cortisol, hormona frecuentemente utilizada para medir el estrés, presenta su mayor concentración por la mañana y está directamente relacionada con la hora de inicio de actividad, así, es probable que los individuos aquí estudiados hayan sufrido alteraciones en sus concentraciones de cortisol debido al estrés generado por

la manipulación y el cambio de hábitat, situación que además pudo haber tenido implicaciones en el ritmo de reposo-actividad. Sin embargo, es necesario obtener medidas fisiológicas, específicamente de cortisol, para comprobar dicho supuesto.

Debe mencionarse que incluso cuando se presentaron alteraciones en el patrón de actividad, la tendencia de actividad bimodal de los organismos se mantuvo durante los 3 periodos, lo cual podría indicar que dicho patrón constituye un estrategia para la optimización del gasto energético, tal como se ha asumido en otros estudios (Baldellou y Adan, 2003; Erkert, 2003).

8.2. Gestación

Con excepción de la hora de inicio de actividad, todos los parámetros del ritmo de reposo-actividad se mantuvieron constantes luego del parto. Se sabe que en la mayoría de mamíferos la madre se mantiene estrechamente en contacto con sus crías para asegurar su supervivencia y fomentar un desarrollo adecuado, de esta manera, las crías sincronizan sus ritmos biológicos con los de la madre, incluso desde antes de nacer, para un posterior acoplamiento adecuado con el medio (Reppert *et al.*, 1984; Rawashdeh y Dubocivich, 2009). Así, al ser el ritmo de reposo-actividad de la madre indispensable para el desarrollo del ritmo de la cría, es de vital importancia que éste se mantenga para asegurar el adecuamiento de la cría a su entorno.

El adelanto en el inicio de actividad después del parto, podría ser debido a que las hembras con crías tienen una mayor demanda energética que hembras sin crías, por lo que el tiempo dedicado a la búsqueda de alimento debe incrementarse (Cancelliere, 2012), así, el adelanto en el inicio de la actividad

después del parto puede ser atribuido a un periodo de tiempo en el que la nueva madre toma ventaja del periodo de inactividad de sus conspecíficos para conseguir el alimento extra que necesita como consecuencia de sus nuevas demandas energéticas.

Por otra parte, la vulnerabilidad de la cría da lugar a un mayor riesgo de ataques por parte de conspecíficos, por lo que se requiere un incremento en la vigilia por parte de la madre (Treves, *et al.* 2003), aunque las agresiones intragrupos no son comunes en las dinámicas sociales del mono araña, estas llegan a presentarse generalmente cuando subgrupos se fusionan (Aureli y Schaffner, 2007), por lo que al encontrarse la hembra estudiada en condiciones de cautiverio con un grupo reducido de conspecíficos, es poco probable que el adelanto en el inicio de la actividad se explique por esto.

Además, es posible que las alteraciones en la conducta de la madre estén también influenciadas por la conducta de la cría, aunque este supuesto tendría que ser comprobado mediante observación directa.

En cuanto a las variaciones en la hembra no gestante, los resultados aquí obtenidos no son suficientemente consistentes como para atribuir variaciones interindividuales debidas a la llegada de una nueva cría.

8.3. Cambio de horario en que se provee el alimento

A diferencia de la correlación reportada por Muñoz-Delgado *et al.* (2004) entre la hora en que se provee el alimento y la hora en que se presenta el pico de actividad matutino, en este caso el pico de actividad matutino, que se esperaba cambiara en función a la hora en que se provee alimento, no presentó diferencias luego del cambio de horario. Esta disimilitud en los resultados

podría ser explicada por las diferencias en las condiciones de cautiverio, ya que el trabajo realizado por Muñoz-Delgado *et al.* (2004) se llevó a cabo en una jaula (la misma descrita para este trabajo), mientras que este estudio se realizó en un encierro electrificado, el cual, no sólo proporciona un mayor espacio, sino también permite una mayor gama de actividades así como el acceso a posibles fuentes de alimento durante todo el día, por lo que la alimentación programada no es un factor determinante para el ritmo de reposo-actividad, además, como se explicará más adelante, la hora en que se presenta el pico de actividad matutino podría estar determinada por diferentes factores astronómicos.

Por otra parte, se encontraron diferencias en el inicio de actividad de Ne y en la media de actividad del pico vespertino de Pa, en el primer caso, se trata de una hembra que se encontraba en estado gestante, y los 22 días registrados después del cambio de horario, corresponden a los últimos 22 días antes de la fecha de parto, así, como ya se discutió anteriormente, esta diferencia podría ser un adelanto gradual en el inicio de actividad relacionada con los requerimientos energéticos del estado gestante (Cancelliere, 2012), siendo la hora en que se provee alimento únicamente un agente enmascarador.

8.4. Correlación con factores astronómicos

A diferencia de lo que se esperaba, la duración de la actividad no se correlacionó con el fotoperiodo, sin embargo, como Muñoz-Delgado *et al.* (2004) reportaron anteriormente, la hora de salida del sol, es un factor determinante para el inicio de actividad y la hora en que se presenta el pico de actividad matutino. Además, a diferencia de lo que se esperaba, encontramos que la puesta de sol y el crepúsculo vespertino están más relacionados con el pico de actividad vespertino que con el fin de actividad. Esto parece concordar

con lo propuesto por Pittendrigh (1981), quien señala que la presencia de un patrón de actividad bimodal es el resultado de un sistema circadiano dual conformado por dos osciladores, uno matutino y uno vespertino, sincronizados de manera independiente por diferentes señales ambientales, así, la salida del sol, sincroniza el pico de actividad matutino, y la puesta del sol, el pico de actividad vespertino.

En cuanto al término de actividad, no se encontró correlación con ninguno de los factores astronómicos, lo que podría ser debido a que, como reporta Muñoz-Delgado (2004), el fin del periodo de actividad además de estar relacionado con el ciclo de luz-oscuridad, es también influenciado por diferentes factores climáticos como nubosidad y temperatura, lo que nos lleva a pensar que el término de actividad podría estar, entre otros factores, relacionado con la termorregulación.

8.5. Diferencias entre individuos

La correlación encontrada en el inicio y término de actividad, posiblemente se deba a una sincronización social. En diferentes especies de primates como *Callithrix jacchus* (Wechselberg, 1994) y *Macaca mulatta* (Yellon y Hauty, 1971) se ha demostrado que los ritmos circadianos pueden ser sincronizados por señales sociales. Además es probable que la hora de término de actividad, que no se correlacionó con ningún factor astronómico, esté fuertemente influenciada por interacciones sociales.

Por otro lado, se encontró una correlación significativa entre los tres individuos, en la hora en que se presenta el pico de actividad matutino, el cual está asociado con la alimentación (Muñoz-Delgado *et al.*, 2004), y de acuerdo con

Rholes (1971) esta conducta está sincronizada de manera social en primates, esto podría ser interpretado como una estrategia que se ha mantenido en especies sociales para una distribución más equitativa de los recursos.

Otro aspecto relacionado con la sincronización social en primates, son las relaciones parentales (Chance *et al.*, 1977), cuya importancia ha sido recalcada, especialmente en relaciones madre-hijo, siendo este el caso de Ne y Pa, aunque dadas las similitudes encontradas entre los tres individuos, es difícil discernir si, en este caso, es posible atribuir los resultados a este tipo de relación.

Curiosamente, la hora en que se presenta el pico de actividad vespertino, que generalmente se asocia con interacciones sociales, no se correlacionó significativamente entre ninguno de los tres individuos, desafortunadamente no se tiene una explicación plausible para este hecho, aunque se podría especular sobre las diferencias interindividuales como una posible explicación, situación que ya ha sido discutida anteriormente por Muñoz-Delgado *et al.* (2005), quien menciona que algunas diferencias en el ritmo de reposo-actividad de *A. geoffroyi* podrían ser atribuidas a diferencias entre sexos o, en el caso de las hembras al ciclo menstrual.

9. Conclusiones y perspectivas

Se corroboró la diurnalidad y el patrón de actividad bimodal de *Ateles geoffroyi*, así como la plasticidad del ritmo circadiano de reposo-actividad, el cual, está influenciado por factores exógenos tan diversos como el ciclo diario de luz-oscuridad, interacciones sociales, disponibilidad de alimento y las condiciones del hábitat, presentando también variaciones debidas a fenómenos endógenos, como es el caso del estado gestante aquí expuesto.

Los resultados indican que *A. geoffroyi* ajusta su patrón de actividad a las condiciones del hábitat y a la disponibilidad de alimento, que el inicio y los picos de actividad están fuertemente influenciados por factores astronómicos, mientras que el término de actividad se asocia en mayor medida con interacciones sociales.

En cuanto al estado gestante, se encontró que el ritmo de reposo-actividad permanece constante en la mayoría de sus parámetros, con excepción del adelanto en la hora de inicio de actividad, el cual se interpreta como la respuesta a las nuevas demandas energéticas que debe afrontar la hembra tras el nacimiento de su cría.

Quedan aún muchas preguntas por resolver, ¿Son algunos factores más importantes que otros para la sincronización del ritmo de reposo-actividad? ¿Cuánto tiempo permanecen constantes las diferencias y correlaciones encontradas en este estudio? ¿Es el *A. geoffroyi* capaz de seleccionar un sincronizador, tomando en cuenta todas las variables ambientales a las que está sometido? Para dar respuesta a todas estas incógnitas, se requiere de meticulosos diseños experimentales, sin embargo aún existen muchas

limitantes, metódicas en general. En este caso, hubiese sido ideal registrar la actividad de un mayor número de individuos, para obtener resultados más consistentes, sin embargo por motivos económicos, de logística y propios del trabajo con la especie, no fue posible.

Se sugiere, de acuerdo a los objetivos perseguidos, una mejor planeación del diseño experimental, es decir tener un mayor control sobre los factores ambientales, o, de trabajar en condiciones naturales o seminaturales tener registro y estar al tanto de ellos; registrar, en la medida de lo posible, la actividad de un mayor número de individuos, así como la toma de datos fisiológicos, los cuales proporcionaría pistas muy importantes para el estudio de los ritmos biológicos.

El presente trabajo proporciona un panorama sobre la manera en que los organismos interactúan con el ambiente desde el punto de vista de la cronobiología. Es así que se exhorta a realizar más estudios sobre el tema, no sólo en primates, sino en cualquier clase de organismos. Los estudios de Cronobiología en la Facultad de Estudios Superiores Iztacala son prácticamente nulos, aún cuando esta disciplina es fundamental para comprender la manera en que los organismos interactúan y se adaptan a su ambiente. Por lo que se espera que el presente trabajo sirva de apoyo en la implementación de esta línea de investigación dentro de la Facultad.

Literatura citada

- Aguilar-Robledo R, Guadarrama P, Mercado C, Chávez JL. 2004. El núcleo supraquiasmático y la glándula pineal en la regulación de los ritmos circadianos en roedores. En: Velázquez-Moctezuma J (ed.) Temas selectos de neurociencias III. UAM pp 321-329.
- Alberts HE, Lydic R, Gander PH, Moore-Ede MC. 1984. Role of Suprachiasmatic nuclei in the circadian timing system of squirrel monkey. I. The generation of rhythmicity. *Brain Research*. 300:275-84.
- Arditi SI. 1922. Variaciones estacionales en la actividad y dieta de *Aotus azarae* y *Alouatta caraya* en Formosa, Argentina. *Boletín Primatológico Latinoamericano*. 3:11-30.
- Ardura J, Revilla, MA, Andrés JM, Aldana J, Villamañan I. 1994. Bases conceptuales de la cronobiología y aplicaciones clínicas. *Boletín de pediatría* 135(15):89-97.
- Aschoff J (ed).1981. Handbook of behavioral neurobiology, Vol. 4, New York, Plenum Press.
- Aschoff J. 1960. Exogenous and endogenous components in circadian rhythms. Cold spring harbor symposia in quantitative biology. 25:11-28.
- Aschoff J.1981. Freerunning and entrained circadian rhythms. En: Aschoff J (ed.) Handbook of behavioral neurobiology, vol 4. Biological rhythms. Plenum, New York pp 57-80.
- Aureli F, Schanffner CM. 2007. Aggression and conflict management at fusion in spider monkeys. *Biology Letters* 3(2):147-149.
- Baldellou M, Adan A. 1988. Diurnal and seasonal variations in vervet monkeys' activity. *Psychological Reports*. 83:675-685.
- Bowen RA. 1980. The behaviour of three hand-reared lowland gorillas, *Gorilla g. gorilla*, with emphasis on the response to a change in accommodation. *Dodo*. 17:63-79.
- Campbell CJ, Shideler SE, Todd HE, Lasley BL. 2001. Fecal analysis of ovarian cycles in female black-handed spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *American Journal of Primatology*. 54:79-89.
- Cancelliere E. 2012. Behavioural Changes in Parenting Female Mantled Howler Monkeys (*Allouatta palliate*). *Totem: The University of Western Ontario Journal of Anthropology*. 20(1): Art. 8.
- Castellanos HG, Chanin P. 1996. Seasonal differences in food choice and patch preference of long-haired spider monkeys (*Ateles belzebuth*). En: Norconk MA, Rosenberger AL, Garber PA (eds.) Adaptive Radiations of Neotropical Primates. New York: Plenum Press. pp. 451-466.

- Ceballos G, Oliva G. 2005. Los mamíferos silvestres de México. Fondo de Cultura Económica. México, D. F.
- Cerda-Molina AL, Hernández-López L, ChaviraRamírez R, Cardenas M, Mondragon-Ceballos R. 2009. Seasonality of LH, Testosterone and Sperm Parameters in Spider Monkey (*Ateles geoffroyi*). American Journal of Primatology. 71:427-431.
- Chamove A, Rohrhuber B. 1989. Moving callitrichid monkeys from cages to outside areas. Zoo Biology. 8:151-163.
- Chance MRA, Jones E, Shostak S. 1977. Factors influencing nursing in *Macaca fascicularis*. Folia Primatologica. 27:28-40
- Chang TR, Forthman DL, Maple TL. 1999. Comparison of confined mandrill (*Mandrillus sphinx*) behavior in traditional and “ecologically representative” exhibits. Zoo Biology. 18:163-176.
- Chapman CA. 1995. Primate seed dispersal: coevolution and conservation implications. Evolutionary Anthropology. 4:74-82.
- Chapman C. 1998. Flexibility in diets of three species of Costa Rican primates. Folia Primatologica. 49:90–105.
- Chapman CA, Chapman L J. 1990. Reproductive biology of captive and free-ranging spider monkeys. Zoo Biology. 9:1-9.
- Chapman CA, Chapman LJ. 1991. The Foraging Itinerary of Spider Monkeys: When to Eat Leaves?. Folia Primatologica. 56:162-166.
- Chapman CA, Wrangham RW, Chapman L J. 1995. Ecological constraints on group size: an analysis of spider monkey and chimpanzee subgroups. Behavioral Ecology and Sociobiology. 36:59-70.
- Clarke AS, Juno CJ, Maple TL. 1982. Behavioral effects of a change in the physical environment: a pilot study of captive chimpanzees. Zoo Biology. 1:371-380.
- Colburn TR, Smitm SB, Guarini JJ, Simmons NN. 1976. An ambulatory activity monitor with solid state memory. Instrument Society of America. 117-22.
- Costa MSMO,Moreira LF, Alones V, Lu J, Santee UR, Cavalcante JS, Moraes PRA, Britto LRG, Menaker M. 1998. Characterization of the circadian system of monkey (*Callithrix jacchus*):Immunohistochemical analysis and retinal projections. Biological Rhytm Research. 29:510-520.
- Curtis DJ, Zaramody A, Martin RD. 1999. Cathemeral activity in the mongoose lemur, *Eulemur mongoz*. American Journal of Primatology. 47:279-298.
- Daan S, Merrow M, Roenneberg T. 2002. External time – Internal time. Journal of Biological Rhythms 17(2):107-109.

- Dew JL. 2005. Foraging, food choice and food processing by sympatric ripe-fruit specialists: *Lagothrix lagotricha poepigii* and *Ateles belzebuth belzebuth*. *International Journal of Primatology*. 26:1107-1135.
- Di Fiore A. 2004. Diet and feeding ecology of woolly monkeys in a western Amazonian rainforest. *International Journal of Primatology*. 24:767-801.
- Di Fiore A, Campbell CJ. 2007. The atelines: variation in ecology, behavior, and social organization. En: Campbell CJ, Fuentes AF, MacKinnon KC, Panger M, Bearder S (eds.). *Primates in Perspective*. New York: Oxford University Press. pp.155-185.
- Di Fiore A, Link A, Dew JL. 2008. Diets of wild spider monkey. En: Christina J. Campbell (ed.). *Spider Monkeys Behavior, Ecology and Evolution of the Genus Ateles*. Cambridge. pp 81-137.
- Donati G, Lunardini A, Kappeler PM. 1999. Cathemeral activity of red-fronted brown lemurs (*Eulemur fulvus rufus*) in the Kirindy Forest/CFPF. En: Rakotosamimanana B, Rasamimanana H, Ganzhorn JU, Goodman SM, (eds). *New directions in lemur studies*. New York: Plenum Press. pp 119-137.
- Donati G, Lunardi A, Kappeler PM, Borgognini TSM. 2001. Nocturnal activity in the cathemeral red-fronted lemur (*Eulemur fulvus rufus*), with observations during a lunar eclipse. *American Journal of Primatology*. 53:69-78.
- Dörrscheidt GJ, Beck L. 1975. Advanced methods for evaluating characteristic parameters (τ , α , ρ) of circadian rhythms. *Journal Of Mathematical Biology*. 2:107-121.
- Dubokovich M. 1988. Pharmacology and function of melatonin receptor. *Federation of American Societies For Experimental Biology* 2:2765-2773.
- Ducsay CA, Yellon SM. 1991. Photoperiod regulation of uterine activity and melatonin rhythms in the pregnant rhesus macaque. *Biology Of Reproduction*. 44:967-974.
- Eisenberg JF. 1973. Reproduction in two species of spider monkeys, *Ateles fusciceps* and *Ateles geoffroyi*. *Journal of Mammalogy*. 54: 955-957.
- Erkert HG. 1974. Der einfluß des mondlichtes auf die aktivitätsperiodik nachtaktiver säugetiere. *Oecologia*. 14:269-287.
- Erkert HG. 1976. Beleuchtungsabhängiges aktivitätsoptimum bei nachtaffen (*Aotus trivirgatus*). *Folia Primatologica*. 25:186-192.
- Erkert HG. 2003. Chronobiological aspects of primates research, in: J.M. Setchell, D.J. Curtis (Eds.), *Field and Laboratory Methods In Primatology*, Cambridge, UK, Cambridge University Press, pp 252-270.

- Erkert HG. 2008. Diurnality and nocturnality in nonhuman primates: comparative chronobiological studies in laboratory and nature. *Biological Rhythm Research*. 39(3):229-267.
- Erkert HG. 2008. Diurnality and nocturnality in nonhuman primates: comparative chronobiological studies in laboratory and nature. *Biological Rhythm Research*. 39:229-267.
- Erkert HG. 2011. Cronobiological aspects of primate research. En Setchell JM, Curtis DJ, (eds). *Field and Laboratory Methods in Primatology*. Cambridge University Press. pp 119-138.
- Erkert GH, Nagel B, Stephani I. 1986 Light and social effects on the free-running circadian activity rhythm in common marmosets (*Callithrix jacchu; Primatess*): social masking, pseudo-splitting, and relative coordination. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 18:443-452.
- Erkert HG, Kappeler PM. 2004. Arrived in the light: diel and seasonal activity patterns in wild *verreaux's sifakas* (*Propithecus v. verreauxi*; Primates: Indriidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 57:174-186.
- Erkert HG, Nagel B, Stephani I. 1986. Light and social effects on the free-running circadian activity rhythm in common marmosets (*Callithrix jacchus*; Primates): social masking, pseudo-splitting, and relative coordination. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 18:443-452.
- Erkert HG, Schardt U. 1991. Social entrainment of circadian activity rhythms in common marmosets, *Callithrix j. jacchus* (Primates). *Ethology*. 87:189-202.
- Feldman R. 2007. Parent-infant synchrony and the construction of shared timing; physiological precursors, developmental outcomes, and risk conditions. *Journal Of Child Psychology and Psychiatry*. 48(3-4):329-354.
- 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.
- Fernandez-Duque E, Erkert HG. 2006. Cathemerality and lunar periodicity of activity rhythms in owl monkeys of the Argentinian Chaco. *Folia Primatologica*. 77:123-138.
- Ford SE, Davis L. 1992. Systematics and body size: implications for feeding adaptations in NewWorld monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*. 88: 415-468.
- Ford SE. 1994. Evolution of sexual dimorphism in body weight in platyrrhines. *American Journal of Primatology*. 34: 221-244.
- Goerke B, Fleming L, Creel M. 1987. Behavioral changes of a juvenile gorilla after a transfer to a more naturalistic environment. *Zoo Biology*. 6:283-295.

- Golombek D. 2002. Cronobiología: la máquina del tiempo. En: Golombek D (ed.). Cronobiología humana: ritmos y relojes biológicos en la salud y en la enfermedad. Universidad Nacional de Quilmes. pp 21-31.
- González-Zamora A, Arroyo-Rodríguez V, Chaves OM, Sánchez-López S, Aureli F, Stoner KE. 2011. Influence of Climatic Variables, Forest Type, and Condition on Activity Patterns of Geoffroy's Spider Monkeys Throughout Mesoamerica. *American Journal of Primatology*. 73:1189-1198.
- Griffiths RA. 1986. Natural environmental rhythms of behavior-a perspective. *Cronobiology International* 3(4):247-253.
- Guevara MA, Ramos J, Hernández-González M, Zarabozo D, Corsi-Cabrera M. 2003. POTENCOR: a program to calculate power and correlation spectra of EEG signals. *Computer Methods and Programs In Biomedicine*. 72:241-250.
- Halle S, Stenseth NC (eds). 2000. Activity patterns in small mammals: an ecological approach. *Ecological Studies* N° 141, Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York.
- Hannibal J. 2002. Neurotransmitters of the retinohypothalamic tract. *Cell Tissue Research* 309: 73-88.
- Hernández-López L, Parra GC, Cerda-Molina AL. Sperm quality differences between the rainy and the dry season in captive black-handed spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *American Journal of Primatology*. 57(1):35-42.
- Honneibier MBOM, Nathnielsz PW. 1994. Primate partuition and the role of the maternal circadian system. *European Journal Of Obstetrics & Gynecology And Reproductive Biology*. 55(30)193-203.
- Jędrzejewski W, Schmidt K, Theuerkauf J, Jędrzejewska B, Okarma H. 2001. Daily movements and territory use by radio-collared wolves (*Canis lupus*) in Białowieża Primeval Forest in Poland. *Canadian Journal of Zoology* 79:1993-2004.
- Kalmus H. 1935. Periodizität und Autochronie (=Ideochronie) als zeitreglende Eigenschaften des Organismus. *Biología Generalis*. 11:93-14.
- Kappeler PM, Erkert HG. 2003. On the move around the clock: correlates and determinants of cathemeral activity in wild redfronted lemurs (*Eulemur fulvus rufus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 54:359-369.
- Kenney C, Novak MF, Sackett GP. 2005. Maternal and fetal circadian rhythms during late gestation in pigtailed macaques (*Macaca nemestrina*). *American Journal of Primatology*. 66(Suppl 1):159-160.
- Kinzey WG. 1997. Synopsis of NewWorld primates (16 genera). En: Kinzey WG (ed.). *New World Primates: Ecology, Evolution, and Behavior*. New York: Aldine de Gruyter, pp. 169-324.

- Klein DC, Moore RY, Reppert SM. 1991. Suprachiasmatic nucleus. The mind's clock. Oxford University Press.
- Leloup JCH, Goldbeter A. 2003. Toward a detailed computational model for the mammalian circadian clock. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100:7051-7056.
- Lemos DR, Downs JL, Urbanski HF. 2006. Twenty-four-hour rhythmic gene expression in the rhesus macaque adrenal gland. *Molecular Endocrinology*. 20:1164-1176.
- LeSauter J, Silver R. 1999. Localization of suprachiasmatic nucleus subregion regulating locomotor rhythmicity. *The Journal of Neuroscience* 19(13):5574-5585.
- Link A, Palma AC, Velez A, de Luna AG. 2006. Costs of twins in free-ranging white-bellied spider monkeys (*Ateles belzebuth belzebuth*) at Tinigua National Park, Colombia. *Primates*. 47(2):131-139.
- Little KA, Sommer V. 2002. Change of enclosure in langur monkeys; implications for the evaluation of environmental enrichment. *Zoo Biology*. 21:549-559.
- Longo LD, Yellon SM. 1988. Biological timekeeping during pregnancy and the role of circadian rhythms in parturition. In: Kunzel W, Jensen A (eds.), *Endocrine Control of the Fetus*. Berlin-Heidelberg: Springer. Verlag, pp 173-192.
- Marín-Martín C. 2006. Estudio conductual y fisiológico de las conductas agnósticas tras el traslado de seis grupos de monos rhesus. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid. Madrid España.
- Martin RD. 1990. *Primate origins and evolution*. London: Chapman and Hall.
- Matsuda I, Izawa K. 2008. Predation of wild spider monkeys at La Macarena, Colombia. *Primates*. 49(1):65-8.
- Melo PR, Belísio AS, Menezes AAL, Azevedo CVM. 2010. Influence of Seasonality on Circadian Motor Activity Rhythm in Common Marmosets During Puberty. *Chronobiology International*. 27(7):1420-1437.
- Mercado-López C, Díaz-Muñoz M. 2011. Tic-tac biológico: ¿Cómo medimos el tiempo?. *Revista Digital Universitaria* 12(3):1-13
- Miehael RP, Bonsall R W. 1977. A 3-year study of an annual rhythm in plasma androgen levels in male rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) in a constant laboratory environment. *Journal of Reproduction and Fertility*. 49:129-31.
- Moore RY, Silver R. 1998. Suprachiasmatic nucleus organization. *Chronobiology International* 15:475-487.
- Moore-Ede MC, Sulzman FM. 1977. The physiological basis of circadian timekeeping in primates. *The Physiologist*. 20:17-25.

- Mrosovsky N .1999-a. Masking: history, definitions, and measurement. *Chronobiology International*. 16:415-429.
- Mrosovsky N .1999-b. Critical assessment of methods and concepts in nonphotic phase shifting. *Biological Rhythm Research*. 30:135-148.
- Mrosovsky N .1999-c. Further experiments on the relationship between the period of circadian rhythms and locomotor activity levels in hamsters. *Physiology and Behavior*. 66:797-801.
- Muñoz-Delgado J, Corsi-Cabrera M, Canales-Espinosa D, Santillán-Doherty AM, Erkert HG .2004. Astronomical and meteorological parameters and rest–activity rhythm in the spider monkey *Ateles geoffroyi*. *Physiology and Behavior*. 83:107-117.
- Muñoz-Delgado J, Fuentes-Pardo B, Euler Baum A, Lanzagorta N, Arenas-Rosas R, Santillán-Doherty AM. 2005. Presence of a circadian rhythm in the spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) motor activity. *Biological Rhythm Research*. 36:115-122.
- Norma Oficial Mexicana NOM-062-ZOO-199. Especificaciones técnicas para la producción, cuidado y uso de animales de laboratorio. DIARIO OFICIAL DE LA FEDERACIÓN 22 DE AGOSTO DEL 2001.
- O'Neill PL, Novak MA, Suomi SJ .1991. Normalizing laboratory-reared rhesus macaque (*Macaca mulatta*) behavior with exposure to complex outdoor enclosures. *Zoo Biology*. 10:237-245.
- Perelman P, Johnson WE, Roos C, Seuánez HN, Horvath JE, Moreira MA, Kessing B, Pontius J, Roelke M, Rumpler, Scheeider MP, Silva Artur, O'Brien SJ, Pecon-Slattey J. 2011. A Molecular Phylogeny of Living Primates. *PLoS GENETICS*. 7(3):1-17.
- Petter-Rousseaux A. 1975. Activité sexuelle de *Micrcebus murinus* (Miller 1777) soumis á des régimes photopériodiques expérimentaux. *Ann. Biol. Anim. Biochim. Biophys*. 15, 503-3.
- Pittendrigh CS. 1981. Circadian systems: general perspective. En: Aschoff J (ed.). *Handbook of behavioral neurobiology*, vol 4. Biological rhythms. Plenum, New York. pp 57-80.
- Pitts S, Perone E, Silver R .2003. Food-entrained circadian rhythms are sustained in arrhythmic *Clk/Clk* mutant mice. *American Journal of Physiology – Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*. 285:R57-67.
- Porter CA, Page SL, Czelusniak J, Schneider H, Schneider MP, Sampaio I, Goodman M. 1997. Phylogeny and evolution of selected primates as determined by sequences of the e-globin locus and 5' flanking regions. *International Journal of Primatology*. 18:261–295.

- Price EC .1992. Adaptation of captive-bred cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) to a natural environment. *Zoo Biology*. 11:107-120.
- Rasmussen MA. 1999. Ecological influences on activity cycle in two cathemeral primates, *Eulemur mongoz* (mongoose lemur) and *Eulemur fulvus fulvus* (common brown lemur). Tesis de Post Doctorado. Universidad de Duke, Durham, North Carolina.
- Rawashdeh O, Dubocovich ML .2009. Impact of early life adversity on the plasticity of the circadian system in a diurnal non-human primate (*Macaca mulatta*). Society For Neuroscience Meeting. Abst #468.6.
- Reiter RJ. 1980. The pineal gland: a regulator of regulators of a Darwinian clock-watcher. *Annual Review of Physiology* 55:17-54.
- Reppert SM, Weaver DR, Rivkees SA .1989. Prenatal function and entrainment of a circadian clock. In: Reppert SM (ed), *Research in Perinatal Medicine Vol. IX*. Perinatology Press. pp 25-44.
- Reppert SM, Weaver DR. 2001. Molecular analysis of mammalian circadian rhythms. *Annual Review of Physiology* 63:647-676.
- Rohles FH .1971. Social entrainment of the feeding behavior in monkeys. *Folia Primatologica*. 15:58-64
- Rohles FH, Osbaldiston G. 1969. Social entrainment of bio-rhythms in rhesus monkeys. En Rohles FH (ed.). *Circadian Rhythms in nonhuman Primates*. Bibliotheca primatologica. Atlanta Georgia. pp. 39-51.
- Rollag M, Berson D, Provenci I. 2003. Melapsin, ganglion cell photoreceptors and mammalian photoentrainment. *Journal of Biological Rhythms*. 18:227-234.
- Rosenberger AL, Helenar L, Cooke SB, Hartwing WC. 2008. Morphology and evolution of the spider monkeys, genus *Ateles*. En: Christina J. Campbell (ed). *Spider Monkeys Behavior, Ecology and Evolution of the Genus Ateles*. Cambridge. pp 19-50.
- Ross SR, Wagner KE, Schapiro SJ, Hau J, Lukas KE .2011. Transfer and acclimatization effects on the behavior of two species of african great ape (*Pan troglodytes* and *Gorilla gorilla gorilla*) moved to a novel and naturalistic zoo environment. *International Journal Of Primatology*. 1:99-117
- Rotundo M, Sloan C, Fernandez-Duque E .2000. Cambios estacionales en el ritmo de actividad del mono mirikiná (*Aotus azaraí*) en Formosa Argentina. In: E. Cabrera, C. Mércolli, R. Resquin (Eds.), *Manejo De Fauna Silvestre En Amazonía Y Latinoamérica*, Asunción, Fundación Moisés Bertoni, pp 413-417.
- Rowe N. 1996. *The Pictorial Guide to the Living Primates*. East Hampton, NY: Pogonias Press. pp. 107–117.

- Salazar-Juárez A, Parra Gámez L, Barbosa-Méndez S, Leff P, Antón B. 2006. Sincronización luminosa. Conceptos básicos. Primer parte. *Salud Mental* 29(2): 11-17.
- SEMARNAT. 2008. Informe de la Situación del Medio Ambiente en México. Edición 2008. Compendio de Estadísticas Ambientales. México.
- Shimooka Y. 2003. Seasonal variation in association patterns of wild spider monkeys (*Ateles belzebuth belzebuth*) at La Macarena, Colombia. *Primates*. 44:83-90.
- Smith RJ, Jungers WL. 1997. Body mass in comparative primatology. *Journal of Human Evolution*. 32(6):523-59.
- Starck D. 1978. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere auf evolutionsbiologischer Grundlage. Vol. 1: Theoretische Grundlagen, Stammesgeschichte und Systematik unter Berücksichtigung der niederen Chordata. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag. pp. 274.
- Suarez SA. 2006. Diet and travel costs for spider monkeys in a nonseasonal, hyperdiverse environment. *International Journal of Primatology*. 27:411-436.
- Sulzman FM, Fuller CA, Moore-Ede MC .1977-a. Feeding time synchronizes primate circadian rhythms. *Physiology and Behavior*. 18:775-779.
- Sulzman FM, Fuller CA, Moore-Ede MC .1977-b. Environmental synchronizers of squirrel monkey rhythms. *Journal Of Applied Physiology*. 43:795-800.
- Sulzman FM, Fuller CA, Moore-Ede MC .1977-c. Spontaneous internal desynchronization of circadian rhythms in the squirrel monkey. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*. 58:63-67.
- Sulzman FM, Fuller CA, Moore-Ede .1978. Comparison of synchronization of primate circadian rhythms by light and food. *American Journal of Physiology – Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*. 234(3):R130-5.
- Symington MM. 1987. Ecological and social correlates of party size in the black spider monkey, *Ateles paniscus chamek*. Tesis de Post Doctorado. Universidad de Princeton , Princeton, NJ.
- Symington MM. 1987. Sex ratio and maternal rank in wild spider monkeys: when daughters disperse. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 20: 421-425.
- Symington MM. 1988. Food competition and foraging party size in the black spider monkey (*Ateles paniscus chamek*). *Behavior*. 105:117-134.
- Tattersall I, Sussman RW. 1975. Observations on the ecology and behavior of the mongoose lemur, *Lemur mongoz mongoz* Linnaeus (primates, lemuriformes) at Ampijoroa, Madagascar. *Anthropological Papers of the American Museum of Natural History*. 52:195-216.
- Terborg J. 1983. Five New World Primates: A Study in Comparative Ecology. Princeton University Press. Princeton.

- Torres-Farfan C, Valenzuela FJ, Ebensperger R, Méndez N, Campino C, Richter HG, Valenzuela GJ, Serón-Ferré M. 2007. Circadian cortisol and circadian adrenal responses to ACTH are maintained in dexamethasone suppressed capuchin monkeys (*Cebus paella*). *American Journal of Primatology*. 70:93-100.
- Treves A, Drescher A, Snowdon CT .2003. Maternal watchfulness in bleack howler monkeys. *Ethology*. 190:135-146.
- van Roosmalen MG, Klein LL. 1988. The Spider Monkeys, Genus *Ateles*. En: Mittermeier RA, Rylands AB, Colbra-filho A y Fonseca GA (eds.) *Ecology and Behavior of Neotropical Primates*. Vol.2. World Wildlife Fund. Washington D. C., E. U. pp 610.
- Wallace R .2001. Diurnal activity budgets of black spider monkeys, *Ateles chamek*, in a Southern Amazonia tropical forest. *Neotropical Primates*. 9:101-107.
- Wechselberger E .1994. Phase-shifting effects of arousal on circadian activity rhythms in *Callithrix j. jacch.*. In: Thierry B, Anderson JR (Eds.), *Current Primatology*. Universite Louis Pasteur, Strasbourg, pp 223-226.
- Wislocki GB. 1936. The external genitalia of the simian primates. *Human Biology*. 8:309–347.
- Wright PC. 1989. The nocturnal primate niche in the New World. *Journal of Human Evolution*. 18:635-658.
- Wutman R. 1980. The pineal gland as a neuroendocrine transducer. En: Krieger H. Hughes (eds.). *Neuroendocrinology*. HP publishing Co. Neva York pp 102-109.
- Yarto JE. 1992. Mono araña de manos negras (*Ateles geoffroyi*). Tesis de licenciatura. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. UNAM. México. pp 57.
- Yellin AM, Hauty GT. 1971. Activity cycles of the Rhesus monkey (*Macaca mulatta*) under several experimental conditions, both in isolation and in a group situation. *Journal of Interdisciplinary Cycle Research*. 2(4):475-490.
- Yellon AM, Hauty GT .1971. Activity cycles of the rhesus monkey (*Macaca mulatta*) under several experimental conditions, both in isolation and in group situation. *Journal of Interdisciplinary Cycle Research*. 2:475-490.