



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**  
**CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE INVESTIGACIÓN**  
**PARA EL DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL**  
**UNIDAD OAXACA**

**MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE  
RECURSOS NATURALES**

**ESPECIALIDAD EN BIODIVERSIDAD DEL NEOTRÓPICO**

**“PATRONES DE AGRUPACIÓN DE UN GRUPO DE MONOS ARAÑA  
DE MANOS NEGRAS (*Ateles geoffroyi*) EN PUNTA LAGUNA,  
YUCATÁN”**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:**

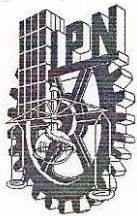
**MAESTRO EN CIENCIAS**

**PRESENTA:**

**BRAULIO PINACHO GUENDULAIN**

**DIRECTOR DE TESIS:**

**DR. GABRIEL RAMOS FERNÁNDEZ**



# INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL SECRETARIA DE INVESTIGACION Y POSGRADO

## ACTA DE REVISION DE TESIS

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez siendo las 13:00 horas del día 12 del mes de noviembre del 2010 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación del **Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca (CIIDIR-OAXACA)** para examinar la tesis de grado titulada: **"Patrones de agrupación de un grupo de monos araña de manos negras (*Ateles geoffroyi*) en Punta Laguna, Yucatán**

Presentada por el alumno:

**Pinacho**  
Apellido paterno

**Guendulain**  
materno

**Braulio**  
nombre(s)

Con registro: 

B	0	8	1	3	9	8
---	---	---	---	---	---	---

aspirante al grado de: **MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES**

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **SU APROBACION DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA  
Director de tesis

Dr. Gabriel Ramos Fernández

Dr. José Antonio Santos Moreno

Dr. Rafael Felipe del Castillo Sánchez

Dr. Alejandro Flores Martínez

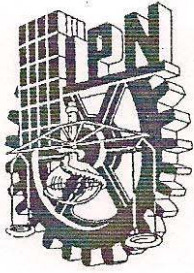
Dr. Miguel Ángel Briones Salas

EL PRESIDENTE DEL COLEGIO

Dr. Juan Rodríguez Ramírez



CENTRO INTERDISCIPLINARIO  
DE INVESTIGACION PARA EL  
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL  
C.I.I.D.I.R.  
UNIDAD OAXACA  
I.P.N.



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**  
**SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

**CARTA CESION DE DERECHOS**

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez el día 12 del mes noviembre del año 2010, el (la) que suscribe **Pinacho Guendulain Braulio** alumno (a) del Programa de **MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES** con número de registro **B081398**, adscrito al Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección de la Dr. Gabriel Ramos Fernández, y cede los derechos del trabajo titulado: **"Patrones de agrupación de un grupo de monos araña de manos negras (*Ateles geoffroyi*) en Punta Laguna, Yucatán**, al Instituto Politécnico Nacional para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección **Calle Hornos 1003, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca**, e-mail: [posgradoox@ipn.mx](mailto:posgradoox@ipn.mx) ó [pinachogso@gmail.com](mailto:pinachogso@gmail.com) Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

**Pinacho Guendulain Braulio**



CENTRO INTERDISCIPLINARIO  
DE INVESTIGACION PARA EL  
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL  
C.I.I.D.I.R.  
UNIDAD OAXACA  
I.P.N.

## RESUMEN

El objetivo del presente estudio fue determinar los efectos de la variación espacial y temporal en la abundancia de fruta sobre los patrones de agrupación de los monos araña de manos negras (*Ateles geoffroyi*). La abundancia y distribución temporal de fruta de las especies más importantes en la dieta del mono araña, fue estimada como el número de árboles con fruta, biomasa de fruta y densidad de árboles. Los patrones de agrupación se refieren al tamaño y composición sexual de los subgrupos, así como la cohesión dentro y entre subgrupos. Las variaciones en los patrones de agrupación fueron registradas por el método de barrido. Se puso a prueba la siguiente predicción: en condiciones de alta disponibilidad de alimento los subgrupos son más grandes, menos cohesivos y de composición sexual mixta, lo cual a su vez aumenta los índices de asociación entre las hembras. Los resultados de las regresiones múltiples explicaron una parte de la variación en los patrones de agrupación. Las correlaciones fueron positivas y significativas ( $p < 0.05$ ), lo que permite decir que el tamaño, la frecuencia con la que se observan subgrupos mixtos, los índices de asociación entre hembras, la dispersión y la distancia media aumentan cuando ciertas variables ecológicas también aumentan (como la densidad y biomasa de fruta) y ciertas otras disminuyen (por ejemplo el número de árboles con fruta y el índice de abundancia de fruta de *Enterolobium cyclorcarpum* y *Manikara zapota*). La distancia entre subgrupos no aumenta ni disminuye en condiciones de abundante fruta. La correlación canónica indica que los patrones de agrupación (caracterizados por el tamaño, índice de asociación entre hembras, y dispersión de los subgrupos) se correlacionan significativamente con la abundancia y distribución temporal de fruta (media:  $r = 0.863$ ,  $p = 0.0176$ ; varianza:  $r = 0.877$ ,  $p = 0.033$ ). Los resultados apoyan la idea de que la disponibilidad de alimento es un factor importante para la organización social del mono araña. También demuestran que la disponibilidad de fruta en las especies arbóreas no tiene el mismo efecto sobre los patrones de agrupación y que los subgrupos pueden modificar su cohesión en función a la cantidad de fruta disponible. Este último resultado puede interpretarse como una estrategia que los individuos utilizan para lidiar con la competencia intragrupal por explotación.

## ABSTRACT

The aim of this study was to determine the effects of spatial and temporal variation in fruit abundance on the grouping patterns of black-handed spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). The abundance of fruits of the most important species in the diet of the spider monkey was estimated by the number of trees with fruit, fruit biomass and density of trees. Grouping patterns were measured by the size and sex composition of subgroups, as well as the cohesion within and between subgroups. Grouping pattern variation was registered by instantaneous scans. The prediction tested was that under conditions of high food availability subgroups are larger, less cohesive and have a mixed sex composition, which in turn increases the association rates among females. Results of multiple regressions explained a part of the variation in grouping patterns. Correlations were positive and significant ( $p < 0.05$ ), which implies that the size, frequency of mixed subgroups, rates of association among females, dispersion and average distance increase when certain environmental variables also increase (such as density and biomass of fruit) and some others decrease (e.g. the number of trees with fruit and the fruit abundance index of *Enterolobium cyclorcarpum* and *Manikara zapota*). The distance between subgroups is neither increased nor diminished in times of fruit abundance. A canonical correlation indicates that the grouping patterns (characterized by size, association index between females, and subgroup dispersion) are significantly correlated with the abundance and timing of fruit (average:  $r = 0.863$ ,  $p = 0.0176$ , variance:  $r = 0.877$ ,  $p = 0.033$ ). The results of this study support the idea that food availability is an important factor in the spider monkey social organization. They also show that the availability of fruit does not have the same effect on grouping patterns, and that subgroup cohesion can change according to the amount of fruit available. This last result can be interpreted as a strategy that individuals use to deal with intra-group exploitation competition.

## **AGRADECIMIENTOS**

Mi más sincero agradecimiento al Dr. Gabriel Ramos Fernández por sus valiosos comentarios que sirvieron de eje en la redacción de éste escrito. Además, por permitirme participar en algunos foros nacionales que, sin duda, me dejaron muchos conocimientos y han despertado en mí el interés por la Primatología.

A los habitantes de Punta Laguna que nuevamente me recibieron con los brazos abiertos. Gracias por darme la oportunidad de ser uno más de ustedes, por dejarme ser partícipe de sus tradiciones y compartirme sus espacios en familia. Un especial agradecimiento a Eulogio, Macedonio, Augusto y Juan por su apoyo en campo y su amistad.

A los miembros de la comisión revisora de la tesis: Dr. Rafael del Castillo Sánchez, Dr. Miguel Ángel Briones salas, Dr. Alejandro Flores Martínez y particularmente al Dr. José Antonio Santos Moreno por su asesoría en los análisis estadísticos.

Al CONACYT por la beca otorgada durante la maestría.

## CONTENIDO GENERAL

	Página
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. ANTECEDENTES.....	3
2.1. Sistemas sociales .....	3
2.2. La vida en grupo .....	4
2.3. Sociedades con dinámica de fisión-fusión.....	6
2.4. Competencia por el alimento .....	8
2.5. Otros factores que afectan los patrones de agrupación .....	13
2.6. Modelos socio-ecológicos .....	15
3. JUSTIFICACIÓN.....	18
4. OBJETIVOS.....	20
4.1. Objetivo General .....	20
4.2. Objetivos Específicos.....	20
5. HIPÓTESIS.....	21
6. MÉTODOS.....	22
6.1. Área de estudio .....	22
6.2. Sujetos y período de estudio.....	23
6.3. Organización social.....	26
6.3.1. Tamaño de los subgrupos .....	28
6.3.2. Composición de los subgrupos .....	28
6.3.3. Cohesión dentro del subgrupo y entre subgrupos.....	29
6.4. Variables ecológicas del alimento.....	31
6.4.1. Biomasa de fruta, densidad de parches y número de árboles con fruta .....	33
6.4.2. Índice de abundancia de fruta .....	34
6.5. Análisis estadístico.....	34
7. RESULTADOS .....	36
7.1. Esfuerzo de observación.....	36
7.2. Dieta.....	37
7.3. Variables ecológicas .....	39
7.4. Variables sociales .....	46
7.4.1. Tamaño de los subgrupos .....	46
7.4.2. Composición de los subgrupos .....	48
7.4.3. Cohesión .....	53
7.4.3.1. Cohesión dentro del subgrupo.....	53
7.4.3.2. Cohesión entre subgrupos.....	57
7.5. Asociación entre los patrones de agrupación y las variables ecológicas .....	59
8. DISCUSIÓN.....	63
9. CONCLUSIONES .....	70
10. LITERATURA CITADA .....	71

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura	Página
1. Ubicación del Área de Protección de Flora y Fauna <i>Otoch Ma'ax Yetel Kooh</i> o comúnmente conocida como Punta Laguna .....	22
2. Dieta del grupo MX durante el período de estudio .....	38
3. Variaciones en el número total de árboles con fruta a través del tiempo .....	41
4. Gráfica de sedimentación del análisis de componentes principales de las variables ecológicas .....	43
5. Distribución de frecuencias del tamaño de los subgrupos .....	46
6. Promedio del tamaño de los subgrupos clasificados por su actividad .....	47
7. Variación del tamaño de los subgrupos a través del tiempo .....	47
8. Porcentajes de las categorías de composición de los subgrupos .....	49
9. Valores medios de subgrupos conformados por dos o más hembras con infantes y/o juveniles y de subgrupos de hembras y machos con infantes y/o juveniles .....	49
10. Variación temporal de los índices de asociación diádica de individuos adultos y subadultos del grupo MX .....	50
11. Variación temporal de los índices de asociación de las díadas Hembra-Hembra .....	51
12. Variación temporal de los índices de asociación de las díadas Macho-Macho .....	51
13. Variación temporal de los índices de asociación de las díadas Hembra-Macho .....	52
14. Distribución de frecuencias de las distancias interindividuales .....	54
15. Variación temporal de la dispersión de los subgrupos .....	56
16. Variación temporal de la distancia media de los subgrupos .....	56
17. Distribución de frecuencias de las distancias entre subgrupos .....	58
18. Variación temporal de la distancia entre subgrupos .....	58
19. Gráfica de dispersión entre los valores medios de los patrones de agrupación y las variables ecológicas .....	60
20. Gráfica de dispersión entre las varianzas de los patrones de agrupación y las variables ecológicas .....	61



## ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro	Página
1. Categorías de sexo y edad del grupo MX .....	24
2. Especies más importantes en la dieta del mono araña.....	32
3. Esfuerzo de observación .....	36
4. Períodos de observación.....	37
5. Valores de abundancia relativa, densidad, DAP y biomasa de fruta de las especies monitoreadas en este estudio, según su importancia en la dieta del mono araña.....	39
6. Variaciones temporales de densidad y biomasa de fruta.....	40
7. Total, promedio y varianza de los índices de abundancia de fruta (IAF) e IAF de las especies más abundantes.....	42
8. Variación de la abundancia y distribución temporal de fruta explicada por los componentes principales más importantes .....	44
9. Matriz de componentes rotados por el método Varimax .....	44
10. Dispersión y distancia media de los subgrupos clasificados por su composición.....	54
11. Dispersión y distancia media de los subgrupos clasificados por su actividad.....	55
12. Correlaciones entre los promedios de las variables sociales y U .....	60
13. Correlaciones entre los PC's y V (primer modelo) .....	60
14. Correlaciones entre los varianzas de las variables sociales y U.....	62
15. Correlaciones entre los PC's y V (segundo modelo).....	62

## 1. INTRODUCCIÓN

Los primates viven en una extensa variedad de sistemas sociales que difieren en sus patrones de agrupación y de apareamiento, además muestran una gran variación en los patrones y en la calidad de las relaciones sociales entre sus miembros (Crook & Gartlan, 1966; Terborgh & Janson, 1986; van Schaik, 1989; van Hooff & van Schaik, 1992; Janson, 2000; Isbell & Young, 2002; Kappeler & van Schaik, 2002). Esta diversidad en sistemas sociales no sólo es evidente entre especies sino que también existe entre las diferentes poblaciones de una misma especie (Kappeler & van Schaik, 2002). El mono araña (*Ateles* spp.), por ejemplo, es una especie arbórea que se agrupa formando sociedades de tamaño variable (de 15 hasta 56 individuos: Shimooka *et al.* 2008).

El interés principal de este trabajo es sobre la organización social, la cual describe los patrones de agrupación de una sociedad. Tal descripción consiste en caracterizar tres dimensiones: el tamaño, la composición sexual y la cohesión espacio-temporal (Kappeler & van Schaik, 2002; Aureli *et al.* 2008). Grandes variaciones en cada una de estas dimensiones podrían esperarse en especies con una dinámica de fisión-fusión muy fluida (*Pan* spp. y *Ateles* spp.: Symington, 1987; 1990; Aureli *et al.* 2008; Aureli & Schaffner, 2008). Esta dinámica les permite a los miembros de una sociedad pasar la mayor parte del tiempo como integrantes de un subgrupo que cambia constantemente de tamaño, composición y cohesión (Chapman, 1990a; Symington, 1990; Sakura, 1994; Di Fiore & Campbell, 2007; Aureli *et al.* 2008). Pero, cuáles son los factores que determinan tales variaciones en los patrones de agrupación de un grupo. La teoría socio-ecológica ha propuesto una serie de factores sociales (como el número de hembras en estro y el tamaño real del grupo: Sakura, 1994; Lehmann & Boesch, 2004) y ecológicos (por ejemplo, la disponibilidad de alimento: Pulliam & Caraco, 1984; Wrangham, 1987; Chapman *et al.* 1995) como los responsables de las variaciones a nivel de grupo, lo cual también podría aplicarse a los subgrupos. Sobre todo, los rápidos cambios espacio-temporales en la abundancia y distribución de alimento en el hábitat han sido citados como las fuerzas inmediatas que obligan a los subgrupos a modificar sus dimensiones (Pulliam & Caraco, 1984; Chapman *et al.* 1995; Janson, 2000; Di Fiore & Campbell, 2007; Asensio *et al.* 2009). Siguiendo esta línea de investigación, este estudio pretende aportar evidencias para entender cómo la abundancia y distribución temporal de fruta afectan los patrones de agrupación de un grupo de monos araña de manos negras, *Ateles geoffroyi*, que viven en el Área de Protección de Flora y Fauna *Otoch Ma'ax Yetel Kooh*, comúnmente conocida como Punta Laguna, en el estado de Yucatán.

La sección de antecedentes de este trabajo incluye una serie de conceptos y relaciones claves para entender los objetivos de la investigación. El hecho de que los monos araña sean animales sociales que viven en grupos multimacho-multihembra con una alta dinámica de fisión-fusión (Symington, 1987; Shimooka *et al.* 2008) justifica que inicialmente se defina el término sociedad, se describan sus componentes y se defina un subgrupo. Posteriormente, se

revisan las ventajas y desventajas de permanecer en un grupo bajo la perspectiva de tres hipótesis que surgen de la depredación y de la competencia por el alimento (van Schaik, 1983; Pulliam & Caraco, 1984; Chapman & Chapman, 2000). Luego, se describe la dinámica de fisión-fusión y sus posibles funciones adaptativas (Di Fiore & Campbell, 2007; Aureli *et al.* 2008). En otra sección se aborda cómo la competencia por el alimento en un grupo puede disminuir debido a la dinámica de fisión-fusión (Di Fiore & Campbell, 2007; Asensio *et al.* 2008; Asensio *et al.* 2009). Por ello, se describen los tipos de competencia, los métodos utilizados para inferir sus efectos (Janson & van Schaik, 1988) y la manera en que pueden afectar cada una de las dimensiones de los patrones de agrupación (Chapman *et al.* 1995). Sin embargo, hay otros factores ecológicos y sociales que merecen ser revisados debido a que pueden modificar el tamaño, la composición y cohesión de los subgrupos en las sociedades de monos araña, además de que pueden encontrarse de forma explícita o implícita en el cuerpo teórico de los modelos socio-ecológicos propuestos a la fecha (Wragham, 1980; van Schaik, 1989; Isbell, 1991; Sterck *et al.* 1997).

## 2. ANTECEDENTES

### 2.1. Sistemas sociales

En la naturaleza muchos animales viven en sociedades toda su vida, como algunos ungulados y cetáceos, o parte de ella, como las ranas y focas que sólo se agrupan durante la época reproductiva (Pulliam & Caraco, 1984; Whitehead & Dufault, 1999). De manera general, podemos definir una sociedad animal o unidad social, como un grupo de animales de la misma especie que interactúan con regularidad y más entre sus miembros que con conespecíficos que pertenecen a la misma población (Struhsaker, 1969; Pulliam & Caraco, 1984; Kappeler & van Schaik, 2002).

Struhsaker (1969) identificó las siguientes características comunes de las sociedades de cercopitecinos: (1) los miembros que pertenecen a la misma unidad social exhiben diferentes patrones de comportamiento hacia conespecíficos de otros grupos (por ejemplo, los encuentros entre individuos de sociedades diferentes casi siempre se tornan en interacciones agresivas intensas); (2) un individuo no necesita interactuar con todos los miembros de la red social pero sí debe asociarse con todos al menos indirectamente; (3) el grupo debe tener una estabilidad temporal en su tamaño y composición; (4) los individuos mantienen cierta proximidad espacial y; (5) ocupan el mismo ámbito hogareño. Las dos últimas características no son del todo válidas para caracterizar a las sociedades, ya que medir la proximidad espacial para evaluar la dispersión del grupo depende de las características del hábitat y de la habilidad del observador, mientras que un grupo puede compartir una porción de su ámbito hogareño con otros grupos (Struhsaker, 1969).

Los investigadores reconocen tres componentes esenciales de una sociedad: organización social, estructura social y el sistema de apareamiento (Kappeler & van Schaik, 2002). El sistema de apareamiento describe aspectos sociales y genéticos del comportamiento sexual y reproductivo de los individuos (Kappeler & van Schaik, 2002). La estructura social se refiere a los patrones de interacción social y a las relaciones sociales que surjan entre los miembros de una sociedad (Kappeler & van Schaik, 2002). La organización social describe los patrones de agrupación de una sociedad. Tal descripción consiste en caracterizar el tamaño, la composición sexual y la cohesión o distancia interindividual, en espacio y tiempo (Kappeler & van Schaik, 2002; Aureli *et al.* 2008). Así, podemos encontrar primates que son solitarios (*Pongo pygmaeus*), que viven en parejas (*Lepilemur ruficaudatus*) o en grupos (*Pan troglodytes*, *Ateles geoffroyi*) y que, además, difieren en sus interacciones sociales y en sus patrones de agrupación y de apareamiento (Crook & Gartlan, 1966; Alexander, 1974; Janson, 2000; Kappeler & van Schaik, 2002).

Todos los primates solitarios son nocturnos, a excepción de *Pongo pygmaeus*, y se caracterizan por forrajear y moverse solos, pueden formar grupos pequeños para dormir y un

macho puede monopolizar varias hembras y defenderlas de otros machos mediante interacciones agresivas (Kappeler & van Schaik, 2002). Una pareja se define como una asociación permanente entre un macho adulto y una hembra adulta que comparten el mismo espacio y, por lo tanto, lo defienden juntos, generalmente son monógamos y el macho puede o no brindarle cuidado al infante (Kappeler & van Schaik, 2002). Los grupos pueden forrajear todos juntos (*Cebus capucinus*: Janson & Di Bitetti, 1997; Janson, 1998) o formar subgrupos de tamaño menor al del grupo real (*Papio hamadryas*, *Pan spp.*, *Ateles spp.*: Symington, 1987; 1990; Aureli *et al.* 2008; Aureli & Schaffner, 2008), bajo el entendido de que el subgrupo es una agregación de corto plazo que sufre cambios en el número de individuos en un extenso rango de escalas de tiempo (Whitehead & Dufault, 1999), por ejemplo de horas a semanas. En lo que respecta al sistema de apareamiento, los miembros del grupo pueden presentar poligamia, ya sea del tipo en el que un macho puede unirse a varias hembras (*poliginia*) o del tipo en el que una hembra puede copular con varios machos (*poliandria*), aunque también los individuos pueden ser totalmente promiscuos en donde ambos sexos copulan con varios individuos del sexo opuesto, por ejemplo *Ateles geoffroyi* (Alexander, 1974; Strier, 2007).

Las variaciones en los componentes de una sociedad justifican el gran interés de los investigadores por conocer los factores que determinan que una especie o, mejor aún, una población de determinada especie, tenga un sistema social y/o una organización social específica (Chapman & Chapman, 2000).

## **2.2. La vida en grupo**

La formación y mantenimiento de grupos sociales en los primates ha intentado ser explicada mediante tres hipótesis, no necesariamente excluyentes (van Schaik, 1983). La primera hipótesis señala que la variación en la naturaleza y grado de depredación pueden ser responsables del tamaño y la composición de los grupos (Alexander, 1974; van Schaik, 1989). Boinski & Chapman (1995) señalan que generalmente se ha aceptado que los primates que forman grupos grandes son menos vulnerables a la depredación que los grupos pequeños, lo que tal vez concuerda con la predicción de van Schaik (1983): el riesgo de depredación en grupos pequeños es mayor al de grupos grandes. Esto concuerda con lo que Hill & Lee (1998) reportan para los cercopitecinos. Ellos encontraron diferencias en el tamaño de los grupos de cercopitecinos en condiciones de alto y bajo riesgo de depredación: un mayor riesgo de depredación obliga a formar grupos más grandes. Cheney & Wrangham (1987) no hallaron evidencias de que la tasa de depredación incrementa el número de machos en grupos de monos vervet (*Cercopithecus aethiops*) y colobus (*Procolobus badius*) pero Hill & Lee (1998), usando un análisis comparativo de 121 poblaciones de cercopitecinos, encontraron que el incremento en el número de machos, en grupos

multimachos con un alto riesgo de depredación, es mayor al que podría predecirse por el número de hembras o por el tamaño del grupo. Entre más grande sea un grupo social, la probabilidad de detectar al depredador aumenta y la probabilidad individual de ser depredado disminuye; además, se mejoran los mecanismos de defensa, como un efecto de dilución más eficiente ya que al momento del evento de depredación la confusión creada es mayor (Alexander, 1974; van Schaik, 1983; Chapman & Chapman, 2000). Tales beneficios, le permiten al individuo sobrevivir, llegar a su edad reproductiva y tener la oportunidad de dejar descendencia (Alexander, 1974).

La segunda hipótesis reconoce la importancia de la depredación pero, además, indica que el forrajeo en grupo tiene ciertas ventajas en la alimentación de los individuos (van Schaik, 1983). La tercera hipótesis estipula que las ventajas de alimentarse en grupo son suficientes para promover la vida en grupo (van Schaik, 1983). Se cree que la mayor ventaja de forrajear en grupo es que la cantidad de alimento que puede detectar el grupo es mayor a la que podría encontrar un animal que forrajea solo, lo que podría incrementar las tasas de alimentación de los individuos y disminuir el tiempo de búsqueda de los recursos (Alexander, 1974; Pulliam & Caraco, 1984; Wrangham, 1987; Chapman & Chapman, 2000). El beneficio de reducir el tiempo de búsqueda de alimento puede ser muy importante para animales que viven en ambientes impredecibles y que se alimentan de recursos efímeros que se encuentran en parches como la fruta (van Schaik, 1983; Pulliam & Caraco, 1984; Krebs & Inman, 1994).

Aunado a las ventajas de depredación y forrajeo, evitar la amenaza de conoespecíficos es otro de los beneficios de vivir en grupo citado por Chapman & Chapman (2000). La defensa de los recursos ante grupos vecinos es más eficiente a nivel de grupo (van Schaik, 1983; Pulliam & Caraco, 1984; Chapman & Chapman, 2000). Además, la vida en grupo permite disminuir el riesgo de infanticidio por parte de individuos no pertenecientes al grupo (Chapman & Chapman, 2000). Sin embargo, hay especies que pueden experimentar infanticidio en el que los actores involucrados pertenecen al mismo grupo (Strier, 2007). Para *Ateles* spp. ya hay algunos casos reportados en Perú y México (Gibson *et al.* 2008).

Por otra parte, vivir en grupo supone ciertos costos que los animales tienen que enfrentar en relación con las variaciones en las oportunidades de apareamiento y la competencia por el alimento (Crook & Gartlan, 1966; Alexander, 1974; Wrangham, 1987; Janson & van Schaik, 1988; Isbell, 1991; Chapman & Chapman, 2000; Strier, 2007). El primero de estos costos depende del número de hembras disponibles y del número de machos que compiten por ellas (Strier, 2007). Generalmente se ha considerado que la competencia aumenta conforme se incrementa el tamaño del grupo (van Schaik, 1983; Janson & van Schaik, 1988; Isbell, 1991; Janson & Godsmith, 1995). Ambos costos afectan el éxito reproductivo de los individuos (Alexander, 1974) y pueden variar entre los miembros del grupo dependiendo de

su sexo y edad, así como de su posición en las sociedades jerárquicas (Alexander, 1974; Chapman, 1990a; Strier, 2007).

La relación entre costos y beneficios de vivir en grupo varía entre poblaciones y especies (Majolo *et al.* 2008). Sin embargo, esta relación es diferente a la combinación óptima entre las variaciones de tamaño, composición y cohesión espacio-temporal de cada grupo o población (Pulliam & Caraco, 1984; Terborgh & Janson, 1986; Symington, 1987; Chapman *et al.* 1995; Janson & Goldsmith, 1995; Lehmann & Boesch, 2004; Aureli *et al.* 2008; Majolo *et al.* 2008). Los grupos grandes son más eficientes para detectar al depredador (van Schaik, 1983) pero deben recorrer grandes distancias para encontrar alimento y pasan más tiempo alimentándose para cubrir los requerimientos nutricionales de todos los individuos (Majolo *et al.* 2008). Las sociedades con un mayor número de machos defienden mejor a las hembras de la depredación (Hill & Lee, 1988); no obstante, la competencia entre los machos del mismo grupo por copular con las hembras es más intensa (Strier, 2007), lo cual se agudiza en especies que muestran estacionalidad en sus actividades de apareamiento (Crook & Gartlan, 1966). La cohesión puede ser otra estrategia para lidiar con la depredación y la competencia por el alimento. Como ya se ha explicado, los individuos pueden permanecer unidos en un grupo porque obtienen ciertos beneficios durante los ataques de sus depredadores (van Schaik, 1983). Por otra parte, un grupo grande no estaría obligado a recorrer distancias más grandes en busca de alimento si se incrementa la dispersión de sus miembros durante el forrajeo y así disminuir la competencia por el alimento; esto fue reportado por Snaith & Chapman (2008) en un grupo de monos colobus (*Procolobus rufomitratu*s). En monos capuchinos (*Cebus apella*) se ha observado que la posición espacial que cada individuo ocupa dentro del grupo afecta su eficiencia de forrajeo y el riesgo de depredación que percibe inferido de su comportamiento de vigilancia (Janson, 1990).

### **2.3. Sociedades con dinámica de fisión-fusión**

El término fisión-fusión surge de la necesidad por caracterizar las sociedades de primates en las que sus miembros se asocian (o se fusionan) y separan (o se fisionan) continuamente en forma de subgrupos (Aureli *et al.* 2008). Comúnmente el término se ha utilizado para etiquetar las sociedades de *Pan* spp. y *Ateles* spp por su gran dinámica de fisión-fusión (Symington, 1990; Aureli *et al.* 2008, suplemento A; Aureli & Schaffner, 2008, p. 237). Sin embargo, los eventos de fisión-fusión no son exclusivos de los primates ni mucho menos de las especies antes mencionadas (Aureli & Schaffner, 2008). Recientemente, algunos investigadores han descrito en esos términos la variación espacio-temporal de sus patrones de agrupación en elefantes (*Loxodonta africana*: Wittemyer *et al.* 2005, Archie *et al.* 2006), delfines (*Stenella longirostris*: Harczmarski *et al.* 2005), hienas (*Crocuta crocuta*: Szykman *et*

al. 2001, Holekamp *et al.* 2007), monos Uakari (*Cacajao calvus ucayalii*: Bowler & Bodmer, 2009), entre otras.

Aureli *et al.* (2008) han propuesto que la dinámica de fisión-fusión debe referirse al grado de variación en la cohesión espacial y en el número de individuos en un grupo a través del tiempo. Esta propuesta permitirá caracterizar cualquier sociedad en términos del grado con el cual se exprese su dinámica de fisión-fusión en las tres dimensiones de los patrones de agrupación: tamaño, composición y cohesión (Aureli *et al.* 2008). Un ejemplo de la dinámica en el tamaño de los subgrupos puede notarse en la distinción entre sociedades atomistas y moleculares. Las sociedades de chimpancés y monos araña son comunidades de tipo atomista donde la unidad más pequeña que se mueve de un subgrupo a otro es el individuo (Aureli *et al.* 2008). En estas sociedades, los miembros de la agrupación pasan la mayor parte de su tiempo como parte de un subgrupo que cambia constantemente de tamaño y composición, y con frecuencia se observa la segregación de sexos en donde las hembras y sus infantes pueden forrajear y viajar de manera independiente de los subgrupos de machos (Chapman, 1990a; Symington, 1990; Sakura, 1994; Di Fiore & Campbell, 2007). En las comunidades moleculares la unidad más pequeña que se forma es una agregación estable constituida por un macho y varias hembras, tal como sucede en las sociedades multinivel de *Theropithecus gelada* y *Papio hamadryas*, que forman grupos grandes para dormir pero que se dividen en unidades más pequeñas de composición estable para forrajear durante el día (Aureli *et al.* 2008).

Kerth *et al.* (2006) argumentan que las fisiones les permiten a los individuos evitar las consecuencias de las decisiones que tome la mayoría del grupo y que no les beneficien en lo individual. Snaith & Chapman (2008) observaron que los miembros de un grupo grande de monos colobos (*Procolobus rufomitatus*), que tenían que realizar largos recorridos en un día, se fisieron en subgrupos y disminuyeron sus distancias de viaje.

Generalmente, los eventos de fisión-fusión se han asociado a la disponibilidad y distribución de recursos limitados, como el alimento (Di Fiore & Campbell, 2007) o sitios para dormir (Hamilton, 1982; Chapman, 1989). Por ello, se ha postulado que la dinámica de fisión-fusión es una adaptación ante la distribución discontinua en espacio y tiempo del alimento (Di Fiore & Campbell, 2007). Otro supuesto es que les permite a los individuos reducir el gasto de energía producto de las distancias que deben recorrer para encontrar alimento (Di Fiore & Campbell, 2007), lo cual se debe a que los individuos deben viajar más lejos y gastar más energía si pertenecen a un subgrupo grande que si formaran parte de un subgrupo pequeño, ya que un subgrupo grande supone un área mayor donde buscar alimento (Chapman, 1990a; Chapman *et al.* 1995).

En los monos araña se ha sugerido que la dinámica de fisión-fusión puede reducir no sólo la competencia de forrajeo por explotación sino también la competencia por contienda (Asensio



*et al.* 2008, 2009). Cuando un subgrupo aumenta de tamaño por una fusión, los individuos necesitan viajar más lejos y por más tiempo en busca de parches más grandes donde forrajear (Asensio *et al.* 2009), disminuyendo así la competencia por explotación. Por otra parte, los subgrupos ajustan su tamaño en función a la cantidad de alimento disponible mediante las fisiones (Asensio *et al.* 2009) y los individuos no tienen por qué ser más agresivos en temporadas de escasez de alimento (Asensio *et al.* 2008). Tales comportamientos son indicadores de la existencia de la competencia por contienda (Janson & van Schaik, 1988; van Hooff & van Schaik, 1992; Sterck *et al.* 1997; Isbell & Young, 2002; Koenig, 2002).

#### **2.4. Competencia por el alimento**

La competencia es una interacción entre individuos que surge por la necesidad común de un recurso limitado (Begon *et al.* 2006), es decir, la densidad poblacional es mayor a la capacidad de carga del ambiente (van Schaik, 1989). La competencia entre individuos de la misma especie reduce las tasas de uso del recurso que, consecuentemente, puede (1) disminuir las tasas de crecimiento o desarrollo de los individuos, (2) reducir las reservas del recurso almacenado, y/o (3) incrementar los riesgos de depredación (Alexander, 1974; Pulliam & Caraco, 1984; Krebs & Inman, 1994; Begon *et al.* 2006). La consecuencia final de la competencia es reducir la eficiencia reproductiva del individuo al disminuir sus probabilidades de supervivencia y/o fecundidad (Alexander, 1974; van Schaik, 1983; Terborgh & Janson, 1986; Janson & van Schaik, 1988; van Schaik, 1989; Begon *et al.* 2006).

El alimento es el recurso principal del hábitat por el cual los animales compiten siendo, entonces, la competencia por el alimento el costo más claro que deben afrontar los individuos (Terborgh & Janson, 1986; Janson & van Schaik, 1988; Chapman, 1990a). La competencia por el alimento afecta de formas distintas la salud de las hembras y los machos, por las diferencias del rol de los sexos en los procesos de reproducción y cuidado de la progenie (Kappeler & van Schaik, 2002; Koenig, 2002; Wittig & Boesch, 2003; Strier, 2007). Las hembras buscan tener acceso a alimentos con alto valor nutricional con el menor gasto de energía para contrarrestar, lo mejor posible, los costos adicionales de la gestación y la lactancia; esto, a su vez, les permitiría a las hembras incrementar su éxito reproductivo reflejado en la reducción relativa de los intervalos de tiempo entre nacimientos y en la producción de progenie más saludable (van Schaik, 1983; Wittig & Boesch, 2003; Strier, 2007). Además, el número de infantes por hembra disminuye conforme se incrementa la competencia por el alimento en función al tamaño del grupo (van Schaik, 1983; Majolo *et al.* 2008; Snaith & Chapman, 2008), tal como sucede en las hembras de *Procolobus rufomitratu*s que viven en grupos grandes (Snaith & Chapman, 2008). En general, el mayor esfuerzo de un macho está dirigido a tener acceso a más hembras para fertilizarlas (Trivers,

1972; Wrangham, 1980). Por ello, el éxito reproductivo de los machos depende del número de hembras en estro y de su estado de salud, que a su vez es determinado en gran parte por su alimentación (van Schaik, 1983; Strier, 2007).

Existen dos tipos de competencia: por contienda y por explotación (Janson & van Schaik, 1988; van Schaik, 1989; Isbell, 1991; van Hooff & van Schaik, 1992; Koenig, 2002; Begon *et al.* 2006). La competencia por contienda ocurre cuando algunos individuos excluyen a otros de un territorio o de un parche de alimento mediante comportamientos agresivos, lo que conlleva a una reducción en la cantidad de alimento que los individuos excluidos pueden consumir (Janson & van Schaik, 1988; van Hooff & van Schaik, 1992; Sterck *et al.* 1997; Isbell & Young, 2002; Koenig, 2002) y a un ajuste en el tamaño del grupo o del subgrupo (en el caso de especies con dinámica de fisión-fusión) a la abundancia local de alimento y/o al tamaño del árbol (Symington, 1987; Isbell & Young, 2002). La competencia por explotación supone que quien o quienes hagan uso primero del alimento de un territorio o de un parche de alimento limitan el número de individuos que podrán alimentarse del mismo recurso en visitas posteriores; es decir, cualquier individuo puede alterar la ganancia neta de energía de todos los demás individuos por el simple hecho de consumir un recurso limitado (Janson & van Schaik, 1988; van Schaik, 1989; van Hooff & van Schaik, 1992; Isbell & Young, 2002; Koenig, 2002; Begon *et al.* 2006). Este tipo de competencia impone la necesidad de competir y desarrollar relaciones de dominancia donde los individuos dominantes limitan la ganancia de energía de subordinados y no a la inversa (van Schaik, 1989; Sterck *et al.* 1997; Koenig, 2002; Witting & Boesch, 2003).

La cantidad, calidad y disponibilidad espacio-temporal de alimento en el hábitat son los principales factores ecológicos que afectan la intensidad de la competencia en y entre grupos (Pulliam & Caraco, 1984; Janson, 2000; Koenig, 2002). Koenig (2002) no incluye la competencia por explotación entre grupos en su modelo porque es poco probable que afecte el comportamiento social, ya que tal competencia es una consecuencia inevitable de la densidad poblacional (Janson & van Schaik, 1988; van Schaik, 1989; van Hoof & van Schaik, 1992; Koenig, 2002). La competencia por contienda entre grupos implica una ganancia asimétrica de energía entre los grupos, con miembros de grupos grandes obteniendo más energía (Koenig, 2002). Esta competencia puede prevalecer si el alimento de alta calidad se encuentra disperso en cúmulos lo suficientemente grandes para alimentar a todos los miembros (Koenig, 2002). La competencia experimentada por un grupo es determinada por el tamaño, la distribución y la densidad de los parches de alimento (Symington, 1987; 1988; Sterck *et al.* 1997; Koenig, 2002). Algunos autores han señalado que cuando el alimento se encuentra disperso o en forma de parches muy grandes o pequeños, comparado al tamaño de la agrupación, ocurre la competencia por explotación, y la competencia por contienda se da cuando los parches están agrupados y/o son de tamaño intermedio (Sterck *et al.* 1997; Koenig, 2002; Witting & Boesch, 2003). Los resultados de Isbell (1991) sugieren un patrón mucho más general donde la competencia entre grupos es causada por la abundancia de

alimento, mientras que la distribución de la misma origina la competencia en un grupo. Sin embargo, ambos tipos de competencia no son excluyentes y la competencia por explotación puede ocurrir en cualquier circunstancia, con excepción de poblaciones o grupos pequeños en comparación a la cantidad de alimento en el hábitat. La competencia por contienda depende principalmente del grado de monopolización de los recursos (Ramos-Fernández, comunicación personal).

Un grupo puede reducir la competencia por el alimento haciendo un uso eficiente de las áreas o zonas de forrajeo (como parches: Chapman & Chapman, 2000). Esta eficiencia en el forrajeo debe considerar el rol de la comunicación como el mecanismo por el cual los individuos pueden coordinar sus movimientos y actividades (Deneubourg & Goss, 1989; Whitehead & Dufault, 1999) e intercambiar información sobre la presencia de alimento (van Schaik, 1983; Estrada & Coates-Estrada, 1985). Esto último sugiere que los grupos deben ser flexibles en cohesión y que la información es de alguna manera intercambiada entre los miembros de la sociedad (van Schaik, 1983). Sin embargo, la competencia por el alimento entre los miembros del grupo, generalmente, se ha inferido a partir de la existencia de jerarquías de dominancia, la frecuencia de agresión, la distancia recorrida durante un día, el tiempo dedicado a alimentarse, el tamaño del ámbito hogareño y las tasas de reproducción (Terborgh & Janson, 1986; Janson & van Schaik, 1988; Isbell, 1991; Janson & Goldsmith, 1995; Koenig, 2002; Majolo *et al.* 2008). Por ello, se dice que existe cierta relación entre la competencia y las relaciones sociales, las estrategias de forrajeo y los patrones de agrupación de una sociedad (van Schaik, 1989; van Hooff & van Schaik, 1992; Sterck, 1997; Koenig, 2002; Strier, 2007).

Sterck *et al.* (1997) mencionan que las relaciones sociales de las hembras tienen componentes afiliativos, sexuales y agresivos que varían a lo largo de tres dimensiones: (1) de egalitario a despótico, (2) de individualista a nepotístico, y (3) el grado de tolerancia. De acuerdo al régimen competitivo y a las categorías de relaciones sociales propuesta por Sterck *et al.* (1997), las hembras del género *Ateles* parecen ser dispersas-egalitarias. Tal propuesta se apoya en el hecho de que es más probable que los monos araña experimenten competencia por explotación que por contienda, las relaciones y/o jerarquías de dominancia son inciertas y, aun cuando pudieran distinguirse, no son lineales ni rígidas como las que mantienen las sociedades matrilineales (Symington, 1987; Witting & Boesch, 2003), y las hembras son el sexo que tiende más a abandonar el grupo natal (Symington, 1987). Después de que un mono se ha sumado a una agrupación, el subgrupo tiende a aumentar la distancia y el tiempo de viaje en busca de parches grandes, en comparación al parche visitado antes de la fusión (Asensio *et al.* 2009). Aún cuando en los monos araña no existen jerarquías de dominancia, las hembras subadultas (del grupo e inmigrantes) deben tolerar los comportamientos agresivos de las hembras adultas residentes; los ataques de hembras residentes hacia inmigrantes son más frecuentes (Sterck *et al.* 1997; Asensio *et al.* 2008). Este comportamiento agresivo mostrado por hembras residentes de monos araña parecen

utilizarse como un mecanismo para regular la competencia por explotación fomentando la dispersión de las hembras subadultas del grupo y desalentando la inmigración de hembras de otros grupos (Asensio *et al.* 2008).

El género *Ateles* se distribuye ampliamente en las selvas tropicales y deciduas del sur y centro de América, del norte de Bolivia a las costas del sur de México y en la Península de Yucatán (Di Fiore & Campbell, 2007). El mono araña se considera una especie altamente frugívora ya que diversos estudios han reportado que el 70 u 80% de la dieta anual de la especie consiste de fruta madura (Estrada & Coates-Estrada, 1985; Chapman, 1988; Symington, 1987; Chapman *et al.* 1995; Sorensen & Fedigan, 2000; Russo *et al.* 2005; Wallace, 2005; Di Fiore *et al.* 2008). Este dato apoya la idea de Symington (1987), quien señala que posiblemente la búsqueda y consumo de fruta están determinando los patrones de agrupación de los monos araña.

Los monos araña machos no parecen experimentar competencia por el alimento en el grupo. Sin embargo, entablan una competencia entre ellos por el monopolio de las hembras en estro y con otros grupos por el alimento (Strier, 2007). Los machos permanecen en su grupo natal cooperando y formando coaliciones para patrullar y proteger la integridad de su territorio (Symington, 1987; Chapman *et al.* 1995; Shimooka *et al.* 2003). Quizás por ello los índices de asociación son más altos en diadas macho-macho que en asociaciones hembra-hembra (Symington, 1987; Chapman, 1990a; Chapman *et al.* 1995; Ramos-Fernández, 2001). La protección del territorio consiste en defender los parches de alimento para que las hembras permanezcan en el grupo, así los machos pueden obtener ventajas reproductivas a largo plazo (Symington, 1987; Witting & Boesch, 2003; Strier, 2007). Además, la calidad del territorio es un buen parámetro que quizás es considerado por las hembras inmigrantes al momento de decidir el grupo al que desean integrarse (Strier, 2007). El monopolio de las hembras de *Ateles* spp. y *Pan* spp. se dificulta por la dinámica de fisión-fusión que experimentan estos géneros. Strier (2007) menciona que en sociedades filopátricas las oportunidades de apareamiento de los machos dependen más del apoyo de la madre que del rango del individuo. En *Pan paniscus* y *Ateles geoffroyi* se ha observado que las madres son fuertes aliadas de sus hijos en las interacciones agresivas que pueden iniciar con otros machos (Strier, 2007; Ramos-Fernández, comunicación personal).

Los patrones de agrupación y las estrategias de forrajeo en sociedades con dinámica de fisión-fusión pueden verse afectados por las tasas de forrajeo y los costos de viaje (Terborgh & Janson, 1986; Chapman *et al.* 1995; Janson & Goldsmith, 1995; Koenig, 2002). En condiciones de baja disponibilidad de alimento, los monos araña de un subgrupo grande pasan menos tiempo alimentándose y viajan distancias más grandes que los individuos de un subgrupo pequeño (Symington, 1987; Chapman *et al.* 1995; Asensio *et al.* 2009). Sin embargo, esto no refleja del todo las estrategias de forrajeo ya que se ha pensado que los patrones de movimiento del mono araña pueden ser una estrategia para hallar recursos

escasos y distribuidos al azar. Ramos-Fernández (2004) observó que la proporción de trayectorias largas y el tiempo de espera en un parche son mayores para monos que forrajean solos que para subgrupos de dos o más individuos.

Symington (1987) y Chapman *et al.* (1995) también presentaron evidencia de cómo el tamaño de los subgrupos de monos araña varía parcialmente en función de los costos de viaje regulados por el tamaño, la densidad y la distribución de los parches de fruta. Symington (1987), en su estudio sobre *Ateles paniscus chamek*, encontró que el 85% de la variación en las medias mensuales del tamaño de los subgrupos de forrajeo puede explicarse por la abundancia de los parches. Chapman *et al.* (1995) hallaron que la densidad y distribución de los parches pueden explicar el 50% de la variación en el tamaño de los subgrupos de *Ateles geoffroyi*. Sin embargo, en un análisis separado, la densidad mostró tener una fuerte correlación significativa con el tamaño de los subgrupos ( $r=0.67$ ,  $p=0.002$ ) y no así la distribución ( $r=0.28$ ,  $p=0.26$ ). Entonces, los monos araña forman subgrupos grandes cuando la densidad de parches es alta, condición en la que se minimizan las distancias entre parches y, por lo tanto, los efectos de la distribución de los parches sobre el tamaño del subgrupo (Chapman *et al.* 1995; Wallace, 2008). Esto concuerda con los resultados que Shimooka (2003) presenta para subgrupos de hembras e infantes pero no para subgrupos de machos, cuyo tamaño permaneció relativamente estable entre las temporadas de abundancia y escasez de fruta. Por otro lado, existe una relación positiva entre el tamaño del parche y el tamaño de los subgrupos (Chapman *et al.* 1995; Wallace, 2008).

Ramos-Fernández *et al.* (2006) usaron un método más novedoso para inferir los efectos del ambiente en los patrones de agrupación de los monos araña. Inspirados en la dinámica de fisión-fusión de la especie, desarrollaron un modelo basado en agentes en el que la heterogeneidad y complejidad del ambiente fue representada por el parámetro  $\beta$ , que se refiere a la pendiente de la ley de potencia que describe la distribución de frecuencias del tamaño de los árboles en las selvas tropicales. Esta ley de potencia, que tiene una base empírica (Ramos-Fernández *et al.* 2006), implica que la variación en el tamaño de los árboles es enorme, existiendo muchos más árboles pequeños que grandes, pero encontrándose algunos árboles muy grandes. Ellos encontraron que en valores intermedios de  $\beta$ , los subgrupos son grandes en comparación con valores altos (poca heterogeneidad en tamaños) o bajos de  $\beta$  (gran heterogeneidad de tamaños). En este modelo, con valores intermedios de  $\beta$ , los patrones de movimiento de los agentes son similares a los reportados por Ramos-Fernández *et al.* (2004) y, las asociaciones son selectivas y no al azar. A valores extremos de  $\beta$ , sea bajo o alto, las trayectorias de movimiento son similares en longitud y las asociaciones son débiles (Ramos-Fernández *et al.* 2006). Los resultados de Ramos-Fernández *et al.* (2006) sugieren que el tamaño de los subgrupos puede predecirse mejor con las abundancias relativas de parches pequeños versus grandes. Considerando la

relativa importancia de los parches grandes, deberíamos observar subgrupos grandes con largas trayectorias cuando el alimento se encuentra en parches grandes y poco abundantes.

## **2.5. Otros factores que afectan los patrones de agrupación**

En la sección anterior revisamos cómo la disponibilidad de alimento determina el tipo y la intensidad de la competencia por el alimento que, a su vez, puede modificar los patrones de agrupación de una sociedad (Pulliam & Caraco, 1984; Symington, 1987; Sterck, 1997; Janson, 2000; Koenig, 2002). No obstante, los patrones de agrupación pueden sufrir cambios por varios factores más, como por ejemplo el número de hembras en estro, el tamaño real del grupo, el riesgo de depredación entre otros (Sakura, 1994; Lehmann & Boesch, 2004). Estos factores son revisados a continuación.

El estado reproductivo de las hembras parece no tener el mismo efecto sobre los grupos de monos araña, ya que los resultados de algunos estudios son contradictorios. Por un lado, Symington (1987) y Shimooka (2003) observaron que las hembras adultas con cría de *Ateles paniscus chamek* y *Ateles belzebuth belzebuth*, respectivamente, se asocian frecuentemente con los machos a diferencia de las hembras en estro, que prefieren pasar más tiempo solas. Por otro lado, Chapman (1990a), quien estudió un grupo de *Ateles geoffroyi* en Costa Rica, encontró que el tamaño de los subgrupos que contenían hembras sin infantes fue significativamente mayor al tamaño de las agrupaciones que incluían hembras con infantes. Este resultado es similar a lo hallado por Sakura (1994) en un grupo de *Pan troglodytes verus* en el que la presencia de una hembra en estro causa una mayor agregación de machos e incita a que los machos jóvenes se asocien sin los adultos.

Los resultados reportados sugieren que el número de hembras en estro afecta el tamaño de los subgrupos dependiendo del número de machos sexualmente maduros (Symington, 1987; Chapman, 1990a; Sakura, 1994; Shimooka, 2003). Sin embargo, la variación en el tamaño de los subgrupos debido a la presencia de hembras en estro es mínima debido a que el número de hembras que pueden ciclar al mismo tiempo es baja (Shimooka, 2003). Entonces, casi siempre hay pocas hembras receptivas y muchos machos que quieren copular, esta relación crea una alta variación en los sucesos reproductivos de los machos (Gibson *et al.* 2008).

Los comportamientos observados por Symington (1987), Shimooka (2003) y Chapman (1990a) pueden explicarse por el infanticidio. La diferencia de sus resultados radica en saber qué sexo es percibido por las madres como el de mayor riesgo de infanticidio para sus crías. Los resultados de Symington (1987) y Shimooka (2003) sugieren que son las hembras sin infantes las que son percibidas como la amenaza. Mientras tanto, Chapman (1990a) señala que las hembras con infantes viajan solas o en pequeños subgrupos para evitar el

infanticidio por parte de los machos del grupo. La hipótesis de Chapman (1990a) parece ser más plausible si tomamos en cuenta que los machos de monos araña necesitan recurrir al infanticidio para obligar a las hembras a entrar en estro y poder copular con ellas (Gibson *et al.* 2008). Al aumentar el número de hembras en estro, la variación de los eventos reproductivos de los machos disminuye.

Otro factor que puede modificar los patrones de agrupación es el tamaño y la composición del grupo, especialmente el número de machos presentes (Lehmann & Boesch, 2004). Este factor aún no se ha explorado en grupos de monos araña pero sí en comunidades de chimpancés (*Pan troglodytes verus*), en donde se ha observado que las partidas grandes y mixtas se forman con mayor frecuencia cuando la comunidad es pequeña y hay pocos machos. Además, en estos casos los individuos permanecen por más tiempo en las partidas grandes aumentando la cohesividad entre los sexos y reduciendo la flexibilidad de su dinámica de fisión-fusión (Lehmann & Boesch, 2004). Estos cambios en los patrones de agrupación pueden también ser parte de las estrategias reproductivas de los machos o ser un mecanismo de defensa ante depredadores por parte de las hembras (Lehmann & Boesch, 2004), por lo que los autores sugieren una ineludible interacción entre variables demográficas y ecológicas. Lo que sí se ha observado en monos araña es que los machos mantienen fuertes asociaciones entre ellos y forman subgrupos grandes para la defensa del territorio y/o ante los encuentros intergrupales (Chapman, 1990a; Chapman *et al.* 1995; Ramos-Fernández, 2001).

La depredación también puede modular los patrones de agrupación de un grupo social (Alexander. 1974; van Schaik, 1983; Pulliam & Caraco, 1984; van Schaik, 1989). En principio, se ha aceptado que el riesgo de depredación es menor en grupos multimacho grandes que en grupos unimacho pequeños (van Schaik, 1983; Cheney & Wrangham, 1987; Boinski & Chapman, 1995). Sin embargo, esta relación no parece evidente en todas las especies, al menos no para los cercopitecinos en los que Hill & Lee (1998) reportan que el alto riesgo de depredación obliga a formar grupos grandes con un desproporcionado número de machos que no puede ser predicho por el número de hembras o por el tamaño total del grupo. Ambas estrategias pueden ser útiles: los grupos pequeños son menos conspicuos para el depredador mientras que los grupos grandes tienen un efecto de dilución más eficiente (Lehmann & Boesch, 2004). Además, Cheney & Wrangham (1987) señalan que la depredación puede determinar la composición de un grupo de primates cuando los depredadores concentran sus ataques hacia individuos con un alto valor reproductivo (hembras juveniles y subadultas).

En la literatura podemos encontrar algunos ejemplos de cómo la depredación afecta la cohesión grupal de algunas especies. Cheney & Wrangham (1987) revisaron el efecto de la depredación en el espaciamiento intragrupal durante el movimiento. Ellos mencionan que las primeras observaciones en papiones sugirieron que estos animales toman una formación de

protección en la que los machos subadultos se mantienen al borde del grupo mientras que las madres y sus infantes viajan con los machos adultos en el centro. Posteriormente, otras observaciones permitieron suponer que los individuos de alto rango viajan en el centro del grupo experimentando menos riesgo de depredación que aquellos que viajan en la periferia (individuos de bajo rango). Sin embargo, estas tendencias aún son debatibles porque la mayoría de los carnívoros cazan durante la noche por lo que tal vez no hayan diferencias en la vulnerabilidad de depredación entre individuos del centro o de la periferia del grupo, además de que la presencia de machos subadultos en la periferia puede explicarse por razones sociales (Cheney & Wrangham, 1987). En otro ejemplo, Trevers (1999) notó que los colobos rojos (*Procolobus badius tephrosceles*) incrementan su cohesión intragrupal ante los ataques de chimpancés.

Respecto a los grupos de monos araña poco se sabe sobre cómo la depredación podría estar modulando los patrones de agrupación. Ante la falta de evidencia se sigue aceptando que el mono araña es una especie que tiene una baja presión por depredación dado su tamaño corporal relativamente grande y porque forrajea en pequeñas agrupaciones, tal como lo hacen los chimpancés (van Schaik, 1983; Cheney & Wrangham, 1987; Symington, 1987; Matsuda & Izawa, 2007). Además, la lista de sus depredadores es muy corta. Matsuda & Izawa (2007) sugieren que los únicos depredadores potenciales de individuos adultos de *Ateles* spp. son los jaguares (*Panthera onca*) y pumas (*Felis concolor*).

La depredación también ha sido un factor muy ligado a la elección de sitios para dormir de algunos primates, por ejemplo las agrupaciones de *Papio* spp. y *Macaca radiata* duermen en zonas muy inaccesibles para los depredadores (Hamilton, 1982; Ramakrishnan & Coss, 2001). Los grupos para dormir de *Papio* spp. suelen ser grande y prefieren dormir, por orden de preferencia, en peñascos, cuevas y árboles emergentes (Hamilton, 1982). Los subgrupos de *Macaca radiata* duermen en árboles emergentes y están compuestos generalmente de individuos de la misma categoría de sexo y edad, siendo los machos adultos y hembras con infantes los que ocupan las ramas más altas de los árboles (Ramakrishnan & Coss, 2001).

## **2.6. Modelos socio-ecológicos**

Los modelos socio-ecológicos propuestos hasta ahora (Wrangham, 1980; van Schaik, 1989; Isbell, 1991; Sterck *et al.* 1997) han echado mano de las características del ambiente ecológico y social para explicar la vida de los grupos de primates (por ejemplo, patrones de agrupación, uso del espacio, tendencias de dispersión; patrones y calidad de las relaciones sociales; Aureli *et al.* 2008). Estos modelos han tratado de clasificar las relaciones inter e intrasexuales tanto en un grupo como entre grupos (Isbell & Young, 2002).



En 1980, Wrangham (1980) presentó un modelo para explicar la evolución de las relaciones sociales en los grupos multi-hembra en función a la disponibilidad del alimento. Sin embargo, él sólo distingue entre dos tipos de relaciones entre hembras y no separa los efectos de los tipos de competencia por el alimento (Isbell & Young, 2002). El primer grupo incluye primates con *female bonded* (FB) que se caracterizan por la filopatría de las hembras, jerarquías de dominancia lineal, fuerte y estable, heredabilidad del rango materno, etc. Según el modelo de Wrangham (1980), estos grupos se forman cuando el alimento está espacialmente agrupado, es de alta calidad pero variable. El segundo grupo corresponde a primates con *non-female bonded* (non-FB) formados cuando el alimento está distribuido de manera uniforme o en pequeños cúmulos de alta calidad. Estas especies se caracterizan por la dispersión de hembras hacia otros grupos y por jerarquías de dominancia débiles o ausentes (Wrangham, 1980; Isbell & Young, 2002).

Van Schaik (1989) consideró la depredación como la causa principal de la vida en grupo y la competencia por el alimento como el factor responsable de las relaciones sociales de las hembras en los primates diurnos. Distinguió los efectos de la competencia por contienda y por explotación sobre las relaciones sociales e hipotetizó el escenario ecológico sobre el cual se originarían (alimento con distribución uniforme vs alimento con distribución agrupada). Además, van Schaik (1989) señaló la existencia de dos dimensiones en las relaciones sociales: (1) de individualistas a egalitarias y (2) de nepotísticas a despóticas (para una descripción detallada de los conceptos revisar van Schaik, 1989, y Sterck *et al.* 1997).

El modelo de Isbell (1991) fue producto de inferir la competencia por el alimento mediante ciertas observaciones conductuales mencionadas en el apartado 1.4 y de determinar su influencia sobre las relaciones sociales de hembras en y entre grupos. Así, Isbell (1991) se enfocó en los comportamientos agresivos de las hembras (competencia por contienda) y en el uso del espacio en función al tamaño del grupo (competencia por explotación) de 20 especies de primates. Sus resultados sugieren que la competencia intergrupala es causada por la abundancia del alimento, mientras que la competencia intragrupal se origina por la distribución del alimento (Isbell, 1991).

Sterck *et al.* (1997) retoma y modifica el modelo de van Schaik (1989). Sterck *et al.* (1997) incorporan explícitamente el efecto del infanticidio por machos sobre la filopatría de las hembras (Isbell & Young, 2002). Además, el grado de tolerancia es citada como una dimensión más de las relaciones sociales. Si la tolerancia incrementa, la severidad de las agresiones disminuye y las amenazas hacia individuos dominantes aumentan, así como los comportamientos cohesivos (Sterck *et al.* 1997). Los autores distinguen cuatro categorías de relaciones sociales en función de las intensidades de la competencia por contienda y por explotación (Sterck *et al.* 1997).

Como podemos darnos cuenta, los modelos socio-ecológicos han puesto mayor atención a las relaciones sociales que resulten entre las hembras (Wrangham, 1980; van Schaik, 1989; Isbell, 1991; Isbell & Young, 2002), mientras que sólo Sterck *et al.* (1997) han introducido el efecto del infanticidio por machos. Esta similitud entre los modelos parece ser defendible al considerar uno de los supuestos de Wrangham (1980), él sostiene que los machos se mueven en función a las hembras, quienes a su vez se distribuyen en función a las fuentes de alimento.

Por otro lado, los modelos socio-ecológicos tienen carencias. Es difícil poner a prueba los modelos socio-ecológicos cuando no se está seguro de haber muestreado todas las posibles soluciones sociales a los problemas ecológicos (Silk, 2002). Tal vez, a ello se deba que los modelos han tomado una perspectiva reduccionista al reconocer un conjunto discreto de sistemas sociales (Aureli *et al.* 2008). Por ejemplo, la dicotomía existente en la distribución del alimento (van Schaik, 1989; Isbell *et al.* 1998), o los métodos para estudiar las relaciones sociales de los primates no son del todo aceptables porque limitan nuestra capacidad para evaluar y comparar las relaciones sociales de las díadas, grupos o especies (Silk, 2002). Además, Barrett *et al.* (2007) critican la propensión de los investigadores de atribuir características antropocéntricas y antropomórficas a los resultados de estudios sobre neurología, psicología y comportamiento. Tal crítica puede comprenderse cuando nos damos cuenta de que las relaciones sociales se han abordado como una analogía de la amistad en el ser humano (Silk, 2002). Otra carencia es que se cuenta con poca evidencia empírica que sostenga la proposición de que las relaciones sociales tengan un valor adaptativo para las hembras (Silk, 2002). Sin embargo, parece lógico pensar que las relaciones sociales son una consecuencia de los patrones de agrupación de la especie ya que los grupos o subgrupos grandes, de composición mixta, y muy cohesivos aumentan el número de díadas que interactúan, el índice con el que cada individuo se asocia con sus demás compañeros, además de que la proximidad incrementa la probabilidad de establecer interacciones.

### 3. JUSTIFICACIÓN

La dinámica de fisión-fusión es una propiedad intrínseca de los grupos. Su extensa variación en y entre especies ha permitido reconocer que el marco conceptual bajo el cual se han tratado de explicar los sistemas sociales de primates, como resultado de su ambiente ecológico y social (Wrangham, 1980; van Schaik, 1989; Isbell, 1991; Sterck *et al.* 1997), ha fallado al no poder integrar toda la variación existente en los patrones de agrupación y no ayudar a la descripción de nuevos sistemas sociales de los ya reconocidos por la teoría socio-ecológica (Aureli *et al.* 2008, suplemento A y B). Por ello, es necesario desarrollar un nuevo marco comparativo para clasificar las sociedades. El primer paso ya se ha dado al redefinir el concepto de fisión-fusión, el siguiente paso propuesto consiste en recabar información sobre la variación temporal del tamaño y composición de las agrupaciones así como datos de la cohesión espacial entre los miembros de las sociedades animales, ya que las variaciones espacio-temporales de los patrones de agrupación influyen en las oportunidades que un individuo tiene de interactuar con los demás (Aureli *et al.* 2008).

Tal tarea puede ser más desafiante si consideramos el estado actual de conservación de los hábitats pero abre la posibilidad de comparar los patrones de agrupación de una especie en ambientes conservados versus ambientes fragmentados. Las selvas tropicales son el hábitat natural para el 90% de las especies de primates, pero la pérdida y fragmentación de estos ecosistemas ha ocasionado que 96 de las 250 especies pertenecientes al orden se encuentren en peligro de extinción (Chapman & Peres, 2001). Esta es la situación en la que se encuentra el mono araña (*Ateles geoffroyi*) de acuerdo a la Norma Oficial Mexicana NOM-059-2001 y a la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, 2009). Además, es una especie cuya capacidad para utilizar hábitats en diferentes etapas sucesionales es mucho menor que la que tiene el mono aullador (*Alouatta palliata*) o el mono capuchino (*Cebus capucinus*), lo cual podría deberse a su tamaño corporal, al tamaño del ámbito hogareño que ocupa y la proporción de fruta en su dieta (Sorensen & Fedigan, 2000). Estas características incrementan la dificultad de proteger a la especie y la urgente necesidad de conservar áreas de selva lo menos perturbadas para asegurar la permanencia de las poblaciones de monos araña aún existentes.

Las variaciones de fisión-fusión ocurren en tres dimensiones: tamaño, composición y cohesión (Aureli *et al.* 2008). Muchos trabajos se han enfocado en el tamaño y la composición de las agrupaciones (Symington, 1987; Chapman 1990a; Chapman *et al.* 1995; Ramos-Fernández, 2005; Majolo *et al.* 2008; Asensio *et al.* 2008; 2009) y pocos han sido los esfuerzos por medir la cohesión entre los individuos. Hay algunos datos no publicados en monos araña (Ramos-Fernández, comunicación personal). Además, recientemente se han presentado los resultados de un estudio comparativo de las distancias de vocalización durante los eventos de fisión-fusión de monos araña y macacos (Shimooka *et al.* 2010), así como las variaciones de las distancias interindividuales de *Macaca fuscata* en tres

estaciones del año (Sugiura *et al.* 2010). En el presente trabajo se reportan las variaciones de tamaño, composición y cohesión de los subgrupos formados por monos araña de manos negras (*Ateles geoffroyi*) que habitan en el Área de Protección de Flora y Fauna *Otoch Ma'ax Yetel Kooh*. Estas variaciones se tratan de explicar por algunos factores ecológicos relacionados a la disponibilidad de alimento, como son la abundancia y distribución temporal de fruta. Las evidencias que resulten de tal relación servirán para poner a prueba algunos supuestos sobre cómo las estrategias para lidiar con la competencia por el alimento y apareamiento, por parte de hembras y machos de *Ateles* spp., pueden modificarse en función de sus patrones de agrupación.

## 4. OBJETIVOS

### 4.1. Objetivo general:

- Determinar cómo la abundancia y distribución temporal de fruta afectan los patrones de agrupación de un grupo de monos araña de manos negras, *Ateles geoffroyi*, que viven en el Área de Protección de Flora y Fauna *Otoch Ma'ax Yetel Kooch*, Yucatán, México.

### 4.2. Objetivos específicos:

- Determinar el tamaño, la composición y la cohesión espacio-temporal de los subgrupos formados por individuos adultos y/o subadultos de *Ateles geoffroyi*.
- Determinar el número de árboles con fruta, la densidad de los parches de alimento y la biomasa de fruta de las especies más importantes en la dieta del mono araña.
- Integrar las variables ecológicas en un solo índice de abundancia de fruta y determinar sus variaciones a través del periodo de estudio.
- Estimar la influencia del número de árboles con fruta sobre los patrones de agrupación del mono araña de manos negras.
- Evaluar la importancia de la biomasa de fruta sobre el tamaño, la composición y cohesión espacio-temporal de los subgrupos de *Ateles geoffroyi*.
- Estimar el efecto de la densidad de los parches de alimento sobre los patrones de agrupación del mono araña.
- Evaluar la influencia de la abundancia de fruta sobre el tamaño, la composición y la cohesión espacio-temporal de los subgrupos formados por *Ateles geoffroyi*.

## **5. HIPÓTESIS**

El riesgo de depredación es el principal factor que obliga a los animales a vivir en sociedad, mientras que la competencia por el alimento regula los patrones de agrupación. En condiciones de alta disponibilidad de alimento, se reduce la intensidad de la competencia y los subgrupos tienden a ser de tamaño grande. Cuando esto sucede, es más frecuente observar subgrupos de composición mixta (hembras y machos) donde la probabilidad de asociarse con más individuos es mayor y, por lo tanto, las díadas experimentan incrementos en sus índices de asociación, sobre todo las díadas hembra-hembra.

El conocimiento que cada individuo tiene de su hábitat es incompleto, por lo que compartir información sobre la ubicación de los parches de alimento se ha citado como una de las ventajas de la vida en grupo. Así, los individuos pueden obtener mayores beneficios siendo más cohesivos en períodos de escasez y más dispersos en períodos de abundancia de alimento.

## 6. METODOS

### 6.1. Área de estudio

El Área de Protección de Flora y Fauna *Otoch Ma'ax Yetel Kooh* (APFF) está situada al noreste de la Península de Yucatán, a 18 km al norte de la zona arqueológica de Cobá y a 26 km al sur de Nuevo Xcan, Quintana Roo, con coordenadas geográficas de 20°38' N y 87°37' W (Fig. 1). Dentro del área de protección se encuentran las comunidades de Kankabchen, Yodzonot y Punta Laguna; esta última es la que tiene un mayor número de habitantes con aproximadamente 100 (García-Frapolli *et al.* 2007).

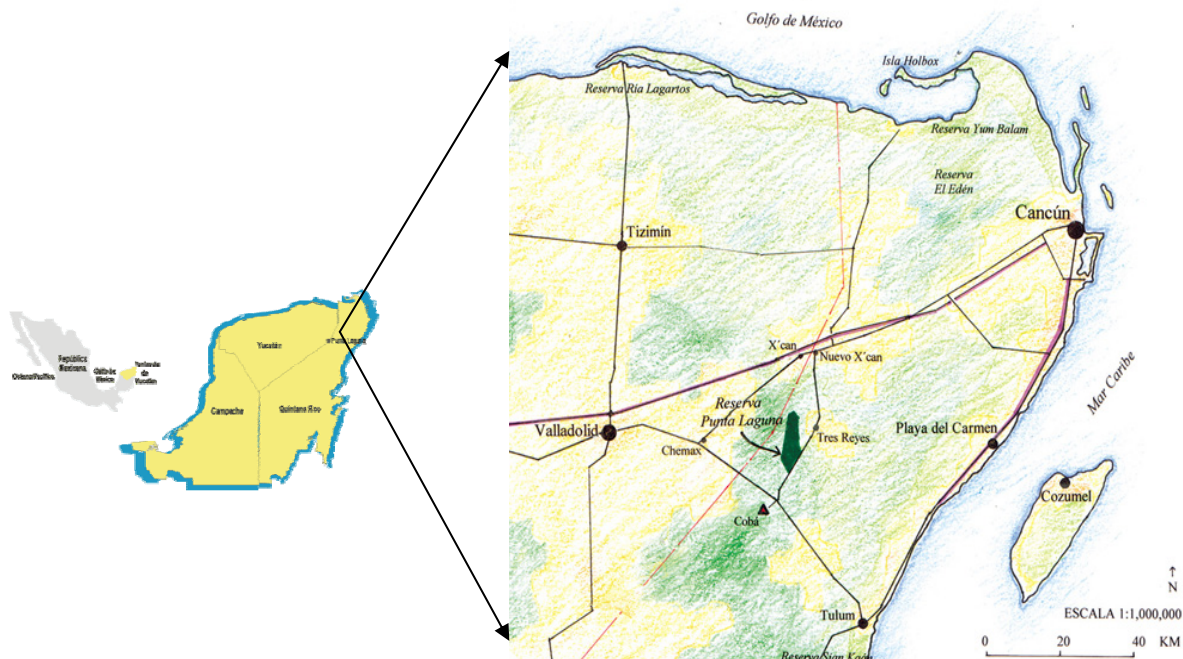


Figura 1. Ubicación del Área de Protección de Flora y Fauna *Otoch Ma'ax Yetel Kooh* o comúnmente conocida como Punta Laguna (Fuente: Ramos-Fernández & Ayala-Orozco 2003).

La región se caracteriza por tener un clima cálido sub-húmedo con lluvias en verano (Aw2), que son las condiciones ambientales más húmedas en la península. La temperatura media anual es de 25°C y la precipitación media anual reportada es de alrededor de 1500 mm (CONANP, 2006), 70% de la cual se concentra entre los meses de mayo y octubre (García-Frapolli *et al.* 2007).

El APFF contiene diferentes tipos de vegetación incluyendo selvas medianas sub-perennifolias, selvas bajas inundables y pastizal inundable del tipo marismas, localmente conocidas como sabanas (CONANP, 2006). Además, existen fragmentos de vegetación secundaria en diferentes estados de sucesión y que han sido clasificadas de acuerdo a su edad de regeneración luego de ser abandonados después de haberse hecho ahí una milpa, por lo que podemos encontrar vegetación con edades de 2-7, de 8-15, de 16-29 y 30-50, además de la selva mediana que se puede considerar mayor a 50 años (García-Frapolli *et al.* 2007).

La vegetación de 2-7 años de regeneración ocupa el 5% de la superficie total del APFF; el 25% del área total corresponde a vegetación de 8-29 años y sus componentes arbóreos principales son *Bursera simaruba*, *Lysiloma latisiliquum* y *Piscidia piscicula*. El estado sucesional de 30-50 años cubre casi el 55% de las 5,367 hectáreas pertenecientes al APFF, considerándose por lo tanto como la matriz de la vegetación. Este estado sucesional está representado por especies tales como *Vitex gaumeri*, *Lysiloma latisiliquum* y *Bursera simaruba* (García-Frapolli *et al.* 2007). El 7.5% de la superficie total pertenece a selva mediana con más de 50 años de regeneración y está caracterizada por árboles de *Brosimum alicastrum*, *Manikara zapota*, *Talisia olivaeformis*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Ficus cotinifolia* y *Ficus ovalis* (Ramos-Fernández *et al.* 2005; García-Frapolli *et al.* 2007).

## 6.2. Sujetos y período de estudio

El mono araña ha sido la especie más estudiada en el APFF, habiéndose cumplido en 2010 catorce años de seguimiento continuo de dos grupos (Ramos-Fernández, comunicación personal). Durante este tiempo se ha recabado información que ha ayudado a comprender los procesos de socialización de los individuos, la regulación de las relaciones sociales y de la estructura social, las variaciones en la ecología alimentaria y los cambios en el uso de hábitat (Ramos-Fernández *et al.* 2003). Siguiendo la misma temática del proyecto de investigación de largo plazo establecido en la zona, se ha desarrollado el presente estudio que pretende conocer cómo influyen las variaciones de los factores ecológicos del alimento sobre las variaciones en la organización social del grupo MX (México; Ramos-Fernández *et al.* 2003). El grupo tiene un ámbito hogareño de 80 hectáreas (Sarmiento-Carral, 2009). Todos los miembros del grupo han sido identificados a nivel de individuo (cuadro 1) por rasgos particulares en la cara o en alguna otra parte del cuerpo (Ramos-Fernández, 2001).

En campo, las categorías de edad reconocidas para los monos araña fueron cuatro: infantes, juveniles, subadultos y adultos. Se consideró infante a cualquier individuo menor a los tres años de edad y que se mueve entre los árboles con ayuda de su madre (Vick, 2008). El infante pasa a ser juvenil después de los tres años y hasta los cinco años de edad. Aún



cuando los individuos ya pueden moverse de forma independiente a la madre, permanecen y forrajean en el mismo subgrupo que su progenitora (Shimooka *et al.* 2008; Vick, 2008). En algunos casos, un infante puede reconocerse como juvenil antes de los tres años si su madre llega a tener una nueva cría. Un individuo subadulto es mayor a los cinco años de edad y puede forrajear en subgrupos diferentes al de su madre; además, las hembras subadultas no han emigrado ni tenido ningún nacimiento mientras que los machos de esta categoría comienzan a asociarse principalmente con miembros adultos de su mismo sexo (Vick, 2008). La primera concepción de una hembra es la señal para clasificarla como adulta, mientras que el tamaño testicular y la robustez del rostro permiten distinguir a los machos adultos de las demás edades.

Para julio de 2009, el grupo MX estaba conformado por 22 individuos: 13 hembras (7 adultas, 2 subadultas y 4 infantes) y 9 machos (4 adultos, 3 subadultos y 2 infantes). El individuo conocido como DI (ver cuadro 1 para más detalles), quien al inicio del estudio no tenía cinco años de edad, se consideró como subadulto por ser un mono huérfano que quedó al cuidado de su hermano TL, quien lo integró a los demás machos adultos y subadultos. Sin embargo, otros eventos han modificado el tamaño del grupo y el número de individuos en cada categoría de sexo-edad (cuadro 1). El 20 de julio se registró la desaparición de BR, un infante macho. En diciembre de 2009, LO pasó de subadulto a adulta al tener su primera cría mientras que en enero de 2010 SR emigró a otro grupo. AM y FL tuvieron nuevas crías en febrero. Durante abril se registró la inmigración de HI al grupo, MS y VI dejaron de ser infantes para considerarse juveniles ya que sus madres, CH y VE respectivamente, concibieron nuevas crías. Así, al finalizar el trabajo de campo (julio de 2010) el grupo estaba constituido por 16 hembras (8 adultas, 1 subadulto, 1 juvenil y 6 infantes), 10 machos (4 adultos, 3 subadultos, 1 juvenil y 2 infantes). Entonces, fueron 13 meses en campo durante los cuales se registraron las variaciones en los patrones de agrupación de 16 individuos adultos y/o subadultos: 9 hembras y 7 machos. Cada mes fue dividido en dos períodos de observación.

Cuadro 1. Categorías de sexo y edad del grupo MX

Individuo	Código	Fecha de		Categoría		Dato
		Nacimiento	Madre	Sexo-Edad*		
Amelia	AM			HA		
Atán	AT			MSA	Inmigrante, mayo 2009	
Benito	BE			MA		
Braulio	BR	04/10/2007	FL	MI	Desapareció, 20/07/2009	
China	CH			HA		
Diego	DI	05/11/2004	CL	MSA		

Eulogio	EG	16/01/2004	VE	MSA	
Fátima	FA	27/05/2008	GO	HI	
Flor	FL			HA	
Gorda	GO			HA	Inmigrante, 2008
Hilda	HI			HSA	Inmigrante, 19/04/2010
Itsín	IT	08/02/2010	AM	MI	
Joanna	JA			HA	Inmigrante, julio 2004
Juan	JN	02/12/2003	FL	MSA	
Karlota	KL			HA	Inmigrante, julio 2002
Korea	KO	06/04/2010	CH	MI	
Lola	LO	11/11/2001	CH	HA	
Lucía	LX	25/02/2008	JA	HI	
Marcos	MS	15/07/2007	CH	MJ	
Mérida	ME	28/09/2008	KL	HI	
Nikte	NK	25/02/2010	FL	HI	
Nina	NN	20/04/2010	VE	HI	
Serena	SR	22/04/2004	CH	HSA	Emigró, 13/01/2010
Tula	TL	06/08/2001	CL	MA	
Vanesa	VA	11/12/2009	LO	HI	
Verónica	VE			HA	
Vianey	VI	23/12/2007	VE	HJ	
Yuc	YU			MSA	Inmigrante, mayo 2009

\*Los infantes (I), machos y hembras –M y H-, son individuos menores a los tres años de edad. Los juveniles (J) son mayores de tres años y menores de cinco años de edad. Los subadultos (SA) tienen por lo menos cinco años de edad. Una HSA pasa a ser adulta, HA, a partir de su primer concepción.

El macho adulto, MA, puede identificarse por el tamaño testicular y la robustez del rostro.

Los datos de campo fueron colectados por cuatro asistentes locales y el autor de este trabajo. Dos asistentes han colaborado con diversos investigadores a lo largo de los catorce años que ha durado la investigación sobre los monos araña en el área de estudio, mientras que los otros dos asistentes cuentan con una experiencia de diez años. Previo al desarrollo de este estudio, el autor desarrolló un proyecto de residencia profesional en 2007 contabilizando cinco meses de observación con el grupo MX. El trabajo diario consistió de dos turnos de 4 horas, cada turno fue cubierto por una pareja de asistentes. En las siguientes secciones se detallan los datos que fueron colectados y la manera en que fueron obtenidos.

### 6.3. Organización social.

De manera general, un subgrupo podría definirse como una agregación de corto plazo que sufre cambios en el número de individuos (Whitehead & Dufault, 1999). Sin embargo, el término ha tenido múltiples definiciones en los estudios de primates con sistemas sociales de fisión-fusión. Por ejemplo, Sakura (1994) y Lehmann & Boesch (2004) consideran que un subgrupo de chimpancés está conformado por individuos que se alimentan de manera independiente a sus madres, es decir, individuos de por lo menos cinco años de edad (Lehmann & Boesch 2004) y que se encuentran en un radio de 30 metros (Sakura 1994). Ramos-Fernández (2001) analizó la distribución de frecuencias de las distancias interindividuales y a los 30 metros observó un fuerte descenso en la gráfica. Por ello, él usó una regla de cadena de 30 metros para determinar un subgrupo en los monos araña (*Ateles geoffroyi*), de manera que todos los individuos que estuvieran a 30 metros o menos de otro individuo eran parte de la misma agrupación y, por consiguiente, se encontraban asociados. No obstante, esta distancia de corte puede variar dependiendo de la especie y de la evaluación previa que el observador haga sobre las condiciones del hábitat, por ejemplo Asensio *et al.* (2008 y 2009) en Costa Rica utilizaron una regla de cadena de 50 metros para definir subgrupos de la misma especie que observó Ramos-Fernández (2001), mientras que Snaith & Chapman (2008) usaron una distancia en cadena de 300 metros para distinguir subgrupos de monos colobos (*Procolobus rufomitratus*). Por otra parte, Chapman (1990a) y Shimooka (2003) definieron un subgrupo como cualquier número de individuos, menor al tamaño real del grupo, que se asocian tomando parte en actividades coordinadas y manteniendo una relativa cercanía. Symington (1987) en su estudio sobre *Ateles paniscus chamek* distinguió tres tipos de subgrupo: de alimentación, de forrajeo y de descanso.

Resulta interesante que todas las definiciones presentadas intentan considerar la distribución espacial y temporal de quienes conforman un subgrupo. Por ejemplo, las definiciones de Sakura (1994), Ramos-Fernández (2001), Lehmann & Boesch (2004) y Asensio *et al.* (2008 y 2009) tienen la particularidad de enfocarse en las distancias que existen entre los miembros de un subgrupo, es decir, en la distribución espacial de los individuos. Mientras que Symington (1987), Chapman (1990a) y Shimooka (2003) enfatizan la coordinación temporal de las actividades desarrolladas por cada miembro de un subgrupo. Por otro lado, ningún concepto toma en cuenta la comunicación animal como un mecanismo mediante el cual los miembros de una agrupación pueden coordinar sus actividades. Sin embargo, los resultados de Ramos-Fernández (2005) apoyan la hipótesis de que los whinnies, un tipo de vocalización común en monos araña (para una descripción completa de las vocalizaciones de *Ateles* spp. en campo y cautiverio revisar Eisenberg & Kuehn 1966), tienen una función de contacto social al ofrecer información sobre la identidad y ubicación del emisor y, de esa manera, modificar los patrones de movimiento de los receptores, a la vez que el emisor puede estar alejado por varios cientos de metros. De esta forma, el emisor puede permanecer lejos de otros individuos e intentar mantener sus relaciones sociales

vocalizando. Aún así, queda sin responder cómo los individuos coordinan sus actividades de forrajeo y descanso si no mantienen contacto visual aún estando en relativa cercanía, y si las vocalizaciones podrían ser un mecanismo que ayudase a los individuos a coordinar tales actividades manteniendo contacto vocal.

Considerando los objetivos del presente proyecto, un subgrupo fue definido mediante la regla de cadena usado por Ramos-Fernández (2001). Así, todos los individuos adultos y subadultos, que no estuvieran a una distancia mayor de 30 metros uno de otro, fueron incluidos en el mismo subgrupo. Sin embargo, algunas circunstancias quedaron sujetas al criterio y experiencia de los observadores, de manera que en ocasiones se abarcaron individuos localizados a más de 30 metros, quienes a pesar de su lejanía mantuvieron contacto vocal o visual con los demás monos. Además, se utilizó la clasificación de subgrupos de Symington (1987).

El método de barrido instantáneo (*instantaneous scan sampling*, Altmann, 1974; Martin & Bateson 1993) se empleó para obtener información del tamaño y la composición de los subgrupos. En cada barrido, realizado a intervalos de 20 minutos, se anotó la identidad y actividad (alimentación, movimiento o descanso) de quienes conformaban el subgrupo, el nombre del punto previamente georreferenciado más cercano a la agrupación (cuyos nombres se establecieron por particularidades del lugar) y, la parte y especie vegetal en caso de que algún o algunos de los monos se estuvieran alimentando. Cada barrido representó una muestra instantánea de un subgrupo que podía cambiar en el número e identidad de quienes lo formaban o permanecer igual que en la muestra anterior. Esta información se concentró en bases de datos para su análisis.

En la sección de antecedentes se destacó la dinámica flexible de fisión-fusión que caracteriza las agrupaciones de monos araña, lo cual significa que uno o más miembros pueden separarse del subgrupo (fisiones) o nuevos individuos pueden llegar e integrarse a la agrupación observada (fusiones). Es en estos eventos en los que se modifica el tamaño y la composición de los subgrupos por lo que resulta importante mencionar los criterios que se utilizaron para su reconocimiento en campo. Se dice, entonces, que ha ocurrido una fisión cuando un individuo del subgrupo no era observado en dos barridos sucesivos o cuando era evidente que se había movido con rapidez hacia un lugar lejano (>30 metros), mientras que una fusión ha sucedido cuando el observador registraba la presencia de un mono de identidad diferente al de los demás monos que había estado observando (Aureli & Schaffner, 2007; Slater *et al.* 2009). Además, frecuentemente la fusión es acompañada por un intercambio de vocalizaciones entre el individuo que se integra y los miembros del subgrupo (Ramos-Fernández, 2008; Shimooka *et al.* 2010).

A continuación, se detallan cada una de las dimensiones de los patrones de agrupación comenzando con el tamaño de los subgrupo, posteriormente se aborda la composición de las agrupaciones y, finalmente, la cohesión dentro del subgrupo y entre subgrupos.

### **6.3.1. Tamaño de los subgrupos**

El tamaño de un subgrupo fue igual al número de individuos adultos y/o subadultos presentes en un determinado barrido, ya sea porque fueron vistos o porque su presencia resulta obvia para el observador (como cuando el observador veía a los individuos moverse dos minutos antes del barrido). Sin embargo, en ocasiones la capacidad del observador era limitada por las condiciones de visibilidad del hábitat (por ejemplo, cobertura de los árboles, etc.) o por el mismo comportamiento de los individuos (pueden descansar en zonas ocultas o realizar movimientos muy rápidos), de manera que no siempre el tamaño observado era igual al tamaño real del subgrupo. Sin embargo, el mismo método ha sido utilizado en varios estudios sobre comportamiento animal y se tiene la confianza de que los observadores puedan registrar todas las variaciones causadas por las fusiones y/o fisiones de uno o más individuos en un subgrupo (Martin & Bateson, 1993).

La clasificación de las agrupaciones en los contextos de actividad utilizados por Symington (1987: alimentación, movimiento y descanso) se hizo después de que la información colectada en campo fue ingresada en las bases de datos. Dado que los individuos en un subgrupo no siempre realizaban la misma actividad en determinado momento, se aplicó el criterio de lo que haga la mayoría de los adultos y/o subadultos para definir cada subgrupo en alguno de los contextos de actividad antes mencionados. Así, por ejemplo, si dentro de una agrupación hay cinco individuos de los cuales tres se están alimentando y los demás descansando y/o moviendo, entonces se trata de un subgrupo de alimentación. Las agrupaciones con el mismo número de individuos realizando actividades diferentes (e.g., un mono alimentándose, dos individuos descansando y dos moviéndose) fueron etiquetados como subgrupos indefinidos y descartados de algunos análisis.

### **6.3.2. Composición de los subgrupos**

Además del tamaño de las agrupaciones, la composición también resulta importante para probar algunas teorías de la organización social; de manera que los subgrupos pueden clasificarse por el sexo, la edad y el estado reproductivo de sus miembros (Pulliam & Caraco, 1984). Considerando esta última idea, en el presente trabajo se establecieron categorías de composición para los subgrupos y se determinaron los índices de asociación de los individuos.

La composición de los subgrupos se estableció utilizando los criterios de Chapman (1990a) y modificándolos de acuerdo a las categorías de edad y sexo identificadas para el grupo de estudio. Las categorías reconocidas son las siguientes: (1) individuo solitario, ya sea hembra o macho, adulto o subadulto, y que viaja completamente solo; (2) una hembra adulta con su infante o juvenil; (3) solamente machos, ya sean adultos y/o subadultos; (4) dos o más hembras adultas, alguna de ellas con su infante o juvenil, y subadultas; (5) hembras adultas y/o subadultas, en ausencia de infantes y juveniles; (6) machos y hembras adultas y subadultas, con infantes o juveniles; (7) hembras y machos adultos y/o subadultos sin la presencia de infantes ni juveniles. Como puede notarse, en este caso y a diferencia de lo que previamente se definió como subgrupo, se tomó en cuenta la presencia de infantes y/o juveniles únicamente como un posible factor que pueda explicar las asociaciones resultantes de acuerdo al estado reproductivo de las hembras.

Los índices de asociación de individuos adultos y/o subadultos fueron vaciados en matrices de asociación, que según Whitehead & Dufault (1999), son una buena manera de representar la organización social de un grupo. Estos índices, básicamente, se centran en la presencia y/o ausencia de dos individuos en un mismo subgrupo (díada). El grado de asociación entre los individuos **X** y **Y** se evaluó de acuerdo al siguiente índice (Chapman, 1990a):  $c / (a + b + c)$ , donde **a** es el número de muestreos o barridos en los que se observó **X** sin **Y**, **b** el número de muestreos que registró a **Y** sin **X**, y **c** es el número de barridos en los que **X** y **Y** fueron vistos juntos. Los valores del índice van de 0 a 1. Para los análisis estadísticos se utilizaron los valores de todas las posibles díadas formadas por aquellos individuos que, por lo menos, aparecieran en algún barrido de determinado período de observación. Además, tres clases de díadas fueron distinguidas por el sexo de los individuos: hembra-hembra, macho-macho y hembra-macho.

### **6.3.3. Cohesión dentro del subgrupo y entre subgrupos**

La información sobre la cohesión fue tomada mediante dos métodos encaminados a registrar las variaciones en las distancias interindividuales de monos araña adultos y/o subadultos del grupo MX.

El primer método consiste en determinar las distancias entre los miembros pertenecientes al mismo subgrupo con el objetivo de conocer la cohesión dentro de los subgrupos (cohesión intrasubgrupual). Así, para estimar las distancias entre los individuos se aprovechó que los datos de los barridos fueron registrados en hojas tamaño carta cuadrículada de 7 mm para establecer la igualdad de 1 cuadro a 5 metros. De manera que en cada barrido, además de los detalles capturados que se mencionan en el apartado 5.3, se dibujó una figura bidimensional de la posición y la distancia de cada mono con respecto a los demás monos

presentes y al punto georreferenciado más cercano. Esta figura bidimensional consistió simplemente en puntos. El nombre del lugar era representado por un punto encerrado en un círculo. Mientras que, para distinguir entre los diferentes monos, a un costado de cada punto se anotaba el código del nombre del individuo. Los códigos aparecen en el cuadro 1 del apartado 5.2.

Al igual que con el tamaño del subgrupo, las apreciaciones de las distancias interindividuales no siempre pudieron realizarse en su totalidad debido a factores como el número de individuos y a la habilidad del observador, sólo por citar algunos. Además, la precisión de las estimaciones está sujeta a la experiencia del observador. Dado estos detalles metodológicos se optó, primero, por evaluar la confiabilidad en las estimaciones de distancia entre los observadores y, segundo, agrupar las distancias en categorías (0, incluye distancias de 0 a 2 metros; 5, de 3 a 7 metros; 10, de 8 a 12 metros; 15, de 13 a 18 metros, y así sucesivamente).

Para evaluar la confiabilidad de los observadores al momento de estimar las distancias visualmente, se realizó un ejercicio que consistió en tomar la distancia real entre dos puntos tomados en campo al azar mientras que cada observador anotaba, de manera discreta, su estimación de la posible distancia. Esto fue repetido 20 veces y los datos colectados fueron analizados con el coeficiente de correlación producto-momento de Pearson ( $r$ ) y el coeficiente de concordancia de Kendall ( $w$ ) (Martin & Bateson, 1993). Los valores medios obtenidos fueron  $r=0.95$  ( $P<0.05$ ,  $N=20$ ) y  $w=0.38$  ( $P<0.00000$ ,  $N=20$ ). Ambas pruebas son significativas y, por lo tanto, las estimaciones son de fiar. Además, Martin & Bateson (1993) mencionan que se puede confiar en los registros cuando  $r \geq 0.7$ , sin importar  $p$ , ya que  $R^2 \geq 0.49$ .

Los datos sobre cohesión intrasubgrupual nos permitieron calcular la dispersión y la distancia media de los subgrupos en cada barrido. La dispersión se definió como la mayor distancia entre dos individuos cualesquiera, mientras que la distancia media se definió como la suma de las distancias interindividuales dividida entre el número de díadas. Por lo tanto, solamente se analizaron los subgrupos de tamaño  $\geq 2$ .

El segundo método se empleó para determinar las distancias entre individuos de subgrupos distintos (cohesión entre subgrupos o intersubgrupual) mediante la información extra colectada durante los barridos o seguimientos simultáneos. Al inicio de cada turno de trabajo, el o los asistentes y el autor se separaban en busca de subgrupos diferentes. Si esta condición era cumplida, entonces, cada observador procedía a conocer la identidad de los individuos de su subgrupo y elegir a uno de ellos como su animal focal. Sobre este individuo en particular, se tomaron datos de ubicación espacial en coordenadas UTM con precisiones de  $\leq 7$  m en cada barrido. En algunas situaciones, como en el movimiento rápido de los monos que incrementaba el riesgo de perder el subgrupo, las lecturas tuvieron precisiones

mayores a 7 m. La posición dejaba de tomarse cuando los animales focales se fusionaban o cuando ya no era posible seguir a los subgrupos de manera simultánea, ya que tal vez alguno de ellos se había movido hacia zonas alejadas y difíciles de acceder. El observador tenía la opción de cambiar de animal focal si el individuo al que había estado siguiendo se le perdía o se fusionaba.

Las lecturas obtenidas fueron analizadas mediante la fórmula utilizada para determinar la distancia ( $d$ ) entre dos puntos [ $P_1(X_1, Y_1)$ ;  $P_2(X_2, Y_2)$ ] que no se encuentran sobre una misma recta horizontal o vertical. La fórmula es la siguiente:  $d_{P1P2} = \sqrt{(x_2 - x_1)^2 + (y_2 - y_1)^2}$ . En este caso, también, las distancias fueron agrupadas en intervalos de 30 metros.

#### **6.4. Variables ecológicas del alimento**

Idealmente, un parche debe considerarse como la agregación de ítems de alimento cuya estructura le permite a los animales alimentarse sin interrupción (Chapman & Chapman, 2000). Sin embargo, en este trabajo se asumió que un parche es, sencillamente, un árbol (Symington, 1987; Chapman, 1990b), de forma que se utilizará cualquiera de los términos indistintamente.

Para caracterizar la disponibilidad de alimento se analizó la información colectada en 2006 por dos muestreos de vegetación. El primer muestreo consistió en registrar el DAP, la especie y localización de todos los árboles de DAP >2 cm en 8 parcelas de  $\frac{1}{4}$  de hectárea (Velazco *et al.* en preparación). Las parcelas incluyeron cuatro edades de vegetación (8-15, 16-29, 30-50 y más de 50 años). En el segundo muestreo se establecieron un total de 48 transectos de 100 x 2 m en vegetación de más de 30 años, para un total de 0.96 has, sobre los que se registró el DAP de todas las especies utilizadas como alimento por el mono araña (Bonilla-Moheno, 2008). La forma que tienen las distribuciones de frecuencias, en escala logarítmica, del tamaño de los árboles no difiere al distinguir entre los métodos de muestreo (Ramos-Fernández, comunicación personal), lo que permite añadir la muestra de transectos a la de las parcelas. El análisis de vegetación consistió en determinar el tamaño y la densidad de los árboles de las especies más importantes en la dieta del mono araña presentes en zonas de vegetación con edades de 30-50 y más de 50 años, ya que son en estas áreas donde los monos araña pasan más tiempo y, por ende, donde casi la totalidad de los barridos fueron realizados.

Un trabajo reciente sobre la dieta del grupo MX muestra que un total de 58 especies de plantas fueron consumidas por los individuos adultos de 1997 a 2004, pero solamente cinco especies abarcaron en promedio el 73.5% (SD $\pm$ 7.5; rango: 61.0-81.8%) de la dieta anual (Pinacho-Guendulain & Ramos-Fernández, 2009). Pocas especies aparecieron varias veces dentro del grupo de las cinco de mayor consumo a lo largo de los ocho años, mientras que



otras solamente fueron preferidas en alguno de los años de análisis (Pinacho-Guendulain & Ramos-Fernández, 2009). Dados los resultados anteriores y suponiendo que las especies vegetales de mayor consumo son las más importantes para determinar los patrones de agrupación, el análisis de los muestreos de vegetación y de los recorridos fenológicos (detallados más adelante) se enfocó sobre las 12 especies del cuadro 2 que abarcaban más del 80% de la dieta mensual (Pinacho-Guendulain & Ramos-Fernández, 2009). Aún cuando los resultados de Pinacho-Guendulain & Ramos-Fernández (2009) no demuestran que *Oxandra lanceolata* (botox) sea tan importante en la dieta en una escala anual, esta especie fue tomada en cuenta porque en ciertos meses sus frutos son muy consumidos, sobre todo al finalizar el año (Pinacho-Guendulain, 2007). Además, se analizaron los registros individuales de alimentación de los barridos instantáneos tomados durante el período de estudio para tener la seguridad de analizar la disponibilidad de fruta de las especies más consumidas, así como para corroborar los patrones de consumo reportados por Pinacho-Guendulain & Ramos-Fernández (2009). El porcentaje de consumo de una especie resultó de multiplicar por 100 el producto de dividir el número de registros individuales de alimentación entre el total de estos registros de todas las especies consumidas en un período de observación. Si este porcentaje de consumo era de por lo menos del 5%, entonces se identificó como **especie importante**. Tal denominación fue relevante al momento de determinar las variaciones temporales de densidad y biomasa de fruta.

Cuadro 2. Especies más importantes en la dieta del mono araña

<b>Especie</b>	<b>Familia</b>	<b>Nombre común</b>
<i>Ficus ovalis</i>	Moraceae	Alamo
<i>Oxandra lanceolata</i>	Annonaceae	Botox
<i>Sideroxylon foetidissimum</i>	Sapotaceae	Caracolillo
<i>Metopium brownei</i>	Anacardiaceae	Chechen
<i>Ficus cotinifolia</i>	Moraceae	Copo
<i>Talisia olivaeformis</i>	Sapindaceae	Huaya
<i>Spondias mombin</i>	Anacardiaceae	Jujub
<i>Spondias lutea</i>	Anacardiaceae	Kilim
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	Fabaceae	Pich
<i>Guazuma ulmifolia</i>	Sterculiaceae	Pixoy
<i>Brosimum alicastrum</i>	Moraceae	Ramón
<i>Manikara zapota</i>	Sapotaceae	Zapote

Tomado y modificado de Pinacho-Guendulain & Ramos-Fernández, 2009.

Atendiendo las condiciones de los dos párrafos anteriores, tenemos que la muestra de árboles en un área de 1.0 hectárea fue de 3,307 y de 1,168 árboles en las parcelas de 30 a 50 años y de más de 50 años, respectivamente. En total, las parcelas arrojaron información sobre 4,475 árboles. Por otro lado, los transectos aportaron datos de 2,216 árboles en 0.96 hectáreas. Sin embargo, la muestra final que se analizó y que contiene individuos de las 12 especies propuestas a monitorear contiene 1,128 árboles, de los que 708 son aportados por las parcelas (168 en la edad de 30-50 años y 540 en la edad de más de 50 años) mientras que los transectos contribuyeron con 420 árboles. El área total muestreada en las parcelas y en los transectos fue de 1.96 hectáreas y aún así ninguno de los muestreos registró por lo menos un ejemplar de *Spondias lutea*, quizás por su baja densidad en el hábitat.

Para determinar el número de árboles con fruta se utilizaron los datos colectados en un transecto fenológico establecido por Ramos-Fernández (2001). Este transecto tiene una longitud de 2 Km y está constituido por 160 árboles de 16 especies diferentes. Sin embargo, sólo se utilizó la información de fructificación de 120 árboles de las 12 especies enlistadas en el cuadro 2. Previo al primer recorrido, la muestra de árboles fue homogeneizada a 10 árboles por especie, sustituyendo los árboles muertos y registrando el DAP y la posición en unidades UTM de los nuevos árboles. Posteriormente, el sendero fue recorrido por dos observadores cada quince días en los que se anotó la presencia y/o ausencia de fruta en los árboles.

#### **6.4.1. Biomasa de fruta, densidad de parches y número de árboles con fruta**

La biomasa de fruta fue estimada mediante la siguiente relación alométrica  $Fr = 47 DAP^{1.9}$  (Sorensen & Fedigan, 2000), donde **Fr** es la biomasa de fruta y **DAP** es la suma del diámetro a la altura del pecho de los árboles por especie registrados en las transectos y parcelas del 2006 (Bonilla-Moheno, 2008; Velasco *et al.* en preparación). El capacidad de un árbol de producir fruta es una función de su DAP (Chapman *et al.* 1992; Sorensen & Fedigan, 2000). Los valores de biomasa fueron expresados en kg/ha (Sorensen & Fedigan, 2000).

La densidad se obtuvo dividiendo el total de árboles de cada especie contados en los muestreos de vegetación (Bonilla-Moheno, 2008; Velasco *et al.* en preparación) entre el área total censada (Chapman, 1990b; Chapman *et al.* 1995). Así, la densidad se reporta como # de árboles/ha.

Para estimar las variaciones temporales de biomasa de fruta y densidad que fueran relacionadas a los patrones de agrupación, se utilizaron los valores de las especies importantes en la dieta del mono araña durante cada período de observación, ya que la información de los muestreos de vegetación sólo nos permitió obtener valores constantes de

biomasa y densidad de las especies. La definición de especie importante se encuentra en la sección 6.4.

Del sendero fenológico se obtuvo el número de árboles con fruta. Así, sus variaciones temporales a nivel de especie y para el conjunto de especies (N=12) fueron determinadas en cada recorrido. Para cumplir con los objetivos, cuando esta variable ecológica fue relacionada sola con los patrones de agrupación se tomó en cuenta el valor absoluto. Mientras tanto, la proporción de árboles con fruta fue tomada en consideración cuando la variable fue integrada al índice de abundancia de fruta (siguiente sección). La proporción corresponde al número de árboles con fruta de cada especie entre el total de árboles de esa especie en el sendero fenológico.

#### **6.4.2. Índice de abundancia de fruta**

Diversos trabajos han evaluado la abundancia o disponibilidad de alimento utilizando el DAP, la densidad y el número de árboles con fruta. Por ejemplo, Symington (1987), empleó el área basal (*-basal area-*,  $BA=\pi*(0.5DAP)^2$ ), como un índice de producción de fruta. Chapman *et al.* (1995) utilizó la densidad de los árboles con fruta ponderada por el tamaño –DAP- total de los árboles. Ramos-Fernández (2001) reportó la disponibilidad temporal de fruta simplemente como el número de árboles con fruta por mes a través de un sendero fenológico de 2 Km.

En este trabajo, el índice de abundancia de fruta (**IAF**) está compuesto por tres variables: proporción de árboles con fruta, densidad y DAP. Las dos últimas variables son las mismas que se obtuvieron del muestreo de vegetación y sus valores por especie son constantes. Sin embargo, los cambios temporales del índice son determinados por el número de árboles con fruta. Los valores del índice son adimensionales y se calcularon para cada especie y para el total.

La ecuación del índice de abundancia de fruta quedó de la siguiente manera:

$$IAF = \text{proporción de árboles con fruta} * \sum DAP * \text{densidad}$$

#### **6.5. Análisis estadístico**

Las variables fueron agrupadas en sociales y ecológicas. Las variables sociales corresponden a las dimensiones de los patrones de agrupación: tamaño, composición y

cohesión. Dentro de las variables ecológicas se encuentran el número de árboles con fruta, la biomasa de fruta, la densidad y el índice de abundancia de fruta.

Las variables ecológicas resultaron tener 35 valores por período: 15 para el número de árboles con fruta, el índice de abundancia de fruta tuvo 14 y, la biomasa de fruta y la densidad tuvieron 3 valores cada una. Los valores de cada variable correspondieron a su total, promedio, varianza y a valores por especie arbórea. Para la biomasa de fruta y la densidad sólo se reportó el total, promedio y varianza. Sus valores por especie no pudieron ser determinados por la falta de información ecológica. Dado el gran número de variables ecológicas medidas en diferentes escalas, se realizó un análisis de componentes principales (PCA por sus siglas en inglés, *Principal Component Analysis*) con los valores estandarizados de estas variables, y se identificaron los eigenvectores que caracterizan a los componentes principales (PC) más importantes (Borgognone *et al.* 2001; Meyers *et al.* 2006; Manly, 2005).

Para cada variable social se reportan su valor medio y su desviación estándar. Las variaciones temporales en estos valores se representan gráficamente en gráficas de caja con bigotes. Se realizaron ANOVAS y MANOVAS no paramétricos (pruebas de Mann-Whitney y de Kruskal-Wallis, respectivamente) para ver si existen diferencias entre los valores medios de dos o más grupos de las dimensiones de los patrones de agrupación (Meyers *et al.* 2006).

Posteriormente, se realizaron regresiones múltiples por el método *Backward* entre las variables sociales y los componentes obtenidos del PCA. El objetivo de éste análisis fue producir un modelo, en la forma de una ecuación lineal, que identifique la combinación de PC's que estaría explicando la mayor variación de los valores medios y las varianzas del tamaño, composición y cohesión de los subgrupos (Meyers *et al.* 2006; Manly, 2005). Los modelos no significativos ( $p > 0.05$ ) no fueron presentados a pesar de que dilucidaron una cierta variación en las variables sociales.

Por último, se corrió un análisis de correlación canónica para conocer la relación entre el conjunto de variables sociales y el conjunto de componentes principales de las variables ecológicas (Manly, 2005). Se reportan dos modelos para los patrones de agrupación: uno para los promedios y el otro para las varianzas.

Los programas utilizados para correr los análisis estadísticos y para la elaboración de las gráficas fueron Statistica 5.5 (StatSoft, 2000), NCSS 2007 (Hintze, 2008) y PASW Statistics Versión 18.0.0. (2009)

## 7. RESULTADOS

### 7.1. Esfuerzo de observación

De julio de 2009 a julio de 2010 se trabajó un total de 190 días, durante los cuales se realizaron 4074 barridos (incluyendo los barridos simultáneos) que equivalen a 1358 hrs de observación ( $\approx 21$  barridos/día ó  $\approx 7.1$  hrs/día). El siguiente cuadro detalla el esfuerzo de observación por mes.

Cuadro 3. Esfuerzo de observación.

Mes	# días	Barridos	Hrs de observación	Barridos/día	Promedio hrs/día
Julio	11	158	52.7	14	4.8
Agosto	15	174	58.0	12	3.9
Septiembre	14	214	71.3	15	5.1
Octubre	16	403	134.3	25	8.4
Noviembre	14	385	128.3	28	9.2
Diciembre	11	203	67.7	18	6.2
Enero	16	302	100.7	19	6.3
Febrero	15	346	115.3	23	7.7
Marzo	18	476	158.7	26	8.8
Abril	15	376	125.3	23	7.8
Mayo	17	442	147.3	26	8.7
Junio	15	364	121.3	24	8.1
Julio	13	231	77.0	18	5.9
<b>Total</b>	<b>190</b>	<b>4074</b>	<b>1358.0</b>	<b>21</b>	<b>7.1</b>

En cada mes de trabajo se distinguieron dos períodos de observación o muestreo (a excepción de julio de 2009), los cuales fueron separados por las fechas de los recorridos sobre el sendero de frutas. El cuadro 4 muestra los períodos de observación, las fechas de los recorridos, el intervalo de tiempo sobre el cual las variables ecológicas explicarían los patrones de agrupación, el número de días de observación, el número de barridos, el número de barridos simultáneos y las horas de observación por día.

En julio de 2009 se homogeneizó la muestra de árboles del sendero de frutas a 10 árboles por especie. El sendero se recorrió en períodos quincenales a partir del 30 de julio. Antes de esa fecha no existen datos fenológicos que permitan explicar las variaciones en los patrones de agrupación de julio. La razón principal del trabajo durante este mes fue que los observadores se acostumbraran a la metodología, sobre todo en la estimación de las distancias interindividuales. Por ello, los datos de julio fueron excluidos de los análisis

estadísticos. En el segundo período de diciembre sólo se efectuaron dos días de observación y los barridos efectuados son pocos, así que estos registros también fueron descartados del análisis. Entonces, para cumplir con los objetivos de la presente investigación, se utilizó la información registrada en 3,900 barridos realizados en 177 días (1300 hrs de observación), con un esfuerzo promedio de 22 barridos y 7.3 hrs de observación por día.

Cuadro 4. Períodos de observación.

Período	Recorrido fenológico	Intervalo de tiempo	Días	# Barridos	# Barridos Simultáneos	Promedio Hrs/día
Julio		13 al 30/07/09	11	158	0	4.8
Agosto_1	30/07/09	03 al 13/08/09	7	47	20	2.2
Agosto_2	13/08/09	17 al 31/08/09	8	127	60	5.3
Septiembre_1	31/08/09	01 al 14/09/09	8	113	0	4.7
Septiembre_2	15/09/09	15 al 30/09/09	6	101	42	5.6
Octubre_1	30/09/09	01 al 15/10/09	9	225	133	8.3
Octubre_2	15/10/09	19 al 29/10/09	7	178	138	8.5
Noviembre_1	29/10/09	03 al 12/11/09	7	178	153	8.4
Noviembre_2	16/11/09	16 al 26/11/09	7	207	183	9.9
Diciembre_1	31/11/09	01 al 16/12/09	9	187	112	6.9
Diciembre_2	15/12/09	17 y 21/12/09	2	16	0	2.7
Enero_1	31/12/09	04 al 14/01/10	8	83	26	3.5
Enero_2	14/01/10	18 al 28/01/10	8	219	186	9.1
Febrero_1	01/02/10	01 al 15/02/10	8	184	122	7.7
Febrero_2	19/02/10	16 al 25/02/10	7	162	88	7.7
Marzo_1	01/03/10	01 al 15/03/10	9	267	166	9.9
Marzo_2	15/03/10	16 al 31/03/10	9	209	60	7.7
Abril_1	31/03/10	01 al 15/04/10	7	125	10	6.0
Abril_2	15/04/10	19 al 29/04/10	8	251	36	10.5
Mayo_1	03/05/10	03 al 13/05/10	8	243	28	10.1
Mayo_2	17/05/10	17 al 28/05/10	9	199	66	7.4
Junio_1	30/05/10	01 al 15/06/10	8	160	10	6.7
Junio_2	15/05/10	16 al 30/06/10	7	204	14	9.7
Julio_1	30/06/10	01 al 15/07/10	6	102	0	5.7
Julio_2	15/07/10	19 al 29/07/10	7	129	0	6.1

## 7. 2. Dieta

Para caracterizar la dieta de individuos adultos y/o subadultos de *Ateles geoffroyi*, se analizaron 4372 registros individuales de alimentación de un total de 15806 registros. Del

análisis se obtuvo que los monos araña utilizaron como alimento frutos, flores y/o hojas de 35 especies y 7 morfoespecies de plantas. Además, durante el segundo período de mayo, se registró el consumo de larvas de gusanos que aparecieron en las hojas de pich (*Enterolobium cyclocarpum*). El número de especies y morfoespecies vegetales consumidas por período varió de 5 en Septiembre\_1 a 15 en Mayo\_1, con una media por período de 9.5 y una desviación estándar (SD) de  $\pm 2.9$ . El consumo promedio de fruta por período fue del 92.1% (SD $\pm 8.1$ ), con un rango del 66.7% en Agosto\_1 al 100% en Octubre\_2.

Las doce especies que aparecen en el cuadro 2 de la sección 6.4. contribuyeron, en promedio, con el 88.9% (SD $\pm 10.1\%$ ) de la dieta del grupo MX en cada período. La contribución de estas especies osciló entre el 52.5% en Agosto\_2 y el 99.1% en Enero\_1 (fig. 2). La especie que menos aportó al promedio fue el Jujub (*Spondias mombin*) con el 0.14%. El ramón (*Brosimum alicastrum*) fue la especie más consumida con un aporte promedio del 28.5% a la dieta de cada período. Sin embargo, sus porcentajes de consumo variaron del 1.8% en Abril\_1 al 89.2% en Noviembre\_1.

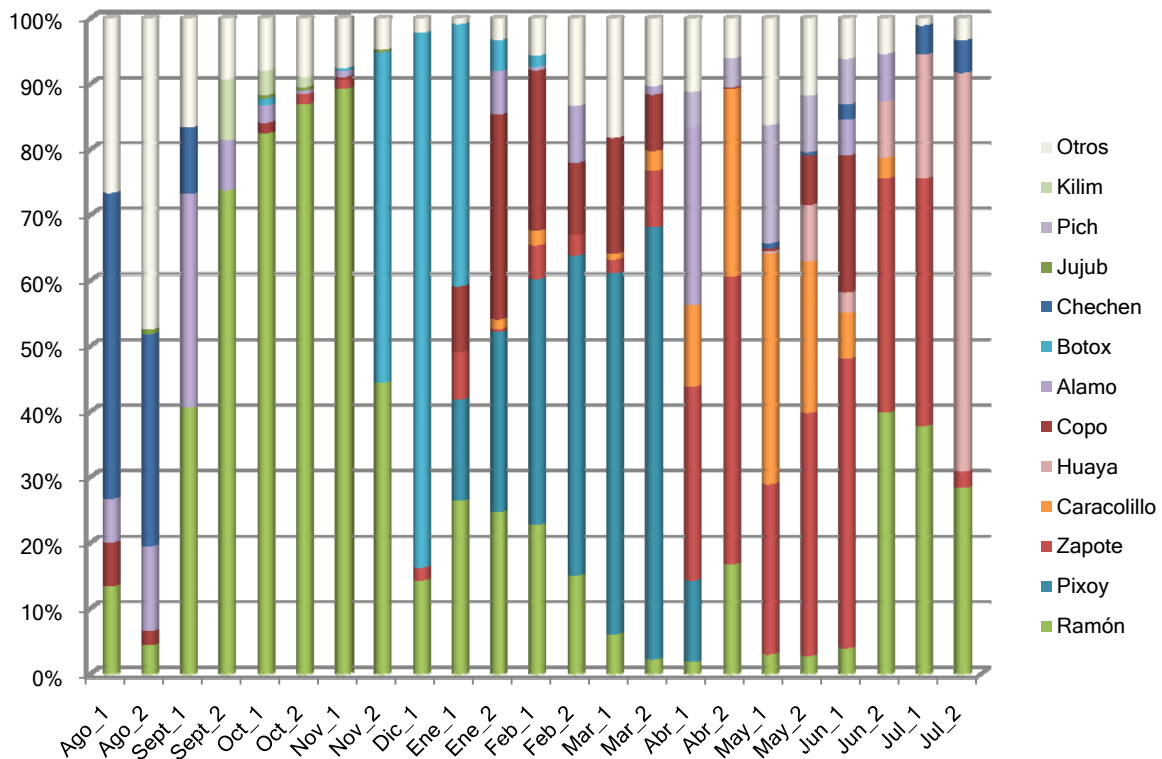


Figura 2. Dieta del grupo MX de agosto de 2009 a mayo de 2010

Estos resultados confirman la relevancia de algunas especies en la dieta del grupo MX, aún cuando el análisis se hizo en escalas quincenales mientras que Pinacho-Guendulain & Ramos-Fernández (2009) utilizaron escalas mensuales y anuales. Además, apoyan la idea

de relacionar los patrones de agrupación con la disponibilidad de fruta de las especies más consumidas.

Con base en la información presentada en la figura 2 se definieron las **especies importantes** como aquellas cuya contribución fue del 5% o más en los registros de alimentación durante cada uno de los períodos de observación.

### 7.3. Variables ecológicas

El cuadro 5 resume lo hallado en los dos muestreos de vegetación de 30 a 50 y más de 50 años. El análisis se hizo sobre las especies del cuadro 2 del apartado 6.4.

Cuadro 5. Valores de abundancia relativa, densidad, DAP y biomasa de fruta (BF) de las especies monitoreadas en este estudio, según su importancia en la dieta del mono araña\*

Nom. común	Nombre científico	Abundancia			$\Sigma$ DAP	Fr=47 DAP <sup>1.9</sup>
		Abundancia	relativa	Densidad		
Alamo	<i>Ficus ovalis</i>	15	0.013	7.7	0.979	45.182
Botox	<i>Oxandra lanceolata</i>	190	0.168	96.9	5.414	1163.410
Caracolillo	<i>Sideroxylon foetidissimum</i>	36	0.032	18.4	1.804	144.202
Chechen	<i>Metopium brownei</i>	234	0.207	119.4	12.515	5717.354
Copo	<i>Ficus cotinifolia</i>	44	0.039	22.4	3.093	401.729
Huaya	<i>Talisia olivaeformis</i>	132	0.117	67.3	2.801	332.721
Jujub	<i>Spondias mombin</i>	38	0.034	19.4	2.291	227.115
Pich	<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	13	0.012	6.6	2.064	186.252
Pixoy	<i>Guazuma ulmifolia</i>	55	0.049	28.1	2.596	288.003
Ramón	<i>Brosimum alicastrum</i>	315	0.279	160.7	26.091	23090.103
Zapote	<i>Manikara zapota</i>	56	0.050	28.6	3.568	526.818
Total		1128	1.000	575.5	63.217	32122.890

\* La abundancia es el número de árboles registrados en el área total de muestreo. La abundancia relativa se refiere a la proporción que aporta cada especie a la muestra total de árboles. Las variables densidad,  $\Sigma$ DAP y biomasa de fruta (Fr=47 DAP<sup>1.9</sup>), definidas en la metodología, se reportan como árboles/ha, m/ha y kg/ha, respectivamente.

El Kilim (*Spondias lutea*) no aparece en el cuadro 5 porque ningún árbol fue registrado en el muestreo por parcelas ni en el muestreo por transectos (Bonilla-Moheno, 2008; Velasco *et al.* en preparación), tal vez porque no es tan abundante en el ambiente. Entonces, para esta especie no hay valores de biomasa de fruta ni densidad y, por lo tanto, tampoco tiene valores del índice de abundancia de fruta.



Las especies con más de 100 árboles en el área de muestreo fueron consideradas las especies más abundantes y, por lo tanto, las más densas. Estas especies, ordenadas de mayor a menor, fueron el ramón (*Brosimum alicastrum*), el chechen (*Metopium brownei*), el botox (*Oxandra lanceolata*) y la huaya (*Talisia olivaeformis*). Estas cuatro especies representan poco más del 77% de la muestra total de árboles. Además, contribuyen con los valores más altos de  $\Sigma$ DAP y biomasa de fruta, a excepción de *Talisia olivaeformis* que en ambos casos fue desplazada por *Manikara zapota*.

Considerando la enorme variación en los porcentajes de consumo de las distintas especies a través del tiempo (reportada en la sección 7.2.), se estimaron las variaciones temporales de densidad y biomasa de fruta de las **especies importantes** (cuadro 6). En total, fueron 10 las especies identificadas con un rango de 1 a 5 especies por período (media=3.1, SD±1.3). La biomasa de fruta del ramón (*Brosimum alicastrum*), en ocasiones, fue mayor al valor sumado o promediado de varias especies debido a su gran abundancia en el hábitat.

Cuadro 6. Variaciones temporales de densidad y biomasa de fruta.

Período	Especies con 5% o más de consumo	Densidad (#árb/ha)			Biomasa de fruta (Kg's/ha)		
		$\Sigma$	Prom	Var	$\Sigma$	Promedio	Varianza
Ago_1	Alamo, Chechen, Copo, Ramón	310.2	77.6	5529.5	29254.4	7313.592	117349969.7
Ago_2	Alamo, Chechen	178.1	59.4	3173.2	7063.9	2354.637	8875406.6
Sep_1	Alamo, Chechen, Ramón	338.8	84.7	4684.0	30154.0	7538.503	113406828.1
Sep_2	Alamo, Ramón	168.4	84.2	11713.9	23135.3	11567.643	265534197.3
Oct_1	Ramón	160.7	160.7	NA	23090.1	23090.103	NA
Oct_2	Ramón	160.7	160.7	NA	23090.1	23090.103	NA
Nov_1	Ramón	160.7	160.7	NA	23090.1	23090.103	NA
Nov_2	Botox, Ramón	258.7	129.3	1969.1	24272.2	12136.075	239981463.8
Dic_1	Botox, Ramón	258.7	129.3	1969.1	24272.2	12136.075	239981463.8
Ene_1	Botox, Copo, Pixoy, Ramón, Zapote	337.8	67.6	3679.3	25488.7	5097.740	101284298.4
Ene_2	Alamo, Copo, Pixoy, Ramón	218.9	54.7	5067.4	23825.0	5956.254	130497124.0
Feb_1	Copo, Pixoy, Ramón, Zapote	239.8	59.9	4520.4	24306.7	6076.663	128657125.5
Feb_2	Alamo, Copo, Pixoy, Ramón	218.9	54.7	5067.4	23825.0	5956.254	130497124.0
Mar_1	Copo, Pixoy, Ramón	211.2	70.4	6124.3	23779.8	7926.612	172451834.2
Mar_2	Copo, Pixoy, Zapote	79.1	26.4	11.5	1216.6	405.517	14268.9
Abr_1	Alamo, Caracolillo, Pich, Pixoy, Zapote	89.3	17.9	112.3	1190.5	238.091	33642.8
Abr_2	Caracolillo, Ramón,	207.7	69.2	6304.8	23761.1	7920.374	172627099.0

<b>May_1</b>	Zapote						
	Caracolillo, Pich, Zapote	53.6	17.9	120.5	857.3	285.757	44024.8
<b>May_2</b>	Caracolillo, Copo, Huaya, Pich, Zapote	143.4	28.7	531.6	1591.7	318.345	24598.8
<b>Jun_1</b>	Alamo, Caracolillo, Copo, Pich, Zapote	83.7	16.7	90.0	1304.2	260.837	39067.6
<b>Jun_2</b>	Alamo, Huaya, Ramón, Zapote	264.3	66.1	4592.6	23994.8	5998.706	129868415.3
<b>Jul_1</b>	Huaya, Ramón, Zapote	256.6	85.5	4613.8	23949.6	7983.214	171172989.4
<b>Jul_2</b>	Chechen, Huaya, Ramón	347.4	115.8	2188.9	29140.2	9713.393	141450853.1

A continuación, la figura 3 representa los cambios en el número de árboles con fruta (AF) durante el período de estudio. El valor más bajo se registró a principios de Agosto con 10 árboles con fruta, y el pico de la variable se alcanzó en el primer período de Octubre con 42 árboles fructificando. El promedio de árboles con fruta por período fue de 30.0 (SD±8.0).

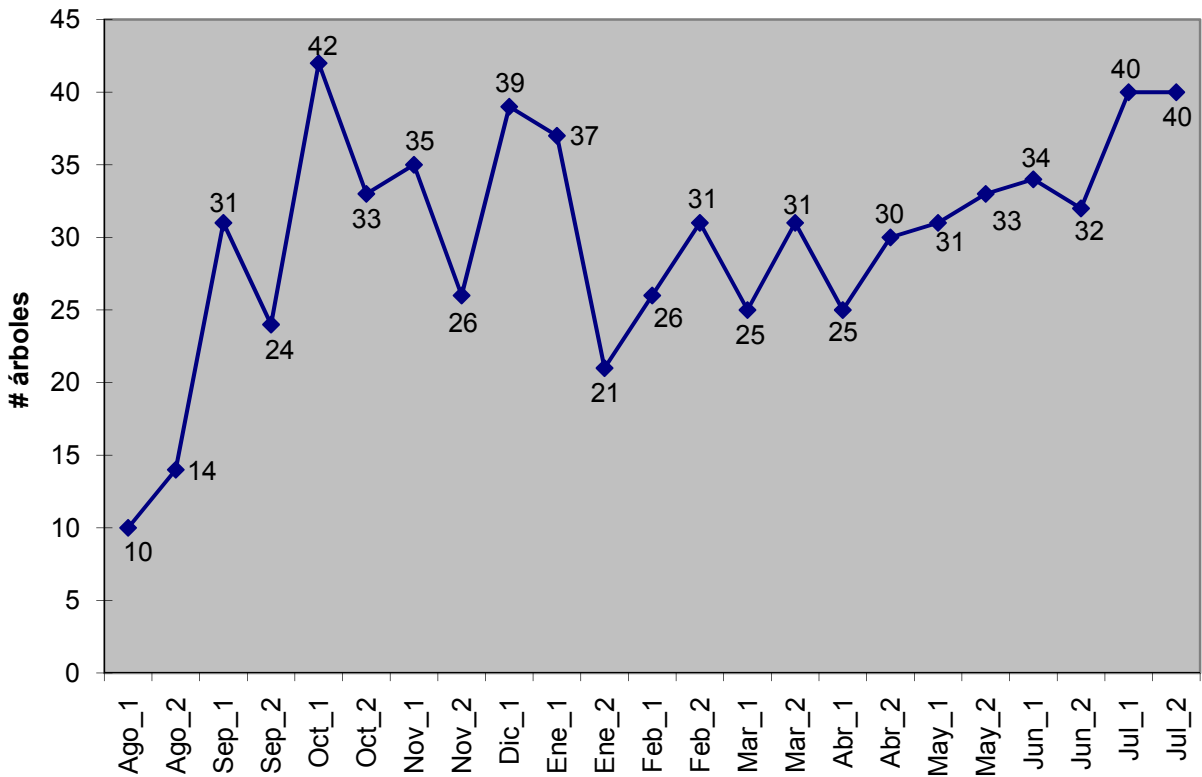


Figura 3. Variaciones en el número total de árboles con fruta a través del tiempo.

La figura 3 sólo muestra el total de árboles con fruta, sin embargo, para cumplir con los objetivos también se utilizaron los valores promedio y varianza, así como las variaciones en el número de árboles con fruta por especie.

Con la información presentada en el cuadro 5 y en la figura 3 se calcularon los índices de abundancia de fruta (IAF). Este índice es el producto de multiplicar la proporción de árboles con fruta por la sumatoria del DAP y por la densidad. El cuadro 7 resume el total, promedio y varianza del índice a través del tiempo. Además, muestra las variaciones temporales del índice de abundancia de fruta de las especies más abundantes en la vegetación (cuadro 5). El total más bajo del IAF se observó en Abril\_9 y el total más alto en Julio\_1. El valor mínimo de IAF no coincide con el valor mínimo del número de árboles con fruta reportado en la figura 3, lo que permite suponer que aún cuando hay pocos árboles con fruta en Agosto\_1, el tamaño de los árboles (DAP) resulta relevante.

Cuadro 7. Total, promedio y varianza del índice de abundancia de fruta (IAF) e IAF de las especies más abundantes. Los valores son adimensionales\*.

Período	Total	Promedio	Varianza	Ramón	Chechen	Botox	Huaya
Ago_1	2069.6	517.4	303660.0	1258.0	597.6	0.0	0.0
Ago_2	1640.7	149.2	71306.0	838.6	448.2	105.0	0.0
Sep_1	4084.8	371.3	756920.3	2935.2	597.6	262.4	0.0
Sep_2	2181.5	198.3	142166.6	1258.0	448.2	157.4	0.0
Oct_1	3956.5	329.7	694427.8	2935.2	298.8	472.3	0.0
Oct_2	1871.0	233.9	196381.7	1258.0	0.0	472.3	0.0
Nov_1	3543.8	506.3	1175094.1	2935.2	0.0	472.3	0.0
Nov_2	1014.3	126.8	39438.1	419.3	0.0	472.3	0.0
Dic_1	3113.6	444.8	855301.3	2515.9	0.0	419.8	0.0
Ene_1	2686.1	383.7	591965.2	2096.6	0.0	419.8	0.0
Ene_2	241.8	40.3	1709.4	0.0	0.0	105.0	0.0
Feb_1	203.9	40.8	1719.4	0.0	0.0	0.0	0.0
Feb_2	190.1	23.8	1253.6	0.0	0.0	0.0	0.0
Mar_1	177.6	44.4	2032.3	0.0	0.0	0.0	0.0
Mar_2	182.3	36.5	1592.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Abr_1	175.0	35.0	1944.6	0.0	0.0	0.0	0.0
Abr_2	179.0	35.8	1632.7	0.0	0.0	0.0	0.0
May_1	508.4	72.6	11158.8	0.0	298.8	0.0	37.7
May_2	2786.7	278.7	317005.4	1677.3	896.5	0.0	18.9
Jun_1	3506.2	389.6	520870.2	2096.6	1045.9	0.0	37.7
Jun_2	3402.1	283.5	388514.8	2096.6	896.5	105.0	18.9
Jul_1	4450.1	494.5	922352.3	2935.2	896.5	367.4	0.0
Jul_2	2667.0	242.5	256283.9	1677.3	597.6	157.4	0.0

\* El promedio y la varianza corresponde al IAF de todas las especies. Además, se incluye el IAF de las especies más abundantes.

En total, se tuvieron 35 valores por período para las variables ecológicas (número de árboles con fruta, densidad, biomasa de fruta e índice de abundancia de fruta). Para cada variable se reportaron el total, promedio y varianza. Además, el número de árboles con fruta y el índice de abundancia de fruta fueron estimados a nivel de especie (cuadro 2, apartado 6.4). Para reducir el número de variables, se realizó un análisis de componentes principales. Los valores originales se transformaron a valores Z, porque no fueron medidas en las mismas unidades, se utilizó una matriz de correlación y se empleó el método de rotación varimax (Borgognone *et al.* 2001; Manly, 2005; Meyers *et al.* 2006).

Después de correr el análisis, se determinó trabajar con seis componentes principales (observar la figura 4; la línea punteada en rojo indica el número de componentes tomados). Estos componentes principales explicaron el 86.2% de la variación acumulada de la abundancia y distribución temporal de fruta (cuadro 8).

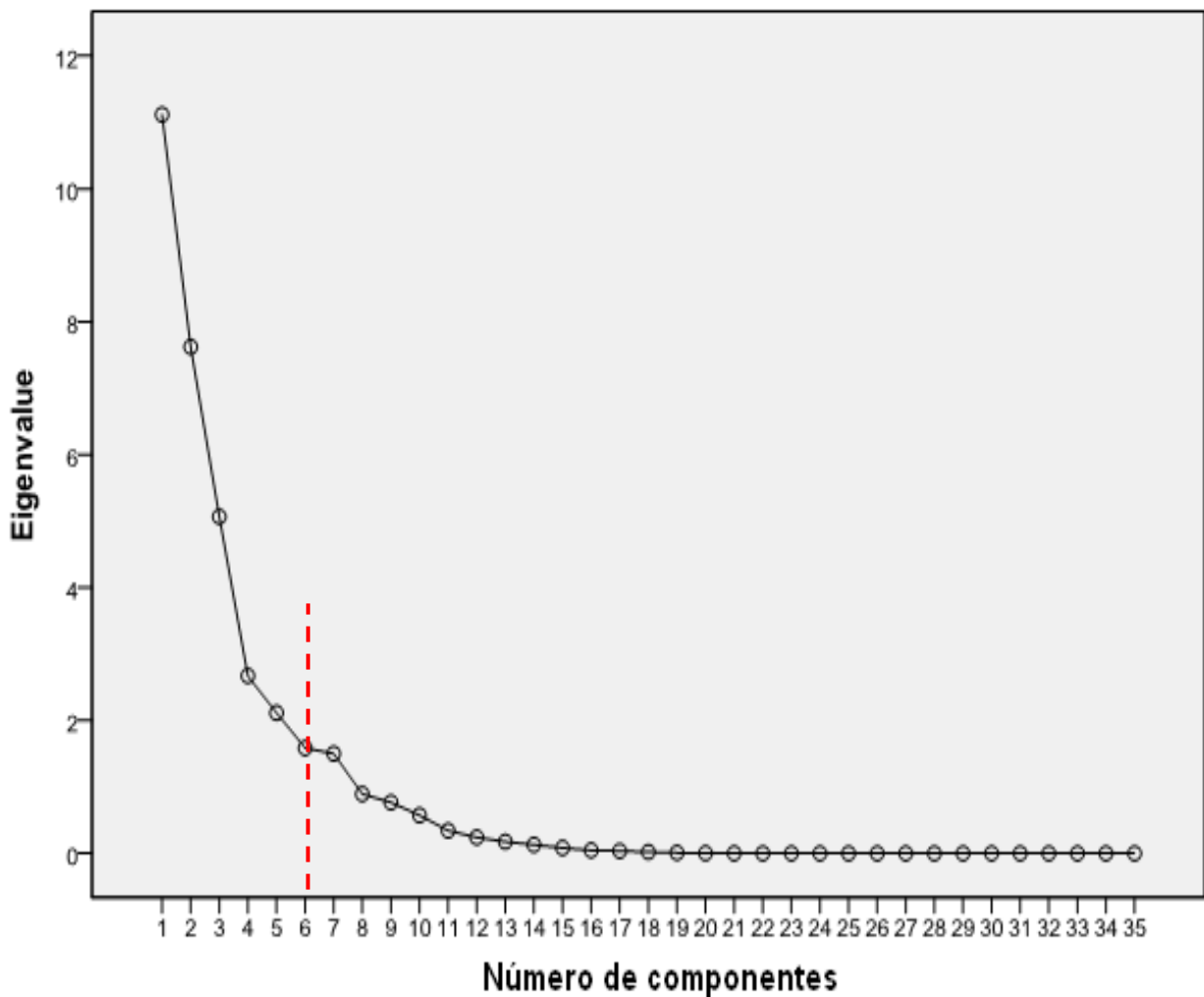


Figura 4. Gráfica de sedimentación del análisis de componentes principales de las variables ecológicas.

Cuadro 8. Variación explicada por los componentes principales más importantes.

Componente	Total Variación Explicada		
	Total	Eigenvalores	
		% de Variación	% Acumulado
1	11.117	31.764	31.764
2	7.622	21.778	53.542
3	5.067	14.476	68.018
4	2.672	7.634	75.653
5	2.115	6.042	81.695
<b>6</b>	1.584	4.527	<b>86.222</b>

Se utilizó la matriz de componentes rotados para identificar las variables que caracterizan cada componente. Su uso obedeció a la claridad con la que pueden identificarse las variables en comparación a la matriz normal. El cuadro 9 contiene las correlaciones que mantienen las variables con los componentes principales (eigenvector). Los eigenvectores en rojo corresponden a las asociaciones más importantes (cercasas a  $\pm 1$ ) entre las diferentes variables ecológicas con cada uno de los componentes.

Cuadro 9. Matriz de componentes rotados por el método Varimax\*

Variable	Componentes Principales					
	PC_1	PC_2	PC_3	PC_4	PC_5	PC_6
Ramón_IAF	<b>0.930</b>	0.245	0.156	-0.108	0.030	0.098
Ramón_AF	<b>0.930</b>	0.245	0.156	-0.108	0.030	0.098
Total_IAF	<b>0.930</b>	0.167	0.231	-0.142	0.006	0.138
Varianza_IAF	<b>0.927</b>	0.208	0.059	0.004	0.025	-0.047
Promedio_IAF	<b>0.874</b>	0.138	0.227	-0.237	0.103	-0.026
Promedio_D	0.326	<b>0.865</b>	0.123	0.106	0.092	0.009
Promedio_BF	0.275	<b>0.841</b>	0.046	0.108	-0.014	-0.001
Botox_AF	0.543	<b>0.758</b>	-0.008	0.120	-0.023	-0.181
Botox_IAF	0.543	<b>0.758</b>	-0.008	0.120	-0.023	-0.181
Pich_AF	-0.210	<b>-0.670</b>	-0.250	0.256	-0.367	0.012
Pich_IAF	-0.210	<b>-0.670</b>	-0.250	0.256	-0.367	0.012
Huaya_IAF	0.229	<b>-0.621</b>	-0.077	-0.205	-0.472	0.191
Huaya_AF	0.229	<b>-0.621</b>	-0.077	-0.205	-0.472	0.191
Jujub_AF	0.281	0.354	<b>0.842</b>	-0.006	0.119	0.069
Jujub_IAF	0.281	0.354	<b>0.842</b>	-0.006	0.119	0.069
Caracolillo_IAF	0.091	0.225	<b>-0.808</b>	0.370	0.035	-0.068
Caracolillo_AF	0.091	0.225	<b>-0.808</b>	0.370	0.035	-0.068
Zapote_AF	-0.184	-0.269	<b>-0.763</b>	0.312	-0.323	0.161
Zapote_IAF	-0.184	-0.269	<b>-0.763</b>	0.312	-0.323	0.161
Kilim_AF	0.336	-0.012	<b>0.755</b>	0.387	0.182	0.169

Chechen_AF	0.507	-0.476	<b>0.512</b>	-0.372	-0.021	0.308
Chechen_IAF	0.507	-0.476	<b>0.512</b>	-0.372	-0.021	0.308
Pixoy_IAF	-0.291	0.269	-0.109	<b>0.821</b>	0.204	-0.193
Pixoy_AF	-0.291	0.269	-0.109	<b>0.821</b>	0.204	-0.193
Promedio_AF	0.092	-0.104	-0.487	<b>0.757</b>	0.035	-0.028
Varianza_AF	-0.383	-0.189	-0.464	<b>0.672</b>	-0.183	0.151
Total_AF	0.647	0.077	-0.074	<b>0.658</b>	-0.187	0.220
Total_D	0.256	0.248	0.104	0.059	<b>0.837</b>	0.077
Varianza_BF	-0.012	0.038	0.090	0.166	<b>0.828</b>	-0.167
Varianza_D	-0.223	-0.106	0.234	-0.212	<b>0.758</b>	-0.166
Total_BF	0.178	0.498	0.078	0.115	<b>0.752</b>	-0.002
Copo_AF	0.080	-0.115	0.051	-0.060	-0.123	<b>0.968</b>
Copo_IAF	0.080	-0.115	0.051	-0.060	-0.123	<b>0.968</b>
Alamo_IAF	-0.123	-0.092	0.100	-0.048	-0.041	0.065
Alamo_AF	-0.123	-0.092	0.100	-0.048	-0.041	0.065

\* La AF y el IAF, que aparecen luego del nombre de cada especie arbórea y de las medidas de dispersión y de tendencia central, corresponden al número de árboles con fruta y al índice de abundancia de fruta, respectivamente. La D es densidad y BF significa biomasa de fruta.

El PC\_1 está caracterizado por el total, promedio y varianza del índice de abundancia de fruta (IAF), así como el número de árboles con fruta (AF) y el IAF del Ramón (*Brosimum alicastrum*). El promedio de la densidad de árboles con fruta y la biomasa de fruta, además del AF y el IAF del Botox (*Oxandra lanceolata*), Pich (*Enterolobium cyclocarpum*) y Huaya (*Talisia olivaeformis*) caracterizan el PC\_2. El PC\_3 está determinado principalmente por el AF y el IAF del Jujub (*Spondias mombin*), Caracolillo (*Sideroxylon foetidissimum*), Zapote (*Manikara zapota*), Kilim (*Spondias lutea*) y Chechen (*Metopium brownei*). El AF (total, promedio y varianza) y el AF e IAF del Pixoy (*Guazuma ulmifolia*) definen el PC\_4. El PC\_5 está representado por el total y la varianza de la densidad y de la biomasa de fruta. El AF y el IAF del copo (*Ficus cotinifolia*) determinan el PC\_6.

Por otra parte, los componentes se interpretan de la siguiente forma. El PC\_1, PC\_4, PC\_5 y PC\_6 tienen valores altos cuando los valores de las variables que los caracterizan son altos, y sus valores son bajos si los valores de las variables son bajos. En el caso del PC\_2 y PC\_3 la interpretación es un poco diferente por el signo negativo de algunos eigenvectores. Entonces, el PC\_2 y PC\_3 son altos cuando los valores de las variables, con eigenvectores positivos, son altos y cuando los valores de las variables, con eigenvectores negativos, son bajos. Por otra parte, el PC\_2 y PC\_3 son bajos si los valores de las variables, con eigenvectores positivos, son bajos mientras que los valores de las variables, con eigenvectores negativos, son altos.

## 7.4. Variables sociales

### 7.4.1. Tamaño de los subgrupos

**Predicción 1.** El riesgo de depredación es el principal factor que obliga a los animales a vivir en sociedad, mientras que la competencia por el alimento regula los patrones de agrupación. *En condiciones de alta disponibilidad de alimento, se reduce la intensidad de la competencia y los subgrupos tienden a ser de tamaño grande...*

Los subgrupos estuvieron compuestos de 1 a 13 individuos, con una media de 4.1 (SD±2.5). La figura 5 muestra la distribución de frecuencias del tamaño de los subgrupos observados durante el período de estudio.

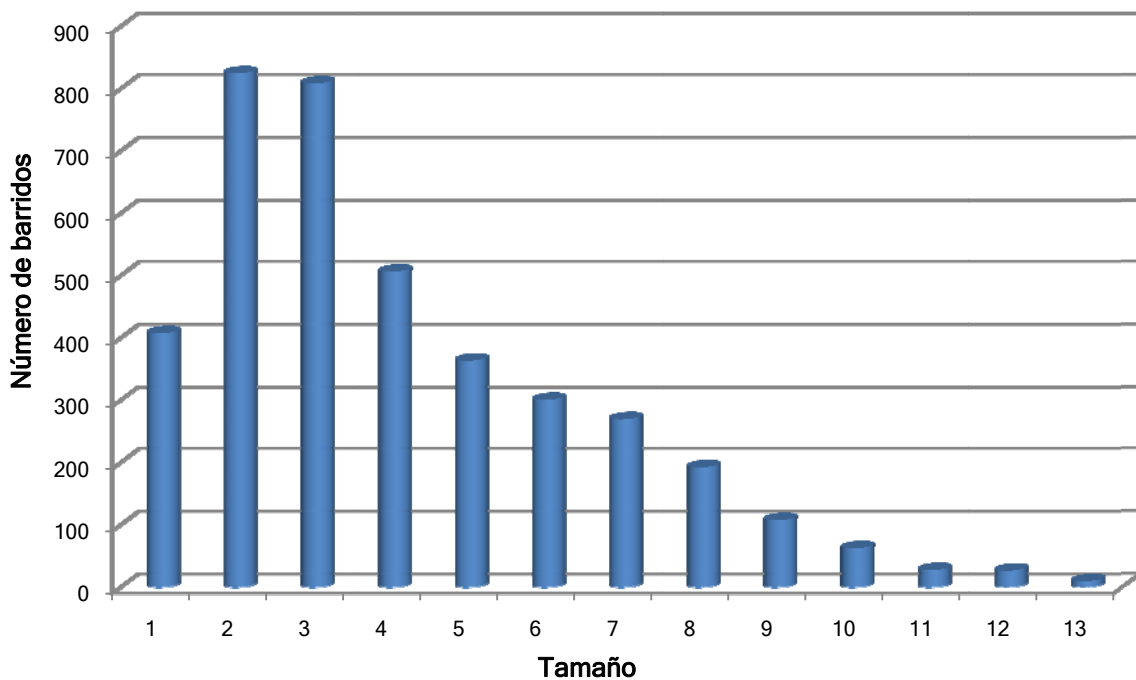


Figura 5. Distribución de frecuencias del tamaño de los subgrupos

Los subgrupos clasificados por su actividad mostraron las siguientes tendencias. El tamaño promedio de las agrupaciones de alimentación fue de 3.6 (SD±2.3, N=1043), los subgrupos de movimiento tuvieron una media de 4.5 (SD±2.7, N=840) mientras que para los subgrupos de descanso se calculó una media de 4.3 (SD±2.4, N=1068). Las diferencias entre las tres categorías de actividad fueron significativas (fig. 6; prueba de Kruskal-Wallis:  $H(2, 3491) = 73.3, p = 0.000$ ).

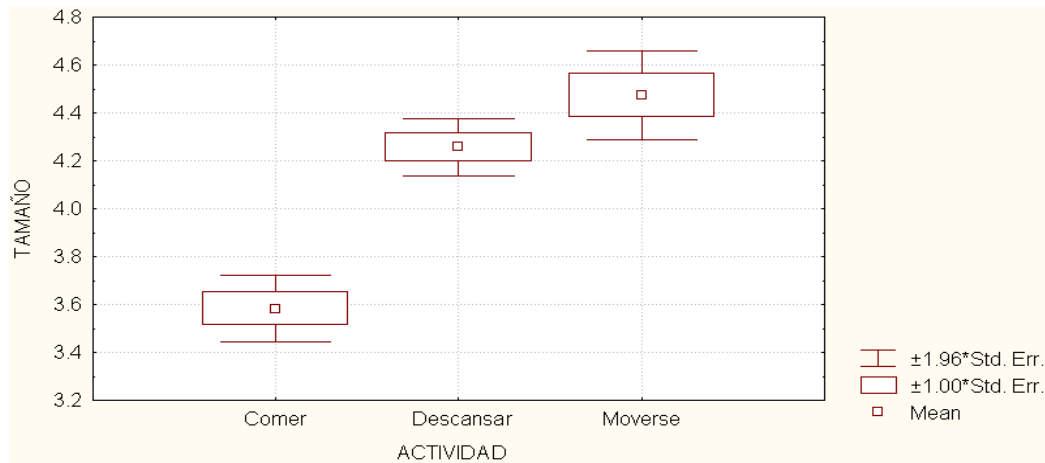


Figura 6. Promedio del tamaño de los subgrupos clasificados por su actividad

Sin embargo, las diferencias encontradas en el tamaño de los subgrupos dependiendo de su actividad no son suficiente razón para enfocarse únicamente en la relación de los subgrupos de alimentación y/o de movimiento con la disponibilidad de fruta. Hay que recordar que la regla para determinar la actividad del subgrupo es lo que haga la mayoría y no lo que todos hagan. Además, la actividad cambia más rápido que el tamaño de la agrupación.

A continuación, se muestran las variaciones del tamaño de los subgrupos a través del tiempo (figura 7). Son estas variaciones las que precisamente serán asociadas a la disponibilidad de fruta. La media por período oscilo de 2.6 (SD±1.5) en Octubre\_2 a 6.7 (SD±2.5) en Abril\_2. Por otra parte, los valores de la varianza de cada período variaron de 1.9 en Septiembre\_2 a 11.8 en Agosto\_1.

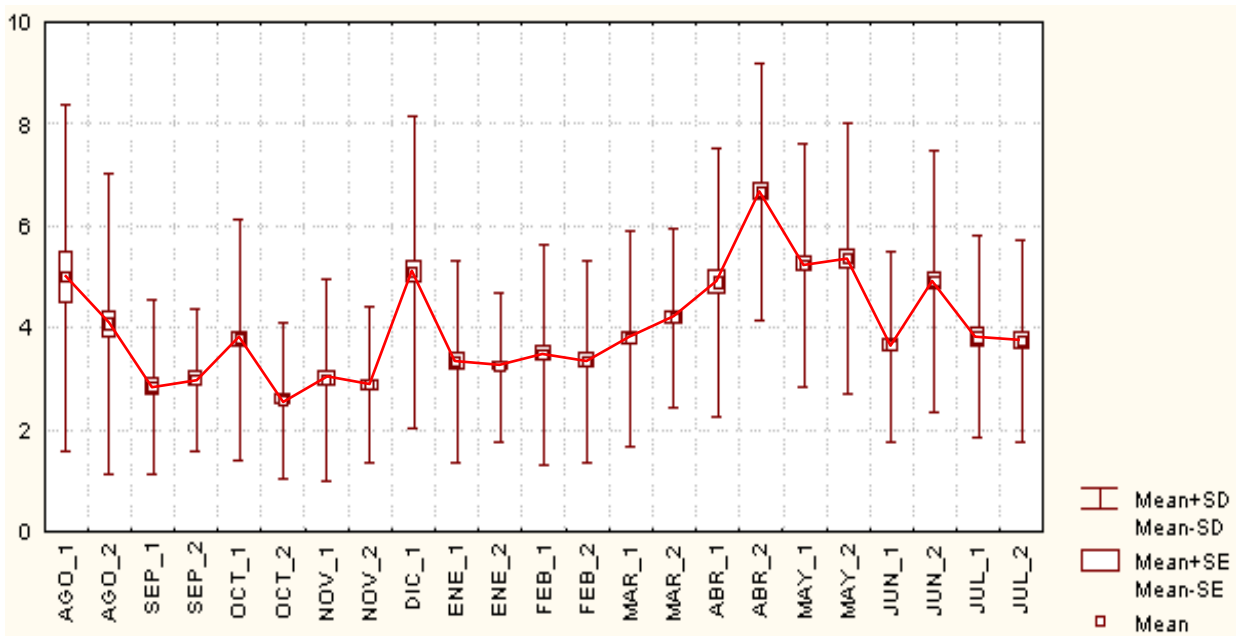


Figura 7. Variación del tamaño de los subgrupos a través del tiempo



Se realizó un MANOVA no paramétrico (prueba H o de Kruskal-Wallis) para comparar las distribuciones del tamaño a través del tiempo. El valor de H (22, 3900) fue de 697.3,  $p=0.000$ . Este resultado demuestra que existen diferencias significativas en los valores medios del tamaño de los subgrupos a través del tiempo.

Los resultados de la regresión múltiple de la media y la varianza del tamaño de los subgrupos con los seis componentes principales de las variables ecológicas (cuadro 8, apartado 7.3) son los siguientes. El modelo para explicar la variación de los valores medios del tamaño de los subgrupos quedó de la siguiente forma: tamaño promedio= $0.001 - (0.495) * PC\_2$ . La asociación entre las variables fue de  $r=0.495$ ,  $p=0.016$ , y la variación explicada por el modelo ( $R^2$  ajustada) fue del 20.9%. Las variables contenidas en el PC\_2 son los valores medios de densidad y biomasa de fruta, así como el número de árboles con fruta (AF) y el índice de abundancia de fruta (IAF) de Botox (*Oxandra lanceolata*), Pich (*Enterolobium cyclocarpum*) y Huaya (*Talisia olivaeformis*). La regresión múltiple no generó ningún modelo para los valores de la varianza del tamaño de los subgrupos.

En resumen, hubo evidencia de que la predicción 1 es verdadera para ciertas medidas de disponibilidad de fruta. Hubo una asociación positiva y significativa entre el tamaño promedio de los subgrupos y el PC\_2. Entonces, el tamaño promedio de los subgrupos aumenta en condiciones de alta densidad, biomasa de fruta y AF e IAF de Botox con la disminución en el AF e IAF de Pich y Huaya. Sin embargo, aún resta casi el 79% de la variación en la media por explicar, además de generar un modelo para la varianza.

#### 7.4.2. Composición de los subgrupos

El riesgo de depredación es el principal factor que obliga a los animales a vivir en sociedad, mientras que la competencia por el alimento regula los patrones de agrupación. En condiciones de alta disponibilidad de alimento, se reduce la intensidad de la competencia y los subgrupos tienden a ser de tamaño grande...

***Predicción 2.*** Cuando esto sucede, es más frecuente observar subgrupos de composición mixta (hembras y machos juntos) donde la probabilidad de asociarse con más individuos es mayor y, por lo tanto, las díadas experimentan incrementos en sus índices de asociación, sobre todo las díadas hembra-hembra.

Las agrupaciones que se observaron con mayor frecuencia correspondieron a subgrupos de composición 4 y 6 (fig. 8). El 44.5% de los registros fueron de subgrupos conformados por dos o más hembras adultas y/o subadultas con infantes y/o juveniles en ausencia de machos (categoría 4). Los subgrupos de hembras y machos adultos y/o subadultos con infantes y/o

juveniles (categoría 6) fueron vistos un 36.3%. Sólo el 0.5% de los registros pertenecieron a individuos solitarios (categoría 1).

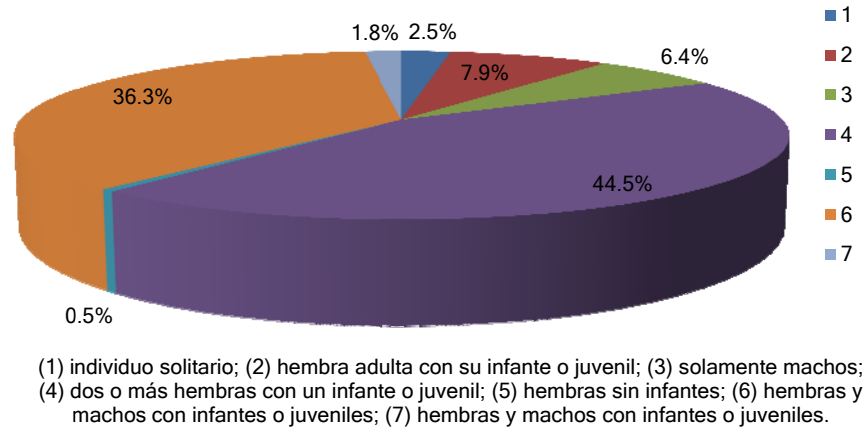


Figura 8. Porcentajes de las categorías de composición de los subgrupos

Se comparó el tamaño de los subgrupos de composición 4 y 6 porque su número de observaciones los hace comparables. Por definición, se espera que los subgrupos de composición 6 sean más grandes que los subgrupos de composición 4. Los subgrupos conformados por hembras y machos adultos y/o subadultos con infantes y/o juveniles mostraron una media de 5.7 (SD±2.6), mientras que los subgrupos de hembras adultas y/o subadultas con infantes y/o juveniles tuvieron un tamaño medio de 3.6 (SD±1.7). Estas diferencias fueron significativas (fig. 9, prueba de Mann Whitney:  $U(1, 3153)=611973$ ,  $p=0.00$ ).

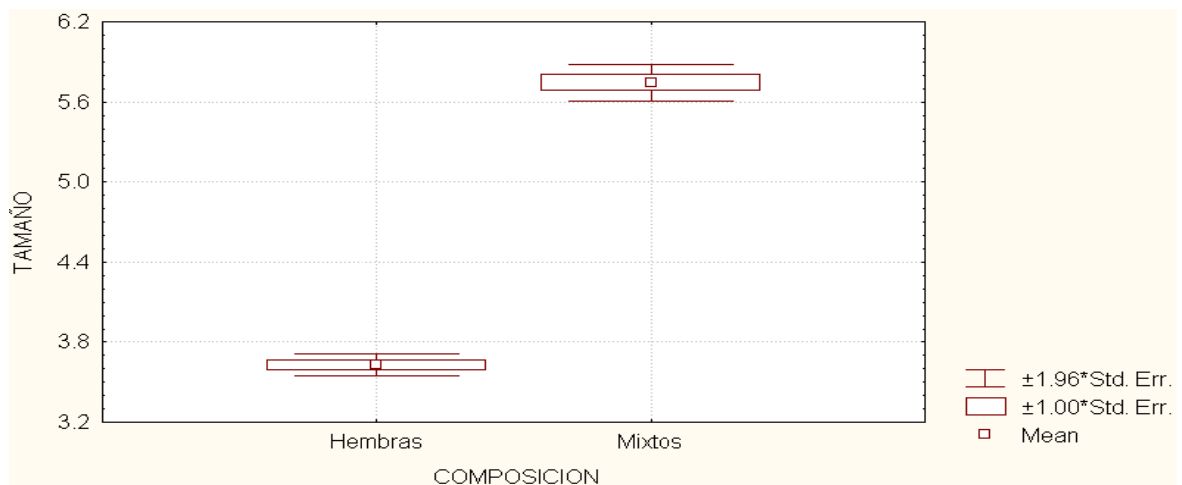


Figura 9. Valores medios de subgrupos conformados por dos o más hembras con infantes y/o juveniles (categoría 4: “hembras”) y de subgrupos de hembras y machos con infantes y/o juveniles (categoría 6: “mixtos”)

Las frecuencias de observación de subgrupos de composición 6 para cada período fueron asociadas a las variables ecológicas mediante una regresión múltiple. El mejor modelo fue el siguiente: frecuencias de subgrupos de composición 6 ó mixta=  $-0.004 - (0.570) \cdot PC_3$ . La asociación entre las variables fue positiva y significativa ( $r=0.570$ ,  $p=0.005$ ), y la variación explicada ( $R^2$  ajustada) fue del 29.2%. El componente 3 ó PC\_3 es caracterizado por el número de árboles con fruta (AF) y el índice de abundancia de fruta (IAF) de Jujub (*Spondias mombin*), Caracolillo (*Sideroxylon foetidissimum*), Zapote (*Manikara zapota*), Kilim (*Spondias lutea*) y Chechen (*Metopium brownei*). Entonces, podemos decir que la frecuencia de observar subgrupos de composición mixta es mayor cuando el AF e IAF de Jujub, Chechen y Kilim tienen valores altos mientras que el AF e IAF de Caracolillo y Zapote son bajos. Sin embargo, aún queda por explicar el 70% de la variación en las frecuencias con las que se observan subgrupos mixtos.

Con respecto a los índices de asociación se obtuvieron los siguientes resultados. El número promedio de díadas formadas por período de observación fue de 95.8 (SD±22.1), con un rango que varió de 66 a 120. Los índices de asociación variaron de 0 a 1, es decir, de díadas que nunca compartieron tiempo hasta díadas que siempre fueron vistas juntas. Sin embargo, el índice de asociación diádica promedio fue del 0.191 (SD±0.198, N=2204) y sus valores en el tiempo variaron del 0.106 (SD±0.172, N=120) en Oct\_2 a 0.317 (SD±0.180, N=66) en Ago\_2 (fig. 10).

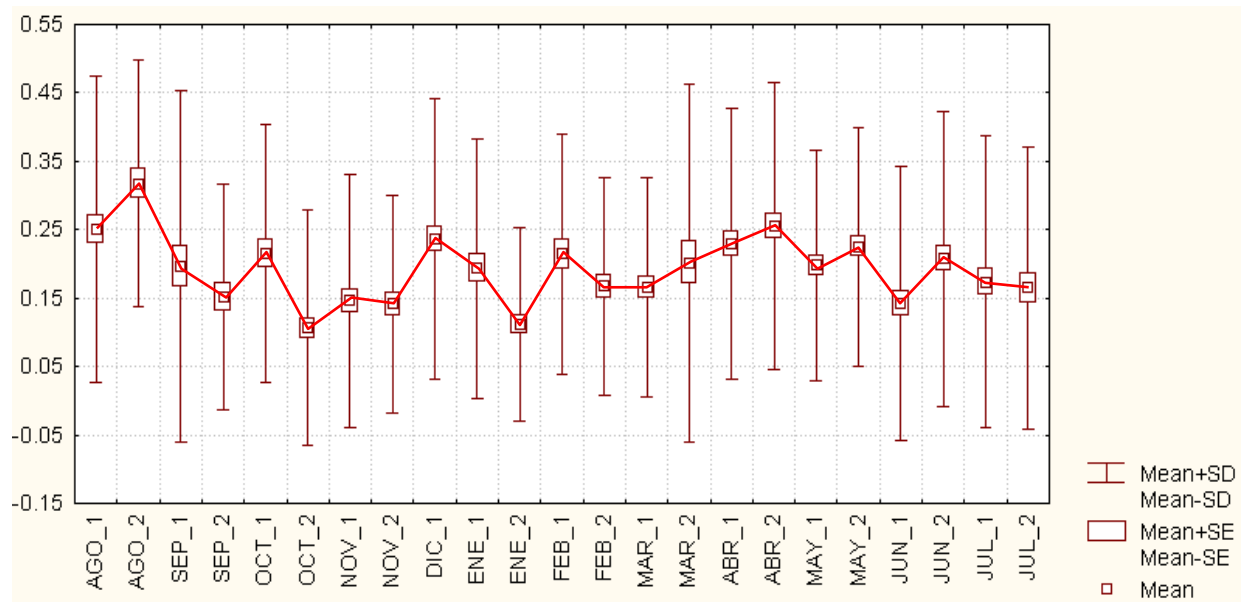


Figura 10. Variación temporal de los índices de asociación diádica de individuos adultos y subadultos del grupo MX

El número promedio de díadas Hembra-Hembra (H-H) observadas fue de 33.9 (SD±3.6), con un rango que osciló de 28 a 36 díadas en el tiempo. Las díadas H-H tuvieron una asociación

media de 0.282 (SD±0.205, N=780); no obstante, su asociación media varió de 0.124 (SD±0.172, N=36) en Nov\_2 a 0.466 (SD±0.167, N=36) en Abr\_2 (fig. 11).

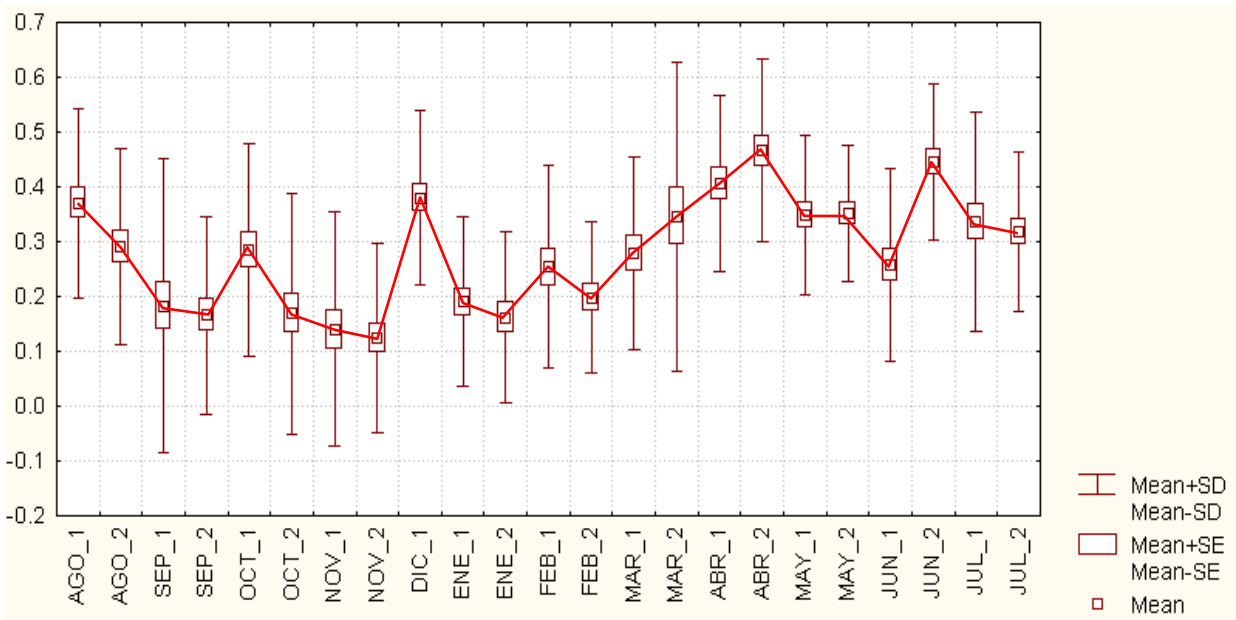


Figura 11. Variación temporal de los índices de asociación de las díadas Hembra-Hembra

Las díadas Macho-Macho (M-M) observadas variaron de 3 a 21, con una media de 13.7 (SD±7.4). Se determinó un índice de asociación promedio de 0.238 (SD±0.251, N=314) con valores que oscilaron entre el 0.128 (SD±0.206, N=21) en Enero\_2 y 0.543 (SD±0.213, N=6) en Ene\_1 (fig. 12).

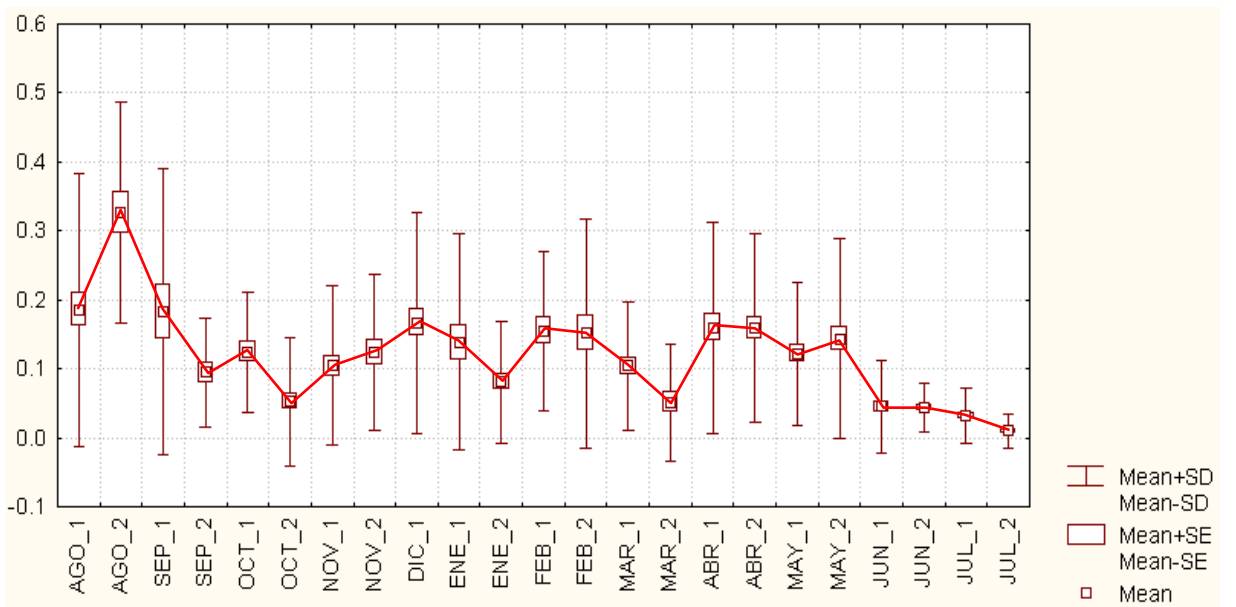


Figura 12. Variación temporal de los índices de asociación de las díadas Macho-Macho

El número de díadas Hembra-Macho observadas varió de 27 a 63 con una media igual a 48.3 (SD±14.0). El índice de asociación promedio de estas díadas fue del 0.115 (SD±0.136, N=1110), con valores que fluctuaron entre 0.100 (SD±0.240, N=45) en Jul\_2 y 0.326 (SD±0.160, N=27) en Ago\_2 (fig. 13).

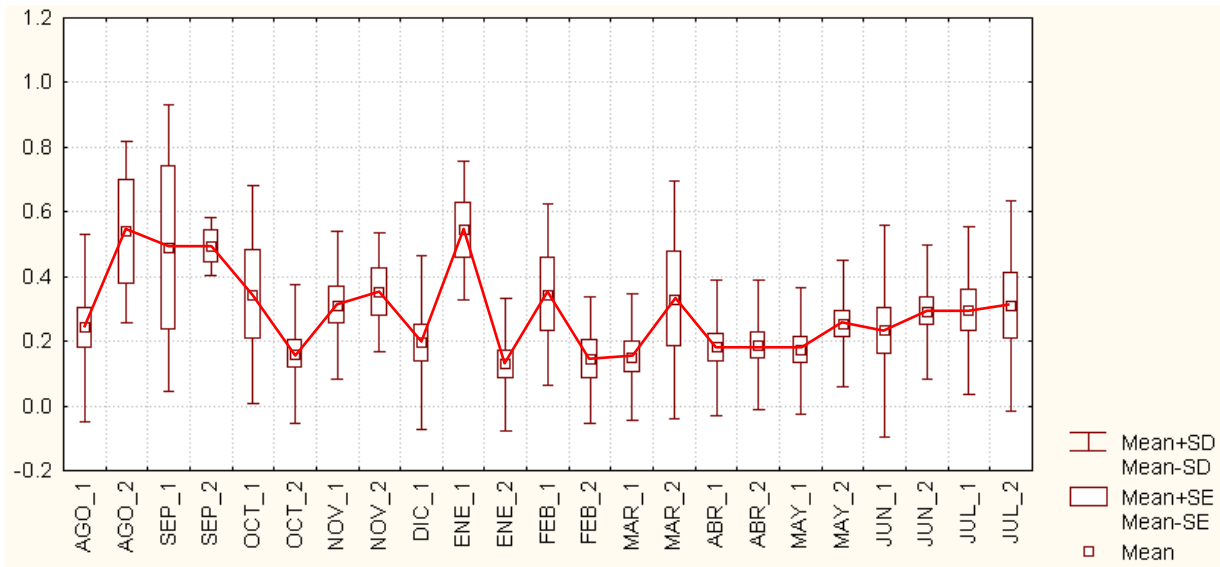


Figura 13. Variación temporal de los índices de asociación de las díadas Hembra-Macho

Los índices de asociación de las díadas M-M y M-H variaron más que las asociaciones de las díadas H-H. Esto puede deberse a que el número de machos observados en cada período (de 3 a 7) varió más que el número de hembras (de 8 a 9). Este factor también modifica el número de díadas M-M y M-H formadas, las cuales variaron de 3 a 21 y de 27 a 63, respectivamente. El número de díadas H-H fluctuó de 28 a 36 debido a la emigración de una hembra subadulta (SR: cuadro 1, apartado 6.2) en diciembre y que fue reemplazada por una hembra inmigrante en abril (HI: cuadro 1, apartado 6.2).

Debido a lo anterior, y siguiendo uno de los supuestos del modelo de Wrangham (1980), sólo se relacionaron los índices de asociación de todas las díadas (fig. 10) y de las díadas H-H (fig. 11) con la disponibilidad de fruta. Por ello, antes de correr las regresiones múltiples, se comprobó que existieran diferencias significativas en los índices de asociación a través del tiempo.

Los índices de asociación media de todas las posibles díadas y de las asociaciones H-H mostraron diferencias significativas a través del tiempo (para todas las díadas, la prueba de Kruskal-Wallis,  $H(22, 2204)$ , fue igual a 195.4,  $p < 0.000$ . Para las díadas H-H se obtuvo una  $H(22, 780) = 269.9$ ,  $p < 0.000$ ).

La regresión múltiple no generó ningún modelo para explicar los valores medios y las varianzas de los índices de asociación de las díadas y las varianzas de las díadas Hembra-Hembra (H-H). El 13.2% ( $R^2$  ajustada=0.132) de las variaciones en las asociaciones medias de las hembras (fig. 13) fue explicado significativamente ( $r=0.415$ ,  $p=0.049$ ) mediante el siguiente modelo:  $H-H = 0.001 - (0.415) * PC\_2$ . El PC\_2 está caracterizado por los promedios de densidad y biomasa de fruta, además del número de árboles con fruta (AF) e índices de abundancia de fruta (IAF) del Botox (*Oxandra lanceolata*), Pich (*Enterolobium cyclocarpum*) y Huaya (*Talisia olivaeformis*). Los resultados señalan que el índice de asociación promedio de las díadas H-H sufre incrementos cuando la densidad promedio, la biomasa de fruta promedio y el IA e IAF de Botox aumentan mientras que el AF e IAF de Pich y Huaya disminuyen. No obstante, casi el 87% de las variaciones en los índices de asociación de las díadas H-H no pudieron ser explicadas por las variables ecológicas.

### 7. 4.3. Cohesión

El riesgo de depredación es el principal factor que obliga a los animales a vivir en sociedad, mientras que la competencia por el alimento regula los patrones de agrupación. En condiciones de alta disponibilidad de alimento, se reduce la intensidad de la competencia y los subgrupos tienden a ser de tamaño grande. Cuando esto sucede, es más frecuente observar subgrupos de composición mixta (hembras y machos) donde la probabilidad de asociarse con más individuos es mayor y, por lo tanto, las díadas experimentan incrementos en sus índices de asociación, sobre todo las díadas hembra-hembra.

***Predicción 3.*** *El conocimiento que cada individuo tiene de su hábitat es incompleto, por lo que compartir información sobre la ubicación de los parches de alimento se ha citado como una de las ventajas de la vida en grupo. Así, los individuos pueden obtener mayores beneficios siendo más cohesivos en períodos de escasez y más dispersos en períodos de abundancia de alimento.*

#### 7.4.3.1. Cohesión dentro del subgrupo

En total, se obtuvieron 32286 distancias interindividuales (fig. 14) correspondientes a 3493 barridos. Se registraron distancias entre los individuos que van desde los 0 hasta los 100 metros, con un promedio de 15.9 m ( $SD \pm 12.2$  m).

Sin embargo, en algunos barridos no fue posible capturar todas las distancias así que los patrones de dispersión y distancia media de los subgrupos fueron caracterizados por las distancias interindividuales de 3156 barridos. Se obtuvieron los siguientes valores promedios

para los barridos analizados: tamaño, 4.3 (SD±2.3), dispersión, 20.7 m (SD±14.8 m), y distancia media, 13.0 m (SD±7.7 m).

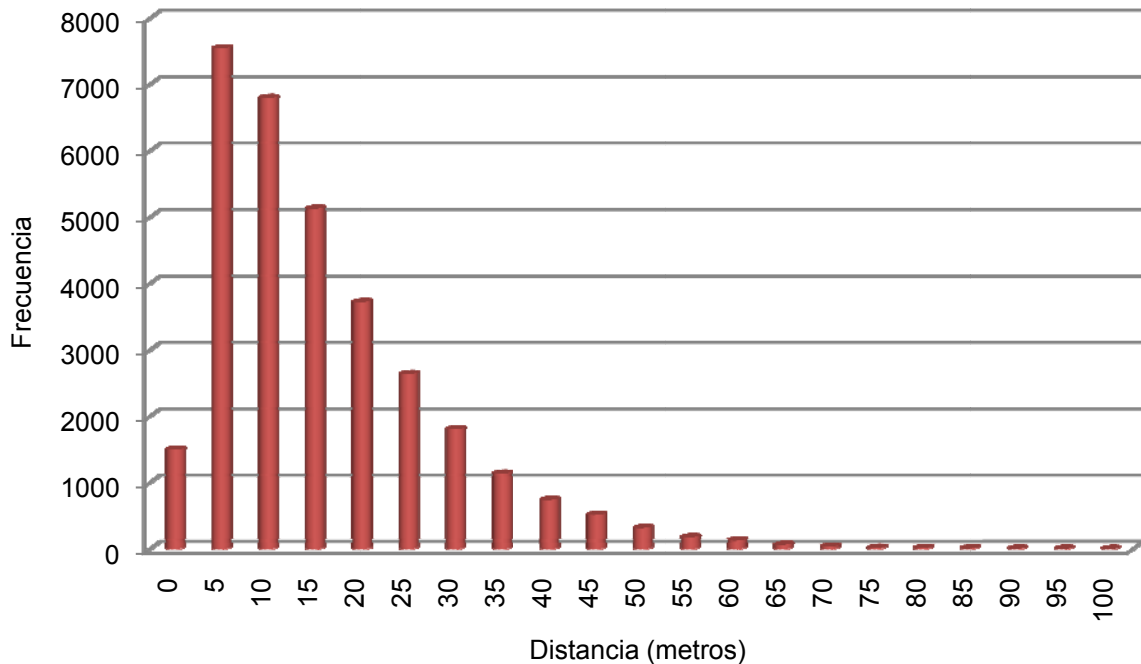


Figura 14. Distribución de frecuencias de las distancias interindividuales

A continuación se muestran algunos estadísticos descriptivos para la dispersión y distancia media de los subgrupos clasificados por su composición (cuadro 10) y por su actividad (cuadro 11). Debido al número de registros sólo se comparó la cohesión de subgrupos de dos o más hembras con algún infante (N=1650) y las agrupaciones de hembras y machos con infantes (N=1224). Estas últimas agrupaciones presentaron los valores más altos de dispersión y distancia media, y sus diferencias con los subgrupos de hembras con infantes fueron significativas (Dispersión: prueba de Mann Whitney,  $U(1, 2671)=572598$ ,  $p=0.00$ ; Distancia Media:  $U(1, 2671)=686143$ ,  $p<0.000$ ).

Cuadro 10. Dispersión y distancia media de los subgrupos clasificados por su composición

Composición	N	Dispersión			Distancia media		
		Media	SD	Varianza	Media	SD	Varianza
Solamente machos	203	12.956	9.641	92.953	9.869	6.896	47.549
Dos o más hembras con un infante	1650	17.830	12.932	167.242	12.076	7.252	52.589
Hembras sin infantes	19	6.842	7.112	50.585	6.842	7.112	50.585

Hembras y machos con infantes	1224	26.520	16.018	256.561	14.898	7.929	62.862
Hembras y machos sin infantes	60	12.500	10.063	101.271	10.031	6.998	48.968

La dispersión y distancia media de los subgrupos de descanso fue mayor a la de los subgrupos de movimiento y/o alimentación. Sin embargo, tales diferencias sólo fueron significativas para la dispersión pero no para la distancia media (Dispersión: prueba de Kruskal-Wallis,  $H(2, 2775)$  fue igual a 20.794,  $p=0.0000$ ; Distancia Media,  $H(2, 2775)=5.093$ ,  $p=0.078$ ).

Cuadro 11. Dispersión y distancia media para los subgrupos clasificados por su actividad

Actividad	N	Dispersión			Distancia media		
		Media	SD	Varianza	Media	SD	Varianza
Indefinido	381	20.604	14.483	209.766	14.390	7.889	62.236
Alimentación	842	18.913	13.906	193.378	12.411	7.524	56.615
Descanso	1329	22.028	15.757	248.276	13.102	7.986	63.778
Movimiento	604	20.430	13.689	187.377	12.501	6.924	47.941

Hasta el momento los resultados presentados para las variables de cohesión señalan que factores sociales, tales como quiénes están en el subgrupo y qué es lo que hacen, afectan la dispersión del subgrupo. Mientras tanto, la distancia media cambia con la composición del subgrupo y no bajo el contexto de lo que hagan.

Por otra parte, la dispersión media osciló en el tiempo (fig. 15) entre 8.5 m (SD±7.2 m) en Sep\_1 y 36.4 m (SD±16.9 m) en Abr\_2. Mientras tanto, las variaciones de la distancia media en el tiempo (fig. 16) fueron de 5.0 m (SD±7,6 m) en Nov\_2 a 19.5 m (SD±7.9 m) en Abr\_2.

Las variaciones de la dispersión y la distancia media en el tiempo fueron significativas (Dispersión: prueba de Kruskal-Wallis,  $H(22, 3156)=652.85$ ,  $p<0.000$ . Distancia Media:  $H(22, 3156)=548.22$ ,  $p<0.000$ ). Tales variaciones (fig. 15 y 16) fueron relacionadas a los PC's en el cuadro 9 del apartado 7.3.



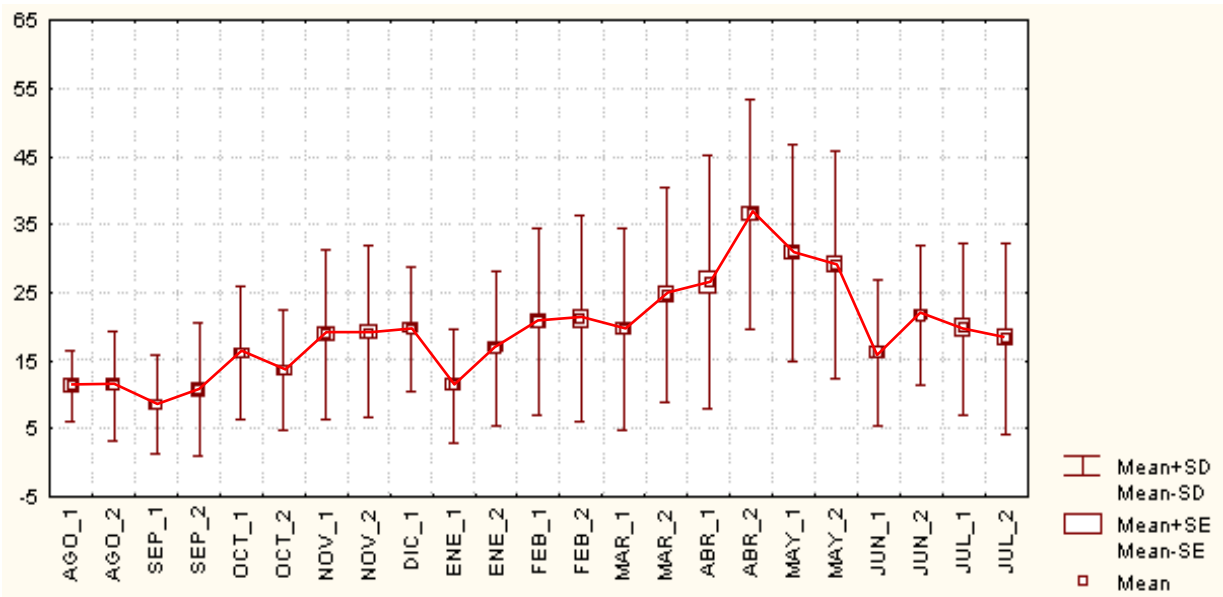


Figura 15. Variación temporal de la dispersión de los subgrupos

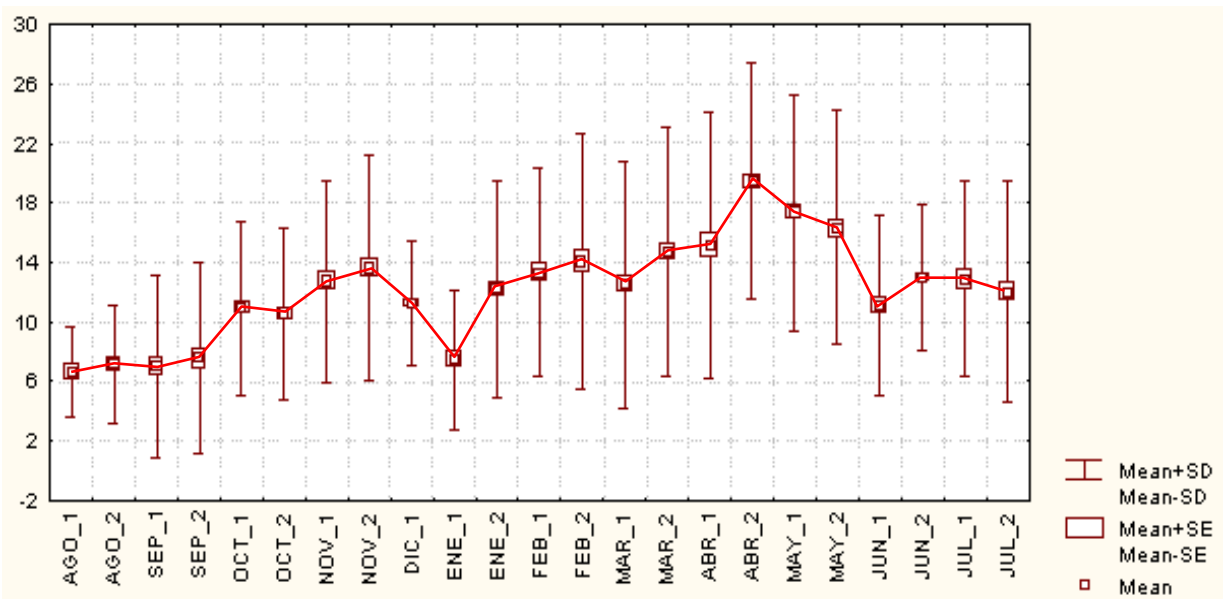


Figura 16. Variación temporal de la distancia media de los subgrupos

Las medias y varianzas de la dispersión se asociaron significativamente con los PC's 2 y 4 (Media:  $r=0.737$ ,  $p=0.000$ ; Varianza:  $r=0.799$ ,  $p=0.000$ ). Las variaciones de la media se explicaron en un 49.8 % ( $R^2$  ajustada= 0.498) con el modelo  $\text{Dispersión Media} = 0.000 - (0.628) \cdot \text{PC}_2 + (0.506) \cdot \text{PC}_4$ . Mientras tanto, el 60.2% ( $R^2$  ajustada= 0.602) de las varianzas fueron dilucidadas por la ecuación  $\text{Varianza de la Dispersión} = 0.000 - (0.652) \cdot \text{PC}_2 + (0.585) \cdot \text{PC}_4$ . Respecto a la distancia media se obtuvo lo siguiente: el

49.8% ( $R^2$  ajustada=0.498) de los valores medios fueron aclarados por el modelo de Distancia Media (Promedio) =  $0.000 - (0.620)*PC_2 + (0.517)*PC_4$ , con una  $r=0.737$  y una  $p=0.000$ . Para la varianza se explicó el 59.7% ( $R^2$  ajustada=0.597) de sus valores con la ecuación Distancia Media (Varianza) =  $-0.024 - (0.642)*PC_1 + (0.747)*PC_3 + (0.814)*PC_4 - (0.558)*PC_5$ , con una  $r=0.819$  y  $p=0.000$ .

La cohesión se asocia con más variables ecológicas que las dimensiones de tamaño y composición. La varianza de la distancia media fue determinada por más componentes que la dispersión o que el promedio de la distancia media. De las variables ecológicas más fuertemente asociadas con la cohesión resalta el número de árboles con fruta, que se encuentra en el PC\_4 y que se repite en todos los modelos. Luego, los valores medios de la densidad y la biomasa de fruta (PC\_2) aparecen en 3 modelos. El índice de abundancia de fruta parece ser importante sólo a nivel de especie y no de forma general (total, promedio y varianza), a excepción del modelo generado para la varianza de la dispersión media.

Resumiendo, podemos decir que los subgrupos son más dispersos cuando hay más alimento, tal como fue predicho. Tanto, la dispersión como la distancia media aumentan cuando se incrementa la disponibilidad de fruta. Sin embargo, ambas variables difieren en el número de componentes principales utilizados en la construcción de sus modelos, y que representan la abundancia y distribución temporal de fruta.

#### **7.4.3.2. Cohesión entre subgrupos**

Del total de los barridos utilizados en las secciones anteriores ( $N=3900$ ), aquí inicialmente se tomaron 1653 mapitas (551 hrs de observación) realizados en 789 barridos simultáneos, registrando así 937 distancias entre subgrupos. Sin embargo, el número de distancias varió de 0 a 114 por período. Luego de observar la distribución de frecuencias del número de distancias en el tiempo, se tomó la decisión de trabajar únicamente con períodos de 30 o más distancias.

Entonces, los patrones hallados para la cohesión entre subgrupos (intersubgrupo) surgen de 1467 mapitas (489 hrs) elaborados en 698 barridos simultáneos durante 12 períodos de observación. El total de distancias intersubgrupales fue de 840, con una media de 70.0 ( $SD\pm 31.1$ ).

La distribución de frecuencias de las distancias intersubgrupales, clasificadas en categorías de 30 metros, se presenta en la figura 17. La distancia promedio entre subgrupos fue de 183.3 m ( $SD\pm 105.9$  m) con un rango de 22.8 a 729.9 metros. Mientras tanto, la distancia promedio a través del tiempo osciló de 131.8 m ( $SD\pm 54.3$  m,  $N=56$ ) en Dic\_1 a 229.6 m ( $SD\pm 114.9$  m,  $N=61$ ) en Feb\_1 (fig. 18).

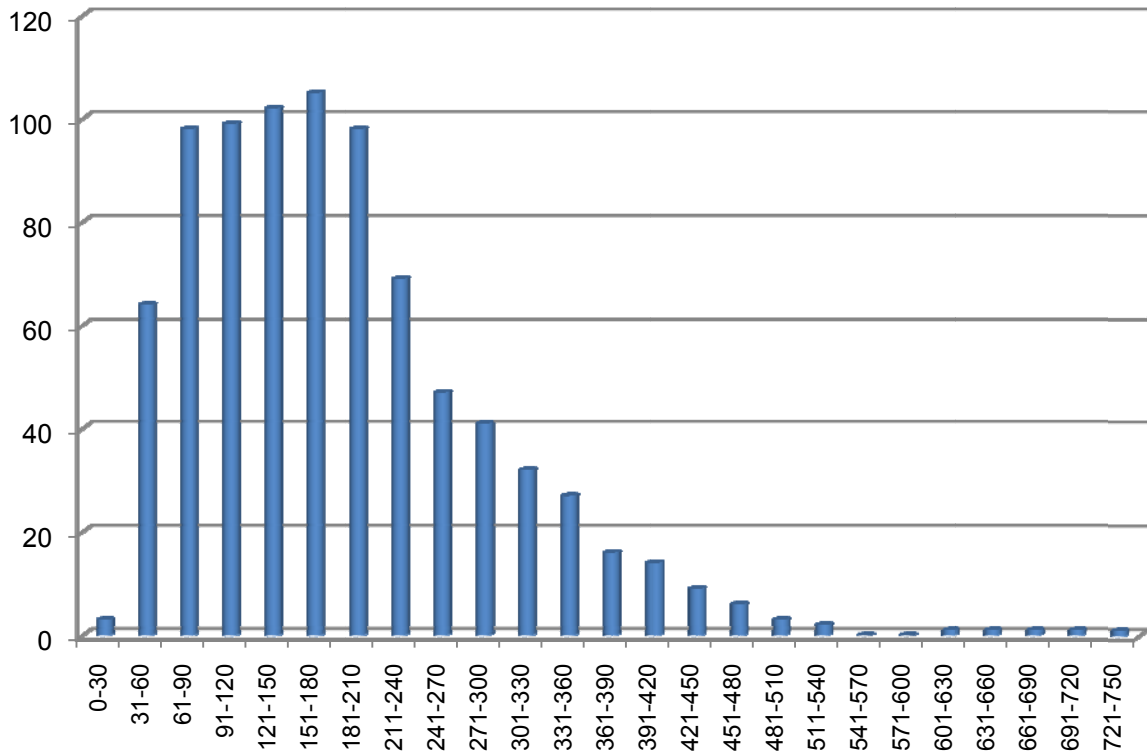


Figura 17. Distribución de frecuencias de las distancias entre subgrupos

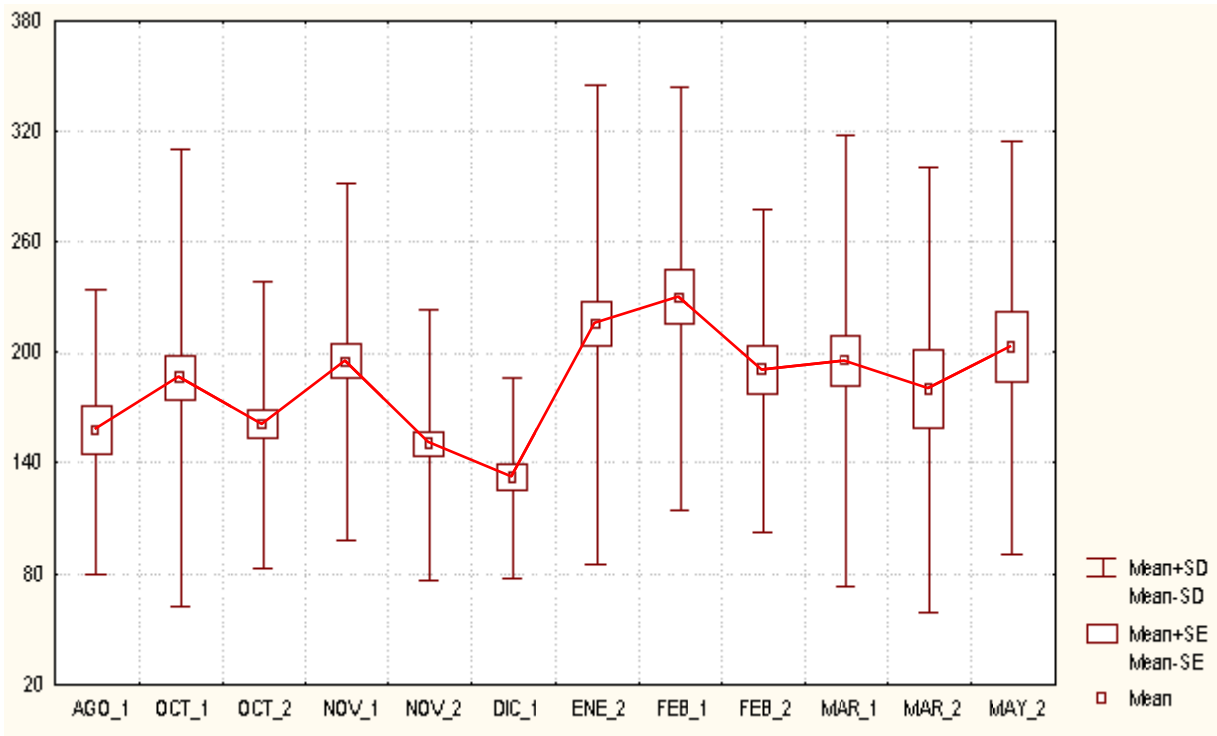


Figura 18. Variación temporal de la distancia entre subgrupos

Las variaciones temporales de la distancia entre subgrupos, que se observan en la figura 18, fueron significativamente diferentes (prueba de Kruskal-Wallis,  $H(11,840)=48.5$ ,  $p<0.000$ ). Sin embargo, la regresión múltiple no generó ningún modelo para explicar las variaciones temporales en el promedio y la varianza de las distancias entre subgrupos. Luego, se corrieron correlaciones simples pero tampoco se encontraron asociaciones significativas entre la cohesión y los PC's de las variables ecológicas.

Por lo tanto, no se puede inferir que exista una asociación de la cohesión entre subgrupos con la disponibilidad de fruta y mucho menos que la distancia entre subgrupos aumenta (subgrupos menos cohesivos) cuando hay más alimento, Los resultados de la cohesión a este nivel no concuerda con nuestra predicción 3.

### **7.5. Asociación entre los patrones de agrupación y las variables ecológicas**

Como se ha visto, se ha trabajado con tres variables sociales (tamaño, composición y cohesión) y seis PC's que agrupan la totalidad de las variables ecológicas (densidad, biomasa de fruta, número de árboles con fruta e índice de abundancia de fruta) a nivel general y por especie. Las dimensiones fueron medidas de cinco formas en unidades diferentes: número de individuos, índice de asociación entre las díadas, índice de asociación de díadas Hembra-Hembra, dispersión y distancia media.

Con la finalidad de saber qué relación existe entre las variables sociales (U) y ecológicas (V) se realizaron análisis de correlación canónica. Previo al análisis las variables fueron estandarizadas. Se hicieron todas las posibles combinaciones entre los promedios y varianzas de las variables sociales. De 14 combinaciones, sólo cinco fueron significativas, de las que se eligieron las dos mejores basados en el valor de  $R^2$ . En los dos modelos se usó el número de individuos para el tamaño ( $X_1$ ), los índices de asociación de las díadas Hembra-Hembra en la composición ( $X_2$ ), y la dispersión en la cohesión ( $X_3$ ) para caracterizar los patrones de agrupación. Las variables ecológicas fueron insertadas al análisis como PC's: PC\_1 es  $Y_1$ , PC\_2 es  $Y_2$ , así sucesivamente hasta PC\_6 es  $Y_6$ . Los modelos teóricamente siguen la estructura de abajo sin distinguir entre variables dependientes o independientes porque sólo es una medida de asociación y no de dependencia. Los subíndices, números y letras, representan los coeficientes estandarizados.

El enfoque de la correlación canónica es buscar combinaciones lineales de los valores estandarizados de las variables X's y Y's para maximizar la correlación.

$$U = aX_1 + aX_2 + aX_3$$

$$V = bY_1 + bY_2 + bY_3 + bY_4 + bY_5 + bY_6$$

Los resultados son los siguientes. El primer modelo explica los valores medios de los patrones de agrupación. La correlación canónica fue de 0.863 (fig. 19) con una variación dilucidada del 74.5%. Este modelo fue significativo con una  $F=2.23$ ,  $p=0.0176$ . Los coeficientes estandarizados para la construcción del modelo fueron:

$$U = 1.478X_1 - 0.846X_2 - 1.391X_3$$

$$V = 0.224Y_1 + 0.396Y_2 - 1.142Y_3 - 1.428Y_4 + 0.724Y_5 - 0.012Y_6$$

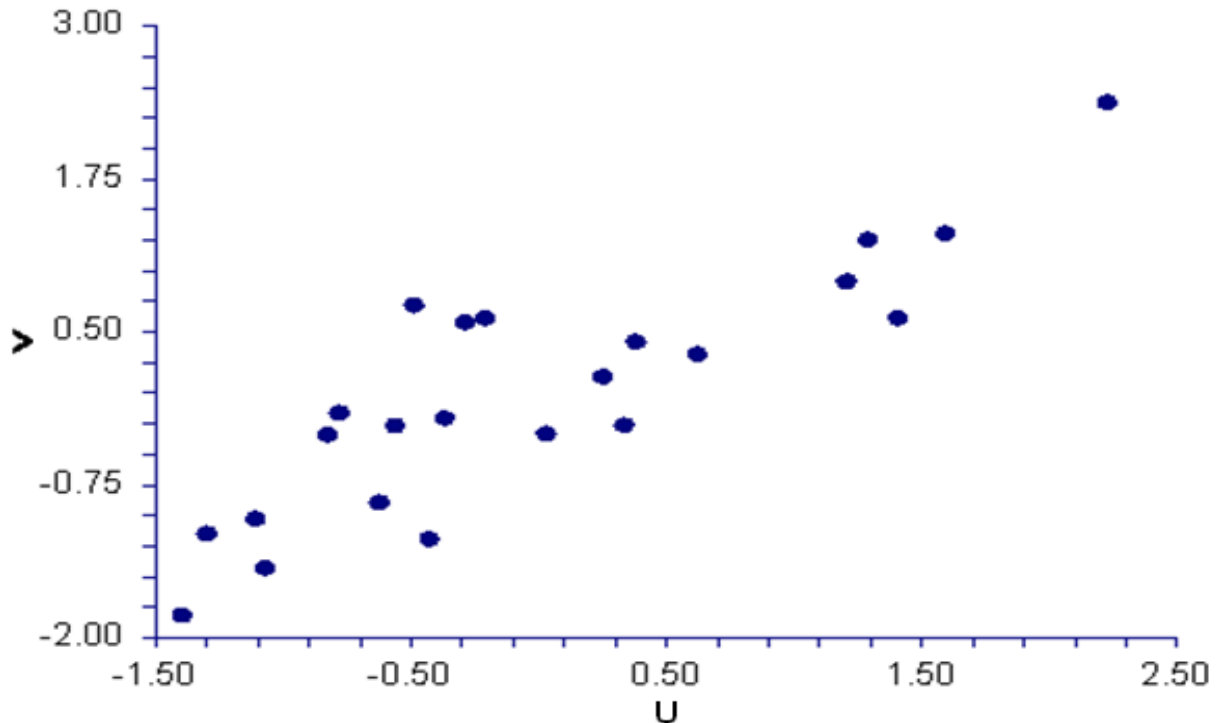


Figura 19. Gráfica de dispersión entre los valores medios de los patrones de agrupación y las variables ecológicas

Las correlaciones de U y V con sus variables se muestran en el cuadro 12 y 13.

Cuadro 12. Correlaciones entre los promedios de las variables sociales y U.

	Tamaño	Asociación hembra-hembra	Dispersión
<b>U</b>	-0.284	-0.320	-0.826

Cuadro 13. Correlaciones entre los PC's y V (primer modelo).

	PC_1	PC_2	PC_3	PC_4	PC_5	PC_6
<b>V</b>	0.463	0.434	0.508	-0.635	0.547	-0.163

La información del cuadro 12 y 13 sugieren que los subgrupos, en promedio, son pequeños, cohesivos y tienen bajos índices de asociación hembra-hembra cuando el PC\_1, PC\_2, PC\_3 y PC\_5 son altos y PC\_4 con PC\_6 son bajos. Por otra parte, los subgrupos son grandes, dispersos y con altos índices de asociación entre las hembras cuando PC\_4 y PC\_6 son altos mientras que los demás PC's son bajos. Es decir, los valores medios de los patrones de agrupación aumentan cuando se incrementa el promedio, la varianza y el total de árboles con fruta (AF), así como el AF y el índice de abundancia de fruta (IAF) de *Guazuma ulmifolia* y *Ficus cotinifolia*, mientras que los valores de las demás variables (Densidad, Biomasa de fruta y AF e IAF de otras especies) disminuyen.

El segundo modelo determina la varianza de los patrones de agrupación. La correlación canónica fue de 0.877 (fig. 20), con una variación explicada del 77.0%, una  $F=2.01$  y una  $p=0.033$ . Los coeficientes estandarizados del modelo fueron:

$$U = 0.194X_1 - 0.094X_2 - 0.975X_3$$

$$V = 0.314X_1 + 0.570X_2 - 0.994X_3 - 1.231X_4 + 0.577X_5 + 0.153X_6$$

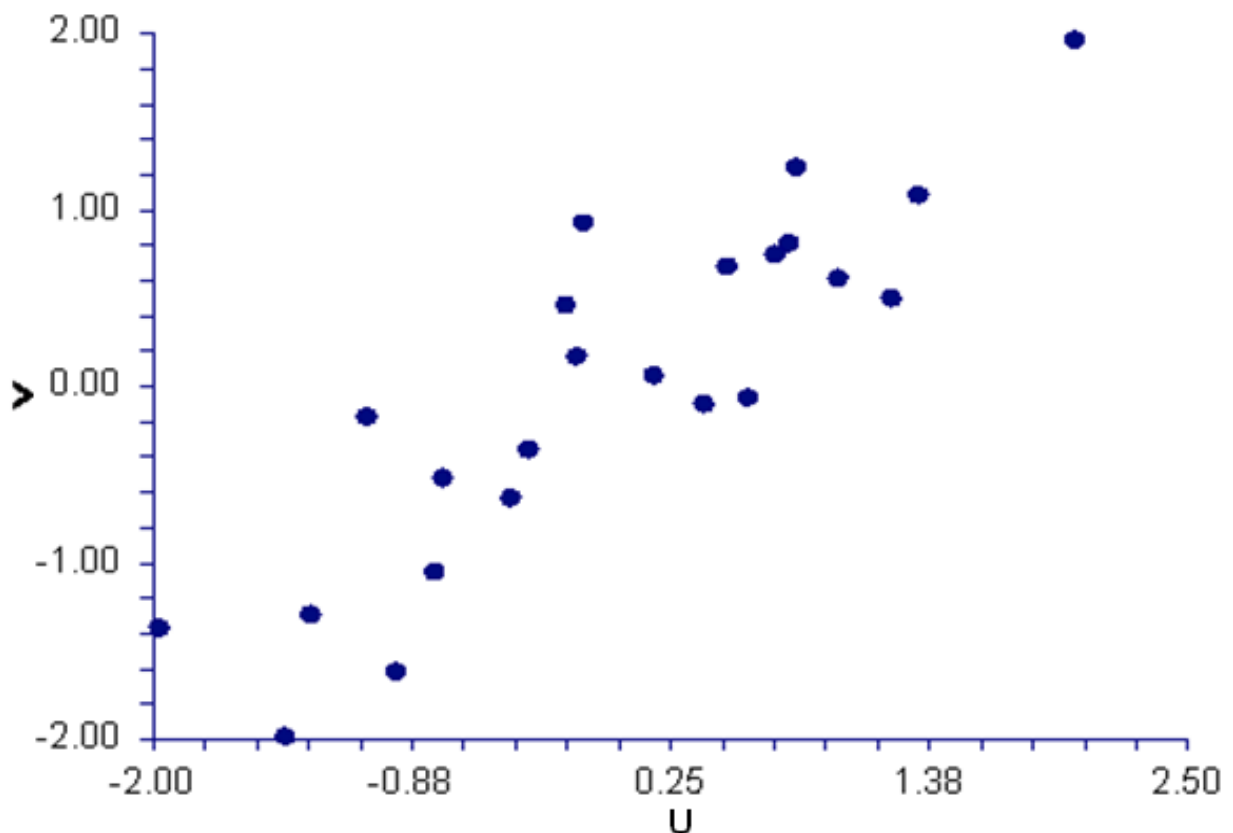


Figura 20. Gráfica de dispersión entre las varianzas de los patrones de agrupación y las variables ecológicas

Las correlaciones de U y V con sus variables se muestran en el cuadro 14 y 15.

Cuadro 14. Correlaciones entre las varianzas de las variables sociales y U.

	Tamaño	Asociación hembra-hembra	Dispersión
<b>U</b>	-0.284	-0.320	-0.826

Cuadro 15. Correlaciones entre los PC's y V (segundo modelo).

	PC_1	PC_2	PC_3	PC_4	PC_5	PC_6
<b>V</b>	0.463	0.434	0.508	-0.635	0.547	-0.163

Las correlaciones del cuadro 14 y 15 sugieren que las varianzas del tamaño, asociación hembra-hembra y dispersión son pequeñas en condiciones de PC\_1, PC\_2, PC\_3 y PC\_5 altos y PC\_4 con PC\_6 bajos. Las varianzas del tamaño, asociación hembra-hembra y dispersión son grandes cuando los valores de PC\_4 y PC\_6 son altos mientras que los demás PC's son bajos. Entonces, las varianzas de los patrones de agrupación aumentan conforme se incrementa el número de árboles con fruta (AF: total, promedio y varianza) y el AF y el índice de abundancia de fruta (IAF) de *Guazuma ulmifolia* y *Ficus cotinifolia*, mientras que los valores de densidad, biomasa de fruta y AF e IAF de otras especies se reducen.

En conclusión, las correlaciones canónicas fueron altas, positivas y significativas, lo que demuestra que existe una relación importante entre los patrones de agrupación de los monos araña con las variables ecológicas que aquí se usaron y que caracterizaron la abundancia y distribución de fruta. Este resultado concuerda con la hipótesis que considera que en períodos de alta abundancia de fruta los subgrupos son más grandes, menos cohesivos (o más dispersos) y los índices de asociación entre las hembras experimentan incrementos.

## 8. DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en este trabajo demuestran que los patrones de agrupación de los monos araña (*Ateles geoffroyi*) están relacionados con la abundancia y distribución temporal de fruta en el hábitat. La mayoría de los resultados apoyan la hipótesis planteada acerca de la relación entre el tamaño, composición y dispersión de los subgrupos con la disponibilidad de alimento. En condiciones de alta disponibilidad de fruta, los subgrupos son más grandes, más dispersos y de composición mixta; tal composición permite que los índices de asociación de las díadas hembra-hembra se incrementen. Sin embargo, no se halló relación alguna entre la disponibilidad de alimento y la dispersión entre subgrupos, por lo que estas no aumentan ni disminuyen cuando hay más fruta en el ambiente.

La hipótesis planteada en este trabajo se derivó de las ideas y resultados presentados en trabajos anteriores y que por años han cimentado la teoría socio-ecológica (van Schaik, 1983; Pulliam & Caraco, 1984; Symington, 1987; Chapman *et al.* 1995; Janson & Goldsmith, 1995; Janson & Di Bitetti, 1997; Di Fiore & Campbell, 2007; Aureli *et al.* 2008). La hipótesis condensa tres supuestos: (1) la depredación es el principal factor, no el único, que obliga a los monos araña a vivir en grupo (van Schaik, 1983; Trevers, 1999); (2) los individuos tienen un conocimiento incompleto de lo que hay en su hábitat y, por ello, se asocian con aquellos individuos que pueden compartirles información sobre la ubicación de parches de alimento (van Schaik, 1983; Janson & Di Bitetti, 1997; Janson, 1998); y (3) las poblaciones están cerca de sobrepasar la capacidad de carga del hábitat, lo que intensificaría la competencia por el alimento (Pulliam & Caraco, 1984).

Los resultados sobre el tamaño medio de los subgrupos y sus variaciones temporales son parecidos a los patrones reportados en otros estudios (Symington, 1990; Chapman *et al.* 1995). En Punta Laguna se observaron subgrupos conformados de 1 a 13 monos con una media de 4.12 (SD±2.5), mientras que Chapman *et al.* (1995) registraron agrupaciones de 1 a 35 individuos calculando una media de 4.94 (SD±4.18). Las variaciones temporales en el tamaño medio de los subgrupos en Punta Laguna (de 2.6±1.5 a 6.7±2.5) son similares a los reportados en Perú (de 2.2 a 8.7: Symington, 1990) y menos variables que los de Costa Rica (de 2.3 a 14.4: Chapman *et al.* 1995). Las diferencias en los patrones del tamaño de los subgrupos observados en Punta Laguna y Costa Rica, quizás se deban a que el tamaño real del grupo de monos araña de Punta Laguna es menor al del grupo de Costa Rica (Majolo *et al.* 2008). Además, no sabemos cómo las escalas de tiempo pueden estar afectando los patrones hallados, ya que en este trabajo los patrones se reportaron cada quince días mientras que los demás estudios (Symington, 1990; Chapman *et al.* 1995) lo hicieron en una escala mensual. Sin embargo, yo esperarí encontrar una mayor variación en los patrones a escalas de tiempo más pequeñas.



Los subgrupos de descanso y movimiento fueron significativamente más grandes que los subgrupos de alimentación. Con este hallazgo no podemos concluir que la disponibilidad de alimento limita el número de individuos que pueden forrajear juntos en un parche o en parches cercanos, ya que no se compararon subgrupos cuyos miembros estén haciendo lo mismo; en cambio, las agrupaciones fueron clasificadas por lo que haga la mayoría. A la luz de esta regla, los resultados si nos permiten concluir que los individuos de un subgrupo grande tienden a descansar y moverse más y a alimentarse menos que los miembros de subgrupos pequeños. Esto coincide con lo expuesto por Janson & van Schaik (1998), Isbell (1991), Chapman *et al.* (1995) y Janson & Goldsmith (1995). Además, la diferencia en asumir una u otra conclusión puede ser la intensidad de la competencia por el alimento que experimentaría el subgrupo. La competencia puede ser más intensa cuando todos los individuos se alimentan al mismo tiempo (aunque también habría que considerar si se alimentan del mismo recurso o de recursos diferentes) que cuando desarrollan diferentes actividades.

La predicción hecha para el tamaño de los subgrupos fue que en condiciones de alta disponibilidad de fruta los subgrupos son de tamaño grande. Casi el 21% de la variación en el tamaño promedio de los subgrupos fue explicado por el PC\_2. Esta relación fue positiva, es decir, cuando el PC\_2 incrementa el tamaño promedio de los subgrupos también incrementan. El valor del PC\_2 crece cuando aumenta la densidad, la biomasa de fruta y la disponibilidad de fruta (árboles con fruta e índice de abundancia de fruta) de *Oxandra lanceolata* mientras disminuye la disponibilidad de fruta de *Enterolobium cyclocarpum* y *Talisia olivaeformis*.

La variación explicada del tamaño de los subgrupos es menor al reportado por Symington (1987) y Chapman *et al.* (1995). Symington (1987) encontró que el 85% de la variación en las medias mensuales del tamaño de los subgrupos de forrajeo puede explicarse por la abundancia de parches con fruta. Chapman *et al.* (1995) encontró que el 50% de la variación en el tamaño de los subgrupos puede ser explicado por la densidad y la distribución de los parches con alimento. Sin embargo, el 21% parece un porcentaje bastante alto si tomamos en cuenta que el PC\_2 tan solo cubre el 22% de la variación en la abundancia y distribución temporal de fruta. Es decir, sólo una parte de las variaciones en la disponibilidad de fruta afectan una parte de las variaciones en el tamaño promedio de las agrupaciones. Además, podemos notar que nuestros resultados, al igual que los de Chapman *et al.* (1995), considerar la densidad como una variable importante en el tamaño de los subgrupos.

Chapman *et al.* (1995) sugieren que la variación en el tamaño de los subgrupos no explicada por la disponibilidad de alimento puede obedecer a que los individuos, de diferente edad y sexo, son afectados de maneras diferentes precisamente por las variables ecológicas. Conuerdo con Chapman *et al.* (1995) en que el sexo puede ser un factor importante para decidir en qué subgrupo estar, ya que las hembras y machos juegan papeles diferentes en

los procesos de reproducción y cuidado de la progenie (Kappeler & van Schaik, 2002; Koenig, 2002; Witing & Boesch, 2003; Strier, 2007). Sin embargo, y dejando de lado el sexo, la explicación de Chapman *et al.* (1995) puede verse empañada si suponemos que la relación entre la energía ganada durante la alimentación y la energía gastada en el forrajeo es la misma para cualquier miembro del grupo. Un individuo grande puede gastar más energía durante el forrajeo pero lo compensa consumiendo más alimento, mientras que un individuo pequeño gasta menos energía y come menos.

Más allá de la explicación propuesta por Chapman *et al.* (1995) y considerando que la disponibilidad de fruta en las especies arbóreas no tiene el mismo efecto sobre el tamaño de los subgrupos, sugiero que otras variables ecológicas mucho más específicas que la simple presencia de fruta (como el tamaño del fruto, su distribución espacial en el parche, y el volumen de la copa del árbol) podrían explicar la variación restante en el tamaño de los subgrupos.

Con respecto a la composición de los subgrupos, la hipótesis planteada sugiere que debe ser más frecuente observar subgrupos mixtos (de hembras y machos juntos), con incrementos en los índices de asociación entre hembras, durante períodos de abundante fruta. La tendencia de observar subgrupos de hembras con infantes con mayor frecuencia que subgrupos mixtos coincide con lo reportado por Chapman (1990a). Los porcentajes de subgrupos de hembras con infantes entre éste estudio y el de Chapman (1990a) no parecen tan diferentes (44.5% vs 47.0%), pero sí lo son en los porcentajes de subgrupos mixtos (36.3% vs 13.8%). La frecuencia con la que se forman agrupaciones mixtas, en condiciones de alta disponibilidad de fruta, fue explicada en un 29% por el PC\_3. Entonces, es más frecuente observar subgrupos mixtos cuando hay mucha fruta de *Spondias mombin*, *Spondias lutea* y *Metopium brownei* y poca fruta de *Sideroxylon foetidissimum* y *Manikara zapota*. El porcentaje explicado por el PC\_3 es alto si consideramos que éste componente explica el 14.5% de la variación total en la abundancia y distribución temporal de fruta en el ambiente.

Los índices de asociación promedio entre las hembras fueron más altos que el de machos, lo que concuerda con lo reportado por Ramos-Fernández *et al.* (2009). Sin embargo, los índices de asociación de las díadas macho-macho fueron más variables que las asociaciones de otras díadas, tales variaciones son similares a las reportadas por Symington (1990) y Shimooka (2003). En nuestro caso, las variaciones en las díadas macho-macho se debieron al número de machos registrados en cada período de observación. En el grupo MX se identificaron dos conjuntos preferenciales de machos, por un lado DI, EG y TL, y por el otro AT, BE, JN y YU. El primer conjunto permaneció a lo largo de todo el estudio en el territorio de MX, desarrollando fuertes asociaciones entre ellos y con las hembras del grupo. El segundo conjunto visitaba periódicamente el territorio de MX pero pasaba poco tiempo con las hembras y con los otros machos.

La regresión múltiple generó un modelo con el PC\_2 para explicar el 13% de las variaciones en las asociaciones medias de las hembras. Los resultados indican que las asociaciones hembra-hembra experimentan incrementos en sus índices cuando aumenta la densidad, biomasa de fruta y disponibilidad de fruta de *Oxandra lanceolata* mientras disminuye la disponibilidad de fruta en *Enterolobium cyclocarpum* y *Talisia olivaeformis*.

A pesar de que las asociaciones entre hembras indican agregaciones pasivas que no son más altas de lo que se esperaría al azar (Ramos-Fernández, 2001; Ramos-Fernández *et al.* 2009), la variación en los índices de asociación de las hembras, que no fue explicada por la disponibilidad de fruta, puede estar determinada por la edad y estatus (residentes vs inmigrantes) de las hembras, así como por la historia de sus asociaciones previas con parientes y no parientes.

La hipótesis señala que en condiciones de abundante fruta los subgrupos son menos cohesivos. A nivel de subgrupo, los resultados concuerdan con la hipótesis planteada. Gran parte de la variación en la dispersión y distancia media de los subgrupos estuvo relacionada a la disponibilidad de fruta, principalmente con los componentes 2 y 4 que, en conjunto, explican el 29% de la variación en la abundancia y distribución temporal de fruta. Sin embargo, la distancia entre subgrupos no mostró asociaciones significativas con la disponibilidad de fruta.

El número de árboles con fruta parece ser una de las variables más importantes para determinar las distancias interindividuales (o cohesión espacio-temporal) de los subgrupos, ya que sus eigenvectores con el PC\_4 son altos y se repite en los modelos generados para explicar la variación de la dispersión y la distancia media. Algo parecido reportó Irwin (2007), quien observó que los grupos de sifakas diademados (*Propithecus diadema*) son más cohesivos en selva continua que en fragmentos de selva donde hay menos árboles. La disponibilidad de fruta por especie también es importante, sin embargo, la dirección de su efecto sobre la cohesión no es la misma para todas las especies.

Parte de nuestros resultados señalan que la dispersión del subgrupo se ve afectada por la composición y actividad de los individuos, mientras que la distancia media es influenciada por la composición y no por la actividad. Este resultado es similar al de Sugiura *et al.* (2010) quienes señalan que las distancias interindividuales de los macacos (*Macaca fuscata*) varían dependiendo de su actividad. Entonces, la composición y actividad de los subgrupos pueden ayudarnos a entender la variación no explicada por la disponibilidad de fruta. Otros factores que posiblemente podrían estar afectando las distancias interindividuales son la distribución espacial de fruta a nivel de parche y el tamaño de la copa del árbol. Esta idea surge de los resultados presentados en este trabajo y que indican que las especies que sirven de alimento no tienen el mismo efecto sobre la cohesión. La distancia entre subgrupos mostró diferencias significativas a través del tiempo pero no se asoció con las variables ecológicas,

por lo que quizás entre subgrupos no sea tan necesario compartir información sobre la ubicación de los parches con fruta. Entonces, la variación en la cohesión entre subgrupos puede deberse al tamaño y/o forma del ámbito hogareño, a la distribución espacial de las zonas de forrajeo en su territorio o tal vez se deba a factores sociales como el tamaño y/o composición de los subgrupos. Esto habría que analizarlo con más detalle.

Las distancias interindividuales (o cohesión espacio-temporal) cambian más rápido que el tamaño y la composición de un subgrupo. Esta fluidez podría llevarnos a pensar que la respuesta inmediata de los monos para evitar la competencia por el alimento es ajustar sus distancias interindividuales. Si esta estrategia no es suficiente, el subgrupo se fisiona en subgrupos más pequeños y modifica su composición. El tamaño y la composición pueden reflejar preferencias de asociación por el sexo y parentesco entre los individuos.

Los resultados de las correlaciones canónicas demuestran que existe una relación positiva entre los patrones de agrupación y las variables ecológicas. Esto apoya el hecho de que la teoría socio-ecológica trate de explicar los patrones de agrupación desde un enfoque ecológico. La variación explicada de la media y varianza de los patrones de agrupación fue del 74.5% y 77.0%, respectivamente, con los seis componentes principales que explican el 86% de la variación en la abundancia y distribución temporal de fruta.

En resumen, las correlaciones canónicas indican que los subgrupos son grandes, dispersos y con altos índices de asociación entre las hembras cuando aumenta el promedio, la varianza y el total de árboles con fruta (AF), así como el AF y el índice de abundancia de fruta (IAF) de *Guazuma ulmifolia* y *Ficus cotinifolia*, mientras que las demás variables (densidad, biomasa de fruta y AF e IAF de las demás especies) disminuyen. Al parecer, la importancia de las especies en los patrones de agrupación está más relacionado a sus índices de selectividad que a su abundancia en el hábitat. Tanto *Guazuma* spp. como *Ficus* spp. son seleccionadas para su consumo en una proporción mayor a su abundancia (Ramos-Fernández & Ayala-Orozco, 2003).

Hasta el momento ningún estudio había integrado datos de cohesión para caracterizar los patrones de agrupación de alguna especie animal. En este estudio se tomó en cuenta el nuevo marco conceptual desarrollado por Aureli *et al.* (2008) para caracterizar las sociedades con dinámica de fisión-fusión, en la que se hace énfasis en la cohesión entre los individuos de un grupo como una de las dimensiones para caracterizar dicha dinámica. La mayoría de los trabajos teóricos y de campo se han enfocado en discutir y reportar resultados sobre las variaciones del tamaño y composición de los grupos y/o subgrupos (con una fuerte tendencia hacia los índices de asociación) en función a la abundancia y distribución de alimento (Wrangham, 1980; Pulliam & Caraco, 1984; Symington, 1987; Isbell, 1991; Krebs & Inman, 1994; Chapman *et al.* 1995; Chapman & Chapman, 2000; Shimooka, 2003; Itoh & Nishida, 2007). Sólo han sido publicados algunos trabajos sobre cohesión en

diferentes contextos. Janson (1990) reportó la posición espacial que individuos de *Cebus apella* pueden tomar durante el forrajeo. Irwin (2007) comparó la cohesión de cuatro grupos de *Propithecus diadema* en fragmentos de selva y selva continua. Shimooka *et al.* (2010) comparó las distancias de vocalización durante los eventos de fisión-fusión de *Ateles geoffroyi* y *Macaca fuscata*. Sugiura *et al.* (2010) reportó las variaciones estacionales de las distancias interindividuales de *Macaca fuscata*.

Las variaciones en los patrones de agrupación fueron registradas durante 12 meses (agosto de 2009 a julio de 2010), en los que se obtuvieron 3900 barridos en 1300 horas de observación. Este período de estudio es menor al empleado por Chapman *et al.* (1995: 38 meses en seis años) para *Ateles geoffroyi* en Costa Rica, similar al de Symington (1988: 12 meses continuos) para *Ateles paniscus* en Perú, y mayor al de Shimooka (2003: 8 meses en dos años) para *Ateles belzebuth* en Colombia. Sin embargo, el número de subgrupos considerados en nuestro análisis es mayor al de Chapman *et al.* (1995) y Shimooka (2003), mientras que las horas de observación es similar al de Symington (1988). El esfuerzo de observación de Chapman *et al.* (1995) fue de 596 hrs, Shimooka (2003) trabajo durante 672 hrs, y Symington (1988) realizó 1360 horas de observación focal (ver Altmann, 1974; Martin & Bateson, 1993).

Los registros durante un año se realizaron con la finalidad de capturar los efectos de la variación anual de la disponibilidad de fruta sobre los patrones de agrupación del mono araña. Para darnos una idea de cómo puede variar la disponibilidad de fruta en una selva tropical, ya sea en escalas anuales o inter-anuales, el lector puede remitirse a revisar el trabajo de Chapman *et al.* (2005). El hecho de que este estudio se haya enfocado exclusivamente sobre la fruta se justifica por los trabajos que reportan que el 70 u 80% de la dieta anual del mono araña consiste de fruta madura (Chapman, 1988; Sorensen & Fedigan, 2000; Russo *et al.* 2005; Wallace, 2005; Di Fiore *et al.* 2008). Aquí, se determinó la disponibilidad de fruta de 12 especies arbóreas que abarcaron más del 80% de la dieta mensual del grupo MX (Pinacho-Guendulain & Ramos-Fernández, 2009); este nivel de frugivoría es similar al hallado en este estudio luego de analizar los registros individuales de alimentación de cada período de observación (media=88.9%, SD±10.1%). Sin embargo, en otros estudios se ha tomado un número mucho mayor de especies. Symington (1988) monitoreó los árboles con DBH  $\geq$  8 cm y 10 m de altura, Chapman *et al.* (1995) hizo lo mismo con todos las árboles de las especies consumidas por el mono araña y que tuvieran un DBH  $\geq$  5 cm, Shimooka (2003) utilizó 108 especies de plantas. Monitorear la disponibilidad de alimento en muchas especies implica un gran esfuerzo de trabajo pero, sobre todo, se le da demasiada importancia a especies abundantes que no siempre son las que los monos prefieren consumir. Algunas especies pueden ser usadas como alimento en la misma proporción con la que son halladas, mientras que otras son seleccionadas en una proporción mayor a la que pueden ser encontradas en el ambiente (Chapman, 1988; Ramos-Fernández & Ayala-Orozco, 2003).

En este trabajo se emplearon varias maneras para cuantificar la disponibilidad de alimento, por lo que es más probable encontrar asociaciones significativas con los patrones de agrupación. La abundancia y distribución temporal de fruta total y por especie fue medida como número de árboles con fruta, biomasa de fruta, densidad e índice de abundancia de fruta. Por el contrario, Symington (1988) estimó la producción de fruta con el área basal ( $\text{cm}^2/\text{ha}$ ). Chapman *et al.* (1995) evaluó la abundancia y distribución espacial de parches con fruta mediante la densidad ponderada por el DBH y con el coeficiente de dispersión, respectivamente. Shimooka (2003) reportó la producción de fruta en las mismas unidades con las que aquí se reporta la biomasa de fruta ( $\text{kg}/\text{ha}$ ). El IAF tiene ciertas similitudes con el índice de Chapman *et al.* (1995) pero, sin duda, la construcción de cada índice se hace de acuerdo a la información ecológica disponible en cada estudio. Uno de los factores que Chapman *et al.* (1995) encontró que eran significativos para el tamaño de los subgrupos fue la dispersión espacial de los parches de alimento, aún cuando lo determinó con el coeficiente de variación que sólo indica si el recurso está agrupado o disperso en el ambiente y no muestra toda la variación en la distribución espacial de los parches. Uno de los factores que no se pudo cuantificar en este trabajo fue precisamente la distribución espacial de los parches con fruta.

## 9. CONCLUSIONES

Los patrones de agrupación del mono araña (*Ateles geoffroyi*) son muy flexibles, ya que el tamaño, composición y cohesión de los subgrupos mostraron una alta variación a lo largo del estudio. A su vez, esta variación está relacionada con algunas variables que describen la abundancia y distribución temporal de fruta. Las regresiones múltiples indican que la densidad y la biomasa de fruta promedio son las variables ecológicas más importantes para explicar las variaciones en el tamaño de los subgrupos y en los índices de asociación de las hembras, mientras que el número de árboles con fruta está relacionado significativamente con la dispersión y la distancia media de los subgrupos. Por otro lado, la correlación canónica sugiere que el número de árboles con fruta es la variable más importante en los patrones de agrupación. Ambos análisis, demuestran que el índice de abundancia de fruta, estimado como el producto del número de árboles con fruta por la densidad y el DAP de los árboles, parece ser importante sólo a nivel de especie.

La variación en los patrones de agrupación que no pudo ser explicada por las variables ecológicas consideradas en este estudio, puede deberse a otras formas de cuantificar la disponibilidad de alimento así como a factores sociales. Es necesario considerar la distribución espacial de la fruta a nivel de parche y a nivel de hábitat, además del tamaño de la fruta y de la copa de los árboles. Algunos factores sociales que también podrían ayudarnos a dilucidar la variación restante son el parentesco, el sexo y el estatus de los individuos, el tamaño y forma del ámbito hogareño, y la actividad de los subgrupos.

## 10. LITERATURA CITADA

- Alexander, R. D. 1974. The evolution of social behaviour. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5: 325-383
- Altmann, J. 1974. Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour*, 49:227-265
- Archie, E. A., C. J. Moss & S. C. Alberts. 2006. The ties that bind: genetic relatedness predicts the fission and fusion of social groups in wild African elephants. *Proc. R. Soc. B*, 273: 513-522. DOI: 10.1098/rspb.2005.3361
- Asensio, N., A. H. Korstjens, C. Schaffner & F. Aureli. 2008. Intragroup aggression, fission-fusion dynamics and feeding competition in spider monkeys. *Behaviour*, 145: 983-1001
- Asensio, N., A. H. Korstjens & F. Aureli. 2009. Fissioning minimizes ranging costs in spider monkeys: a multiple level approach. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 63:649-659. DOI: 10.1007/s00265-008-0699-9
- Aureli, F. & C. M. Schaffner. 2007. Aggression and conflict management at fusion in spider monkeys. *Biol. Lett.* DOI: 10.1098/rsbl.2007.0041
- Aureli, F. & C. M. Schaffner. 2008. Social interactions, social relationships and social system of spider monkeys. In: Campbell, C. J. (ed). *Spider Monkeys: Behavior, Ecology and Evolution of the Genus Ateles*. Cambridge University Press, pp. 236-265
- Aureli, F., C. M. Schaffner, C. Boesch, S. K. Bearder, J. Call, C. A. Chapman, R. Connor, A. Di Fiore, R. I. Dunbar, S. P. Henzi, K. Holekamp, A. H. Korstjens, R. Layton, P. Lee, J. Lehmann, J. H. Manson, G. Ramos-Fernández, K. B. Strier & C. P. van Schaik. 2008. Fission-Fusion Dynamics: New research frameworks. *Current Anthropology*, 49(4). DOI: 10.1086/586708
- Barrett, L., P. Henzi & D. Rendall. 2007. Social brains, simple minds: does social complexity really require cognitive complexity? *Phil. Trans. R. Soc. B.*, 362: 561-575. DOI: 10.1089/rstb.2006.1995
- Begon, M., C. R. Townsend & J. L. Harper. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. 4ta ed. Blackwell Publishing.
- Boinski, S. & C. A. Chapman. 1995. Predation on primates: where are we and what's next? *Evolutionary Anthropology*, 4: 1-3
- Bonilla-Moheno, M. 2008. Forest recovery and management options in the Yucatan Peninsula, Mexico. Tesis doctoral. University of California, Santa Cruz.
- Borgognone, M. G., J. Bussi & G. Hough. 2001. Principal components analysis in sensory analysis: covariance or correlation matrix? *Food Quality and Preference*, 12: 323-326



- Bowler, M. & R. Bodmer. 2009. Social behaviour in fission-fusion groups of Red Uakari Monkeys (*Cacajao calvus ucayalii*). *American Journal of Primatology*, 71: 1-12
- Chapman, C. A. 1988. Patterns of foraging and range use by three species of Neotropical Primates. *Primates*, 29 (2): 177-194
- Chapman, C. A. 1989. Spider monkey sleeping sites: use and availability. *American Journal of Primatology*, 18:53-60
- Chapman, C. A. 1990a. Association patterns of spider monkeys: the influence of ecology and sex on social organization. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 26:409-414
- Chapman, C. A. 1990b. Ecological constraints on group size in three species of Neotropical Primates. *Folia Primatológica*, 55: 1-9
- Chapman, C. A. & C. A. Peres. 2001. Primate conservation in the new millennium: The role of scientists. *Evolutionary Anthropology*, 10: 16-33
- Chapman, C. A. & L. J. Chapman. 2000. Determinants of group size in primates: the importance of travel costs. In: Boinski, S. y P. Garber (eds). *On the move: how and why animals travel in groups*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 24–42
- Chapman, C. A., L. J. Chapman, A. E. Zanne, J. R. Poulsen & C. J. Clark. 2005. A 12-year phonological record of fruiting: implications for frugivore populations and indicators of climate change. In: Dew, J. L. & J. P. Boubli (eds). *Tropical Fruits and Frugivores: The Search for Strong Interactions*. 75-92. Springer.
- Chapman, C. A., L. J. Chapman, R. Wrangham, K. Hunt, D. Gebo & L. Gardner. 1992. Estimators of fruit abundance of tropical trees. *Biotropica*, 24(4): 527-531
- Chapman, C. A., R. W. Wrangham & L. J. Chapman. 1995. Ecological constraints on group size: an analysis of spider monkey and chimpanzee subgroups. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36: 59-70
- Cheney, D. L. & R. W. Wrangham. 1987. Predation. In: Smuts, B. B., D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham & T. T. Struhsaker (eds). *Primate Societies*. Chicago: University of Chicago Press. pp. 227-239
- CONANP. 2006. Programa de Conservación y Manejo: Área de Protección de Flora y Fauna *Otoch Ma'ax Yetel Kooh*. 1ª ed. México. 140 p.
- Crook, J. H. and J. S. Gartlan. 1966. Evolution of primate societies. *Nature*, 210: 1200-1203
- Deneubourg, J. L. & S. Goss. 1989. Collective patterns and decision-making. *Ethology, Ecology & Evolution*, 1:295-311
- Di Fiore, A. & C. J. Campbell. 2007. The Atelines: variation in ecology, behavior and social organization. In: Campbell, C. J., A. Fuentes, K. C. MacKinnon, M. Panger & S. K. Beader (eds). *Primates in Perspective*. New York: Oxford University Press. pp. 155-185

- Di Fiore, A., A. Link & J. Lawrence-Dew. 2008. Diets of wild spider monkeys. *In*: Campbell, C. J. (ed). Spider Monkeys: Behavior, Ecology and Evolution of the Genus *Ateles*. Cambridge University Press. pp. 81-137
- Eisenberg, J. F. & R. E. Kuehn. 1966. The behavior of *Ateles geoffroyi* and related species. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 151:1-63
- Estrada, A. & R. Coates-Estrada. 1985. A preliminary study of resource overlap between howling monkeys (*Alouatta palliata*) and other arboreal mammals in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, México. *American Journal of Primatology*, 9: 27-37
- García-Frapolli, E., B. Ayala-Orozco, M. Bonilla-Moheno, C. Espadas-Manrique & G. Ramos-Fernández. 2007. Biodiversity conservation, traditional agriculture and ecotourism: Land cover/land use change projections for a natural protected area in the northeastern Yucatan Peninsula, Mexico. *Landscape and Urban Planning*, 83:137-153. DOI: 10.1016/j.landurbplan.200703.007
- Gibson, K. N., L. G. Vick, A. C. Palma, F. M. Carrasco, D. Taub & G. Ramos-Fernández. 2008. Intra-community infanticide and forced copulation in spider monkeys: a multi-site comparison between Cocha Cashu, Peru, and Punta Laguna, Mexico. *American Journal of Primatology*, 70: 485-489. DOI: 10.1002/ajp.20511
- Hamilton, W. J. 1982. Baboon sleeping site preferences and relationships to primate grouping patterns. *American Journal of Primatology*, 3: 41-53
- Hill, R. A. & P. C. Lee. 1998. Predation risk as an influence on group size in cercopithecoid primates: implications for social structure. *J. Zool. Lond.*, 245: 447-456
- Hintze, J. 2008. Number Cruncher Statistical System: NCSS, LLC. Kaysville, Utah. [www.ncss.com](http://www.ncss.com)
- Holekamp, K. E., S. T. Sakai & B. L. Lundrigan. 2007. Social intelligence in the spotted hyena (*Crocuta crocuta*). *Phil. Trans. R. Soc. B*, 362: 523-538. DOI: 10.1098/rstb.2006.1993
- Irwin, M. T. 2007. Living in forest fragments reduces group cohesion in Diademed Sifakas (*Propithecus diadema*) in Eastern Madagascar by reducing food patch size. *American Journal of Primatology*, 69:434-447.
- Isbell, L. A. & T. P. Young. 2002. Ecological models of female social relationships in primates: similarities, disparities, and some directions for future clarity. *Behaviour*, 139: 177-202
- Isbell, L. A. 1991. Contest and scramble competition: patterns of female aggression and ranging behavior among primates. *Behavioral Ecology*, 2: 143-155
- IUCN. 2009. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2009.2. <http://www.iucnredlist.org>: accessed December 14, 2009.
- Janson, C. H. 1990. Ecological consequences of individual spatial choice in foraging groups of brown capuchin monkeys, *Cebus paella*. *Anim. Behav.*, 40: 922-934

- Janson, C. H. 2000. Primate socio-ecology: the end of a golden age. *Evolutionary Anthropology*, 9: 73-86
- Janson, C. H. & C. P. van Schaik. 1988. Recognizing the many faces of primate food competition: methods. *Behaviour*, 105: 165-186
- Janson H., C. & M. L. Goldsmith. 1995. Predicting group size in primates: foraging costs and predation risks. *Behavioral Ecology*, 6(3): 326-336
- Janson, C. H. & M. S. Di Bitetti. 1997. Experimental analysis of food detection in capuchin monkeys: effects of distance, travel speed, and resource size. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 41: 17-24
- Kappeler, P. M. & C. P. van Schaik. 2002. Evolution of primate social systems. *International Journal of Primatology*, 23(4): 707-740
- Karczmarski, L., B. Würsig, G. Gailey, K. W. Larson & C. Vanderlip. 2005. Spinner dolphins in a remote Hawaiian atoll: social grouping and population structure. *Behavioral Ecology*, 16: 675-685. DOI: 10.1093/beheco/ari028
- Kerth, G., C. Ebert & C. Schmidtke. 2006. Group decision making in fission-fusion societies: evidence from two-field experiments in Bechstein's bats. *Proc. R. Soc. B*, 273: 2785-2790
- Koenig, A. 2002. Competition for resources and its behavioral consequences among female primates. *International Journal of Primatology*, 23(4): 759-783
- Krebs, J. & A. Inman. 1994. Learning and foraging: individuals, groups and populations. In: Rea, L. (ed). *Behavioral Mechanisms in Evolutionary Ecology*. Chicago: *University of Chicago Press*.
- Lehmann J. & C. Boesch. 2004. To fission or to fusion: effects of community size on wild chimpancé (*Pan troglodytes verus*) social organization. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56:207-216. DOI: 10.1007/s00265-004-0781-x
- Majolo, B., A. de Bortoli & G. Schino. 2008. Costs and benefits of group living in primates: group size effects on behaviour and demography. *Animal Behaviour*, 76: 1235-1247. DOI: 10.1016/j.anbehav.2008.06.008
- Manly, B. F. J. 2005. *Multivariate Statistical Methods: A primer*. Third Edition. *Chapman & Hall/CRC*. p. 214
- Martin, P. & P. B. Bateson. 1993. *Measuring Behaviour: An introductory guide*. *Cambridge University Press*.
- Matsuda, I. & K. Izawa. 2007. Predation of wild spider monkeys at La Macarena, Colombia. *Primates*, 1-4. DOI: 10.1007/s10329-007-0042-5
- Meyers, L. S., G. Gamst & A. J. Guarino. 2006. *Applied Multivariate Research: designs and interpretation*. *Sage Publications Inc*. ISBN 1-4129-0412-9. p. 722

Norma Oficial Mexicana NOM-059-2001

PASW Statistics 18 Versión 18.0.0 (30-jul-2009). Copyright 1993-2007 Polar Engineering and Consulting, <http://www.spss.com/>

Pinacho-Guendulain, B. 2007. Uso de hábitat del mono araña (*Ateles geoffroyi*) en Punta Laguna, Yucatán, México. Memoria de Residencia. Instituto Tecnológico del Valle de Oaxaca.

Pinacho-Guendulain, B. & G. Ramos-Fernández. Composición de la dieta de *Ateles geoffroyi* en Punta Laguna, Yucatán, México. Ponencia presentada en el *IV Congreso Mexicano de Primatología* realizado en Villahermosa, Tabasco, del 24 al 26 de junio de 2009.

Pulliam, H. R. & T. Caraco. 1984. Living in groups: is there an optimal group size? In: Krebs, J. R. & N. B. Davies (eds). *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Oxford, Blackwell Publications. pp. 122-147

Pyke, G. H., H. R. Pulliam & E. L. Charnov. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and test. *The Quarterly Review of Biology*, 52: 137-154

Ramakrishnan, U. & R. G. Coss. 2001. Strategies used by bonnet macaques (*Macaca radiata*) to reduce predation risk while sleeping. *Primates*, 42: 193-206

Ramos-Fernández, G. 2001. Patterns of association, feeding competition and vocal communication in spider monkeys, *Ateles geoffroyi*. Ph.D. dissertation, University of Pennsylvania. <http://repository.upenn.edu/dissertations/AAI3003685>

Ramos-Fernández, G. 2005. Vocal communication in a fission-fusion society: do spider monkeys stay in touch with close associates. *International Journal of Primatology*, 26(5): 1077-1092. DOI: 10.1007/s10764-005-6459-z

Ramos-Fernández, G. 2008. Communication in spider monkeys: the function and mechanisms underlying the use of the whinny. In: Campbell, C. J. (ed). *Spider Monkeys: Behavior, Ecology and Evolution of the Genus Ateles*. Cambridge University Press. pp. 220-235

Ramos-Fernández, G., & B. Ayala-Orozco. 2003. Population size and habitat use of spider monkeys at Punta Laguna, México. In: March, L. K. (ed). *Primates in fragments: ecology and conservation*. Kluwer Academic/Plenum, New York. pp. 191-209

Ramos-Fernández, G., B. Ayala-Orozco, M. Bonilla-Moheno & E. García-Frapolli. 2005. Conservación comunitaria en Punta Laguna: fortalecimiento de instituciones locales para el desarrollo sostenible. *Memorias 1er. Congreso Internacional de Casos Exitosos de Desarrollo Sostenible del Trópico*. Universidad Veracruzana. Centro de Investigaciones Tropicales. Boca del Río, Veracruz. ISBN: 968-834-706-X

- Ramos-Fernández, G., D. Boyer, F. Aureli & L. G. Vick. 2009. Association networks in spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, p. 15. DOI: 10.1007/s00265-009-0719-4
- Ramos-Fernández, G., D. Boyer & V. P. Gómez. 2006. A complex social structure with fission-fusion properties can emerge from a simple foraging model. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60: 536-549. DOI: 10.1007/s00265-006-0197-x
- Ramos-Fernández, G., J. L. Mateos, O. Miramontes, H. Larralde, G. Cocho & B. Ayala-Orozco. 2004. Lévy walk patterns in the foraging movements of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 55: 223-230. DOI: 10.1007/s00265-003-0700-6
- Ramos-Fernández, G., L. G. Vick, F. Aureli, C. Schaffner & D. M. Taub. 2003. Behavioral ecology and conservations status of spider monkeys in the *Otoch Ma'ax Yetel Kooch* protected area. In: Rylands, A. y E., Rodríguez-Luna (eds). *Neotropical Primates*, 11(3): 155-158
- Russo E., S., C. J. Campbell, J. L. Dew, P. R. Stevenson & S. A. Suarez. 2005. A multi-forest comparison of dietary preferences and seed dispersal by *Ateles* spp. *International Journal of Primatology*, 26(5):1017-1037. DOI: 10.1007/s10764-005-6456-2
- Sakura, O. 1994. Factor affecting party size and composition of Chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) at Bossou, Guinea. *International Journal of Primatology*, 15: 167-183
- Sarmiento-Carral, J. N. 2009. Influencia de los factores sociales y ecológicos en el uso del espacio del mono araña (*Ateles geoffroyi*) en Punta Laguna, Yucatán. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional.
- Shimooka, Y. 2003. Seasonal variation in association patterns of wild spider monkeys (*Ateles belzebuth belzebuth*) at La Macarena, Colombia. *Primates*, 44: 83-90. DOI: 10.1007/s10329-002-0028-2
- Shimooka, Y., H. Sugiura, A. Link & A. Di Fiore. Vocal emission at fission-fusion events of spider monkeys in comparison with Japanese Macaques. *International Primatological Society XXIII Congress Kyoto* del 12 al 18 de septiembre de 2010.
- Shimooka, Y., C. J. Campbell, A. Di Fiore, A. M. Felton, K. Izawa, A. Link, A. Nishimura, G. Ramos-Fernández & R. B. Wallace. 2008. Demography and group composition of *Ateles*. In: Campbell, C. J. (ed). *Spider Monkeys: Behavior, Ecology and Evolution of the Genus Ateles*. *Cambridge University Press*. pp. 288-328
- Silk, J. B. 2002. Females, food, family, and friendship. *Evolutionary Anthropology*, 11: 85-87 DOI: 10.1002/evan.10011

- Slater, K. Y., C. M. Schaffner & F. Aureli. 2009. Sex differences in the social behavior of wild spider monkeys (*Ateles geoffroyi yucatanensis*). *American Journal of Primatology*, 71: 21-29. DOI: 10.1002/ajp.20618
- Snaith, T. V. & C. A. Chapman. 2008. Red colobus monkeys display alternative behavioral responses to the costs of scramble competition. *Behavioral Ecology*: 1-8. DOI: 10.1093/beheco/arn076
- Sorensen, T. C. & L. M. Fedigan. 2000. Distribution of three monkey species along a gradient of regenerating tropical dry forest. *Biological Conservation*, 92: 227-240
- StatSoft, Inc. 2000. STATISTICA for Windows (computer program manual), <http://www.statsoft.com>
- Strier, K. B. 2007. Primate Behavioral Ecology. 3ra ed. *Ed. Pearson*. p. 452
- Struhsaker, T. T. 1969. Correlates of ecology and social organization among African cercopithecines. *Folia primat.* 11: 80-118
- Sterck, E., D. P. Watts & C. P. van Schaik. 1997. The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41:291-309
- Sugiura, H., Y. Shimooka & Y. Tsuji. Variation in interindividual spacing and behavioral correlates in a group of Japanese Macaques. *International Primatological Society XXIII Congress Kyoto* del 12 al 18 de septiembre de 2010.
- Symington, M. M. 1987. Ecological and social correlates of party size in the black spider monkeys, *Ateles paniscus chamek*. PhD thesis, Princeton University, Princeton, N.J.
- Symington, M. M. 1988. Food competition and foraging party size in the black spider monkey (*Ateles paniscus chamek*). *Behaviour*, 105: 117-134
- Symington, M. M. 1990. Fission-fusion social organization in *Ateles* and *Pan*. *International Journal of Primatology*, 11(1):47-61
- Szykman, M., A. L. Engh, R. C. van Horn, S. M. Funk, K. T. Scribner & K. E. Holekamp. 2001. Association patterns among male and female spotted hyenas (*Crocuta crocuta*) reflect male mate choice. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 50: 231-238. DOI: 10.1007/s002650100356
- Terborgh, J. & C. H. Janson. 1986. The socioecology of primate groups. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 17: 111-135
- Treves, A. 1999. Has predation shaped the social systems of arboreal primates? *International Journal of Primatology*, 20: 35-67
- Trivers RK (1972) Parental investment and sexual selection. In: Campbell B (ed) Sexual selection and the descent of man. Aldine, Chicago: *University of Chicago Press*, pp 139–179

- Van Hooff, J. A. R. A. M. & C. P. van Schaik. 1992. Cooperation in competition: the ecology of primate bonds. In: Harcourt, A. H. & F. B. M. de Waal (eds). *Coalitions and alliances in humans and other animals*. Oxford University Press, Oxford. pp. 357-389
- Van Schaik, C. P. 1983. Why are diurnal primates living in groups? *Behaviour*, 87:120-144
- Van Schaik, C. P. 1989. The ecology of social relationships amongst primate females. In: Standen, V. & R. A. Foley (eds). *Comparative socioecology: the behavioural ecology of humans and other mammals*. Blackwell Scientific, Oxford. pp. 195-218
- Velazco, A., S. Chan, E. Ceccon, O. Miramontes, B. Denis, G. Ramos-Fernández. En preparación. Análisis de la abundancia relativa de especies arbóreas en diferentes estados sucesionales en Punta Laguna, Yucatán.
- Vick, L. G. 2008. Immaturity in spider monkeys: a risky business. In: Campbell, C. J. (ed). *Spider Monkeys: Behavior, Ecology and Evolution of the Genus Ateles*. Cambridge University Press. pp. 288-328
- Wallace, R. B. 2005. Seasonal variations in diet and foraging behavior of *Ateles chamek* in a southern Amazonian tropical forest. *International Journal of Primatology*, 26 (5): 1053-1075. DOI: 10.1007/s10764-005-6458-4
- Wallace, R. B. 2008. Factors influencing spider monkey habitat use and ranging patterns. In: Campbell, C. J. (ed). *Spider Monkeys: Behavior, Ecology and Evolution of the Genus Ateles*. Cambridge University Press. pp. 138-154
- Whitehead, H. & S. Dufault. 1999. Techniques for analyzing vertebrate social structure using identified individuals: review and recommendations. *Advances in the study of behavior*, 28: 33-74
- Wittemyer, G., I. Douglas-Hamilton & W. M. Getz. 2005. The socioecology of elephants: analysis of the processes creating multitiered social structures. *Animal Behaviour*, 69: 1357-1371. DOI: 10.1016/j.anbehav.2004.08.018
- Wittig, R. M. & C. Boesch. 2003. Food competition and linear dominance hierarchy among female chimpanzees of the Tai National Park. *International Journal of Primatology*, 24(4): 847-867
- Wrangham, R. W. 1980. An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour*, 75:262-299
- Wrangham, R. W. 1987. Evolution of social structure. In: Smuts, B. B., D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham & T. T. Struhsaker (eds). *Primate Societies*. Chicago: University of Chicago Press. pp. 282-296