

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

DOCTORADO EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE
RECURSOS NATURALES.

Línea patrones y procesos de la biodiversidad del Neotrópico

TRANSMISIÓN DE INFORMACIÓN Y DECISIONES COLECTIVAS DE UN
GRUPO DE MONOS ARAÑA DE MANOS NEGRAS (*Ateles geoffroyi*) EN
PUNTA LAGUNA, YUCATÁN”

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

TANIA MARGARITA PALACIOS ROMO

DIRECTOR DE TESIS:

DR. GABRIEL RAMOS FERNÁNDEZ



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez siendo las 12:00 horas del día 6 del mes de diciembre del 2018 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de la Tesis, designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CIIDIR - OAXACA para examinar la tesis titulada:
Transmisión de información y decisiones colectivas de un grupo de monos araña de manos negras (*Ateles geoffroyi*) en Punta Laguna Yucatán

Presentada por el alumno:

Palacios Romo
Apellido paterno Apellido materno
Nombre(s) Tania Margarita

Con registro:

B	1	4	0	0	0	9
---	---	---	---	---	---	---

aspirante de:

Doctorado en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales

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

LA COMISIÓN REVISORA

Director(a) de tesis

Dr. Gabriel Ramos Fernández

Dra. Luicita Lagunez Rivera

Dr. Francisco Castellanos León

Dr. Denis Boyer

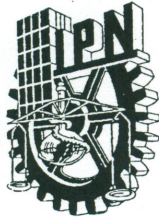
Dr. José Roberto Sosa López

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

Dr. Salvador Isidro Belmonte Jiménez



CENTRO INTERDISCIPLINARIO
DE INVESTIGACIÓN 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 el día 14 del mes de diciembre el año 2018, el (la) que suscribe **Tania Margarita Palacios Romo** alumno(a) del Programa de Doctorado en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales con número de registro B140009, adscrito a 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 del Dr. Gabriel Ramos Fernández y cede los derechos del trabajo intitulado **Transmisión de información y decisiones colectivas 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 tania.palacios.r@gmail.com. Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

Tania Margarita Palacios Romo

Nombre y firma



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

RESUMEN

A diferencia de los animales que viven en grupos cohesivos, aquellos que viven en grupos con una alta dinámica de fusión-fisión, pueden separarse temporalmente de otros miembros del grupo. Si bien los mecanismos que subyacen a las decisiones colectivas en este tipo de agrupaciones no se comprenden en su totalidad, es posible que su flexibilidad se produzca por una divergencia de intereses entre los individuos. El objetivo de esta tesis fue evaluar las decisiones colectivas de forrajeo tomadas por un grupo de monos araña (*Ateles geoffroyi*) en un bosque tropical en la península de Yucatán, México. Se evaluó la influencia de la centralidad de cada individuo en la red social, los años viviendo en el grupo, la edad, el sexo y las relaciones sociales. Se estudiaron dos dinámicas colectivas: movimientos de forrajeo y arribos a nuevos parches de alimentos, en este último se identificaron individuos informados y desinformados. En ambas dinámicas, los monos araña exhibieron un liderazgo parcialmente compartido influido por la centralidad en la red social, la edad y el tiempo en el grupo. Estos atributos han sido asociados con el conocimiento ecológico. En las llegadas a nuevos parches de alimentos, los individuos con mayor probabilidad de tener información sobre los recursos alimenticios, es decir, los individuos centrales y los machos, mostraron una mayor probabilidad de ser seguidos, lo que sugiere una influencia de la información social en la tendencia a seguir a otros. Además, en esta investigación se muestra evidencia de que la información social acelera la llegada de individuos desinformados a estos parches. La dinámica de forrajeo colectivo en el grupo de estudio, parece surgir de las reglas locales que sigue cada individuo al momento de forrajear: cuando un individuo desinformado necesita información social para encontrar alimento, seguirá al individuo con mayor probabilidad de tener esta información, es decir, un individuo central o un macho; de lo contrario, cuando no sea posible o necesario utilizar información social, los individuos desinformados seguirán a un miembro del grupo con el que tengan una fuerte relación social. Estos resultados se comprobaron, a través de un modelo basado en agentes, en el cual, se simuló los eventos de llegada de un grupo de monos araña a un parche focal de alimentos, para evaluar el surgimiento del forrajeo colectivo basado en las reglas de comportamiento local. Se demostró que seguir las reglas locales para acceder a la información social y seguir a los individuos centrales les permite a los individuos encontrar una fuente de alimentos de manera más eficiente que una búsqueda aleatoria. Por lo tanto, seguir las reglas locales para tomar decisiones genera procesos colectivos que son eficientes para los individuos.

ABSTRACT

Unlike animals living in cohesive groups, those living in groups with high fission-fusion dynamics can separate temporarily from other group members. While mechanisms underlying collective decisions are not well understood, it is possible that these separations occur by a divergence of interests between individuals. The aim of this study was to evaluate the collective foraging decisions made by a group of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in a tropical forest in the Yucatan peninsula, Mexico. It was evaluated whether each individual's centrality in the social network, years living in the group, age, sex and social relationships affected the collective decisions. Two collective dynamics was study: foraging movements and arrivals to novel food patches, in the latter identifying knowledgeable and naive individuals. In both dynamics spider monkeys exhibit partially shared leadership influenced by individual attributes, particularly the centrality in the social network, age and time in the group. These attributes have been associated with ecological knowledge. In the arrivals to novel food patches, where those individuals most likely to have information about food resources, i.e. central individuals and males, had a greater likelihood to be followed, suggesting an influence of social information on the tendency to follow others. Also, in this investigation is shown evidence that social information accelerates the arrival of naive individuals to these patches. Collective foraging dynamics in the study group seems to arise from local rules that each individual follows when foraging: when a naive individual needs social information to forage, it will follow the individual that is more likely to have this information, i.e. a central individual or a male; otherwise, when it is not possible or necessary to use social information, naive individuals will follow a partner with which they have a strong social relationship. In the second part of this work, through a model based on agents, it was simulated arrival events of a group of spider monkeys to a focal food patch, to evaluate the emergence of the collective foraging based on local behaviour rules with the aim to access to social information. It was proved that follow local rules to get social information and to follow central individuals allow individuals to find a source of food more efficiently than a random search. Thus, following local rules for making decisions generate collective processes that are efficient for individuals.

AGRADECIMIENTOS

A mi tutor, Dr. Gabriel Ramos Fernández por su apoyo y dedicación en mi formación profesional. Gracias por todas tus enseñanzas, confianza e impulsarme a ir más allá de mis límites.

Por los valiosos comentarios que ayudaron al enriquecimiento de esta tesis, agradezco a mi Comité tutorial: Dr. Gabriel Ramos Fernández, Dr. Francisco Castellanos León, Dr. Denis Boyer, Dr. Marcelo Ulises García Guerrero y Dr. José Roberto Sosa López.

A los miembros de la comisión revisora de la tesis: Dr. Gabriel Ramos Fernández, Dr. Francisco Castellanos León, Dr. Denis Boyer, Dra. Luicita Lagunez Rivera y Dr. José Roberto Sosa López.

Eulogio Canul, Macedonio Canul, Augusto Canul, Juan Canul, Henry Dzul, Fay Morland, Carla Martínez Palacios y Thibaud Aronson por su invaluable y esencial apoyo durante la recolección de datos de campo.

Macedonio Canul, por tu amistad, apoyo y compartir tu sabiduría de los monos.

A la comunidad de Punta Laguna, Yucatán por permitirme realizar mi trabajo de campo.

Filippo Aureli, Colleen M. Schaffner, Francisco Castellanos León, José Roberto Sosa López, Sandra Smith Aguilar, Laura Busia y Amor Saldaña por sus ideas y sugerencias en la realización de esta tesis.

Amor Saldaña, Coral Eloisa Rangel Rivera, Sandra Smith Aguilar, Adriana Aguilar, Denise Spaam, Laura Busia, Margarita Briseño Jaramillo, por su amistad, así como por compartir los buenos momentos y los retos que enriquecieron la experiencia en campo y de esta etapa de mi vida.

Por el apoyo financiero al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología Beca No. 226031 y proyecto 157656. Y a National Geographic (Grant WW-R008-17).

DEDICATORIA

A Dios por darme la sabiduría y fortaleza para salir adelante en cada momento.

A mi familia, sin ustedes esto no hubiera sido posible. Gracias por su apoyo incansable e incondicional. Son mi alegría e inspiración.

Índice.

Capítulo 1: Introducción	1
Capítulo 2: Antecedentes	
2.1 La vida en grupo	5
2.2 Ecología y comportamiento del mono araña	8
2.3 Dinámica de fisión-fusión	9
2.4 Transmisión de información	12
2.5 Decisiones colectivas	15
2.6 Implicación del estudio de las decisiones colectivas animales en las sociedades humanas	21
Referencias	23
Capítulo 3: Uncovering the decisions rules underlying collective foraging in spider monkeys	29
Capítulo 4: Simple local rules behind the collective foraging decisions of spider monkeys	63
Capítulo 5: Discusiones generales	71
Anexos	
Anexo 1. Matriz de asociación preferencial entre diadas 2015-2016 (twice-weight association index; capítulo 2).	73
Anexo 2. Matriz de asociación preferencial entre diadas 2015-2017 (twice-weight association index; capítulo 2).	74
Anexo 3. Matriz asimétrica de índice de liderazgo 2015-2016 en los movimientos colectivos de forrajeo (leadership index , capítulo 2).	75
Anexo 4. Matriz asimétrica de índice de seguimiento a parches novedosos de alimento 2015-2017 (knowledge index, capítulo 2).	76

I. INTRODUCCIÓN

Los animales que viven en grupos requieren coordinar continuamente sus actividades a menudo en entornos inciertos. Las decisiones colectivas subyacen a la coordinación grupal y son el resultado de las elecciones hechas por cada individuo para maximizar su aptitud. El eje de los estudios sobre el comportamiento colectivo, es explicar cómo los miembros de un grupo toman decisiones en conjunto para lograr la coordinación de sus actividades, considerando que estas pueden estar determinadas por las necesidades de cada individuo (Conradt y Roper 2003, 2005; Conradt y List 2009; Kerth 2010a; Sumpter 2010; Fischer y Zinner 2011). Comprender los principios fundamentales del comportamiento colectivo, requiere determinar cuales son los mecanismos mediante los cuales se toman las decisiones colectivas, quién toma las decisiones en un grupo, y qué factores intervienen en dicho proceso (Conradt y Roper 2003, 2005; Conradt y List 2009; Kerth 2010a; Sumpter 2010; Fischer y Zinner 2011).

Los mecanismos de toma de decisiones colectivas se han clasificado en dos grandes categorías, de acuerdo a la forma en que se transmite la información entre los miembros de un grupo: decisiones locales y decisiones globales. En el primer mecanismo los individuos no tienen una visión completa de su entorno, por lo que sus decisiones están basadas en la información que obtienen de las interacciones con aquellos individuos espacialmente cercanos a ellos. Debido a que las decisiones colectivas emergen de las interacciones locales, no es necesaria la presencia de un líder que coordine el comportamiento del grupo, por lo que este mecanismo también es conocido como: auto-organización (Couzin et al. 2002). Se ha planteado que la coordinación de las agrupaciones de gran tamaño es el resultado de decisiones a nivel local. Se ha comprobado, por ejemplo, que la auto-organización es el mecanismo subyacente del forrajeo colectivo de ciertas especies de hormigas recolectoras (Mallon et al. 2001; Greene y Gordon 2007), así como del movimiento sincronizado de grupos de peces, aves y mamíferos (Couzin et al. 2005). En cambio, en los mecanismos globales, debido a que los miembros de un grupo pueden observar directamente al resto de los individuos (por ejemplo, en agrupaciones de menor tamaño), la información puede ser transmitida a todo el grupo, y se espera que exista algún tipo de liderazgo. Dicho liderazgo puede estar influido por las atributos del líder, y puede estar concentrado en un individuo como en los gorilas de montaña (*Gorilla beringei beringei*; Watts, 2000), o en varios individuos, por

ejemplo, los papiones negros (*Papio ursinus*; Stueckle y Zinner 2008), o puede estar distribuido entre todos los individuos, como en los macacos de Togian (*Macaca tonkeana*; Sueur y Petit 2008).

El supuesto de ambos mecanismos, es que todos los miembros de un grupo tenderán a ejecutar las decisiones colectivas para mantener la cohesión grupal y obtener los beneficios que de ella derivan. Por lo que, en el caso de un conflicto de intereses entre la decisión colectiva y las necesidades a nivel individual, se espera que los miembros de un grupo comprometan sus requerimientos particulares en relación a su edad, sexo, requerimientos nutricionales, estado reproductivo, así como su conocimiento sobre el medio (Conradt y Roper 2005; Kerth et al. 2006; Conradt y List 2009; Kerth 2010b; Fichtel et al. 2011; Fischer y Zinner 2011). Debido a que la cohesión grupal varía entre las especies animales, este supuesto puede no ser una condicionante en diversos casos de toma de decisiones.

El término "dinámica de fisión-fusión" (en adelante DFF) describe el grado de flexibilidad en los patrones de asociación en grupos de animales. Estos patrones de agrupación van desde altamente cohesivos o grupos con baja DFF, hasta grupos con una alta DFF. Estos últimos, están caracterizados por una división regular del grupo en subgrupos temporales de composición, tamaño y distancia interindividual variable (Kummer 1971; Chapman 1990; Aureli et al. 2008). Las agrupaciones con una alta DFF se consideran raras entre los mamíferos, pero son típicas de algunos primates como los chimpancés (*Pan sp.*) y los monos araña (*Ateles geoffroyi*), así como de otras especies de mamíferos como los elefantes, delfines, hienas, varias especies de murciélagos e incluso los humanos. A pesar de los costos asociados con la disminución en el tamaño de las agregaciones temporales, la flexibilidad derivada de la alta DFF, podría permitir a los miembros de un grupo separarse temporalmente ante una divergencia de intereses entre la decisión colectiva y las necesidades a nivel individual (Chapman 1990; Kerth et al. 2006; Aureli et al. 2008; Conradt y List 2009; Kerth 2010b).

No queda claro cuáles son los mecanismos que subyacen las decisiones colectivas en las especies con una alta DFF. El conocimiento diferencial sobre el medio entre los miembros de un grupo como resultado de la flexibilidad asociada a la alta DFF, podría ser un factor determinante en la toma de decisiones colectivas, en particular en aquellas especies que se distribuyen en hábitats heterogéneos y que dependen de recursos cuya disponibilidad es impredecible. Si los individuos desinformados sobre la condición actual del medio,

estuvieran optando por usar la información que poseen otros miembros del grupo (información social) para tomar sus decisiones, se esperaría que al momento de forrajear o buscar un recurso de interés, los individuos informados fueran seguidos con mayor frecuencia, es decir que emergieran como líderes en las dinámicas colectivas. Definiendo como líder a aquel o aquellos individuos que por sus características promueven que otros miembros del grupo los sigan o ejecuten las acciones que ha elegido (Fischer y Zinner 2011; King y Sueur 2011b; Pyritz et al. 2011).

El liderazgo concentrado en determinados miembros del grupo, o liderazgo parcialmente compartido, ha sido observado en algunas especies con una alta DFF. Aquellos individuos que poseen información sobre la condición actual del medio (*Myotis bechsteinii*, Kerth et al. 2006; *Bison bison*, Merkle et al. 2015) o que por sus características tales como la edad, tiempo viviendo en el grupo o centralidad en la red social (*Tursiops truncatus*, Lewis et al. 2013; *Orcinus orca*, Brent et al. 2015; *Crocota crocuta*, Smith et al. 2015; *Pan paniscus*, Tokuyama y Furuichi 2017), son mayormente seguidos por el resto del grupo. Dichas características han sido asociadas a una mayor probabilidad de poseer información sobre el medio. En particular, la centralidad en la red social, que consiste en el grado de conectividad de los individuos con otros miembros del grupo, puede permitir que algunos individuos actúen como fuentes de información como resultado de su posición más conectada (y por lo tanto mejor informada) en la red social (Krause et al. 2007; King y Sueur 2011; Sueur et al. 2011a). El liderazgo parcialmente compartido observado en las especies con alta DFF, podría emerger a partir de reglas locales simples en donde se utilizan dichos atributos como indicadores de conocimiento ecológico. Por ejemplo, en las hienas manchadas (*C. crocuta*; Smith et al. 2015), los individuos eligen seguir a las hembras de mayor rango y conectadas socialmente, lo que corresponde a los individuos con más conocimiento social y ecológico en el grupo.

En el presente trabajo exploré la toma de decisiones colectivas de un grupo de monos araña (especie con una alta DFF) del Área de Protección de la Flora y la Fauna Otoch Ma'ax Yetel Kooch, en la península de Yucatán, México. Evalué cómo las relaciones sociales, la edad, el tiempo viviendo en el grupo, el sexo y la centralidad en la red social afectan las decisiones colectivas de forrajeo. Utilicé observaciones de dos contextos diferentes de dinámicas de forrajeo colectivo: observaciones de subgrupos focales durante movimientos de forrajeo colectivo (movimiento coordinado de varios individuos en busca de alimentos) para explorar patrones de liderazgo, y observaciones de la llegada a nuevos

parches de alimento para evaluar el papel del conocimiento sobre fuentes de alimentación en los patrones de liderazgo y seguimiento. Esta última metodología no se ha aplicado en primates con alta DFF para evaluar el posible uso de la información social en las decisiones colectivas.

La hipótesis de la presente investigación plantea que el uso de información social influye en las decisiones colectivas de forrajeo en los monos araña (capítulo 3). Si las decisiones colectivas están influidas por el uso de la información que poseen determinados individuos, la primer predicción de esta investigación es que: 1) el grupo de estudio posea un liderazgo parcialmente compartido. Como se ha observado en otras especies con alta DFF, la centralidad en la red social, la edad y el tiempo viviendo en el grupo, corresponden a atributos asociados a una mayor probabilidad de conocimiento acerca de la disponibilidad del alimento, por lo tanto, la segunda predicción es que: 2) los individuos con mayor centralidad, los adultos y aquellos con mayor tiempo en el grupo son seguidos con mayor frecuencia y por un mayor número de individuos tanto en los movimientos colectivos de forrajeo como en el forrajeo colectivo a nuevos parches de alimento. 3) Dichos atributos clave, serán determinantes al elegir un líder, en comparación con la influencia de las relaciones sociales, incluida la afinidad sexual observada en esta especie (Chapman 1990, Aureli y Schaffner 2008, Ramos-Fernández y Morales 2014) no tengan una influencia significativa en las decisiones sobre a quien seguir al momento de forrajear. Así mismo, si la información social influye en las dinámicas colectivas de forrajeo, se espera que: 4) la tendencia de llegada de los miembros del grupo a los nuevos parches de alimento sea más rápida de lo que se observaría de forma aleatoria.

Como segunda parte de este trabajo, mediante un modelo basado en agentes, simulé eventos de llegada de un grupo de monos araña a un parche de alimento, para evaluar la emergencia del forrajeo colectivo de los monos araña a partir de decisiones basadas en reglas de comportamiento locales para acceder a la información social sobre la disponibilidad de alimento (capítulo 4). Realicé 4 condiciones del modelo, una condición sin transferencia de información y las 3 restantes con reglas de comportamiento de uso de la información social de vecinos cercanos con los que se tiene un vínculo social y el seguimiento a individuos centrales en la red social. Para este análisis, se utilizaron los vínculos sociales y los valores de centralidad de cada individuo, obtenidos de la red social de 2015-2017 del grupo de estudio. Si las reglas de comportamiento locales para acceder a la información social influyen en la emergencia del forrajeo colectivo de los monos araña,

se espera que: 1) las condiciones en donde se utilizan reglas de información social y seguimiento muestren un arribo de individuos al parche de alimento más acelerado que en la condición sin transferencia de información; y que 2) este arribo sea aún más acelerado en los modelos en donde además de usar información social los miembros del grupo siguen a individuos centrales.

II. ANTECEDENTES

2.1 La vida en grupo

Los beneficios de la vida en grupo se pueden clasificar en tres grandes categorías: reducción del riesgo de depredación, incremento al acceso al alimento e incremento de oportunidad de apareamiento (Chapman y Chapman, 2000; Davies et al. 2012). La reducción de depredación se debe a que existe un incremento en el promedio de la tasa de vigilancia en relación al tamaño del grupo pero a nivel individual se invierte menos tiempo vigilando y se dispone de más tiempo útil para alimentarse. Por ejemplo, en el jilguero (*Carduelis carduelis*), se ha podido comprobar que cuando un individuo se encuentra solo, el número de veces que levanta la cabeza para vigilar si aparece algún depredador (*Falco columbarius* en el caso de estudio) es más del doble que si está en un grupo de seis individuos. Como resultado de la reducción de la frecuencia de vigilancia a nivel individual, la tasa de alimentación por individuo se incrementa en una relación directamente proporcional al tamaño del grupo (Davies et al. 2012).

No obstante de que los grupos grandes son conspicuos lo que puede derivar en un incremento en la tasa de ataque por parte de un depredador, existe una menor probabilidad a nivel individual de ser depredado por el efecto de dilución (un animal reduce su probabilidad de ser depredado al estar rodeado de otros individuos) y el efecto de confusión (dificultad del depredador para enfocarse en un solo objetivo). En los zapateros marinos (*Halobates robustus*), se ha observado que el número de ataques hacia un grupo está en función de su tamaño. La tasa de ataques por individuo se reduce rápidamente al aumentar el tamaño del grupo. Debido a que esta especie vive sobre la superficie del agua, los individuos no tienen la posibilidad de detectar a sus depredadores, por lo que la reducción de depredación se interpreta como resultado del efecto confusión (Davies et al.

2012).

Mantener la cohesión de un grupo también puede ser conveniente por que los individuos pueden defenderse activamente con mayor eficiencia de los depredadores y de ataques territoriales de conespecíficos (Chapman y Chapman 2000; Strier 2007; Davies et al. 2012). Por ejemplo, en las gaviotas *Larus ridibundus*, los individuos nidifican en colonias para atacar a los cuervos que depredan a sus huevos, mientras más en el centro de la colonia intenten atacar los cuervos estos recibirán más ataques por minuto debido a que existe un mayor número de nidos y por lo tanto de gaviotas, lo que resulta en una reducción en la tasa de ataques (Davies et al. 2012).

Reducir el tiempo y la energía invertida en la localización de alimento tiene un efecto significativo en el éxito de forrajeo, esto es transcendental de forma particular para las especies que viven en ambientes impredecibles y que se alimentan de recursos efímeros, ya que una vez que un parche ha sido encontrado el alimento estará disponible por corto tiempo. Los miembros de un grupo pueden incrementar su acceso al alimento debido a que el número de integrantes influye en la capacidad de capturar presas y/o detectar parches de alimento con mayor eficiencia. Del mismo modo, existe cooperación en la defensa de los recursos, incremento del consumo de alimentos debido a la reducción en la tasa de vigilancia y uso eficiente de los recursos por la transmisión de información sobre su disponibilidad entre los miembros del grupo (Chapman y Chapman 2000; Davies et al. 2012).

Así mismo, se ha discutido que la posibilidad de poder tener acceso a diferentes fuentes de información sobre la disponibilidad del alimento u otros recursos de interés como sitios de refugio puede promover la agrupación de los individuos (Strier 2007; Davies et al. 2012; Davies et al., 2012). La variación de la información entre los miembros de un grupo puede deberse simplemente a la posición espacial que ocupan, los individuos que se ubican en la periferia del grupo pueden observar primero un estímulo y responder a éste. De forma más compleja esta variación corresponde a la experiencia y aprendizaje de cada individuo (Dyer et al., 2008), por ejemplo, se ha encontrado fuerte evidencia de que los sitios de pernocta comunales actúan como centros de información que permiten a los individuos acceder a sitios óptimos de recursos siguiendo a otros individuos que han tenido más éxito en su último evento de alimentación (*Corvus corax*, *Coragyps atratus*, *C. aura*; Ward y Zahavi 1973; Marzluff et al., 1996) o elegir eficientemente espacios óptimos de pernocta mediante

el intercambio de información (*Myotis bechsteinii*; Kerth et al. 2006).

La vida en grupo también implica costos como la transmisión de enfermedades y la competencia por recursos de interés como el alimento, copulas, sitios de anidación y pernocta. Se considera que uno de los mayores costos es la competencia por el alimento, la cual puede estar determinada por el tamaño del grupo y la disponibilidad del alimento (Chapman y Chapman 2000; Davies et al. 2012). El tamaño y la distribución de los parches de alimento, así como la densidad espacio-temporal de los mismos limitan el número de individuos que pueden alimentarse al mismo tiempo. Cuando la abundancia del alimento local es suficiente para alimentar a múltiples individuos todos los miembros obtienen los beneficios que conlleva estar agrupados, mientras que, cuando el alimento es escaso y el grupo es grande, es necesario recorrer grandes distancias para localizar parches de alimento con el tamaño adecuado para los requerimientos nutricionales de todos los individuos, dando pie a una situación de competencia intragrupal (por explotación o contienda; Chapman y Chapman 2000; Bernstein 2007).

En la competencia por contienda, uno o varios individuos excluyen a otros de un territorio o de un parche de alimento mediante comportamientos agresivos, esto implica el desarrollo de comportamientos de alto costo (ataques, persecuciones y acciones de intimidación). En tanto, que la competencia por explotación se refiere a la disputa indirecta por el alimento, en donde quien o quienes hacen uso primero del alimento de un territorio o de un parche, limitan el número de individuos que podrán alimentarse del mismo recurso en visitas posteriores, alterando la ganancia neta de energía del resto de los individuos (Bernstein 2007; Overdorff y Pargo 2007; Sussman y Garber 2007). En condiciones de baja disponibilidad de alimento, los individuos de un grupo grande pasan menos tiempo alimentándose y viajan distancias más largas que los individuos de un grupo pequeño (Chapman et al., 1995).

La competencia por explotación sucede principalmente en especies que hacen uso de recursos concentrados en parches distribuidos de forma discreta y que pueden ser agotados (por ejemplo la fruta madura es un recurso que se presenta en parches efímeros y ampliamente dispersos; Chapman 1990; Chapman y Chapman 2000; Aureli y Schaffner 2008). El tamaño del grupo puede influir en la velocidad en la que se agota un recurso, los grupos grandes agotan un parche del mismo tamaño más rápido que los grupos pequeños. Un parche se puede considerar agotado cuando la tasa de ingesta de alimento fue más

alta al inicio del uso del parche que en días subsecuentes (Chapman y Chapman 2000).

En teoría debería haber un tamaño óptimo de grupo que maximice la adecuación a nivel individual, sin embargo, existen otros factores que inciden sobre los costos y beneficios de vivir en grupo, por lo que el tamaño óptimo no es estable y es probable que no siempre sea alcanzado por las poblaciones. Se ha observado que en el proceso de alcanzar una distribución estable las poblaciones tienden a ser más grandes que el tamaño óptimo y que los animales pueden responder de forma diferente a las presiones ecológicas dependiendo de sus estrategias de alimentación, nivel de depredación, sistemas reproductivos y estrategias de dispersión. En las situaciones en las cuales los costos se vuelven demasiado altos, los miembros de un grupo pueden optar por dividirse de forma permanente en el caso de sociedades estables o de forma temporal en el caso de las sociedades con una alta dinámica de fisión-fusión (Davies et al. 2012; Silk 2012).

2.2 Ecología y comportamiento del mono araña

Los monos araña pertenecen al género *Ateles*, la subfamilia *Atelinae* y la familia *Cebidae*. No hay dimorfismo sexual marcado en el género, ambos sexos pesan alrededor de 8 kg y la morfología de la zona genital es el único rasgo sexual distintivo (Strier 2007; Rosenberger et al., 2008). El género *Ateles* se distribuye ampliamente en todo Centro y Sudamérica, en selvas tropicales caducifolias y subcaducifolias del sureste de México hasta el norte de Bolivia y Brasil (Shimooka et al., 2008).

Entre el 70% y 80% de la dieta anual de los monos araña está constituida por frutos maduros de entre 30 ó 40 especies, aunque por lo general concentran su forrajeo en un número relativamente pequeño de taxones vegetales. En selvas subtropicales de Mesoamérica, las cinco especies más consumidas constituyen entre el 23.1% y 77.3% de la dieta total, con alta preferencia en el consumo de especies de los géneros *Brosimum* y *Ficus*. A lo largo del año esta dieta es complementada con la ingesta ocasional de hojas, flores, corteza, madera en descomposición, raíces, miel, termitas y orugas (Chapman 1987; Chapman 1990; Russo et al. 2005).

Estos primates viven en grupos de 15 a 40 miembros en áreas entre 30 y 200 ha, se organizan en subgrupos que cambian de tamaño y composición con frecuencia varias veces al día (alta dinámica de fisión-fusión), y tienen a agruparse preferentemente subgrupos del mismo sexo (Chapman 1990; Ramos-Fernández y Ayala-Orozco 2003;

Aureli y Schaffner 2008). La teoría socioecológica indica que el alimento es el principal recurso de interés para la hembras, y para los machos lo es el acceso a hembras receptivas (Snaith y Chapman 2007). En el caso de los monos araña, la disponibilidad de fruta madura constituye el factor de mayor restricción debido a que es un recurso que se presenta en parches efímeros y ampliamente dispersos (Symington 1990). Por lo tanto, la formación de subgrupos en esta especie es resultado en gran parte, de la variabilidad espacio-temporal del alimento (Aureli et al. 2008; Ramos-Fernández et al. 2009; Pinacho-Guendulain and Ramos-Fernández 2017).

La capacidad de subdividirse que le brinda al mono araña la alta DFF, reduce en las hembras la presión selectiva de formar vínculos sociales o alianzas familiares y por consecuencia de permanecer en el grupo natal, como resultado la mayoría de las hembras migran de su grupo natal. Caso contrario ocurre con los machos, quienes constituyen el sexo filopátrico, debido a que la hibridación se controla a través de la emigración de las hembras, y para quienes el mayor recurso de competencia son las hembras. Permanecer en su grupo natal, permite a los machos desarrollar fuertes relaciones sociales capitalizando el alto grado de familiaridad y posible parentesco para patrullar el territorio. Esto permite a los machos, ser más eficientes en interacciones negativas intergrupales, con la finalidad de evitar el acceso de machos de otros grupos a las hembras y los recursos alimenticios locales (Chapman 1990; Aureli y Schaffner 2008; Aureli et al., 2008). Debido a lo anterior, los monos araña viven en sociedades patrilineales extensas, en donde los machos permanecen en su grupo natal para cooperar y formar coaliciones. Además, las madres son fuertes aliadas de sus hijos en las interacciones agresivas que pueden iniciar con otros machos (Chapman et al., 1995; Strier 2007). Esto indica que en esta especie existe una desarrollada memoria social, que permite a los miembros de un grupo recordar los vínculos sociales que mantienen entre ellos (Strier 2007).

2.3 Dinámica de fisión-fusión

Una sociedad es usualmente definida como una agregación de individuos que además de compartir un territorio común, interactúan con mayor frecuencia entre ellos que con conspecíficos que pertenecen a otros grupos de la misma población, reconociéndose entre sí como miembros de la misma sociedad (Chapman et al., 1995; King y Cowlshaw 2007; Strier 2007; Davies et al., 2012). En este sentido una relación social puede describirse en

términos del contenido y calidad de las interacciones entre dos individuos así como las frecuencias relativas y los patrones de esas interacciones a lo largo del tiempo (Hinde 1976; Aureli y Schaffner 2008).

Los sistemas sociales están constituidos por la organización social, estructura social (interacciones sociales) y el sistema de apareamiento. El componente de la organización social, describe la composición de un sistema social determinado por tres dimensiones en los patrones de agrupación: tamaño, sexo y cohesión o distancia espacio-temporal entre los miembros de un grupo (Hinde 1976; Aureli y Schaffner 2008; Aureli et al., 2008). Las tres dimensiones en los patrones de agrupación varían ampliamente entre las especies, el concepto de “dinámica de fisión-fusión (DFF)” ha sido utilizado para describir dicha variación. Las especies cuyos individuos forman sistemas sociales temporales (por ejemplo parvadas de aves) al igual que las especies que forman grupos sociales, se organizan para mantener su cohesión espacial con la finalidad de obtener los beneficios de permanecer en un grupo, pero las interacciones sociales no constituyen la base de una relación social diferenciada (Aureli et al. 2008; Kerth 2010a). La variación en las tres dimensiones de los patrones de agrupación puede describirse a través de la DFF, tanto en sistemas sociales temporales y como permanentes. De esta forma se puede caracterizar a cualquier grupo animal según su grado de dinámica de fisión-fusión, que puede ir desde grupos altamente cohesivos constituidos por un grupo de composición estable, hasta grupos caracterizados por presentar una alta DFF debido a que forman subgrupos que cambian de tamaño, composición y cohesión intergrupales con frecuencia (Aureli y Schaffner 2008; Aureli et al., 2008).

La variación en la DFF en las agrupaciones animales, se puede ejemplificar con sociedades de primates, en donde se presentan especies altamente cohesivas, por lo que los miembros de un grupo siempre permanecen juntos (p.ej. *Macaca fuscata*; Jacobs et al., 2011). En los primates también existen especies que forman grupos grandes para dormir, pero que se dividen en unidades más pequeñas de composición estable para forrajear durante el día, y cuya unidad mínima está constituida por un macho y varias hembras tal como sucede en las sociedades multinivel de *Papio hamadryas*. Y finalmente, se tienen a las sociedades donde el individuo es la unidad más pequeña, que se mueve de un subgrupo a otro para realizar diversas actividades, como en los chimpancés y monos *araña* (Aureli et al., 2008; Aureli y Schaffner 2008).

Las comunidades de animales que forman sociedades con una alta DFF forrajean, se alimentan, descansan, se mueven e interactúan en subunidades grupales que cambian diariamente o varias veces al día, de tamaño, composición y distancia interindividual (Boinski y Garber 2000). Los sistemas sociales caracterizados por presentar una alta DFF se consideran raros entre los mamíferos, pero son típicos de algunos primates como los chimpancés (*Pan sp.*) y los monos araña de manos negras (*Ateles geoffroyi*), así como de otras especies de mamíferos como los elefantes, delfines y algunos otros cetáceos, varias especies de murciélagos y algunos carnívoros sociales como las hienas (Boinski y Garber 2000; Aureli et al., 2008; Kerth 2010a).

En la teoría socioecológica se ha planteado que las constricciones ecológicas inciden sobre el tamaño y la estructura de los grupos animales (Chapman et al., 1995). La principal premisa de esta teoría, es que para la mayoría de las especies, el comportamiento de las hembras es afectado por las variables ecológicas y la competencia por el alimento (Snaith y Chapman 2007). Las hembras incrementan su éxito reproductivo (reflejado en la reducción relativa de los intervalos de tiempo entre nacimientos y en la producción de progenie más saludable) al tener acceso a alimentos con alto valor nutricional con el menor gasto de energía para contrarrestar los costos de la gestación y la lactancia (Strier 2007). En cambio, el comportamiento de los machos es primordialmente afectado por la competencia de copulas y la distribución de las hembras receptivas (Snaith y Chapman 2007).

La evolución de las relaciones sociales en los grupos multi-hembra se ha explicado en función a la disponibilidad y la competencia por el alimento. Cuando el alimento está espacialmente agrupado, es de alta calidad pero variable se espera se forme una filopatría de las hembras caracterizado por jerarquías de dominancia. En cambio, se espera que los grupos se caracterizan por la dispersión de hembras hacia otros grupos y por jerarquías de dominancia débiles o ausentes cuando las especies se encuentran en hábitats en donde el alimento está distribuido de manera uniforme o cuyas preferencias alimenticias esten basados en alimentos de baja calidad como las hojas, por lo tanto estas especies viven en sociedades altamente cohesivas en donde existe una baja competencia alimenticia. Así mismo, esta última condición se presenta cuando las especies basan su dieta en alimentos que estan distribuidos en pequeños cúmulos de alta calidad, tal es el caso los monos araña y chimpancés (Snaith y Chapman 2007), en donde los grupos puede reducir la competencia por el alimento haciendo un uso eficiente de las áreas de forrajeo debido a la

flexibilidad que les brinda alta dinámica de fisión-fusión (Chapman 1990; Chapman 1998; Chapman y Chapman 2000; Aureli y Schaffner 2008; Aureli et al., 2008).

La alta DFF se ha relacionado con la disponibilidad y distribución de los recursos, en el caso de los recursos alimenticios, cuando los grupos son grandes y/o los recursos son limitados, los animales deben alimentarse en un área que pueda satisfacer sus requerimientos energéticos y nutricionales, normalmente un aumento en el tamaño del grupo implica que los individuos deben incrementar su esfuerzo de forrajeo para encontrar suministros adecuados o desarrollar estrategias para defender los recursos de interés (Aureli et al., 2008; Chapman et al., 1995). En cambio la alta DFF permite a los miembros de un grupo desarrollar una estrategia de forrajeo y uso del espacio de forma más eficiente en ambientes heterogéneos. Por lo tanto, se espera que el tamaño de los subgrupos esté determinado principalmente por la calidad y la cantidad del recurso de alimento, y en algunos casos del espacio (Chapman 1990; Chapman et al. 1995; Aureli y Schaffner 2008; Aureli et al. 2008; Kerth 2010b; Sueur et al. 2011b)

Además de que la variación en el tamaño de los subgrupos permita a los individuos explotar de forma eficiente los recursos en ambientes heterogéneos, es probable que la flexibilidad de las sociedades con alta dinámica de fisión-fusión también permita a los individuos incrementar su eficiencia de forrajeo por la posibilidad al acceso a diferentes fuentes de información sobre la disponibilidad del alimento (Strier 2007; Davies et al., 2012). El acceso a fuentes de información sobre recursos de interés se considera un beneficio más de la vida en grupo (Davies et al., 2012). Se ha observado que en determinadas especies los sitios de pernocta actúan como centros de información, en donde los individuos pueden acceder a sitios óptimos de recursos siguiendo a otros individuos que han tenido más éxito en su último evento de alimentación (Ward y Zahavi 1973; Marzluff et al., 1996; Buckley 1997).

2.4 Transmisión de información

Al menos tres factores centrales influyen en las decisiones grupales o colectivas: información, intereses (necesidades a nivel individual y beneficios de la vida en grupo), y restricciones (por ejemplo, tiempo, costos de la decisión). Cuando los grupos toman decisiones, los costos y beneficios de una decisión (tanto a nivel individual como grupal) a menudo dependen de algún estado del ambiente; por ejemplo, en donde hay mayor

cantidad de comida o qué ruta de viaje es óptima, por lo tanto, las decisiones suelen tener lugar en condiciones de incertidumbre, es decir, los miembros de un grupo tienen información incompleta del medio (Conradt y List 2009).

Los individuos requieren información para reducir la incertidumbre de su hábitat en innumerables contextos incluyendo la disponibilidad de alimento (Bradbury y Vehrencamp 1998; Davies et al., 2012). Un animal puede adquirir información, a través de sus interacciones con el medio (información personal), o a través de la observación de las acciones y/o características de otros individuos, a este tipo de información se le denomina como: información social (Giraldeau et al. 2002; Danchin et al. 2004; King and Cowlshaw 2007). La información personal es confiable debido a que se obtiene de manera directa, pero su obtención puede ser altamente costosa por la inversión de tiempo y energía que requiere. El beneficio de la información socialmente adquirida, es que reduce los tiempos de búsqueda y evaluación de un recurso de interés. Estudios sobre el forrajeo colectivo e intercambio de información, en agrupaciones de diferentes especies, muestran que los individuos adquieren información fiable y de forma eficiente de otros miembros del grupo (Kerth et al. 2006; Lewis et al. 2013; Martínez-García et al. 2013; Brent et al. 2015).

La transferencia de información de un individuo a otro se le denomina comunicación y permite al receptor tener mayor certidumbre (de la conducta del emisor o del mundo externo) al momento de tomar una decisión (Bradbury y Vehrencamp 1998). Los animales envían una gran diversidad de información a través de diferentes canales químicos, visuales y/o auditivos: identidad (especie, sexo, grupo afiliación grupal, identidad individual), estatus (p. ej. rango jerárquico) y estado interno (p. ej. miedo, agresividad), acciones futuras (p. ej. desplazamiento, alimentación, interacciones sociales), así como descubrimientos relevantes del ambiente (p. ej. depredadores o alimento; Bradbury y Vehrencamp 1998; Smith y Harper 2003). Esta información puede ser transmitida de un emisor a un receptor mediante dos mecanismos: pistas y señales. Las pistas consisten en toda aquella información que el emisor transmite de forma involuntaria o incidental, por ejemplo, el comportamiento de forrajeo de un individuo puede revelar la localización del alimento a otros miembros de su grupo. En cambio, un emisor puede proporcionar información mediante el uso de señales (comportamientos o características del emisor), con el objetivo de influir en el comportamiento del receptor para obtener un beneficio, es decir, que la emisión de las señales no se da de forma accidental sino de forma activa, y ocurre porque el emisor se beneficia de la respuesta provocada en el receptor. Al mismo

tiempo, el receptor también obtiene un beneficio de la información recibida, de esta forma se incrementa la probabilidad de que el receptor elija la acción mutuamente más conveniente (Bradbury y Vehrencamp 1998; Smith y Harper 2003; Dachin et al. 2004; Davies et al. 2012).

La comunicación se puede dividir en cuatro componentes interrelacionados: señal, motivación (estado interno del emisor), significado y función (Strier 2007). Aunque, tanto las señales como las pistas, proporcionan información a otros animales, y ambas son generadas por acciones o características del emisor, solo en el caso de las señales es donde la transferencia de información a otros animales es un prerrequisito para obtener un beneficio, y por lo tanto han evolucionado para lograr la función de provocar una respuesta en el emisor. Los beneficios que generan una pista no dependen de la transferencia de información, incluso, la provisión de información a través de pistas a menudo puede ser en detrimento del emisor (Bradbury y Vehrencamp 1998; Davies et al. 2012).

La transferencia de información a través de pistas y señales no constituyen mecanismos mutuamente excluyentes y no siempre es posible la distinción entre uno y otro. Operacionalmente es difícil determinar si el cambio en el comportamiento del receptor se debió exclusivamente a una señal, sin que la toma de sus decisiones se viera también afectada por el uso de pistas o su información personal. Así mismo, en diversas circunstancias es complicado determinar si un animal emitió deliberadamente una vocalización o si no tiene control sobre las señales que emite, así como su motivación, el mensaje preciso que envía y la información que un individuo puede extraer o interpretar de una señal (Bradbury y Vehrencamp 1998; Cheney y Seyfard 1992; Ramos-Fernández 2008).

Para el caso de los primates a igual que en otros animales, los principales canales de comunicación son corporales, visuales, olfativos, gustativos y vocales (Strier 2007). No ha sido posible determinar con claridad señales que hagan referencia a la ubicación o calidad del alimento. Por ejemplo, en un estudio con macacos (*Macaca sínica*; Dittus 1984), se observó que determinadas vocalizaciones realizadas por los individuos al momento de la ingesta del alimento puede atraer a más conspecíficos al sitio. La intensidad y frecuencia de la emisión de las vocalizaciones se relaciona con la cantidad del alimento. No queda claro si la intención de la vocalización es promover la cohesión con fines sociales o es informar acerca de la comida hallada, o si la vocalización y la intensidad tienen que ver con

un mensaje o el estado emotivo del emisor, es decir, no queda claro si las vocalizaciones constituyen pistas o señales. Independientemente de cual sea el caso, la vocalización transmite información acerca de la presencia de una fuente de alimento, y esta información es utilizada por los miembros del grupo. El autor del estudio discute que es probable que esto también suceda en otros primates como los monos araña.

En particular para los monos araña, se ha determinado la función reproductiva de algunas señales olfativas y se ha distinguido que emiten al menos de 9 a 13 diferentes tipos de vocalizaciones, dependiendo de su volumen, calidad tonal, modulación de frecuencia y longitud. La mayoría de los estudios se han enfocado en un solo tipo de vocalización: el whinny, que consiste en un llamado de frecuencia modulada, con repeticiones de 2 a 10 elementos y duración de 0,3 a 1,5 seg, con cambios de frecuencia de 1000 a 2300 Hz. Este tipo de vocalización parece ser utilizado por los individuos para distinguir la identidad y ubicación del emisor. Los intercambios de estas vocalizaciones entre subgrupos podrían usarse para informar a los oyentes sobre la presencia y composición de otro subgrupo, como resultado, ayudan a reducir la incertidumbre del receptor o receptores sobre la presencia de determinado individuo, y por lo tanto podrían ayudar en el momento de decidir si unirse o retirarse del emisor (Ramos-Fernández 2005; 2008).

Dada la escasa información sobre los sistemas de comunicación de los monos araña, específicamente sobre señales referenciadas a alimento, para el caso de esta tesis nos referiremos a transferencia de información o uso de la información social como aquel proceso en el que un individuo brinda información a otros miembros del grupo a través mecanismos activos y/o pasivos.

2.5 Decisiones colectivas

Los miembros de un grupo a menudo tienen que elegir colectivamente entre varias opciones en entornos inciertos (Couzin 2009). La coordinación grupal es el resultado de estas decisiones colectivas o grupales que emergen de las decisiones que cada miembro de un grupo realiza para incrementar su aptitud (Fischer y Zinner 2011; Kerth, 2010a). El comportamiento colectivo incluye todos los casos en donde agregaciones de individuos realizan la misma actividad, por ejemplo, el vuelo conjunto de grandes bandadas de aves, la elección de sitios de pernocta comunales de diversas especies de murciélagos, y los movimientos de forrajeo de manadas de ungulados y grupos de primates (Conradt y Roper

2005; Kerth 2010a; Fischer y Zinner 2011). La cuestión central de la coordinación grupal es explicar cómo emerge el comportamiento colectivo a partir de las decisiones que cada individuo realiza, tomando en cuenta que estas decisiones pueden estar determinadas por las necesidades a nivel particular y el comportamiento de los conspecíficos (Boinski y Garber 2000; Conradt y Roper 2005; Fischer y Zinner 2011).

Entre la amplia variedad de casos de comportamiento colectivo que existen en la naturaleza es difícil explicar bajo un solo modelo como los grupos de diversas especies logran mantener su cohesión (coordinación espacial) y sincronía grupal (coordinación temporal). Comprender los principios fundamentales de la coordinación requiere determinar cuáles son los mecanismos subyacentes del proceso de la toma de decisiones colectivas, así como los factores que influyen en estos procesos tales como las necesidades particulares y los atributos de cada miembro del grupo como su edad, sexo y conocimiento sobre el medio.

En los primeros modelos sobre la coordinación grupal Conradt y Roper (2005) clasificaron las decisiones colectivas en dos categorías: (i) aquellas en las que el grupo toma una única decisión colectiva entre múltiples opciones, denominadas decisiones por consenso debido a que la decisión tomada es realizada por todos los miembros de un grupo con la finalidad de mantener la cohesión (aunque no siempre todos los individuos contribuyan en el proceso de la toma de decisiones), y (ii) aquellas en las que no es necesario que haya una sola decisión colectivamente vinculante, es decir no apuntan a un consenso, por lo tanto, los miembros de un grupo eligen individualmente (pero no necesariamente de manera independiente) entre dos o más acciones pero los resultados combinados de sus decisiones generalmente afectan al grupo como un todo, este tipo de decisiones han sido planteadas para sociedades con una alta DFF.

La emergencia de la coordinación grupal en las decisiones por consenso se ha explicado desde el contexto de la distribución de la información entre los individuos (alcance de percepción y transferencia de información) en la que se basa la toma de las decisiones colectivas, en este sentido, los mecanismos de coordinación se han clasificado en locales y globales (Conradt y Roper 2005, Conradt y List 2009). Los mecanismos locales, también conocidos como autoorganización, implican que los individuos no tienen una visión completa de su entorno y sus reglas de comportamiento se guían por la información local obtenida de las interacciones con los miembros de su grupo espacialmente cercanos o en su campo de visión. Las reglas simples de la auto-organización, por ejemplo, moverse

hacia la misma dirección de los vecinos más cercanos o forrajear hacia la dirección en donde existe un mayor número de recolectores, son suficientes para crear mecanismos complejos y por lo tanto no es necesario un control central (Couzin et al. 2002). El comportamiento colectivo de grupos grandes como colonias de hormigas (Mallon et al. 2001; Greene and Gordon 2007), bancos de peces, bandadas de aves y diversas especies de mamíferos (Couzin et al., 2005) surge de este mecanismo.

El segundo mecanismo, basado en el conocimiento global se encuentra en grupos más pequeños, donde todos o algunos miembros del grupo pueden observar directamente a todos los demás, por lo tanto, las decisiones se basan en la información obtenida de todos los individuos (Conradt y Roper 2005; Conradt y List 2009). La coordinación grupal en los mecanismos globales, puede surgir de las decisiones realizadas por parte de un solo miembro o de algunos miembros del grupo. Por ejemplo, en los gorilas de montaña (*G. beringei beringei*), el macho de espalda plateada dirige los movimientos grupales (Watts 2000); en los papiones negros (*P. ursinus*) se observa un liderazgo parcialmente compartido en donde los machos adultos son seguidos por el resto del grupo durante sus movimientos matinales (Stueckle y Zinner 2008). Así mismo, la coordinación grupal puede ser el resultado de decisiones igualmente compartidas, en donde incluso se puede presentar un mecanismo de “votos” en donde una acción se realiza hasta alcanzar un determinado umbral o quórum de individuos que elijan cierta opción. Este es el caso, por ejemplo, de grupos de macacos de Togian (*M. tonkeana*) en donde todos los individuos pueden iniciar un movimiento colectivo (Sueur y Petit 2008).

En el comportamiento colectivo, un líder se considera como aquel o aquellos individuos que al iniciar una acción o movimiento provocan de forma pasiva o activa que otros individuos realicen el mismo comportamiento, es decir, el liderazgo no necesariamente es efectuado de forma intencional por parte del líder o iniciador (Petit y Bon 2010; Pyritz et al. 2011; Smith 2017). Aunque no siempre queda claro cual es el factor que determina el liderazgo, se ha observado que en diversas especies y particularmente en mamíferos, la influencia que un individuo puede ejercer sobre los miembros de su grupo, esta basada en los atributos de dicho individuo, tales como clase de edad, sexo y estatus social (Smith et al. 2015).

No obstante que la investigación de las decisiones colectivas se ha incrementado en las dos últimas décadas, existe inconsistencia entre los planteamientos teóricos y los diversos

estudios que se han dado en este campo (Fischer y Zinner 2011; Pyritz et al., 2011). Por ejemplo, tanto los mecanismos de auto-organización como los globales pueden presentarse ambos en una misma especie o en grupos tanto grandes como pequeños. Tal es el caso de la elección de sitios de anidación en las abejas (*Apis mellifera*) en donde los exploradores van en busca de sitios potenciales de anidación e informan sus resultados por medio de un baile; la intensidad y duración del baile de cada explorador informa sobre la ubicación del recurso de interés, esto atrae a otros exploradores a ir al sitio potencial. Los exploradores reclutados regresan y a su vez realizan el baile (retroalimentación positiva) hasta que se llega a una unanimidad entre los exploradores; una vez que se ha tomado la decisión, los exploradores guían a la colonia hacia el nuevo nido. En este proceso se ha reconocido ampliamente que el mecanismo subyacente es la auto-organización por que no hay individuo que se encargue de comparar toda la información para tomar una decisión, cada explorador sigue reglas simples basadas en información local de otros exploradores que resultan en una eficiente integración de toda la información disponible, no obstante, la elección del nido también puede considerarse una decisión parcialmente compartida por que recae en los exploradores que corresponden al 5% de la colonia, el resto de la colonia que pueden ser de 3000 a 10, 000 individuos (incluyendo a la reina) no están activamente involucrados en el proceso (Conradt y Roper 2005; Couzin 2009; Kerth 2010a).

A diferencia de las sociedades altamente cohesivas en donde todos los miembros de un grupo asumen decisiones que pueden ser divergentes a nivel individual, en las sociedades con una alta DFF los individuos pueden elegir separarse temporalmente de su grupo cuando existe divergencia de intereses. Cuando un individuo decide fisionarse temporalmente no prescinde en su totalidad de los beneficios de la vida en grupo (aunque se reduce tanto para él como para sus compañeros el beneficio relacionado al tamaño del grupo), sin embargo puede incrementar su eficiencia de forrajeo al reducir la competencia por los recursos (Chapman 1990; Conradt y Roper 2005; Kerth et al. 2006; Aureli et al. 2008; Sueur et al. 2011b; Kerth 2010b; Fischer y Zinner 2011; Ramos-Fernández y Morales 2014).

Debido a lo anterior, se esperaría que en las sociedades con una alta DFF los miembros de un grupo no necesiten realizar decisiones de consenso. Debido a ello Conradt y Roper (2005) plantearon que en este tipo de sociedades, los individuos deciden sin buscar un objetivo común, pero que sus elecciones influyen y se ven influidas por las acciones de

otros individuos, por lo que las denominaron como decisiones combinadas. Estos autores argumentaron que las decisiones por consenso y las decisiones combinadas son conceptualmente diferentes. No obstante, no queda clara la diferencia entre estos dos tipos de decisiones, debido a que en ambas cada miembro del grupo decide individualmente incluso si está influenciado por el comportamiento de sus congéneres. Por otro lado, no hay una manera fácil de probar si los individuos tienen como objetivo llegar a un consenso grupal (Pyritz et al., 2011). Así mismo, se ha observado que las decisiones colectivas de los grupos con una alta DFF pueden emerger de reglas locales, tal es el caso, de las hienas manchadas (*C. crocuta*), en donde los individuos parecen guiar sus decisiones de movimiento por la regla de seguir a la hembra en su campo de visión de mayor rango y conectada socialmente, lo que corresponde a los individuos con más conocimiento social y ecológico en el grupo (Smith et al. 2015). En este sentido, Kerth (2010a) sugiere que ambos tipos de decisiones pueden ser el resultado de un mismo proceso y que el resultado de una decisión colectiva puede depender más de la situación (es decir, la cantidad de conflictos y la proporción de los beneficios que brinda determinada decisión) que de la forma en que se toman las decisiones.

Las investigaciones sobre el comportamiento colectivo se han enfocado en agrupaciones temporales (por ejemplo, las grandes bandadas de aves migratorias) o en sociedades altamente cohesivas como los insectos eusociales (Conradt y Roper 2005; Couzin et al 2005; Couzin 2009; Sueur et al., 2010; Petit y Bon, 2010); mientras que para las sociedades con una alta DFF sigue siendo en gran parte desconocido cómo los miembros de este tipo de sociedades coordinan su comportamiento (Kerth 2010b). El estudio de la toma de decisiones colectivas realizadas en las sociedades con una alta dinámica de fisión-fusión presenta un reto particular por los cambios continuos de tamaño y composición de los subgrupos debido a diversos factores que aún no se comprenden con claridad (Aureli et al., 2008).

Debido a la flexibilidad de las agrupaciones con alta DFF, los individuos pueden explorar su medio de forma independiente o en subgrupos, lo que genera un conocimiento diferencial del medio, principalmente en aquellas especies que se distribuyen en ambientes heterogéneos. La formación frecuente de subgrupos de composición diferente, posibilita a los individuos el acceso a diferentes fuentes de información sobre la disponibilidad de los recursos al fusionarse con individuos que posean esta información (Kerth 2010b; Ramos-Fernández y Morales 2014). Por lo tanto, el comportamiento coordinado puede emerger

entre los miembros de un grupo, al decidir seguir a determinados individuos con la finalidad de acceder a la información que estos poseen (Kerth 2010b; Ramos-Fernández y Morales, 2014; Merkle et al., 2015). Esto se ha observado en diversas especies con una alta DFF, por ejemplo, los murciélagos de Bechstein (*Myotis bechsteinii*; Kerth et al., 2006) usan información social para seleccionar sitios de refugio, logrando decisiones de consenso basadas en la información mayoritaria sobre refugios potenciales. Los bisontes (*Bison bison*; Merkle et al., 2015) tienden a seguir a otros miembros del grupo cuando su conocimiento personal sobre la disponibilidad de alimentos es escaso. Los delfines nariz de botella (*Tursiops truncatus*; Lewis et al., 2013) se alimentan de manera más eficiente cuando siguen a individuos con mayor conocimiento del hábitat, estos individuos suelen ser líderes recurrentes de su grupo.

Así mismo, en especies con alta DFF se ha observado que aquellos miembros del grupo que emergen como líderes recurrentes de dinámicas colectivas, poseen determinados atributos como la edad, sexo y/o centralidad en la red social (individuos con un mayor número de conexiones en su red social). Estas características han sido asociadas a una mayor probabilidad de poseer información sobre el medio, por lo que se asume una influencia del uso de la información social en el surgimiento del liderazgo parcialmente compartido exhibido por diversas especies con alta DFF. En un grupo de bonobos (*Pan paniscus*; Tokuyama y Furuichi 2017) las hembras adultas y los individuos centrales en su red social, inician movimientos colectivos con mayor frecuencia, mientras que en las orcas (*O. orca*; Brent et al., 2015), las hembras post-reproductivas son más propensas a iniciar movimientos colectivos y ser seguidos por los miembros de su grupo a fuentes de alimentos difíciles de encontrar.

En conclusión, los mecanismos de toma de decisiones colectivas pueden variar por su grado de complejidad (de mecanismos locales a globales), y aparentemente por el tipo de agrupación o sociedad de la que se trate (de agrupaciones temporales, a sociedades cohesivas o con una alta DFF) que determina la forma en la que los individuos pueden enfrentar conflictos, limitados o no a llegar a una decisión que involucre a todos los individuos. Por otro lado, los miembros de un grupo que son seguidos con mayor frecuencia y por una mayor número de individuos, no necesariamente reclutan seguidores de forma intencional, el liderazgo emerge a partir de reglas locales simples, basadas en los atributos de los individuos para acceder a la información que poseen sobre algún recurso de interés y/o su experiencia del medio que los rodea.

2.6 Implicación del estudio de las decisiones colectivas animales en las sociedades humanas

Los humanos viven en sociedades complejas y con una alta dinámica de fisión-fusión (Aureli et al., 2008). Al igual que en otras sociedades complejas de animales, en las sociedades humanas se toman muchas decisiones colectivas de individuos que actúan en conjunto. Del mismo modo que en las agrupaciones animales, estas decisiones colectivas están influidas por la información que cada individuo posee y la información que obtienen de los que le rodean (información social). Por lo tanto, la comparación entre los mecanismos y resultados de la toma de decisiones colectivas entre grupos de humanos y de animales, podría ofrecer nuevas perspectivas para ambos tipos de agrupaciones (Fichtel et al. 2011).

La diferencia más significativa entre las decisiones colectivas humanas y no humanas, radica en el papel que el lenguaje puede desempeñar en tales decisiones. Si bien los humanos y los animales comparten la capacidad de transferir y usar información en su proceso de toma de decisiones, la naturaleza de la comunicación y la decisión en ambos casos es muy diferente. En los animales, la comunicación se basa en la observación o intercambio de señales relativamente simples y la decisión subsiguiente consiste en elegir entre una o varias opciones mutuamente excluyentes. En los humanos, por el contrario, el lenguaje permite intercambiar no solo señales de información simples, sino también argumentos complejos, consideraciones hipotéticas, analogías y anécdotas y sistemas de creencias o teorías completas (Conradt y List 2009; Sumpter 2010).

No obstante las diferencias en la complejidad de la comunicación entre animales y humanos, se ha comprobado que igual que en las agrupaciones animales, diversos mecanismos como el uso de reglas locales, subyacen algunos comportamientos colectivos de agrupaciones humanas; por ejemplo, la elección de orientación de desplazamiento en los movimientos de peatones o multitudes, así como la dirección del tráfico, puede emerger de reglas locales simples como: realizar lo que la mayoría hace, y mantener cierta distancia y aproximación a los vecinos más cercanos (Dyer et al., 2008, Conradt y List 2009; Sumpter, 2006; Couzin, 2009; Kerth, 2010a). Así mismo, las decisiones humanas pueden estar basadas en una visión global, en donde la opción elegida por la mayoría o todos los miembros de un grupo animal, corresponde a la toma de decisiones democráticas en humanos, y se puede realizar mediante votos y/o quórum. Las decisiones compartidas son igualmente ponderadas, si cada miembro del grupo tiene la misma influencia en la decisión,

o parcialmente compartidas si ciertos individuos tienen más influencia, por ejemplo, según su edad, sexo, conocimiento o, incluso dominio o necesidades individuales, y en este caso puede presentarse algún tipo de liderazgo (Conradt y Roper 2003; Conradt y List 2009; Kerth, 2010a).

Aunque la toma de decisiones colectivas ha sido un tema central en las ciencias sociales, quedan muchas preguntas abiertas al igual que en las ciencias del comportamiento animal, en particular sobre cómo los intereses en conflicto y el intercambio de información deben conciliarse para facilitar la cooperación y alcanzar resultados óptimos que beneficien a todos los miembros de un grupo (Aureli et al., 2008; Conradt y Roper 2005; Conradt y List 2009). Tanto en las sociedades animales como en las humanas, hay casos frecuentes en que los intereses en una escala individual difieren de los de la mayoría, en gran medida por las necesidades a nivel particular, pero también por la información diferencial que puede haber entre los individuos. Sin embargo, en ambos casos se ha demostrado que las decisiones colectivas se llevan a cabo en situaciones de conflicto y generalmente de forma eficiente; por ejemplo, en un estudio de movimientos colectivos humanos Dyer et al., (2008) observaron que las agrupaciones humanas pueden alcanzar un objetivo común, y que incluso cuando hay información contradictoria entre los individuos, los miembros de un grupo tienden a realizar la decisión mayoritaria, sin aumentar de forma significativa el tiempo para alcanzar el objetivo elegido.

En conclusión, no obstante de que las decisiones de grupos humanos podrían considerarse altamente complejas debido a sus habilidades cognitivas y su capacidad de comunicación, se ha observado que las decisiones colectivas en animales plantean muchas preguntas similares a las de los humanos, y que diversos mecanismos que han servido para explicar la emergencia de las decisiones colectivas en animales, también subyacen muchas decisiones en los humanos. Los mecanismos convergentes de toma de decisiones colectivas, sugieren propiedades comunes entre los humanos y otros animales que apuntan a orígenes evolutivos comunes. Por lo tanto, al estudiar en sociedades animales y centrarse en decisiones grupales relativamente menos complejas se pueden encontrar características fundamentales que también son aplicables a los humanos (Conradt y List 2009; King et al., 2009). Las decisiones colectivas son fundamentales para que las sociedades humanas y animales, logren la coordinación de su acciones y pueden acceder a los beneficios de permanecer a un grupo.

Referencias

- Aureli F, Schaffner CM (2008) Social interactions, social relationships and the social system of spider monkeys. *Spider monkeys Behav Ecol Evol genus Ateles* 236–265.
- Aureli F, Schaffner CM, Boesch C, et al (2008) Fission-Fusion Dynamics: New Research Frameworks. *Curr Anthropol* 49:627–654. doi: 10.1086/586708
- Boinski S, Garber PA (2000) *On the move: how and why animals travel in groups.* University of Chicago Press
- Brent LJJ, Franks DW, Foster EA, et al (2015) Ecological knowledge, leadership, and the evolution of menopause in killer whales. *Curr Biol* 25:746–750.
- Bradbury, J. W., y Vehrencamp, S. L. (1998). *Principles of animal communication.*
- Buckley NJ (1997) Experimental tests of the information-center hypothesis with black vultures (*Coragyps atratus*) and turkey vultures (*Cathartes aura*). *Behav Ecol Sociobiol* 41:267–279. doi: 10.1007/s002650050388
- Chapman CA (1987) Flexibility in diets of three species of Costa Rican primates. *Folia Primatol.* 49:90–105.
- Chapman CA (1990) Association patterns of spider monkeys: the influence of ecology and sex on social organization. *Behav Ecol Sociobiol* 26:409–414. doi: 10.1007/BF00170898
- Chapman CA, Chapman LJ, Wrangham RW (1995) Ecological constraints on group size: an analysis of spider monkey and chimpanzee subgroups. *Behav Ecol Sociobiol* 36:59–70. doi: 10.1007/BF00175729
- Chapman, C. A., y Chapman, L. J. (2000). Determinants of group size in primates: the importance of travel costs. In: Boinski, S., and Garber, P. A. (eds.), *On the Move: How and Why Animals Travel in Groups.* University of Chicago Press, Chicago. pp. 24–42.
- Conradt L, List C (2009) Group decisions in humans and animals: a survey. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 364:719 LP-742.
- Conradt L, Roper TJ (2003) Group decision-making in animals. *Nature* 421:155–158.
- Conradt L, Roper TJ (2000) Activity synchrony and social cohesion: a fission-fusion model. *Proc Biol Sci* 267:2213–8. doi: 10.1098/rspb.2000.1271

- Conradt L, Roper TJ (2005) Consensus decision making in animals. *Trends Ecol. Evol.* 20:449–456.
- Couzin ID (2009) Collective cognition in animal groups. *Trends Cogn Sci* 13:36–43. doi: 10.1016/j.tics.2008.10.002
- Couzin ID, Krause J, Franks NR, Levin SA (2005) Effective leadership and decision-making in animal groups on the move. *Nature* 433:513–516.
- Couzin ID, Krause J, James R, et al (2002) Collective Memory and Spatial Sorting in Animal Groups. *J Theor Biol* 218:1–11. doi: <http://dx.doi.org/10.1006/jtbi.2002.3065>
- Danchin É, Giraldeau L-A, Valone TJ, Wagner RH (2004) Public Information: From Nosy Neighbors to Cultural Evolution. *Science* (80-) 305:487–491. doi: 10.1126/science.1098254
- Davies, N. B., Krebs, J. R., West, S. A. (2012). *An introduction to behavioural ecology*. John Wiley & Sons.
- Dittus, W. P. (1984). Toque macaque food calls: semantic communication concerning food distribution in the environment. *Animal behaviour*, 32(2), 470-477.
- Dyer, J. R., Johansson, A., Helbing, D., Couzin, I. D., Krause, J. (2009). Leadership, consensus decision making and collective behaviour in humans. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1518), 781.
- Fichtel C, Pyritz L, Kappeler PM (2011) Coordination of Group Movements in Non-human Primates. In: Boos M, Kolbe M, Kappeler PM, Ellwart T (eds) *Coordination in Human and Primate Groups*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp 37–56
- Fischer J, Zinner D (2011) *Communicative and Cognitive Underpinnings of Animal Group Movement* BT - *Coordination in Human and Primate Groups*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg
- Giraldeau L-A, Valone TJ, Templeton JJ (2002) Potential disadvantages of using socially acquired information. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 357:1559–1566. doi: 10.1098/rstb.2002.1065
- Greene MJ, Gordon DM (2007) Interaction rate informs harvester ant task decisions. *Behav Ecol* 18:451–455. doi: 10.1093/beheco/arl105
- Hinde, R. A. (1976). *Interactions, relationships and social structure*. Man, 1-17.

- Jacobs, A., Watanabe, K., Petit, O. (2011). Social Structure Affects Initiations of Group Movements but Not Recruitment Success in Japanese Macaques (*Macaca fuscata*). *International Journal of Primatology*, 32(6), 1311–1324.
<http://doi.org/10.1007/s10764-011-9554-3>
- Kerth G (2010a) Group decision-making in animal societies. In: *In Animal behaviour: Evolution and mechanisms*. Springer Berlin Heidelberg., pp 241–265
- Kerth G (2010b) Group decision-making in fission-fusion societies. *Behav Processes* 84:662–3. doi: 10.1016/j.beproc.2010.02.023
- Kerth G, Ebert C, Schmidtke C (2006) Group decision making in fission-fusion societies: evidence from two-field experiments in Bechstein's bats. *Proc Biol Sci* 273:2785–90. doi: 10.1098/rspb.2006.3647
- King AJ, Cowlishaw G (2007) When to use social information: the advantage of large group size in individual decision making. *Biol Lett* 3:137–139. doi: 10.1098/rsbl.2007.0017
- King AJ y Sueur C (2011) Where Next? Group Coordination and Collective Decision Making by Primates. *Int J Primatol* 32:1245–1267. doi: 10.1007/s10764-011-9526-7
- Krause J, Croft D, James R (2007) Social network theory in the behavioural sciences: Potential applications. *Behav Ecol Sociobiol* 62:15–27.
- Kummer H (1971) *Primate societies: Group techniques of ecological adaptation*. Chicago (IL): Aldine.
- Lewis JS, Wartzok D, Heithaus MR (2013) Individuals as information sources: Could followers benefit from leaders' knowledge? *Behaviour* 150:635–657. doi: <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003075>
- Mallon E, Pratt S, Franks N (2001) Individual and collective decision-making during nest site selection by the ant *Leptothorax albigipennis*. *Behav Ecol Sociobiol* 50:352–359. doi: 10.1007/s002650100377
- Martínez-García R, Calabrese JM, Mueller T, et al (2013) Optimizing the search for resources by sharing information: Mongolian gazelles as a case study. *Phys Rev Lett* 110:1–5. doi: 10.1103/PhysRevLett.110.248106
- Marzluff JM, Heinrich B, Marzluff CS (1996) Raven roosts are mobile information centres. *Anim Behav* 51:89–103. doi: <http://dx.doi.org/10.1006/anbe.1996.0008>

- Merkle JA, Sigaud M, Fortin D (2015) To follow or not? How animals in fusion–fission societies handle conflicting information during group decision-making. *Ecol Lett* 18:799–806.
- Munn C.A. (1986) Birds that ‘cry wolf’. *Nature*, 319(6049), 143
- Petit O, Bon R (2010) Decision-making processes: The case of collective movements. *Behav Processes* 84:635–647. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.beproc.2010.04.009>
- Pinacho-Guendulain B, Ramos-Fernández G (2017) Influence of Fruit Availability on the Fission–Fusion Dynamics of Spider Monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Int J Primatol* 1–19. doi: 10.1007/s10764-017-9955-z
- Pyritz LW, King AJ, Sueur C, Fichtel C (2011) Reaching a Consensus: Terminology and Concepts Used in Coordination and Decision-Making Research. *Int J Primatol* 32:1268–1278. doi: 10.1007/s10764-011-9524-9
- Ramos-Fernández G., and Ayala-Orozco, B. (2003). Population Size and Habitat use of Spider Monkeys at Punta Laguna, Mexico. In L. K. Marsh (Ed.), *Primates in Fragments: Ecology and Conservation* (pp. 191–209). Boston, MA: Springer US. http://doi.org/10.1007/978-1-4757-3770-7_13
- Ramos-Fernández G (2005) Vocal Communication in a Fission-Fusion Society: Do Spider Monkeys Stay in Touch With Close Associates? *Int J Primatol* 26:1077–1092. 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, Boyer D, Aureli F, Vick LG (2009) Association networks in spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Behav Ecol Sociobiol* 63:999–1013. doi: 10.1007/s00265-009-0719-4
- Ramos-Fernández G, Morales JM (2014) Unraveling fission-fusion dynamics: how subgroup properties and dyadic interactions influence individual decisions. *Behav Ecol Sociobiol* 68:1225–1235. doi: 10.1007/s00265-014-1733-8
- Rosenberger A. L., Halenar, L. A. U. R. E. N., Cooke, S. B., & Hartwig, W. C. (2008). Morphology and evolution of the spider monkey, genus *Ateles*. *Spider monkeys:*

Behaviour, ecology and evolution of the genus *Ateles*, 19-49.

Russo, S. E., Campbell, C. J., Dew, J. L., Stevenson, P. R., & Suarez, S. A. (2005). A multi-forest comparison of dietary preferences and seed dispersal by *Ateles* spp. *International journal of Primatology*, 26(5), 1017-1037.

Shimooka, Y., Campbell, C.J., Di Fiore, A., Felton, A.M., Izawa, K., Link A., Nishimura, A., Ramos-Fernandez, G., Wallace, R. (2008). Demography and group composition of *Ateles*. In Campbell CJ (Ed.), *Behavior, Ecology, Evolution of the Genus Ateles* (pp. 329–348). Cambridge: Cambridge University Press.

Smith JE (2017) Non-human Leadership BT - Encyclopedia of Evolutionary Psychological Science. In: Shackelford TK, Weekes-Shackelford VA (eds). Springer International Publishing, Cham, pp 1–4

Smith JE, Estrada JR, Richards HR, et al (2015) Collective movements, leadership and consensus costs at reunions in spotted hyaenas. *Anim Behav* 105:187–200. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.04.023>

Smith, M, y Harper, D. (2003) *Animal Signals*. Oxford Series in Ecology and Evolution. By John Maynard Smith and David Harper.

Strandburg-Peshkin, A., Farine, D. R., Couzin, I. D., & Crofoot, M. C. (2015). Shared decision-making drives collective movement in wild baboons. *Science*, 348(6241), 1358-1361.

Strier, K. B. 2007. *Primate Behavioral Ecology*. 3ra ed. Ed. Pearson.

Stueckle S, Zinner D (2008) To follow or not to follow: decision making and leadership during the morning departure in chacma baboons. *Anim Behav* 75:1995–2004. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.12.012>

Sueur C, Jacobs A, Amblard F, et al (2011a) How can social network analysis improve the study of primate behavior? *Am J Primatol* 73:703–719. doi: 10.1002/ajp.20915

Sueur C, King AJ, Conradt L, et al (2011b) Collective decision-making and fission-fusion dynamics: a conceptual framework. *Oikos* 120:1608–1617. doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.19685.x

Sueur C, Petit O (2008) Shared or unshared consensus decision in macaques? *Behav Processes* 78:84–92. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.beproc.2008.01.004>

Sueur C, Petit O, Deneubourg JL (2010) Short-term group fission processes in macaques :

a social networking approach. 1338–1346. doi: 10.1242/jeb.039016

Sumpter, D. J. T. (2006). The principles of collective animal behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 361(1465), 5–22. <http://doi.org/10.1098/rstb.2005.1733>

Sumpter DJT (2010) *Collective animal behavior*. Princeton University Press.

Symington MM (1990) Fission-fusion social organization in *Ateles* and *Pan*. *Int J Primatol* 11:47–61. doi: 10.1007/BF02193695

Tokuyama N, Furuichi T (2017) Leadership of old females in collective departures in wild bonobos (*Pan paniscus*) at Wamba. *Behav Ecol Sociobiol* 71:55. doi: 10.1007/s00265-017-2277-5

Watts D (2000) Mountain gorilla habitat use strategies and group movements. In: *On the move: how and why animals travel in groups*. University of Chicago Press, Chicago, IL, pp 351–374

III. UNCOVERING THE DECISION RULES BEHIND COLLECTIVE FORAGING IN SPIDER MONKEYS

T. M. Palacios-Romo^{a,*}, F. Castellanos^a, G. Ramos-Fernandez^{b,c}.

^a Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca. México.

^b Instituto Politécnico Nacional, Unidad Interdisciplinaria en Ingeniería y Tecnologías Avanzadas, Ciudad de México, México.

^c Instituto de Investigaciones en Matemáticas Aplicadas y en Sistemas, Universidad Nacional Autónoma de México.

tpalaciosr1400@alumno.ipn.mx*

Artículo aceptado: 4 de diciembre de 2018. Revista Animal Behaviour ISSN: 0003-3472

Unlike animals living in cohesive groups, those living in groups with high fission-fusion dynamics can separate temporarily from other group members. While mechanisms underlying collective decisions are not well understood, it is possible that these separations occur by a divergence of interests between individuals. We evaluated the collective foraging decisions made by a group of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in a tropical forest in the Yucatan peninsula, Mexico. We assessed whether each individual's centrality in the social network, years living in the group, age, sex and social relationships affected the collective decisions. We study two collective dynamics: foraging movements and arrivals to novel food patches, in the latter identifying knowledgeable and naive individuals. In both dynamics spider monkeys exhibit partially shared leadership influenced by individual attributes, particularly the centrality in the social network, age and time in the group. These attributes have been associated with ecological knowledge. In the arrivals to novel food patches, where those individuals most likely to have information about food resources, i.e. central individuals and males, had a greater likelihood to be followed, suggesting an influence of social information on the tendency to follow others. Also, we show evidence that social information accelerates the arrival of naive individuals to these patches. Collective foraging dynamics in our study group seems to arise from local rules that each individual follows when foraging: when a naive individual needs social information to forage, it will follow the individual that is more likely to have this information,

i.e. a central individual or a male; otherwise, when it is not possible or necessary to use social information, naive individuals will follow a partner with which they have a strong social relationship. Thus, the interaction between local decision rules and the structure of the social network could drive collective coordination in fission-fusion dynamics.

Keywords

Collective behaviour. Group decision-making. Group coordination. Leadership. Social information. Social network. Fission-fusion dynamics.

Group living animals need to make decisions about their activities and locations. These collective decisions, often made in uncertain environments, underlie group coordination and are the result of the choices made by each individual to maximize its own fitness (Conradt and Roper 2003; Conradt and Roper 2005; Conradt and List 2009; Kerth 2010a; Sumpter 2010; Fischer and Zinner 2011). Coordination mechanisms have been classified into local and global, depending on how information is transmitted within the group (Conradt and Roper 2005; Conradt and List 2009). Local mechanisms or rules are found in large groups such as fish schools or bird flocks, where individuals do not have a complete overview of their environment and their decisions are guided by simple rules based on the local information gained from interactions with neighbours. These local coordination mechanisms underlie processes of self-organization at the group level (Couzin et al. 2002; 2005). In the second type of mechanism, based on global knowledge, all group members can directly observe all others and group coordination may arise from the decisions or leadership of a single individual, a few (partially shared leadership) or all the group members (Conradt and Roper 2005; here leadership is define as the elicitation of follower behaviour in conspecifics by the individual who began an action; Fischer and Zinner 2011; King and Sueur 2011; Pyritz et al. 2011). For example, collective movements of mountain gorillas (*Gorilla beringei beringei*) are the result of the decisions of the dominant male (Watts 2000); morning departures in chacma baboons (*Papio ursinus*) are lead by a few individuals (Stueckle and Zinner 2008), and the collective movements of groups of semifree-ranging Tonkean macaque (*Macaca tonkeana*) can be initiated by all group members (Sueur and Petit 2008).

The main consequence of both local and global coordination mechanisms is that all members of a group assume the collective decisions to maintain cohesion, despite the cost accrued by compromising individual needs (Conradt and Roper 2000; 2005; Conradt and List 2009; Fichtel et al. 2011; Fischer and Zinner 2011). The term "fission-fusion dynamics" (hereafter FFD) describes the degree of flexibility in association patterns in animal groups, ranging from relatively cohesive, with infrequent formation of subgroups (lower-FF groups) to high FFD groups, characterized by regular splitting and merging of the individuals into temporary subgroups that move independently of one another, constantly changing their interindividual distances, membership and size (Kummer 1971; Chapman 1990; Aureli et al. 2008). The compromise of assuming collective decisions is expected to be stronger in highly cohesive societies, but the flexibility of high FFD groups could theoretically allow individuals to separate temporarily from others in their group when there is a divergence of interests, despite the costs associated with the decrease in size of their temporary aggregations (Chapman 1990; Aureli et al. 2008; Conradt and List 2009; Kerth et al. 2006; Kerth 2010b).

Due to their constant subgrouping patterns, individuals in groups with high FFD can cover larger areas while separated into different subgroups (Ramos-Fernández et al. 2011). In heterogeneous habitats, this could produce asymmetries in ecological knowledge between individuals, which could be an important driver of their collective decisions. Naive individuals may try to obtain information from other group members that may be more informed about the location of current food resources (Sueur et al. 2011b; Lewis et al. 2013; Ramos-Fernández and Morales 2014). This use of social information –information obtained from the behaviour of conspecifics (Danchin et al. 2004; Dall et al. 2005)- seems to influence the decision mechanisms observed in several species with high FFD, where individuals use their resources more efficiently by following other group members with greater knowledge about the environment (Kerth et al. 2006; Lusseau 2007; Lewis et al. 2013; Merkle et al. 2015), or following those individuals whose particular attributes have been associated with a greater knowledge, like age class, time in the group, and social network centrality (Brent et al. 2015; Smith et al. 2015; Tokuyama and Furuichi 2017). Particularly, social network centrality, consisting in the degree of connectivity with other group members, may allow some individuals to act as information sources as a result of their more connected (and thus better informed) position in the social network, therefore, it can be more profitable follow central individuals (Krause et al. 2007; King and Sueur 2011;

Sueur et al. 2011a). Using these attributes as indicators of ecological knowledge, the partially shared leadership could emerge in species with high FFD from simple local rules. For example, in spotted hyenas (*Crocuta crocuta*), individuals choose to follow higher ranked and more socially connected females, which corresponds to the individuals with more social and ecological knowledge in the group (Smith et al. 2015).

In this study, we explore leadership patterns in collective foraging dynamics of a group of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) a species with high FFD. This species is ideally suited for this exploration, since it has a high degree of FFD and, due to its frugivorous diet influenced by the significant temporal and spatial variation of fruiting trees, there are potential differences in knowledge about the environment among individuals. We investigated whether individual attributes such as age, time in the group, sex and centrality in the social network as well as social relationships influence the collective foraging decisions. We used observations of two different contexts of collective foraging dynamics: focal subgroup observations during collective foraging movements (coordinated movement of several individuals searching for food) to explore leadership patterns, and observations of the arrival to novel food patches to assess the role of knowledge about food sources in leadership and followership patterns. To our knowledge, the latter methodology has not been applied in a primate species with high FFD to evaluate the possible use of social information in collective decisions.

For the collective foraging dynamics of our study group our research questions are as follows: 1) *is there a leader?* For this, we made exploratory analyses comparing the initiation rate of collective foraging movements and the overall average performance as knowledgeable by the individuals. 2) If there are leaders, we expected differences in the leadership rates among individuals according to their particular attributes or partially shared leadership, as in other species with high FFD; therefore, we ask, *who has more followers?* For this, we made exploratory analyses using metrics of leader-follower networks. We predict that individuals of certain age, time in the group, sex and centrality in the social network should be followed more frequently and by a greater number of individuals both in the collective foraging movements and in the collective foraging to novel food patches. 3) Finally, we ask *are foraging collective decisions influenced by the use of social information?* For which we predicted that those characteristics associated to greater probabilities of having information such as age, time in the group and centrality, should be

determinant when choosing a leader, compared to the influence of social relationships and sex of the individuals. In this case, as an estimation of the criteria for collective decision making of our study group, we evaluate the likelihood of the individuals of being followed in both collective dynamics by their particular attributes and their social relationships using generalized linear mixed models (GLMMs). We also evaluated the influence of social information by the comparison of the tendency of arrival to the novel food patches with stochastic null model of arrivals that assumed a random and independent chance of arrival of each individual. If the social information were influencing the collective decision-making in our study group, we would expect a faster arrival of individuals to the novel food patches than expected by chance.

METHODS

Ethical Statement

We conducted the present study in accordance with the guidelines of the Department of Environment and Natural Resources of Mexico (SEMARNAT) under Research Permits DGVS02716/14 and DGVS10405/15. These permits authorized our research on a wild population of spider monkeys (an endangered species) within a protected area in Mexico during 2015 and 2016, respectively. None of the observers had any direct or indirect interaction with the studied animals.

Study Site

Field data were collected in the south-eastern side of the Punta Laguna lake, located on the Eastern margin of the *Otoch Ma'ax Yetel Kooh* protected area in the Yucatan peninsula, Mexico (20°38'N, 87°38'W). The 5367 ha protected area is composed of a mosaic of semi-evergreen forest in different successional stages (García-Frapolli et al. 2007). Average annual temperature fluctuates around 24°C and 70% of annual rainfall is typically concentrated between the months of May and October (Smith-Aguilar et al. 2016).

Study Group

We conducted the study on a habituated group of Geoffroy's spider monkey. The group

has been subject to continuous monitoring since 1997 by local field assistants, researchers and students. Group members are all identified through distinctive facial or body marks (Ramos-Fernández et al. 2018). During the three observation periods of the present study, the group was composed of 35, 31 and 29 individuals, respectively, in 2015, 2016 and 2017 (all age/sex classes included; see Supplementary [Table 1](#)). We classified the individuals as adults if they were more than 8 years old or if a female had at least one offspring, and as subadults if they were between 5 and 8 years old. We classified the immigrant females as subadult until they gave birth for the first time. Juveniles were between 3 and 5 years old and those younger than 3 years as infants (Shimooka et al. 2008; Vick 2008). For this study, we considered all age classes, except the infants, both infants and juveniles usually move and forage together with their mothers, but juveniles begin moving independently (Symington 1987; Vick 2008). In this species, individuals tend to form subgroups of the same-sex (Chapman 1990; Aureli and Schaffner 2008; Ramos-Fernández and Morales 2014; Busia et al. 2017). Males are the philopatric sex, while females born in the group usually emigrate before giving birth for the first time (Shimooka et al. 2008). Thus, all males analysed were born in the group while the oldest adult females have been in the group since the long-term study began in 1997. We classified the time in the group of the individuals in 3 categories: 0 to 3, 3 to 10, and ≥ 10 years of residence time in the group at the beginning of data collection. We use categories for age and time in the group in order to include those individuals for whom we were not able to determine their accurate age, such as the oldest females in the group (assigned to adult category and ≥ 10 years residence time class) and the migrant females (assigned to subadult category and 0 to 3 years residence time class).

Data Collection

The dry season implies a decrease in fruit abundance and ripe fruit is found in dispersed patches, which has been shown to lead to smaller subgroups and higher rates of fission-fusion (Smith-Aguilar et al. 2016; Pinacho-Guendulain and Ramos-Fernández 2017). Therefore, we assumed that during this season, spider monkeys are limited by food and thus the location of available resources represents valuable information for the group members. Thus, for both methodologies, we limited our data collection to the dry season (from January to July), in two consecutive years (2015-2016) for the collective foraging movements, and in three consecutive years (2015-2017) for the visiting dynamics to novel

food patches.

Collective foraging movement

For this methodology we conducted focal, continuous subgroup observation of 4–8 daily hours (Altmann 1974). Due to the high FFD in this species, we seldom found all the group members together and the majority of collective movements observation involved only a fraction of the group members. We considered all individuals within 30 meters of any other as part of the same subgroup (Ramos-Fernández 2005; Aureli et al. 2012). When possible, we chose a focal subgroup containing certain individuals using a fixed rotation list, giving priority to individuals with a lower number of collective movement samples during a given month and in the overall data collection in order to balance the sample for all the group members; although collective foraging movements were not always fissions because on several occasions all members of a subgroup followed the individual who initiated a movement, often there were fissions because only part of the subgroup made the movement, thus in the case of fissions we followed the subgroup containing the chosen individual. Once a focal subgroup was chosen, we recorded its composition and recorded it again at the beginning and at the end of each collective movement due to the fissions and fusions that could have occurred before or during the collective movement. All observations were performed by the same observer (TMPR), with the help of three experienced field assistants to track and identify the individuals.

We defined the start of a collective movement as an event in which an individual moved ≥ 30 m beyond of the periphery of the focal subgroup, was followed by at least another individual and did not return to its original position. The 30 m threshold lies around the limit of the spider monkeys' visual detection range in our study site, estimated by Valero and Byrne (2007), who took into account both the vision threshold of 30 to 80 m of a group of capuchin monkeys (*Cebus apella*) in a subtropical forest (as estimated by Janson and Di Bitetti 1997), as well as personal observations by humans in our study site, who perceive less than that 30 m at canopy height. Additionally, during our study we observed that if an individual moved below this threshold, usually there was no following-behaviour by its conspecifics, and individuals remained foraging in the closest trees around; of the 665 collective foraging movements recorded for 2015 and 2016, only the 3.3% were less than 30 meters and 553 range above of the 50 m (mean \pm SE = 164.36+12.67 m, N = 643).

Thus, we assumed that a movement above this threshold was more likely a result of the leader's knowledge about the location of trees with ripe fruit rather than of the visual detection of food nearby. A practical reason for the use of this threshold is that on a pilot study, we confirmed that this distance allowed us to distinguish the movement of the individual from the periphery of the focal subgroup without losing sight of the rest of the members of the subgroup.

In each collective movement we identified the individual who started moving (the leader, according to Fischer and Zinner 2011; King and Sueur 2011; Pyritz et al. 2011) and the subgroup members who followed it and those who did not. We considered the subgroup members moving behind the leader and in the same direction as followers. At the beginning of the movement, we opportunistically recorded any recruitment signals by the leader: looking back or toward subgroup members and vocalizations. We defined the end of a collective movement when at least 70% of the individuals in the focal subgroup remained stationary for ≥ 3 min after the movement had started. This is because in 90% of our observations, at least 80% of the members of the moving subgroup that we were observing stopped moving and began resting or feeding at the same time. Also, as Valero and Byrne (2007), we observed that monkeys did not stop for periods longer than 4 minutes at a tree if its resources were not abundant enough to cause delays to travel. We considered every arrival site as a starting point for the next collective movement after this stationary period. Also, we defined a starting point as the place where the focal subgroup was located before beginning the daily data collection. We designated a collective movement as a collective foraging movement if at least 50% of the focal subgroup members fed for $\geq 50\%$ of the duration of the visit to that movement's arrival site.

Visiting dynamics to novel food patches

For this second methodology, we performed focal observations from dawn to dusk on previously selected feeding trees to identify all individuals visiting the tree during its ripe fruit period. Observations were made by an observer per tree. The focal trees were chosen according to the diet preference by spider monkeys; we selected trees with a ≥ 0.45 m diameter at breast height (DBH) or patches constituted by trees of the same DBH range within a maximum of 20 m distance between them and ripe fruit synchrony. As ripe fruit is the resource of interest for the study group, we began our observation of a focal tree

(hereafter focal food patch) at the time it contained only unripe fruit in order to ensure that we recorded all arrival events once they contained ripe fruit. We recorded all individuals arriving at the focal food patch to feed, once the fruit was ripe. We observed the focal food patches until there was no more available ripe fruit, or when no additional visits occurred for consecutive days or if all group members had already visited the focal food patch.

Once an individual(s) had visited the focal food patch we considered it as knowledgeable about the focal food patch, while all other group members that had not yet visited that food patch were considered as naive (Marzluff et al. 1996; Buckley 1997; Kerth et al. 2006). If a naive individual arrived at the focal food patch with a knowledgeable individual-the leader-, we assumed that the naive had followed the knowledgeable, and we recorded it as a follow-event. Once a naive individual had arrived at the focal food patch, we considered it as knowledgeable for subsequent events in that focal food patch. These assumptions are justified on the basis of the recurrence of the species' foraging travel routes, which suggest that knowledgeable individuals remembered the focal food patch and were able to return to forage (Valero and Byrne 2007). Although the study group shares a series of foraging routes, due to the extension of their home range, it is difficult for a single individual to monitor all the routes in the same period of time, considering a census carried out in the home range of our study group (Bonilla-Moheno 2008; G. Ramos-Fernandez unpubl. data), there are potentially 1692 trees of five species that spider monkeys could forage in the dry season. Because the precise availability of ripe fruit in a tree is somewhat unpredictable, it is unlikely that all the individuals will be aware of its availability at the same time by monitoring each potential tree with ripe fruit. In addition, the trees chosen were trees outside the usual routes of the monkeys to leave and return to their overnight sites. Thus we assumed the novelty of each selected novel food patch.

We considered two successive arrivals of subgroups at the focal tree as independent events if there was a difference of ≥ 3 min between them or if there was a difference of $\geq 90^\circ$ in the subgroup's direction of arrival. The 3 min cut-off was based on our observations of collective movements in this study, where individuals traveling together arrived from the same direction and within less than 3 minutes, on average. By noting the sequence and frequency of visits by naive individuals, and whether they tended to arrive with a knowledgeable individual, we were able to ascertain whether there was a follow-behaviour from naive to knowledgeable individuals.

Data Analysis

Individual traits and social relationships

The individual attributes analysed as independent variables in both methodologies were: sex (female, male), age (infants, juveniles and adults), residence time classes (0 to 3, 3 to 10, and ≥ 10 years in the group at the beginning of data collection), centrality in the social network and social relationships between the individuals. For all statistical analyses we excluded records in a consort context (an adult male and oestrous female pair) and instances of following between a mother and her juvenile daughter from all analyses. The former because they might have a sexual motivation and the latter because, unlike the juvenile males, we rarely saw juvenile females moving independently of their mother.

As an indirect proxy of social relationships we used the association index based on co-occurrence records between each pair of individuals in subgroup scan samples recorded every 20 minutes during 4-6 hours per day in the study period: 2015-2016 for the collective foraging movements; and 2015-2017 for the visiting dynamics to novel food patches (for this period we only use data from individuals who were present during two continuous years on the field work). Using these samples we calculated the twice-weight association index (Whitehead 2008, 2009), which describes the association between individuals A and B as: $\text{association (A, B)} = N_{AB}/(N_A + N_B - N_{AB})$; where N_{AB} corresponds to the number of scan samples in which A and B appeared together, N_A refers to the number of scan samples in which A was present, and N_B refers to the number of scan samples in which B was present.

To obtain the centrality of individuals in the social network, we used the twice-weight association index defined above to build a weighted, non-directed network (because this index represents symmetrical, weighted associations). In these networks, nodes represented individuals and weighted edges the dyadic association index between each pair of individuals. We measured the centrality value of each individual by its eigenvector centrality coefficient or eigencentrality; this represents an individual's summed connection

to others (and the strength of the links between individuals) weighted by their respective centralities, and ranges from 0 (least central) to 1 (Bonacich 1972, 1987). Thus, the centrality of an individual does not only depend on the number of its adjacent nodes and strength of its connections, but also on the value of centrality of those nodes connected to such individual, a high value means either that the individual is connected to a large number of group members, or that the individual is connected to others that are also highly central in the social network. (Newman 2004). This metric is often interpreted as an indicator of an individual's influence in its network (Grassi et al. 2007). We computed the social network and the eigenvector centrality coefficient (hereafter centrality) of each individual using the *igraph* package in R (R Core Team 2016).

Is there a leader?

To determine the existence of leadership in the collective foraging movements, we calculated an initiation index for each group member as the number of times an individual initiated a collective foraging movement out of the total number of times it was seen in all focal subgroups (Fig. 1). In the case of the visiting dynamics to novel food patches, we calculated an attraction index to evaluate the overall average of an individual to perform as knowledgeable, and corresponds to the number of times that a knowledgeable individual arrived with naive individuals to novel food patches out of the total records of the individual in all the focal food patches Fig. 1); In most of the focal food patches, the arrival events comprised several knowledgeable and naive individuals, implying that an arrival event could have several follow events (dyad knowledgeable-naive). Thus, we divided the record of each arrival event by the number of its knowledgeable individuals, and we assigned that proportional value to each knowledgeable-naive dyad in the arrival event analysed. For example, on an arrival event of the naive individuals C, D and E with knowledgeable individuals A and B, we assigned to A and B a 0.50 likelihood of having been followed by each naive individual, thus the total follow event record for A in that particular arrival event was 1.5, assigning also the same total for B. We sum all the records in which A was followed and divide it by the total number of observations of A in all the focal food patches to obtain its attraction index.

As an initial exploration of the results, we carried out bivariate analyses, using Shapiro-Wilk tests to analyse the data normality of variances. For the collective foraging

movements, we used Mann-Whitney U test to compare the initiation index between two independent groups (sex) and Kruskal-Wallis tests to compare more than two independent groups (age classes and residence time classes), and quantify the relation between the initiation index and the centrality of individuals in the social network using Spearman's rank correlation. For the visiting dynamics to novel food patches, we conducted t-tests to compare the attraction index among sexes and ANOVA to compare among age classes and residence time classes. We assessed the relation between the centrality of the individuals with their attraction index by the Pearson correlation. For all the analyses we considered differences to be statistically significant at an alpha level of 0.05. When the analyses for more than two classes were significant, we performed the subsequent post hoc tests: Tukey HSD post-hoc for ANOVA and Dunn's post hoc for Kruskal-Wallis tests.

Who has more followers?

We built leader-follower networks of the collective foraging movements from the recruitment index of the individuals (Fig. 1), represented by Recruitment (A->B) = $F_{AB} / (F_{AB} + NF_{AB})$; where F_{AB} corresponds to the number of foraging collective movements that A started and B followed it, while NF_{AB} refers to the number of foraging collective movements that A started and B (who was present at the beginning of the movement) did not follow it. This asymmetric index ranges from 0, when B never followed A, to 1, when B followed A every time that A began a movement and B was present. In these networks, the nodes represent individuals and weighted directional edges represent the value of the recruitment index for each individual. We evaluated the influence of each individual as leader through its in-degree (number of incoming edges to a node) and in-strength values (added weights of all the incoming edges to a node). Both weighted directional networks included the asymmetry of each leader-follower interactions (Wey et al. 2008), e.g., the interactions that A directs to B may not be the same as those from B to A. This implies that the in-degree of an individual corresponded to the total number of group members that followed it, and its in-strength was the total recruitment index for this individual towards all the group members.

Similarly, we built weighted, directed networks for the visiting dynamics to novel food patches using the recruitment by knowledge index (Fig. 1), represented by: Recruitment (A->B) = $F_{AB} / (F_{AB} + F_{BA} + NF_{AB})$; where F_{AB} corresponds to the total number of events where

the knowledgeable individual A was followed by the naive individual B, while F_{BA} is the total number of times that the knowledgeable individual B was followed by the naive individual A, and NF_{AB} corresponds to the number of times that A and B arrived both as naive together for the first time to new patches. We only used the records of dyads that we saw interact as a knowledge-naive at least twice. This asymmetrical index ranges from 0, when B never arrived to a novel food patch with the knowledgeable individual A, to 1, when B was always observed arriving to a novel food patches with the knowledgeable A. In this case, the in-degree of an individual corresponded to the total number of group members who followed it as knowledgeable and its in-strength was its overall records of being followed as knowledgeable in relation to the rest of the group members.

We used Shapiro-Wilk tests to analyse the data normality of variances in the in-degree and in-strength values among the different classes. We compared, both in the collective foraging movements network and in the visiting dynamics to novel food patches network, the in-degree, and in-strength values between the age, residence time and sex classes. We used ANOVA and Kruskal-Wallis test for more than two independent groups (age classes and residence classes) with parametric and non-parametric data respectively, and the Mann-Whitney U test to compare the in-degree and in-strength values between the sexes. To quantify the relation of the in-degree and in-strength values with the centrality of individuals in the social network, we computed the Spearman's rank correlation between these variables for both collective dynamics networks. For all the analyses we considered differences to be statistically significant at an alpha level of 0.05. When the analyses for more than two classes were significant, we performed the subsequent post hoc tests: Tukey HSD post-hoc for ANOVA and Dunn's post hoc for Kruskal-Wallis tests.

Are foraging collective decisions influenced by the use of social information?

We carried out Generalized Linear Mixed Models (GLMMs) to examine the likelihood of being followed as a function of the individual attributes, as well as the social relationship (association index) between the leader and the follower. For the collective foraging movements, the dependent variable was whether in each collective movement each subgroup member decided to follow or not a particular leader every time that this leader started a movement. We included as fixed effects: the leader-follower dyad sex class (female-female, female-male, male-male, male-female), age class, residence time class

and the centrality of the leader in the social network, as well as the social relationship (association value) between the leader and the follower. To evaluate whether the followers' response was determined by a combination of factors, as additional independent variables we tested the significance of three interaction terms: dyad sex class *association value, age class of the leader*association value and residence time class of the leader*association value. Thus, we evaluated 8 fixed effects. As random effects we included the leader and follower identities in each collective movement. Since the response variable was binary, we used a binomial model and a logit link function (Bolker et al. 2009).

For the visiting dynamics to novel food patches we used the recruitment by knowledge index (from the previous section) as an indicator of the decision to follow or not to a knowledgeable individual by each of the group members, and we used it as the dependent variable for the GLMM. As fixed effects, we included the same 8 fixed effects as in the previously mentioned GLMM. As random factors, we included the knowledgeable and naive identities of all the analysed dyads. We used a binomial model and logit link since the response variable was the recruitment index (proportion data; Bolker et al. 2009).

For both GLMMs explained above, we built a null model including only the random factors and a full model including the 8 fixed effects. We selected as the final model that which excluded all the variables and interactions that did not improve the full model fit at the significance of at an alpha level of 0.05. We did not interpret main effects if the predictor variable was included in a significant interaction effect. We compared the null, full and final models using a likelihood ratio test (AIC) with the ANOVA function (Zuur et al. 2009). All GLMMs were carried out using the *lme4* package (Bates et al. 2014) in R (R Core Team 2016).

As an additional assessment of whether some factor like sharing information could promote the arrival to novel food patches, we built a stochastic null model to compare the observed arrival rate to the focal food patches with a random expectation (Fig. 1). First, we generated a vector with the set of all group members tagged with their identity. Then we simulate arrival events, choosing individuals randomly from the set of all group members to form arrival subgroups in subsets of a size taken from the distribution of the subgroup sizes observed in the focal food patches. For each patch, we simulate 36 arrival events

(which correspond to the maximum observed number of arrival events in the focal patches), counting the number of new individuals accumulated with each arrival subgroup, until the last arrival event, number (the 36th). We repeated this simulation 1000 times or what would correspond to 1000 simulated novel food patches. This model was constructed in R (R Core Team 2016).

We computed the relative number of accumulated new individuals per arrival with respect to the total number of individuals in the patch (from the first arrival to the 36th) in the 24 field focal food patches and in the 1000 simulated patches. We plotted the averages of the relative number of accumulated new individuals per arrival of the simulated and observed patches and we compared it using a Wilcoxon Signed-Rank test. If the rates showed similar tendencies of accumulation of new individuals with respect to the number of arrival events, the observed phenomenon would be indistinguishable from a random process; conversely, if the field food patches showed a faster rate of new individuals accumulation compared to the simulated patches, we would have evidence that a factor such as social information could be promoting the arrival of the individuals to the foraging sites.

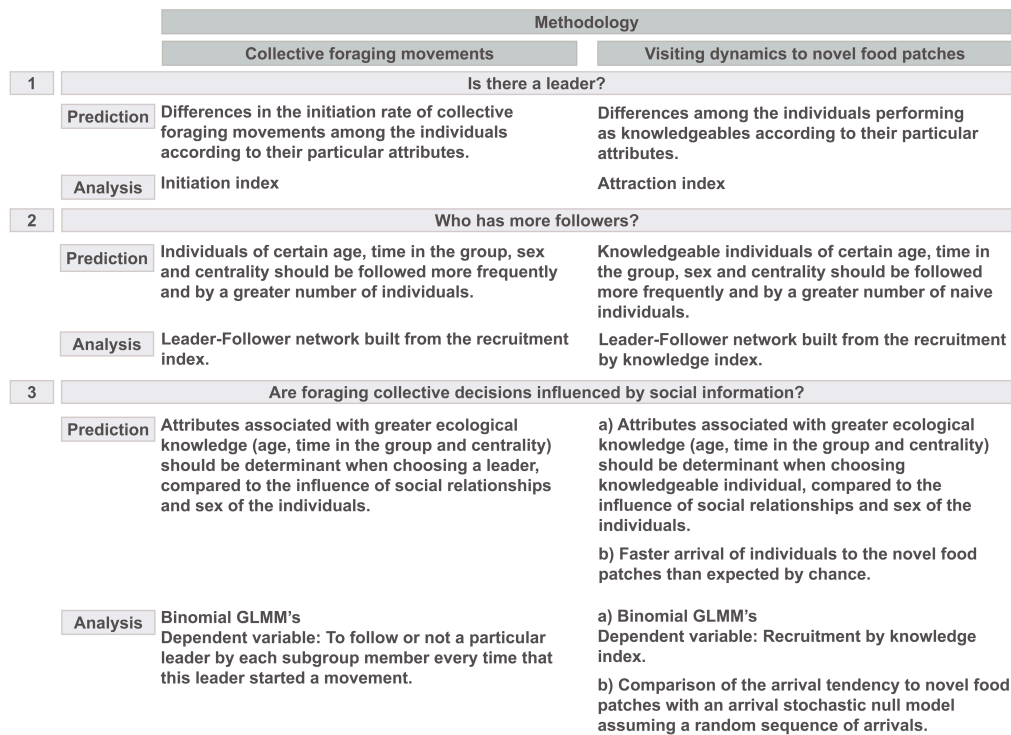


Figure 1. Diagram summarizing predictions and the sequence of steps in analyses.

RESULTS

Is there a leader?

In total we recorded 643 foraging collective movements in which the initiator could be identified. In only 36 of these movements did we distinguish some obvious recruitment signs (20 vocalizations and 16 display back glances). In the rest of the collective movements, the individual that we identified as the leader (see Methods), was followed by other individuals when initiating a movement without any obvious recruitment sign. Members of both sexes, of all residence time and age classes (excluding infants) initiated collective foraging movements, with higher initiation indices in adults and subadults than in juveniles (Fig. 2a; Kruskal-Wallis test: $H_2= 18.837$, $P<0.001$; *post hoc* multiple comparison Kruskal-Wallis test: $P<0.05$). Likewise, individuals with more than 10 years of residence time initiated collective movements more often than individuals in the category of 3 to 10 years (Fig. 2b; Kruskal-Wallis test: $H_2= 6.843$, $P=0.0326$; *post hoc* multiple comparison Kruskal-Wallis test: $P<0.05$). There was no significant difference in the initiation indices between the sexes (Fig. 2c; Mann-Whitney U test: $U = 122$, $N_{\text{males}}=10$, $N_{\text{females}}=25$, $P=0.92$). The initiation index of individuals was not significantly related to their centrality in the social network (Spearman rank correlation: $r_s = -0.08$, $N = 35$, $P = 0.62$).

In the visiting dynamics to novel food patches, we observed 136 follow events in 24 focal food patches. While members of both sexes, all residence time and age classes (excluding infants) acted as knowledgeable individuals and were followed to focal food patches, males did it more frequently than females (Fig. 2e; t test: $t_{31}= -2.907$, $N_{\text{males}}=10$, $N_{\text{females}}=23$, $P=0.006$). We detected no significant difference in the attraction index among the age classes (Fig. 2d; ANOVA: $F_{1,2} = 0.39$, $P=0.67$), nor between the residence time classes (Fig. 2f; ANOVA: $F_{1,2} = 0.69$, $P= 0.50$). An individual's attraction index was not correlated to its centrality in the social network (Spearman rank correlation: $r_s = 0.09$, $N = 33$, $P= 0.61$).

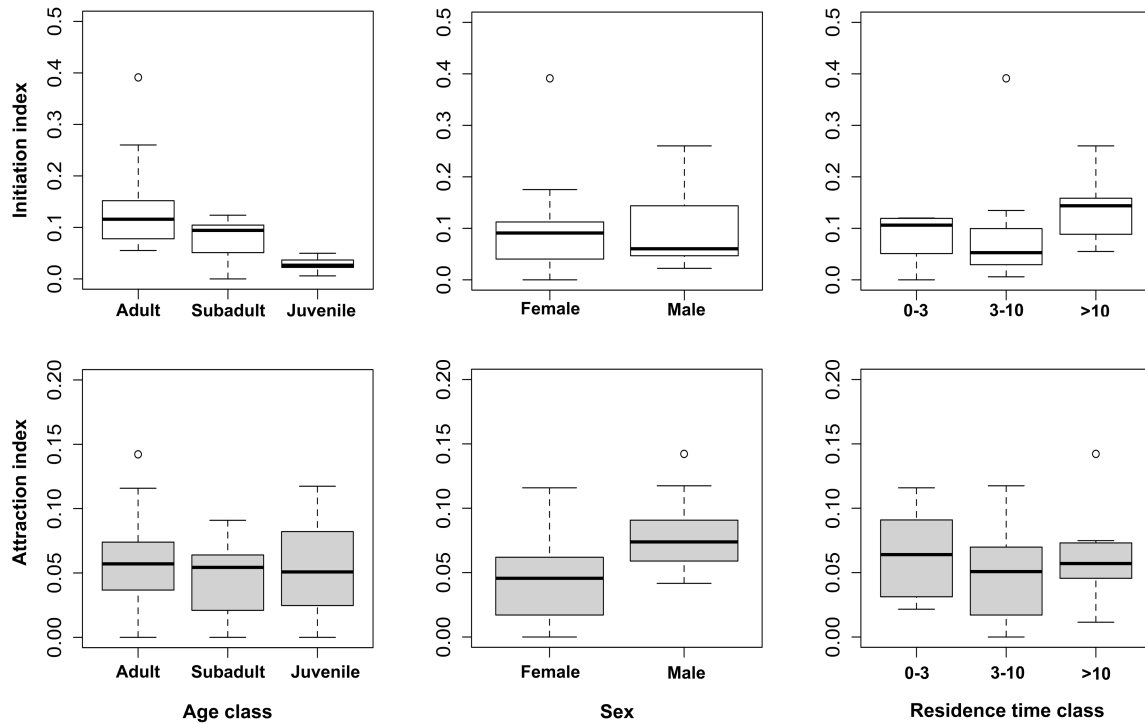


Figure 2. Leadership according to the particular attributes of the individuals in: foraging collective movements (a-c; initiation index: Total number of collective foraging movements initiated by an individual /total records of the individual in all focal subgroups; white bars; adults and subadults vs juveniles $P<0.001$; more than 10 years resident individuals vs 3 to 10 years $P<0.05$); and visiting dynamics to novel food patches (d-f; attraction index: Total number that a knowledgeable was followed by naive individuals to novel food patches / total records of the knowledgeable individual in all the focal food patches; gray bars; knowledgeable males vs knowledgeable females $P<0.01$).

Who has more followers?

In the leader-follower network of the collective foraging movements, adults showed higher recruitment success than juvenile individuals, shown by their higher in-degree values or total number of followers (Fig. 3a; Kruskal-Wallis test: $H_2= 10.535$, $P=0.005$; post hoc multiple comparison Kruskal-Wallis test: $P<0.05$) and in-strength values or the sum total of their recruitment index towards all the group members (Fig. 3b; Kruskal-Wallis test: $H_2= 6.649$, $P=0.035$; post hoc multiple comparison Kruskal-Wallis test: $P<0.05$). Similarly, individuals with more than 10 years of residence time had a higher in-degree (ANOVA: $F_{1,2}$

= 6.313, $P= 0.004$; post hoc Tukey's *HSD*: $P<0.05$) and in-strength values than the rest (Kruskall-Wallis test: $H_2= 11.193$, $P=0.003$; post hoc multiple comparison Kruskall-Wallis test: $P<0.05$). There was no significant difference between the sexes in their in-degree (Fig. 3a; Mann-Whitney *U* test: $U = 85$, $N_{\text{males}}=10$, $N_{\text{females}}=25$, $P=0.14$) and in-strength values (Fig. 3b; Mann-Whitney *U* test: $U = 96$, $N_{\text{males}}=10$, $N_{\text{females}}=25$, $P=0.29$). The recruitment success of group members correlates with their centrality in the social network, both in terms of their total number of followers or their in-degree values (Fig. 3d; Spearman rank correlation: $r_s = 0.40$, $N = 35$, $P= 0.016$) and, in terms of their total follow frequency or in-strength values (Fig. 3e; Spearman rank correlation: $r_s = 0.49$, $N = 35$, $P= 0.002$).

In the leader-follower network of the visiting dynamics to novel food patches, between the sexes the recruitment success was only significantly different for the males, who had higher in-degree (Fig. 4a; Mann-Whitney *U* test: $U=49$, $N_{\text{males}}=10$, $N_{\text{females}}=22$, $P= 0.013$) and in-strength values than females (Fig. 4b; Mann-Whitney *U* test: $U = 37$, $N_{\text{males}}=10$, $N_{\text{females}}=22$, $P= 0.003$), and for individuals with more than 10 years of residence time, who had higher in-degree values compared with the other group members (Kruskall-Wallis test: $H_2= 8.208$, $P= 0.016$; post hoc multiple comparison Kruskall-Wallis test: $P<0.05$). There was no significant difference in the in-strength values between the residence time classes (Kruskall-Wallis $H_2= 1.973$, $P= 0.372$) and in the in-degree (Fig. 4a; in-degree, ANOVA: $df = 2$, $F = 1.188$, $P= 0.319$) and in-strength values between age classes of the leaders (Fig. 4b; in-strength, ANOVA: $F_{1,2} = 0.35$, $P= 0.707$). There was a significant relationship between the recruitment success and the centrality in the social network of the group members; in other words, an individual's role as leader (when knowledgeable) was related to its centrality in the social network, both by its total number of naive followers or its in-degree values (Fig. 4d; Spearman rank correlation: $r_s = 0.54$, $N = 33$, $P= 0.0012$) and, by its follow frequency by naive individuals or its in-strength values in the leader-follower network (Fig. 4e; Spearman rank correlation: $r_s = 0.53$, $N = 33$, $P= 0.0014$).

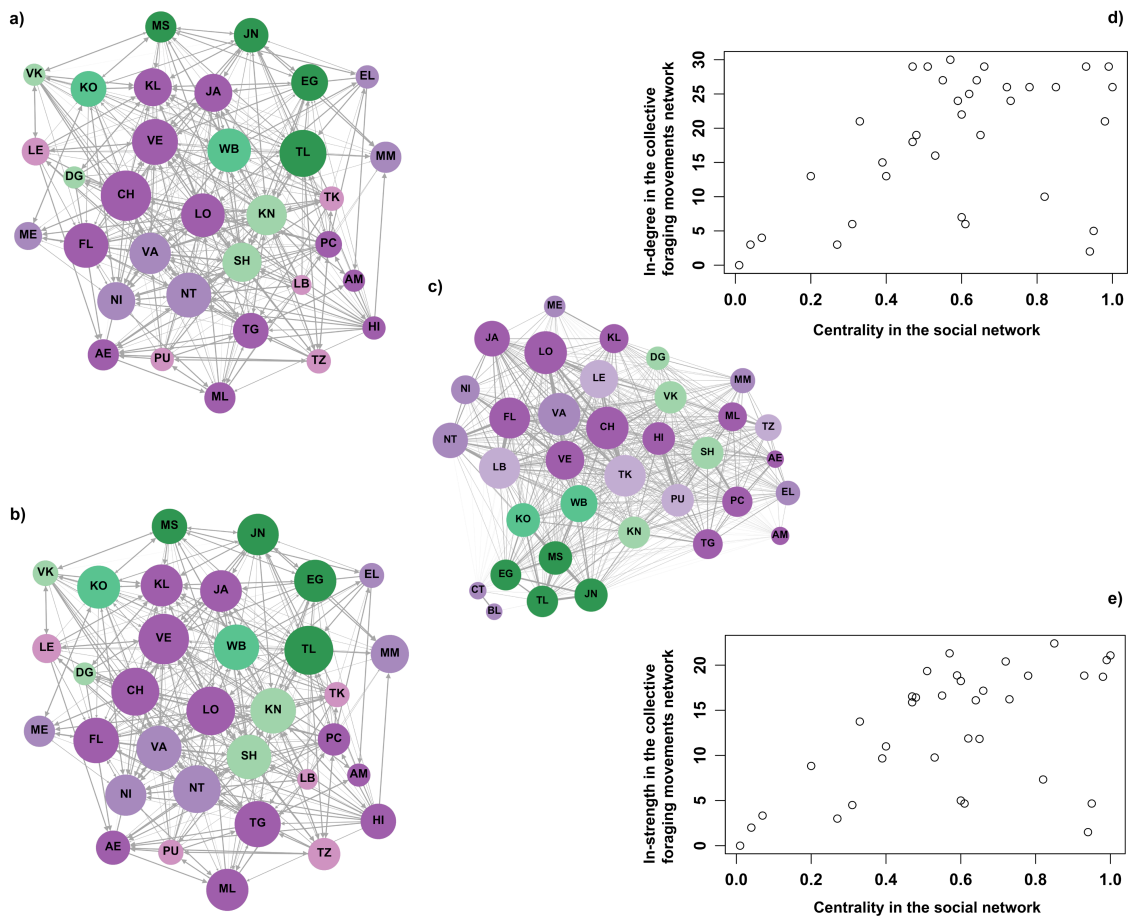


Figure 3. Relationship between the leadership in the collective foraging movements and the centrality in the social network. (a) Collective foraging movements network, in-degree; (b) In-strength; (c) Social network, association index per individuals over two years 2015-16 (undirected network); (d) In-degree as a function of the individual centrality of the leaders ($r_s = 0.40$, $N = 35$, $P = 0.016$); (e) In-strength as a function of the individual centrality of the leaders ($r_s = 0.49$, $N = 35$, $P = 0.002$). In the networks, nodes represent individuals, females and males in purple and green tones respectively; tone gradient (from highest to lowest) indicates age class; labels represent the name of each individual; node size is proportional to its in-degree (a), in-strength (b) and individual centrality (c); the thickness of the links represents the frequency of the number of interactions as leader-follower in the collective foraging movements network, and its association index in the social network, respectively. Arrows represent directional influences as leader from one individual to another.

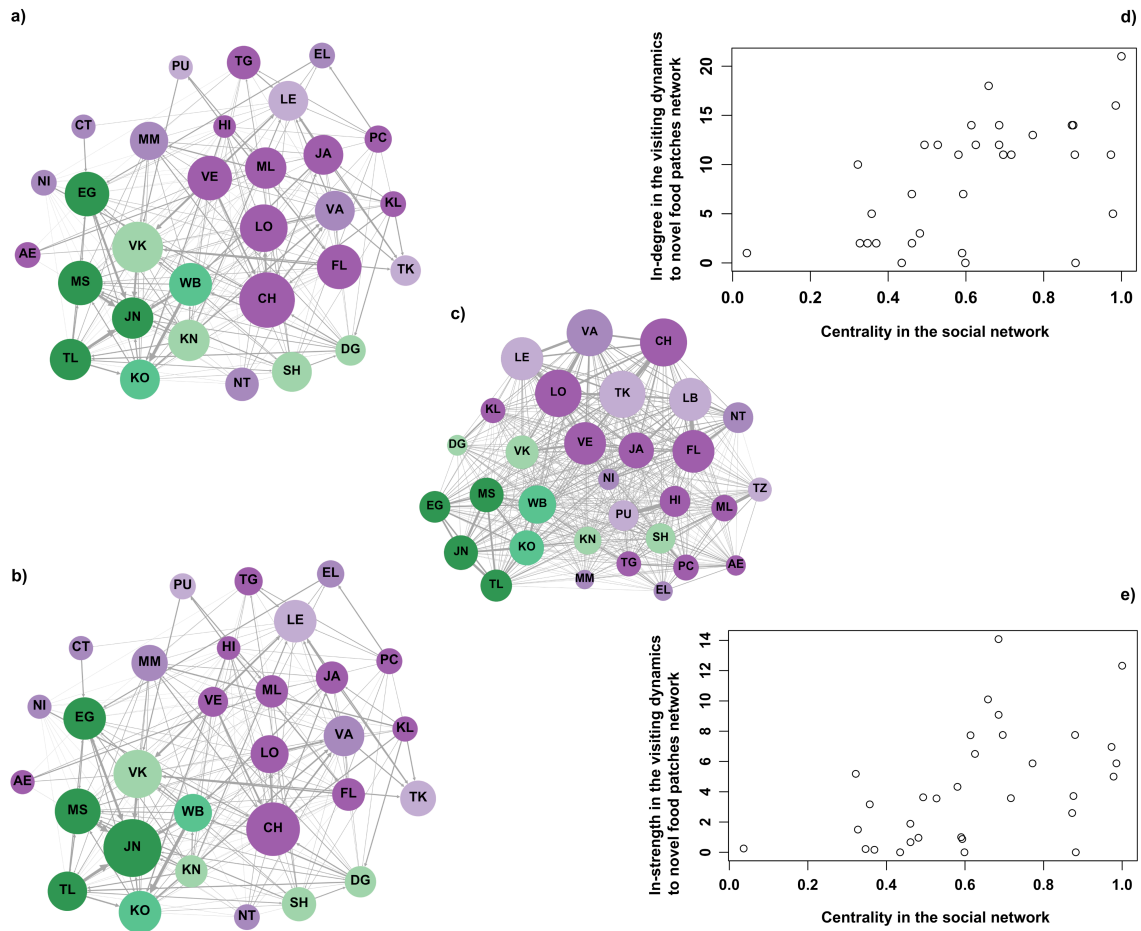


Figure 4. Relationship between the leadership in the visiting dynamics to novel food patches and the centrality in the social network. (a) Visiting dynamics to novel food patches network, in-degree; (b) In-strength; (c) Social network, association index per individuals over three years 2015-17 (undirected network); (d) In-degree as a function of the individual centrality of the leaders ($r_s = 0.54$, $N = 33$, $P = 0.0012$); (e) In-strength as a function of the individual centrality of the leaders ($r_s = 0.49$, $N = 35$, $P = 0.002$). In the networks, nodes represent individuals; females and males in purple and green tones respectively; tone gradient (from highest to lowest) indicates age class; labels represent the name of each individual. Node size is proportional to its in-degree (a), in-strength (b) and individual centrality (c); the thickness of the links represents the frequency of the number of interactions as leader-follower in the visiting dynamics to novel food patches foraging network, and its association index in the social network respectively. Arrows represent directional influences as leader from one individual to another.

Are foraging collective decisions influenced by the use of social information?

The full model of the collective foraging movements showed that all the interactions were significant (Table 2), suggesting that the influence was the result of the social relationship. We made a final model only with the social relationship and without the non-significant variables: leader-follower sex, centrality in the social network, age class and residence time of the leader. When we compared between the models, the final model was statistically different from the null and the full model (likelihood ratio test: $N = 4873.5$, $X = 221.92$, $P < 0.001$). The final model reveals that, when deciding whether to follow or not a particular leader, the main factor that an individual considered is whether it had a strong social relationship with the leader (i.e. the higher the association index between a follower and a leader, the stronger the tendency of the former to follow the latter).

In the full model of the visiting dynamics to novel food patches, the significant variables were the centrality of the leader in the social network and the leader-follower sex; the interaction of residence time of the leader with the association value showed a trend. We built a final model with these variables, removing those that were non-significant in the full model (age class of the leader, association value among the leader-follower and the interactions: age class and dyad sex class of the leader with association value among the leader-follower). The final model was statistically different from the null and the full model (likelihood ratio test: $N = 452.42$, $X = 54.649$, $P < 0.001$), and showed that knowledgeable individuals (leaders) with higher values of centrality were more likely to be followed by naive individuals (followers). Likewise, males were more likely to be followed by other males; and females did not show a significant preference to follow a knowledgeable individual of a particular sex (follow a male rather than another female: $\beta = 0.503$, $SE = 0.449$, $z = 1.119$, $p = 0.263$; follow another female rather than a male: $\beta = -0.368$, $SE = 0.444$, $z = -0.829$, $p = 0.406$). Furthermore, the interaction between the residence time class of the leader and the association value was significant in the final model, where knowledgeable individuals living in the group from 3 to 10 years had a higher probability of being followed by naive individuals with whom they shared closer social affinity (Table 3). The final model reveals that, when deciding whether to follow or not a particular knowledgeable individual to a novel food patch, the main factor that a naive individual considered was the centrality of the knowledgeable one in the social network, as well the sex of the knowledgeable individual. The naive individual considered its social relationship

with the leader if the age of the leader ranged from 3 to 10 years.

Table 2

GLMM binomial tests of the collective foraging movements after nonsignificant terms were removed from the model.

	Estimate	SE	Z	P
(Intercept)	0.1495	0.1166	1.282	0.2
Association value	4.4109	0.3191	13.823	<2e-16

Significant predictors are presented in bold.

Table 3

GLMM binomial tests of the visiting dynamics to novel food patches after nonsignificant terms were removed from the model.

	Estimate	SE	Z	P
(Intercept)	-3.934	0.762	-5.162	<.001
Eigenvector centrality coefficient	2.315	1.033	2.242	<.05
Dyad sex class				
male-male (reference category)	-	-	-	-
female-female	-1.397	0.34119	-4.095	<.001
female-male	-2.131	0.509	-4.187	<.001
male-female	-0.942	0.354	-2.661	<.01
Association value (AV)	-0.060	1.088	-	-
Residence time in the group				

≥ 10 (reference category)	-	-	-	-
Resident 0 to 3	0.0468	1.219	-	-
Resident 3 to 10	-0.910	0.415	-	-
Interactions				
Resident 0 to 3* AV	13.647	8.626	1.582	0.113
Resident 3 to 10 * AV	2.951	1.354	2.180	<.05

Significant predictors are presented in bold. We ran the GLMM again, with a different order among the coefficients classes of the dyad sex class to assess the probability of a female following a male instead of a female: $\beta = 0.503$, $SE = 0.449$, $Z = 1.119$, $P = 0.263$.

The plot of the average cumulative number of new individuals per arrival (new individuals that had not been in the patch), showed a faster tendency of new cumulative individuals in time in the focal food patches in comparison with the arrival tendency in the patches of the stochastic null model (Fig. 5). These differences were statistically significant (Wilcoxon signed-ranks test $T = 181$, $N = 36$, $P = 0.028$). Therefore, the arrival rate of individuals in the focal food patches was faster with respect to the number of visits than expected by chance alone.

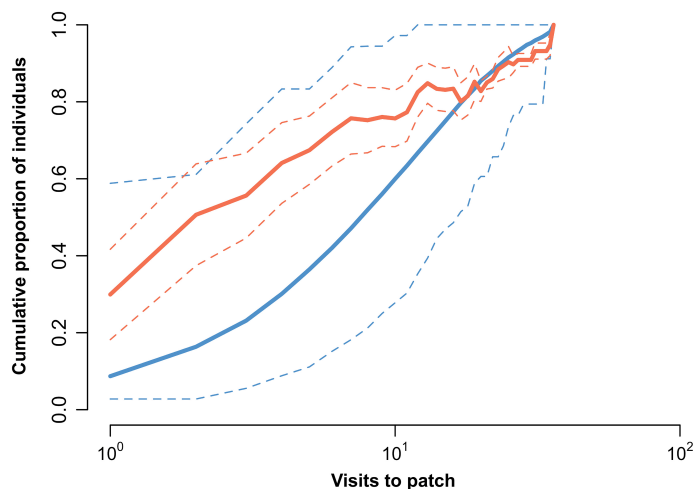


Figure 5. Arrival rate of the individuals to novel food patches: mean of the cumulative proportion of individuals by event in the 24 focal field food patches (red line), 95% confidence intervals (CIs) calculated across the 24 patches (red dotted lines); mean of accumulated individuals by event in the 1000 simulated patches in the stochastic null model (blue line), extreme values accumulated individuals by event (dotted blue lines).

DISCUSSION

Our findings confirmed our hypothesis that spider monkeys display a partially shared leadership in their collective foraging dynamics. Most individuals initiated collective foraging movements, although adults, subadults, and those individuals with more than 10 years of residence time did it more frequently. Also, most individuals were followed when they were knowledgeable about the location of a feeding tree, but males were followed more often than females. Likewise, not all individuals were followed with the same frequency and by the same number of followers (recruitment success): central individuals in the association network, adults, and those individuals with more than 10 years of residence time had a more significant role as leaders in the foraging collective movements; also, central individuals in the association network and males stood out as leaders to novel food patches compared with other group members who also knew about the location of an available food patch. This confirms our hypothesis that spider monkeys display a partially shared leadership in their collective foraging dynamics; the recruitment success was concentrated in the individuals who possess the mentioned attributes.

Despite the differences in our two methodologies, both revealed a significant role of the central individuals as leaders, in terms of the number of followers and the frequency of followership. Individuals with high centrality in the social network belonged to all ages (except infants), both sexes and varied in the time in the group. Central individuals could act as information spreaders as a result of their quantity and type of connections, which in consequence could influence collective dynamics (Krause et al. 2007; King and Sueur 2011; Sueur et al. 2011a; Carter et al. 2016). From the point of view of an individual that requires information about new food sources, following other individuals to whom it is

strongly linked is not likely to provide it with novel information (Granovetter 1973; Krause et al. 2007), because strongly linked individuals share similar experiences. In the case of species with high fission-fusion dynamics, two individuals that are often in the same subgroup probably know a more similar subset of trees than two individuals who spend time in different subgroups. Therefore, when seeking new food sources, it should be more profitable to follow central individuals over closest partners.

It is possible that central individuals in the spider monkey social network, by virtue of their central position could have greater access to information, which in turn would make them attractive as information sources. There is evidence of the use of social information in the collective decisions in other species with high FFD, as in bottlenose group dolphins (*Tursiops* sp; Lusseau 2007) and tit birds (family Paridae; Aplin et al. 2012) where central individuals are more informed about the quality of food patches, and also are more frequently followed in their foraging movements by other group members, or as in other species with high FFD where at least those individuals whose age, sex, or centrality suggest a better knowledge about resources: bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*, Kerth et al. 2006), bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*; Lewis et al. 2013), bison (*Bison bison*, Merkle et al. 2015), killer whales (*Orcinus orca*, Brent et al. 2015), spotted hyenas (*C. crocuta*, Smith et al. 2015) and bonobos (*Pan paniscus*, Tokuyama and Furuichi 2017). We did not expect to find a prominent role by males in terms of the frequency with which they were followed by many naive individuals to novel food patches, when they were knowledgeable. Due to the tendency of males to follow each other, we cannot discard the influence in our results of the preference of this species to form subgroups of the same-sex (Chapman 1990; Aureli and Schaffner 2008; Ramos-Fernández and Morales 2014; Busia et al. 2017), however, the females did not show a preference to follow a particular sex. Alternatively, this could also be a result of males acting as reservoirs of ecological information due to their capacity to discover novel food patches as they range over larger areas than females. Therefore, males akin to central individuals (of both sexes, age class and residence time class) are likely to be attractive as information sources.

In the collective foraging movements, the social relationship between the leader and the follower was the main factor that increased the likelihood of an individual being followed. In the visiting dynamics to novel food patches, however, the centrality in social network and the sex remained as the main factors that increase the likelihood of an individual to be

followed, and the social relationship between the knowledgeable and naive individual was only important if the knowledgeable had between 3 to 10 years in the group, which also corresponds to the age of several central individuals. Therefore, the influence of some phenomenon different from the relationships, such as social information, as criteria for choosing a leader was more evident in the visiting dynamics to novel food patches.

It is possible that in the collective foraging movements, social information has a similar effect as in the focal food patches, but that our method did not allow us to disentangle it from other influences. While in the visiting dynamics to novel food patches we could study the decision of a naive individual who followed another, presumably based on their information asymmetry that each one possessed, the collective foraging movements included many different patches, possibly known and novel ones. This may imply that the focal subgroups could include combinations of knowledgeable and naive individuals, giving rise to a greater variability in terms of who was following who based on social information. Given this variability, it is possible that the influence of social relationships on the collective foraging movements cannot be elucidated using the methodology of the present study. The leader-follower network of this collective dynamics, as the network of the visiting dynamics to novel food patches, showed that when individuals with high centrality in the social network initiate a collective movement, many individuals tend to follow.

We need to be cautious about the interpretation of our results regarding the influence of social relationships in collective decision-making. While the relationship between two individuals is defined by the temporal pattern of their different social interactions (Hinde 1976), the association patterns are considered as the outcome of the history of past interactions between the individuals (Hinde 1976; Whitehead and Dufault 1999), thus here we only take the relative frequency of co-occurrence of the individuals in the same subgroup in several contexts (i.e., resting, co-feeding, moving and others) over the study period (i.e., association index) as an indirect proxy of the social relationships among them, without considering other social interactions between the individuals as grooming, proximity, consort and contest. However, considering that in spider monkeys the subgroup choice during fission events is influenced by the quality of social relationships (Busia et al. 2017), had we used several types of social interactions to define a social relationship, we could have obtained a more complete approach to the influence of the social relationships in the foraging collective decisions. Likewise, the collective foraging networks are not

strictly independent from the social network, but there are significant differences between them. We constructed the social network from the co-occurrences of the individuals, therefore this network (and in consequence the individuals' centrality) contains social information at a different temporal scale than the collective foraging networks: while the social network, reflects a long-term history of social interactions in various contexts, the collective foraging dynamics networks shows the short-term leadership patterns among the individuals. Both collective foraging dynamics networks correspond to short-term variables that result from immediate decisions influenced by the current environmental context, i.e. food availability.

The importance of social information in the arrival of new individuals to food patches is suggested by the results of our stochastic simulation. There we compared the arrival rate of new individuals in the observed food patches with simulated arrivals. The fact that new individuals arrive to the observed patches faster than expected by chance, suggest that the arrival of new individuals the result of some process that spreads information, supporting the hypothesis that spider monkeys use social information to make their foraging collective decisions. Group members could be using individual identity as a cue to find new food sources. More specifically, followers may recognize key individuals (mainly males and central individuals) as information sources through regular interactions with them, perhaps having learned the benefits gained from following certain individuals from previous experience (Lewis et al. 2011, 2013). Those particular individuals would emerge as information sources as a result of a collective construction (Flack 2012), i.e. the accumulation in time of interactions where individuals learn about foraging ability.

As is the case in fission-fusion flocks (Aplin et al. 2012) and Bechstein's bats (*M. bechsteinii*, Kerth et al. 2006), the field methodology that we have used to explore the followership patterns among naive and knowledgeable individuals, provided insight into the generation of the collective construction of key individuals as information sources. We observed only a few instances of obvious signs of recruitment in the foraging collective movements. However, we have to emphasize that our collection protocol for this type of data was not exhaustive because we were not doing focal individual but focal subgroup observations. Therefore, we may have missed many potential signals and we cannot assert that there is no active transmission of information between individuals. However, we suggest that evaluating the followership naive-knowledgeable patterns is an adequate way

to study the decision-making mechanism in groups with high FFD, regardless of whether it is active or passive transmission of information between individuals that allows them to make collective decisions.

The similarities in the results of our two methodologies with respect to the leadership by key group members suggest that these foraging collective dynamics might emerge from the same process: individuals following simple local rules to gather social information from partners that are more likely to be informed about the location of currently available food resources. The use of local rules to make collective decisions has been reported not only for large groups as indicated by the theoretical framework proposed by Conradt and Roper (2005) but also in small groups both in species with low FFD and stratified social relationships as chacma (*Papio ursinus*; King et al. 2011) and olive baboons (*P. Anubis*; Strandburg-Peshkin et al. 2015), as in species with high FFD as the spotted hyenas (*C. crocuta*; Smith et al. 2015). Based on our results, we suggest two possible local rules that could be at play in our study group when choosing a leader during foraging: 1) when a naive individual needs to use social information to find a new foraging patch, it will follow the individual that is more likely to have this information, in this case a central individual in the social network or a male; 2) when it is not possible or necessary to follow a knowledgeable group partner, an individual will decide to follow another that is initiating a movement if it has a strong relationship with it.

For larger subgroups, it is possible that only the individuals that have the initiator in their line of vision could be using our proposed rule of thumb. Other members of the subgroup that do not have a view of the initiator, might instead apply this same rule to their own nearest neighbours that are within line of sight. Another possibility would be that the remainder subgroup members could be basing their decision in a quorum rule, i.e. if a certain threshold or number of individual has moved they also will move. Future work could explore which decision-making rules are more likely at play, using an agent-based model (Wilensky and Rand 2015) that allows for a hypothetical test of the processes behind the emergence of collective foraging.

Our results are supportive of the hypothesis of a partially shared leadership in spider monkeys. The emergence of the leadership may be the result of individual decisions based on local rules according to their particular need of using social information and the

presence of individuals that could act as sources of information, in particular those with high centrality in the long-term social network. These local rules may give rise to not only the collective decisions in spider monkeys, but also to adaptive properties at the group level such as the flexibility in fission-fusion dynamics. Our approach is one of the few of its kind for species with high FFD and provides a good first approximation to the mechanisms underlying collective decision-making.

Declarations of interest

We have no conflicts of interest.

Acknowledgments

We would like to Eulogio Canul, Macedonio Canul, Augusto Canul, Juan Canul, Henry Dzul, Fay Morland, Carla Palacios and Thibaud Aronson for their invaluable and essential support during field data collection; the people of Punta Laguna for all their support; Filippo Aureli, Laura Vick, and Colleen M. Schaffner for sharing the management of the field project in Punta Laguna; and Filippo Aureli, Sandra Smith Aguilar, Laura Busia, and Amor Saldaña for ideas and suggestions for the analyses; We also thank to Roberto Sosa, Denis Boyer and two anonymous reviewers for their invaluable comments and suggestions that helped us substantially improve the final version of our article. Finally, we thank CONACYT (project 157656 and a D.Sc. scholarship to T. Palacios-Romo) and the National Geographic (Grant WW-R008-17) for financial support.

References

- Altmann J (1974) Observational Study of Behavior: Sampling Methods. *Behaviour* 49:227–266. doi: <http://dx.doi.org/10.1163/156853974X00534>
- Aplin LM, Farine DR, Morand-Ferron J, Sheldon BC (2012) Social networks predict patch discovery in a wild population of songbirds. *Proc R Soc London B Biol Sci* 279:4199–4205. doi: 10.1098/rspb.2012.1591
- Aureli F, Schaffner CM (2008) Social interactions, social relationships and the social system of spider monkeys. *Spider monkeys Behav Ecol Evol genus Ateles* 236–265.
- Aureli F, Schaffner CM, Asensio N, Lusseau D (2012) What is a subgroup? How socioecological factors influence interindividual distance. *Behav Ecol* 23:1308. doi:

10.1093/beheco/ars122

- Aureli F, Schaffner CM, Boesch C, et al (2008) Fission-Fusion Dynamics: New Research Frameworks. *Curr Anthropol* 49:627–654. doi: 10.1086/586708
- Bates D, Maechler M, Bolker B, et al (2014) lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4.
- Bolker BM, Brooks ME, Clark CJ, et al (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends Ecol Evol* 24:127–135. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2008.10.008>
- Bonacich P (1972) Factoring and weighting approaches to status scores and clique identification. *J Math Sociol* 2:113–120. doi: 10.1080/0022250X.1972.9989806
- Bonacich P (1987) Power and Centrality: A Family of Measures. *Am J Sociol* 92:1170–1182. doi: 10.1086/228631
- Bonilla-Moheno, M. (2008). Forest recovery and management options in the Yucatan Peninsula, Mexico. Ph.D. thesis, University of California, Santa Cruz.
- Brent L, Franks DW, Foster EA, et al (2015) Ecological knowledge, leadership, and the evolution of menopause in killer whales. *Curr Biol* 25:746–750.
- Buckley NJ (1997) Experimental tests of the information-center hypothesis with black vultures (*Coragyps atratus*) and turkey vultures (*Cathartes aura*). *Behav Ecol Sociobiol* 41:267–279. doi: 10.1007/s002650050388
- Busia L, Schaffner CM, Aureli F (2017) Relationship quality affects fission decisions in wild spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Ethology* 123:405–411. doi: 10.1111/eth.12609
- Carter AJ, Torrents Ticó M, Cowlshaw G (2016) Sequential phenotypic constraints on social information use in wild baboons. *Elife* 5:e13125. doi: 10.7554/eLife.13125
- Chapman CA (1990) Association patterns of spider monkeys: the influence of ecology and sex on social organization. *Behav Ecol Sociobiol* 26:409–414. doi: 10.1007/BF00170898
- Conradt L, List C (2009) Group decisions in humans and animals: a survey. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 364:719 LP-742.
- Conradt L, Roper TJ (2005) Consensus decision making in animals. *Trends Ecol. Evol.* 20:449–456.
- Conradt L, Roper TJ (2003) Group decision-making in animals. *Nature* 421:155–158.
- Conradt L, Roper TJ (2000) Activity synchrony and social cohesion: a fission-fusion model. *Proc Biol Sci* 267:2213–8. doi: 10.1098/rspb.2000.1271
- Couzin ID, Krause J, Franks NR, Levin SA (2005) Effective leadership and decision-

- making in animal groups on the move. *Nature* 433:513–516.
- Couzin ID, Krause J, James R, et al (2002) Collective Memory and Spatial Sorting in Animal Groups. *J Theor Biol* 218:1–11. doi: <http://dx.doi.org/10.1006/jtbi.2002.3065>
- Dall SRX, Giraldeau L-A, Olsson O, et al (2005) Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends Ecol Evol* 20:187–193. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2005.01.010>
- Danchin É, Giraldeau L-A, Valone TJ, Wagner RH (2004) Public Information: From Nosy Neighbors to Cultural Evolution. *Science* (80-) 305:487–491. doi: [10.1126/science.1098254](http://dx.doi.org/10.1126/science.1098254)
- Fichtel C, Pyritz L, Kappeler PM (2011) Coordination of Group Movements in Non-human Primates. In: Boos M, Kolbe M, Kappeler PM, Ellwart T (eds) *Coordination in Human and Primate Groups*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp 37–56
- Fischer J, Zinner D (2011) Communicative and Cognitive Underpinnings of Animal Group Movement BT - *Coordination in Human and Primate Groups*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg
- Flack JC (2012) Multiple time-scales and the developmental dynamics of social systems. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 367:1802 LP-1810.
- García-Frapolli E, Ayala-Orozco B, Bonilla-Moheno M, et al (2007) Biodiversity conservation, traditional agriculture and ecotourism: Land cover/land use change projections for a natural protected area in the northeastern Yucatan Peninsula, Mexico. *Landsc Urban Plan* 83:137–153. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.landurbplan.2007.03.007>
- Granovetter M (1973) The strength of weak ties.
- Grassi R, Stefani S, Torriero A (2007) Some New Results on the Eigenvector Centrality. *J Math Sociol* 31:237–248. doi: [10.1080/00222500701373251](http://dx.doi.org/10.1080/00222500701373251)
- Hinde RA (1976) Interactions, Relationships and Social Structure. *Man* 11:1–17. doi: [10.2307/2800384](http://dx.doi.org/10.2307/2800384)
- Janson CH, Di Bitetti MS (1997) Experimental analysis of food detection in capuchin monkeys: effects of distance, travel speed, and resource size. *Behav Ecol Sociobiol* 41:17–24
- Kerth G (2010a) Group decision-making in animal societies. In: *In Animal behaviour: Evolution and mechanisms*. Springer Berlin Heidelberg., pp 241–265
- Kerth G (2010b) Group decision-making in fission-fusion societies. *Behav Processes* 84:662–3. doi: [10.1016/j.beproc.2010.02.023](http://dx.doi.org/10.1016/j.beproc.2010.02.023)

- Kerth G, Ebert C, Schmidtke C (2006) Group decision making in fission-fusion societies: evidence from two-field experiments in Bechstein's bats. *Proc Biol Sci* 273:2785–90. doi: 10.1098/rspb.2006.3647
- King AJ, Sueur C (2011) Where Next? Group Coordination and Collective Decision Making by Primates. *Int J Primatol* 32:1245–1267. doi: 10.1007/s10764-011-9526-7
- King, A. J., Sueur, C., Huchard, E., & Cowlishaw, G. (2011) A rule-of-thumb based on social affiliation explains collective movements in desert baboons. *Animal Behaviour*, 82(6), 1337–1345. <http://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.09.017>
- Krause J, Croft D, James R (2007) Social network theory in the behavioural sciences: Potential applications. *Behav Ecol Sociobiol* 62:15–27.
- Kummer H (1971) *Primate societies: Group techniques of ecological adaptation*. Chicago (IL): Aldine.
- Lewis JS, Wartzok D, Heithaus MR (2013) Individuals as information sources: Could followers benefit from leaders' knowledge? *Behaviour* 150:635–657. doi: <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003075>
- Lewis JS, Wartzok D, Heithaus MR (2011) Highly dynamic fission–fusion species can exhibit leadership when traveling. *Behav Ecol Sociobiol* 65:1061–1069. doi: 10.1007/s00265-010-1113-y
- Lusseau D (2007) Evidence for social role in a dolphin social network. *Evol Ecol* 21:357–366. doi: 10.1007/s10682-006-9105-0
- Marzluff JM, Heinrich B, Marzluff CS (1996) Raven roosts are mobile information centres. *Anim Behav* 51:89–103. doi: <http://dx.doi.org/10.1006/anbe.1996.0008>
- Merkle JA, Sigaud M, Fortin D (2015) To follow or not? How animals in fusion–fission societies handle conflicting information during group decision-making. *Ecol Lett* 18:799–806.
- Newman MEJ (2004) Analysis of weighted networks. *Phys Rev E* 70:56131. doi: 10.1103/PhysRevE.70.056131
- Pinacho-Guendulain B, Ramos-Fernández G (2017) Influence of Fruit Availability on the Fission–Fusion Dynamics of Spider Monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Int J Primatol* 1–19. doi: 10.1007/s10764-017-9955-z
- Pyritz LW, King AJ, Sueur C, Fichtel C (2011) Reaching a Consensus: Terminology and Concepts Used in Coordination and Decision-Making Research. *Int J Primatol* 32:1268–1278. doi: 10.1007/s10764-011-9524-9
- R Core Team (2016) *R: a language and environment for statistical computing*. R

Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

- Ramos-Fernández, G., Pinacho-Guendulain, B., Miranda-Pérez, A., & Boyer, D (2011). No Evidence of Coordination Between Different Subgroups in the Fission--Fusion Society of Spider Monkeys (*Ateles geoffroyi*). *International Journal of Primatology*, 32(6), 1367–1382. <http://doi.org/10.1007/s10764-011-9544-5>
- Ramos-Fernández G, Morales JM (2014) Unraveling fission-fusion dynamics: how subgroup properties and dyadic interactions influence individual decisions. *Behav Ecol Sociobiol* 68:1225–1235. doi: 10.1007/s00265-014-1733-8
- Ramos-Fernández G, Aureli F, Schaffner CM, Vick LG (2018) Ecología, comportamiento y conservación de los monos araña (*Ateles geoffroyi*): 20 años de estudio en Punta Laguna, México. In: Urbani B, Kowalewski M, Grasseto Teixeira da Cunha R de la TS& LC-O (ed) *La primatología en Latinoamérica 2 – A primatologia na America Latina 2*. Ediciones IVIC. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), Caracas, Venezuela.,
- Ramos-Fernández G (2005) Vocal Communication in a Fission-Fusion Society: Do Spider Monkeys Stay in Touch With Close Associates? *Int J Primatol* 26:1077–1092. doi: 10.1007/s10764-005-6459-z
- Shimooka, Y., Campbell, C.J., Di Fiore, A., Felton, A.M., Izawa, K., Link A., Nishimura, A., Ramos-Fernandez, G., Wallace, R. (2008) Demography and group composition of *Ateles*. In: Campbell C. (Ed.) *Spider Monkeys: Behavior, Ecology, Evolution of the Genus Ateles* (pp.329-348) Cambridge University Press.
- Smith-Aguilar SE, Ramos-Fernández G, Getz WM (2016) Seasonal Changes in Socio-Spatial Structure in a Group of Free-Living Spider Monkeys (*Ateles geoffroyi*). *PLoS One* 11:1–28. doi: 10.1371/journal.pone.0157228
- Smith JE, Estrada JR, Richards HR, et al (2015) Collective movements, leadership and consensus costs at reunions in spotted hyaenas. *Anim Behav* 105:187–200. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.04.023>
- Strandburg-Peshkin A, Farine DR, Couzin ID, Crofoot MC (2015) Shared decision-making drives collective movement in wild baboons. *Science*, 348(6241), 1358-1361. doi: 10.1126/science.aaa5099
- Stueckle S, Zinner D (2008) To follow or not to follow: decision making and leadership during the morning departure in chacma baboons. *Anim Behav* 75:1995–2004. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.12.012>
- Sueur C, Jacobs A, Amblard F, et al (2011a) How can social network analysis improve the

- study of primate behavior? *Am J Primatol* 73:703–719. doi: 10.1002/ajp.20915
- Sueur C, King AJ, Conradt L, et al (2011b) Collective decision-making and fission-fusion dynamics: a conceptual framework. *Oikos* 120:1608–1617. doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.19685.x
- Sueur C, Petit O (2008) Shared or unshared consensus decision in macaques? *Behav Processes* 78:84–92. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.beproc.2008.01.004>
- Sumpter DJT (2010) *Collective animal behavior*. Princeton University Press.
- Symington MM (1987) Sex ratio and maternal rank in wild spider monkeys: when daughters disperse. *Behav Ecol Sociobiol* 20:421–425. doi: 10.1007/BF00302985
- Tokuyama N, Furuichi T (2017) Leadership of old females in collective departures in wild bonobos (*Pan paniscus*) at Wamba. *Behav Ecol Sociobiol* 71:55. doi: 10.1007/s00265-017-2277-5
- Valero A, Byrne RW (2007) Spider monkey ranging patterns in Mexican subtropical forest: do travel routes reflect planning? *Anim Cogn* 10:305–15. doi: 10.1007/s10071-006-0066-z
- Vick LG (2008) Immaturity in spider monkeys: a risky business. In: Campbell CJ (ed) *Behavior, Ecology and Evolution of the Genus Ateles*. Cambridge: Cambridge University Press, pp 288–328
- Watts D (2000) Mountain gorilla habitat use strategies and group movements. In: *On the move: how and why animals travel in groups*. University of Chicago Press, Chicago, IL, pp 351–374
- Wey T, Blumstein DT, Shen W, Jordán F (2008) Social network analysis of animal behaviour: a promising tool for the study of sociality. *Anim Behav* 75:333–344. doi: <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.06.020>
- Whitehead H (2008) *Analyzing animal societies: quantitative methods for vertebrate social analysis*. University of Chicago Press
- Whitehead H (2009) SOCPROG programs: analysing animal social structures. *Behav Ecol Sociobiol* 63:765–778. doi: 10.1007/s00265-008-0697-y
- Whitehead H, Dufault S (1999) Techniques for analyzing vertebrate social structure using identified individuals. *Adv Stud Behav* 28:33–74.
- Wilensky U, Rand W (2015) *An introduction to agent-based modeling: modeling natural, social, and engineered complex systems with NetLogo*. MIT Press
- Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, et al (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology WITH R*. NEW YORK: SPRINGER.

IV. SIMPLE LOCAL RULES BEHIND THE COLLECTIVE FORAGING DECISIONS OF SPIDER MONKEYS

Decision-making is the process by which an individual can adopt one of several alternative behaviors (King and Sueur 2011). In a group, individuals with different needs, or traits such as sex, age, social connectivity or ecological knowledge, synchronize their activities and maintain cohesion through collective decisions. These decisions are the result of the choices made by each individual to maximize its own fitness (Conradt and Roper 2005). Various theoretical and empirical studies are aimed at determining how the members of a group make collective decisions that allow them to stay synchronized and reap the group-living benefits despite the differences among them (Conradt and Roper 2005; King and Cowlishaw 2009; Petit and Bon 2010). Several patterns exhibited by group animals at the global level can be explained without invoking complex decision-making abilities at the level of the individual or without explicit social factors as the presence of a leader who controls the decisions of the group (Couzin et al. 2002; 2005; Couzin and Krause, 2003; King and Sueur, 2011). Complex collective phenomena may emerge solely from numerous interactions among the lower-level components of the system (Couzin and Krause 2003; Conradt and Roper 2005; Sumpter 2006, 2010). In group living animals, the rules specifying these interactions operate using local information gained from interactions with neighbours, without reference to a global knowledge of their environment (Couzin et al. 2002; Conradt and Roper 2005; Conradt and List 2009). These local mechanisms also referred to as self-organization, explain collective decisions of species that live in large groups such as fish schools, bird flocks or eusocial insects (Couzin et al. 2002; 2005; Couzin and Krause, 2003; King and Sueur, 2011; Sueur and Deneubourg, 2011; Dyer et al. 2009; Petit et al. 2009; Sueur et al. 2009).

For some small groups, recently it has been proposed that its collective decisions could also arise from local rules despite its ability to have a global communication between all individuals (King and Sueur 2011; Smith et al. 2015; Strandburg-Peshkin et al. 2015; Smith 2017). The use of local rules to make collective decisions has been reported for small groups with high cognitive abilities, both in highly cohesive species as chacma (*Papio ursinus*; King et al. 2011) and olive baboons (*P. anubis*; Strandburg-Peshkin et al. 2015), and others with flexible patterns of association among the group members, as the spotted hyenas (*Crocuta crocuta*; Smith et al. 2015). And the leadership observed in these

groups are the result of the decision based local rules to follow those group members who seems to have information about the environment.

In a collective movement the probability of following another group member could vary according to the movement initiator characteristics. Thus leadership is defined as the elicitation of follower behaviour in conspecifics by the individual who began an action, exerting influence on others, by its behaviour, social status or ecological knowledge (Couzin and Krause, 2003; Fischer and Zinner 2011; King and Sueur 2011; Pyritz et al. 2011; Sueur and Deneubourg, 2011). Information obtained from the behaviour of conspecifics, or social information (Danchin et al. 2004; Dall et al. 2005) seems to have a prominent influence in the decision mechanisms (King and Sueur 2011), particularly in species where individuals regularly split and merge into temporary subgroups that move independently of one another, changing constantly in their interindividual distances, membership and subgroup size, also referred to as species with high fission-fusion dynamics (hereafter high FFD; Kummer 1971, Chapman 1990, Aureli et al., 2008).

The flexibility in the association patterns in groups with high FFD allow individuals to cover larger areas while separated into different subgroups (Ramos-Fernández et al. 2011). In heterogeneous habitats where food resources are rare and dispersed, it is possible that there exist asymmetries in ecological knowledge between individuals, which could bias the probability of an informed individual to be followed for naive individuals and consequently, arise as a leader. The mechanism behind the use of social information to choose who to follow could be based on local rules, which in turn would drive the collective movements. In a study about collective decision-making in spider monkeys (*Ateles geoffroyi*), Palacios et al. (2011), indicated that this high FFD species, base their foraging decisions in local rules influenced by social information. The partially shared leadership displayed by the spider monkeys in their collective foraging dynamics, was focused on the individuals more likely to be informed about the location of currently available food resources (central individuals in the social network, adults, and males). To gather social information from the informed partners, spider monkeys could follow two possible local rules when choosing a leader during foraging: 1) when a naive individual needs to use social information to find a new foraging patch, it will follow the individual that is more likely to have this information, in this case, a central individual in the social network or a male; 2) when it is not possible or

necessary to follow a knowledgeable group partner, an individual will decide to follow another that is initiating a movement if it has a strong relationship with it.

The challenge of simultaneously monitoring multiple wild animals in the field limits our capacity to study with precision the collective behaviour and the likely mechanisms behind it (Hughey et al. 2018), as the use of social information about the availability of a particular resource. This is particularly true in species with high FFD due to the dispersion of group members in the environment. Here, we use data from the study of Palacios et al () to develop an agent based model to explore how following local rules can result in the collective foraging dynamics we observed in the spider monkeys. We examine how, through local rules, individuals can make use of social information to find a source of food, that is how the collective foraging movements arise through the use of social information among groups members, promoting the arrival to novel food patches of naive individuals using the information of another individuals with knowledge about availability of food sources. If individuals use social information to forage, we would expect a faster arrival of individuals to the novel food patches than expected by chance, as indirectly determined in field food patches by Palacios et al (). Likewise, if the central individuals act as information sources, following them would also accelerate the arrival of individuals at the foraging sites.

METHODS

Using the Netlogo 6.03 agent-based modeling software (Wilensky 1999), we simulate arrival events of a group of spider monkeys to a focal food patch. We built one model with four different conditions with 32 agents or spider monkeys and one food patch: 1) a null condition where individuals just move forward two steps at a time, and eat when they find the food patch; 2) a second condition where naive individuals can get information about the patch location from those informed individuals in their radius vision with whom they have a social link (social information); 3) a condition where naive individuals can use social information from individuals in their radius vision with whom they have a social link or follow central individuals in the social network; 4) a variation of the third, where the members choose to follow members of the group in their radius vision whose centrality is in a range of 0.65 to 1 (value where the graph of frequencies of the centrality values

showed a steep decline, as a way to consider the most central individuals). In the four conditions, the monkeys start moving forward in the environment from a starting point. When the models start running all the monkeys lack information regarding the patch location in their environment. Once a monkey finds the patch, the monkey has the information about the patch location. At each time step, in the four conditions a monkey without information can find the food patch by itself, moving until finding it. Once the naive get the information, this individual becomes informed and will go to the food patch.

The social links between individuals and the value of their centrality in the social network where obtained from Palacios et al (), and correspond to the 2015-2017 co-occurrence records between each pair of individuals of a group of spider monkeys of the south-eastern side of Punta Laguna Lake, located on the Eastern margin of the Otoch Ma'ax Yetel Kooch protected area in the Yucatan peninsula, Mexico (20 ° 38'N, 87 ° 38'W). The centrality value of each individual corresponds to its eigenvector centrality coefficient or eigencentrality; this represents an individual's summed connection to others (and the strength of the links between individuals) weighted by their respective centralities and ranges from 0 (least central) to 1 (Bonacich 1972, 1987). A high value means either that the individual is connected to a large number of group members, or that the individual is connected to others that are also highly central in the social network, in such a way, central individuals can act as information sources as a result of their more connected position in the social network (Newman 2004; Krause et al. 2007; King and Sueur 2011; Sueur et al. 2011a).

To follow the rule: if you do not have information about the patch location, follow an informed individual in your radius vision with whom you have a social link; individuals look in their field of vision group members with these parameters. However, due to the fact that almost all group members are linked, we generated a graph showing the association index value among all the group members and we selected a cutoff of 0.1 at which the graph showed a steep decline as a way to consider the most significant relationships. In order to follow the central individuals, the uninformed individuals perform the rules: "alignment", "separation", and "cohesion" of the Flocking model (Wilensky, U. 1998), with the precision of: set as a flockmate any other central individual in a certain radius vision to find flockmates, besides set as a flockmate any other turtles in the radius vision as in the

Flocking model. When an individual is in the radius vision of another member of the group, its centrality value squares. In this way, individuals with higher values of centrality are more likely to be followed. Because the values of centrality go from 0 to 1, the values were multiplied by 100 to have centrality values from 0 to 100.

Data Analysis

We computed 1000 repetitions for each model, and for each one, we plotted the averages of the number of accumulated new individuals in the food patch at each time step (ticks) up to 100 ticks. The averages were square-root transformed and we compared them using a paired t test. If the rates showed similar tendencies of accumulation of new individuals with respect to the number of arrival events, the observed phenomenon would be indistinguishable from a random process, that is, without an influence of the decisions rules; conversely, if the models with local rules to make decisions showed a faster rate of new individuals accumulation compared to the null model, we would have evidence that social information is promoting the arrival of the individuals to the foraging sites, and that complex phenomena such as collective foraging movements, can arise from following behaviour rules.

RESULTS

The plot of the cumulative number of new individuals per unit time (new individuals that had not been in the food patch), showed a faster tendency of new cumulative individuals in the three conditions where individuals followed local rules to make their collective decisions to use social information and follow central individuals in comparison with the arrival tendency in the stochastic null condition (Fig. 1). These differences were statistically significant (condition 2, stochastic null condition: $t_{99} = -31.053$, $P = < 2.2e-16$; condition 3, stochastic null condition: $t_{99} = -39.201$, $df = 99$, $P = < 2.2e-16$; condition 4, stochastic null condition: $t_{99} = -37.706$, $df = 99$, $P = < 2.2e-16$). Likewise, the third condition showed a faster tendency than the second ($t_{99} = -5.2181$, $P = 9.959e-07$), and the fourth showed a faster tendency than the second ($t_{99} = -6.9738$, $P = 3.509e-10$) and the third ($t_{99} = -2.6414$, $P = 0.009597$).

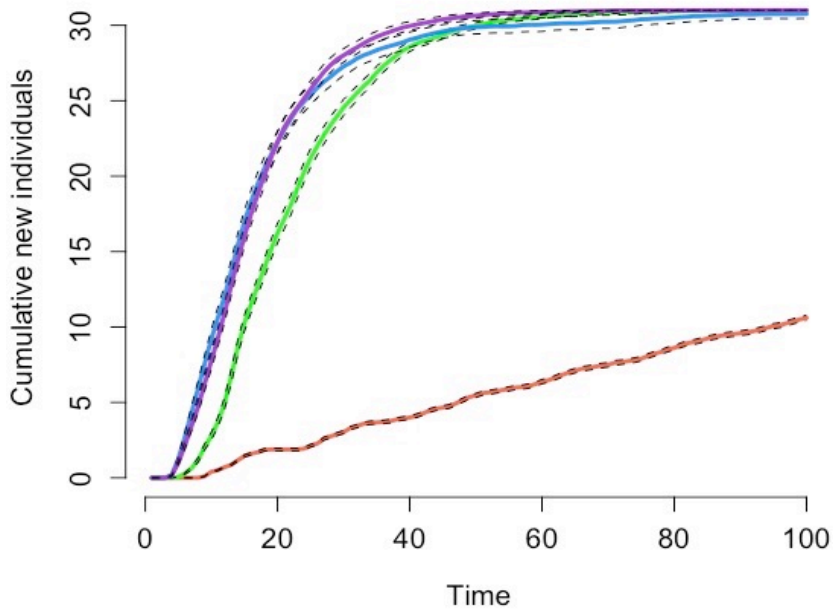


Figure 1. Arrival rate of new individuals to the food patch. Mean of the cumulative individuals in the food patch per unit of time in the 1000 simulated in: the null model (red line), in model 2 with the use of social information (green line), in model 3 with the use of social information and following central individuals (purple line) and in model 4 with the use of social information and following central individuals whose centrality is in a range of 0.65 to 1 (blue line); confidence intervals (dotted black lines).

DISCUSSION

The arrival rate of individuals to the food patch in the models with local rules to make collective decisions was faster with respect to the number of visits than expected by chance alone. Therefore, the use of social information results in an acceleration of foraging. The foraging is even faster by following central individuals, when individuals without information follow central members of the group, increase their arrival to the food patch (the greater the centrality of the leaders, the greater the rate of accumulation of new individuals), in comparison when they just follow those informed individuals in their radius vision with whom they have a social link. Central individuals can get social information faster than others group members by the greater amount of connections of these individuals. Once some individual in the group get information about the location of the

food, is more probably that this individual transfer its information to a central individual than another. Thus, following central individuals increase the acceleration of finding food because they act as information sources and information spreaders as a result of their quantity and type of connections, which in consequence could influence collective dynamics (Krause et al. 2007; King and Sueur 2011; Sueur et al. 2011a; Carter et al. 2016).

The use of both rules (follow central individual in the social network and follow informed individuals with whom you have a social link) increases the probability of find food. In this way, following local rules for making decisions generates collective processes that are efficient for individuals. The results of this study confirmed the findings of Palacios et al (), that species with high FFD like spider monkeys could use simple local rules to gather social information from partners that are more likely to be informed about the location of currently available food resources, in order to make their decisions about foraging. As has been observed in the spotted hyenas (*C. crocuta*; Smith et al. 2015) and in the spider monkeys (*A. geoffroyi*; Palacios et al.). Through the use of local rules could arise the collective behaviour in species with high FFD.

References

- Bonacich P (1972) Factoring and weighting approaches to status scores and clique identification. *J Math Sociol* 2:113–120. doi: 10.1080/0022250X.1972.9989806
- Bonacich P (1987) Power and Centrality: A Family of Measures. *Am J Sociol* 92:1170–1182. doi: 10.1086/228631
- Carter AJ, Torrents Ticó M, Cowlshaw G (2016) Sequential phenotypic constraints on social information use in wild baboons. *Elife* 5:e13125. doi: 10.7554/eLife.13125
- King AJ, Sueur C (2011) Where Next? Group Coordination and Collective Decision Making by Primates. *Int J Primatol* 32:1245–1267. doi: 10.1007/s10764-011-9526-7
- Krause J, Croft D, James R (2007) Social network theory in the behavioural sciences: Potential applications. *Behav Ecol Sociobiol* 62:15–27.
- Newman MEJ (2004) Analysis of weighted networks. *Phys Rev E* 70:56131. doi:

10.1103/PhysRevE.70.056131

Smith JE, Estrada JR, Richards HR, et al (2015) Collective movements, leadership and consensus costs at reunions in spotted hyaenas. *Anim Behav* 105:187–200. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.04.023>

Sueur C, Jacobs A, Amblard F, et al (2011) How can social network analysis improve the study of primate behavior? *Am J Primatol* 73:703–719. doi: 10.1002/ajp.20915

Palacios-Romo TM, Castellanos F, Ramos-Fernandez G () Uncovering the decision rules behind collective foraging in spider monkeys. *Anim Behav*

Wilensky U, Rand W (2015) An introduction to agent-based modeling: modeling natural, social, and engineered complex systems with NetLogo. MIT Press

V. DISCUSIONES GENERALES

Recientemente se ha comenzado a comprender cuales son los mecanismos a través de los cuales surge el comportamiento colectivo de los grupos animales con altas dinámicas de fisión-fusión (DFF). Se planteaba que los mecanismos a través de los cuales se toman las decisiones colectivas que subyacen el comportamiento coordinado de los grupos animales, debían ser diferentes para las agrupaciones con una alta DFF, a aquellos de las agrupaciones altamente cohesivas (Conradt y Roper 2005). Estudios recientes sobre toma de decisiones colectivas en especies con alta DFF, han descubierto que los mecanismos pueden ser los mismos. Como sugiere Kerth (2010), el comportamiento colectivo en ambos tipos de agrupaciones, pueden ser el resultado de un mismo proceso y que el resultado de una decisión colectiva puede depender más de la situación (es decir, la cantidad de conflictos y la proporción de los beneficios que brinda determinada decisión) que de la forma en que se toman las decisiones. Se ha observado que las especies con alta DFF, realizan decisiones por consenso, través de mecanismos locales y a través del liderazgo, y que incluso, dichos mecanismos no son mutuamente excluyentes.

En la presente investigación, se encontró que en las dinámicas de forrajeo colectivo de los monos araña, especie alta DFF, se presenta un liderazgo parcialmente compartido, es decir, enfocado en individuos con determinadas características, para el caso de los movimientos colectivos de forrajeo fueron los individuos centrales en la red social, los adultos, subadultos y aquellos con más de 10 años de tiempo de residencia; en el forrajeo en los parches de alimento novedosos, el liderazgo se concentro en los individuos informados centrales y los machos. A pesar de que en los movimientos colectivos de forrajeo, los individuos con mayor probabilidad de poseer información tuvieron una mayor influencia en este dinámica colectiva, los análisis mostraron que la relación social entre el iniciador o líder y el seguidor fue el factor principal que incrementó la probabilidad de que un individuo sea seguido. En cambio, en la dinámica de visita a nuevos parches de comida, la centralidad en la red social y el sexo se mantuvieron como los principales factores que aumentaban la probabilidad de un individuo de seguido, y la relación social entre el conocedor y el individuo sin información, solo era importante si el conocedor tenía entre 3 y 10 años en el grupo, lo que también corresponde a la edad de varios individuos centrales.

En ninguna de las dos dinámicas colectivas, el parentesco entre los individuos mostró tener una influencia en la toma de decisiones, sin embargo, este resultado pudo deberse a que en la realización de los análisis diversas relaciones de parentesco se trataron como desconocidas (a causa del desconocimiento de la paternidad de los individuos nacidos en el grupo). La afinidad sexual entre los machos, fue también una variable importante al momento de elegir a quien seguir a los parches nuevos de alimento, en donde se vio, que los machos tienen una mayor preferencia por seguirse entre ellos que a una hembra. Y las hembras no mostraron preferencia por seguir a un conocedor de un sexo en particular. El sexo del líder, no fue una variable significativa en los movimientos colectivos de forrajeo.

Respecto a la tendencia de llegada de los miembros del grupo a los nuevos parches de alimento, la tasa de llegada de individuos en los parches novedosos de alimento observados en campo, fue más rápida con respecto al número de visitas que lo esperado solo por casualidad. Esto significa que existe un factor que desencadena la llegada de los miembros del grupo a los sitios de forrajeo novedosos. Este factor, podría ser la transmisión de información, pasiva o activa de los individuos informados (una vez que obtuvieron la información mediante exploración personal o mediante otros miembros del grupo) a los desinformados.

En este sentido, la segunda parte de la investigación respecto al modelado basado en agentes, permitió confirmar que la toma de decisiones colectivas en los monos araña puede basarse en reglas locales que permiten el uso de la información social para encontrar nuevas fuentes de alimento. Así mismo, permitió observar que determinados individuos pueden actuar como centros de información, en este caso, los individuos centrales en la red social, y por lo tanto, ser seguidos con mayor recurrencia y por un mayor número de individuos. En conclusión, al igual que se ha visto en otras especies con una alta DFF (*C. crocuta*, Smith et al. 2015), los monos araña podrían usar reglas locales simples para recopilar información social de los miembros del grupo que tienen más probabilidades de estar informados sobre el medio para tomar sus decisiones colectivas.

Anexos.

Anexo 1. Matriz de asociación preferencial entre diadas 2015-2016 (twice-weight association index; capítulo 2).

	AE	AM	BL	CH	CT	DG	EG	EL	FL	HI	JA	JN	KL	KN	KO	LB	LE	LO	ME	ML	MM	MS	NI	NT	PC	PU	SH	TG	TK	TL	TZ	VA	VE	VK	WB	
AE	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
AM	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
BL	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
CH	0.1	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
CT	0	0	0.3	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
DG	0.1	0	0	0.1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
EG	0	0	0	0.1	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
EL	0.1	0.1	0	0.1	0	0.1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
FL	0.1	0	0	0.3	0	0.1	0.1	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
HI	0.1	0	0	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
JA	0.1	0	0	0.3	0	0	0.1	0.1	0.3	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
JN	0	0	0	0.1	0	0	0.4	0.1	0.1	0.1	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
KL	0.1	0	0	0.2	0	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
KN	0.1	0	0	0.1	0	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
KO	0	0	0	0.2	0	0	0.3	0	0.1	0.1	0.1	0.5	0.1	0.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
LB	0.1	0	0	0.3	0	0	0.1	0.1	0.9	0.1	0.3	0.1	0.1	0.1	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
LE	0.1	0	0	0.3	0	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
LO	0.1	0	0	0.5	0	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.3	0.1	0.2	0.1	0.1	0.2	0.7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
ME	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0.1	0	0.1	0	0.3	0	0	0.1	0	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
ML	0.1	0	0	0.1	0	0.1	0	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
MM	0.1	0	0	0.1	0	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0	0.1	0	0	0.1	0.1	0.1	0	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
MS	0	0	0	0.1	0	0	0.4	0	0.1	0.1	0.1	0.6	0	0.2	0.5	0.1	0.1	0.1	0	0.1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
NI	0	0	0	0.2	0	0	0.1	0	0.2	0.1	0.2	0.1	0.1	0	0.1	0.2	0	0.2	0.1	0	0	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
NT	0.1	0	0	0.2	0	0	0.1	0	0.6	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.6	0.1	0.2	0.1	0.1	0	0.1	0.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
PC	0.3	0	0	0.1	0	0.1	0.1	0.2	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0	0.2	0.1	0.1	0	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
PU	0.2	0	0	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0.1	0.8	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0	0.2	0.1	0.1	0	0.1	0.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
SH	0.2	0	0	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0.1	0.3	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0	0.2	0.1	0.1	0	0.1	0.5	0.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
TG	0.2	0	0	0.1	0	0.1	0	0.2	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.3	0.1	0.1	0.1	0.1	0	0.2	0.1	0.1	0	0.1	0.2	0.2	0.2	-	-	-	-	-	-	-	-	
TK	0.1	0	0	0.9	0	0.1	0.1	0.1	0.3	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.3	0.4	0.4	0	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	-	-	-	-	-	-	-	
TL	0	0	0	0.1	0.1	0	0.3	0	0.1	0.1	0.1	0.6	0	0.2	0.4	0.1	0.1	0.1	0	0.1	0	0.5	0	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	-	-	-	-	-	-	
TZ	0.1	0	0	0.1	0	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0	0.6	0.1	0	0	0	0.2	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.4	0.1	0.1	-	-
VA	0.1	0	0	0.5	0	0.1	0.1	0	0.2	0.1	0.3	0.1	0.2	0.1	0.1	0.3	0.6	0.8	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.4	0.1	0.1	-	-	-	
VE	0.1	0	0	0.3	0	0.1	0.1	0	0.3	0.1	0.3	0.1	0.1	0.1	0.1	0.3	0.2	0.3	0.1	0.1	0.1	0.1	0.4	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.3	0.1	0.1	0.3	-	-	-	
VK	0.1	0	0	0.2	0	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.2	0.2	0	0.1	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.2	0.1	0.1	0.2	0.4	-	-	
WB	0.1	0	0	0.2	0	0.1	0.3	0.1	0.2	0.1	0.3	0.3	0.1	0.2	0.3	0.2	0.2	0.2	0.1	0.1	0.1	0.3	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.3	0.1	0.2	0.2	0.1	-

Anexo 2. Matriz de asociación preferencial entre diadas 2015-2017 (twice-weight association index; capítulo 2).

	AE	CH	CT	DG	EG	EL	FL	HI	JA	JN	KL	KN	KO	LB	LE	LO	ML	MM	MS	NI	NT	PC	PU	SH	TG	TK	TL	TZ	VA	VE	VK	WB	VK	WB		
AE	-																																			
CH	0.1	-																																		
CT	0	0	-																																	
DG	0.1	0.1	0	-																																
EG	0	0.1	0	0.1	-																															
EL	0.1	0	0	0.1	0	-																														
FL	0.1	0.2	0	0	0.1	0.1	-																													
HI	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0.1	-																												
JA	0.1	0.3	0	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	-																											
JN	0	0.1	0	0.1	0.4	0.1	0.1	0.1	0.1	-																										
KL	0.1	0.1	0	0.3	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	-																									
KN	0.1	0.1	0	0	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0	-																								
KO	0	0.1	0	0.1	0.3	0.1	0.1	0.1	0.1	0.4	0.1	0.2	-																							
LB	0.1	0.2	0	0	0.1	0.1	0.9	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	-																						
LE	0.1	0.3	0	0.1	0.1	0	0.2	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	-																				
LO	0.1	0.4	0	0.1	0.1	0	0.2	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.7	-																			
ML	0.1	0.1	0	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	-																		
MM	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0	0.1	0	0	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	-																	
MS	0	0.1	0	0.1	0.4	0	0.1	0.1	0.1	0.6	0.1	0.2	0.4	0.1	0.1	0.1	0.1	0	0	-																
NI	0	0.1	0	0	0	0	0.1	0	0.1	0	0.1	0	0.1	0.1	0	0.1	0	0	0	0	-															
NT	0	0.1	0	0	0.1	0	0.4	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.4	0.1	0.2	0.1	0	0.1	0.2	-														
PC	0.2	0.1	0	0.1	0.1	0.2	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0	0	0	-												
PU	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0.1	0.9	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0	0.1	0.2	-													
SH	0.2	0.1	0	0.1	0.1	0.2	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0	0	0.4	0.2	-												
TG	0.2	0.1	0	0.1	0	0.2	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0	0.1	0.2	0.2	0.2	-											
TK	0.1	0.9	0	0.1	0.1	0	0.2	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.4	0.4	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	-									
TL	0	0.1	0.1	0.1	0.3	0	0.1	0.1	0.1	0.5	0	0.2	0.4	0.1	0.1	0.1	0.1	0	0.4	0	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	-								
TZ	0.1	0.1	0	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0.7	0.1	0	0	0	0.2	0.1	0.2	0.1	0.1	0	-								
VA	0.1	0.4	0	0.1	0.1	0	0.2	0.1	0.2	0.1	0.2	0.1	0.1	0.2	0.6	0.7	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.4	0.1	0.1	-						
VE	0.1	0.3	0	0.1	0.1	0.1	0.3	0.1	0.3	0.1	0.1	0.1	0.1	0.3	0.2	0.3	0.1	0.1	0.1	0.2	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.3	0.1	0.1	0.3	-				
VK	0.1	0.2	0	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.2	0.1	0.1	0.1	0	0	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.2	0.5	-				
WB	0	0.2	0	0.1	0.3	0.1	0.2	0.1	0.2	0.3	0.1	0.2	0.3	0.2	0.1	0.2	0.1	0.1	0.3	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.2	0.2	0.1	0.2	0.2	0.1	0.2	0.2	0.1	-	

Anexo 3. Matriz asimétrica de índice de liderazgo 2015-2016 en los movimientos colectivos de forrajeo (leadership index , capítulo 2); en las columnas el individuo iniciador; en las filas el individuo seguidor.

	AE	AM	BL	CH	CT	DG	EG	EL	FL	HI	JA	JN	KL	KN	KO	LB	LE	LO	ME	ML	MM	MS	NI	NT	PC	PU	SH	TG	TK	TL	TZ	VA	VE	VK	WB	
AE	0	0	0	0.6	0	0	0	0	0.4	0	0.5	0	0	0.6	0.5	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0.3	0	0	1	0.5	1	0	0	
AM	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
BL	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
CH	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.7	0.4	0.8	1	1	1	0.6	0	0.7	0.9	1	0.5	0.5	0.7	1	0.8	0	0	0.5	1	0	0.4	0	1	0.9	0	0.8	
CT	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.3	0	0	0	0	0	
DG	1	0	0	0.8	0	0	0	0	0.4	0	1	0.5	1	0.8	0.3	0	0	0.5	0	0.3	0.5	0	0	0	0	0	0.7	0.8	0	0.8	0.5	0	0.5	0.5	0.5	
EG	0	0	0	0.7	0	0	0	0	0.3	0	0.6	0.9	1	1	0.7	0	0	0.3	0	0.7	1	0.9	0	0.8	0.3	0	1	0.3	0	0.7	0	0	1	0	0.7	
EL	0	1	0	0.4	0	0	0	0	0.7	0	1	0.8	0	0	0.5	0	0	1	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0.4	0.5	0	1	0	0	0	0	0	
FL	0.7	0	0	0.7	0	0	0.6	0.3	0	0.5	0.4	0.3	0.3	1	0.5	0	0.7	0.9	0.3	0.4	0.7	0.5	0.8	1	0.4	0	1	0.8	0	0.8	0	0.9	1	0	0.8	
HI	1	0	0	0.7	0	0	0.7	0	0.7	0	0.7	0.7	0	1	0.4	0	0	1	0.5	0.8	1	0	1	1	1	0	1	0.9	0	0.9	0.3	1	0.7	0	0.6	
JA	0	0	0	0.8	0	0	0.5	0.7	0.4	0	0.6	1	0.7	0.5	0	0.7	0.9	0	0.3	0.7	0.2	1	0.8	0.5	0	1	0.6	0	0.8	0	0.8	1	0	0.9	0	
JN	0	0	0	0.5	0	0	1	0	0.6	0.3	1	0	1	1	0.8	0	0	0.5	0.5	0.4	1	0.9	0.5	0.5	0.8	0	0	0.5	0	0.9	0.5	0	1	0	0.7	
KL	0	0	0	0.7	0	1	0	0	0.8	0.2	0	0.3	0	0.5	0.4	0	0	1	0.5	0.5	0	0	0.8	0.7	0.5	0	0.6	0.5	0	0.6	0.5	0.7	0.7	0.5	0.5	
KN	0.7	1	0	0.8	0	0	0.8	0	0.7	1	1	0.8	1	0	0.7	0.5	0	0.8	0	0.9	0	0.7	0.7	1	0.5	0	1	0.9	0	1	1	1	1	1	0	0.9
KO	0	0	0	0.6	0.5	0	0.9	0	0.8	0.5	0.3	0.9	1	0.7	0	0	0	0.7	1	0.3	0	1	1	0.8	0.3	0	0	0.8	0.5	1	0.7	1	0.7	1	0.9	0.9
LB	0.7	0	0	0.7	0	0	0.7	0	0.4	0.6	0.2	0.3	1	0.5	0	0.7	0.8	0.3	0.5	0.7	0.5	1	1	0.4	0	1	0.8	0	0.8	0	0.8	0	0.9	1	0	0.8
LE	1	0	0	1	0	0	0.6	0	0.8	0.5	0.7	0.3	1	0.5	0.7	0	0	0	0.5	0.5	0.3	0	0.8	0	0	0	0	0	0.7	0.6	0.5	1	1	1	1	0.8
LO	0	0	0	0.9	0	0	0.5	0	0.7	0.5	0.5	0.3	0.8	0	0.9	0	0	0	1	0.5	0.5	0.3	1	0.6	0	0	1	0.5	1	0.7	0	1	1	0.5	0.9	
ME	0	0	0	0.8	0	0	0	0	0.9	0.5	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ML	0	0.3	0	0.6	0	0	0.5	0	0.3	0.4	0	0.5	0	0	0.5	0	0	1	0	0	0.7	0	0	0.8	1	1	0.8	0.8	0	0.7	0	0	0.5	0	0.6	
MM	0	0	0	0	0	0	0.7	0	0	0.5	0.5	0	0	0.5	0	0	0.5	0.5	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0.5	
MS	0	0	0	0.5	0	0	0.9	1	0.4	0.3	0	0.9	1	1	0.8	0	0	0.7	0	0.4	0.5	0	0	0.6	0.7	0.5	1	0.5	0	0.9	0.5	0	0.8	1	0.9	
NI	0	0	0	0.7	0	0	0.3	0	0.8	0.4	0.7	0.7	0	0	0.8	0	0	1	0.7	1	0	0.5	0	0.8	0	0	0	0.5	0	0.3	0	1	1	0	0	
NT	0	0	0	0.8	0	0	0.6	0	1	0.3	0.5	0.3	0	0.5	0	1	0.5	0.8	0.7	0.5	0	0.6	1	0	0.4	0	1	0.8	0	0.7	0	0.8	1	0	0.7	
PC	1	0	0	0.9	0	1	0.8	1	0.6	0.7	1	0.5	0	0	0.2	0	0	1	0	0.7	0	0.5	1	0.8	0	0.7	0.8	0.5	1	0.9	1	0.8	1	0	0	
PU	1	0	0	0.6	0	0	0.7	0	0.8	0	0.7	0.5	0	0	0	0	0	1	0	0.7	0.5	0	0	0	0	0	1	1	0	0.8	0.3	1	0.7	0	0.8	
SH	1	0	0	0.7	0	1	0.8	0	0.6	0.8	1	0.7	0	1	0.6	0	0	1	0	0.8	0.5	0	1	0.5	0.9	1	0	0.7	0	0.8	1	0.8	1	0	1	
TG	1	1	0	0.6	0	0	0.2	0	0.7	0.5	0.6	0	1	1	0.4	0	0	0	0	1	0.5	0	0.7	1	0	0.5	0.8	0	0	0.6	0.5	1	0	0	0.6	
TK	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0.8	0.7	0.7	1	1	1	0.7	0	0.7	0.9	0	0.3	0.5	0.7	0	1	0	0	0.5	1	0	0.5	0	1	0.8	0	0.8	
TL	0	0	0	0.6	0.5	0	1	0	0.7	0.5	0	0.8	1	1	0.7	0	0	0	0	0.5	1	0.9	0	0.4	0.8	0	0	0.3	0	0	1	0	0.7	0	0.6	
TZ	1	0	0	0.8	0	0	0.5	0	0.2	0	0	0.5	0	1	0.5	0	0	1	0	0	0.5	0	0	1	1	1	0.8	1	0	0.8	0	0	0	0	0.8	
VA	0	0	0	0.9	0	0	0.6	0	0.7	0.3	0.6	0.4	0.7	0.3	0.7	0	1	1	1	0.8	0	0.5	1	0.6	0	0	1	0.4	1	0.6	0	0	1	0	0.9	
VE	0	0	0	0.7	0	0	0.4	0	0.8	0.4	0.2	0.5	0.7	0.7	0.7	0	1	0.7	0.7	0.6	0.7	0.6	0.8	0.7	0.3	0	1	0.5	1	0.6	0	1	0	0.5	0.5	
VK	0.5	0	0	0.8	0	0	0.4	0	0.7	0.5	0	0.6	1	0.7	0.5	0	1	0.6	0	0.3	0.7	0.8	0	1	0	0	0.5	1	0	0.6	0	1	0.8	0	0.7	
WB	0.5	0	0	0.7	0	0	0.8	1	0.7	0.3	0.7	0.8	0.7	0.6	0.7	0	0	0.9	0.7	0.5	0.8	0.9	1	0.7	0	0	0	0.5	0	0.9	0.5	0.8	0.8	0	0	

Anexo 4. Matriz asimétrica de índice de seguimiento a parches novedosos de alimento 2015-2017 (knowledge index, capítulo 2); en las columnas el individuo conoecedor; en las filas el individuo desconocedor.

	AE	CH	CT	DG	EG	EL	FL	HI	JA	JN	KL	KN	KO	LB	LE	LO	ML	MM	MS	NI	NT	PC	PU	SH	TG	TK	TL	TZ	VA	VE	VK	WB		
AE	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	
CH	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.5	0	0	0	
CT	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
DG	0	1	0	0	0	0	0	0	0.2	0.7	0	0	0.2	0	0	0.3	0	0.7	0.5	0	0	0	0	0.3	0	0	1	0	0.3	0.2	0.2	1.2	0	
EG	0.1	0.4	0	0	0	0.3	0	0	2.1	0	0.1	0.8	0	0.3	0.1	0.1	0	0.8	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0.1	0.1	0.4	0	
EL	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
FL	0	0.3	0	0	0	0	0	0.3	0	0	0	0	0	0	0.3	0.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.6	0	1.3	0	0	
HI	0	0.5	0	0	0.2	0	1.2	0	0.1	0	0	0	1.1	0	0	0.5	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0.3	1	0.3	0	0	0.1	0	0.4	0.1	0.1	0.1	0	
JA	0	0.8	0	0	0	0	0.3	0	0	0	0	0.3	0	0	1.3	0.3	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0.3	0	0	1.3	0	
JN	0	0.1	0	0.5	1.1	0	0.1	0	0	0	0	0.3	0.5	0	0.3	0.1	0.1	0.5	1	0	0.1	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.1	0.5	0	0	
KL	0	1	0	1	0	0	0	0	0.7	0	0	0	0	0	0	0.3	0	1.2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0.3	0.2	0.2	0	0	
KN	0	0.1	0	0	0.8	0	0.1	0	0	1	0	0	0.4	0	1	0.1	0.1	0	1.1	0	0.1	0	0	0	0	1	0	0	0	0.1	0.1	1	0	
KO	0	0.5	0	0	0.5	0	0.1	0	0	1.1	0	0	0	0	0	0.5	0.1	0	0.9	0	0.1	0	0	0.3	0	0	0.6	0	1.3	0.1	0.6	0.3	0	
LB	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
LE	0	0.5	0.3	0	0	0	0	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0.2	1.2	0	0	
LO	0	0.8	0	0	0.3	0	0	0	0	0.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0.3	0	1.3	0	0	0	
ML	0	0.3	0	0	0	0.5	0.3	0	0	0	0	0.1	0.1	0	0	0.1	0	0	0	0.1	0	0	0	0.5	0.1	0	0	0	0.1	0.1	0.3	0.1	0	
MM	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0.5	0	0	0.5	0
MS	0	0.5	0	0	0.1	0	0.5	0	0	2.3	0	0	0	0	0.3	0.5	0.1	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0.7	0	0	0.1	0.1	0.3	0	
NI	0	1.1	0	0	0.1	0	0.1	0	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0.1	0	0	0	0	0.1	0	
NT	0.1	0.5	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0.1	0	0	0	0.5	0	0	0	0	
PC	0	0	0	0.3	0	1	0	0	0	0	0.3	0.3	0	0	0.5	0	0.3	0	0	0	0	0	0	0.5	0.7	0	0	0	0	0	0	0	0	
PU	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
SH	0	0	0	0.8	0.5	0	0	0	0	0	0.3	0.3	0	0	0	0	0.3	0	1	0	0	0	0	0	0.7	0	0	0	0	0	0	0	0	
TG	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.3	0	0	1	0	0	0.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.3	0
TK	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
TL	0	0.1	0	0	0.9	0	0.1	0	0	2.5	0	0.5	1.3	0	0	0.1	0.1	0	1	0	0.1	0	0	0.8	0	0	0	0	0	0	0.1	0.1	0	0
TZ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
VA	0	0.5	0	0	0	0	0.2	0	0.2	0.3	0	0	0	0	1	0.5	0	0.2	0.3	0	0	0	0	0.2	0.2	1	0.3	0	0	0.5	0.5	0.2	0	
VE	0	1.6	0	0	0.1	0	0.1	0	0.3	0.5	0	0.6	0.1	0	1.3	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0.5	0.1	0	0	0	0.3	0	1.8	0.1	0	
VK	0	0.5	0	0	0.3	0	0	0	0.3	1.8	0	0.5	0	0	0	0	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0.5	0	1	0.6	0	0	0	0	0.6	0	
WB	0	0.1	0	0.5	0.9	0	0.1	0	0.3	1.3	0	0	2.8	0	0	0.1	0.1	0.5	0.8	0	0.1	0	0	0.3	0	0	0.8	0	0	0.1	1.1	0	0	