



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE INVESTIGACIÓN PARA  
EL DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL UNIDAD OAXACA

DOCTORADO EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE  
RECURSOS NATURALES

(Patrones y procesos para la biodiversidad del neotrópico)

**“Estructura social y uso del espacio en grupos animales  
con alta dinámica de fisión-fusión”**

TESIS QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE DOCTOR EN CIENCIAS

P R E S E N T A

**Sandra Elizabeth Smith Aguilar**

DIRECTOR DE TESIS:

**Dr. Gabriel Ramos Fernández**

COMITÉ REVISOR:

**Dr. Denis Boyer, Dr. Rafael del Castillo, Dr. Antonio Santos y Dra. Alejandra Valero**

Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, México, Junio 2016



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

*CARTA CESION DE DERECHOS*

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez el día 03 del mes junio del año 2016, el (la) que suscribe **Smith Aguilar Sandra Elizabeth** alumno (a) del Programa de **DOCTORADO EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES** con número de registro A120175, adscrito al Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección del Dr. Gabriel Ramos Fernández y cede los derechos del trabajo titulado: **Estructura social y uso del espacio en grupos animales con alta dinámica de fisión-fusión**. Al Instituto Politécnico Nacional para su difusión, con fines académicos y de investigación.

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

**Smith Aguilar Sandra Elizabeth**



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



# INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL

## SECRETARIA DE INVESTIGACION Y POSGRADO

### ACTA DE REVISION DE TESIS

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez siendo las 13:00 horas del día 03 del mes de junio del 2016 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación del **Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca (CIIDIR-OAXACA)** para examinar la tesis de grado titulada: **Estructura social y uso del espacio en grupos animales con alta dinámica de fisión-fusión.**

Presentada por la alumna

**Smith**  
Apellido paterno

**Aguilar**  
materno

**Sandra Elizabeth**  
nombre(s)

Con registro: 

A	1	2	0	1	7	5
---	---	---	---	---	---	---

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

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

LA COMISION REVISORA  
Director de tesis

Dr. Gabriel Ramos Fernández

Dr. Rafael Felipe del Castillo Sánchez

Dr. José Antonio Santos Moreno

Dr. Denis Boyer

Dra. Alejandra Valero Méndez

EL PRESIDENTE DEL COLEGIO

Dr. Salvador Isidro Belmonte Jiménez



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

## AGRADECIMIENTOS

A María y Ana, gracias por su amor y respaldo inagotable e incondicional siempre. Gracias por confiar en mí, apoyarme con ánimos, apapachos, canciones, aventones, comilonas, visitas, ilusiones, prestaciones, mediciones (de árboles), reparaciones (de equipo de campo), revisiones (de escritos), y por siempre escucharme a lo largo de este proyecto.

Gracias Ana por ser un ejemplo de valentía y lucha constante por un mundo mejor.

A Clara, gracias por soñar y caminar sueños conmigo. Gracias por la interminable inspiración, por llenar de belleza mi mundo haciendo de las palabras música y baile del andar. Gracias por tu energía alegre e impaciente que me sacude la pasividad y me ayuda a concretar algunas de esas tantas ideas entre las que seguido me pierdo y me trabo. Gracias por acompañarme, apoyarme y fortalecerme cada día de este doctorado.

Gracias a mi asesor, Gabriel Ramos, por animarme y guiarme para “aterrizar” mi interés en la conducta animal, por darme la libertad y confianza para explorar nuevos caminos, por impulsarme a aprender herramientas nuevas, por abrirme las puertas a la docencia, por mostrarme el maravilloso mundo de la complejidad, por siempre estar dispuesto a discutir ideas, por el apoyo financiero para el desarrollo y conclusión de esta tesis, así como para mi formación, y por ser un ejemplo de buena persona a la par de buen investigador.

Gracias a Laura Busia por ser una gran cómplice de campo y amiga, por toda la ayuda y ánimo, por inspirarme con tu dedicación y amor a la ciencia, por siempre tener una pregunta más y una nueva idea y por estar siempre dispuesta a buscar soluciones conjuntas a los problemas que enfrentamos (también gracias por no hacer experimentos sociales conmigo, por atraer las garrapatas más que yo y por resistir las diversas vocalizaciones no-humanas en público).

Gracias a los miembros de mi comité revisor, Alejandra Valero, Denis Boyer, Rafael del Castillo y Antonio Santos, por su tiempo, interés, disposición y sus útiles sugerencias para este proyecto. Asimismo, gracias a Pedro Montes, Matthias Rös y Rodolfo Solano por su orientación y comentarios que contribuyeron de manera muy importante al desarrollo y conclusión de esta tesis.

Gracias a Laura Busia, Augusto Canul, Eulogio Canul, Juan Canul, Macedonio Canul, David Cocom, Anthony Denice, Miriam Pablo, Braulio Pinacho, Ana Smith y Moicés Yam por su apoyo colectando datos en Punta Laguna durante 2013 y 2014.

Gracias a Filippo Aureli, Gabriel Ramos, Colleen M. Schaffner y Laura G. Vick por el manejo y mantenimiento del estudio de largo plazo de monos araña en Punta Laguna, y a todas las personas que han participado en la colección y manejo de datos del mismo.

Gracias a mis maestros de la selva. A Augusto por su buen ánimo, a Macedonio por su fantástica capacidad de observación, a Eulogio por siempre tener una sonrisa y una buena historia y a Juan por las amenas pláticas. A los cuatro un agradecimiento infinito por compartir su gran experiencia y conocimiento sobre los monos y la selva. *Diosbotik, tulàakal kaambesajo'ob puksi`ik`al.*

Gracias a la gente de Punta Laguna por recibirme en su comunidad y apoyarme durante todo un año. Gracias a las familias Canul y Yam, así como a mis compadres Martha y Guadalupe, por compartir conmigo su hospitalidad, sus palabras, sus alegrías, sus fiestas, sus deliciosos manjares y sus saberes sobre la selva. En especial estoy agradecida con los niños de Punta Laguna que nunca me dejaron olvidar las cosas importantes y nunca se rindieron de invitarme a nadar, jugar y hacerme disfrutar con ellos la belleza de uno de los lugares más hermosos que conozco.

Gracias a Filippo Aureli y Colleen Schaffner por mantener presente su apoyo y hospitalidad durante mi estancia en campo.

Gracias a Charlotte Hemelrijk, Scott Suarez, Laura Busia, Sophie Calmé, Colin Carlson, Anthony Denice, Eric Dougherty, Adriana Martínez, Tania Palacios, Braulio Pinacho, Dana Seidel y tres lectores anónimos por ideas y comentarios que enriquecieron el capítulo 3.

Gracias a Wayne Getz por el tiempo, colaboración y apoyo financiero que me permitieron y facilitaron una estancia de investigación en la Universidad de California en Berkeley. Durante ese periodo, Colin Carlson, Dana Seidel, Kyrre Kausrud, Clara Nicholls, Gabriela Villavicencio y, particularmente, Ana G. Galvis Martínez y Rick Satomi me brindaron su hospitalidad, su amistad, su oído, su alegría y su fuerza, por lo que les estoy siempre agradecida.

Gracias a Andy Lyons y a Raúl Rivera por su inagotable paciencia y disposición para ayudarme con el manejo de T-LoCoH y ArcGIS.

Gracias a mis compañeros Emilio Hernández, Julián Hernández y Citlali Martínez por sus sugerencias a lo largo de los seminarios de tesis y por siempre animarme.

Gracias a Selene García por su amistad y cariño, por compartir el hogar tan armoniosamente, por siempre estar dispuesta a escuchar mis marañas mentales sobre la tesis, por impulsarme, por su generosidad ilimitada y por ser un ejemplo de dedicación.

Gracias a Hiram Rosales y Anidia Blanco por hacerme sentir parte de su familia, así como a Nathalie y Dominique Barlet y a la familia Auzias por recibirme tan cariñosamente.

Gracias a mis amigos que no dejan de estar ahí por mí y conmigo, en especial a Selene García, Daniela Traffano, Elsa Varvieri, Tara Nicol, Erofilis Tsouvalidi, Jorge Arellano, Laura Busia, Lupe Chávez, Freddy Armengol, Desiree Uguz, Tavo Pérez, Andrea Savage y Margaret Lee por llenar mi vida de cosas lindas durante los últimos 5 años, por su cariño, por animarme, por alimentar mi espíritu, por inspirarme y por mostrarme maneras de caminar los muchos otros mundos que son posibles.

Gracias al personal de la dirección del posgrado y el personal contable del CIIDIR por el apoyo para resolver trámites administrativos.

Gracias a CONACyT, al IPN y a los contribuyentes de México por el apoyo financiero que me permitió dedicarme de tiempo completo a este doctorado y desarrollar todas las actividades asociadas al mismo.

*Ojalá seamos dignos de tu desesperada esperanza.*

*Ojalá podamos tener el coraje de estar solos y la valentía de arriesgarnos a estar juntos, porque de nada sirve un diente fuera de la boca, ni un dedo fuera de la mano.*

*Ojalá podamos ser desobedientes cada vez que recibimos órdenes que humillan nuestra conciencia o violan nuestro sentido común.*

*Ojalá podamos merecer que nos llamen locos, como han sido llamadas locas las Madres de Plaza de Mayo, por cometer la locura de negarnos a olvidar en los tiempos de la amnesia obligatoria.*

*Ojalá podamos ser tan porfiados para seguir creyendo, contra toda evidencia, que la condición humana vale la pena, porque hemos sido mal hechos, pero no estamos terminados.*

*Ojalá podamos ser capaces de seguir caminando los caminos del viento, a pesar de las caídas y las traiciones y las derrotas, porque la historia continúa, más allá de nosotros, y cuando ella dice adiós, está diciendo: hasta luego.*

*Ojalá podamos mantener viva la certeza de que es posible ser compatriota y contemporáneo de todo aquel que viva animado por la voluntad de justicia y la voluntad de belleza, nazca donde nazca y viva cuando viva, porque no tienen fronteras los mapas del alma ni del tiempo.*

Eduardo Galeano, los caminos del viento (2010)

## ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS .....	2
RESUMEN .....	7
ABSTRACT .....	8
INTRODUCCIÓN .....	10
CAPÍTULO I. La vida en grupo como espacio de posibilidades.....	15
Patrones espaciales.....	17
Complejidad natural.....	21
¿Por qué importa la socialidad animal?.....	24
El dilema de la vida en grupo .....	27
Origen y forma de los grupos.....	30
Dinámica de fisión-fusión .....	41
CAPÍTULO II. Uso de espacio en grupos animales.....	46
Decisiones espaciales: consideraciones y ejemplos .....	48
Uso del espacio: factores determinantes .....	58
Uso de espacio y organización social .....	61
CAPÍTULO III. Cambios estacionales en la estructura socio-espacial en un grupo de monos araña ( <i>Ateles geoffroyi</i> ) en vida libre.....	65
Resumen .....	68
Abstract.....	69
Introduction .....	70
Methods.....	77
Study Site .....	77
Study group.....	77
Data collection .....	78
Fruit availability.....	79
Data analysis .....	80
Results.....	91
Space-use .....	91
Grouping tendencies.....	95

Pair-wise associations .....	97
Discussion.....	107
Conclusions .....	114
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES .....	115
REFERENCIAS.....	120
ANEXO 1 .....	144



## RESUMEN

La flexibilidad en los patrones de agregación que caracteriza a las especies con alta dinámica de fisión-fusión, presumiblemente permite a los individuos modificar su contexto socio-espacial de acuerdo con la variabilidad en su contexto ecológico. Sin embargo aun se conoce poco sobre la manera en que se relacionan las decisiones de movimiento de los individuos con la variabilidad ecológica, para dar lugar a estos patrones de agregación. Este trabajo presenta una investigación de la influencia que ejerce la vida social sobre la manera en que los animales usan el espacio, así como su relación con la capacidad de los grupos animales de ajustarse a cambios ambientales. El problema se exploró desde la perspectiva de especies organizadas en grupos que constantemente cambian su tamaño, composición y cohesión, conocidas como especies con alta dinámica de fisión-fusión. En particular, se hizo un análisis enfocado a entender la relación entre el uso del espacio y la estructura social en un grupo de monos araña (*Ateles geoffroyi*) en vida libre. Se examinaron los patrones socio-espaciales de individuos adultos del grupo para evaluar los cambios entre periodos de abundancia y escasez de frutos en: el tamaño de las áreas utilizadas, el tamaño de las agrupaciones (subgrupos) y en la ocurrencia de asociaciones espaciales (basadas en la intersección de las áreas de uso) y espacio-temporales (basadas en la co-ocurrencia de individuos en un mismo subgrupo) entre individuos. Los resultados indicaron un uso más concentrado del espacio, un aumento en la gregariedad individual y una mayor tasa de asociaciones espacio-temporales en las temporadas de mayor abundancia de frutos, en congruencia con un aumento en la influencia de procesos pasivos de agregación. Sin embargo, los resultados también indicaron asociaciones activas en todos los periodos analizados, que podrían estar influenciando las decisiones individuales de uso de espacio, particularmente para las hembras. En conjunto, los patrones socio-espaciales de los monos araña parecen reflejar cambios tanto en el contexto ecológico como social de los individuos.

## ABSTRACT

The flexibility in grouping patterns which characterize species with high fission-fusion dynamics, presumably allows individuals to adjust their socio-spatial context according to variability in their ecological context. However, knowledge on how individual movement decisions relate to ecological variation and give rise to the observed grouping patterns is still scant. In this thesis I investigated the influence of social life on animal space-use and its relationship with the ability of animal groups to cope with environmental change. I explored the problem for species organized in groups which constantly change their size, composition and cohesion, known as species with high fission-fusion dynamics. In particular, I present an analysis directed to understand the relationship between space-use and social structure in a group of free-living spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). I examined the socio-spatial patterns of adult individuals from the group, to evaluate changes from fruit-scarce to fruit-abundant periods in the size of the areas used, the size of monkey aggregations (subgroups) and in the occurrence of two types of association measures: spatial (based on the overlap of the areas used) and spatio-temporal (based on the co-occurrence of individuals in the same subgroup). Results indicated a more concentrated use of space, increased individual gregariousness and higher spatio-temporal association rates in the fruit-abundant seasons, as is compatible with an increase in passive associations. Nevertheless, results also suggested active associations in all the periods analyzed, which may influence individual space-use decisions, particularly for females. Altogether, the socio-spatial patterns of the spider monkeys seem to reflect temporal changes in both the ecological and social contexts experienced by individuals.

Juan Canul: *“Ayer llovió dinero”*

Yo: *¿Por qué?*

Juan Canul: *“Con las lluvias llegan las flores y con ellas  
su miel que permite que las abejas trabajen”*

## INTRODUCCIÓN

En la actualidad, más del 50% de la superficie terrestre y una creciente proporción de los mares del planeta se encuentran bajo algún tipo de manejo humano (Halpern *et al.* 2008; Ellis *et al.* 2010). Los efectos del grueso de estas actividades han alcanzado a todos los ecosistemas de la Tierra, directa o indirectamente, impulsando lo que se conoce como cambio global<sup>1</sup> (Vitousek 1994; Vitousek *et al.* 1997; Tylianakis *et al.* 2008; IPCC 2014; Waters *et al.* 2016). Asimismo, han generado una realidad económica de consumo acelerado e inequidad en la que menos del 1% de la población del planeta concentra más del 45% de la riqueza monetaria (Credit Suisse Research Institute 2015; Ehrlich y Ehrlich 2016). Esta realidad aumenta la vulnerabilidad de poblaciones humanas de todo el mundo y las presiones sobre las especies, ecosistemas y socioecosistemas de los cuales depende su supervivencia (Berkes y Folke 1994; Costanza *et al.* 1997; Foley 2005; Morton 2007; Fisher y Christopher 2007; Lin *et al.* 2008; Bellon *et al.* 2011; Cardinale *et al.* 2012; Dennig *et al.* 2015; Barnosky *et al.* 2016). Uno de los resultados de estas presiones es la pérdida de biodiversidad, que se hace evidente en la desaparición global de comunidades vegetales y fauna (Pimm *et al.* 1995; Sala *et al.* 2000; Eisner *et al.* 2016).

Usando la terminología de Dirzo *et al.* (2014), estamos viviendo la “defaunación del Antropoceno”, caracterizada por una preocupante reducción y desaparición de poblaciones de vertebrados e invertebrados alrededor de todo el mundo (Dirzo *et al.* 2014; McCauley *et al.* 2015). Esta defaunación va acompañada de la pérdida de servicios ambientales como la polinización (Potts *et al.* 2010) y dispersión de semillas (Kurten 2013), de los cuales depende la estructura de los ecosistemas y el sostén de muchas comunidades humanas (Costanza *et al.* 1997; Sala *et al.* 2000; Foley 2005; Bascompte y Jordano 2007;

---

<sup>1</sup> Alteración de la estructura y función del planeta por la interacción de diversos componentes de cambio ambiental, derivados parcial o completamente de actividades humanas incluyendo: alteración de ciclos biogeoquímicos (particularmente los de carbono y nitrógeno), cambios en la cobertura de suelos, distribución global de compuestos orgánicos sintéticos como DDT y clorofluorocarbonos, explotación de poblaciones silvestres, invasiones biológicas por especies exóticas y cambio climático (Vitousek 1994; Tylianakis *et al.* 2008).

Potts *et al.* 2010; Dirzo *et al.* 2014). Así, la pérdida de especies de animales puede alterar la dinámica de los ecosistemas y generar desabasto de alimentos, pobreza y más defaunación (Fisher y Christopher 2007; Williams *et al.* 2010; Hooper *et al.* 2012; Dirzo *et al.* 2014). Ante este escenario, existe una creciente demanda de información e involucramiento de los ecólogos animales en la identificación de problemas y en el desarrollo de estrategias de manejo de los recursos naturales que favorezcan la resiliencia de las poblaciones animales, sus ecosistemas y las poblaciones humanas que subsisten gracias a ellos (Vitousek 1994; Dietz *et al.* 2003; Linklater 2004; Sgrò *et al.* 2011; Caro y Sherman 2013; Robertson *et al.* 2013; Sih 2013).

Los animales interactúan con su medio a través de la conducta. La diversidad y plasticidad de su repertorio conductual se pueden ver como soluciones que les han permitido sobrevivir y reproducirse interactuando con su ambiente a lo largo de su historia evolutiva (Tennie *et al.* 2009; Mery y Burns 2010; Krebs *et al.* 2012; Rodríguez *et al.* 2013; van Schaik 2013). Por lo tanto, la efectividad de estas soluciones está asociada a un intervalo de condiciones ecológicas y sociales que puede ser más o menos amplio (Mery y Burns 2010; Snell-Rood 2013; Palkovacs y Dalton 2015). Por ejemplo, los machos del escarabajo joya (*Julodimorpha bakewelli*) identifican parejas sexuales a partir de características de la coloración de las hembras. Este sistema es efectivo siempre y cuando resulte en cópulas entre machos y hembras. Sin embargo las características que activan la reacción de los machos también son producidas por algunos tipos de vidrio, llevándolos a tratar de copular con botellas de cerveza (Gwynne y Rentz 1983; figura 1). El estudio de la conducta permite entender las condiciones que necesitan los animales para sobrevivir y reproducirse, la manera en que responden a los estímulos de su ambiente y su papel para mantener la funcionalidad de los ecosistemas (Bascompte y Jordano 2007; Chaves y Stoner 2010; Kurten 2013; Snell-Rood 2013). Asimismo, la investigación conductual aporta información sobre los límites de variabilidad

ambiental que pueden soportar los individuos antes de expresar conductas que reducen su adecuación<sup>2</sup>, o de carecer por completo de alternativas para sobrevivir (Stephens y Sutherland 1999; Kokko y Sutherland 2001; Schlaepfer *et al.* 2002; Robertson *et al.* 2013).

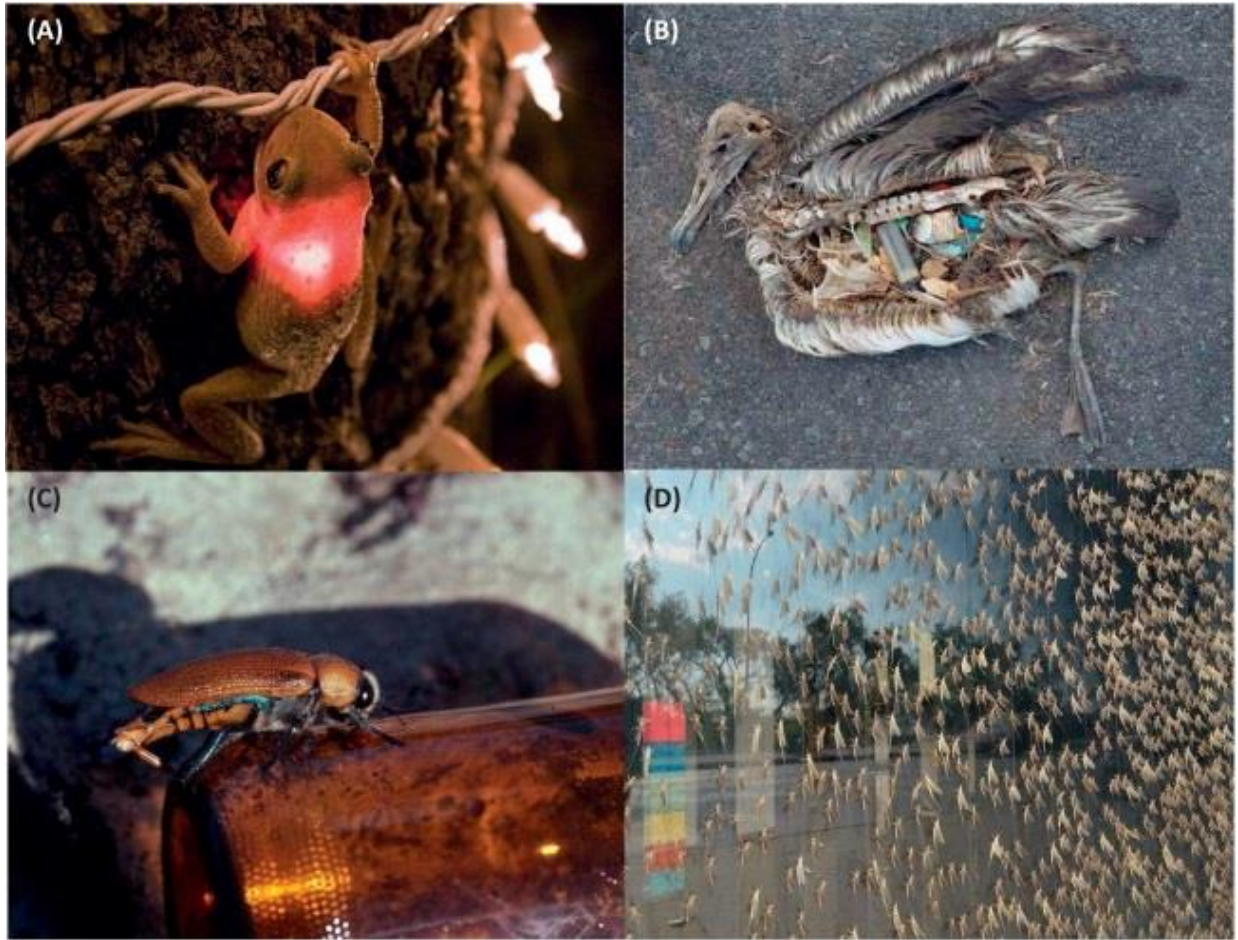
Aunque aun de manera incipiente, el conocimiento conductual ha demostrado su utilidad para entender problemas de manejo y conservación animal como las trampas ecológicas y el efecto Allee (Kokko y Sutherland 2001; Molnár *et al.* 2008; Berger-Tal *et al.* 2011; Sih *et al.* 2011; Tobin *et al.* 2011; Tuomainen y Candolin 2011; Caro y Sherman 2012; Robertson *et al.* 2013; Sih 2013; Sanderson *et al.* 2014). Además, ha contribuido al desarrollo y ajuste de estrategias de acción como para control de plagas agrícolas e invasiones biológicas (Dunkelblum *et al.* 1981; Moore *et al.* 2008; Tobin *et al.* 2011), manejo de especies en cautiverio o en entornos urbanos (Rhodes *et al.* 2006; McCowan *et al.* 2008), programas de reproducción y reintroducción de especies (Clout *et al.* 2002; Shier 2006; Scott Keogh 2009), y diseño de corredores biológicos y áreas de conservación (Bingham y Noon 1997; Linnell *et al.* 2001; Knowlton y Graham 2010).

Como parte de un programa doctoral en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de los Recursos Naturales, el presente trabajo busca hacer una contribución desde la ciencia básica a entender cómo la vida social influye la manera en que los individuos usan el espacio y la capacidad de los grupos animales de ajustarse a cambios ambientales. El problema se exploró desde la perspectiva de especies organizadas en grupos que constantemente cambian su tamaño, composición y cohesión, conocidas como especies con alta dinámica de fisión-fusión. En particular, el análisis se enfocó a entender la relación entre el uso del espacio y la estructura social en un grupo de monos araña (*Ateles geoffroyi*) en vida libre.

---

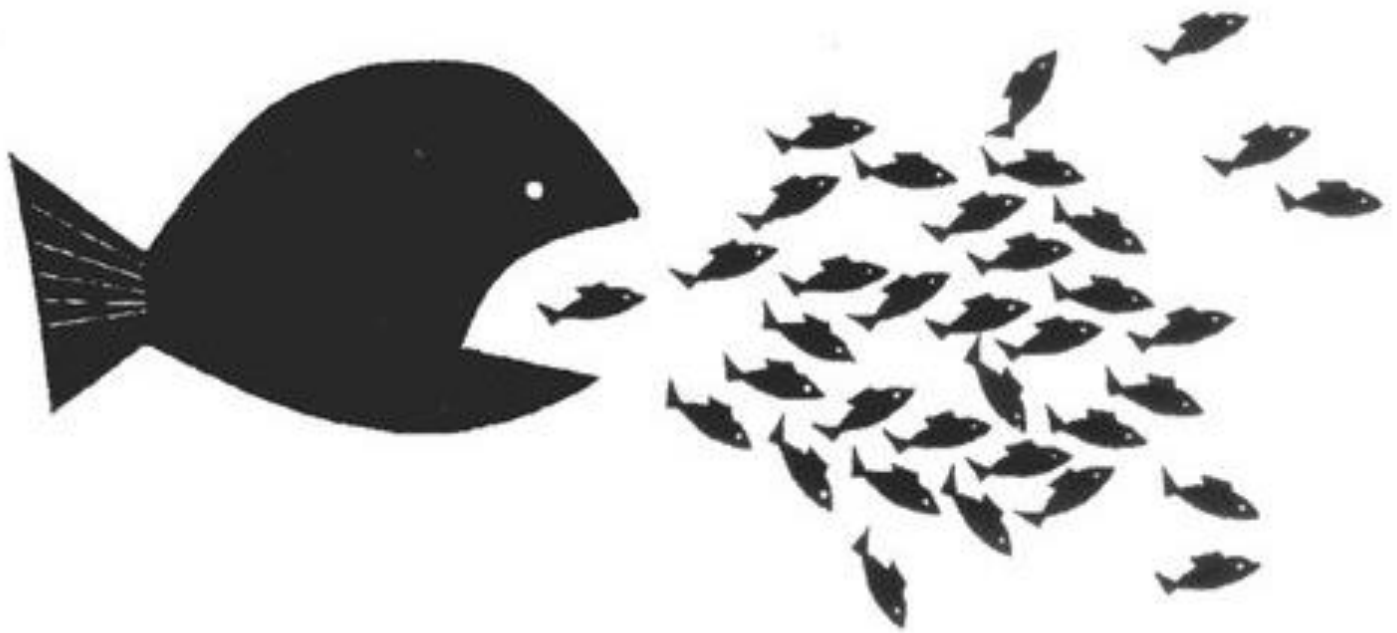
<sup>2</sup> En el estudio de la conducta animal, el término adecuación se refiere al éxito reproductivo de un individuo, generalmente como función de su sobrevivencia y fecundidad. Es equivalente al término *fitness* en inglés (Soberón Mainero 1999).

El trabajo comienza con una revisión que presenta consideraciones sobre la vida grupal en animales y propone que ésta expande el espacio de alternativas posibles para que los individuos interactúen con su ambiente. Posteriormente se hace una revisión de factores determinantes de la manera en que los animales usan el espacio, que concluye haciendo énfasis en la relación entre uso de espacio y organización social. Esto va seguido de un análisis sobre estructura socio-espacial en especies con alta dinámica de fisión fusión usando datos empíricos de patrones de uso de espacio y agrupación en monos araña. Su objetivo es entender los factores y mecanismos que influyen sobre la manera en que los individuos se organizan social y espacialmente. Esto se hizo a partir de la descripción de cambios estacionales en los patrones de co-ocurrencia espacial y espacio-temporal de los individuos. El trabajo concluye con un recuento breve de sus aportes al conocimiento de los monos araña, con algunas consideraciones metodológicas y recomendaciones para investigaciones futuras.

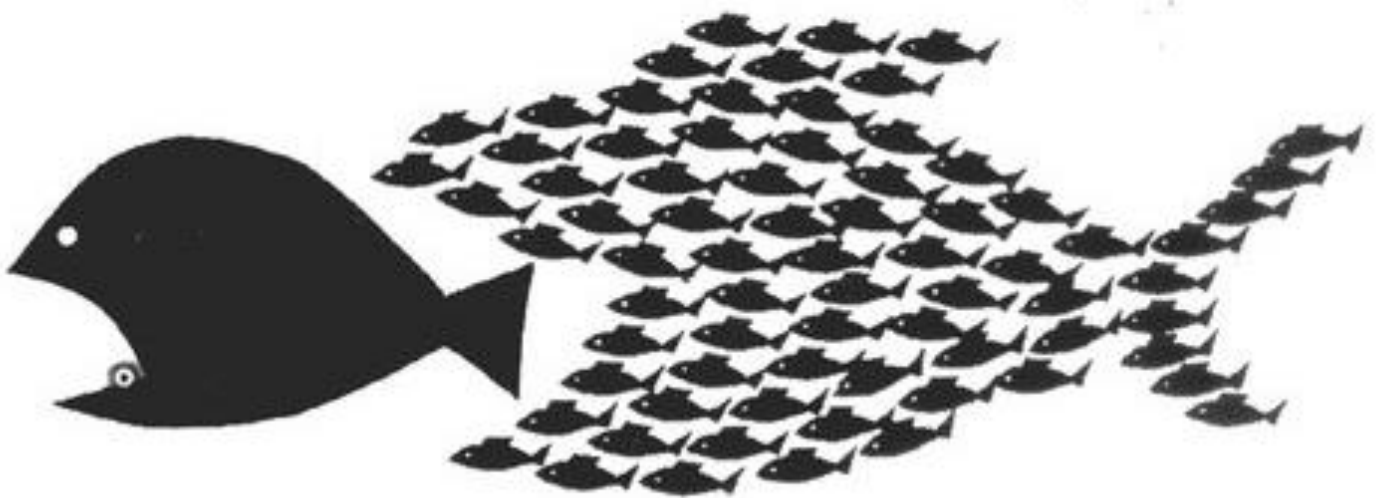


**Figura 1.** Ejemplos de respuestas conductuales desfavorables para la reproducción y supervivencia, desencadenadas por objetos evolutivamente novedosos que actúan como trampas al estimular reacciones dirigidas a un blanco inapropiado. A) Rana arborícola (*Osteopilus septentrionalis*) ingiriendo una luz decorativa que asemeja la señal bioluminiscente de sus insectos presa. B) Albatros de patas negras (*Phoebastria nigripes*) muerto por la ingestión de basura pequeña y colorida similar a sus fuentes de alimento. C) Escarabajo joya (*Julodimorpha bakewelli*) macho intentando copular con una botella de cerveza que produce colores y reflexiones de cualidades parecidas a las claves visuales usadas en el contexto de búsqueda de pareja. D) Insectos del orden Ephemeroptera cubriendo, apareándose y ovipositando en una ventana de vidrio que refleja luz polarizada horizontalmente, su primera clave de selección de hábitat, utilizada para encontrar cuerpos de agua naturales. Figura y descripción tomadas de Robertson *et al.* (2013) con fotografías de James Snyder (A), Chris Jordan (B), Darryl Gwynne (C) y Will Millne (D).





CAPÍTULO I. La vida en grupo como espacio de posibilidades.



*“...aquellas comunidades que encierran la mayor cantidad de miembros que simpatizan entre sí, florecerán mejor y dejarán mayor cantidad de descendientes.*

*Es, sin embargo, imposible decidir en muchos casos si ciertos instintos sociales han sido adquiridos a través de selección natural o, si son el resultado indirecto de otros instintos y facultades, tal como la simpatía, la razón, la experiencia y una tendencia a la imitación o, nuevamente, si son simplemente el resultado de hábitos mantenidos por largo tiempo.”*

Charles Darwin, El origen del hombre y la selección en relación al sexo (1874)

*“Si bien comenzamos a estudiar los animales no únicamente en los laboratorios y museos sino en el bosque, en los prados, en las estepas y en las zonas montañosas, en seguida observamos que, a pesar de que entre diferentes especies y, en particular, entre diferentes clases de animales, en proporciones sumamente vastas, se sostiene la lucha y el exterminio, se observa, al mismo tiempo, en las mismas proporciones, o tal vez mayores, el apoyo mutuo, la ayuda mutua y la protección mutua entre los animales pertenecientes a la misma especie o, por lo menos, a la misma sociedad. La sociabilidad es tanto una ley de la naturaleza como lo es la lucha mutua.”*

Pyotr Kropotkin, El apoyo mutuo, un factor de la evolución (1902).

*“Hasta que una explicación teórica –basada en elección humana- para las empresas auto-organizadas y auto-gobernadas esté completamente desarrollada y aceptada, las grandes decisiones que definen políticas continuarán procediendo bajo el supuesto de que los individuos no pueden organizarse a sí mismos y que siempre necesitan ser organizados por autoridades externas.”*

Elinor Ostrom, El Gobierno de los bienes comunes (1990).

*“Cuando las telarañas se unen, pueden atar a un león.”*

Proverbio Etíope.

La vida en grupo es un fenómeno frecuente entre los animales, reflejando también lo que pueden ser principios organizativos de la vida en todos sus dominios y niveles. Esto sugiere que vivir en grupo es una alternativa que permite a los individuos resolver problemas de sobrevivencia (aprovechamiento de energía) y reproducción (transmisión de información). Sin embargo, los modelos tradicionales frecuentemente predicen que la vida grupal es inestable debido al riesgo de que el grupo sea invadido por mutantes con estrategias que aprovechan los beneficios de agregarse sin asumir los costos. Este capítulo hace una revisión no exhaustiva de este aparente dilema evolutivo y algunas explicaciones que buscan dar respuesta a las diversas expresiones de vida grupal que se observan en la naturaleza. Se presta particular atención a propuestas ofrecidas desde el enfoque de los sistemas complejos que resaltan la relevancia de las propiedades emergentes de la vida en grupo como características potencialmente funcionales que pueden ampliar el espacio de soluciones posibles para resolver problemas adaptativos. Los beneficios sinérgicos de adecuación que pueden resultar de estas soluciones minimizan los costos competitivos dando paso a la posible estabilización de estructuras grupales. Algunas de éstas características, como la estructura y el tamaño del grupo, pueden ser aprovechadas por los individuos para obtener información que reduce su incertidumbre sobre el medio, permitiéndoles ajustar sus estrategias conductuales para modificarlo y para hacer un uso más eficiente de los recursos disponibles. Finalmente, se discute brevemente la dinámica de fisión-fusión como posible sistema de estudio para entender la manera en que los individuos pueden extraer información a partir de estructuras grupales.

### Patrones espaciales

Al observar un conjunto de animales de una población, frecuentemente se puede notar que los individuos no usan el espacio de manera aleatoria, sino que forman patrones de organización espacial y

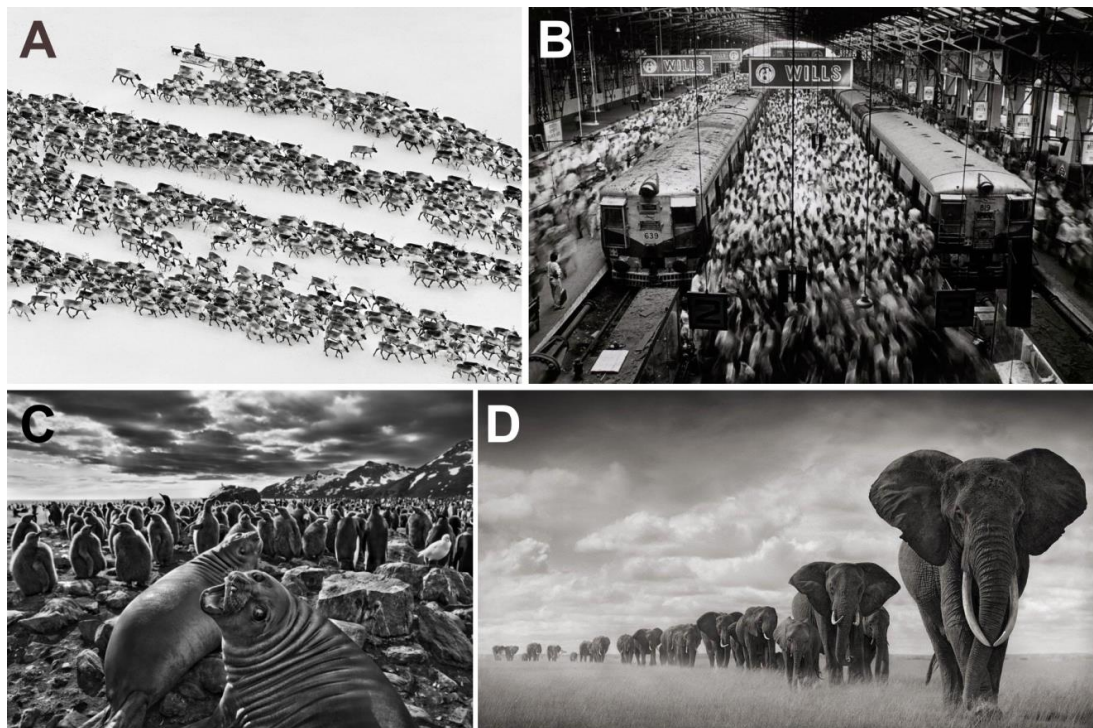
temporal (Johnson y Prairie 1980; Börger *et al.* 2006; Kie *et al.* 2010; Tucker *et al.* 2014; Villalobos y Rangel 2014). La distribución de los corales en un arrecife (Done 1982), la sincronía en los despliegues luminosos de luciérnagas como *Pteroptyx malacca* (Buck y Buck 1968), las agregaciones estacionales de ballenas jorobadas (*Megaptera novaeangliae*: Calambokidis *et al.* 2008) o los “ríos” de personas que se forman dentro de una multitud (Helbing *et al.* 2001) son ejemplos de este tipo de estructuras dinámicas (Flack 2014; figura 1.1). Existen múltiples factores que pueden intervenir para dar origen y forma a estos patrones, que tienen que ver con la historia evolutiva, las características individuales y las interacciones tanto ecológicas como sociales que determinan el flujo de información en un sistema (Sumpter 2006; Nathan *et al.* 2008; Börger *et al.* 2008; Knowlton y Graham 2010; Hemelrijk 2013). Algunos de estos factores incluyen la estructura del hábitat y los cambios en la disponibilidad de recursos relevantes para los individuos (Johnson y Prairie 1980; te Boekhorst y Hogeweg 1994; Valiente-Banuet *et al.* 1996; Boyer *et al.* 2006; Baguette y Van Dyck 2007; Willems *et al.* 2009; Boyer y Walsh 2010; Asensio *et al.* 2012a); la viscosidad poblacional<sup>3</sup> (Mitteldorf y Wilson 2000; Wolf y Trillmich 2008; Grabowska-Zhang *et al.* 2016); la agregación de individuos en torno a recursos de interés común (Chapman 1989b; Johnson *et al.* 2002; Ramos-Fernández *et al.* 2006; Nowak *et al.* 2010); la evasión de depredadores (Bumann *et al.* 1997; Hill y Lee 1998; Axelsen *et al.* 2001; Lee 2006; Willems y Hill 2009); la atracción o repulsión, indistinta o diferencial entre individuos de la misma especie (Hemelrijk 1998; Couzin y Krause 2003; Vugt 2006; King *et al.* 2008; Sueur y Petit 2008; Murray *et al.* 2008; Evers *et al.* 2011; Giuggioli y Potts 2013; Franks *et al.* 2016); la variación en características y estados individuales como la capacidad de movimiento, propensión al escape o el nivel de hambre (Furrer *et al.* 2012; Perony y Townsend 2013; González-Bernal *et al.* 2014) y el acceso heterogéneo a información sobre el medio (Franks *et al.* 2002; Couzin *et al.* 2005; Couzin 2009; Pearce *et al.* 2014).

---

<sup>3</sup> Dispersión limitada que aumenta la relación genética entre vecinos

Sea cual sea su origen, estos patrones espacio-temporales condicionan la probabilidad de interacción entre individuos, simplemente por su ubicación espacial. Esto puede dar lugar a “grupos” (*sensu* Wilson 1975) o conjuntos de individuos con una mayor frecuencia de interacciones entre sí que con el resto de la población (Hemelrijk 2000; Ramos-Fernández *et al.* 2006; Evers *et al.* 2011; Mourier *et al.* 2012; Puga-Gonzalez *et al.* 2015). Estos grupos pueden generar costos para sus miembros, derivados de factores como la competencia por recursos limitados o la transmisión de patógenos (Molvar y Bowyer 1994; Côté y Poulin 1995; Godfrey *et al.* 2009). Pero, dependiendo de las condiciones ecológicas y la manera en que los individuos interactúan con su ambiente (el nicho ecológico y social de la especie), estos grupos también pueden conferir ventajas que aumenten la adecuación individual, como reducir el riesgo de depredación, aumentar la capacidad de encontrar y acceder a recursos como alimento, parejas o refugios, o permitir la modificación del hábitat haciéndolo más propicio para su sobrevivencia y reproducción (Alexander 1974; Levins y Lewontin 1985; Odling-Smee *et al.* 2003; Flack *et al.* 2006; Krebs *et al.* 2012). Por ejemplo, Calvert *et al.* (1979) encontraron que la tasa de depredación de aves sobre mariposas monarca (*Danaus plexippus*) en sus agregaciones invernales fue inversamente proporcional al tamaño de la colonia. Por otra parte, la cacería en grupo aumenta el éxito de captura para carnívoros como leones (*Panthera leo*; Stander 1992) y hienas (*Crocuta crocuta*; Holekamp *et al.* 1997), además de permitirles acceder a presas más grandes que su propio tamaño. Los beneficios de la capacidad de modificar el ambiente como producto de la agrupación se ilustran en el estudio de Paquet *et al.* (2016) quienes observaron una correlación positiva entre la temperatura de los nidos comunales del ave *Philetairus socius* y el número de individuos anidando juntos. Las aves en agregaciones más grandes pasaron menos tiempo en temperaturas menores a un umbral crítico, debajo del cual se dispara el costo energético de la termorregulación. Asimismo, las lombrices de tierra alteran químicamente el suelo, de modo que se estimula su reproducción, y esta capacidad aumenta con el número de individuos coexistiendo en un área (Odling-Smee *et al.* 2003).

Si se conjuntan condiciones en las que las ventajas de agruparse no se ven superadas por los costos, éstas pueden permitir o favorecer la persistencia de los grupos y la aparición de conductas de agregación (Alexander 1974; Nowak *et al.* 2010). Esta es la base para el desarrollo de redes de comunicación recíproca y relaciones de cooperación, que se han resaltado como características generalizadas de la vida social (Wilson 1975; Costa y Fitzgerald 1996; Nowak *et al.* 2010; van Veelen *et al.* 2010) y que, lejos de ser exclusivas de animales, se extienden a todos los niveles de organización de la vida (Capra 2007; Flack 2014; Miramontes y DeSouza 2014). En consecuencia, el origen y dinámica de los grupos son temas centrales para entender la evolución de la socialidad, sus distintas manifestaciones en los sistemas sociales animales (Alexander 1974; Rainey y Rainey 2003; Nowak *et al.* 2010) y los principios organizativos de los sistemas vivos en general.



**Figura 1.1.** Ejemplos de patrones espacio-temporales en grupos animales representados en fotografías de Sebastião Salgado. A) Rebaño de renos (*Rangifer tarandus*) en marcha a lo largo de la tundra siberiana. B) Flujos de personas en una estación de tren en Bombay, India. C) Agregaciones reproductivas de foca elefante del sur (*Mirounga leonina*) y pingüino rey (*Aptenodytes patagonicus*) en la isla Georgia del sur. D) Grupo de elefantes africanos (*Loxodonta africana*) en marcha. La organización multinivel de esta especie es otro ejemplo de estructura espacio-temporal (Wittemyer *et al.* 2005).

La vida en grupo y la cooperación parecen ser regularidades fundamentales en la organización de los sistemas vivos (Capra 2007; Miramontes y DeSouza 2014). Desde el conjunto de moléculas de una célula (Ge *et al.* 2003), hasta las comunidades de especies que coexisten en los ecosistemas del planeta (Bascompte 2010), se observan redes dinámicas de interacciones produciendo patrones colectivos o expresiones de “orden” como las que se observan en la figura 1.1 o los que se pueden percibir en la forma de una mazorca de maíz, o en la música de un conjunto de voces cantando en armonía (Kitano 2002; Cohen 2006; Capra 2007; Couzin 2009; Alvarez-Buylla *et al.* 2010; Krakauer *et al.* 2014). Las redes son una característica común de los sistemas vivos a todas escalas, en los que encontramos múltiples componentes interconectados transfiriendo materia, energía y/o información entre sí y al medio en el que se encuentran (Capra 2007; Flack 2014). El enfoque predominantemente reduccionista de la biología del último siglo nos ha aproximado a entender dichos sistemas a partir de sus componentes aislados (Nagel 1998; Rose 2000; Rosenberg 2001; Suárez 2005; Brandt y Love 2015). Sin embargo, las muchas preguntas que no han encontrado respuesta desde esta perspectiva, han conducido a reconocer la relevancia de las redes de interacciones y sus consecuencias para los procesos biológicos (Kitano 2002; Ge *et al.* 2003; Gould 2004; Van Regenmortel 2004; Couzin *et al.* 2005; Cohen y Harel 2007; Flack 2014; Krakauer *et al.* 2014). Tal vez uno de los ejemplos más icónicos se deriva del proyecto del genoma humano (International Human Genome Sequencing Consortium 2001), cuyos aprendizajes han impulsado un cambio de concepción respecto al genoma (Cohen y Weizmann 2009). El proyecto partió de una visión generalizada del genoma como un programa computacional que controlaba el desarrollo del organismo y sus respuestas al ambiente. Esto hubiera permitido, por ejemplo, encontrar la raíz de las enfermedades o el envejecimiento y prácticamente conocer el fenotipo y el historial médico de una persona, a partir de su secuencia genética (Cohen y Weizmann 2009). Sin embargo, la revelación de la

secuencia genética humana no generó la decodificación esperada para entender (y atender) las enfermedades del mundo, pero sí permitió dejar en claro que la expresión de los genes puede verse modificada por diversos procesos externos a la secuencia de ADN (procesos epigenéticos). Entre otras cosas, estos procesos pueden hacer que un mismo gen de lugar a distintas proteínas y a proteínas con distintas configuraciones funcionales que, además, pueden ser modificadas químicamente y adquirir nuevas funcionalidades por procesos independientes al gen que las codificó (Cohen y Harel 2007). A partir de esto, se ha puesto creciente atención al genoma desde una visión sistémica (Kitano 2002; Van Regenmortel 2004; Cohen y Weizmann 2009). De concebirse fundamentalmente como un “manual de ensamblaje” o programa, cuya ejecución precisa debía explicar a los organismos, se ha dado mayor cabida a propuestas que se alejan del determinismo genético (ver Levins y Lewontin 1985, p. 89, para una discusión sobre este asunto). Por ejemplo, usando la metáfora de un mapa carretero, Kitano (2002) plantea que no basta conocer las relaciones entre genes y proteínas para entender a un organismo; si bien el mapa acota posibilidades, *per se* no define los patrones de tráfico. Por su parte, Cohen y Weizmann (2009) se refieren al genoma como un reservorio de información cuyo significado se determina a través de interacciones dinámicas que varían (y con ellas también el significado) dependiendo del contexto en el que ocurren. Es decir, el desarrollo de un organismo depende de múltiples interacciones entre las cuales los genes juegan sólo una parte, que además puede modificarse dependiendo de las condiciones del ambiente interno y externo del individuo, de la manera en que éstas son transformadas por el individuo mismo y del azar (Levins y Lewontin 1985).

El caso del genoma humano busca ilustrar un fenómeno que no es exclusivo del desarrollo de los organismos: “el todo es más que la suma de sus partes”. La dinámica de los procesos de interacción y su efecto sobre los componentes mismos de un sistema vivo y el medio en el que interactúan (el cual a su vez tiene un efecto sobre los componentes y las interacciones), pueden dar lugar a *propiedades emergentes* que no se pueden predecir conociendo únicamente las características de los componentes



del sistema o incluso sus reglas individuales de interacción (Levins y Lewontin 1985; Couzin y Krause 2003; Cohen 2006; Bascompte y Jordano 2007; Bradbury y Vehrencamp 2014; Davila-Velderrain *et al.* 2015). Por lo tanto, estas propiedades limitan la posibilidad de explicar un sistema y sus características a partir de observar únicamente a los componentes de manera individual, haciendo necesario examinar la dinámica de las interacciones entre componentes y entre el conjunto y su medio, para entenderlo. Aunque sabemos que el ser humano tiene la capacidad de sufrir la muerte de alguien querido, crear representaciones abstractas de la naturaleza o disfrutar una caricia, difícilmente se encontrarían y explicarían estas características a partir sólo del estudio de los genes, células u órganos que nos conforman. Asimismo, poco se podría aprender sobre la cultura a partir del estudio de individuos aislados ya que es una propiedad de grupos de individuos. En este caso, la escala individual es inapropiada mientras que características grupales como las relaciones entre individuos han permitido entender el surgimiento, variación y permanencia de procesos culturales (Whitehead y Lusseau 2012; Cantor y Whitehead 2013; Hasenjager y Dugatkin 2015).

Muchas de estas propiedades emergentes se materializan en patrones espaciales, algunos de los cuales involucran una estrecha integración y coordinación de componentes conformando un “todo” que reconocemos como *niveles de organización* de la vida, por ejemplo células, órganos, organismos o colonias de organismos (Cohen y Harel 2007; Ingram *et al.* 2013; Krakauer *et al.* 2014; Bradbury y Vehrencamp 2014). Estas expresiones de orden no se limitan a estructuras espaciales basadas en materia, también se encuentran en estructuras temporales constituidas de información (Flack 2014). Tal es el caso de las estructuras sociales que no se pueden inferir con observar a un grupo en un momento determinado, sino que son el resultado de un historial de interacciones entre individuos, conformando una propiedad estadística de los grupos (Flack 2012; Flack 2014). Flack (2012) propone que este tipo de estructuras puede ser utilizada por los individuos para extraer información que reduce su incertidumbre sobre el ambiente y aumenta su capacidad de modificarlo, según sus motivaciones y necesidades. Por

ejemplo, a partir de la red de señales de sumisión en un grupo de macacos cola de cerdo (*Macaca nemestrina*) Flack (2012) construyó la estructura de poder<sup>4</sup> del grupo y encontró que ésta produjo mejores predicciones sobre el resultado de peleas subsecuentes, que el desenlace de las últimas peleas previas. Con esto argumenta que la estructura de poder reduce la incertidumbre de los individuos sobre el desenlace de una interacción al permitirles predecir el costo de una pelea y usar esa información para decidir cómo comportarse.

### ¿Por qué importa la socialidad animal?

La conducta social es un tema de continuo interés desde hace más de 50 años. Por un lado, esto se debe al papel que pudo jugar el sistema social durante nuestra evolución (Hinde 1976; Bowles 2009; Boyd y Richerson 2009; Laland *et al.* 2010; Boyd *et al.* 2011; Sumner y King 2011; Gintis 2012; Whitehead y Lusseau 2012) y a la relación directa de la vida social con problemas actuales de nuestra especie y nuestra capacidad de resolverlos (Krause *et al.* 2010; Boyd *et al.* 2011), como en el manejo de los bienes comunes (Dietz *et al.* 2003; Ostrom 2008) o en asuntos de salud pública (p. ej. Christakis y Fowler 2007). Por otra parte, las relaciones de cooperación que caracterizan la vida social no siempre han encontrado explicación en el marco de la nueva síntesis evolutiva, continuamente desatando debates científicos (West *et al.* 2007a; West *et al.* 2007b; West *et al.* 2008; Wilson 2008a; Nowak *et al.* 2010; Wade *et al.* 2010). Esto se debe a que la persistencia de conductas cooperativas en muchos grupos animales desafía los supuestos generalizados de que la selección natural necesariamente actúa en favor de la adecuación del organismo, que los individuos son sólo objetos y no sujetos de la evolución, que la competencia es el principal proceso que determina las estrategias favorecidas por la selección natural y que el único

---

<sup>4</sup> En el estudio de Flack (2012), el poder de un individuo consiste en el consenso entre los miembros del grupo respecto a su capacidad de utilizar la fuerza para ganar una pelea.

mecanismo de herencia es genético (Levins y Lewontin 1985; Vrba y Gould 1986; Wilson y Wilson 2007; Krebs *et al.* 2012; Laland *et al.* 2014; Miramontes y DeSouza 2014). Como consecuencia, la teoría evolutiva se ha visto obligada a expandirse para dar cabida y explicación a conductas que aparentemente fueron seleccionadas por el beneficio que le confieren a otros, incluso en supuesto detrimento de la adecuación propia (Avilés 1999; Lehmann y Keller 2006; Clutton-Brock 2009; Voelkl y Kasper 2009; Gómez-Gardeñes *et al.* 2012; Miramontes y DeSouza 2014; Szathmáry 2015).

En esta expansión, se ha resaltado la relevancia de la capacidad que tienen las especies para modificar su ambiente ecológico y social, de modo que no sólo se adaptan a su medio, sino que lo construyen, transformando con ello las presiones selectivas a las que están sujetas (Levins y Lewontin 1985; Lewontin 1999; Odling-Smee *et al.* 2003; Flack *et al.* 2006; Laland *et al.* 2014). Asimismo, se le ha prestado creciente atención al estudio de los grupos animales como sistemas complejos, entendiendo sus características como propiedades emergentes (derivadas de la manera en que interactúan los individuos), lo cual podría ofrecer explicaciones más parsimoniosas para la socialidad animal y la organización de los sistemas vivos en general (Hemelrijk 2002; Couzin y Krause 2003; Barrett *et al.* 2007; Flack 2012; Flack 2014; Miramontes y DeSouza 2014). Además, ha retomado fuerza la discusión sobre la relevancia de la selección natural operando en niveles superiores al organismo, ahora en el marco de la selección multinivel<sup>5</sup> (Gould y Lloyd 1999; Okasha 2005; Wilson 2008a; Nowak *et al.* 2010a; Szathmáry 2015).

---

<sup>5</sup> A diferencia de la teoría de adecuación inclusiva que divide los efectos de la selección natural en directos e indirectos, la selección multinivel los separa en un componente intra-grupal y otro inter-grupal (Okasha 2005). Aunque ambas producen resultados matemáticamente equivalentes, se considera que la última es más generalizable (West *et al.* 2008; Wilson 2008; Wade *et al.* 2010; Gardner *et al.* 2011; Szathmáry 2015, aunque véase objeción en respuesta a Wild *et al.* 2009) y representa un marco teórico más apropiado para entender procesos evolutivos entre distintos niveles de organización (p. ej. unicelular a multicelular) En el estudio de los sistemas sociales animales, esto permite capturar distintos grados de integración grupal, desde conjuntos de individuos para los cuales el grupo funciona como uno de los elementos que dan forma a su ambiente, hasta sociedades en las que el grupo se vuelve sujeto de selección natural y el éxito reproductivo de sus componentes es completamente dependiente de la reproducción del grupo (Okasha 2005; Szathmáry 2015).

Propiedades como el tamaño de grupo (Hill y Lee 1998; Kokko *et al.* 2001), la estructura social (Shier 2006; Flack *et al.* 2006; Wittemyer *et al.* 2007; Murray *et al.* 2007; King *et al.* 2008; Voelkl y Noe 2008), la “inteligencia de grupo” (Dyer *et al.* 2008; Couzin 2009; Krause *et al.* 2010), la transmisión cultural (Laland *et al.* 2010; Cantor y Whitehead 2013; Cantor *et al.* 2015) y la cooperación misma (Jain y Krishna 2001; Rainey y Rainey 2003; Voelkl y Kasper 2009; Gómez-Gardeñes *et al.* 2012), son características que afectan la adecuación de los individuos, modifican su contexto selectivo y potencialmente determinan la capacidad adaptativa de muchas especies, incluyendo el ser humano (Boyd y Richerson 2009; Boyd *et al.* 2011; Robertson *et al.* 2013). El efecto Allee, que involucra una relación positiva entre la adecuación individual y el número de conespecíficos en un grupo, ejemplifica cómo una característica grupal no sólo favorece la adecuación individual, sino que la restringe en función del ambiente social (Stephens y Sutherland 1999). En este caso, la viabilidad de los grupos depende de un tamaño mínimo por debajo del cual se interrumpen las interacciones necesarias para la sobrevivencia y reproducción, aumentando su probabilidad de extinción (Young y Isbell 1994; Courchamp *et al.* 1999; Courchamp y Macdonald 2001). Las especies sociales son particularmente susceptibles a este efecto, por ejemplo aquellas en las que el tamaño o densidad del grupo reduce el riesgo de depredación (p. ej. la mojarra de agalla azul, *Lepomis macrochirus*; Côté y Gross 1993), aumenta el éxito de forrajeo (p. ej. perro salvaje, *Lycaon pictus*; Somers *et al.* 2008) o permite la sobrevivencia de las crías (p. ej. suricata, *Suricata suricata*; Clutton-Brock *et al.* 1999). Fenómenos como el efecto Allee, derivados de la manera en que se organizan los individuos en el espacio, han mostrado la relevancia del comportamiento y los sistemas sociales en la capacidad de las poblaciones animales de responder a cambios ambientales (Brashares 2003; Shier 2006; Moore *et al.* 2008; Knowlton y Graham 2010; Berger-Tal *et al.* 2011; Sih *et al.* 2011; Robertson *et al.* 2013; Sih 2013). Esta atención se ha agudizado ante el creciente impacto de las actividades antropogénicas en todos los ecosistemas del mundo (Vitousek *et al.* 1997; Stephens y Sutherland 1999;

Bradshaw y Holzapfel 2006; Halpern *et al.* 2008; Somers *et al.* 2008; Brook *et al.* 2008; Tuomainen y Candolin 2011; IPCC 2013; Kappeler *et al.* 2013; Robertson *et al.* 2013; Sih 2013).

### El dilema de la vida en grupo

Desde una perspectiva evolutiva “egoísta” que supone que la selección natural tiende a favorecer conductas dirigidas a maximizar la reproducción y supervivencia individual, se podría esperar que los grupos tendieran a disgregarse por el costo competitivo que implican para sus miembros (Krebs *et al.* 2012). Esto se debe a que la ocurrencia conjunta de dos o más individuos con necesidades muy similares, da lugar a intereses en conflicto que derivan en competencia (Conradt y Roper 2005; Dyer *et al.* 2008; Kerth 2010; Krebs *et al.* 2012). Presumiblemente, esto favorecería cambios evolutivos en beneficio del individuo antes que el grupo y por lo tanto operaría en contra de características que permitirían el desarrollo de grupos estables y cualquier grado de coordinación colectiva (Rainey y Rainey 2003; West *et al.* 2007a). Para ilustrar este problema se puede imaginar a tres perros hambrientos, conjuntamente tratando de entrar a una cocina donde hay un pedazo de carne sobre una mesa. Por un momento coincide su interés por atravesar la puerta de bejuco que les impide entrar y juntos se ocupan de hacer un hoyo, sin conflicto alguno. Pero una vez destruida la barrera, cada perro intenta acaparar el pedazo de carne y comerlo, por lo que los intereses individuales entran en conflicto, generando competencia que lleva al acaparador a alejarse de los otros.

A pesar de los intereses en conflicto, en la naturaleza se ve una gran diversidad de grupos con distintos grados de estabilidad y conductas cooperativas en las que los individuos incluso se especializan en tareas que componen acciones colectivas, como los grupos de cacería observados por Stander (1992) en leonas (Flack 2012; Hemelrijk 2013; Miramontes y DeSouza 2014). Tal vez uno de los ejemplos más

complejos de grupos animales se observa en los insectos eusociales<sup>6</sup> como *Pogonomyrmex barbatus* (Wilson 1975; Gordon 2003; Nowak *et al.* 2010). Estas hormigas forman colonias con miles de individuos de los cuales sólo unos pocos tienen capacidad reproductiva. Organizados en distintas tareas incluyendo forrajeo, cuidado de las crías y construcción y limpieza de nido, la acción conjunta de estas hormigas permite la sobrevivencia y reproducción de su colonia (Gordon 2003; Ingram *et al.* 2013). Como resultado de esta colectividad auto-organizada de interacciones, emerge una nueva “individualidad”, cuya identidad y características funcionales resultan fundamentales para comprender la naturaleza y evolución de las especies eusociales (Wilson 1975; Gordon 2003; Wilson 2008b). De hecho, pensar en las interacciones ecológicas o en la adecuación de una sola hormiga del ejemplo, tiene poco sentido sin el colectivo. Esto ha merecido estudios de ecología y adecuación a nivel de las colonias, frecuentemente denominadas “superorganismos” (p ej. Ingram *et al.* 2013). Tal es la integración de las colonias eusociales que Szathmáry (2015) las considera el producto de una de las grandes transiciones evolutivas<sup>7</sup> a la par de eventos como el origen del genoma, la célula eucarionte o la multicelularidad. De acuerdo con esta idea, la transición consolida a la colonia como unidad evolutiva sujeta a selección natural y adaptación, del mismo modo fundamental que son sujetos de selección los individuos multicelulares compuestos de conjuntos de células diferenciadas interactuando, como un hongo, un árbol de macuil (*Tabebuia chrysantha*) o nosotros mismos (Szathmáry y Maynard Smith 1995; Szathmáry 2015).

---

<sup>6</sup> De acuerdo con Wilson (1975) los animales eusociales son aquellos que presentan las siguientes características: cooperación en el cuidado de las crías, división reproductiva del trabajo (con individuos estériles que trabajan a favor de los organismos especializados en la reproducción) y traslape de generaciones con individuos capaces de contribuir al trabajo de la colonia/nido.

<sup>7</sup> Durante las transiciones, entidades que previamente eran capaces de replicarse de manera independiente pasan a replicarse sólo como parte de una unidad mayor. Además, la división de labores o combinación de funciones permite que las unidades del nivel superior se vuelvan más eficientes bajo ciertas condiciones, derivando en ventajas en adecuación. Por otra parte, las transiciones se caracterizan por un cambio en la manera de codificar, almacenar y transmitir información, por ejemplo durante el surgimiento del código genético, la reproducción sexual, la herencia epigenética y el lenguaje humano (Szathmáry y Maynard Smith 1995; Szathmáry 2015).

Es claro que no hace falta la eusocialidad para que características grupales como el tamaño de grupo influyan la manera en que los individuos interactúan con su medio. Esto sucede con las leonas del ejemplo ya mencionado (Stander 1992) cuando aprovechan presas distintas estando en grupo que en solitario. En otro ejemplo, Riipi *et al.* (2001) mostraron que la disminución en el riesgo de depredación por agregación, pudo haber balanceado los costos del origen del aposematismo<sup>8</sup> cuando los primeros individuos “llamativos” sobresalen para los depredadores que aún no aprenden a evitarlos. En este caso, el tamaño del grupo modifica la presión por depredación, generando una condición favorable para el aposematismo, otra estrategia que puede reducir el riesgo de ser depredado. La dinámica de las interacciones o estructura social es otra característica que define el contexto en el cual los individuos toman sus decisiones y que puede delimitar sus opciones de acción (Flack *et al.* 2005; Murray *et al.* 2007; Whitehead y Lusseau 2012; Daura-Jorge *et al.* 2012; Ilany *et al.* 2015; Markham *et al.* 2015). Por ejemplo, después de establecer parches concentrados y permanentes de alimentación, King *et al.* (2008) encontraron que los miembros de dos grupos de papión negro (*Papio ursinus*) siguieron consistentemente a los individuos dominantes en sus viajes de alimentación, aun cuando esto les implicó altos costos de forrajeo, ya que sólo los dominantes acapararon la mayoría del alimento. La tendencia de los individuos a seguir al líder fue mayor si tenían una relación social fuerte con él. Los individuos con relaciones más débiles tendieron a fisionarse. El experimento indica que la estructura social condiciona la manera en que los individuos buscan alimento. De este modo, una propiedad de la vida en grupo delimita el nicho ecológico y social de estos papiones, pudiendo cambiar así su contexto selectivo (Levins y Lewontin 1985; Odling-Smee *et al.* 2003; Flack *et al.* 2006; Oh y Badyaev 2010; Flack 2012; Flack 2014; Ramos-Fernández y Morales 2014).

---

<sup>8</sup> Los individuos presentan rasgos llamativos como colores brillantes, que los depredadores asocian con características desagradables que los hacen evitarlos (Krebs *et al.* 2012).

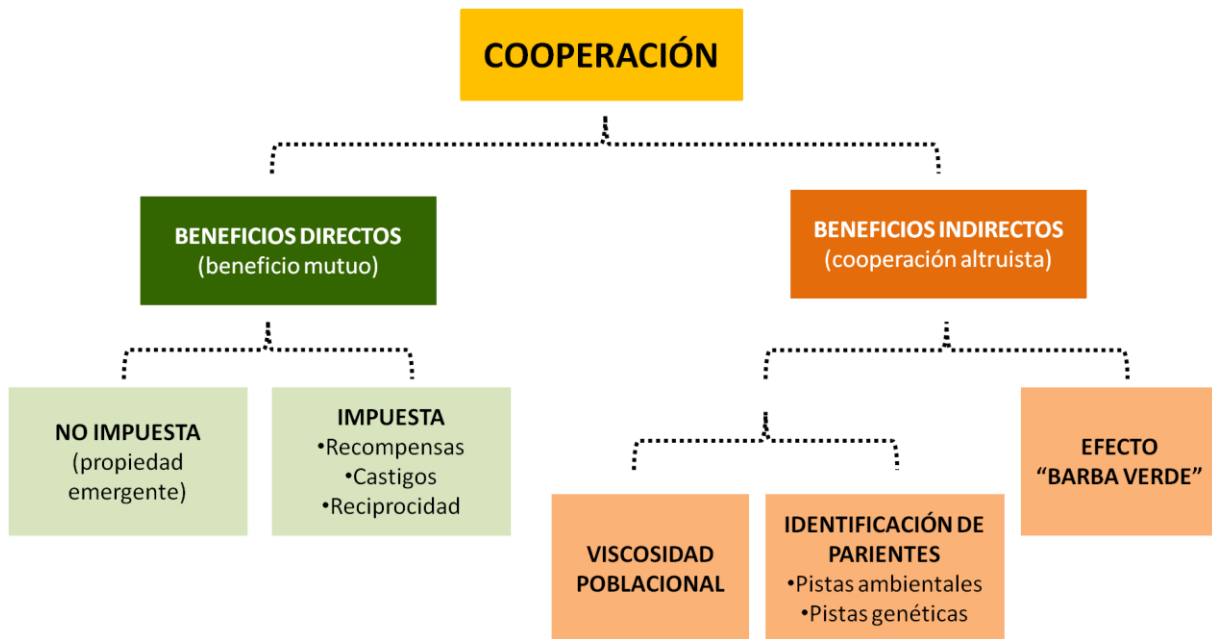
El reconocimiento de características grupales que afectan la adecuación de sus miembros dio pie a plantear que éstas podrían dar ventajas adaptativas a algunos grupos sobre otros y por lo tanto podrían estar sujetas a selección natural (Wilson 1975; Muir 1996; Wilson y Wilson 2007). Sin embargo, esta idea de que la selección de grupo podría favorecer adaptaciones grupales ha sido muy cuestionada (West *et al.* 2007a; West *et al.* 2008; Wilson 2008a; Gardner y Grafen 2009), bajo el argumento de que la competencia intra-grupo haría que la selección individual fuera en contra de adaptaciones grupales (West *et al.* 2007a; West *et al.* 2008; Wilson 2008a; Gardner y Grafen 2009). Aun si en algunos grupos surgen conductas cooperativas que elevan la adecuación grupal con respecto a otros, se considera que los grupos cooperativos no son evolutivamente estables, pues son propensos a ser invadidos por individuos con estrategias no-cooperativas que aprovechen los beneficios de la cooperación sin pagar los costos, desatando competencia interna (West *et al.* 2007a; Gardner y Grafen 2009). Esta competencia intra-grupo hace que los intereses individuales entren en conflicto con los intereses grupales, favoreciendo selección sobre los individuos y minimizando la influencia de la competencia entre grupos. Gardner y Grafen (2009) mostraron esto con un modelo a partir del cual concluyen que, en ausencia de mecanismos que anulen por completo la competencia intra-grupo, no se espera la selección de adaptaciones grupales.

### Origen y forma de los grupos

¿Pero entonces, cómo explicar la persistencia de conductas cooperativas a pesar de los conflictos de interés que genera entre individuos, incluso en especies eusociales (Dugatkin 2002; Conradt y Roper 2005; Ratnieks *et al.* 2006; Dunbar y Shultz 2010; Miramontes y DeSouza 2014)? ¿Cómo dar cuenta de la amplia diversidad de formas de organización social, entre las cuales la vida en solitario tiende más a excepción que regla (Kerth 2010; Krebs *et al.* 2012)? Las respuestas a la primera pregunta suelen



basarse en el mismo principio que cualquier otro carácter sujeto a selección natural: se espera que se favorezcan conductas cooperativas siempre y cuando los beneficios para la adecuación del individuo no se vean superados por los costos de cooperar (Krebs *et al.* 2012). Desde esta perspectiva, West *et al.* (2007a) hacen una revisión y clasificación de las explicaciones para la evolución de la cooperación y sus posibles mecanismos, ordenándolos en dos grupos principales dependiendo de cómo se mide la adecuación de los cooperadores (figura 1.2).



**Figura 1.2.** Explicaciones para la cooperación de acuerdo con la clasificación de West *et al.* (2007a). Los beneficios directos explican la cooperación por beneficio mutuo mientras que los beneficios indirectos se refieren a cooperación altruista en la que el actor incurre en costos por hacer la conducta que beneficia al receptor. Estas dos categorías engloban mecanismos que pueden ser complementarios. El mecanismo “barba verde” permite que la cooperación sea dirigida únicamente hacia individuos que comparten la característica cooperativa. Los mecanismos de identificación de parientes, comúnmente están basados en pistas ambientales, que permiten a los individuos “reconocerse” al haberse asociado previamente o al compartir el mismo ambiente (p. ej. el mismo nido o madriguera o el ámbito hogareño), o en pistas directamente relacionadas con la similitud genética entre individuos, como a través de olores u otras señales químicas.

Por un lado se encuentran explicaciones que aluden a los beneficios directos que obtienen los individuos al cooperar, ya sea porque sus intereses no entran en conflicto (“no impuesta” en la figura 1.2), como sucede en el ejemplo de los perros cuando los 3 cooperan para entrar a la cocina; o por la existencia de

mecanismos que recompensan la cooperación (p. ej. altruismo recíproco en murciélagos vampiro, *Desmodus rotundus*; Carter y Wilkinson 2013) o penalizan las conductas egoístas (p. ej. pez limpiador, *Labroides dimidiatus*; Raihani *et al.* 2010), de modo que la relación beneficio/costo resulta favorable para la adecuación total de los cooperadores (“impuesta” en la figura 1.2). Estas explicaciones no atienden situaciones “altruistas” en las que la cooperación no parece aumentar directamente el éxito reproductivo de los individuos o incluso parece reducirlo, como ocurre en las colonias de la rata topo *Cryptomys damarensis*, en las que algunos individuos nunca se reproducen y se dedican a criar a la progenie de otros (Jarvis *et al.* 1994; Burland *et al.* 2002). Las explicaciones basadas en “beneficios indirectos” (figura 1.2), ofrecen solución a este problema, a partir del concepto de adecuación inclusiva (Hamilton 1964). Este plantea que el éxito reproductivo de un individuo no se restringe a su progenie directa si no que se extiende a la proporción de su información genética representada en la progenie de otros (particularmente aquellos cercanamente emparentados; Hamilton 1964). Por lo tanto, al cuantificar los costos y beneficios de cooperar, se debe tomar en cuenta que tenderán a seleccionarse adaptaciones que maximicen la adecuación inclusiva (adecuación directa + indirecta). La regla de Hamilton,  $rB - C > 0$ , integra esta idea planteando que la evolución de conductas cooperativas se verá favorecida si los costos de adecuación para el actor ( $C$ ) son menores que los beneficios en adecuación indirecta ( $rB$ ) obtenidos por ayudar a los receptores del acto cooperativo (Hamilton 1964). La proporción del beneficio obtenido por el receptor ( $B$ ) que contribuya a la adecuación indirecta del actor depende del grado de similitud genética entre actor y receptor ( $r$ ), ya sea en función de sus relaciones de parentesco o específicamente en términos del componente genético asociado con la conducta cooperativa (Hamilton 1964; West *et al.* 2007a; West *et al.* 2007b).

Los mecanismos presentados en la figura 1.2 pueden ser complementarios y/o pueden actuar en distintos momentos de la evolución de una conducta cooperativa. De hecho, los procesos involucrados en el origen de la cooperación pueden ser muy distintos de aquellos que permiten su estabilización y

persistencia en un grupo (West *et al.* 2007a; Nowak *et al.* 2010). Por ejemplo, el reforzamiento por castigos es poco probable como mecanismo de origen de la cooperación, pues su propia evolución parece depender de un escenario en el que ya existen relaciones de cooperación entre individuos, pero sí permite explicar su persistencia. Si se reconoce que la formación misma de los grupos puede cambiar la manera en que los individuos interactúan con su medio, entonces se debe contemplar también que las presiones selectivas bajo las cuales aparecen mecanismos como los castigos, podrían involucrar limitaciones adaptativas muy diferentes que antes del origen del grupo.

La evidencia sugiere que la cooperación puede surgir como resultado “colateral” de la agrupación de distintos individuos comportándose a favor de intereses propios que se “alinean”, es decir, intereses coincidentes que no entran en conflicto como los tres perros “ayudándose” para entrar en la cocina (“beneficios directos no impuestos” en la figura 1.2; Rainey y Rainey 2003; Voelkl y Kasper 2009; Nowak *et al.* 2010). De acuerdo con Szathmáry y Maynard Smith (1995) la persistencia de la cooperación ocurre si las interacciones dan lugar a incrementos sinérgicos de adecuación, a partir de posibilidades no disponibles para los individuos actuando de manera aislada. Para ejemplificar esto, Szathmáry (2015) usa la imagen de un grupo de personas distribuidas individualmente en balsas con un solo remo, que resulta en movimientos circulares con muy poco desplazamiento de su posición inicial. Si el avance se traduce en éxito reproductivo y dos personas se juntan en una sola balsa remando en lados opuestos, esto permite que ambos aumenten su adecuación mucho más que la suma de la máxima adecuación alcanzable por cada uno independientemente o incluso por ambos remando de un mismo lado. Mientras las ventajas en adecuación sobrepasen los costos competitivos que puedan surgir por agruparse, no hace falta ningún otro mecanismo para mantener la cooperación o favorecer adaptaciones que la fomenten (p. ej. Riipi *et al.* 2001; Purcell *et al.* 2012). Pero a menos que no haya ningún interés en conflicto, puede surgir competencia. Si los costos competitivos reducen la adecuación de los individuos agregados, la persistencia de la cooperación requiere de mecanismos que anulen la

competencia intra-grupo. Sin embargo, si el balance beneficio/costo de la gregariedad es negativo, parece contradictorio que la selección favorezca mecanismos “cooperativos”. Un escenario más probable sería que los mecanismos de control de la competencia se vean favorecidos en la medida que incrementen los beneficios de adecuación una vez en el grupo. Por ejemplo, si surge la cooperación en un grupo y la selección natural o procesos estocásticos favorecen una denso-dependencia de la adecuación individual (como ocurre con el efecto Allee), esto modifica las opciones posteriores para aumentar la adecuación a mecanismos que tienden a mantener el grupo, ya sea minimizando la competencia o maximizando los beneficios.

Lo anterior resalta la relevancia de entender los fenómenos biológicos (incluida la vida en grupo) como el resultado de un proceso histórico a lo largo del cual han ido cambiando las presiones de selección junto con la transformación de las especies, además de los límites fenotípicos sobre los cuales opera la selección natural y otros mecanismos evolutivos (Levins y Lewontin 1985; Lewontin 1999). Esto se deja ver en la frecuente relación que se observa entre filogenia y algunas características de las especies. Por ejemplo, el análisis de Shultz *et al.* (2011) sobre la evolución de la organización social en primates apunta hacia un efecto importante de la inercia filogenética<sup>9</sup>, indicando que una vez que apareció la vida en grupo en el clado (estimada hace 52 millones de años), no se presentó ninguna especie que adoptara un modelo de organización solitaria, identificado como la condición ancestral. En el mismo sentido, Chapman & Rothman (2009) encontraron que diversas especies de primates del género *Macaca*, tienen el mismo tipo de organización social a pesar de encontrarse en condiciones ecológicas (y potencialmente contextos selectivos) muy diversas. Como explicación, los autores plantean que para entender el origen y forma de la organización social observada en un grupo, se debe considerar que algunas características son resultado de la interacción de los individuos con factores sociales o

---

<sup>9</sup> Según Wilson (1975), la inercia filogenética es uno de los principales factores que determinan la dirección y velocidad de los cambios evolutivos. Incluye mecanismos genéticos y restricciones asociadas a adaptaciones previas que aumentan o disminuyen la probabilidad de que ocurra un cambio evolutivo particular.

ecológicos que operan en su misma escala temporal, mientras que otras están contenidas en la filogenia de la especie.

Sin que sea un requisito, la estructura espacial de las poblaciones también puede ser un factor importante para favorecer situaciones en las que surge la cooperación como propiedad emergente (por beneficios directos no impuestos) y resulta en beneficios individuales que superan los costos (Taylor y Day 2004; Ohtsuki *et al.* 2006; Antal *et al.* 2009; Sathe *et al.* 2010; Szathmáry 2015). Una mayor frecuencia de interacciones entre subconjuntos de individuos puede dar lugar a intercambios recíprocos de información, sincronización conductual y posiblemente a incrementos no-aditivos en adecuación, particularmente si esto ocurre entre grupos relativamente pequeños (Taylor y Day 2004; Ohtsuki *et al.* 2006; Purcell *et al.* 2012; Cantor y Whitehead 2013; Cantor *et al.* 2015; Puga-Gonzalez *et al.* 2015). Cuando existe una relación de cercanía geográfica y genética entre individuos (viscosidad poblacional), ésta aumenta la probabilidad de que la aparición de conductas cooperativas ocurra entre individuos cercanamente emparentados y maximice la adecuación inclusiva de sus miembros (Kimura y Weiss 1964; Mitteldorf y Wilson 2000; Wolf y Trillmich 2008; Grabowska-Zhang *et al.* 2016). Esto a su vez puede favorecer mecanismos como el reconocimiento de parientes que permiten regular a quién dirigir conductas competitivas o cooperativas. En experimentos con ardillas de Belding (*Urocitellus beldingi*), Holmes y Sherman (1982) encontraron que éstas prácticamente no dirigieron conductas agonísticas hacia individuos con los que compartieron madrigueras (normalmente hermanos) y que las hembras fueron más cooperativas con sus hermanas completas que con medias hermanas, sugiriendo mecanismos de reconocimiento de parientes basados tanto en pistas ambientales, como en pistas genéticas. La viscosidad poblacional también puede hacer coincidir a individuos en condiciones similares (no necesariamente genéticas), aumentando la probabilidad de alineamiento de sus necesidades sin encontrarse en conflicto y de que se propaguen conductas cooperativas entre ellos, ya sea por transmisión genética o cultural (Ohtsuki *et al.* 2006; Santos *et al.* 2006; Antal *et al.* 2009; Purcell *et al.*

2012; Cantor y Whitehead 2013). Además, esto puede dar paso a mecanismos que inhiban las interacciones entre cooperadores y egoístas (Santos *et al.* 2006; Puga-Gonzalez *et al.* 2015).

La manera en que los individuos interactúan con su ambiente y las alternativas que pueden usar para sobrevivir y reproducirse, están limitadas por su repertorio conductual (Krebs *et al.* 2012; Kappeler *et al.* 2013; van Schaik 2013). Este espacio de alternativas posibles toma su forma a partir de la historia evolutiva y las experiencias ontogénicas, ecológicas y sociales del individuo, mientras que su flexibilidad o capacidad de ajuste ante cambios ambientales (ecológicos o sociales) depende de la plasticidad conductual (Mery y Burns 2010; Kappeler *et al.* 2013; Snell-Rood 2013; van Schaik 2013). En grupos, la interacción de un individuo con otros puede restringir la expresión de este repertorio conductual. Un ejemplo de esto sucedió con los papiones subordinados del estudio de King *et al.* (2008), que a pesar de tener la capacidad de competir físicamente por alimento, aparentemente no la usaron por su posición en la jerarquía de dominancia, limitando así sus opciones para resolver el problema de obtener energía en ese contexto (pero también evitando una pelea muy posiblemente costosa). Al mismo tiempo que el grupo puede restringir la expresión del repertorio conductual individual, las interacciones mismas entre individuos pueden aumentar el espacio de soluciones (resultados de la interacción con el medio) posibles para un individuo ante un problema inmediato como obtener alimento, pues incorporan alternativas que dependen de la acción conjunta de individuos. Este incremento en el espacio de soluciones posibles es una propiedad emergente del grupo que puede ocurrir a partir de las características fenotípicas disponibles de cada miembro, es decir, a partir del repertorio conductual preexistente, sin necesidad de otros procesos que regulen las interacciones (Hemelrijk 2002; Nowak *et al.* 2010). El aumento de alternativas se puede pensar como un problema de combinaciones que depende del número de individuos interactuando y de la diversidad de sus repertorios conductuales. Como se expuso en el ejemplo de los remadores de Szathmáry (2015), si alguna de estas alternativas dependientes del grupo ocurre y aumenta la adecuación de los participantes, puede favorecer la

selección de conductas que facilitan esa interacción (particularmente si el efecto es no-aditivo). Una solución así, que emerge de la formación de grupos, no requiere adaptaciones adicionales a las existentes y puede desbordar sus beneficios de adecuación a otros problemas de sobrevivencia y reproducción, aumentando la relación beneficio/costo de agregarse (por ejemplo, el grupo puede, al mismo tiempo, disminuir el riesgo de depredación y el costo energético de desplazamiento). Esto puede ser particularmente relevante cuando se quieren comparar los costos y beneficios de una estrategia solitaria vs. una estrategia grupal pues, en la medida que los individuos se agrupan e interactúan entre sí, no sólo incorporan nuevas soluciones posibles, también modifican su propio ambiente selectivo, reconfigurando el espacio de “problemas” o contextos ambientales distintos que pueden experimentar. Por ejemplo, el contexto donde un papión debe decidir si pelea con un conespecífico dominante por alimento es inexistente para un individuo que forrajea en solitario, así como también la posibilidad de reducir su riesgo de depredación por efecto de dilución. Por lo tanto, las presiones de selección para las dos estrategias pueden ser muy distintas, dificultando la comparación de costos y beneficios entre las mismas, particularmente si sólo se considera un contexto particular (p. ej. alimentación), como se suele ocurrir en los modelos de optimización.

Si se presentan características individuales que resultan en la estabilización de estructuras grupales, es posible que éstas modifiquen las soluciones del espacio de posibilidades ante variaciones posteriores en las presiones de selección, por ejemplo limitándolo a un universo de soluciones que dependen del grupo (Kappeler *et al.* 2013). Por ejemplo, supongamos que el cuidado comunal de las crías que se observa en perros salvajes surgió por la disminución en el riesgo de depredación de las crías. Por selección natural, se favorecen conductas de agregación que hacen que la sobrevivencia de los individuos dependa del grupo. Posteriormente se observa un cambio ambiental que incrementa la competencia por alimento. Dada la dependencia al grupo resulta más probable que se favorezca un mecanismo de regulación de la competencia en grupo que un mecanismo basado en un contexto solitario. En un escenario así, las

restricciones sociales sobre el espacio de posibilidades adaptativas pueden favorecer el alineamiento de los intereses individuales sin conflicto, tendiendo a que tampoco entren en conflicto con los “intereses” grupales. Con esto, aumenta la probabilidad de que los cambios ambientales favorezcan soluciones en las que la maximización de la adecuación individual coincide con mecanismos que optimizan características del grupo. Si bien existen ejemplos múltiples de coordinación en la naturaleza que parecen corresponder con el ambiente como adaptaciones grupales (Kröpotkin 1902; Couzin *et al.* 2002; Couzin y Krause 2003; Strandburg-Peshkin *et al.* 2015), esto no necesariamente implica que los patrones que se observan tienden hacia configuraciones óptimas para un contexto determinado (Levins y Lewontin 1985; Vrba y Gould 1986; Lewontin 1999). Si esto depende de qué tanto se alinean los intereses individuales sin entrar en conflicto, en animales podría esperarse más en las especies eusociales que parecen presentar la máxima anulación de competencia intra-grupo (Szathmáry 2015). Solé *et al.* (2000) modelaron la formación de las razias o incursiones de forrajeo de tres especies eusociales de hormiga guerrera (*Eciton* spp.) para investigar si su estructura reflejaba mecanismos que optimizan la búsqueda y obtención de alimento. Hicieron simulaciones en tres condiciones ambientales distintas, representativas de las dietas de cada especie, encontrando que el patrón espacial de forrajeo observado en la naturaleza correspondió con la máxima cantidad de alimento obtenida por unidad de energía utilizada, en todos los casos. A partir de las mismas reglas sencillas, modificando sólo parámetros asociados a la feromona producida por los individuos, emergieron los patrones característicos de cada especie en su ambiente. Los autores sugieren que la selección natural pudo actuar de manera distinta sobre esta característica de señalización en cada especie como consecuencia de los tres nichos ecológicos distintos. En este ejemplo, coincide la forma de asegurar alimento para cada individuo con la forma que aparentemente maximiza la cantidad de alimento obtenida para la colonia y, a través de adaptaciones individuales que regulan la producción de la feromona, la estrategia de obtención de alimento de individuos y colonia se ajusta a ambientes distintos. Nowak *et al.* (2010)



resumen lo anterior planteando que las propiedades de los conjuntos de individuos se ven influenciadas por la selección natural, dando forma a las características de los grupos y a los sistemas sociales. Esto puede ocurrir a partir de adaptaciones individuales o, más controversialmente, de adaptaciones grupales (Szathmáry y Maynard Smith 1995; Wilson y Wilson 2007; *contra* Gardner y Grafen 2009; Nowak *et al.* 2010). En particular para las especies eusociales, Nowak *et al.* (2010) plantean que la selección multinivel dirige los cambios en las estructuras grupales.

Por su parte, Flack y Krakauer (2011) buscan explicar las propiedades de los grupos a partir de su capacidad de reducir la incertidumbre ambiental para sus componentes y con ello permitirles ajustar de manera adaptativa sus estrategias de toma de decisiones para el aprovechamiento de recursos. Enfatizan que, al mismo tiempo que los individuos se adaptan mediante la afinación de estrategias conductuales, dan forma a las características grupales y con ello a su nicho, en un proceso de retroalimentación continuo mediado por cambios en las regularidades ambientales. Las propiedades de un nivel de organización superior (en este caso el grupo) pueden representar nuevas funcionalidades para sus componentes<sup>10</sup> (los individuos) si estos las aprovechan para obtener información que aumente su capacidad predictiva respecto al ambiente y con ello su capacidad de hacer un uso eficiente de la energía disponible (Flack y Krakauer 2011; Flack 2012). Características como la estructura social pueden jugar este papel si los individuos logran extraer regularidades del comportamiento “ruidoso” y fluctuante de la historia de eventos que han experimentado. Esto puede ser particularmente útil si la característica ambiental de la que se extrae información muestra patrones en una escala de tiempo mayor que la vida del individuo (por ejemplo cambios estacionales en la disponibilidad de alimento para un individuo que sólo ha vivido una periodo estacional) o si éste se encuentra en un ambiente desconocido, como sucede con los individuos que se dispersan fuera del área utilizada por su grupo

---

<sup>10</sup> Es decir, consecuencias que pueden incrementar la relación beneficio/costo asociada a las interacciones que le dan origen.

natal. Por ejemplo, la estructura matriarcal y multigeneracional de los elefantes africanos puede informar a los individuos jóvenes sobre quiénes tienen mayor probabilidad de conocer sitios de alimentación para seguirlos cuando no hay alimento disponible en los sitios que conocen (Wittemyer *et al.* 2005; Cerling *et al.* 2006). Así, estructuras “macroscópicas” (que ocurren en niveles superiores a la escala individual) pueden funcionar como representaciones confiables (una especie de promedio) de la dinámica microscópica, permitiendo a los individuos ajustar sus decisiones conductuales (Flack 2012). Esto se ejemplificó en el estudio de Flack (2012) con macacos, en el que la estructura de poder resultó un mejor predictor del costo de pelear que el desenlace de eventos particulares los cuales están sujetos a variación contextual como cansancio, presencia de aliados y motivación. Mientras se mantengan las condiciones ambientales que subyacen estas regularidades, el ajuste de la conducta individual tenderá a disminuir la varianza de la predicción, minimizando la incertidumbre ambiental. De acuerdo con Flack (2014), cuando la reducción de incertidumbre resulta de valor adaptativo para los miembros del grupo, la estructura se consolida como “variable lenta” y como un nuevo nivel de organización. Se dice lenta porque su tasa de cambio sucede en una escala temporal mayor que la vida de sus componentes (Flack y Krakauer 2011). Esto permite resolver el problema del compromiso que enfrentan los individuos entre ganar poder predictivo sobre el ambiente y perder capacidad adaptativa. La afinación muy precisa de la estrategia individual para una configuración ambiental determinada puede favorecer un repertorio conductual muy especializado y confinado a un conjunto de condiciones muy específico, reduciendo la capacidad adaptativa (Colles *et al.* 2009; Knowlton y Graham 2010; Caro y Sherman 2012). Demasiada flexibilidad conductual, por el contrario podría dificultar la detección de regularidades, incrementando la incertidumbre. Las variables lentas parecen ofrecer una solución a este problema. Por un lado, proveen de información que no depende de las experiencias de un solo individuo y es robusta a fluctuaciones ocurridas en periodos muy cortos, que pueden ser insignificantes para el patrón general. Por otra parte, permiten a los individuos explorar el espacio de alternativas para la obtención de recursos, pues al

ofrecer representaciones estadísticas del ambiente, aceptan cierto grado de variabilidad sin perder su funcionalidad (Flack y Krakauer 2011; Flack 2012).

Aunque puede no ser trivial reconocer cuando una propiedad grupal representa una variable lenta, esta perspectiva resalta otros posibles beneficios de la vida en grupo que complementan los efectos ya mencionados y ofrecen consideraciones adicionales para explicar la prevalencia de la vida grupal en la naturaleza. Además incita al planteamiento de hipótesis que exploren propiedades grupales como la organización social desde este enfoque.

### Dinámica de fisión-fusión

La organización social<sup>11</sup> es otra propiedad de la vida grupal que tiene efectos sobre la adecuación de los individuos (Murray *et al.* 2007; Wroblewski *et al.* 2009; Kappeler *et al.* 2013; Miller *et al.* 2014). Esto se ilustra en el ejemplo de las hormigas soldado (Solé *et al.* 2000) y en ideas como el tamaño óptimo de grupo, que sugiere que el tamaño de un grupo tenderá a aproximarse al número de miembros para el cual los beneficios de estar en grupo se maximiza con respecto a los costos competitivos (Wilson 1975; Giraldeau 1988; Krebs *et al.* 2012). Este balance depende de los factores que definen los costos y los beneficios, entre los que se contemplan variables ecológicas y sociales como la disponibilidad de alimento o refugio, el riesgo de depredación o de enfrentamiento con otros grupos, la eficiencia de detección de alimento o depredadores, la posición en la estructura social, etc. (Chapman *et al.* 1995; Janson y Goldsmith 1995; Baird y Dill 1996; Dunbar *et al.* 1998; Hill y Lee 1998; Clutton-Brock *et al.* 1999; Chapman y Pavelka 2005; King y Cowlshaw 2007; Furrer *et al.* 2011; Chapman *et al.* 2012). La interacción de ambos tipos de factores ha generado diversas formas de organización social, desde grupos sumamente estables, cuyos miembros se mueven y mantienen fundamentalmente juntos todo el

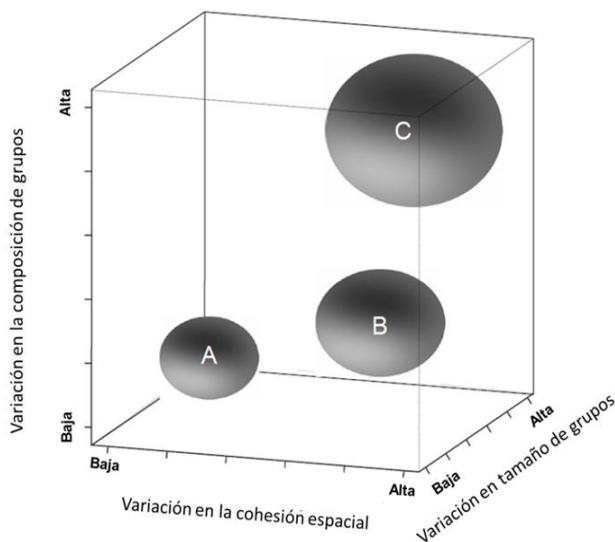
---

<sup>11</sup> En este caso se define como el conjunto de características de los grupos y sus patrones de cambio (Hurrell Crook 1970; Smith *et al.* 2008; Aureli *et al.* 2008; Flack 2012).

tiempo (p. ej. monos aulladores, *Allouatta palliata*, Treves *et al.* 2001; suricatas, *Suricata suricatta*, Stephens *et al.* 2005), hasta grupos cuyas características cambian constantemente, configurándose en subgrupos (p. ej. chimpancés, *Pan troglodytes*, McFarland Symington 1990; delfines nariz de botella *Tursiops truncatus*, Connor *et al.* 2000; hienas, *Crocuta crocuta*, Smith *et al.* 2007 y murciélagos *Nyctalus lasiopterus*, Popa-Lisseanu *et al.* 2008). Para grupos como los últimos, que muestran alta variabilidad, se ha visto que características como el tamaño del grupo se ajustan a condiciones ambientales como la disponibilidad de alimento (Chapman *et al.* 1995; Shimooka 2003; Emery Thompson y Wrangham 2006; Murray *et al.* 2006; Smith *et al.* 2008). Cuando hay alta disponibilidad de alimento en parches grandes o poco dispersos, los individuos adoptan configuraciones espaciales en subgrupos relativamente grandes, mientras que en momentos de menos abundancia y mayor dispersión del alimento, la configuración cambia a subgrupos más pequeños. Si estas configuraciones distintas permiten a los individuos obtener más energía con menor costo en cada escenario, entonces posiblemente también refleja la configuración óptima para el grupo. Por ejemplo, Ramos-Fernández *et al.* (2004) proveen evidencia de que los monos araña (*Ateles geoffroyi*) podrían estar utilizando estrategias óptimas de forrajeo para el ambiente heterogéneo en el que se encuentran. Si hay coincidencia entre las estrategias óptimas para los individuos y para el grupo, entonces el tamaño del subgrupo también podría aportar información a los individuos sobre el contexto de forrajeo, permitiéndoles usar esta información en sus decisiones de movimiento. Mientras que la variación en condiciones individuales como el estado reproductivo o el sexo podrían afectar la dinámica “microscópica” de formación de subgrupos, una generalización-gruesa o promedio del tamaño de los subgrupos podría ser más útil para informar las decisiones de forrajeo individuales.

La dinámica de fisión-fusión es una manera de describir la organización social en función de la variabilidad en el tamaño, la cohesión y la composición de los grupos (Aureli *et al.* 2008). A partir de estas características se puede clasificar a cualquier grupo dentro de un espacio tridimensional como se

muestra en la figura 1.3. Aquellas especies que presentan alta variabilidad en las tres dimensiones, son conocidas como especies de alta dinámica de fisión-fusión (ADFF) y son el centro de atención del presente trabajo. Los grupos ADFF comúnmente se encuentran en especies que dependen de recursos muy dispersos e impredecibles como la fruta (p. ej. monos araña, *Ateles spp.*; McFarland Symington 1990) o bancos de peces (p. ej. delfines nariz de botella, *Tursiops truncatus*; Connor *et al.* 2000). Ante la imposibilidad de monopolizar los recursos, se plantea que la alta flexibilidad en el tamaño del grupo permite mediar los cambios en la competencia intra-grupo que resultan de la variabilidad en la disponibilidad de alimento. La aparente ausencia de relaciones de atracción fuertes que condicionen los movimientos individuales (más allá de las maternas) confiere flexibilidad de desplazamiento que, presumiblemente, permite mediar los cambios en la competencia (Aureli *et al.* 2008).



**Figura 1.3.** Modelo propuesto por Aureli *et al.* (2008) para describir la dinámica de fisión-fusión en grupos animales. El espacio A representa especies de baja dinámica de fisión-fusión, con poca variación en los tres ejes del modelo (cohesión espacial, tamaño de grupo y composición) mientras que la zona B ejemplifica grupos de composición relativamente estable pero con alta variación en la cohesión y tamaño. Finalmente, la zona C ejemplifica especies con alta dinámica de fisión-fusión (ADFF) como el caso de monos araña, chimpancés y delfines nariz de botella en los que se observa alta variación en todas las variables.


La variabilidad que se captura en la figura 1.3, se podría interpretar también como el grado de flexibilidad en las posibles configuraciones que pueden tomar los individuos en el espacio, que se puede equiparar con plasticidad conductual. Entre mayor es la variabilidad (alta dinámica de fisión-fusión)

aumenta la diversidad de contextos sociales que puede enfrentar un individuo (relacionado con las distintas configuraciones posibles de los grupos) y a partir de los cuales debe tomar decisiones.

Particularmente para las especies ADFF, surge la pregunta de qué mecanismos median esta forma de organización. La evidencia de grupos ADFF con estructuras sociales estables, de varios niveles y con relaciones de larga duración entre individuos (Wittemyer *et al.* 2005; Holekamp *et al.* 2012; Connor y Krützen 2015), sugiere que sus miembros pueden estar aprovechando propiedades grupales como la estructura social para interactuar con su ambiente. Si el grado de dinámica de fisión-fusión efectivamente se relaciona con plasticidad conductual, entonces podría usarse para evaluar la vulnerabilidad de las especies ante cambios ambientales. Pero si bien se ha planteado que las especies más plásticas pueden tener mayor capacidad de ajustarse a cambios y novedades ambientales, se ha dicho también que esto depende de que los cambios sean lentos con respecto a su historia de vida (van Schaik 2013). Características demográficas como tamaños poblacionales relativamente pequeños con tasas de crecimiento bajas y tiempos generacionales muy largos, comunes en las especies más plásticas, pueden hacerlas más susceptibles a extinción ante cambios ambientales relativamente rápidos (van Schaik 2013). Por lo tanto, además de entender qué tan plástica es la conducta de un individuo o grupo, tal vez podría ser de mayor utilidad conocer los límites de dicha plasticidad (Robertson *et al.* 2013). Es decir, qué grado de modificación ambiental (qué tanta y de qué tipo) pueden enfrentar los individuos antes de carecer de alternativas conductuales o de que sus estrategias los lleven hacia soluciones “maladaptativas” que reducen su adecuación. Esto dependerá justamente de las estrategias de toma de decisiones que definen la conducta de los individuos ante los estímulos ambientales. Sin embargo, aunque el resultado de las decisiones es observable, las estrategias que las subyacen no son visibles y pueden depender de múltiples interacciones complejas. Esto dificulta la identificación de los umbrales de vulnerabilidad de las especies, pero existen avances interesantes hacia la reconstrucción de las estrategias de toma de decisiones que podrían significar un primer paso en esa dirección. Por ejemplo,

DeDeo *et al.* (2010) utilizaron un método que denominaron teoría de juegos inductiva para extraer las reglas que usaron los macacos (*Macaca nemestrina*) estudiados por Flack (2012) para decidir involucrarse en una pelea o no. Por un lado, encontraron que las decisiones estaban basadas en factores sociales (estructura de poder) y no en competencia por factores ecológicos. Además, encontraron que las decisiones ponderaron interacciones triádicas (no pusieron a prueba la influencia de interacciones de mayor orden por la complicación computacional e interpretativa). El modelo de toma de decisiones que obtuvieron, les permitió reconstruir la distribución de tamaños de peleas del grupo obteniendo un resultado muy similar a los datos empíricos.

El reconocimiento de los límites de plasticidad conductual de un grupo podría partir de evaluar la funcionalidad de las dimensiones de la dinámica de fisión-fusión como variables lentas. En caso de existir evidencia de que los individuos las aprovechan para adecuar sus estrategias conductuales, se podría tratar de extraer las reglas de decisión que pueden estar usando, con métodos como la teoría de juegos inductiva propuesta por DeDeo *et al.* (2010). Además, la descripción de la variable puede informar sobre las regularidades ambientales que le dieron forma y sobre los límites de cambio que podría soportar antes de perder su funcionalidad. En este punto, las estrategias conductuales dejarían de corresponder con los resultados adaptativos que les dieron forma y la incertidumbre ambiental elevaría la propensión a conductas maladaptativas (Kokko y Sutherland 2001; Robertson *et al.* 2013; Sih 2013). Un primer paso en esta dirección involucra entender los factores que influyen la manera en que los individuos se organizan en el espacio y su variación en el tiempo. Es este sentido, el capítulo 2 hace una revisión de factores que determinan la manera en que los animales usan el espacio, como contexto para el capítulo 3 que presenta un análisis de datos empíricos sobre variación en los patrones de organización social y espacial en un grupo de monos araña en vida libre (*Ateles geoffroyi*, una especie con alta dinámica de fisión-fusión).

A detailed black and white embroidery of a koala clinging to a tree branch. The koala is positioned in the upper right, with its body and limbs visible as it grips the branch. The tree branch runs diagonally across the frame. To the left and below the branch, there are several eucalyptus leaves, each with a distinct vein pattern. The background is a light, textured fabric, possibly a cross-stitch canvas. A semi-transparent dark rectangular box is overlaid in the center of the image, containing the chapter title in white text.

CAPÍTULO II. Uso de espacio en grupos animales



*Andábamos sin buscarnos sabiendo que andábamos para encontrarnos.*

Julio Cortázar, Rayuela (1963)

*"Abuelo, ¿y quién soy yo?"*

*Él dijo a secas [el abuelo]:*

*"Al igual que todos los hombres que hemos habitado la Tierra desde hace muchísimos años, tú eres una pregunta viviente, tú eres una traviesa interrogación ambulante en busca de respuestas sin fin..."*

Gregorio Cocom Pech(2012)

## Decisiones espaciales: consideraciones y ejemplos

Si nos encontramos frente a un koala (*Phascolarctos cinereus*) comiendo hojas jóvenes en un árbol de eucalipto (*Eucalyptus sp.*) en la orilla sur de un bosque en el este de Australia, podríamos tratar de entender su presencia en dicho lugar de diversas maneras. Por ejemplo, de acuerdo con Araújo *et al.* (2011), la ocurrencia de una especie en un sitio requiere de un ambiente con los recursos adecuados, de la capacidad de llegar al mismo y de interacciones que permitan su presencia por, y/o a pesar de otros. Es decir, el koala está donde está porque puede. El compendio de recursos y condiciones físico-biológicas que permiten su ocupación, supervivencia y reproducción, conforman su “hábitat” (Hall, *et al.*, 1997). El hábitat refleja la historia evolutiva de las especies, incluyendo las presiones de selección a las que han estado sujetas, que a su vez han sido influenciadas por las interacciones de los organismos con su medio (Levins y Lewontin 1985; Odling-Smee *et al.* 2003; Laland *et al.* 2014). Aun cuando el koala cumpla con las características planteadas por Araújo *et al.* (2011) y se encuentre con las condiciones adecuadas<sup>12</sup>, su presencia en un árbol en particular, comiendo precisamente un tipo de hojas, es resultado de uno o varios procesos de elección que influyen sobre sus decisiones de movimiento (Johnson y Prairie 1980)<sup>13</sup>.

Nathan *et al.* (2008) plantean que los movimientos de un individuo responden a procesos que operan a distintas escalas espacio-temporales. De manera similar, para Johnson & Prairie (1980) el proceso de seleccionar partes del hábitat tiene una naturaleza jerárquica a partir de la escala espacial y temporal en

---

<sup>12</sup> Intencionalmente evito decir el “hábitat adecuado”, ya que siguiendo la definición utilizada, esto sería redundante, pues el hábitat es, por definición, adecuado y especie-específico. Sin embargo, el uso del término hábitat, comúnmente se ha generalizado para referir tipo de vegetación u otros componentes del área de uso de una especie. Esto ha sido motivo de críticas por parte de algunos autores que consideran que es erróneo. Para una revisión del tema se puede consultar el trabajo de Hall *et al.* (1997) “*The habitat concept and a plea for standard terminology*”.

<sup>13</sup> Si bien el término “elección” lleva implícita una carga de intencionalidad consciente, este no necesariamente es el caso, y para propósitos del texto, me refiero a la elección como un proceso jerárquico que involucra una serie de decisiones conductuales innatas y/o aprendidas que dirigen qué componentes del hábitat utiliza un animal (Hutto 1985; Hall *et al.* 1997).

la que opera. Ellos propusieron 4 órdenes de elección, cada uno relacionado con distintas escalas que explican la ocurrencia de grupos o individuos en un sitio. El primer orden alude al área geográfica y física de distribución de la especie y el proceso de elección en este caso ocurre en tiempo evolutivo. Para entender este nivel en el ejemplo del koala, tendríamos que analizar, por ejemplo, la historia geológica de la región donde se encuentra y la historia biogeográfica de la especie e incluso de todos los marsupiales australianos cuyo ancestro común logró, hace alrededor de 55 millones de años, “dar el brinco” de Sudamérica a Australia vía Antártica, poco antes de que la separación de Australia la hiciera prácticamente inalcanzable para los mamíferos terrestres (Dawkins 2005). La determinación del hábitat y el área de distribución de la población a la que pertenece nuestro koala en cuestión, poco se debe a sus decisiones. Este nivel está más relacionado con una acumulación de eventos evolutivos asociados a las condiciones ambientales con las que interactuaron sus ancestros (Hutto 1985; Tuomainen y Candolin 2011).

Estos eventos fueron definiendo estrategias de respuesta conductual con distintos umbrales de plasticidad, transmitidas genéticamente y expresadas como normas de reacción<sup>14</sup>. Por ejemplo, se podría suponer que una norma de reacción asociada con la historia evolutiva del koala podría hacer que se vea atraído particularmente por el olor del eucalipto. A mayor concentración de eucaliptos, mayor el estímulo ambiental y la probabilidad de que las decisiones de movimiento del koala lo dirijan hacia su origen. Las normas de reacción pueden ser fijas o expresarse de acuerdo con factores intrínsecos y extrínsecos que relacionan estímulos o “pistas” ambientales con respuestas conductuales (Tuomainen y Candolin 2011). De esta manera muchos organismos identifican zonas en las cuales establecerse, zonas a evadir, tiempos y rutas de migración, etc. (Mcnamara *et al.* 2011; Tuomainen y Candolin 2011; Krebs

---

<sup>14</sup> Las normas de reacción se refieren a relaciones entre fenotipo y ambiente, describiendo la manera en que varía una característica fenotípica a lo largo de un gradiente de variación ambiental (por ejemplo, cambio en la talla de una especie en función de la temperatura; Stearns 1989). Así, una norma de reacción conductual indica las conductas asociadas a un mismo genotipo, en función de las condiciones ambientales (Tuomainen and Candolin 2011).

*et al.* 2012; Robertson *et al.* 2013). Por ejemplo, las crías de tortuga caguama (*Caretta caretta*) usan la luminosidad y el nivel del horizonte para llegar al agua tras eclosionar; la dirección del oleaje en los primeros metros desde la costa las lleva hacia mar abierto, mientras que en su fase adulta, probablemente usan variaciones en el campo magnético del planeta para regresar a su playa de origen (Lohmann y Lohmann 1996; Lohmann 2004). Por otra parte, Tonnis *et al.* (2005) encontraron que la dispersión de poblaciones del pinzón cantor (*Certhidea olivacea* y *C. fusca*) estuvo limitada por la similitud del hábitat, de modo que las poblaciones más cercanas genéticamente se encontraron en hábitats más parecidos.

Las normas de reacción son efectivas siempre y cuando las pistas ambientales mantengan su relación con acciones que generen un balance beneficio/costo positivo o neutro para la sobrevivencia y reproducción de los organismos. Los cambios ambientales pueden generar un desfase entre pista y respuesta, que resulte en conductas maladaptativas en las que los individuos toman decisiones que reducen su adecuación (Mcnamara *et al.* 2011; Tuomainen y Candolin 2011; Robertson *et al.* 2013; Palkovacs y Dalton 2015). Esto ocurre con algunos insectos acuáticos del orden Ephemeroptera, que utilizan la reflexión de luz polarizada horizontalmente para detectar zonas de reproducción (Kriska *et al.* 1998). Históricamente, esto los dirigía a cuerpos de agua, pero actualmente esta pista también los lleva a formar agregaciones de apareamiento y oviposición en ventanas y calles de asfalto que reflejan el mismo tipo de luz pero carecen de las condiciones para la sobrevivencia de las crías (Kriska *et al.* 1998; Robertson *et al.* 2013). Las respuestas conductuales pueden cambiar por innovaciones o aprendizaje social de nuevos patrones de comportamiento, dependiendo de la plasticidad de las normas de reacción. Se propone que la variabilidad ambiental existente cuando evolucionaron las normas, es el factor determinante de la plasticidad conductual (Tuomainen y Candolin 2011). Esto supone que ambientes más homogéneos favorecen la selección de respuestas específicas y poco plásticas mientras

que ambientes heterogéneos y poco predecibles dan lugar a estrategias flexibles que se pueden ajustar a una gama más amplia de condiciones distintas (Tuomainen y Candolin 2011). Van Schaik (2013) además argumenta que la plasticidad conductual está limitada por el tamaño del cerebro, cuyo incremento se ve constreñido a su vez por el tamaño corporal (restricción morfométrica), la dificultad de asegurar una ingesta energética lo suficientemente alta para cubrir las demandas de un cerebro más grande, la dificultad de mejorar la sobrevivencia a través del desempeño cognitivo y por la falta de oportunidades para el aprendizaje social. El autor propone que especies de tamaño pequeño tenderán a adaptarse a cambios ambientales locales, principalmente a partir de selección natural sobre sus genotipos, mientras que a mayor tamaño, la selección tenderá a favorecer la plasticidad conductual. Por otra parte, considerando que el contexto social de los individuos también forma parte de su ambiente, la evolución puede dar lugar a estrategias de respuesta ante conoespecíficos (Flack *et al.* 2005; Flack *et al.* 2006). Estas normas sociales pueden ser determinantes de cómo los individuos interactúan con otros elementos de su ambiente, pudiendo mediar la manera en que responden a variabilidad ecológica y con ello su capacidad de desplazar sus zonas de distribución ante estos cambios (Ekman y Askenmo 1984; Baguette y Van Dyck 2007; King *et al.* 2008; Robertson *et al.* 2013; Ramos-Fernández y Morales 2014).

En el segundo orden de elección propuesto por Johnson & Prairie (1980) se encuentra el ámbito hogareño. De acuerdo con Burt (1943) esto se refiere al área atravesada por un individuo o grupo en sus actividades “normales” de forrajeo, reproducción y crianza, sin incluir “escapadas” ocasionales, posiblemente de exploración. Valero (2004) amplía esta idea proponiendo que el ámbito hogareño se debe tratar como un concepto dinámico y no permanente, con el potencial de expandirse o contraerse como resultado del comportamiento exploratorio de los individuos. Usando los términos de Börger *et al.* (2008), los ámbitos hogareños son la expresión espacial de las conductas que utilizan los individuos para sobrevivir y reproducirse. En consecuencia, éstos reflejan las necesidades y limitaciones energéticas de

cada especie en función de la disponibilidad espacio-temporal de los recursos con los que cubren sus necesidades y de las normas de reacción que determinan cómo acceden a ellos. Tucker *et al.* (2014) examinaron datos sobre el tamaño de los ámbitos hogareños de mamíferos terrestres y marinos a escala global, encontrando que la talla y dieta de los organismos explicó la mayoría de la variación observada. En concordancia con otros estudios, esto indica una relación positiva entre el tamaño del ámbito hogareño y el tamaño de la especie, mientras que aquellas especies con dieta carnívora suelen ocupar las áreas más extensas, seguidas por las omnívoras y al final las herbívoras con los ámbitos más pequeños relativamente (Kelt y Van Vuren 1999; Tucker *et al.* 2014). Estos resultados reflejan una relación bien conocida entre masa corporal y energía necesaria para que un animal pueda mantenerse vivo y realizar sus actividades normales<sup>15</sup>: a mayor talla, los animales requieren más energía (Jetz *et al.* 2004; Nagy 2005). El tipo de metabolismo y la etapa de desarrollo son determinantes de la cantidad de energía necesaria para cubrir los requerimientos metabólicos (Tucker 1975; Nagy 2005; Berta *et al.* 2006). Por ejemplo, los organismos endotermos muestran tasas metabólicas más altas que los ectotermos, demandando más energía relativa a la masa del animal (Nagy 2005). El tamaño del ámbito hogareño es una indicación de qué tanto tienen que desplazarse los individuos o grupos para cubrir estas demandas (Chapman y Chapman 2000; Jetz *et al.* 2004). Como ejemplo, Zabel *et al.* (1992) observaron que los ámbitos hogareños de lechuzas moteadas del norte (*Strix occidentalis caurina*) fueron más pequeños en zonas donde su dieta consistía predominantemente de ratas de madera (*Neotoma* spp.) que donde comían principalmente ardillas voladoras (*Glaucomys sabrinus*), una presa de menor masa corporal y abundancia. Además, los ámbitos hogareños fueron menos extensos en zonas de mayor densidad de ratas que donde eran menos abundantes, indicando que la mayor disponibilidad de alimento les permitió cubrir sus necesidades en un área más pequeña. Los costos de búsqueda y

---

<sup>15</sup> Según Chapman *et al.* (2012) los requerimientos energéticos están determinados fundamentalmente por la tasa metabólica basal, los costos de las actividades cotidianas como forrajeo y los costos específicos a la etapa del ciclo de vida en la que se encuentre el individuo. Por ejemplo, los juveniles requieren energía para crecer y las hembras necesitan energía adicional cuando están gestando o lactando.

obtención de energía ponen un límite máximo a los desplazamientos diarios de los animales y también al tamaño de los ámbitos hogareños (Chapman y Chapman 2000). Estos costos dependen del tipo de locomoción que utilizan y el medio en el que se mueven (Tucker 1975; Williams *et al.* 1992). Se ha estimado que la demanda energética es mayor para animales desplazándose en tierra que en aire y ambos superan los costos del desplazamiento en agua (Tucker 1970; Tucker 1975; Williams *et al.* 1992; Berta *et al.* 2006). Lo anterior es congruente con los resultados de Tucker *et al.* (2014) mostrando que las especies marinas tendieron a usar extensiones mayores relativas a su masa corporal que las especies terrestres.

El tamaño corporal explica la mayor parte de la variabilidad en ámbitos hogareños, pero se ha visto que la tasa de escalamiento incrementa conforme aumenta la talla de los animales, resultando en una relación exponencial entre las dos variables (Jetz *et al.* 2004). Steudel (2000) señala que a mayor tamaño, los animales requieren menos energía por unidad de masa corporal para desplazarse, permitiéndoles viajar distancias mayores. Sin embargo, esto no explica por qué utilizan áreas proporcionalmente mayores que animales pequeños. Una posibilidad es que la tasa de encuentro de alimento es menor para especies más grandes, pero Jetz *et al.* (2004) no encontraron soporte para esta hipótesis. En cambio, argumentan que el incremento en la intersección de ámbitos hogareños entre vecinos explica mejor la relación. La expansión de los ámbitos hogareños va acompañada de una creciente dificultad de vigilar o defender esas áreas. Jetz *et al.* (2004) mostraron una relación entre masa corporal y cantidad de alimento “usurpado” por los vecinos. Para tallas pequeñas, la pérdida de alimento fue despreciable pero en animales grandes su modelo indicó que hasta 90% de los recursos localizados dentro de un ámbito hogareño podrían ser consumidos por vecinos. Esto concuerda con los resultados de Grant *et al.* (1992) quienes encontraron que para especies de carnívoros y ungulados

(pero no para primates), los ámbitos hogareños defendidos, tendieron a ser más pequeños que los de especies que no los defienden.

Los resultados anteriores resaltan la influencia que pueden tener las actividades de conespecíficos sobre las características del ámbito hogareño de individuos o grupos. La competencia (directa o indirecta) por distintos recursos de interés común puede resultar en patrones complejos de uso del espacio que no sólo responden a la demanda energética. Por ejemplo, Watts (1998) observó un cambio total en la ubicación del ámbito hogareño de un grupo de gorilas de montaña (*Gorilla gorilla beringei*) como resultado de competencia sexual entre machos. Schradin *et al.* (2010) encontraron que el tamaño del ámbito hogareño de hembras del ratón *Rhabdomys pumilio* no sólo varió en función de la disponibilidad de alimento sino que estuvo limitado por el número de hembras vecinas. También se ha visto el efecto de relaciones de parentesco sobre los ámbitos hogareños. Murray *et al.* (2008) reportaron que los machos de chimpancés (*Pan troglodytes*) heredan los ámbitos hogareños de sus madres y lo mismo se observó para las hijas hembras del lobo marino de Galápagos (*Zalophus wollebaecki*; Wolf y Trillmich 2007). Se sabe también que las hembras dominantes de chimpancés pueden monopolizar zonas de mayor calidad, heredándole estas ventajas a sus hijos machos (Murray *et al.* 2006; Murray *et al.* 2007).

El clima y la estructura espacial del hábitat también determinan la capacidad de los individuos de tener acceso a recursos y refugios, repercutiendo en la ubicación y tamaño de su ámbito hogareño (Kie *et al.* 2002; Börger *et al.* 2008; Knowlton y Graham 2010). Asensio *et al.* (2012b) estimaron ámbitos hogareños anuales para un grupo de monos araña (*Ateles geoffroyi*) encontrando que fluctuaron entre 200 y 400 ha. Usando métodos similares, Ramos-Fernández *et al.* (2013) estimaron variaciones anuales entre 5 y 55 ha. Si bien los tamaños de los grupos de estudio fueron ligeramente distintos, esto difícilmente explica la magnitud de las diferencias observadas. Una alternativa es que los resultados de los dos estudios reflejen diferencias en las características del hábitat de cada grupo observado (Ramos-



Fernandez *et al.* 2013). La zona de estudio de Ramos-Fernández *et al.* (2013) es un bosque tropical subcaducifolio cuya densidad de especies importantes para los monos posiblemente representa un ambiente de forrajeo hiperabundante, mientras que el grupo de Asensio *et al.* (2012b) se encuentra en un bosque tropical seco con cambios estacionales más dramáticos. Esto potencialmente enfrenta a los monos a un periodo de escasez que los obliga a desplazarse mayores distancias en busca de alimento.

Aunque el ámbito hogareño generalmente se analiza como un área específica, ésta suele ser una representación instantánea de la influencia de un conjunto de factores que operan a esa escala espacio-temporal, sobre las actividades de los animales (Börger *et al.* 2006; Nathan *et al.* 2008). Por lo tanto, su significancia biológica depende de la escala espacial y temporal que se está observando (Kie *et al.* 2002; Börger *et al.* 2006; Börger *et al.* 2008; Campos *et al.* 2014). Por ejemplo, van Beest *et al.* (2011) encontraron que el tamaño de los ámbitos hogareños diarios de alces (*Alces alces*) disminuyó con la densidad de alimento, además de mostrar un efecto de la temperatura, la precipitación y la profundidad de nieve. Mientras tanto, a escala mensual encontraron correlaciones tanto positivas como negativas entre el ámbito hogareño y la densidad de alimento, sin ningún efecto de las otras tres variables.

Los cambios mensuales observados en el estudio de van Beest *et al.* (2011) también demuestran la naturaleza dinámica de los procesos que determinan la manera en que los organismos utilizan el espacio (Börger *et al.* 2006). Generalmente esto se refleja en movimientos heterogéneos, que dependen de la distribución y variación de recursos y riesgos, además de los cambios en las necesidades y capacidades de los individuos (Samuel *et al.* 1985; Heupel *et al.* 2004; Wallace 2006; Nathan *et al.* 2008; Willems y Hill 2009; van Beest *et al.* 2011; Hoglander *et al.* 2015; Johnson *et al.* 2015). Por ejemplo, los factores que influyen el uso de espacio de la avispa parasitoide *Cotesia glomerata* durante su fase adulta están principalmente relacionados con su necesidad de encontrar hospederos para sus huevos; pero esto cambia en la fase larvaria cuando su uso del espacio está regido por la obtención de alimento y por los

factores que afectan las decisiones de movimiento de su oruga hospedera (*Pieris* spp.; Vos *et al.* 1998). Asimismo, la manera en que los machos de ballena gris (*Eschrichtius robustus*) utilizan su hábitat durante el verano, probablemente está más influenciada por factores que les permiten obtener alimento, mientras que durante el invierno, sus actividades están dirigidas primordialmente a la reproducción, lo cual cambia sus patrones de movimiento y la influencia que tienen, por ejemplo, las actividades de las hembras sobre sus decisiones (Rice *et al.* 1984).

Los patrones de uso del espacio corresponden el tercer orden de elección propuesto por Johnson & Prairie (1980), que habla de los componentes del hábitat dentro del ámbito hogareño y la manera en que son usados. Volviendo al ejemplo del koala, esto se podría referir a los factores que determinan su decisión de forrajear en un parche de eucaliptos en la zona sur del bosque. Frecuentemente, los individuos distribuyen sus actividades de manera diversa en sus ámbitos hogareños, lo cual puede reflejar la distribución y relevancia de recursos particulares. Por ejemplo, los machos del saltarín barbibranco (*Manacus manacus*) pasan más del 75% del día en ciertas zonas pequeñas de su ámbito hogareño desde donde hacen despliegues comunales que sirven para atraer parejas (leks), generalmente localizados en áreas transitadas por las hembras (Théry 1992). El uso diferencial de partes del ámbito hogareño se captura en el concepto de “área núcleo” que define zonas en las que los organismos concentran sus actividades y que potencialmente albergan recursos de particular importancia para ellos (Samuel *et al.* 1985). Los resultados de Asensio *et al.* (2012a) y de Ramos-Fernández *et al.* (2013) proveen evidencia en este sentido, pues encontraron que, en comparación con otras partes del ámbito hogareño, las áreas núcleo anuales de grupos de monos araña (*A. geoffroyi*) estuvieron conformadas por una mayor proporción de bosque maduro y contuvieron una mayor densidad y diversidad de árboles utilizados para alimentación, además de más árboles utilizados para dormir; variables consideradas como indicadores de zonas de mejor calidad. A su vez, Emery-Thompson

*et al.* (2007) encontraron periodos inter-parto más cortos y mayor sobrevivencia de crías para hembras de chimpancé oriental (*Pan troglodytes schweinfurthii*) cuyas áreas núcleo individuales tuvieron una mayor densidad de las especies vegetales preferidas como alimento, resaltando el impacto de las decisiones espaciales sobre la adecuación. Quizás una de las estrategias que representa de manera más dramática el uso diferencial del hábitat, se observa en especies que hacen migraciones estacionales de larga distancia como el gaviotín ártico (*Sterna paradisaea*). Esta ave marina con peso menor a 125g viaja más de 80,000 kilómetros anualmente para transportarse desde sus sitios de reproducción alrededor del círculo polar, al océano antártico donde encuentra condiciones para su sobrevivencia durante el invierno boreal, alimentándose ahí hasta emprender el regreso durante la primavera. En el trayecto también utiliza zonas de descanso con alta productividad marina, que le permite obtener energía para seguir su camino (Egevang *et al.* 2010). Su sobrevivencia y capacidad de reproducirse están directamente ligadas a decisiones que definen sus rutas de vuelo y sus zonas de descanso y alimentación, así como por su capacidad de regresar a un área con condiciones para su reproducción.

El cuarto y último orden de elección planteado por Johnson & Prairie (1980), explora los factores que influyen la elección de recursos particulares como alimentos, refugios o parejas, con respecto a todos los disponibles en el sitio donde se encuentran. Para el koala, esto se podría representar en los factores que lo llevaron a elegir comer hojas tiernas de un árbol específico de eucalipto. En orcas (*Orcinus orca*) el cuarto nivel se puede representar con sus preferencias alimenticias. Por ejemplo, se pueden distinguir claramente dos eco-tipos de orca en las costas de British Columbia, Canadá que, a pesar de ser simpátricos, tienen dietas muy distintas: unas se alimentan fundamentalmente de peces y las otras de pinnípedos, cetáceos y aves marinas (Ford *et al.* 1998). Se ha sugerido que estas diferencias se pueden deber al efecto de selección divergente sobre grupos con muy poca dispersión de individuos y que desarrollan especializaciones transmitidas culturalmente (Pilot *et al.* 2010; Beck *et al.* 2012; Riesch *et al.*

2012). En monos araña, el cuarto nivel se puede ilustrar a partir de las variaciones en el tipo de alimento que consumen a lo largo del día. Aunque son fundamentalmente frugívoros, estos monos incluyen un porcentaje de hojas en su dieta, que les sirven como fuente de proteínas. Su consumo se concentra principalmente por la tarde o antes de descansar al medio día (Chapman y Chapman 1991; Di Fiore *et al.* 2008). En ausencia de especializaciones digestivas como las de algunos primates folívoros, las hojas implican largos tiempos de digestión para los monos araña, para lo cual podrían estar aprovechando las horas de descanso (Chapman y Chapman 1991; Di Fiore *et al.* 2008). La elección de un recurso particular dentro del hábitat frecuentemente depende de distintos factores como su calidad (Hamilton III 1982; Nonacs y Dill 1990; Batzli y Lesieutre 1991; Reichard 1998), tamaño (Chapman 1989a; Gill y Hart 1994; Brereton *et al.* 2004; Dechaume-Moncharmont *et al.* 2011; Parr *et al.* 2011), densidad (Chapman 1989a; Heithaus y Dill 2006), distribución espacial y temporal (Isbell *et al.* 1998; Brereton *et al.* 2004; Valero 2004; Ramos-Fernandez y Pinacho-Guendulain 2009; Pinacho Guendulain 2010; Parr *et al.* 2011), así como el riesgo asociado con obtenerlo (Nonacs y Dill 1990; Heithaus y Dill 2006), la distancia que hay que recorrer para encontrarlo (Hamilton III 1982; Chapman 1989a; Janson 2007) y la capacidad de los individuos para defenderlo (Modig 1996).

### Uso del espacio: factores determinantes

El planteamiento de los cuatro niveles de Johnson y Prairie (1980) permite señalar la relevancia de las distintas escalas espacio-temporales para entender los patrones de uso del espacio de los animales. Al mismo tiempo, los ejemplos presentados buscan ilustrar la diversidad de factores y mecanismos que se expresan en la conducta de los individuos y generan esos patrones espaciales. De manera general, las decisiones que hacen que un animal ocurra en un sitio, dependen de la interacción entre sus características fenotípicas (p. ej. tasa metabólica, sistema de locomoción, normas de reacción y

capacidad de aprendizaje) y su ambiente. Esta interacción define el repertorio conductual con el que los individuos encuentran soluciones para obtener energía y con el que transmiten sus soluciones a generaciones siguientes. Por lo tanto, la determinación de la frecuencia y ubicación de sus actividades y los patrones de uso y movimiento que de ahí resultan, dependen de factores individuales y ambientales, incluyendo el contexto tanto ecológico como social. Nathan *et al.* (2008) proponen cinco preguntas para guiar la búsqueda y entendimiento de estos factores:

1. ¿Cuál es la motivación para moverse?
2. ¿Cómo se lleva a cabo este movimiento?
3. ¿Cuándo y hacia qué objetivo se hace el movimiento?
4. ¿Qué factores externos afectan este movimiento y cómo?
5. ¿Cómo interactúan los cuatro componentes anteriores para producir el movimiento?

En este caso, los factores internos relevantes para el movimiento de un animal son aquellos que afectan su motivación, capacidad motora, capacidad de navegación y su capacidad de percepción de los factores externos. Por ejemplo, Leleu *et al.* (2004) mostraron que el largo, duración y simetría del paso de caballos de carrera (*Equus ferus caballus*) entre los 2 y 7 años, aumentó con la edad y entrenamiento, asociado a un aumento de coordinación y una disminución del costo metabólico de la locomoción. En este caso, la etapa de desarrollo (edad) y la experiencia (entrenamiento) tienen un efecto sobre la capacidad motora de estos caballos. Por otra parte, el estado fisiológico y energético pueden afectar la motivación interna de los individuos por moverse (Petit y Bon 2010). King *et al.* (2011) plantean que el nivel de hambre puede motivar a ciertos individuos de un grupo a comenzar un desplazamiento y que esto puede influenciar la motivación de otros por moverse, en ocasiones dando lugar a desplazamientos colectivos. Proponen que para papiones negros (*Papio ursinus*), la influencia de un individuo sobre la

decisión de que otros lo sigan depende de su relación social, resaltando también la influencia de factores sociales sobre este componente del movimiento.

La manera en que los factores externos influyen sobre los componentes internos puede depender de las normas de reacción y su plasticidad, la experiencia y la capacidad de aprendizaje (Hall *et al.* 1997; Mery y Burns 2010; Mcnamara *et al.* 2011; Tuomainen y Candolin 2011). Davies & Stamps (2004) resaltaron la relevancia de la inducción de preferencia por el hábitat natal (experiencia) en diversos taxones de insectos (coleópteros, dípteros, himenópteros y lepidópteros) y vertebrados (en peces, anfibios, aves y mamíferos), mientras que Gillingham & Bunnell (1989) encontraron que la experiencia favoreció la eficiencia en el forrajeo en venado bura (*Odocoileus hemionus*). Por otra parte, Segura *et al.* (2007) observaron que el aprendizaje fue relevante para la definición de patrones de preferencia en una avispa parasitoide (*Diachasmimorpha longicaudata*), mientras que Valero & Byrne (2007) sugieren que el uso de memoria espacial en monos araña (*Ateles geoffroyi*) es importante para dirigir sus movimientos hacia fuentes de alimento, influyendo su capacidad de navegación.

La abundancia y disposición espacial de recursos han sido resaltados junto con el riesgo de depredación como factores determinantes de la manera en que las poblaciones usan el espacio (Chapman *et al.* 1995; Reichard 1998; Chapman y Chapman 2000; Janson 2000; Radespiel *et al.* 2003; Chapman y Pavelka 2005; Wallace 2006; Berger y Gese 2007; Wallace 2008; Agostini *et al.* 2010; Wartmann *et al.* 2010; Kelley *et al.* 2011; van Beest *et al.* 2011) Entre los recursos relevantes, sobresalen el alimento, fuentes de agua, parejas y refugios (Hamilton III 1982; Chapman 1989a; Théry 1992; Chapman *et al.* 1995; Vos *et al.* 1998; Chapman y Pavelka 2005; Wittemyer *et al.* 2005; White *et al.* 2007; Willems *et al.* 2009; Boyer y Walsh 2010; Kelley *et al.* 2011; Miramontes *et al.* 2012; Asensio *et al.* 2012a; Campos *et al.* 2014) Por ejemplo, Harris *et al.* (2008) establecieron que los elefantes africanos (*Loxodonta africana*) seleccionan zonas de hábitat considerando la ubicación de cuerpos de agua y cobertura vegetal. Asimismo, van

Beest *et al.* (2011) encontraron una correlación entre la variación en la calidad y cantidad del alimento y el tamaño del ámbito hogareño de alces (*Alces alces*), mientras que el trabajo de Wartmann *et al.* (2010) con orangutanes hembra (*Pongo pygmaeus wurumbii*) y el de Valero (2004) con monos araña (*Ateles geoffroyi*), mostraron un efecto significativo de la disponibilidad y distribución de frutos sobre los patrones de movimiento de los individuos. Varios estudios muestran que la heterogeneidad en la distribución de las fuentes de alimento puede explicar los patrones de forrajeo que se observan en diversas especies, recurriendo únicamente a reglas de desplazamiento sencillas (Boyer *et al.* 2006; Boyer y Walsh 2010; Boyer *et al.* 2012; Miramontes *et al.* 2012). Por otra parte, Reichard (1998) sugiere que la selección de sitios para dormir por parte de gibones de manos blancas (*Hylobates lar*) refleja adaptaciones para evitar el riesgo de depredación. De manera similar, Willems & Russell (2009) interpretaron los patrones de uso del espacio en cercopitecos verdes (*Cercopithecus aethiops*) como una respuesta adaptativa al riesgo percibido de depredación (sólo de algunos depredadores) en conjunto con la disponibilidad de alimento y la ubicación de fuentes de agua.

### Uso de espacio y organización social

La dependencia entre factores ecológicos y los patrones de uso del hábitat ha sido la base de hipótesis que explican el origen de la vida en grupo. Finalmente, un grupo involucra individuos en cercanía espacial que utilizan su hábitat de modo que sus decisiones espaciales son más parecidas entre sí (es decir entre los miembros del grupo) que con las de otros individuos de la población. Esto puede aumentar la probabilidad de que factores sociales influyan estas decisiones. Evolutivamente, los grupos suelen explicarse a partir de las limitaciones que dificultan la sobrevivencia en solitario, pero que podrían disminuir con un modo de vida grupal (Emlen 1982; Van Schaik y Van Hoof 1983; Avilés 1999). De acuerdo con van Schaik & van Hoof (1983), los individuos pueden aprovechar los procesos de interacción y sus patrones a lo largo del tiempo (estructura social) para encontrar las configuraciones

sociales y espaciales que les permitan satisfacer sus tres principales necesidades: alimentación, evasión de depredadores y reproducción. Asumiendo que los organismos y muchas de sus interacciones están asociadas con algún grado de coincidencia espacial, yo agregaría que la estructura social se retroalimenta con la estructura espacial para satisfacer las tres necesidades. Por ejemplo, algunas de las ventajas de la vida en grupo, como el efecto de dilución que reduce la probabilidad de ser depredado con el número de individuos en el grupo, no sólo son producto del tamaño del grupo, sino de la configuración espacial que asumen los individuos con respecto a otros, que en este caso depende de un umbral mínimo de cercanía a partir del cual empiezan a funcionar como “grupo” en el contexto de la depredación vs. funcionar como un conjunto de individuos dispersos (Foster y Treherne 1981; Riipi *et al.* 2001). En el caso del efecto de dilución, esta configuración se puede ver como un conjunto de decisiones espaciales “exitosas” para propósitos de evasión de depredadores. La dependencia cercana entre interacción social y cercanía espacial se asume en la estructura socio-espacial de los grupos (Hemelrijk 1998; Evers *et al.* 2011; Best *et al.* 2014; Puga-Gonzalez *et al.* 2015).

La dinámica de fisión-fusión permite describir la alta variabilidad observada en la organización espacial de los animales sociales (Aureli *et al.* 2008). Como se discute en el capítulo anterior, esto incluye un amplio espectro de regímenes de agregación, desde grupos estables cuyo tamaño y miembros cambian poco a lo largo del tiempo (p. ej. monos aulladores, *Allouatta palliata*, Treves *et al.* 2001; suricatas, *Suricata suricatta*, Stephens *et al.* 2005), hasta los grupos denominados de alta fisión-fusión (ADFF), con gran variabilidad en tamaño, cohesión y composición (p. ej. chimpancés, *Pan troglodytes*, Mc Farland Symington 1990; delfines nariz de botella *Tursiops truncatus*, Connor *et al.* 2000; hienas, *Crocuta crocuta*, Smith *et al.* 2007 y murciélagos *Nyctalus lasiopterus*, Popa-Lisseanu *et al.* 2008). La ADFF implica que los individuos pueden encontrarse en múltiples configuraciones socio-espaciales distintas. Se ha propuesto que esto permite regular la competencia intra-específica que surge con la vida en grupo, particularmente para especies que enfrentan cambios periódicos significativos en la abundancia y




distribución del alimento (McFarland Symington 1990). Ejemplos de esto son los elefantes africanos (*Loxodonta africana*), quienes estacionalmente transitan de matorrales secos a zonas de pastizal tropical, lo cual va acompañado de un cambio significativo en la dieta (Cerling *et al.* 2006; Wittemyer & Getz 2007) o los monos araña (*Ateles geoffroyi*) que se alimentan principalmente de fruta madura, un recurso disperso y de disponibilidad altamente impredecible (González-Zamora *et al.* 2009).

Se ha mostrado que la diversidad de configuraciones socio-espaciales características de la alta dinámica de fisión-fusión pueden surgir sin la necesidad de relaciones de afinidad o repulsión particulares entre individuos (Ramos-Fernández *et al.* 2006). Pero estas configuraciones pueden acotar y darle forma al contexto social que experimenta cada uno y las reglas que gobiernan las interacciones inter-individuales que, al repetirse a lo largo del tiempo, pueden definir relaciones y determinan la estructura social (Hinde 1976). Por ejemplo, en las sociedades jerárquicas multinivel de los elefantes africanos, algunos de los niveles más altos de organización sólo se observan durante la época de secas, implicando que el resto del tiempo muchos de los individuos no coinciden espacialmente y, por consiguiente, no interactúan. Sin embargo, hay evidencia de que las asociaciones observadas en esos niveles son producto, no sólo de la coincidencia espacial sino de procesos sociales regidos por relaciones de dominancia entre grupos y un alto riesgo de escalamiento de las interacciones agonísticas (Wittemyer *et al.* 2005).

La ADFP se puede pensar entonces como un proceso ecológicamente-dependiente que opera a través de mecanismos sociales, que determinan la decisión de un individuo de unirse o abandonar una agrupación (Ramos-Fernández y Morales 2014). En los casos de ADFP, particularmente donde estas fisiones y fusiones ocurren a una escala temporal menor (horas) que el cambio en la abundancia y distribución del alimento (días), estas decisiones pueden resultar en distintos patrones individuales de uso del espacio, potencialmente reflejando procesos sociales (aunque no únicamente). Es decir, los factores sociales ejercen influencia sobre las decisiones espaciales de los individuos. Murray *et al.* (2007)

observaron un aumento en el tamaño de las áreas núcleo de chimpancés hembras (*Pan troglodytes schweinfurthii*) durante épocas de escasez de alimento, pero la variación se explicó mejor cuando consideraron también el efecto del rango de dominancia, pues las hembras con rangos mayores tuvieron áreas núcleo significativamente más pequeñas, particularmente en las épocas de baja disponibilidad de alimento. Además, Miller *et al.* (2014) encontraron un mayor grado de agresividad por parte de las hembras estando dentro de su área núcleo que fuera, esto en contextos sociales únicamente, pues al considerar eventos de alimentación no hubo diferencias espaciales. El caso de los chimpancés ejemplifica el efecto de un factor ecológico y social sobre los patrones de uso de espacio, pero además muestra que el componente espacial es esencial para explicar los patrones de interacciones.

A manera de síntesis, las relaciones ecológicas son determinantes de los patrones de uso de hábitat de muchos grupos de animales. Éstos a su vez han dado origen y constantemente dan forma a sistemas sociales que permiten a las especies sobrevivir y reproducirse (Hatchwell y Komdeur 2000; Nowak *et al.* 2010; Shultz *et al.* 2011; Beck *et al.* 2012; van der Post *et al.* 2015). Estos sistemas, se vuelven parte de los factores que definen la dinámica de uso del espacio, afectando cómo se desenvuelven los organismos en su ambiente (Murray *et al.* 2006; Murray *et al.* 2007; Schradin *et al.* 2010; van der Post *et al.* 2015). Por ello, al analizar el uso del hábitat en especies sociales es importante considerar el sistema social, pues éste puede involucrar elementos y restricciones además de los factores ecológicos únicamente. En el siguiente capítulo se exploran los mecanismos que influyen la estructura socio-espacial en un grupo de monos araña (*Ateles geoffroyi*) en vida libre a partir de dos años de registros espaciales y conductuales. Esta información se utilizó para investigar el efecto de los cambios estacionales en la abundancia de alimento sobre los patrones socio-espaciales del grupo y con ello discernir la influencia de procesos pasivos y activos de agregación sobre la manera en que se organizan los individuos en el espacio.



CAPÍTULO III. Cambios estacionales en la estructura socio-espacial en un grupo de monos araña (*Ateles geoffroyi*) en vida libre.

*El que quiera disfrutar del canto de los pájaros no necesita construir jaulas, sino sembrar árboles. El canto de los pájaros pertenece a todos, nadie es su propietario... ¿De qué sirve escuchar el canto de los pájaros en las jaulas si en prisión no se expresa la alegría de vivir? Si quieres disfrutar del colorido plumaje y el canto de los pájaros, no aprisiones el lenguaje libertario de la naturaleza. El mejor atril de la música de las aves son las ramas de los árboles. No olvides que quien le pone rejas a la libertad, le pone candados a su conciencia, silencia su palabra y condena para siempre su dignidad...*

Gregorio Cocom Pech (2012)

[Este capítulo presenta la versión final del manuscrito publicado en su forma editada como:  
Smith-Aguilar SE, G Ramos-Fernández y WM Getz (2016). Seasonal Changes in Socio-Spatial Structure in  
a Group of Free-Living Spider Monkeys (*Ateles geoffroyi*). *PLoS ONE* 11(6): e0157228.  
doi:10.1371/journal.pone.0157228. Disponible en:  
<http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371%2Fjournal.pone.0157228>]

## “Seasonal Changes in Socio-Spatial Structure in a Group of Free-Living Spider Monkeys (*Ateles geoffroyi*).”

Sandra E. Smith-Aguilar<sup>1\*</sup>, Gabriel Ramos-Fernández<sup>1, 2</sup>, Wayne M. Getz<sup>3,4</sup>

1. *Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional  
Unidad Oaxaca, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, México.*
2. *Centro de Ciencias de la Complejidad, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México*
3. *Department of Environmental Science, Policy and Management, University of California, Berkeley, California,  
United States of America.*
4. *School of Mathematical Sciences, University of KwaZulu-Natal, Durban, South Africa.*

\*Corresponding author

E-mail: [galadrielent@yahoo.com](mailto:galadrielent@yahoo.com) (SS)

Factores ecológicos y sociales influyen las decisiones de movimiento y agrupación de los individuos, las cuales determinan la manera en que los grupos ajustan su comportamiento en ambientes heterogéneos espacial y temporalmente. El entendimiento de los mecanismos que subyacen estos ajustes ambientales se puede ampliar con el estudio de la relación entre patrones grupales de asociación y uso de espacio y cómo cambian en el tiempo. Examinamos los patrones socio-espaciales de individuos adultos de un grupo en vida libre de monos araña (*Ateles geoffroyi*), una especie con alta dinámica de fisión-fusión. Los datos comprendieron 4916 muestreos instantáneos de subgrupos, colectados durante 325 días a lo largo de un periodo de 20 meses y fueron usados para evaluar los cambios entre periodos de abundancia y escasez de frutos en el tamaño de las áreas núcleo individuales, el tamaño de subgrupo y en dos tipos de medidas de asociación: espacial (intersección de áreas núcleo) y espacio-temporal (ocurrencia en el mismo subgrupo). Desarrollamos un marco de análisis de tres niveles para discernir entre asociaciones pasivas, en las que los individuos se agregan principalmente por la presencia de recursos de interés común, y asociaciones activas, en las que los individuos activamente buscan o evitan a ciertos otros. Los resultados indicaron un uso más concentrado del espacio, un aumento en la gregariedad individual y una tasa mayor de asociaciones espacio-temporales en las temporadas abundantes, en congruencia con un aumento en asociaciones pasivas. Sin embargo, los resultados también indicaron asociaciones activas en todos los periodos analizados, aunque las asociaciones difirieron entre temporadas. En particular, las hembras parecen evitar activamente a los machos, posiblemente como consecuencia de un aumento en la probabilidad de encuentros entre individuos por azar, resultado de la contracción de áreas núcleo individuales. Nuestro marco de análisis mostró su utilidad para investigar la interacción entre constreñimientos ecológicos y sociales y cómo éstos pueden influenciar las decisiones de movimiento y agrupamiento en monos araña y, posiblemente, en otras especies con alta dinámica de fisión-fusión.

## Abstract

Ecological and social factors influence individual movement and group membership decisions, which ultimately determine how animal groups adjust their behavior in spatially and temporally heterogeneous environments. The mechanisms behind these behavioral adjustments can be better understood by studying the relationship between association and space use patterns of groups and how these change over time. We examined the socio-spatial patterns of adult individuals in a free-ranging group of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*), a species with high fission-fusion dynamics. Data comprised 4916 subgroup scans collected during 325 days throughout a 20-month period and was used to evaluate changes from fruit-scarce to fruit-abundant periods in individual core-area size, subgroup size and two types of association measures: spatial (core-area overlap) and spatio-temporal (occurrence in the same subgroup) associations. We developed a 3-level analysis framework to distinguish passive associations, where individuals are mostly brought together by resources of common interest, from active association, where individuals actively seek or avoid certain others. Results indicated a more concentrated use of space, increased individual gregariousness and higher spatio-temporal association rates in the fruit-abundant seasons, as is compatible with an increase in passive associations. Nevertheless, results also suggested active associations in all the periods analyzed, although associations differed across seasons. In particular, females seem to actively avoid males, perhaps prompted by an increased probability of random encounters among individuals, resulting from the contraction of individual core areas. Our framework proved useful in investigating the interplay between ecological and social constraints and how these constraints can influence individual ranging and grouping decisions in spider monkeys, and possibly other species with high fission-fusion dynamics.

**Keywords:** space-use, core area, seasonal effects, passive association, active association

Ecological factors, particularly the distribution and abundance of food and the risk of predation, have long been recognized as important drivers of animal space use and social organization (Crook Ellis and Goss-Custard 1976; Clutton-Brock and Harvey 1977; van Schaik and van Hoof 1983; Hill and Lee 1998; Ryan *et al.* 2008; Willems and Hill 2009). More recent evidence also indicates that the spatial distribution of group members may shape competitive, cooperative, and dominance patterns of interaction or relationships, as well as mechanisms for information transfer (Hinde 1976; Whitehead 1997; Chase *et al.* 2002; Lusseau and Newman 2004; Seyfarth *et al.* 2005; Couzin 2006). Modeling studies have shown that individuals interacting in certain spatial configurations can develop emergent social relationships, such as reciprocation (Hemelrijk 2000; Puga-Gonzalez *et al.* 2015). Analyses of empirical data have documented direct fitness costs and benefits conferred by social relationships (Silk *et al.* 2009; Stanton and Mann 2012; Archie *et al.* 2014). We only have a scant understanding, however, of how ecological and social factors interact to determine the short-term movement and grouping decisions of individuals (though see: te Boekhorst and Hogeweg 1994; Henzi and Barrett 2007; Wittemyer and Getz 2007; Aureli *et al.* 2012; van der Post *et al.* 2015). Ramos-Fernández and Morales (Ramos-Fernández and Morales 2014) suggested that rules of social engagement can function as mediating mechanisms through which ecologically-dependent processes operate on a short-term basis (see also: White 1998; Couzin *et al.* 2005; Sueur *et al.* 2011).

The result of the interdependence between spatial and social influences on social organization is recognized as the socio-spatial structure of groups (Hemelrijk 1998; Evers *et al.* 2011; Best *et al.* 2014; Puga-Gonzalez *et al.* 2015). Fission-fusion dynamics are an example of how animals adjust their socio-spatial structure to changing environmental conditions, presumably as a way to balance the costs and benefits of group-living (Chapman and Chapman 2000; Aureli and Schaffner 2008; Ryan *et al.* 2008;



Aureli *et al.* 2008; Grove 2012). Groups that constantly vary in size, composition and cohesion are deemed as having high fission-fusion dynamics and are found precisely in those species that depend on highly unpredictable resources or which show significant periodic changes in abundance and distribution (e.g. chimpanzees, *Pan troglodytes* and spider monkeys, *Ateles* spp.: McFarland Symington 1990; bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*: Connor *et al.* 2000; spotted hyenas, *Crocuta crocuta*: Smith *et al.* 2008; African buffalo, *Syncerus caffer*: Cross *et al.* 2005 and several bats like *Myotis bechsteinii*: Kerth *et al.* 2011 and *Nyctalus lasiopterus*: Popa-Lisseanu *et al.* 2008). In this plastic social arrangement, grouping and ranging patterns change continuously over time (Wittemyer *et al.* 2005; Couzin 2006; Ramos-Fernandez *et al.* 2013; VanderWaal *et al.* 2013). This variation has been observed as seasonal changes in average subgroup size (Chapman *et al.* 1995; Smith *et al.* 2008), subgroup cohesion (Boesch 1996; Pinacho Guendulain 2010), subgroup composition (Chapman 1990), intensity and stability of associations (Ilany *et al.* 2015), movement patterns (Doran 1997; Valero and Byrne 2007) and ranging area (Murray *et al.* 2007; Asensio *et al.* 2012a).

Although temporal variation in these features of fission-fusion dynamics has often been found to correlate with resource availability (Shimooka 2003; Wallace 2006; Smith *et al.* 2008; Willems and Hill 2009), ecological models alone have proven insufficient to explain many of these observations (Lehmann and Boesch 2003; Chapman and Rothman 2009; Shultz *et al.* 2011; Koenig *et al.* 2013). A growing body of evidence suggests that demographic and social factors interact with ecological drivers in determining the spatial arrangement of group members (Murray *et al.* 2007; Murray *et al.* 2008; Aureli *et al.* 2012; Ramos-Fernandez *et al.* 2013; Fury *et al.* 2013; Miller *et al.* 2014; Asensio *et al.* 2015). Yet, within this potentially complex synergy of influences (Hemelrijk 2000; Couzin 2006; Sumpter 2006; Ramos-Fernández *et al.* 2006; Henzi *et al.* 2009; Flack 2012; Ramos-Fernández and Morales 2014), grouping and ranging patterns in high fission-fusion dynamics species are ultimately the result of individual decisions to join, leave or remain in a certain subgroup (Couzin *et al.* 2005; Connor and

Whitehead 2005). Therefore, the co-occurrence of individuals in subgroups (spatio-temporal association) encompasses these individual decisions and their underlying influences (Newton-Fisher 1999; Aureli *et al.* 2012).

Spatio-temporal associations can simply reflect common environmental requirements and preferences, including potential preference for groups themselves or for conspecifics in general (passive association; Sugardjito *et al.* 1987; te Boekhorst and Hogeweg 1994; Conradt and Roper 2000; Ramos-Fernández *et al.* 2006). These associations may also result from active attraction or repulsion between particular individuals (active associations; Couzin 2006; Wittemyer *et al.* 2007; Ramos-Fernández *et al.* 2009; Wakefield 2013). In the former case, spatio-temporal associations are expected to be similar among all members of the group, varying in the same way and reflecting mostly shifts in resource abundance and distribution. As subgroup sizes increase, every group-member is similarly prone to be a part of larger subgroups (assuming they all use similar areas) and therefore co-occur with more individuals. Increasing the average number of subgroup members would then also increase the average association rates, with little difference among group-members as predicted by chance (Whitehead *et al.* 2005). If, however, spatio-temporal associations are distinctively influenced by the presence and/or absence of others (Couzin 2006; Wittemyer *et al.* 2007; Ramos-Fernández *et al.* 2009; Wakefield 2013), then differential avoidance or attraction towards particular individuals should generate variation in association rates, with individuals co-occurring disproportionately more or less than a random expectation (Whitehead 2008; Henzi *et al.* 2009). The effect of resource availability on subgroup-size should cause individuals to increasingly associate with less preferred partners as subgroups get larger, favoring a negative relationship between subgroup size and association rate (Newton-Fisher 1999). Patterns of co-occurrence have been repeatedly used to investigate active association processes in animal groups (Whitehead *et al.* 2005; Wittemyer *et al.* 2005; Ramos-Fernández *et al.* 2009; Frère *et al.* 2010), being particularly useful for species where direct interactions are difficult to observe (Wiszniewski *et al.* 2012),

species with high fission-fusion dynamics (Wolf *et al.* 2007) and where rates of affiliative and agonistic contact-interactions is very low, as occurs with *Ateles* spp. (Fedigan and Baxter 1984; Slater *et al.* 2007).

Spider monkeys (*Ateles* spp.) are recognized as high fission-fusion dynamics species (McFarland Symington 1990; Aureli and Schaffner 2008) and have been classified as having a female-dispersing and egalitarian social system (Aureli and Schaffner 2008) based on the socio-ecological model proposed by Sterck *et al.* (1997). According to this model, groups with poorly defined dominance hierarchies, where females are the dispersing sex, as observed in spider monkeys, should experience scramble competition, with a low occurrence of contests for food within and between groups, owed to an impossibility to monopolize unpredictable and dispersed resources such as ripe fruit (Aureli and Schaffner 2008). The formation of strong and permanent bonds is considered of low value in this context, particularly among the typically unrelated females (Sterck *et al.* 1997; Aureli and Schaffner 2008; Slater *et al.* 2009). Thus, changes in fruit availability are expected to exert changes on space-use and social organization as observed by Shimooka (2003), with smaller ranging areas and larger subgroups when fruit availability is high and concentrated in clustered patches.

The aim of our study was to test whether co-occurrence of individual spider monkeys results from: a) random processes of encounter and aggregation around preferred resources (passive association) or b) individuals actively seeking/avoiding preferred/repelled companions (active associations). To do so, we analyzed temporal patterns in three components of the socio-spatial structure of the group: 1. space-use, 2. grouping tendencies and 3. pair-wise associations. We assumed that an association between any two individuals is not independent of the social context where it occurs (in this case, the size and composition of the subgroup), and that grouping patterns are themselves conditioned to the space being used by individuals (ranging area). Consequently, we formulated a hierarchical-dependence framework for the three components analyzed (figure 3.1). We placed space-use at the first level of

analysis because it is an indicator of individual spatial decisions which may constrain the likelihood for two individuals to find themselves in the same place at the same time. These decisions may be influenced by individual needs and preferences independent from social factors (Chapman 1990). In the second level we placed grouping tendencies, which reflect tolerance between individuals and can inform about what brings them together (Aureli *et al.* 2012). In social species, subgroup size is expected to increase when food competition decreases (White and Wrangham 1988; Chapman *et al.* 1995; Aureli *et al.* 2008). This response mainly reflects passive association around food patches (which may be enhanced if individuals are also generally attracted to conspecifics), and should be amplified when ranging areas are small because of an increased probability of random encounters among individuals due to higher densities (Bartumeus *et al.* 2002; Hutchinson and Waser 2007). Therefore, deviations from this pattern suggest that active processes of avoidance or attraction could be operating (Newton-Fisher 1999). The first two levels set the context for the third: pair-wise associations between individuals in the same subgroup. The co-occurrence of two particular individuals reflects the effects of the two preceding levels, and may help to further elucidate active and passive processes of association, particularly when analyzed through time (Whitehead 1995; Henzi *et al.* 2009). This is because variation in the patterns of co-occurrence can inform about the factors that drive two individuals to be together. If individual movement decisions are predominantly influenced by preference for certain companions (active associations), co-occurrence patterns are expected to be relatively stable, despite shifts in ecological conditions, as in the core social tier observed by Wittemyer *et al.* (2005) in African elephants (*Loxodonta africana*). We generated predictions for two combinations of space-use and grouping outcomes, each conforming a socio-spatial context where pair-wise associations could take place. Each of these contexts is related to either passive or active association processes, which were the basis for the corresponding predictions on association variables that represent the third level of the framework, as shown in figure 3.1. We analyzed a collection of variables reflecting two types of association: overlap of ranging areas

(spatial association) and presence of two individuals in the same subgroup (spatio-temporal association). Each variable from this level captures complementary information about the patterns of co-occurrence used to jointly assess the influence of passive and active processes of association.

Our prediction scheme states that general increases in food abundance and concentration should result in smaller ranging areas (first level of analysis; Chapman and Chapman 2000). By increasing the probability of encounter among individuals (Gilby and Wrangham 2008), larger subgroups would form simply by random aggregation (passive association) facilitated by reduced scramble-competition in the fruit-abundant condition (second level of analysis). If associations among individuals are basically a consequence of these processes, results associated with an increase in food-abundance should follow the prediction for passive associations (third level of analysis; figure 3.1). Fruit abundance should allow more individuals to use common patches and therefore ranging areas should overlap more (Wallace 2006; Emery Thompson *et al.* 2007) increasing spatial dyadic associations. Individuals are therefore expected to associate in subgroups more regularly and with more individuals irrespectively of their identities, increasing the general spatio-temporal association intensity (dyadic associations) and reducing its variability within the group. If individuals increasingly associate with others as a result of co-occurring more often in larger subgroups, this should increase the correlation between subgroup size and spatio-temporal associations. By associating indifferently with more individuals, a general increase in connectivity between all group members is expected in the absence of non-random associations. Accordingly, the framework can be used to establish different scenarios in a set of association variables which depend on individual space-use, spatio-temporal coincidence and the relationship between grouping and association. For example, dissimilar grouping patterns are expected when environmental requirements and motivations differ among group members, as often occurs between sex-classes in many species (e.g. sperm whales, *Physeter macrocephalus*: Whitehead *et al.* 1991; Conradt and Roper 2000).

Sexual differences in space-use and grouping patterns have been well documented in spider monkeys indicating that males are less susceptible to ecological constraints than females (Fedigan and Baxter 1984; Chapman 1990; Shimooka 2003; Shimooka 2005). Therefore, female grouping and association patterns should be more dependent on fruit availability (greater influence of passive association processes) than those of males, expected to be relatively stable across seasons (greater influence of active associations). We incorporated these considerations into our general evaluation of individual socio-spatial patterns, by also investigating potential differences between sex-classes using our analysis framework. Consequently, we expected females to follow our predictions for passive association processes as opposed to males, who should show little seasonal variability in their socio-spatial patterns (at all three levels of analysis: cf. figure 3.1).

INCREASED FOOD ABUNDANCE AND CONCENTRATION			
Level	Variable	Prediction	References
Space-use	Core area size (CA)	<div style="border: 1px solid black; width: 30px; height: 30px; display: flex; align-items: center; justify-content: center; margin: 0 auto;">-</div> <div style="display: flex; justify-content: space-around; width: 100%; margin-top: 5px;"> <span style="color: red; font-size: small;">Passive</span> <span style="color: red; font-size: small;">Active</span> </div>	(Chapman & Chapman 2000, Shimooka 2003; Wallace 2006)
Grouping	Average subgroup size (SGS)	<div style="display: flex; justify-content: space-around; width: 100%;"> <div style="border: 1px solid black; width: 30px; height: 30px; display: flex; align-items: center; justify-content: center;">+</div> <div style="border: 1px solid black; width: 30px; height: 30px; display: flex; align-items: center; justify-content: center;">-</div> </div>	(Chapman et al. 1995; Bartumeus et al. 2002; Shimooka 2003; Murray et al 2006; Smith et al. 2008)
	Average individual subgroup size (ISGS)	+      -	(Emery Thompson & Wrangham 2006)
Pair-wise associations	Spatial dyadic association (SDAI)	+      =/-	(Wallace 2006; Emery Thompson et al. 2007)
	Dyadic association (DAI)	+      =/-	(Henzi et al. 2009; Holekamp et al. 2012)
	Correlation SGS:DAI	+      =/-	(Newton-Fisher 1999; Wakefield 2013)
	Coefficient of variation DAI	-      +	(Whitehead 2008; Henzi 2009)
	Individual strength	+      =/-	(Henzi et al. 2009; Holekamp et al. 2012)
	Clustering coefficient	+      -	(Flack et al. 2006; Henzi et al. 2009)
	Non-random associations	=      +REP	(Henzi et al. 2009)
Association stability	NO      REP	(Henzi et al. 2009; Ilany et al 2015)	

**Figure 3.1.** Predicted outcomes in spider monkey association metrics (pair-wise associations) at three levels of analysis for two different socio-spatial contexts (passive vs. active) resulting from an increase in food abundance and concentration. Each context is related to either passive or active association processes (legends over dotted arrows). Predictions differ depending on these processes and are expressed as expected increases (+), decreases (-) or absence of change (=). REP indicates that active repulsive associations are expected. Association metrics are described in methods. References indicate papers with theoretical support for the predictions or studies presenting congruent results using the same or equivalent metrics.

### Study Site

Field data were collected in the *Otoch Ma'ax Yetel Kooh* protected area in the Yucatan peninsula, Mexico. The 5367 ha area is composed of a mosaic of semi-evergreen forest with different successional stages (García-Frapolli *et al.* 2007). Average annual temperature fluctuates around 24 °C peaking in August, and 70% of annual rainfall is typically concentrated between the months of May and October (SMN 2015).

### Study group

The study was conducted on a habituated group of black handed spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) ranging around the south-eastern side of the lake located on the eastern margin of the protected area, very close to the village of Punta Laguna (Ramos-Fernandez *et al.* 2013). The group has been subject to continuous monitoring since 1997 by local field assistants, researchers and students. Except for infants (age: 0-3 years), group members are all identified through distinctive facial or body marks (Ramos-Fernández *et al.* 2003). Males are the philopatric sex in this species, while females born in the group usually emigrate at 5-6 years. Before this age, individuals are considered infants or juveniles (age: 3-5 years) and usually move and forage together with their mothers. In this study, we only considered individuals that were five years old by January 2013, additionally excluding group-born females with no offspring, because they mostly followed their mothers, and they all emigrated during the study. This subset comprises all group-members assumed to have independent movement patterns, and will henceforth be referred to as adults. During the study, group size fluctuated between 18 (7 male and 11 female) and 22 (7 male, 15 females) adults due to the integration of four females, two of which had been sporadically observed in the periphery of the group's home range since 2012. During 2013 three of these females (all with offspring) increased their frequency of visits to the core area of the group, associating regularly with group members and continuing to do so through the rest of the study. All

males analyzed were born in the group and both their age and mother are known. Adult female ages and maternity relations are unknown (except for that of a 9 year old natal female (LO) who has reproduced repeatedly in the group) and their tenure in the group varies from 5 to over 18 years for three females which were already part of the group by 1997 when they were first observed.

### Data collection

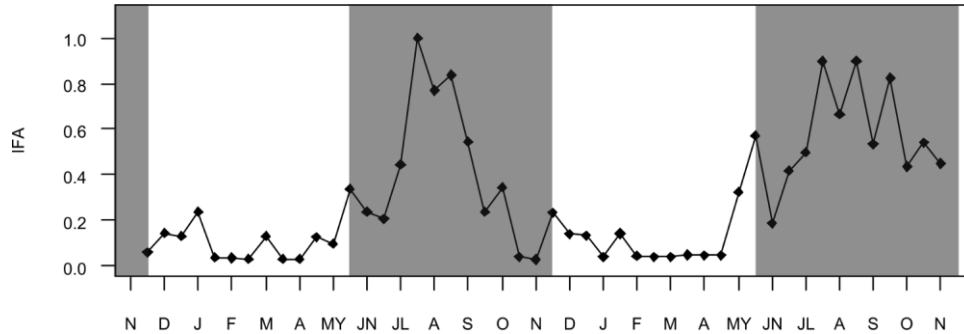
Throughout a 20 month-period between January 3<sup>rd</sup> 2013 and September 18<sup>th</sup> 2014, data were collected by four field assistants (each with over ten years of experience) and one of the authors (SS), following the same standard methodology implemented at the study site since 1998 (Ramos-Fernández *et al.* 2003). We conducted observations during subgroup follows of 4-8 daily hours which began after opportunistically locating monkeys by searching commonly used areas within the home range. Once a subgroup was spotted, we began our instantaneous scan observations every 20-min registering its composition, position, and the identity and activity of all visible individuals. We obtained the subgroup position using a hand-held global positioning system placed roughly below one of the individuals of the subgroup (mean error in locations was 7 m). Any monkey within 30 meters of another was considered part of the same subgroup (Ramos-Fernández 2005; Aureli *et al.* 2012). This cutoff distance is based on analyses of the distribution of inter-individual distances and has been validated using empirical (Ramos-Fernández 2005) and modeling (Aureli *et al.* 2012) methods. When individuals joined a subgroup, we recorded a fusion if they remained present in the following scan. When individuals were out of sight for two consecutive scans, we recorded this event as a fission. Our data comprise 4916 subgroup scans collected during 325 days within four seasons: dry 2013, wet 2013, dry 2014 and wet 2014. For all our analyses, we defined seasons as beginning in November 15<sup>th</sup> (dry) and May 15<sup>th</sup> (wet).



## Fruit availability

For a general estimate of fruit availability within the study site, we used an index of fruit abundance (Pinacho Guendulain 2010) calculated using data from a phenological trail monitored fortnightly, recording the presence or absence of fruit in 10 individual trees of each of 11 tree species most consumed by the study group over the long-term (Ramos-Fernandez and Pinacho-Guendulain 2009). We also used tree-density estimations for these species, and measures of the diameter at breast height (DBH) obtained from trees (larger than 10 cm DBH) in forty-eight 100 x 2 m<sup>2</sup> linear transects and four square transects of 0.25 ha in the study site (Bonilla-Moheno 2008). The index of fruit abundance is the resulting sum of the proportion of trees with fruit (out of 10) from each species per fortnight, multiplied by the density (individuals/ha) and the sum of the DBH per ha for each species (Pinacho Guendulain 2010). An example calculation for species *Sideroxylon foetidissimum* in one fortnight would be: 8/10 fruiting trees \* 12 trees/ha \* 150cm/ha = 1440 (trees\*cm)/ha<sup>2</sup>. This was done for each species with fruit during a given fortnight, and the resulting numbers were added to obtain the index for that particular period. Values of the index showed a significant increase in fruit abundance during wet vs. dry months (ANOVA: df = 3, F = 17.7, P<0.0001; *post hoc* Tukey's HSD: dry vs. wet 2013 P=0.001, dry vs. wet 2014 P<0.0001) with no yearly differences between seasons and no differences between years (figure 3.2). This pattern largely reflects the abundance of *Brosimum alicastrum*; a species worth highlighting for its relevance in the diet of the study group (Valero 2004; Pinacho Guendulain 2010) and high density in the study area (Bonilla-Moheno 2008). The study group has been shown to consistently concentrate its long-term activities in a core area that contains a greater proportion of mature forest than the protected area as a whole (more than 50% vs. less than 25%; Ramos-Fernandez *et al.* 2013). Considering that *B. alicastrum* is ten times as abundant in the mature forest than in other successional stages, fruiting of this species during the wet season results in large and abundant patches within the area where the monkeys concentrate their activities (Ramos-Fernandez *et al.* 2013). Therefore, the change from dry to

wet season is accompanied by a combination of increased fruit abundance and density of patches within the ranging area of the study group.



**Figure 3.2.** Normalized values of the index of fruit abundance (IFA; black points) from mid-November 2012 to November 2014. Shaded areas highlight wet season periods (mid-May through mid-November in both years). IFA values are expressed as proportions of the maximum value obtained during the period displayed.

### Data analysis

Since the decision to follow a subgroup each field day was not based on the membership of any particular individual, differences in individual spatial preferences produced uneven sample sizes across individuals. To reduce the resulting bias, we restricted our data set to adult individuals observed throughout the four seasons of the study in at least 10% of the total scans from each period. Consequently, all our analyses used data on 11 adult monkeys (four males and seven females; table 3.1) with the exception of the analysis of grouping patterns which included data for any of the adult individuals considered as part of the group each season. Our sample of 11 individuals represented 61% of adult group-members in 2013 and 50% in 2014. This number of focal individuals is comparable to other studies of similar length which analyzed individual ranging patterns in *Ateles* spp. in the same and other study sites (for example, 6 adults and subadults: Shimooka 2005; 13 adults: Spehar *et al.* 2010; and 11 independently moving individuals: Valero and Byrne 2007).

**Table 3.1.** Number of subgroup scans and days in which each of the study subjects was observed during the study period. Ages indicate number of years of life by January 2013 for males (M) and LO (natal female). For females (F), they represent a minimum age estimate assuming they were eight years old when they were first sighted with an offspring, and an inter-birth interval of 3 years. Three females already residing with the study group by 1997 (\*) all had one or more offspring when first identified. For them, tenure only represents the time since they were first identified. When the age/tenure value is the same it means that the individual was born in the group.

Individual	Age/tenure (years)	Sex	Subgroup scans/days observed				Total	
			DRY 2013	WET 2013	DRY 2014	WET 2014	Scans	Days
AM	12/5	F	176/29	211/34	184/30	195/41	766	134
CH*	32/18	F	492/57	512/68	508/61	219/42	1731	228
EG	9/9	M	187/30	387/52	381/58	219/40	1174	180
FL*	26/18	F	344/48	391/53	262/42	280/51	1277	194
JA	12/8	F	412/50	389/56	402/59	308/52	1511	217
JN	9/9	M	219/31	304/45	311/45	251/49	1085	170
KL	16/10	F	152/22	343/46	243/42	267/43	1005	153
LO	11/11	F	494/59	550/64	513/63	274/45	1831	231
MS	5/5	M	332/42	440/59	371/51	252/42	1395	194
TL	11/11	M	223/35	339/47	361/51	231/40	1154	173
VE*	29/18	F	408/54	447/61	358/55	286/49	1499	219
<b>Total scans/days</b>			1030/73	1366/91	1707/91	1018/70	4916	325

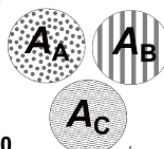



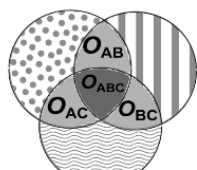

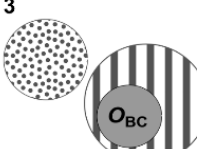

*Space-use (analysis level 1).* Seasonal ranging patterns were evaluated by individual core areas, which indicate the area where individuals concentrated their activities in parts of the habitat assumed to hold important resources for them (Samuel *et al.* 1985; Isbell *et al.* 1998; Asensio *et al.* 2012a; Ramos-Fernandez *et al.* 2013). Core areas were defined as the portion of the utilization distribution contained in the 60% probability contour, as calculated by the Local Convex Hull (LoCoH) method (Getz *et al.* 2007; Lyons *et al.* 2013). LoCoH is a non-parametric method for calculating utilization distributions based on the construction of polygons (hulls) around each observation point using  $n$  nearest neighbors. The union of these hulls renders areas containing different proportions of points that can be associated with

probabilities of occurrence. We used the same definition of core area as Ramos-Fernandez *et al.* (2013), who analyzed ranging patterns for the same group, also using subgroup scan data. From the area vs. probability curve for yearly subgroup utilization distributions, they found that a 60% probability best approximated a slope of 1 for all cases. This is indicative of the greatest difference between the empirical curve and the null expectation of random use with no activity clumping (Powell 2000). Seasonal core areas were generated for each individual using all scan locations where it was observed. All core areas were calculated using the R software platform (v.3.1.2; R Core Team 2014) and the adaptive mode version of T-LoCoH (Lyons *et al.* 2013). In this setting, the T-LoCoH adaptive mode parameter  $\alpha$ , is an upper bound on the sum of distances from each point to neighbors progressively further from it, thereby resulting in variation in the number of neighbors  $n$  used in the construction of each hull (*viz*: points in dense clusters have a larger  $n$  than points that are more isolated from their neighbors). The  $\alpha$  value was selected through a compromise between minimizing the number of separate patches conforming the utilization distributions and avoiding polygons from crossing natural barriers into areas known not to be used by the monkeys, such as the in the study-site. The same  $\alpha$  value was used for all calculations of seasonal-individual core areas.

In addition to individual core area size, we examined seasonal changes in the spatial coincidence of core areas by first quantifying the total area covered by the union of all individual core areas per season, and then identifying the number of overlapping core areas within each portion of this union. We also used two indices to quantify the general coincidence between individual core areas: a group spatial gregariousness index quantifying how clumped together were individual core areas with respect to the total extent covered by the union of all core areas, and the spatial gregariousness of each individual quantifying how much each core area coincided with the rest of the core areas. Both indices are adapted from the index used by José-Domínguez *et al.* (2015) to quantify site fidelity, but instead of considering the overlap of core areas from different time periods, we used the overlap of core areas from different

individuals. Group spatial gregariousness was defined by:  $gSGI = (\sum_{i=2}^j i * O_i) / (K * A)$ , where  $A$  is the total area covered by the core area union;  $j$  is the maximum number of overlapping individual core areas in a certain season (11 in all cases);  $i$  is the number of overlapping core areas with values between 2 and  $j$ ;  $O$  is the size of the area where  $i$  core areas overlap within the core area union; and  $K$  is the total number of core areas analyzed per season (11 in all cases). Values of the group spatial gregariousness index range between 0 and 1 where 1 indicates total spatial overlap of all possible core areas and 0 indicates no coincidence at all (*i.e.* completely non-overlapping core areas). To calculate the individual spatial gregariousness for individual  $x$ , we used a very similar formulation where instead of  $A$ , the denominator includes the individual's core area  $A_x$ , and the overlap  $O_i$  is restricted to areas of overlap within  $A_x$ , becoming  $O_{ix}$  in the expression  $iSGI_x = (\sum_{i=2}^j i * O_{ix}) / (K * A_x)$ . Values of this index also range between 0 and 1 where 1 indicates total spatial overlap of the individual's core area with all other possible core areas and 0 indicates no coincidence at all between that individual's core area and any other (figure 3.3).

*Grouping tendencies (analysis level 2).* Grouping patterns were analyzed using average seasonal subgroup size (subgroup size) and the average subgroup size experienced by each individual (individual subgroup size). For calculating subgroup size, we included all subgroup scans where at least one of the adult monkeys of the group was in sight, and counts only included adult individuals. Therefore, subgroup size can have values higher than 11 since it considers all adults present at the time. Individual subgroup size was calculated for each individual, by including only scan points where it was in sight. In combination with the predicted decrease in core areas, both subgroup metrics were expected to increase in the food-abundant season if individuals were mostly driven by passive aggregation. Individual subgroup size was additionally used to detect potential differences in the effect of passive and active processes of association on individual gregariousness (Whitehead 2008).

Individual core areas	Core area union	Spatial gregariousness
$K = 3$ <span style="float: right;"><math>j = 3</math></span>  $O_2 = 0$ $O_3 = 0$ $\sum_{i=2}^j (i * O_i) = 0$	 $A = A_A + A_B + A_C$	$gSGI = 0 / 3 * (A_A + A_B + A_C) = 0$  $iSGI_A = 0 / 3 * A_A = 0$ $iSGI_B = 0 / 3 * A_B = 0$ $iSGI_C = 0 / 3 * A_C = 0$  <b>No spatial overlap</b>
$K = 3$ <span style="float: right;"><math>j = 3</math></span>  $O_2 = 0$ $O_3 = O_{ABC}$ $\sum_{i=2}^j (i * O_i) = 3 * O_{ABC}$	 $A = O_{ABC}$	$gSGI = 3 * O_{ABC} / 3 * O_{ABC} = 1$  $iSGI_A = O_{ABC} / 3 * A_A = 1$ $iSGI_B = O_{ABC} / 3 * A_B = 1$ $iSGI_C = O_{ABC} / 3 * A_C = 1$  <b>Total spatial overlap</b>
$K = 3$ <span style="float: right;"><math>j = 3</math></span>  $O_2 = O_{AB} + O_{BC} + O_{AC}$ $O_3 = O_{ABC}$ $\sum_{i=2}^j (i * O_i) = (2 * O_2) + (3 * O_3)$	 $A = A_A + A_B + A_C - 2 * O_2 - 3 * O_3$	$gSGI = (2 * O_2 + 3 * O_3) / (3 * A)$ $iSGI_A = \frac{2(O_{AB} + O_{AC}) + 3(O_{ABC})}{3 * A_A}$ $iSGI_B = \frac{2(O_{AB} + O_{BC}) + 3(O_{ABC})}{3 * A_B}$ $iSGI_C = \frac{2(O_{AC} + O_{BC}) + 3(O_{ABC})}{3 * A_C}$  <b>Partial spatial overlap with the same iSGI for all individuals</b>
$K = 3$ <span style="float: right;"><math>j = 3</math></span>  $O_2 = O_{BC}$ $O_3 = 0$ $\sum_{i=2}^j (i * O_i) = (2 * O_2)$	 $A = A_A + A_B + A_C - O_2$	$gSGI = (2 * O_2) / (3 * A)$  $iSGI_A = 0 / (3 * A_A) = 0$ $iSGI_B = (2 * O_{BC}) / (3 * A_B)$ $iSGI_C = (2 * O_{BC}) / (3 * A_C) = 0.67 A_C$  <b>Partial spatial overlap with a different iSGI for each individual</b>

**Figure 3.3.** Example calculations of the group (gSGI) and individual (iSGI) spatial gregariousness indices in four scenarios which differ in the level of overlap ( $O$ ) among the core areas (CA) of three individuals (A, B and C). gSGI quantifies the clumping of individual CAs with respect to the total extent covered by the union of all core areas (CA union) following the expression  $(\sum_{i=2}^j i * O_i) / (K * A)$  where  $A$  is the size of the CA union;  $j$  is the maximum number of overlapping individual CAs in a certain period;  $i$  is the number of overlapping CAs with values between 2 and  $j$ ;  $O$  is the size of the area where  $i$  CAs overlap within the CA union; and  $K$  is the total number of CAs analyzed per period. Values of gSGI range between 0 and 1 where 1 indicates total spatial overlap of all possible CAs and 0 indicates no coincidence at all (*i.e.* completely non-overlapping CAs). iSGI quantifies how much the core area of individual  $x$  coincides with the rest of the CAs. It involves a formulation similar to gSGI where instead of  $A$ , the denominator includes the individual's core area  $A_x$ , and the overlap  $O_i$  is restricted to areas of overlap within  $A_x$ , becoming  $O_{ix}$  in the expression  $iSGI_x = (\sum_{i=2}^j i * O_{ix}) / (K * A_x)$ . Values of iSGI also range between 0 and 1 where 1 indicates total spatial overlap of the individual's CA with all other possible CAs and 0 indicates no coincidence at all between that individual's CA and any other. Both indices are adapted from the index used by José-Domínguez *et al.* (2015).

*Pair-wise associations (analysis level 3).* Our analyses of associations were based on two indices, each constructed from a different type of co-occurrence between pairs of individuals: spatial dyadic association index and dyadic association index. Both indices are based on the simple ratio dyadic association index (Cairns and Schwager 1987; Ginsberg and Young 1992) which describes the association between individuals A and B by:  $\text{Association (A, B)} = N_{AB} / (N_A + N_B - N_{AB})$ , where  $N_{AB}$  corresponds to the number of co-occurrences of individuals A and B, while  $N_A$  refers to all the occurrences of A and  $N_B$  to all the occurrences of B. Given our sampling methodology, this index is also equivalent to the twice-weight association index (Cairns and Schwager 1987).

The spatial dyadic association index examined the overlap between the core areas of pairs of individuals, capturing the extent to which they concentrated their activities in the same places during a certain season (spatial association), irrespectively of whether or not they were also observed in the same subgroup. Thus, a co-occurrence between individuals A and B ( $N_{AB}$  in the association formula) corresponds to the size of the overlap of their core areas, while the occurrence of each individual  $N_A$  and  $N_B$  is the size of each of their individual core areas. Core area overlaps were computed using T-LoCoH. Values of the spatial association index reflect the overlap between core areas of two individuals as a proportion of the total area covered by both core areas.

The dyadic association index describes spatio-temporal associations, where a co-occurrence of A with B refers to the presence of both individuals in the same subgroup ( $N_{AB}$  in the association formula). This necessarily involves that they were together at the same time, and therefore captures the dyad's tendency to occur in the same subgroup (dyadic association). Variables  $N_A$  and  $N_B$  correspond to all the observations of A or B in a subgroup. Average seasonal dyadic association index therefore increases if the number of associates of individuals and/or the intensity of their associations increase (Henzi *et al.* 2009; Holekamp *et al.* 2012).

Changes in the size and location of the area used by individuals can modify the probability of random encounter with others. Variation in this random probability of encounter compared to variation in real encounter rates between pairs of individuals can indicate the influence of random processes of aggregation in patterns of association. To evaluate if any observed changes in core areas affected the probability of encounter, we ran a Monte Carlo simulation using T-LoCoH. For each season and pair of individuals, we assumed a random uniform distribution within each of their core areas. The simulation consisted of independent throws where we randomly added a point within the seasonal core area of each individual of the pair. Each pair of points added (one for each individual) was considered a throw. A trial was conformed of  $z$  number of throws corresponding to the smaller number of observations on the two members of a pair for a given season, because that was the maximum number of times they could have been observed together. For every throw, we measured the distance between the two points and if it was 30 meters or less, the pair was considered to be associated (spatio-temporal co-occurrence) in accordance with our field definition of subgroup (see above). If the distance was greater than 30m, the throw counted as an occurrence of one of the two individuals in absence of the other. We assigned these occurrences to one of the two individuals, alternating them each throw (because only one monkey could be observed at a time with our field methodology). We ran a thousand trials for each pair of individuals per season, averaging the total number of co-occurrences per trial to obtain the average random occurrence for each dyad. We used this value to calculate a random dyadic association index for each pair of individuals, in the same manner as the dyadic association index, but using the average number of random occurrences as the value for the co-occurrence  $N_{AB}$  (in the association formula), while  $N_A+N_B$  corresponded to  $z$ . This random association measure is an approximation to the random probability of encounter between individuals, exclusively as a result of the relevance of core area overlap. If core areas decrease in areas commonly used by both members of a dyad, random associations are expected to increase. This random association index was then compared to the dyadic



association index based on the observed encounter rates. However, because the random index was restricted to core areas, and the dyadic association index captures processes occurring beyond core areas, we calculated an equivalent of the dyadic association index that only considered occurrences of individuals within their respective core areas. By doing this, we eliminated possible random spatial effects operating outside core areas, potentially contained in the dyadic association index.

Active processes of association can be identified by examining if certain individuals co-occurred more than a random expectation based on each individual's tendency to associate in general (Whitehead *et al.* 2005). While the Monte Carlo simulation allowed us to estimate the probability for two individuals to randomly find each other, this did not inform us if the associations observed were any different than expected if individuals chose group partners at random. Bejder *et al.* (1998) devised a method where random sets of data are generated from the original, preserving the number of subgroups in which each individual was observed and the number of individuals in each subgroup. When a large number of random samples are generated, they may be used to distinguish non-random processes in the original data (Whitehead 2008). We ran permutation tests on the compiled version of SOCPROG 2.5 for each seasonal dataset, taking the coefficient of variation of the association index as our test statistic (Whitehead *et al.* 2005; Whitehead 2009). All tests were done using the dyadic association index corrected for gregariousness (Godde *et al.* 2013). This correction accounts for individuals that might prefer certain group-sizes rather than particular companions and is represented by:

$$DAIG(A, B) = (DAI_{AB}) / (\sum DAI / (\sum DAI_A \sum DAI_B)),$$

where  $DAI_{AB}$  is the dyadic association index between individuals A and B,  $\sum DAI$  is the sum of the dyadic association index for all dyads observed in a season and  $\sum DAI_A$  and  $\sum DAI_B$  represent the sums of all the dyadic associations for individuals A and B, respectively (Godde *et al.* 2013). As a result, the analysis indicated the occurrence of associations which were stronger (attractive) or weaker (repulsive) than the random expectation based on a predefined significance level ( $P < 0.05$  for all tests).

Additionally, the test identified non-random dyads, and this subset was used to assess association stability by examining the number of seasons in which each of these dyads was observed. We considered both consecutive and non-consecutive recurrences of non-random associations, because the first inform about the endurance of an association despite the effects of seasonal changes in the socio-spatial context, while non-consecutive associations could reveal driving factors for a particular association in a certain seasonal context. Altogether, this analysis provides criteria to determine the presence and persistence of active processes of association.

A complementary source of insight about the factors influencing observed associations is the social context where they occur, which was not accounted for in previous analyses. We searched for changes in the correlation between the dyadic association index and the average subgroup size, as indicators of the type of association process occurring in each season. Newton-Fisher (1999) used this correlation to discern between processes of passive and active association in a group. In the former, dyadic associations are expected to correlate positively with subgroup size, whereas in the latter, higher dyadic association values are expected among individuals that tend to be together in smaller subgroups and therefore the correlation between dyadic associations and subgroup size should be negative. Following methods by Newton-Fisher (1999) and Wakefield (2013), we examined this correlation by first converting each set of seasonal dyadic association values into a z-score so that they varied on the same relative scale, and facilitate comparison between seasons. We calculated the average subgroup-size for each dyad, and log normalized both variables (previously adding 1 to each dyadic association z-score to make all values positive). Finally, we calculated Kendall's tau coefficient for each season. If smaller subgroups include individuals with stronger associations (Newton-Fisher 1999), differences in association strength should be most apparent in single-pair groups. If this were the case, 1) some dyads should occur in single-pairs relatively more than others and 2) there should be a higher probability of finding attractive associations among those dyads that associate most frequently in single-pairs. To test

this assumption we used the results from the permutation tests for non-random associations and a dyadic association index restricted to pairs (pair index), to investigate if dyads with attractive associations were more prone to occur in pairs than others. We calculated the pair index in the same manner as the dyadic association index but taking a subset of the scan-data corresponding only to subgroups of two individuals. For the pair index, the co-occurrence value  $N_{AB}$  involved both individuals being together in single-pair subgroups and was restricted to all instances where one individual (A) or the other (B) were in a subgroup of size two. We used Mann-Whitney U tests to compare pair index values among dyads with attractive associations against all other dyads.

As a way to quantify association homogeneity and evaluate how it changed between seasons, we calculated the seasonal coefficient of variation (standard deviation relative to the mean) of the dyadic association index using dyadic association values for all dyads from each season (Henzi *et al.* 2009). Lower values indicate little difference between dyads in their associations, suggesting passive aggregation processes, while higher values are expected when there are different patterns of association within the group, indicating active processes.

We complemented our analysis of associations with a quantitative exploration of changes in the seasonal association network for the 11 study subjects. We used SOCPROG 2.5 to construct weighted non-directional networks for each season. Nodes represented individuals and weighted links represented the dyadic association index corrected for gregariousness (Godde *et al.* 2013). We used the seasonal change in average individual strength and clustering coefficient of each network to evaluate the stability of the associations through time, which can be indicative of long-term processes of active association (Henzi *et al.* 2009). The individual strength corresponds to the added weights of all links connected to a node. It is equivalent to the degree for networks with weights and is a measure of how connected a node is to the rest of the network (Whitehead 2008; Kasper and Voelkl 2009). An increase

in the number of associations or their intensity will therefore result in increased individual strength. The clustering coefficient indicates how well the associates of an individual are connected among themselves (Flack *et al.* 2006). The version of the coefficient implemented in SOCPROG 2.5 is based on the matrix definition for weighted networks by Holme *et al.* (2007), where the clustering coefficient of individual  $i$  is given by:

$$C_w(i) = (\sum_{jk} w_{ij}w_{jk}w_{ki}) / (\max_{ij}(w_{ij}) \sum_{jk} w_{ij}w_{ki}),$$

where  $w_{ij}$ ,  $w_{jk}$  and  $w_{ki}$  are the values of the association indices between individual  $i$  and all its pairs of associated  $jk$ , while  $\max_{ij}(w_{ij})$  is the maximum value of the association index of  $i$  with any individual  $j$ . As with the dyadic association index, this metric is expected to be higher if individuals increase the frequency of occurrence with their associates from the previous season (*i.e.* if they are more strongly connected), or if they increase the number of individuals with which they occur (*i.e.* if individuals are connected to an increased number of others).

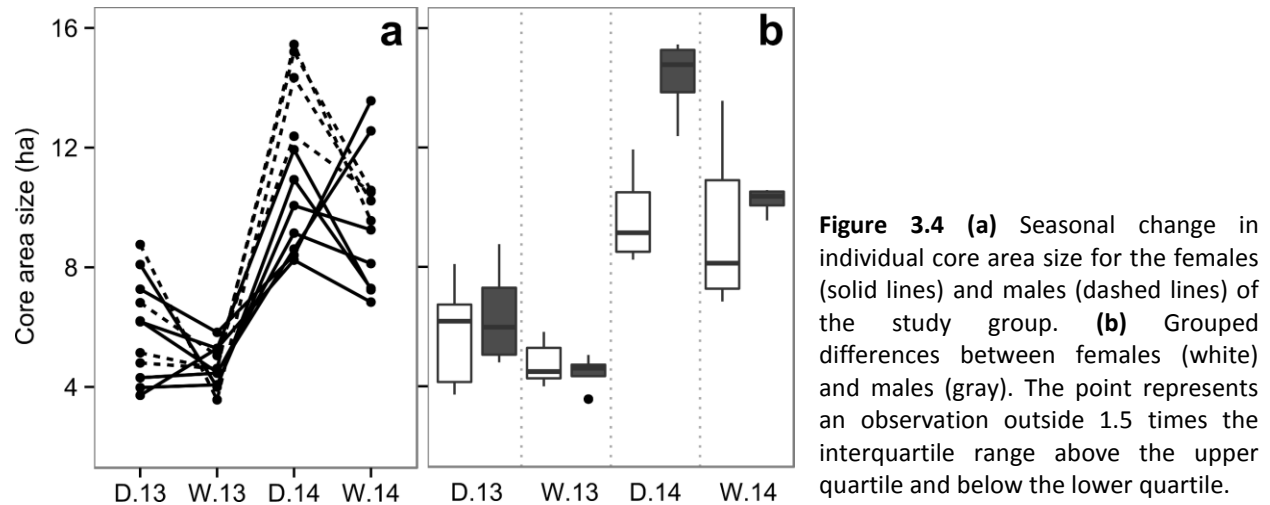
*Statistical analyses.* Seasonal comparisons were done using Wilcoxon signed-rank tests unless specified otherwise. For other comparisons we used Mann-Whitney U and Kruskal-Wallis tests.  $P$  values for pairwise differences after multiple comparisons were adjusted with the Bonferroni correction ( $P_{adj}$ ). When presented, bootstrap confidence intervals were obtained by resampling the corresponding original data 1000 times with replacement. A distribution of averages was then used to derive 95% confidence intervals using the first-order normal approximation as implemented in the boot package for R (Canty and Ripley 2015).

## Space-use

Seasonal individual core areas ranged in size between 3.57 ha and 15.45 ha, with an average of 7.88 ha ( $\pm 3.57$ ; table 3.2). Although core areas were smaller in wet vs. dry seasons ( $W=205$ ,  $n=11$ ,  $P<0.01$ ), within years, the seasonal change was only significant for the dry vs. wet season of 2013 ( $W=56$ ,  $n=11$ ,  $P=0.04$ ) and not for the dry vs. wet season of 2014 ( $W=50$ ,  $n=11$ ,  $P=0.1$ ). The most salient difference, however, was between years, with core areas being larger during 2014 ( $W=253$ ,  $n=22$ ,  $P<0.0001$ ; figure 3.4a). When comparing between sex classes, differences were only significant in the dry season of 2014 when males had larger core areas than females (Mann-Whitney:  $U = 28$ ,  $n_{\text{males/females}} = 4/7$ ,  $P<0.01$ ; figure 3.4b). So, as predicted (figure 3.1), the change from fruit-scarce to fruit-abundant seasons was accompanied by a general contraction of individual core areas although less so in 2014 and with greater difference between sexes than in 2013.

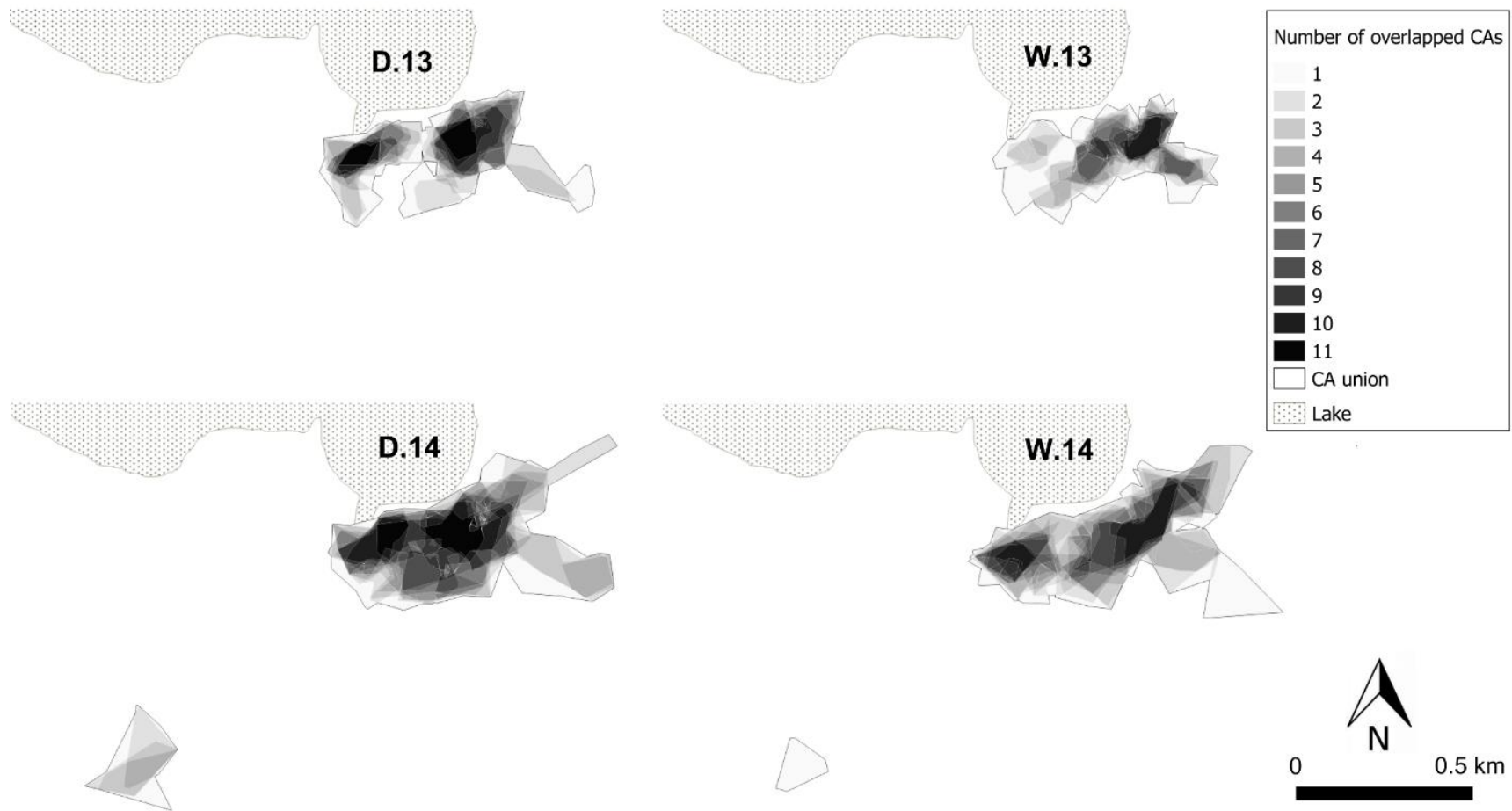
**Table 3.2.** Seasonal core area size (ha) for the individuals of the study group. Data includes averages and standard deviations (S.D.) per individual and sex class (F: female; M: male).

ID	SEX	DRY 2013	WET 2013	DRY 2014	WET 2014	AVERAGE $\pm$ S.D.
AM	F	3.7	5.3	11.9	7.2	7.0 $\pm$ 3.6
CH	F	6.2	4.5	8.6	12.6	8.0 $\pm$ 3.5
FL	F	8.1	4.0	10.9	7.3	7.6 $\pm$ 2.8
JA	F	6.2	5.3	8.2	6.8	6.6 $\pm$ 1.2
KL	F	4.0	4.1	10.0	9.2	6.8 $\pm$ 3.3
LO	F	7.3	5.8	8.4	13.6	8.8 $\pm$ 3.4
VE	F	4.3	4.5	9.1	8.1	6.5 $\pm$ 2.3
EG	M	4.8	4.6	15.2	10.6	8.8 $\pm$ 5.1
JN	M	5.1	4.6	15.4	9.6	8.7 $\pm$ 5.0
MS	M	8.8	3.6	14.3	10.2	9.2 $\pm$ 4.4
TL	M	6.8	5.0	12.4	10.5	8.7 $\pm$ 3.3
<b>Females (average <math>\pm</math> s.d)</b>		<b>5.7 <math>\pm</math>1.7</b>	<b>4.8 <math>\pm</math>0.7</b>	<b>9.6 <math>\pm</math>1.4</b>	<b>9.3 <math>\pm</math> 2.7</b>	<b>7.3 <math>\pm</math>2.7</b>
<b>Males (average <math>\pm</math> s.d)</b>		<b>6.4 <math>\pm</math>1.8</b>	<b>4.5 <math>\pm</math>0.6</b>	<b>14.3 <math>\pm</math>1.4</b>	<b>10.2 <math>\pm</math>0.5</b>	<b>8.8 <math>\pm</math> 4.1</b>
<b>Total (average <math>\pm</math> s.d)</b>		<b>5.9 <math>\pm</math>1.7</b>	<b>4.6 <math>\pm</math>0.6</b>	<b>11.3 <math>\pm</math>2.7</b>	<b>9.6 <math>\pm</math>2.2</b>	<b>7.9 <math>\pm</math>3.3</b>



**Figure 3.4** (a) Seasonal change in individual core area size for the females (solid lines) and males (dashed lines) of the study group. (b) Grouped differences between females (white) and males (gray). The point represents an observation outside 1.5 times the interquartile range above the upper quartile and below the lower quartile.

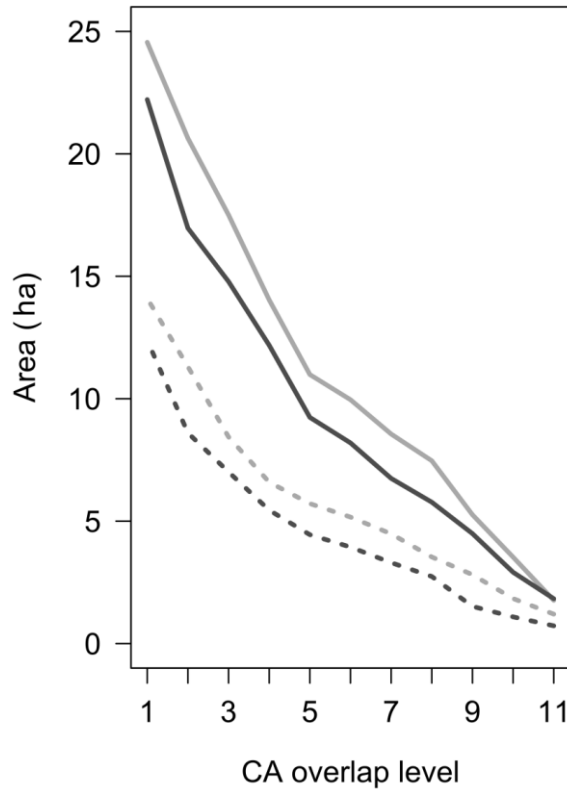
The spatial overlap of core areas indicated an expansion of the total extent covered by all individual core areas (core area union) during dry vs. wet seasons, but mostly in 2014 vs. 2013 (figure 3.5). Core area union was largest in the dry season of 2014 (24.5 ha) and smallest in the wet season of 2013 (12.4 ha), while the 11 core area overlap varied in size between 1.8 ha (wet 2014) and 0.7 ha (wet 2013; table 3.3, figure 3.6). We used the group spatial gregariousness index to quantify the general degree of core area overlap, finding it was similar for all seasons, fluctuating between 0.50 and 0.54 (table 3.4). This indicates little change in the proportional spatial clumping of core areas in all periods. Similarly, the individual spatial gregariousness index showed no significant differences between seasons or years, but average individual values of the index were significantly higher for females than males (Mann-Whitney,  $U=28$ ,  $n_{\text{males/females}} = 4/7$ ,  $P<0.01$ ; table 3.4, figure 3.7). This result indicates that females tended to have a higher core area overlap with the rest of the individuals analyzed (female or male), than any male. We then investigated sexual differences in the core area overlap among individuals of the same sex by calculating the individual spatial gregariousness index by sex. Considering only the core area overlap within sexes, the average values of the index by sex indicated significantly higher spatial coincidence for males than females (Mann-Whitney,  $U=28$ ,  $n_{\text{males/females}} = 4/7$ ,  $P<0.01$ ; figure 3.8).



**Figure 3.5.** Seasonal overlap of individual core areas. As more core areas (CAs) overlap in one place within the core area union (CA union; dark gray border), the color becomes darker while areas where few core areas coincided are shown in pale grey tones. The dotted area represents a lake that borders the group's home range (D.13: dry 2013, W.13: wet 2013, D.14: dry 2014 & W.14: wet 2014).

**Table 3.3.** Seasonal extents of the union of individual core areas (CA union) and the area of overlap for all 11 core areas (11 CA overlap).

	<b>DRY2013</b>	<b>WET 2013</b>	<b>DRY2014</b>	<b>WET2014</b>
<b>CA union (ha)</b>	14.1	12.4	24.5	22.2
<b>11 CA overlap (ha)</b>	1.2	0.7	1.8	1.8

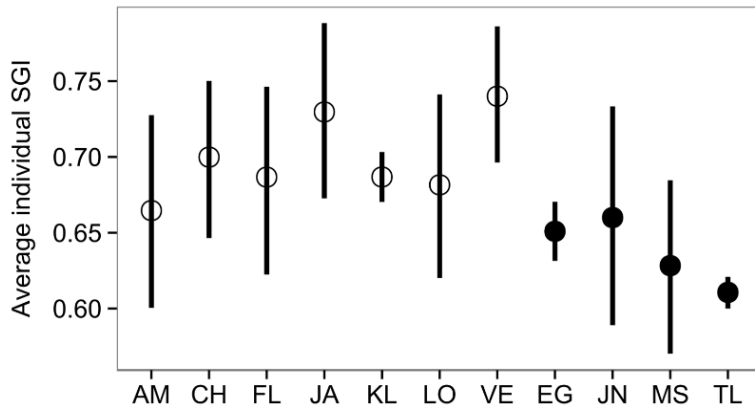


**Figure 3.6.** Core area (CA) as a function of CA overlap level per season (light gray: dry, dark gray: wet), for 2013 (dashed lines) and 2014 (solid lines). Levels indicate the area of overlap for each corresponding number of individual CAs or more (cumulative extent). All curves have their maximum in the CA union (level 1 in the x axis) that corresponds to the total extent of the habitat used as core area by any of the 11 individuals analyzed. Similarly, the second level of overlap indicates the area where two or more CAs overlapped, and so on, up to the 11th level, which refers to the portion of the home range used as CA by all 11 individuals during the season.

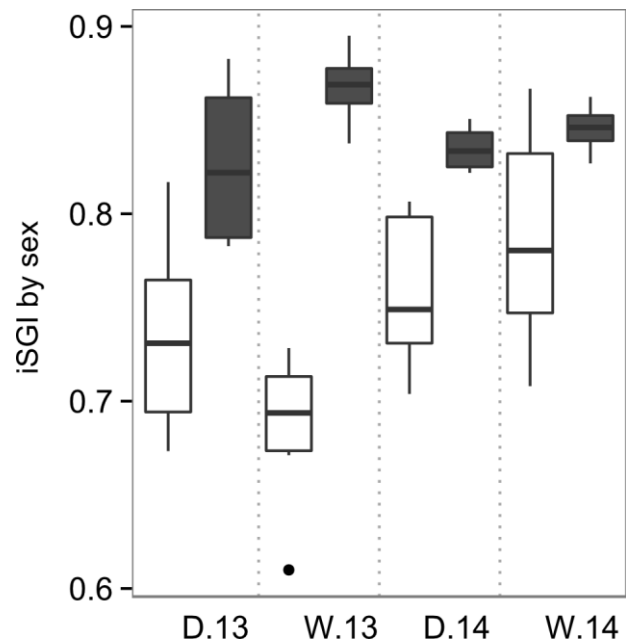
**Table 3.4.** Spatial gregariousness index (SGI) based on the core area union (Group SGI) and on individual core areas (Individual SGI), presenting averages and standard deviation (SD) for all individuals together, for only females and only males.

<b>SGI</b>	<b>DRY 2013</b>	<b>WET 2013</b>	<b>DRY 2014</b>	<b>WET 2014</b>
<b>Group SGI</b>	0.50	0.50	0.53	0.54
<b>Individual SGI (average ± S.D.)</b>	0.68 ±0.068	0.65 ±0.046	0.69 ±0.076	0.68 ±0.065
<b>Individual SGI: females (average ± S.D.)</b>	0.70 ±0.055	0.64 ±0.047	0.74 ±0.046	0.72 ±0.058
<b>Individual SGI: males (average ± S.D.)</b>	0.66 ±0.090	0.65 ±0.049	0.60 ±0.017	0.63 ±0.019





**Figure 3.7.** Average individual spatial gregariousness index (SGI) for the females (empty circles) and males (full circles) of the study group. 95% confidence intervals based on 1000 bootstrapped replications of the original data.



**Figure 3.8.** Seasonal individual spatial gregariousness (iSGI) by sex for females (white) and males (dark gray; D.13: dry 2013, W.13: wet 2013, D.14: dry 2014 & W.14: wet 2014).

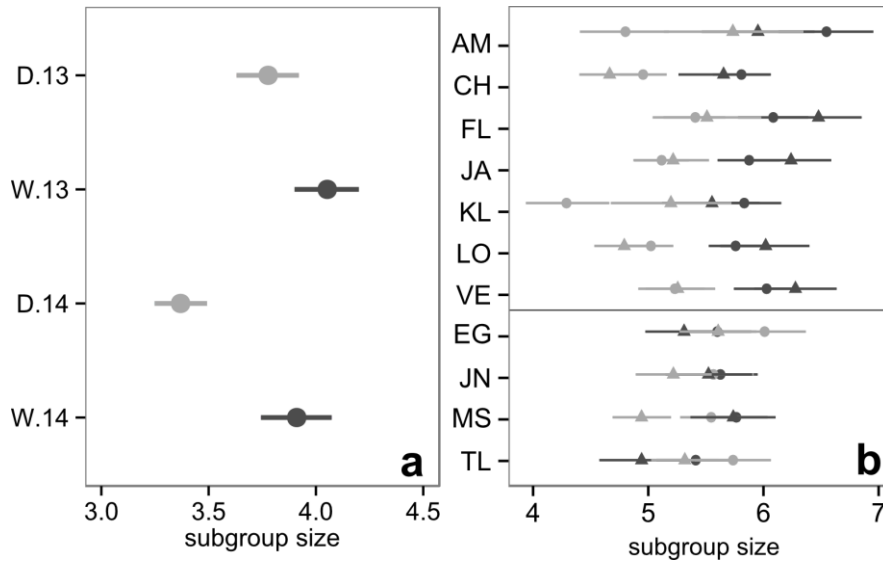
### Grouping tendencies

Subgroup size was smaller in dry vs. wet seasons (Mann-Whitney,  $U=3201118$ ,  $n_{\text{DRY}/\text{WET}}=2529/2312$ ,  $P<0.0001$ ), although the yearly seasonal increase was only significant in 2014 (Mann-Whitney, 2013:  $U=649585$ ,  $n_{\text{DRY13}/\text{WET13}}=1015/1329$ ,  $P=0.1$ ; 2014:  $U=646713.5$ ,  $n_{\text{DRY14}/\text{WET14}}=1514/983$ ,  $P<0.0001$ ; figure 3.9a). Individual subgroup size increased significantly in both wet seasons (2013:  $W=7$ ,  $n=11$ ,  $P=0.02$ ; 2014:  $W=7$ ,  $n=11$ ,  $P=0.02$ ) suggesting that, the monkeys experienced a higher degree of gregariousness

during the wet season, as predicted for passive associations. This change was mostly observed in females (figure 3.9b), and two of them (AM and KL) followed the same pattern as the others, but less so during 2014. As expected, male grouping tendencies were more stable across seasons indicating they were less influenced by passive association processes than females. Differences in the size of subgroups of different sexual composition are presented in table 3.5.

**Table 3.5.** Seasonal differences in average subgroup size depending on the sexual composition of the subgroup. Kruskal-Wallis tests indicated differences in subgroup size in all seasons (DRY 2013, KW:  $\chi^2= 260.3$ ,  $df=2$ ,  $P<0.0001$ ; WET 2013, KW:  $\chi^2= 242.4$ ,  $df=2$ ,  $P<0.0001$ ; DRY 2014, KW:  $\chi^2= 271.5$ ,  $df=2$ ,  $P<0.0001$ ; WET 2014, KW:  $\chi^2= 147.3$ ,  $df=2$ ,  $P<0.0001$ ). Each row presents the results from comparisons between subgroup-types per season using Mann-Whitney U tests. Only significant differences are presented ( $P_{adj}<0.05$  after Bonferroni adjustment for multiple comparisons). Each result indicates if the first subgroup-type (as mentioned in the Subgroup-type column) had larger (>) or smaller (<) SGS than the second.

Subgroup-types	DRY 2013	WET 2013	DRY 2014	WET 2014
F-F vs. M-F	< $U=26187.5$ , $n_{F-F/M-F}=374/372$ , $P_{adj}<0.0001$	< $U=64064$ , $n_{F-F/M-F}=427/541$ , $P_{adj}<0.0001$	< $U=55786.5$ , $n_{F-F/M-F}=546/468$ , $P_{adj}<0.0001$	< $U=33423.5$ , $n_{F-F/M-F}=346/351$ , $P_{adj}<0.0001$
M-M vs. M-F	< $U=6079.5$ , $n_{M-M/M-F}=100/372$ , $P_{adj}<0.0001$	< $U=13272.5$ , $n_{M-M/M-F}=155/541$ , $P_{adj}<0.0001$	< $U=24822.5$ , $n_{M-M/M-F}=194/468$ , $P_{adj}<0.0001$	< $U=9633.5$ $n_{M-M/M-F}=128/351$ , $P_{adj}<0.0001$
F-F vs. M-M	-	> $U=40458.5$ , $n_{F-F/M-M}=427/155$ , $P_{adj}<0.0001$	< $U=41644$ , $n_{F-F/M-M}=546/194$ , $P_{adj}<0.0001$	-



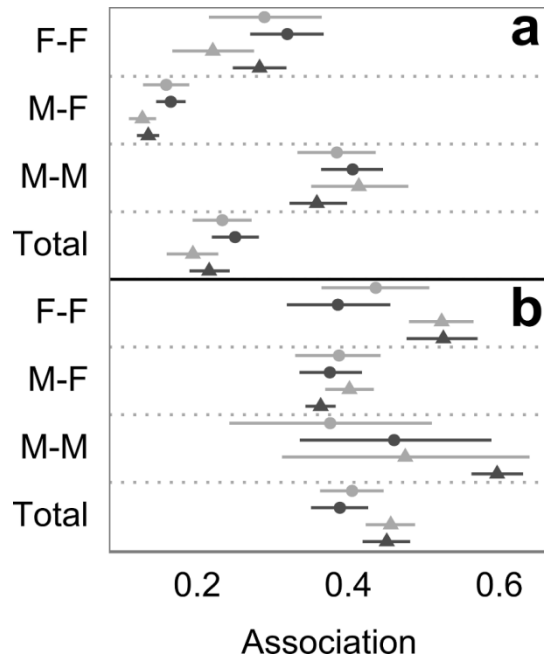
**Figure 3.9. (a)** Average subgroup size during the dry (light gray) and wet (dark gray) seasons of 2013 and 2014. **(b)** Average subgroup size experienced by each individual during the dry (light gray) and wet (dark gray) seasons of 2013 (circles) and 2014 (triangles). Each row represents an individual identified by a two-letter name code, with females above the black line and males below. Bootstrap confidence intervals (95%) shown in both figures were derived from 1000 replications of the original data (D.13: dry 2013, W.13: wet 2013, D.14: dry 2014 & W.14: wet 2014).

### Pair-wise associations

As in the case of the subgroup size, the dyadic association index followed the prediction for passive association, with higher values in wet vs. dry seasons ( $W=2282$ ,  $n=110$ ,  $P=0.02$ ), but with yearly seasonal differences only significant in 2014 (2013:  $W=639$ ,  $n=55$ ,  $P=0.3$ ; 2014:  $W=530$ ,  $n=55$ ,  $P=0.04$ ). Additionally, we observed higher seasonal dyadic association averages in 2013 vs. 2014 ( $W=4544$ ,  $n=110$ ,  $P<0.0001$ ; figure 3.10a). When considering the sexual composition of the dyad, female-female dyads (F-F) followed the overall dyadic association pattern (2013:  $W=83$ ,  $n=21$ ,  $P=0.2$ , 2014:  $W=39$ ,  $n=21$ ,  $P=0.006$ ), while seasonal dyadic association values for mixed sex (F-M) and male-male (M-M) dyads were not significantly different in any case. In all seasons, same-sex dyads had significantly higher values of the dyadic association index than M-F with the exception of F-F dyads in the dry season of 2013, which were not significantly different than M-F (table 3.6). In the dry season of 2014, M-M also had significantly higher dyadic association values than F-F ( $U=13$ ,  $n_{FF/MM}=21/6$ ,  $P_{adj}=0.006$ ). As expected,

these sexual differences point to sexual segregation, with more stable associations among males than females.

**Figure 3.10.** Average seasonal values for (a) the dyadic association index and (b) the spatial dyadic association index, during the dry (light gray) and wet (dark gray) seasons of 2013 (circles) and 2014 (triangles), grouped by the sexual composition of dyads: female-female (F-F), male-female (M-F), male-male (M-M), and all together (Total). 95% bootstrap confidence intervals were derived from 1000 replications.



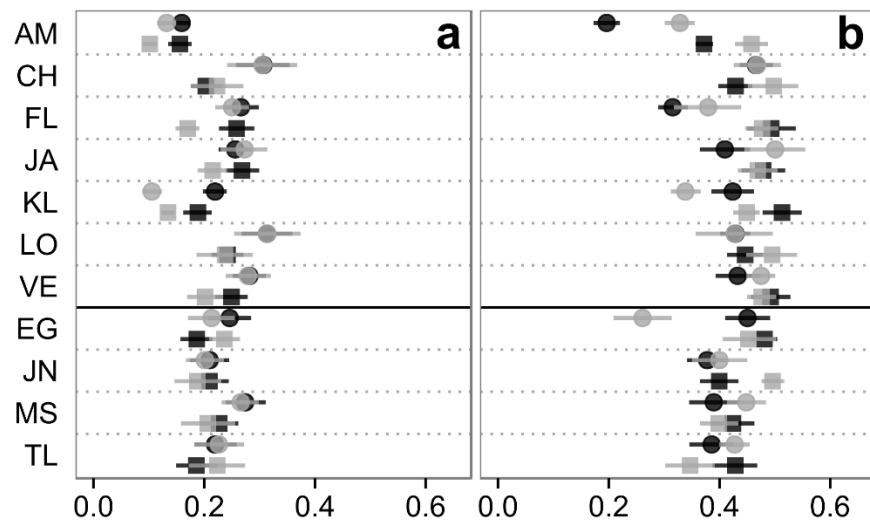
**Table 3.6.** Seasonal dyadic differences in the dyadic association index depending on the sexual composition of the dyad: female-female (FF), male-male (MM) and male-female (MF). Each row presents the results from comparisons between dyad-types per season using Mann-Whitney U tests. For significant differences between dyad-types ( $P_{adj} < 0.05$  after Bonferroni adjustment for multiple comparisons), each result indicates if the first dyad-type (as mentioned in the Dyad-type column) had higher (>) or lower (<) values of the index than the second.

Dyad-types	DRY 2013	WET 2013	DRY 2014	WET 2014
		>	>	>
FF vs. MF	$U=406, n_{FF/MF}=21/28,$ $P_{adj}=0.07$	$U=547, n_{FF/MF}=21/28,$ $P_{adj}<0.0001$	$U=444, n_{FF/MF}=21/28,$ $P_{adj}=0.006$	$U=559, n_{FF/MF}=21/28,$ $P_{adj}<0.0001$
	>	>	>	>
MM vs. MF	$U=165, n_{MM/MF}=6/28,$ $P_{adj}<0.0001$	$U=168, n_{MM/MF}=6/28,$ $P_{adj}<0.001$	$U=168, n_{MM/MF}=6/28,$ $P_{adj}<0.0001$	$U=168, n_{MM/MF}=6/28,$ $P_{adj}<0.0001$
			<	
FF vs. MM	$U=42, n_{FF/MM}=21/6,$ $P_{adj}=0.7$	$U=27, n_{FF/MM}=21/6,$ $P_{adj}=0.1$	$U=13, n_{FF/MM}=21/6,$ $P_{adj}=0.006$	$U=28, n_{FF/MM}=21/6,$ $P_{adj}=0.1$

Contrary to prediction under a passive association scenario, the spatial association index showed no significant differences between seasons. This indicates that the proportion of shared core area between dyads did not change seasonally as expected if individuals had increasingly used the same food patches in the food abundant periods. Additionally, we found that spatial associations were significantly lower for M-F than for F-F dyads in the dry and wet seasons of 2014 and for M-M in wet 2014 (figure 3.10b; table 3.7). The fact that F-F dyads had higher spatial association values than F-M in both seasons of 2014 indicates that females were sharing areas of use among themselves more than with males, irrespectively of the season (figure 3.11).

**Table 3.7.** Seasonal dyadic differences in the spatial dyadic association index depending on the sexual composition of the dyad: female-female (FF), male-male (MM) and male-female (MF). Each row presents the results from comparisons between dyad-types per season using Mann-Whitney U tests. For significant differences between dyad-types ( $P_{adj} < 0.05$  after Bonferroni adjustment for multiple comparisons), each result indicates if the first dyad-type (as mentioned in the Dyad-type column) had higher (>) or lower (<) values of the index than the second.

Dyad-types	DRY 2013	WET 2013	DRY 2014	WET 2014
FF vs. MF	$U = 350, n_{FF/MF} = 21/28,$ $P_{adj} = 0.8$	$U = 303, n_{FF/MF} = 21/28,$ $P_{adj} = 1$	> $U = 487, n_{FF/MF} = 21/28,$ <b><math>P_{adj} = 0.0001</math></b>	> $U = 538, n_{FF/MF} = 21/28,$ <b><math>P_{adj} &lt; 0.0001</math></b>
MM vs. MF	$U = 81, n_{MM/MF} = 6/28,$ $P_{adj} = 1$	$U = 111, n_{MM/MF} = 6/28,$ $P_{adj} = 0.7$	$U = 131, n_{MM/MF} = 6/28,$ $P_{adj} = 0.09$	> $U = 168, n_{MM/MF} = 6/28,$ <b><math>P_{adj} &lt; 0.0001</math></b>
FF vs. MM	$U = 70, n_{FF/MM} = 21/6,$ $P_{adj} = 1$	$U = 46, n_{FF/MM} = 21/6,$ $P_{adj} = 1$	$U = 50, n_{FF/MM} = 21/6,$ $P_{adj} = 1$	$U = 41, n_{FF/MM} = 21/6,$ $P_{adj} = 0.6$

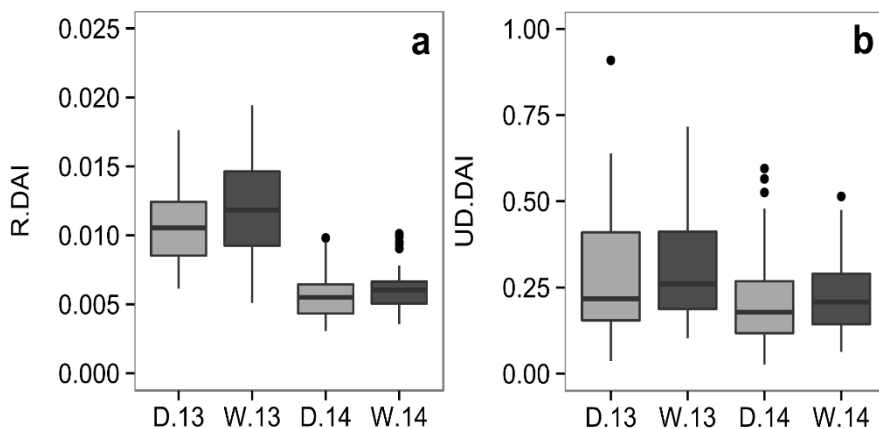


**Figure 3.11.** Individual values of the dyadic association index (a) and spatial dyadic association index (b) for the dry (light gray) and wet (dark gray) seasons of 2013 (circles) and 2014 (squares). The solid black line divides females (top) from males (bottom) and dotted lines separate the values for each individual.

The random association index showed a significant increase in the wet vs. dry season of 2013 ( $W=430$ ,  $n=55$ ,  $P<0.01$ ), but no change between seasons in 2014 ( $W=612$ ,  $n=55$ ,  $P=0.2$ ), indicating that individuals were significantly more prone to find another by chance in wet vs. dry 2013, while in 2014 there were no seasonal differences in this respect. Meanwhile, dyadic associations within the core areas did not show seasonal changes (2013:  $W=559$ ,  $n=55$ ,  $P=0.08$ ; 2014:  $W=552$ ,  $n=55$ ,  $P=0.07$ ; figure 3.12). Therefore, this result did not reflect the seasonal increase in the probability of random encounter in 2013 as would be expected if co-occurrence was mostly prompted by this process in a passive association scenario. Similarly, the lack of seasonal change in the random association index in 2014 makes it unlikely that the seasonal increase in dyadic associations was related to this spatial effect.

Permutation tests highlighted associations that occurred both more (attractive) and less (repulsive) than the random expectation in the four seasons analyzed, detecting a maximum of 11 in the wet season of 2013 and a minimum of 4 in the dry season of the same year, for a total of 32 (table 3.8). All the seasonal results were above the expected number of non-random associations by chance (2.75). Of all the significant associations expected, only one dyad was present in all four periods with an attractive-

type of association. This is the only dyad conformed by a female and her adult daughter (CH and LO). Since dyadic association values for this dyad were always the highest in each season, and mother-daughter pairs are uncommon in spider monkey groups given that subadult females usually migrate, we ran a second permutation test removing LO (the adult daughter of CH) from the analysis. This allowed us to detect additional non-random associations, previously undistinguished due to the outlying values of the dyadic association index between CH and LO, particularly during 2013 (table 3.8). Most associations identified in the first test also resulted non-random in the second run, with the exception of one repulsive in the wet season of 2013 (JA-MS) and three attractive associations in wet 2013 (EG-TL), dry 2014 (MS-TL) and wet 2014 (FL-JA), respectively. Combining both tests (with and without LO), we detected a maximum of 13 of these associations in the wet season of 2013, and a minimum of 7 in the dry season of 2013 (table 3.8; figure 3.13) for a total of 38 overall. Results include dyads with associations in two consecutive seasons (5 in total, 3 attractive and 2 repulsive), in non-consecutive seasons (1 attractive and 1 repulsive) and 1 dyad with an attractive association in one season and repulsive in another. The latter involved JN, the only male that had attractive associations with any female (three in total) and only in the dry season of 2013. Besides these cases, all non-random male-female associations were repulsive, and all attractive associations occurred among same-sex dyads (figure 3.14).

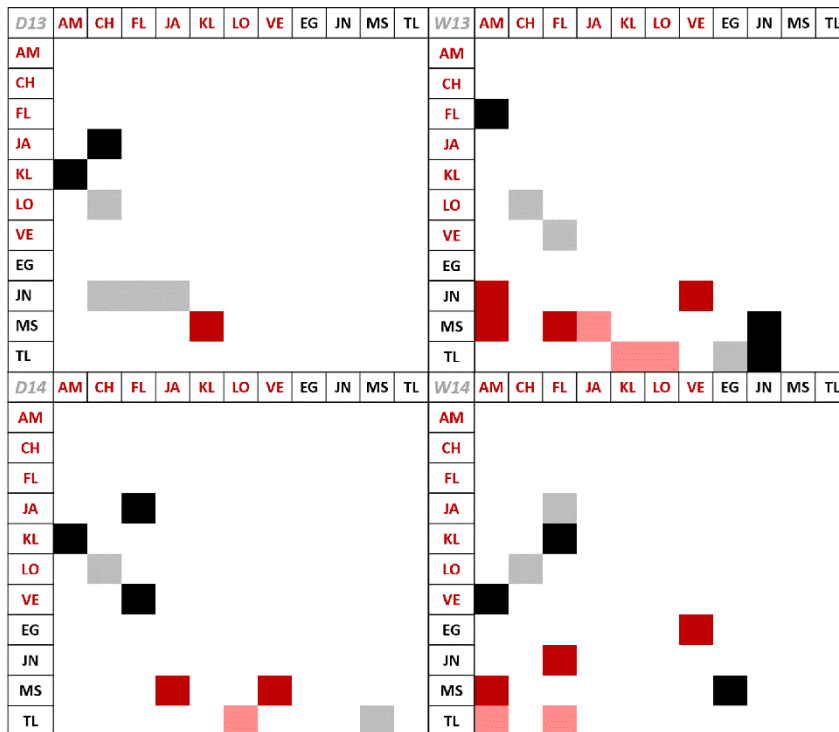


**Figure 3.12.** Random dyadic association index (R.DAI; **a**) and dyadic association index for observations within the core areas (UD.DAI; **b**) for the dry (light gray) and wet (dark gray) seasons of 2013 and 2014. Points are observations outside 1.5 times the interquartile range above the upper quartile and below the lower quartile (D.13: dry 2013, W.13: wet 2013, D.14: dry 2014 & W.14: wet 2014).

**Table 3.8.** Results for additional association metrics. Seasonal correlation between subgroup-size (SGS) and the dyadic association index (DAI) using Kendall's coefficient ( $K\tau$ ); coefficient of variation for the dyadic association index (CV DAI); social network metrics (seasonal averages for individual values of strength and clustering coefficient, showing standard errors (S.E.) derived from 1000 bootstrapped replicates); and results of the permutation tests for non-random associations including all 11 individuals (\_1), the repetition excluding LO, the adult natal female (\_2) and the combination of all different associations detected by both tests (\_1 & \_2).

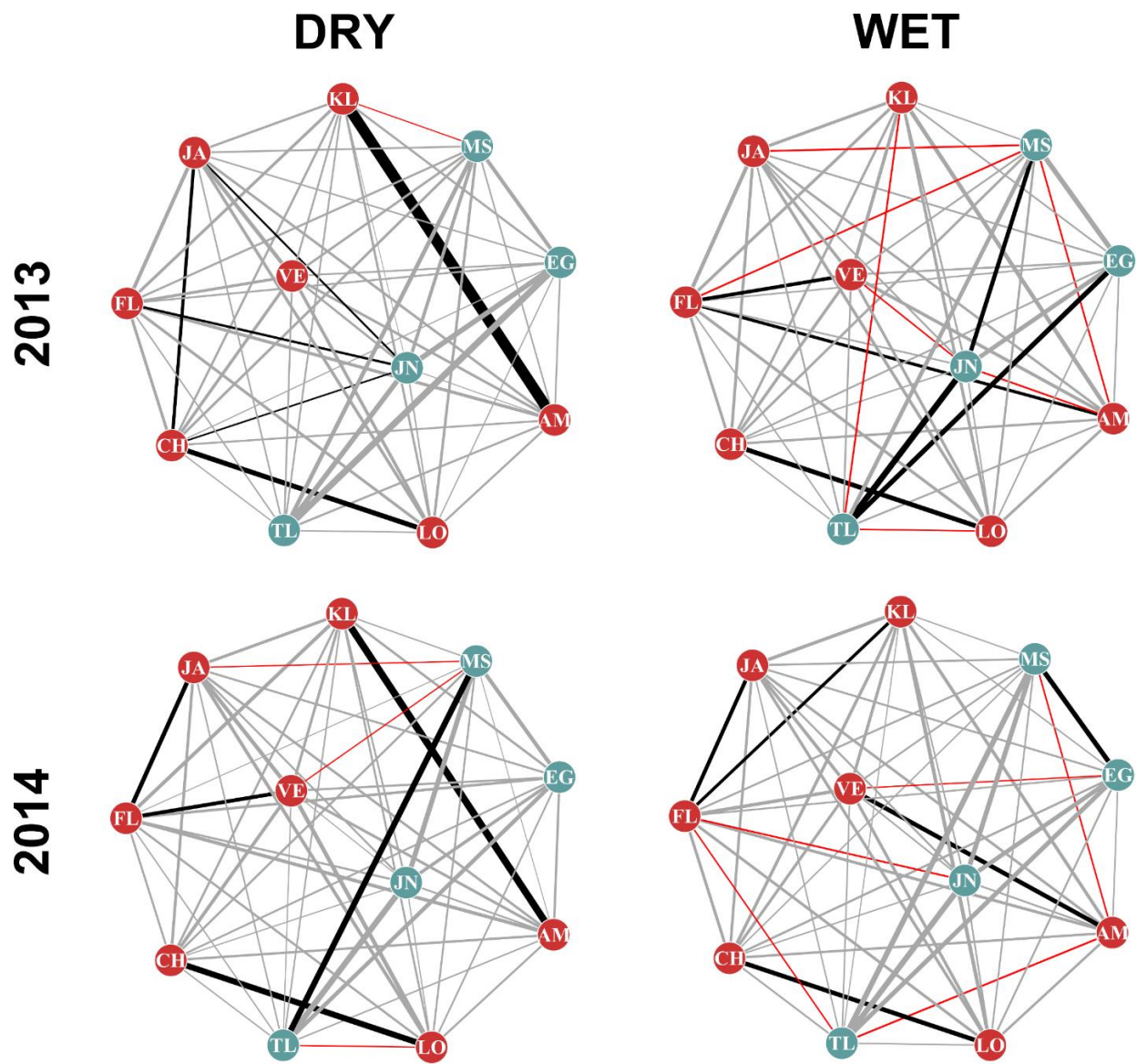
	SEASON			
	DRY 2013	WET 2013	DRY 2014	WET 2014
<b>Correlation SGS-DAI (<math>K\tau</math>, <math>P &lt; 0.0001</math>)</b>	-0.36	-0.66	-0.64	-0.44
<b>CV DAI</b>	0.64	0.49	0.65	0.49
<b>Average strength (S.E.)</b>	8.73 (0.55)	8.71 (0.38)	8.50(0.34)	9.01(0.27)
<b>Average clustering coefficient (S.E.)</b>	0.58 (0.01)	0.62 (0.01)	0.54 (0.01)	0.64 (0.00)
<b>Non-random associations_1 *</b>	4 (3/1)	11 (5/6)	9 (5/3)	8 (5/3)
<b>Non-random associations_2 *</b>	6 (5/1)	9 (4/5)	5 (3/2)	8 (3/5)
<b>Non-random associations _1 &amp; _2 *</b>	7(6/1)	13 (6/7)	8 (5/3)	10(5/5)

\* Total (attractive/repulsive)



**Figure 3.13.** Non-random associations identified each season by permutation tests using the dyadic association index values (adjusted for gregariousness) as the measure of association. Columns and rows represent the 11 individuals analyzed, identifying females (red letters) and males (black letters) by two letter codes. Associations identified in both tests (with and without LO) are shown in dark colors (black: attractive; red: repulsive) and those resulting only in one of the tests have paler tones (gray: attractive; pink: repulsive). Labels in italics indicate the season analyzed (D13: dry 2013; W13: wet 2013; D14: dry 2014 and W14: wet 2014).

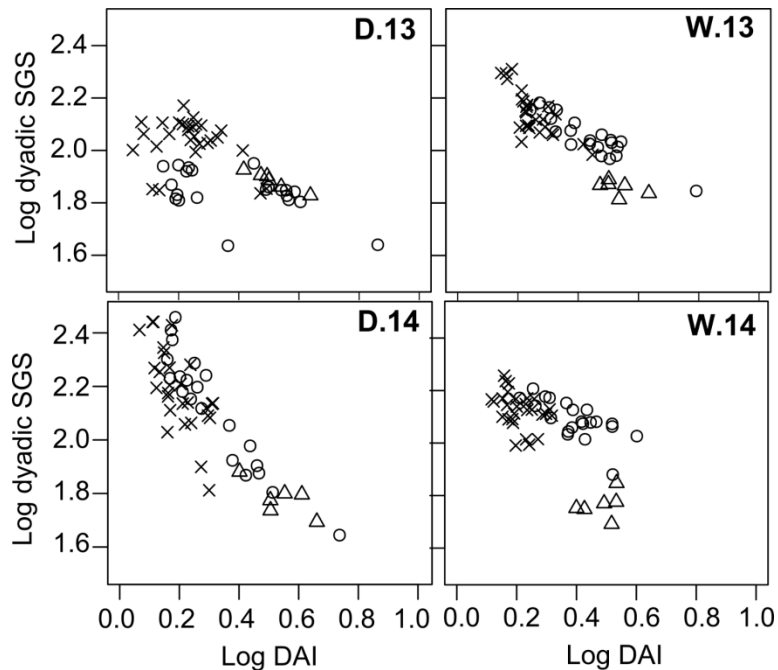




**Figure 3.14.** Association networks for the dry (left column) and wet (right column) seasons of 2013 (top) and 2014 (bottom). Nodes indicate females (red) or males (blue) and link width is proportional to the value of the dyadic association index for each dyad. Dyads which were identified as non-random in either of the two permutation tests conducted (with and without LO) are shown in black if they occurred more (attractive) and red if they occurred less (repulsive) than expected by chance, and are otherwise shown in light gray.

Correlation values between the dyadic association index and the average subgroup size for each dyad were negative in all four seasons analyzed, showing that dyads associating in smaller subgroups tended to have stronger associations (figure 3.15). This is indicative of an active association process under the assumption that, as subgroups split and get smaller, individuals remain with associates they prefer or at least are not repelled by. This assumption was supported by differences in the dyadic association index restricted to pairs, which was significantly higher for dyads with attractive non-random associations (Mann-Whitney:  $U=3413$ ,  $n_{att}/n_{non.att}=22/198$ ,  $P<0.0001$ ) than for the rest. This was also the case for each season individually, except for the dry season of 2013 when there were no significant differences between attractive associations and the rest. Therefore, dyads that associated more than expected by chance, according to the permutation tests, also tended to occur in single-pair subgroups more than the other dyads. When looking at seasonal differences we found that the correlation between subgroup size and dyadic associations went from a value of Kendall's correlation coefficient,  $K_{\tau}=-0.36$  in dry 2013 to  $K_{\tau}=-0.66$  in wet 2013 and from  $K_{\tau}=-0.64$  in dry 2014 to  $K_{\tau}=-0.44$  in wet 2014 ( $n=55$ ,  $P<0.0001$  in all cases). According to our predictions, the shifts in the correlation suggests that in 2013 there was an increased effect of active associations in wet vs. dry 2013 while in 2014 the pattern supports the hypothesis of an increased effect of passive associations for the wet with respect to the dry season of 2014.

We used the coefficient of variation of the dyadic association index as an indicator of the homogeneity of associations. Our results showed decreases in both wet seasons with respect to dry seasons (dry 2013: 0.64, wet 2013: 0.49, dry 2014: 0.65, wet 2014: 0.49) with no observed differences between years, indicating that associations were more homogeneous in the food-abundant periods. This supports the prediction for passive associations because individuals appear less selective of their associations in the fruit-abundant periods, as expected if they were mostly co-occurring around resources of common interest.



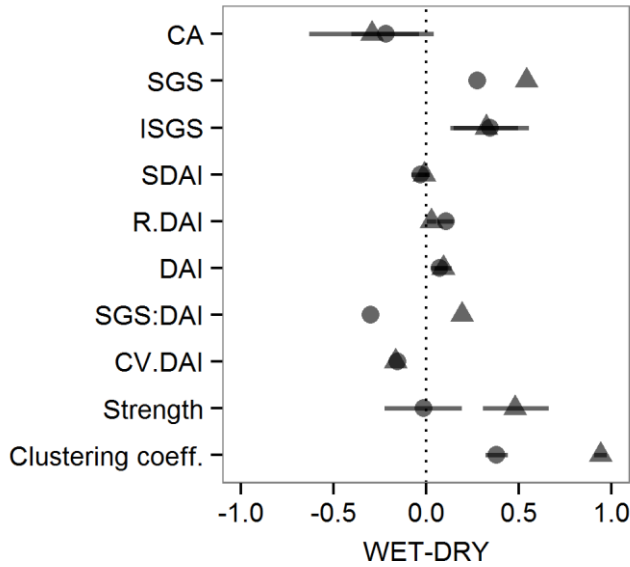
**Figure 3.15.** Average dyadic subgroup-size (SGS) as a function of the dyadic association index (DAI) during the dry (left column) and wet (right column) seasons of 2013 (top row) and 2014 (bottom row). Each point corresponds to a female-female (circles), male-male (crosses) or male-female (triangles) dyad.

Changes in individual strength in the association networks were used as an indication of the stability of individual's tendency to associate with others. Average individual strength had its highest value in the wet season of 2014, after a significant increase with respect to dry 2014 ( $W=1$ ,  $n=11$ ,  $P=0.002$ ), while there were no differences between seasons in 2013 ( $W=44$ ,  $n=11$ ,  $P=0.3$ ; table 3.8). The results for 2014 indicate that individuals tended to have stronger associations with others in the wet season, as predicted for passive associations when individuals can aggregate in larger subgroups and for longer periods if resources are abundant enough. Conversely, the lack of change in average strength in 2013, points to active association processes.

By looking at the clustering coefficient, we measured how connected individuals tended to be with the rest of the network. The clustering coefficient of the association networks increased significantly in both

wet seasons with respect to the preceding dry periods (2013:  $W=66$ ,  $n=11$ ,  $P=0.003$ ; 2014:  $W=66$ ,  $n=11$ ,  $P=0.003$ ; table 3.8) as predicted for the passive association hypothesis.

Figure 3.16 is a visual summary of the seasonal differences that we found in the variables as we predicted in our framework (figure 3.1). Overall, space-use and individual gregariousness were supportive of the passive association hypothesis as observed in the seasonal decrease in core area, and the increase in individual subgroup size. Following the 3-level analysis framework for a socio-spatial context driven by passive associations (fig 3.1), both wet seasons resulted in significant increases in clustering coefficient values, and decreases in the coefficient of variation for the dyadic association index. However, spatial association values did not change in either year, contrary to the expectation for this context. Moreover, the seasonal pattern in the correlation between subgroup size and dyadic associations changed in opposite directions each year, decreasing in 2013 and increasing in 2014. Only the latter agreed with the prediction for the corresponding socio-spatial context. Similarly, the patterns for subgroup size, dyadic association index and individual strength only partially followed the expected outcome, increasing significantly in 2014 but not in 2013. The latter results are suggestive of active avoidance processes operating in 2013, particularly considering the seasonal increase in the random association index (derived from core area contraction with equivalent spatial coincidence) that would have facilitated the encounter of individuals and the formation of larger subgroups during the wet season. On the other hand, the seasonal increase in subgroup size in 2014 corresponds to the expectation for passive associations but with little influence from the spatial context, given that neither core area nor the random association index showed seasonal changes. Altogether, our results show yearly differences in the socio-spatial context, which agree with a seasonal increase in the influence of passive associations during both wet seasons, but also provide evidence of active associations in all seasons, particularly pointing to active avoidance as a constraint on grouping patterns in 2013.



**Figure 3.16.** Seasonal change in socio-spatial variables (and-axis) in the wet vs. dry seasons of 2013 (circles) and 2014 (triangles). Results are presented as normalized differences between dry and wet seasons. Positive values indicate increases from the dry to wet season, negative values are decreases and values at zero indicate no seasonal change. 95% bootstrap confidence intervals were derived from 1000 replications of the seasonal differences in each variable (CA: core area; ISGS: individual subgroup size; SDAI: spatial dyadic association index; R.DAI: random dyadic association index; DAI: dyadic association index; Strength: individual network strength; Clust Coeff: clustering coefficient), excepting the average subgroup size (SGS), the coefficient of variation for the dyadic association index (CV.DAI) and the correlation between subgroup size and dyadic

association index (SGS:DAI). Variables correspond to those presented in the 3-level analysis framework (figure 3.16), also including the random probability of encounter measured through R.DAI.

## Discussion

Our results are indicative of an increased effect of passive processes of association during fruit-abundant periods. We also found evidence of active associations (both repulsive and attractive) in all the periods analyzed, although unstable across seasons. As predicted, a more concentrated use of space in the fruit-abundant periods was related to individuals forming larger subgroups, which in turn led to higher association rates with less variation among dyads. At the same time, results point to yearly differences in the socio-spatial context, apparently not driven by ecological differences. This annual variation was reflected in most association variables, possibly revealing the influence of active associations on the grouping decisions of individuals through avoidance.

Both wet seasons presented evidence that individuals occurred in larger subgroups, pointing to a scenario with prevailing processes of passive association. This was further supported by results in some of the association variables as expected if individuals coincided more often at food sources irrespectively of their identities, and patches could sustain a greater number of individuals than in the dry season,

allowing them to remain in larger aggregations. These results are coherent with observations from other groups of *Ateles* spp. where ranging and grouping patterns have corresponded similarly to fruit distribution and availability (Chapman 1990; Chapman *et al.* 1995; Shimooka 2003; Wallace 2006). In particular, intra-group competition as a constraint on the size of subgroups could be relaxed in times of high food availability and allow the formation of larger subgroups (McFarland Symington 1990; Chapman *et al.* 1995; Asensio *et al.* 2008), although see te Boekhorst and Hogeweg 1994). When combined with a more confined use of space, this pattern suggests that the conformation of subgroups in food-abundant conditions can basically result from individuals prone to aggregate, randomly coming across the same food patches, as proposed by Ramos-Fernández *et al.* (2006). The gregarious propensity could be a consequence of the history of ecological pressures, such as the distribution of food sources and the risk of predation (Aureli and Schaffner 2008). While food-availability has been related to group-size in spider monkeys (McFarland Symington 1990; Chapman *et al.* 1995; Asensio *et al.* 2008), the extent to which this may be influenced by general attraction towards conspecifics remains unclear (te Boekhorst and Hogeweg 1994; Ramos-Fernández and Morales 2014). Predation risk is considered to be low for spider monkeys (Chapman *et al.* 1995; Ramos-Fernández *et al.* 2006; Aureli and Schaffner 2008), yet frequent observations of subgroups with multiple individuals displaying alarm calls (Ramos-Fernández 2008) and evidence of reduced vigilance related to the number of group members in proximity (Busia *et al.* 2015), suggest that this factor should not be disregarded as a possible driver of gregariousness in the species. Furthermore, annual differences revealed by our analysis also suggest that active processes of association can potentially influence grouping decisions and consequently, add support for the relevance of social factors in shaping the grouping behavior of this species (Fedigan and Baxter 1984; Shimooka 2005; Ramos-Fernández and Morales 2014).

As we expected, individual core areas tended to contract in the wet season, a condition of increased food abundance and concentration. However, the most salient change was between years: in 2014, core

areas were almost twice the size observed in 2013; a difference not clearly related to general fruit abundance patterns for each year. Given the resolution of our ecological data and the known influence of patch distribution (particularly considering species other than *B. alicastrum*) on ranging patterns (Chapman 1988; Chapman and Chapman 2000), we cannot discard an unaccounted effect of food distribution on the yearly differences observed. Yet, the expansion of core areas in 2014 could have also been influenced by the integration of four females into the group during 2013. The fact that two of them had been sporadically observed in the periphery of the group's home range since 2012, suggests they might have been familiar with the area by 2013. This contrasts with the usual immigration situation wherein females are presumed to come from distant groups (Shimooka *et al.* 2008), implying they would be naïve about the environment (Asensio *et al.* 2015) and the individuals they encounter (Slater *et al.* 2009). It is also possible that these females had been part of a neighboring group that seemingly moved further away from the study group's home-range after 2005 (Schaffner *et al.* 2012; Ramos-Fernandez *et al.* 2013), or had simply settled in an area uncommonly monitored, thereby making encounters with group-members hard to register. In either case, the integration of females familiar with the area into the group could have influenced the general expansion of core areas, with these immigrant females adding their own knowledge about food availability to the group's pool of information. These immigrant females might have lead the group into areas that they had previously used, particularly during the food-scarce period following the establishment of regular associations in the wet season of 2013. Moreover, the new females could have particularly influenced the ranging patterns of the males in their attempt to both ensure breeding opportunities and deter males from other groups from approaching the expanded number of females (Chapman 1990). A previous study found a positive association between group core area and the proportion of males in the group (Ramos-Fernandez *et al.* 2013), but this is opposite to our results, since the number of females increased throughout the study period with no change in the number of adult males. However, our results do indicate that males jointly

changed their spatial behavior between the two years: they frequented significantly larger and coinciding portions of the home range than did females, as evidenced in both seasons of 2014 by the increased tendency for males to have larger core areas and to coincide spatially among themselves more than with females. Unfortunately, the lack of data on the new immigrants prior to their integration to the group, added to small sample sizes once they were regularly observed, did not allow for a quantitative analysis of their space-use patterns to compare with those of the individuals studied.

At this time, we are unable to determine what drove the generalized increase in core areas in 2014, but this expansion was an opportunity to examine two different socio-spatial conditions, with the combination of association variables used. In our analysis, average subgroup size, dyadic associations and network strength, increased in the wet season of 2014 as predicted under the influence of passive associations, but the same did not occur in 2013. One possible explanation for this is that individuals reduced the frequency of their associations, even though they tended to increase the average number of their associates. This would indicate that a process of avoidance may be at play, particularly considering the increased random dyadic association index in the wet with respect to the dry season of 2013. In other words, even if individuals were more prone to randomly find a food patch with other individuals in it, and food availability allowed for larger subgroups, average association rates did not increase in the wet season of 2013. This implies that individuals may have avoided or were repelled by others. Our results therefore suggest that, in addition to ecological influences, social factors may pose constraints on the grouping patterns of spider monkeys.

Permutation tests detected non-random associations in all the seasons analyzed, and this was consistent with all-negative values for the correlation between subgroup size and the dyadic association index, suggesting the constant presence of active processes of association. However, the permutation tests also revealed that, with the exception of one mother-offspring pair, active associations were not stable



across seasons. This supports the idea that, given the difficulty to monopolize resources, long-term strong associations are unlikely and of little benefit for females unless they are kin-based (Sterck *et al.* 1997; Slater *et al.* 2009). Nevertheless, the potential relevance of active association processes is not confined to the effects of attraction-based relationships (*e.g.* agonistic support; Schino *et al.* 2007), but also those regarding repulsion or avoidance. For instance, research on another high fission-fusion dynamics species, the chimpanzee, has shown that low-status females occupy lower-quality core areas, have lower site fidelity and incur in higher energetic costs of foraging than high ranking females (Murray *et al.* 2006; Murray *et al.* 2007). Moreover, core area quality has been related to reproductive success and female chimpanzees are reported to be more aggressive within their core areas (Emery Thompson and Wrangham 2006; Miller *et al.* 2014). This all suggests that the space-use patterns of low-ranking females is limited by avoidance of higher rank females, making the former more susceptible to ecological variability (Murray *et al.* 2006).

Other results also point to a higher expression of repulsive associations in the wet season of 2013, coinciding with the smallest core areas of all the seasons analyzed. The correlation between subgroup size and dyadic association decreased in this period, presumably the season most prone to reflect the pattern related to passive associations based on the results discussed before. However, the correlation in the wet season of 2013 fitted the prediction for active associations better than in the dry season. In addition, the permutation tests for non-random associations, suggest an increase in associations that occurred less than expected by chance from the dry to the wet season of 2013. Furthermore, of the seasons analyzed, wet 2013 had the highest number of repulsive associations. As already noted, all these associations involved male-female dyads, which consistently had lower association values than same-sex pairs, in accordance with the sex-segregated pattern described for spider monkeys (Aureli and Schaffner 2008).

Sex segregation has been well documented in *Ateles* spp., suggesting that different influences underlie the movement decisions of each sex class (Fedigan and Baxter 1984; Fedigan *et al.* 1988; Chapman 1990; Shimooka 2005; Aureli and Schaffner 2008; Ramos-Fernández *et al.* 2009; Hartwell *et al.* 2014) and showing that intersexual encounters often involve male aggression towards females (Sterck *et al.* 1997; Aureli *et al.* 2006; Valero *et al.* 2006; Asensio *et al.* 2008; Slater *et al.* 2009). Previously reported differences in the socio-spatial patterns related to sex, are consistent with our observations of a tendency of males to have larger core areas than females, although only significantly during the dry season of 2014. Additionally, males showed more stable dyadic association values and average subgroup sizes, suggesting they were less influenced by seasonal shifts in fruit availability, as posed by the socio-ecological model (Sterck *et al.* 1997). Since males are usually expected to invest in territorial and/or female defense, the notable increase in their core areas during the dry season of 2014 could reflect space-use patterns from other females of the group not included in our analysis (particularly the immigrant females, as mentioned before) or activity from monkeys of other groups, but this could not be determined with the available data. Considering that our association measures were mostly based on individual co-occurrence, it is worth discussing how these results reflect active repulsion or avoidance rather than only different sexual needs and preferences. Movement patterns and space-use are considered to reflect individual preferences and choices (Isbell *et al.* 1998). If different space-use alone explained the low levels of association between males and females, we would expect this condition to be minimized when males concentrated their movements in areas equivalent to those of females, as observed in the wet season of 2013. Any effects of differing sexual-preferences on the rate of co-occurrence should have been mostly reflected in the association rates in 2014 when individuals were less prone to encounter others. Yet, most repulsive associations were observed in the wet season of 2013, when individuals had the highest probability of encounter due to similar spatial decisions. Therefore, individual grouping decisions seem to have acted against the high probability of random

encounter. Although the highest average dyadic association value for male-female dyads was observed in this season, it was still significantly less than values for same-sex dyads as in every other season. This suggests that the high probability of random encounter in the wet season of 2013 derived from core area contraction particularly affected male-female encounters, seemingly exposing male-avoidance strategies by females, not derived from food competition. In sum, our results highlight sexual differences in space-use and indicate that, although not directly dependent on food competition, male-female avoidance can be particularly relevant in shaping the socio-spatial behavior of individuals when activities are confined to small areas that increase the probability of random encounters between males and females.

Distinctive association and space-use patterns observed in female spider monkeys have been related to reproductive status (Slater *et al.* 2007; Asensio *et al.* 2008) and group tenure (Asensio *et al.* 2015). On our study, most females showed coincident socio-spatial behavior, as expected under a passive association scenario. However, some contrasting results observed for individual AM are worth noting. Although not distinctive in terms of her reproductive status, AM was the most recent immigrant among those analyzed. This female shared a significantly larger proportion of her core area with the rest of the group in dry vs. wet seasons. AM also had lower values of spatial associations than the others during both wet seasons, which altogether could indicate that she did not move towards the same areas as the rest of the group in the fruit abundant periods, possibly avoiding the area. Furthermore, dyadic association values for AM were particularly low in all seasons, also indicating less social integration. The seasonal patterns in the socio-spatial behavior of AM suggest the influence of factors other than the distribution and availability of fruit-patches which would have affected all females similarly. Previous results have highlighted the relevance of group tenure for the integration of female spider monkeys to groups and access to high quality areas of the home range (Asensio *et al.* 2015). The fact that individual KL, another relatively recent immigrant, also tended to have low dyadic association values, further

highlights the potential role of group tenure on social integration, although KL immigrated before JA and the latter did not show similar differences in socio-spatial patterns. In order to further investigate this matter, data on the quality of associations needs to be revised including all the females of the group.

## Conclusions

Our levels of analysis framework, as depicted in figure 3.1, proved useful for identifying the presence and changing influence of both passive and active associations in the socio-spatial patterns of the study group. Our results are supportive of the model for a female-dispersing egalitarian society where socio-spatial patterns are sex dependent, but influenced by processes of passive associations, most notably during food-abundant periods. At the same time, short-term attractive and repulsive processes are constantly operating, although detailed information on the quality of associations is needed to better assess the factors promoting them. Avoidance of males by females could be the prevailing driver of association patterns in conditions of high food abundance if individuals are clustered enough that random processes increase the frequency of male-female encounters. Additionally, female tenure in the group may partially explain differing levels of spatial and social integration into the group. As noted by Aureli *et al.* (2012), ecological factors such as fruit abundance interact with social dynamics to determine socio-spatial behavior. Although links between resource availability and group membership are well known in primates, evidence is still scant on the effect of social constraints and their interplay with ecological constraints on grouping and space-use decisions in spider monkeys and other high fission-fusion dynamics species. The results of our study and the methodological approach used to discern between the processes influencing the co-occurrence of individuals contribute to our understanding of how social animals respond to changing ecological and social contexts.

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES

Los resultados de este trabajo son consistentes con la flexibilidad característica de las especies con alta dinámica de fisión-fusión (ADFF), que permite a los individuos asumir diversas configuraciones socio-espaciales de acuerdo con cambios en su contexto ecológico (Chapman y Chapman 2000; Heithaus y Dill 2002; Wittemyer *et al.* 2007; Smith *et al.* 2008). Esta variación socio-espacial está relacionada con asociaciones activas que parecen influenciar, cuando menos parcialmente, las decisiones inmediatas de movimiento de los individuos. Al mismo tiempo, los datos sugieren que cambios en el contexto social (por ejemplo por la integración de nuevos individuos al grupo) también podrían provocar ajustes de mayor escala espacio-temporal en los patrones de uso de espacio del grupo, como lo que se observó con la expansión anual de los ámbitos hogareños. Si bien no es claro a qué se debió este cambio, posiblemente refleja variación en la capacidad de los individuos de satisfacer sus necesidades en función del contexto tanto ecológico como social (Isbell *et al.* 1998). En acuerdo con otros estudios, estos resultados sugieren que intentos futuros por entender los procesos de toma de decisiones espaciales en esta especie deben tomar en cuenta el componente social (Asensio *et al.* 2012b).

La asociaciones activas se ha encontrado en otras especies ADFF y en algunas de éstas se sugiere que la estructura social tiene un efecto sobre la adecuación de los individuos (Murray *et al.* 2006; Emery Thompson *et al.* 2007; Murray *et al.* 2007; Kerth *et al.* 2011; Ilany *et al.* 2015). En particular para monos araña, Asensio *et al.* (2015) encontraron una relación entre el tiempo de residencia en el grupo y la calidad de las áreas núcleo individuales. Esto parece indicar un efecto de la integración social sobre el uso de espacio de las hembras, posiblemente costoso para las recién inmigradas pero que podría disiparse a lo largo del tiempo. Sin embargo, los resultados del capítulo 3 sugieren también que puede haber otros efectos además del tiempo de residencia, que sean determinantes de la capacidad de las hembras para integrarse socialmente al grupo, los cuales vale la pena explorar en investigaciones

futuras. Uno de ellos podría ser el efecto del parentesco sobre las relaciones individuales y la estructura social de los grupos, el cual requiere de estudios genéticos debido al origen normalmente desconocido de las hembras y la imposibilidad para determinar las relaciones de paternidad, a partir únicamente de la observación.

La flexibilidad socio-espacial observada en los monos araña se ha relacionado con la alta variabilidad en la disponibilidad de frutos maduros, que componen la base de su dieta (Wallace 2008). Es posible que la plasticidad conductual que permite a los monos esta flexibilidad para tomar decisiones ante diversos contextos socio-espaciales, sea posible precisamente por la disponibilidad suficiente de alimentos de alto valor energético como los frutos (van Schaik 2013). Esto podría permitirles sostener un cerebro relativamente grande con respecto a especies folívoras como los monos aulladores (*Alouatta* spp.; Hartwig *et al.* 2011; Chapman *et al.* 2012). Posiblemente, la interacción entre una dieta alta en calorías y un cerebro grande haya dado forma a las características de la historia de vida de la especie y a su plasticidad conductual, pero también la hace particularmente dependiente de una dieta especializada en un recurso altamente impredecible (van Schaik 2013). Esta dependencia podría explicar la mayor susceptibilidad de los monos araña a modificaciones como la pérdida y fragmentación del hábitat, en comparación con especies de dieta folívora como los monos aulladores (González-Zamora *et al.* 2009; Chapman *et al.* 2012; Marsh *et al.* 2016). Así, a pesar de una aparente plasticidad conductual y capacidad cognitiva notable, que potencialmente podría permitirles ajustarse a cambios ambientales más lentos y progresivos, los monos araña resultan muy vulnerables al efecto de los cambios relativamente rápidos que actualmente predominan en sus áreas de distribución, al menos en México (Tobón *et al.* 2012).

Además de aportar al conocimiento sobre la relación entre la dinámica de fisión-fusión y la capacidad de las especies de adaptarse a cambios ambientales, este trabajo forma parte de un esfuerzo por ampliar el

conocimiento sobre los factores y mecanismos que determinan la manera en que usa el espacio el mono araña, una especie en peligro de extinción de acuerdo con la norma oficial mexicana NOM-059 (SEMARNAT 2010). Los patrones individuales de uso de espacio que se presentan en el capítulo 3 complementan el trabajo de Ramos-Fernández *et al.* (2013), en el que examinaron este tipo de patrones a nivel grupal. En conjunto, los resultados permiten reconocer la variabilidad anual y estacional que prevalece en los patrones de uso del hábitat de un grupo de monos que habita el área de protección de flora y fauna *Otoch Ma'ax Yetel Kooh*, Yucatán. Entre otras cosas, esta variación temporal refleja cambios en la distribución y abundancia de alimento, resaltando la importancia de que los monos tengan oportunidad de acceder y explorar zonas periféricas a sus ámbitos hogareños. Las áreas núcleo identificadas muestran la importancia del bosque maduro como el tipo de vegetación que principalmente provee a los monos de fuentes de alimento a lo largo del año, aunque complementadas con recursos obtenidos en otras partes del ámbito hogareño. Estas últimas pueden ser cruciales para cubrir las necesidades energéticas y nutricionales del grupo. Por ejemplo, la expansión del ámbito hogareño durante 2014 se asoció con un área dominada por árboles de *Dyospiros cuneata*, una especie que normalmente no se considera entre las especies más consumidas por la especie en la zona (Ramos-Fernandez y Pinacho-Guendulain 2009), pero que conformó la proporción principal de la dieta de los monos durante varias semanas de 2014 (observación personal). Es probable que zonas como esta representen alternativas importantes para los monos cuando los recursos escasean en los sitios utilizados más frecuentemente, particularmente durante la temporada de secas. Asimismo, los cambios observados en la extensión del ámbito hogareño en 2014, indican que la “estabilidad” de las áreas núcleo no debe ser sobreestimada para definir las áreas mínimas necesarias para la sobrevivencia de los grupos. Para propósitos de conservación y manejo, se resalta la importancia de usar estimaciones de ámbito hogareño de largo plazo que capturen la mayor variabilidad ecológica posible, pues sólo así se

puede tener una noción de las estrategias que utilizan los monos en situaciones ambientales difíciles y los requerimientos para su conservación a largo plazo.

La amplia diferencia entre la extensión de las áreas núcleo reportadas por este trabajo y por Ramos-Fernández *et al.* (2013) para el mismo grupo de estudio, en comparación con los datos de extensiones mucho mayores obtenidos por Asensio *et al.* (2012a) y Asensio *et al.* (2015) para la misma especie en el Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica, sugieren que la zona sur de *Otoch Ma'ax Yetel Kooh* ofrece condiciones favorables para los monos, permitiéndoles alimentarse usando áreas relativamente pequeñas. Sin embargo esta afirmación se debe tomar con precaución, pues requiere una evaluación actualizada de la cobertura vegetal en la reserva y de su diversidad y densidad de especies, para determinar si las condiciones de aparente hiperabundancia que se observan en la zona sur, existen en otras partes de la misma. Barrera *et al.* (1977) mencionan que la dominancia del árbol de ramón (*Brosimum alicastrum*) refleja el uso y manejo de la especie por parte de los antiguos mayas y sugieren que el establecimiento de ramonales se asocia con la presencia de áreas ceremoniales (como una que se encuentra en el área núcleo de los monos estudiados) por las condiciones de drenaje que generan sus estructuras rocosas. De ser así, es posible que la hiperabundancia del ramón, que forma parte fundamental de la dieta de los monos araña, no sea una característica generalizada de la comunidad vegetal de *Otoch Ma'ax Yetel Kooh*. Por otro lado, cabe mencionar que parte del ámbito hogareño del grupo de estudio se extiende fuera de la zona de protección. Esto resalta la importancia de continuar haciendo trabajo de manejo y conservación en conjunto con las comunidades humanas que colindan con la reserva, de modo que se minimicen los conflictos entre personas y monos, pero también entre personas y fauna en general.

Por otra parte, la información demográfica disponible para el grupo de estudio (ANEXO 1) indica que su tasa de reproducción es relativamente estable, con poca mortalidad. Además, la inmigración sostenida



de hembras al grupo puede servir como indicador de la capacidad de dispersión y supervivencia de otros grupos de monos de la zona. En conjunto con los patrones espaciales observados, los datos demográficos sugieren que el grupo se encuentra en buen estado de conservación, resaltando la importancia de la zona para la conservación de monos araña en vida libre. Sin embargo, hacen falta análisis genéticos que permitan entender los patrones de flujo génico de la población y que permitan estimar el grado de aislamiento de las poblaciones ante la pérdida de hábitat.

Sih (2013) resaltó la importancia de investigar los mecanismos de toma de decisiones en los animales para poder entender su vulnerabilidad ante cambios ambientales. Este estudio ofrece un comienzo al dar evidencia empírica que indica la influencia de procesos de atracción y repulsión entre individuos sobre las decisiones de agrupación y uso de espacio en monos araña. En acuerdo con Aureli (2012), esto apunta hacia la necesidad de incorporar variables tanto sociales como ecológicas para entender las estrategias de uso de espacio en esta especie. Sin embargo, para entender mejor la manera en que operan los procesos activos de asociación es necesario examinar datos sobre el contenido de las asociaciones de los individuos. Este tipo de información permitiría hacer una representación más robusta de la red social y daría más elementos para el uso de herramientas como la teoría de juegos inductiva (DeDeo *et al.* 2010) para explorar las estrategias de toma de decisión. Por otra parte, la exploración de las tres dimensiones de la dinámica de fisión fusión como características grupales que los individuos podrían usar para reducir su incertidumbre sobre el ambiente, abre una interesante ruta para futuras investigaciones.

## REFERENCIAS

- Agostini I, Holzmann I, Bitetti MS (2010) Ranging patterns of two syntopic howler monkey species (*Alouatta guariba* and *A. caraya*) in Northeastern Argentina. *International Journal of Primatology*, 31:363–381.
- Alexander RD (1974) The evolution of social behavior. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 5:325–383.
- Alvarez-Buylla ER, Azpeitia E, Barrio R, Benítez M, Padilla-Longoria P (2010) From ABC genes to regulatory networks, epigenetic landscapes and flower morphogenesis: making biological sense of theoretical approaches. *Seminars in Cell and Developmental Biology*, 21:108–117.
- Antal T, Ohtsuki H, Wakeley J, Taylor P, Nowak MA (2009) Evolution of cooperation by phenotypic similarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 106:8597–8600.
- Araújo MB, Rozenfeld A, Rahbek C, MarquPA (2011) Using species co-occurrence networks to assess the impacts of climate change. *Ecography*, 34:897–908.
- Archie EA, Tung J, Clark M, Altmann J, Alberts SC (2014) Social affiliation matters: both same-sex and opposite-sex relationships predict survival in wild female baboons. *Proceedings of the Royal Society of London B Biological Sciences*, 281:20141261.
- Asensio N, Korstjens A, Schaffner CM, Aureli F (2008) Intragroup aggression, fission-fusion dynamics and feeding competition in spider monkeys. *Behaviour*, 145:983–1001.
- Asensio N, Lusseau D, Schaffner CM, Aureli F (2012a) Spider monkeys use high-quality core areas in a tropical dry forest. *Journal of Zoology*, 287:250–258.
- Asensio N, Schaffner CM, Aureli F (2012b) Variability in core areas of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in a tropical dry forest in Costa Rica. *Primates*, 53:147–156.
- Asensio N, Schaffner CM, Aureli F (2015) Quality and overlap of individual core areas are related to group tenure in female spider monkeys. *American Journal of Primatology*, 77:777–785.
- Aureli F, Schaffner CM (2008) Social interactions, social relationships and the social system of spider monkeys. En: Campbell CJ (ed) *Spider Monkeys. Behavior, Ecology and Evolution fo the Genus Ateles*, Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido, pp 236–257.
- Aureli F, Schaffner CM, Asensio N, Lusseau D (2012) What is a subgroup? How socioecological factors influence interindividual distance. *Behavioral Ecology*, 23:1308–1315.
- Aureli F, Schaffner CM, Verpooten J, Slater K, Ramos-Fernández G (2006) Raiding parties of male spider monkeys: insights into human warfare? *American Journal of Physical Anthropology* 131:486–497.
- Aureli F, Schaffner CM, Boesch C, Bearder SK, Call J, Chapman C, Connor R, Di Fiore A, Dunbar RIM, Henzi SP, Holekamp K, Korstjens AH, Layton R, Lee P, Lehmann J, Manson JH, Ramos-Fernández G, Strier KB, van Schaik CP (2008) Fission-fusion dynamics: new research frameworks. *Current Anthropology*, 49:627–654.
- Avilés L (1999) Cooperation and non-linear dynamics: an ecological perspective on the evolution of sociality. *Evolutionary Ecology Research*, 1:459–477.
- Axelsen BE, Anker-Nilssen T, Fossum P, Kvamme C, Nøttestad L (2001) Pretty patterns but a simple strategy: predator-prey interactions between juvenile herring and Atlantic puffins observed with multibeam sonar. *Canadian Journal of Zoology*, 79:1586–1596.

- Baguette M, Van Dyck H (2007) Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape Ecology*, 22:1117–1129.
- Baird RW, Dill LM (1996) Ecological and social determinants of group size in transient killer whales. *Behavioral Ecology*, 7:408–416.
- Barnosky AD, Ehrlich PR, Hadly EA (2016) Avoiding collapse: grand challenges for science and society to solve by 2050. *Elementa: Science of the Anthropocene*, 4:000094.
- Barrera A, Gómez-Pompa A, Vázquez-Yanes C (1977) El manejo de las selvas por los mayas: sus implicaciones silvícolas y agrícolas. *Biotica*, 2:47–62.
- Barrett L, Henzi P, Rendall D (2007) Social brains, simple minds: does social complexity really require cognitive complexity? *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 362:561–75.
- Bartumeus F, Catalan J, Fulco U, Lyra ML, Viswanathan GM (2002) Optimizing the encounter rate in biological interactions: Lévy versus brownian strategies. *Physical Review Letters*, 88:097901(4).
- Bascompte J (2010) Structure and dynamics of ecological networks. *Science*, 329:765–766.
- Bascompte J, Jordano P (2007) Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 38:567–593.
- Batzli GO, Lesieutre C (1991) The influence of high quality food on habitat use by Arctic microtine rodents. *Oikos*, 60:299–306.
- Beck S, Kuningas S, Esteban R, Foote AD (2012) The influence of ecology on sociality in the killer whale (*Orcinus orca*). *Behavioral Ecology*, 23:246–253.
- Bejder L, Fletcher D, Bräger S (1998) A method for testing association patterns of social animals. *Animal Behaviour*, 56:719–725.
- Bellon MR, Hodson D, Hellin J (2011) Assessing the vulnerability of traditional maize seed systems in Mexico to climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 108:13432–13437.
- Berger KM, Gese EM (2007) Does interference competition with wolves limit the distribution and abundance of coyotes? *Journal of Animal Ecology*, 76:1075–85.
- Berger-Tal O, Polak T, Oron A, Lubin Y, Kotler BP, Saltz D (2011) Integrating animal behavior and conservation biology: A conceptual framework. *Behavioral Ecology*, 22:236–239.
- Berkes F, Folke C (1994) Linking social and ecological systems for resilience and sustainability. *Beijer Discussion Paper Number 52*, Beijer Institute of Ecological Economics, Estocolmo, Suecia.
- Berta A, Sumich JL, Kovacs KM (2006) *Marine mammals. Evolutionary biology*, 2nd edn. Elsevier, Academic Press, San Diego, EEUUA.
- Best EC, Dwyer RG, Seddon JM, Goldizen AW (2014) Associations are more strongly correlated with space use than kinship in female eastern grey kangaroos. *Animal Behaviour*, 89:1–10.
- Bingham BB, Noon BR (1997) Mitigation of habitat “take”: application to habitat conservation planning. *Conservation Biology*, 11:127–139.
- Boesch C (1996) Social grouping in Tai chimpanzees. En: McGrew WC, Marchant L, Nishida T (eds) *Great ape societies*, Cambridge University Press, New York, EEUUA, pp 101–113.
- Bonilla-Moheno M (2008) Forest recovery and management options in the Yucatan Peninsula, Mexico. Tesis doctoral, University of California, Santa Cruz, EEUUA.

- Börger L, Dalziel BD, Fryxell JM (2008) Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research. *Ecology Letters*, 11:637–50.
- Börger L, Franconi N, Ferretti F, Meschi F, Michele GD, Gantz A, Coulson T (2006) An integrated approach to identify spatiotemporal and individual-level determinants of animal home range size. *American Naturalist*, 168:471–485.
- Bowles S (2009) Did warfare among ancestral hunter-gatherers affect the evolution of human social behaviors? *Science*, 324:1293–1298.
- Boyd R, Richerson PJ (2009) Culture and the evolution of human cooperation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 364:3281–3288.
- Boyd R, Richerson PJ, Henrich J (2011) The cultural niche: why social learning is essential for human adaptation. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 108 Suppl:10918–10925.
- Boyer D, Crofoot MC, Walsh PD (2012) Non-random walks in monkeys and humans. *Journal of the Royal Society Interface*, 9:842–847.
- Boyer D, Ramos-Fernández G, Miramontes O, Mateos JL, Cocho G, Larralde H, Ramos H, Rojas F (2006) Scale-free foraging by primates emerges from their interaction with a complex environment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273:1743–50.
- Boyer D, Walsh PD (2010) Modelling the mobility of living organisms in heterogeneous landscapes: does memory improve foraging success? *Philosophical Transactions of the Royal Society. Series A, Mathematical, Physical and Engineering Sciences* 368:5645–59.
- Bradbury JW, Vehrencamp SL (2014) Complexity and behavioral ecology. *Behavioral Ecology*, 25:435–442.
- Bradshaw WE, Holzapfel CM (2006) Evolutionary Response To Rapid Climate Change. *Science*, 312:1477–1478.
- Brandt I, Love A (2015) Reductionism in Biology. En: Zalta E (ed), *Stanford Encyclopedia of Philosophy*, Fall 2015 edn. Consultada el 7 de marzo de 2016 en: <http://plato.stanford.edu/archives/fall2015/entries/reduction-biology/>
- Brashares JS (2003) Ecological, behavioral, and life-history correlates of mammal extinctions in West Africa. *Conservation Biology*, 17:733–743.
- Brereton R, Mallick SA, Kennedy SJ (2004) Foraging preferences of Swift parrots on Tasmanian Blue-gum: tree size, flowering frequency and flowering intensity. *Emu*, 104:377–383.
- Brook BW, Sodhi NS, Bradshaw CJ (2008) Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in Ecology and Evolution*, 23:453–60.
- Buck J, Buck E (1968) Mechanism of rhythmic synchronous flashing of fireflies. *Science*, 159:1319–1327.
- Bumann D, Krause J, Rubenstein D (1997) Mortality risk of spatial positions in animal groups: the danger of being in the front. *Behaviour*, 134:1063–1076.
- Burland TM, Bennett NC, Jarvis JUM, Faulkes CG (2002) Eusociality in African mole-rats: new insights from patterns of genetic relatedness in the Damaraland mole-rat (*Cryptomys damarensis*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 269:1025–1030.
- Burt WH (1943) Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy*, 24:346–352.
- Busia L, Schaffner CM, Aureli F (2015) Watch out or relax: conspecifics affect vigilance in wild spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Behaviour*, 153:107–124.

- Cairns SJ, Schwager SJ (1987) A comparison of association indices. *Animal Behaviour*, 35:1454–1469.
- Calambokidis J, Falcone EA, Quinn TJ, Burdin AM, Clapham PJ, Ford JKB, Gabriele CM, LeDuc R, Mattila D, Rojas-Bracho L, Straley JM, Taylor BL, Urbán J, Weller D, Witteveen BH, Yamaguchi M, Bendlin A, Camacho D, Flynn K, Havron A, Huggins J, Maloney N (2008) *SPLASH: structure of populations, levels of abundance and status of humpback whales in the North Pacific. Final report for Contract AB133F-03-RP-00078*, Cascadia Research, Olympia, EEUUA.
- Calvert W, Hedrick L, Brower L (1979) Mortality of the monarch butterfly (*Danaus plexippus* L.): avian predation at five overwintering sites in Mexico. *Science*, 204:847–851.
- Campos FA, Bergstrom ML, Childers A, Hogan JD, Jack KM, Melin AD, Mosdossy KN, Myers MS, Parr NA, Sargeant E, Schoof VAM, Fedigan LM (2014) Drivers of home range characteristics across spatiotemporal scales in a Neotropical primate, *Cebus capucinus*. *Animal Behaviour*, 91:93–109.
- Cantor M, Shoemaker LG, Cabral RB, Flores CO, Varga M, Whitehead H (2015) Multilevel animal societies can emerge from cultural transmission. *Nature, Communications*, 6:8091.
- Cantor M, Whitehead H (2013) The interplay between social networks and culture: theoretically and among whales and dolphins. *Philosophical Transactions of the Royal Society B, Biological Sciences*, 368:20120340.
- Canty A, Ripley B (2015) boot: Bootstrap R (S-Plus) Functions. R package version 1.3-17.
- Capra F (2007) Complexity and Life. *Systems Research and Behavioral Science*, 24:475–479.
- Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A, Hooper DU, Perrings C, Venail P, Narwani A, Mace GM, Tilman D, Wardle DA, Kinzig AP, Daily GC, Loreau M, Grace JB, Larigauderie A, Srivastava D, Naeem S (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486:59–67.
- Caro T, Sherman PW (2013) Eighteen reasons animal behaviourists avoid involvement in conservation. *Animal Behaviour*, 85:305–312.
- Caro T, Sherman PW (2012) Vanishing behaviors. *Conservation Letters*, 5:159–166.
- Carter GG, Wilkinson GS (2013) Food sharing in vampire bats: reciprocal help predicts donations more than relatedness or harassment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280:20122573.
- Cerling TE, Wittemyer G, Rasmussen HB, Vollrath F, Cerling CE, Robinson TJ, Douglas-Hamilton I (2006) Stable isotopes in elephant hair document migration patterns and dichanges. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 103:371–3.
- Chapman C (1988) Patterns of foraging and range use by three species of neotropical primates. *Primates*, 29:177–194.
- Chapman CA, Chapman LJ (1991) The Foraging Itinerary of Spider Monkeys: When to Eat Leaves? *Folia Primatologica*, 56:162–166.
- Chapman CA (1989a) Spider monkey sleeping sites: Use and availability. *American Journal of Primatology*, 18:53–60.
- Chapman CA (1989b) Spider monkey sleeping sites: Implications for primate group structure. *American Journal of Primatology*, 18:53–60.
- Chapman CA (1990) Association patterns of spider monkeys: the influence of ecology and sex on social organization. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 26:409–414.

- Chapman CA, Chapman LJ (2000) Determinants of group size in primates: the importance of travel costs. En: Boinski S, Garber P (eds) *On the move: how and why animals travel in groups*. University of Chicago Press, Chicago, EEUUA, pp 24–42
- Chapman CA, Pavelka MSM (2005) Group size in folivorous primates: ecological constraints and the possible influence of social factors. *Primates*, 46:1–9.
- Chapman CA, Rothman JM (2009) Within-species differences in primate social structure: evolution of plasticity and phylogenetic constraints. *Primates*, 50:12–22.
- Chapman CA, Rothman JM, Lambert JE (2012) Food as a selective force in primates. En: Mitani J, Call J, Kappeler P, Palombit RA, Silk JB (eds) *The evolution of primate societies*. University of Chicago Press, Chicago, EEUUA, pp 149–168.
- Chapman CA, Wrangham RW, Chapman LJ (1995) Ecological constraints on group size: an analysis of spider monkey and chimpanzee subgroups. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36:59–70.
- Chase ID, Tovey C, Spangler-Martin D, Manfredonia M (2002) Individual differences versus social dynamics in the formation of animal dominance hierarchies. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 99:5744–9.
- Chaves ÓM, Stoner KE (2011) Effectiveness of spider monkeys (*Ateles geoffroyi vellerosus*) as seed dispersers in continuous and fragmented rain forests in Southern Mexico. *International Journal of Primatology*, 32: 177–192
- Christakis NA, Fowler JH (2007) The spread of obesity in a large social network over 32 years. *New England Journal of Medicine*, 357:370–379.
- Clout MN, Elliott GP, Robertson BC (2002) Effects of supplementary feeding on the o spring sex ratio of kakapo: a dilemma for the conservation of a polygynous parrot. *Biological Conservation*, 107:13–18.
- Clutton-Brock T (2009) Cooperation between non-kin in animal societies. *Nature*, 462:51–57.
- Clutton-Brock TH, Gaynor D, McIlrath GM, al (1999) Predation, group size and mortality in a cooperative mongoose, *Suricata suricatta*. *Journal of Animal Ecology*, 68:672–683.
- Clutton-Brock TH, Harvey PH (1977) Primate ecology and social organization. *Journal of Zoology*, 183:1–39.
- Cocom Pech G (2012) *J-nool Gregorioe' juntúul miats'il maya. El abuelo Gregorio, un sabio maya*. Narrativa infantil, Ciudad de Mexico, México.
- Cohen IR (2006) Informational landscapes in art, science, and evolution. *Bulletin of Mathematical Biology*, 68:1213–1229.
- Cohen IR, Harel D (2007) Explaining a complex living system: dynamics, multi-scaling and emergence. *Journal of the Royal Society Interface*, 4:175–182.
- Cohen IR, Weizmann T (2009) Genetics as Explanation: Limits to the Human Genome Project. *Life Sciences*, 1–8.
- Colles A, Liow LH, Prinzing A (2009) Are specialists at risk under environmental change? Neoecological, paleoecological and phylogenetic approaches. *Ecology Letters*, 12:849–863.
- Connor R, Whitehead H (2005) Alliances II. Rates of encounter during resource utilization: a general model of intrasexual alliance formation in fission–fusion societies. *Animal Behaviour*, 69:127–132.
- Connor RC, Krützen M (2015) Male dolphin alliances in Shark Bay: changing perspectives in a 30-year study. *Animal Behaviour*, 103:223–235.

- Connor RC, Wells RS, Mann J, Read AJ (2000) The bottlenose dolphin. Social relationships in a fission-fusion society. En: Mann J, Connor RC, Tyack PL, Whitehead H (eds) *Cetacean societies*. Field studies of dolphins and whales. University of Chicago Press, Chicago, EEUUA, pp 91–126.
- Conradt L, Roper TJ (2000) Activity synchrony and social cohesion: a fission-fusion model. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267:2213–2218.
- Conradt L, Roper TJ (2005) Consensus decision making in animals. *Trends in Ecology and Evolution*, 20:449–456.
- Consortium IHG (2001) Initial sequencing and analysis of the human genome. *Nature*, 409:860–921.
- Costa JT, Fitzgerald TD (1996) Developments in social terminology: semantic battles in a conceptual war. *Trends in Ecology and Evolution*, 11:285–289.
- Costanza R, Arge R, Groot R De, Farber S, Grasso M, Hannon B, Limburg K, Naeem S, O'Neill RVO, Paruelo J, Raskin RG, Sutton P, van den Belt M (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387:253–260.
- Côté IM, Gross MR (1993) Reduced disease in offspring: A benefit of coloniality in sunfish. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 33:269–274.
- Côté IM, Poulin R (1995) Parasitism and Group-size In Social Animals : a Meta-analysis. *Behavioral Ecology*, 6:159–165.
- Courchamp F, Clutton-Brock T, Grenfell B (1999) Inverse density dependence and the Alle effect. *Trends in Ecology and Evolution*, 14:405–410.
- Courchamp F, Macdonald DW (2001) Crucial importance of pack size in the African wild dog, *Lycaon pictus*. *Animal Conservation*, 4:169–174.
- Couzin ID (2009) Collective cognition in animal groups. *Trends in Cognitive Sciences*, 13:36–43.
- Couzin ID (2006) Behavioral ecology: social organization in fission–fusion societies. *Current Biology*, 5:169–171.
- Couzin ID, Krause J (2003) Self-Organization and Collective Behavior in Vertebrates. *Advances in the Study of Behavior*, 32:1–75.
- Couzin ID, Krause J, Franks NR, Levin SA (2005) Effective leadership and decision-making in animal groups on the move. *Nature*, 433:2–5.
- Couzin ID, Krause J, James R, Ruxton GD, Franks NR (2002) Collective memory and spatial sorting in animal groups. *Journal of Theoretical Biology*, 218:1–11.
- Credit Suisse Research Institute (2015) *Global Wealth Report 2015*, Credit Suisse Research Institute, Zurich, Suiza.
- Crook Ellis JH, Goss-Custard JD (1976) Mammalian social systems: structure and function. *Animal Behaviour*, 24:261–274.
- Cross PC, Lloyd-Smith JO, Getz WM (2005) Disentangling association patterns in fission-fusion societies using African buffalo as an example. *Animal Behaviour*, 69:499–506.
- Darwin CR (1874) *The descent of man, and selection in relation to sex*, 2nd edn. John Murray, Londres, Reino Unido.
- Daura-Jorge FG, Cantor M, Ingram SN, Lusseau D, Simões-Lopes PC (2012) The structure of a bottlenose dolphin society is coupled to a unique foraging cooperation with artisanal fishermen. *Biology Letters*, 8:2–6.
- Davila-Velderrain J, Martinez-Garcia JC, Alvarez-Buylla ER (2015) Modeling the epigenetic attractors landscape: toward a post-genomic mechanistic understanding of development. *Frontiers in Genetics*, 6:1–14.

- Davis JM, Stamps JA (2004) The effect of natal experience on habitat preferences. *Trends in Ecology and Evolution*, 19:411–6.
- Dawkins R (2005) *The Ancestor's Tale: a pilgrimage to the dawn of life*. Mariner Books, Boston, EEUUA.
- Dechaume-Moncharmont FX, Cornuau JH, Keddar I, Ihle M, Montreuil S, Cézilly F (2011) Rapid assessment of female preference for male size predicts subsequent choice of spawning partner in a socially monogamous cichlid fish. *Comptes Rendus Biologies*, 334:906–910.
- DeDeo S, Krakauer DC, Flack JC (2010) Inductive game theory and the dynamics of animal conflict. *PLoS Computational Biology*, 6:1–16.
- Dennig F, Budolfson MB, Fleurbaey M, Siebert A, Socolow R (2015) Inequality, climate impacts on the future poor, and carbon prices. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 112: 15827-15832.
- Di Fiore A, Link A, Dew JL (2008) Diets of wild spider monkeys. En: Campbell CJ (ed) *Spider Monkeys. Behavior, Ecology and Evolution fo the Genus Ateles*, Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido, pp 81–137.
- Dietz T, Ostrom E, Stern P (2003) Struggle to govern the commons. *Science*, 302:1907–1912.
- Dirzo R, Young HS, Galetti M, Ceballos G, Isaac NJB, Collen B (2014) Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345:401–406.
- Done T (1982) Patterns in the distribution of coral communities across the central Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 1:95–107.
- Doran D (1997) Influence of seasonality on activity patterns, feeding behavior, ranging, and grouping patterns in Tai chimpanzees. *International Journal of Primatology*, 18:183–206.
- Dugatkin LA (2002) Cooperation in animals: an evolutionary overview. *Biology and Philosophy*, 17:459–476.
- Hill RA, Dunbar RIM (1998) An evaluation of the roles of predation rate and predation risk as selective pressures on primate grouping behaviour. *Behaviour*, 135:411–430.
- Dunbar R, Shultz S (2010) Bondedness and sociality. *Behaviour*, 147:775–803.
- Dunkelblum E, Gothilf S, Kehat M (1981) Sex pheromone of the tomato looper, *Plusia chalcites* (ESP). *Journal of Chemical Ecology*, 7:1081–1088.
- Dyer JRG, Ioannou CC, Morrell LJ, Croft DP, Couzin ID, Waters DA, Krause J (2008) Consensus decision making in human crowds. *Animal Behaviour*, 75:461–470.
- Egevang C, Stenhouse IJ, Phillips RA, Petersen A, Fow, JW, Silk JRD (2010) Tracking of Arctic terns *Sterna paradisaea* reveals longest animal migration. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 107:2078–2081.
- Ehrlich PR, Ehrlich AH (2016) Population, resources, and the faith-based economy: the situation in 2016. *Biophysical Economics and Resource Quality*, 1:3.
- Eisner R, Seabrook LM, McAlpine CA (2016) Are changes in global oil production influencing the rate of deforestation and biodiversity loss? *Biological Conservation*, 196:147–155.
- Ekman JB, Askenmo CEH (1984) Social rank and habitat use in willow tit groups. *Animal Behaviour*, 32:508–514.
- Ellis EC, Goldewijk KK, Siebert S, Lightman D, Ramankutty N (2010) Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. *Global Ecology and Biogeography*, 19:589–606.
- Emery Thompson M, Kahlenberg SM, Gilby IC, Wrangham RW (2007) Core area quality is associated with variance in reproductive success among female chimpanzees at Kibale National Park. *Animal Behaviour*, 73:501–512.



- Emery Thompson M, Wrangham RW (2006) Comparison of Sex Differences in Gregariousness in Fission-Fusion Species for Party Size. En: Newton-Fisher NE, Notman H, Reynolds V, Paterson J (eds) *Primates of Western Uganda*. Springer, Nueva York, EEUUA, pp 209–226.
- Emlen ST (1982) The Evolution of helping. An ecological constraints model. *American Naturalist*, 119:29–39.
- Evers E, de Vries H, Spruijt BM, Sterck EHM (2011) Better safe than sorry - Socio-spatial group structure emerges from individual variation in fleeing, avoidance or velocity in an agent-based model. *PLoS ONE*, 6:e26189.
- Fedigan LM, Baxter MJ (1984) Sex differences and social organization in free-ranging spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Primates*, 25:279–294.
- Fedigan LM, Fedigan L, Chapman CA, Glander KE (1988) Spider monkey home ranges: a comparison of radio telemetry and direct observation. *American Journal of Primatology*, 16:19–29.
- Fisher B, Christopher T (2007) Poverty and biodiversity: measuring the overlap of human poverty and the biodiversity hotspots. *Ecological Economics*, 62:93–101.
- Flack J (2014) Life's information hierarchy. *Santa Fe Institute Bulletin*, 28:13-24.
- Flack JC (2012) Multiple time-scales and the developmental dynamics of social systems. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 367:1802–10.
- Flack JC, Girvan M, de Waal FBM, Krakauer DC (2006) Policing stabilizes construction of social niches in primates. *Nature*, 439:426–9.
- Flack JC, Krakauer DC (2011) Challenges for complexity measures: a perspective from social dynamics and collective social computation. *Chaos*, 21:1–9.
- Flack JC, de Waal FBM, Krakauer DC (2005) Social structure, robustness, and policing cost in a cognitively sophisticated species. *American Naturalist*, 165:E126–E139.
- Foley JA (2005) Global consequences of land use. *Science*, 309:570–574.
- Ford JK, Ellis GM, Barrett-Lennard LG, Morton AB, Palm RS, Balcomb III KC (1998) Dietary specialization in two sympatric populations of killer whales (*Orcinus orca*) in coastal British Columbia and adjacent waters. *Canadian Journal of Zoology*, 76:1456–1471.
- Foster WA, Treherne JE (1981) Evidence for the dilution effect in the selfish herd from fish predation on a marine insect. *Nature*, 293:466–467.
- Franks NR, Pratt SC, Mallon EB, Britton NF, Stumper DJT (2002) Information flow, opinion polling and collective intelligence in house-hunting social insects. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 357:1567–83.
- Franks NR, Worley A, Grant K, Gorman AR, Vizard V, Plackett H, Doran C, Gamble ML, Stumpe MC, Sendova-Franks AB (2016) Social behaviour and collective motion in plant-animal worms. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283:20152946.
- Frère CH, Krützen M, Mann J, Watson-Capps JJ, Tsai YJ, Patterson EM, Connor R, Bejder L, Sherwin WB (2010) Home range overlap, matrilineal and biparental kinship drive female associations in bottlenose dolphins. *Animal Behaviour*, 80:481–486.
- Furrer RD, Kunc HP, Manser MB (2012) Variable initiators of group departure in a cooperative breeder: the influence of sex, age, state and foraging success. *Animal Behaviour*, 84:205–212.
- Furrer RD, Kyabulima S, Willems EP, Cant MA, Manser MB (2011) Location and group size influence decisions in simulated intergroup encounters in banded mongooses. *Behavioral Ecology*, 22:493–500.

- Fury CA, Ruckstuhl KE, Harrison PL (2013) Spatial and social sexual segregation patterns in Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*). *PLoS ONE*, 8:e52987.
- García-Frapolli E, Ayala-Orozco BB, Bonilla-Moheno M, Espadas-Manrique C, Ramos-Fernández G (2007) Biodiversity conservation, traditional agriculture and ecotourism: land cover/land use change projections for a natural protected area in the northeastern Yucatan Peninsula, Mexico. *Landscape and Urban Planning*, 83:137–153.
- Gardner A, Grafen A (2009) Capturing the superorganism: a formal theory of group adaptation. *Journal of Evolutionary Biology*, 22:659–671.
- Gardner A, West SA, Wild G (2011) The genetical theory of kin selection. *Journal of Evolutionary Biology*, 24:1020–1043.
- Ge H, Walhout AJM, Vidal M (2003) Integrating “omic” information: a bridge between genomics and systems biology. *Trends in Genetics*, 19:551–560.
- Getz WM, Fortmann-Roe S, Cross PC, Lyons A, Ryan SJ, Wilmers CC (2007) LoCoH: nonparameteric kernel methods for constructing home ranges and utilization distributions. *PLoS ONE*, 2:e207.
- Gilby IC, Wrangham RW (2008) Association patterns among wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) reflect sex differences in cooperation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62:1831–1842.
- Gill AB, Hart PJB (1994) Feeding behaviour and prey choice of the threespine stickleback: the interacting effects of prey size, fish size and stomach fullness. *Animal Behaviour*, 47:921–932.
- Gillingham MP, Bunnell FL (1989) Effects of learning on food selection and searching behaviour of deer. *Canadian Journal of Zoology*, 67:24–32.
- Ginsberg JR, Young TP (1992) Measuring association between individuals or groups in behavioural studies. *Animal Behaviour*, 44:377–379.
- Gintis H (2012) The evolution of human cooperation. *Cliodynamics*, 3:172–190.
- Giraldeau LA (1988) The stable group and the determinants of foraging group size. En: Meurant G (ed) *The Ecology of Social Behavior*. Academic Press, San Diego EEUUA, Londres, Reino Unido, pp 33–53.
- Giuggioli L, Potts J, Rubenstein DI, Levin SA (2013) Stigmergy, collective actions, and animal social spacing. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110: 16904–16909.
- Godde S, Humbert L, Côté SD, Réale D, Whitehead H (2013) Correcting for the impact of gregariousness in social network analyses. *Animal Behaviour*, 85:553–558.
- Godfrey SS, Bull CM, James R, Murray K (2009) Network structure and parasite transmission in a group living lizard, the gidgee skink, *Ergenia stokesii*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63:1045–1056.
- Gómez-Gardeñes J, Reinares I, Arenas A, Floría LM (2012) Evolution of cooperation in multiplex networks. *Scientific Reports*, 2:1–6.
- González-Bernal E, Brown GP, Shine R (2014) Invasive cane toads: social facilitation depends upon an individual’s personality. *PLoS ONE*, 9: e102880.
- González-Zamora A, Arroyo-Rodríguez V, Chaves OM, Sánchez-López S, Stoner KE, Riba-Hernández PR (2009) Diop spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in Mesoamerica: current knowledge and future directions. *American Journal of Primatology*, 71:8–20.
- Gordon DM (2003) The organization of work in social insect colonies. *Complexity*, 8:43–46.
- Gould S (2004) *La estructura de la teoría de la evolución*, 1ª edn en español. Tusquets editores, Barcelona, España.

- Gould SJ, Lloyd EA (1999) Individuality and adaptation across levels of selection: how shall we name and generalize the unit of Darwinism? *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 96:11904–11909.
- Grabowska-Zhang AM, Hinde CA, Garroway CJ, Sheldon BC (2016) Wherever I may roam: social viscosity and kin affiliation in a wild population despite natal dispersal. *Behavioral Ecology*, advanced access: doi: 10.1093/beheco/arw042
- Grant JWA, Chapman CA, Richardson KS (1992) Defended versus undefended home range size of carnivores, ungulates and primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 31:149–161.
- Grove M (2012) Space, time, and group size: a model of constraints on primate social foraging. *Animal Behaviour*, 83:411–419.
- Gwynne D, Rentz D (1983) Beetles on the bottle: male buprestids mistake stubbies for females (Coleoptera). *Australian Journal of Entomology*, 22:79–80.
- Hall LS, Krausman PR, Morrison ML (1997) The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin*, 25:173–182.
- Halpern BS, Walbridge S, Selkoe KA, Kappel CV, Micheli F, D'Agrosa C, Bruno JF, Casey KS, Ebert C, Fox HE, Fujita R, Heinemann D, Lenihan HS, Madin EMP, Perry MT, Selig ER, Spalding M, Sterneck R, Watson R (2008) A global map of human impact on marine ecosystems. *Science*, 319:948–52.
- Hamilton III WJ (1982) Baboon sleeping site preferences and relationships to primate grouping patterns. *American Journal of Primatology*, 3:41–53.
- Hamilton WD (1964) The genetical evolution of social behaviour II. *Journal of Theoretical Biology*, 7:17–52.
- Harris GM, Russell GJ, van Aarde RI, Pimm SL (2008) Rules of habitat use by elephants *Loxodonta africana* in southern Africa: insights for regional management. *Oryx*, 42:66–75.
- Hartwell KS, Notman H, Bonenfant C, Pavelka MSM (2014) Assessing the occurrence of sexual segregation in spider monkeys (*Ateles geoffroyi yucatanensis*), its mechanisms and function. *International Journal of Primatology*, 35:425–444.
- Hartwig W, Rosenberger AL, Norconk MA, Owl MY (2011) Relative brain size, gut size, and evolution in New World monkeys. *The Anatomical Record*, 294:2207–2221.
- Hasenjager MJ, Dugatkin LA (2015) Social network analysis in behavioral ecology. *Advances in the Study of Behavior*, 47: 39-114.
- Hatchwell B, Komdeur J (2000) Ecological constraints, life history traits and the evolution of cooperative breeding. *Animal Behaviour*, 59:1079–1086.
- Heithaus MR, Dill LM (2006) Does tiger shark predation risk influence foraging habitat use by bottlenose dolphins at multiple spatial scales. *Oikos*, 114:257–264.
- Heithaus MR, Dill LM (2002) Food availability and tiger shark predation risk influence bottlenose dolphin habitat use. *Ecology*, 83:480–491.
- Helbing D, Molnár P, Farkas IJ, Bolay K (2001) Self-organizing pedestrian movement. *Environment and Planning B Planning and Design*, 28:361–383.
- Hemelrijk C (2013) Simulating complexity of animal social behaviour. En: Edmonds B, Meyer R (eds) *Simulating social complexity. Understanding complex systems*. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg, Alemania, pp 581–615.

- Hemelrijk CK (1998) Spatial centrality of dominants without positional preference. *Artificial Life VI. Proceedings of the Sixth International Conference on Artificial Life*, 6:307–315.
- Hemelrijk CK (2002) Understanding social behaviour with the help of complexity science. *Ethology*, 108:655–672.
- Hemelrijk CK (2000) Social phenomena emerging by self-organization in a competitive, virtual world ('DomWorld'). *Learning to Behave Workshop II: Internalising Knowledge*, pp 11–18.
- Henzi SP, Barrett L (2007) Coexistence in female-bonded primate groups. *Advances in the Study of Behavior* 37:43–81.
- Henzi SP, Lusseau D, Weingrill T, van Schaik CP, Barr L (2009) Cyclicity in the structure of female baboon social networks. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63:1015–1021.
- Heupel MR, Simpfendorfer CA, Hueter RE (2004) Estimation of shark home ranges using passive monitoring techniques. *Environmental Biology of Fishes*, 71:135–142.
- Hill RA, Lee PC (1998) Predation risk as an influence on group size in cercopithecoid primates: implications for social structure. *Journal of Zoology (London)*, 245:447–456.
- Hinde R (1976) Interactions, relationships and social structure. *Man*, 11:1–17.
- Hoglander C, Dickson BG, Rosenstock SS, Anderson JJ (2015) Landscape models of space use by desert bighorn sheep in the Sonoran Desert of southwestern Arizona. *Journal of Wildlife Management*, 79:77–91.
- Holekamp KE, Smale L, Berg R, Cooper SM (1997) Hunting rates and hunting success in the spotted hyena (*Crocuta crocuta*). *Journal of Zoology*, 242:1–15.
- Holekamp KE, Smith JE, Strelhoff CC, van Horn RC, Watts HE (2012) Society, demography and genetic structure in the spotted hyena. *Molecular Ecology*, 21:613–632.
- Holme P, Min Park S, Kim BJ, Edling CR (2007) Korean university life in a network perspective: dynamics of a large affiliation network. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, 373:821–830.
- Holmes WG, Sherman PW (1982) The ontogeny of kin recognition in two species of ground squirrels. *American Zoologist*, 22:491–517.
- Hooper DU, Adair EC, Cardinale BJ, Byrnes JE, Hungare BA, Matulich KL, Gonzalez A, Duffy JE, Gamfeldt L, O'Connor MI (2012) A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature*, 486:105–108.
- Hurrell Crook J (1970) Social organization and the environment: aspects of contemporary social ethology. *Animal Behaviour*, 18:197–209.
- Hutchinson JMC, Waser PM (2007) Use, misuse and extensions of "ideal gas" models of animal encounter. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 82:335–59.
- Hutto RL (1985) Habitat selection by nonbreeding, migratory land birds. En: Cody ML (ed) *Habitat selection in birds*, Academic Press, Orlando, pp 455–476.
- Ilany A, Booms AS, Holekamp KE (2015) Topological effects of network structure on long-term social network dynamics in a wild mammal. *Ecology Letters*, 18:687–695.
- Ingram KK, Pilko A, Heer J, Gordon DM (2013) Colony life history and lifetime reproductive success of red harvester ant colonies. *Journal of Animal Ecology*, 82:540–550.

- IPCC (2014) Summary for Policymakers. En: Edenhofer O, Pichs-Madruga R, Sokona Y, Farahani E, Kadner S, Seyboth K, Adler A, Baum I, Brunner S, Eickemeier P, Kriemann B, Savolainen J, Schlömer S, von Stechow C, Zwickel T, Minx JC (eds.) *Climate change 2014: mitigation of climate change. Contribution of Working Group III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido, Nueva York, EEUUA, pp 1–33.
- IPCC (2013) Summary for Policymakers. En: Stocker T, Qin D, Plattner G, Tignor M, Allen SK, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley PM (eds) *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido, Nueva York, EEUUA, pp 1–29.
- Isbell LA, Pruett JD, Young TP (1998) Movements of vervets (*Cercopithecus aetiops*) and patas monkeys (*Erythrocebus patas*) as estimators of food resource size, density, and distribution. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 42:123–133.
- Jain S, Krishna S (2001) A model for the emergence of cooperation, interdependence, and structure in evolving networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98:543–547.
- Janson CH (2007) Experimental evidence for route integration and strategic planning in wild capuchin monkeys. *Animal Cognition*, 10:341–356.
- Janson CH (2000) Spatial movement strategies: theory, evidence and challenges. En: Boinski S, Garber PA (eds) *On the move: how and why animals travel in groups*. University of Chicago Press, Chicago, EEUUA, pp 165–203.
- Janson CH, Goldsmith ML (1995) Predicting group size in primates: foraging costs and predation risks. *Behavioral Ecology*, 6:326–336.
- Jarvis JU, O’Riain MJ, Bennett NC, Sherman PW (1994) Mammalian eusociality: a family affair. *Trends in Ecology and Evolution*, 9:47–51.
- Jetz W, Carbone C, Fulford J, Brown JH (2004) The scaling of animal space use. *Science*, 306:266–268.
- Johnson C, Piel AK, Forman D, Stewart FA, King A (2015) The ecological determinants of baboon troop movements at local and continental scales. *Movement Ecology*, 3:14.
- Johnson D, Blackwell PG, Macdonald DW, Kays R (2002) Does the resource dispersion hypothesis explain group living? *Trends in Ecology and Evolution*, 17:563–570.
- Johnson DH, Prairie N (1980) The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, 61:65–71.
- José-Domínguez JM, Savini T, Asensio N (2015) Ranging and site fidelity in northern pigtailed macaques (*Macaca leonina*) over different temporal scales. *American Journal of Primatology*, 77:841–853.
- Kappeler PM, Barrett L, Blumstein DT, Clutton-Brock TH (2013) Constraints and flexibility in mammalian social behaviour: introduction and synthesis. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 368:20120337.
- Kasper C, Voelkl B (2009) A social network analysis of primate groups. *Primates*, 50:343–356
- Kelley JL, Morrell LJ, Inskip C, Krause J, Croft D (2011) Predation risk shapes social networks in fission-fusion populations. *PLoS ONE*, 6:e24280.
- Kelt DA, Van Vuren D (1999) Energetic constraints and the relationship between body size and home range area in mammals. *Ecology*, 80:337–340.
- Kerth G (2010) Group decision-making in animal societies. En: Kappeler PM (ed) *Animal Behaviour: Evolution and Mechanisms*. Springer, Berlin-Heidelberg, Alemania, pp 241–265.

- Kerth G, Perony N, Schweitzer F (2011) Bats are able to maintain long-term social relationships despite the high fission-fusion dynamics of their groups. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278:2761–2767.
- Kie JG, Bowyer RT, Nicholson MC, Borosky B, Loft ER (2002) Landscape heterogeneity at differing scales: effects on spatial distribution of mule deer. *Ecology*, 83:530–544.
- Kie JG, Matthiopoulos J, Fieberg J, Powell RA, Cagnacci F, Mitchell MS, Gaillard J, Moorcroft PR (2010) The home-range concept: are traditional estimators still relevant with modern telemetry technology? *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 365:2221–2231.
- Kimura M, Weiss GH (1964) The stepping stone model of population structure and the decrease of genetic correlation with distance. *Genetics*, 49:561–576.
- King AJ, Cowlshaw G (2007) When to use social information: the advantage of large group size in individual decision making. *Biology Letters*, 3:137–139.
- King AJ, Douglas CMS, Huchard E, Isaac NJB, Cowlshaw G (2008) Dominance and affiliation mediate despotism in a social primate. *Current Biology*, 18:1833–1838.
- King AJ, Sueur C, Huchard E, Cowlshaw G (2011) A rule-of-thumb based on social affiliation explains collective movements in desert baboons. *Animal Behaviour*, 82:1337–1345.
- Kitano H (2002) Systems biology: a brief overview. *Science*, 295:1662–1664.
- Knowlton JL, Graham CH (2010) Using behavioral landscape ecology to predict species' responses to land-use and climate change. *Biological Conservation*, 143:1342–1354.
- Koenig A, Scarry CJ, Wheeler BC, Borries C (2013) Variation in grouping patterns, mating systems and social structure: what socio-ecological models attempt to explain. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 368:20120348.
- Kokko H, Johnstone RA, Clutton-Brock TH (2001) The evolution of cooperative breeding through group augmentation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268:187–196.
- Kokko H, Sutherland WJ (2001) Ecological traps in changing environments: ecological and evolutionary consequences of a behavioral mediated Allee effect. *Evolutionary Ecology Research*, 3:537–551.
- Krakauer D, Bertschinger N, Olbrich E, Ay N, Flack J (2014) The information theory of individuality. *arXiv*: 1412.2447
- Krause J, Ruxton GD, Krause S (2010) Swarm intelligence in animals and humans. *Trends in Ecology and Evolution*, 25:28–34.
- Krebs JR, Davies NB, West SA (2012) *An introduction to behavioral ecology*, 4th edn. Wiley-Blackwell, Oxford, Reino Unido.
- Kriska G, Horváth G, Andrikovics S (1998) Why do mayflies lay their eggs en masse on dry asphalt roads? Water-imitating polarized light reflected from asphalt attracts Ephemeroptera. *Journal of Experimental Biology*, 201:2273–2286.
- Kröpotkin P (1902) *El apoyo mútuo. Un factor de la evolución*, 3ra edición. Instituto de estudios anarquistas, Santiago, Chile.
- Kurten EL (2013) Cascading effects of contemporaneous defaunation on tropical forest communities. *Biological Conservation*, 163:22–32.

- Laland K, Uller T, Feldman M, Sterenly K, Müller GB, Moczek A, Jablonka E, Odling-Smee J, Wray GA, Hoekstra H, Futuyma DJ, Lenski RE, Mackay TFC, Schluter D, Strassmann JE (2014). Does evolutionary theory need a rethinking. *Nature*, 514:161–165.
- Laland KN, Odling-Smee J, Myles S (2010) How culture shaped the human genome: bringing genetics and the human sciences together. *Nature Reviews Genetics*, 11:137–148.
- Lee S (2006) The scaling behavior of a predator's critical attack angle during a predator-attack-induced phase-like transition in a prey flock. *Journal of the Korean Physical Society*, 49:2040–2044.
- Lehmann J, Boesch C (2003) Social influences on ranging patterns among chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) in the Tai National Park, Cote d'Ivoire. *Behavioral Ecology*, 14:642–649.
- Lehmann L, Keller L (2006) The evolution of cooperation and altruism – a general framework and a classification of models. *Journal of Evolutionary Biology* 19:1365–1376.
- Leleu C, Cotrel C, Barrey E (2004) Effect of age on locomotion of Standardbred trotters in training. *Equine and Comparative Exercise Physiology*, 1:107–117.
- Levins R, Lewontin R (1985) The organism as the subject and object of evolution. En: *The dialectical biologist*. Harvard University Press, Massachusetts, EEUU, Cambridge, Reino Unido, pp 85–106.
- Lewontin R (1999) La Evolución. En: Núñez-Farfán J, Eguarte L (eds) *La evolución biológica*, UNAM-CONABIO, Ciudad de México, México, pp 25–34.
- Lin BB, Perfecto I, Vandermeer J (2008) Synergies between agricultural intensification and climate change could create surprising vulnerabilities for crops. *BioScience*, 58:847.
- Linklater WL (2004) Wanted for conservation research: behavioral ecologists with a broader perspective. *BioScience*, 54:352.
- Linnell JDC, Andersen R, Kvam T, Andrén H, Liberg O, Odden J, Moa PF (2001) Home range size and choice of management strategy for lynx in Scandinavia. *Environmental Management*, 27:869–879.
- Lohmann K (2004) Geomagnetic map used in sea-turtle navigation. *Nature*, 428:909–910.
- Lohmann KJ, Lohmann CMF (1996) Orientation and open-sea navigation in sea turtles. *Journal of Experimental Biology*, 199:73–81.
- Lusseau D, Newman MEJ (2004) Identifying the role that animals play in their social networks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271 Suppl :S477–81.
- Lyons AJ, Turner WC, Getz WM (2013) Home range plus: a space-time characterization of movement over real landscapes. *Movement Ecology*, 1:2.
- Markham AC, Lonsdorf E V, Pusey AE, Murray CM (2015) Maternal rank influences the outcome of aggressive interactions between immature chimpanzees. *Animal Behaviour*, 100:192–198.
- Marsh C, Link A, King-Bailey G, Donati G (2016) Effects of fragment and vegetation structure on the population abundance of *Ateles hybridus*, *Alouatta seniculus* and *Cebus albifrons* in Magdalena Valley, Colombia. *Folia Primatologica*, 87:17–30.
- McCauley DJ, Pinsky ML, Palumbi SR, Estes JA, Joyce FH, Warner RR (2015) Marine defaunation: animal loss in the global ocean. *Science*, 347:247–254.
- McCowan B, Anderson K, Heagarty A, Cameron A (2008) Utility of social network analysis for primate behavioral management and well-being. *Applied Animal Behaviour Science*, 109:396–405.

- McFarland Symington M (1990) Fission-fusion social organization in *Ateles* and *Pan*. *International Journal of Primatology*, 11:47–61.
- Mcnamara JM, Barta Z, Klaassen M, Bauer S (2011) Cues and the optimal timing of activities under environmental changes. *Ecology Letters*, 14:1183–1190.
- Mery F, Burns JG (2010) Behavioural plasticity: an interaction between evolution and experience. *Evolutionary Ecology*, 24:571–583.
- Miller JA., Pusey AE, Gilby IC, Schroepfer-Walker K, Markham AC, Murray CM (2014) Competing for space: female chimpanzees are more aggressive inside than outside their core areas. *Animal Behaviour*, 87:147–152.
- Miramontes O, Boyer D, Bartumeus F (2012) The effects of spatially heterogeneous prey distributions on detection patterns in foraging seabirds. *PLoS ONE*, 7: e34317.
- Miramontes O, DeSouza O (2014) Social evolution: new horizons. En: Benítez M, Miramontes O, Valiente-Banua (eds) *Frontiers in ecology, evolution and complexity*, CopIt-arXives, Ciudad de México, México, pp 232–348.
- Mitteldorf J, Wilson DS (2000) Population viscosity and the evolution of altruism. *Journal of Theoretical Biology*, 204:481–96.
- Modig AO (1996) Effects of body size and harem size on male reproductive behaviour in the southern elephant seal. *Animal Behaviour*, 51:1295–1306.
- Molnár PK, Derocher AE, Lewis M a, Taylor MK (2008) Modelling the mating system of polar bears: a mechanistic approach to the Allee effect. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275:217–226.
- Molvar E, Bowyer R (1994) Costs and benefits of group living in a recently social ungulate: the Alaskan moose. *Journal of Mammalogy*, 75:621–630.
- Moore JA, Bell BD, Linklater WL (2008) The debate on behavior in conservation: New Zealand integrates theory with practice. *BioScience*, 58:454-459.
- Morton JF (2007) The impact of climate change on smallholder and subsistence agriculture. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 104:19680–19685.
- Mourier J, Vercelloni J, Planes S (2012) Evidence of social communities in a spatially structured network of a free-ranging shark species. *Animal Behaviour*, 83:389–401.
- Muir WM (1996) Group selection for adaptation to multiple-hen cages: selection program and direct responses. *Poultry Science*, 75:447–458.
- Murray CM, Eberly LE, Pusey AE (2006) Foraging strategies as a function of season and rank among wild female chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Behavioral Ecology*, 17:1020–1028.
- Murray CM, Gilby IC, Mane S V, Pusey AE (2008) Adult male chimpanzees inherit maternal ranging patterns. *Current Biology*, 18:20–24.
- Murray CM, Mane SV, Pusey AE (2007) Dominance rank influences female space use in wild chimpanzees, *Pan troglodytes*: towards an ideal despotic distribution. *Animal Behaviour*, 74:1795–1804.
- Nagel T (1998) Reductionism and antireductionism. *Novartis Foundation Symposia*, 213:3–10; discussion 10–14, 73–75.
- Nagy KA (2005) Field metabolic rate and body size. *Journal of Experimental Biology*, 208:1621–1625.
- Nathan R, Getz WM, Revilla E, Holyoak M, Kadmon R, Saltz D, Smouse PE (2008) A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 105:19052–19059.



- Newton-Fisher NE (1999) Association by male chimpanzees: a social tactic? *Behaviour*, 136:705–730.
- Nonacs P, Dill LM (1990) Mortality risk vs. food quality trade-offs in a common currency: ant patch preferences. *Ecology*, 71:1886–1892.
- Nowak MA, Tarnita CA, Wilson EO (2010) The evolution of eusociality. *Nature*, 466:1057–1062.
- Odling-Smee FJ, Laland KN, Feldman MW (2003) *Niche construction: the neglected process in evolution*, Princeton University Press, Princeton, EEUUA, Oxford, Reino Unido.
- Oh KP, Badyaev A V (2010) Structure of social networks in a passerine bird: consequences for sexual selection and the evolution of mating strategies. *American Naturalist*, 176:E80–E89.
- Ohtsuki H, Hauert C, Lieberman E, Nowak MA (2006) A simple rule for the evolution of cooperation on graphs and social networks. *Nature*, 441:502–505.
- Okasha S (2005) Multilevel selection and the major transitions in evolution. *Philosophy of Science*, 72:1013–1025.
- Ostrom E (1990) *Governing the commons. The Evolution of Institutions for Collective Action*, Indiana University, Indiana, EEUUA.
- Ostrom E (2008) Tragedy of the Commons. En: Durlauf SN, Blume EL (eds) *The new palgrave dictionary of economics online*, 2nd ed, Palgrave Macmillan, pp 360–362.
- Palkovacs EP, Dalton CM (2015) Ecosystem consequences of behavioural plasticity and contemporary evolution. En: Candolin U, Wong B (eds) *Behavioural responses to a changing world: mechanisms and consequences*, Oxford University Press, Oxford, Reino Unido, pp 175–189.
- PaquM, Doutrelant C, Loubon M, Theron F, Rat M, Covas R (2016) Communal roosting, thermoregulatory benefits and breeding group size predictability in cooperatively breeding sociable weavers. *Journal of Avian Biology*, advanced access: doi: [10.1111/jav.00916]
- Parr NA, Melin AD, Fedigan LM (2011) Figs are more than fallback foods: the relationship between *Ficus* and *Cebus* in a tropical dry forest. *International Journal of Zoology*, 2011: 1-10.
- Pearce DJG, Miller AM, Rowlands G, Turner MS (2014) Role of projection in the control of bird flocks. *Proceedings of the National Academy of Science*, 111:10422–10426.
- Perony N, Townsend SW (2013) Why did the meerkat cross the road? Flexible adaptation of phylogenetically-old behavioural strategies to modern-day threats. *PLoS ONE*, 8:1–5.
- Petit O, Bon R (2010) Decision-making processes: the case of collective movements. *Behavioural Processes*, 84:635–647.
- Pilot M, Dahlheim ME, Hoelzel AR (2010) Social cohesion among kin, gene flow without dispersal and the evolution of population genetic structure in the killer whale (*Orcinus orca*). *Journal of Evolutionary Biology*, 23:20–31.
- Pimm SL, Russell GJ, Gittleman JL, Brooks TM (1995) The future of biodiversity. *Science*, 269:347–350.
- Pinacho Guendulain B (2010) Patrones de agrupación de un grupo de monos araña de manos negras (*Ateles geoffroyi*) en Punta Laguna, Yucatán. Tesis de maestría, CIIDIR Unidad Oaxaca, IPN, Oaxaca, México.
- Popa-Lisseanu AG, Bontadina F, Mora O, Ibáñez C (2008) Highly structured fission–fusion societies in an aerial-hawking, carnivorous bat. *Animal Behaviour*, 75:471–482.
- Potts SG, Biesmeijer JC, Kremen C, Neumann P, Schweiger O, Kunin WE (2010) Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology and Evolution*, 25:345–353.

- Powell RA (2000) Animal home ranges and territories and home range estimators. En: Boitani L, Fuller T (eds) *Research techniques in animal ecology: controversies and consequences*, Columbia University Press, Nueva York, EEUUA, pp 65–111.
- Puga-Gonzalez I, Hoscheid A, Hemelrijk CK (2015) Friendship, reciprocity, and interchange in an individual-based model. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69:383–394.
- Purcell J, Brelsford A, Avilés L (2012) Co-evolution between sociality and dispersal: the role of synergistic cooperative benefits. *Journal of Theoretical Biology*, 312:44–54.
- R Core Team (2014) R: A language and environment for statistical computing.
- Radespiel U, Ehresmann P, Zimmermann E (2003) Species-specific usage of sleeping sites in two sympatric mouse lemur species (*Microcebus murinus* and *M. ravelobensis*) in northwestern Madagascar. *American Journal of Primatology*, 59:139–151.
- Raihani NJ, Grutter AS, Bshary R (2010) Punishers benefit from third-party punishment in fish. *Science*, 327:171.
- Rainey P, Rainey K (2003) Evolution of cooperation and conflict in experimental bacterial populations. *Nature*, 425:72–74.
- Ramos-Fernández G (2005) Vocal communication in a fission-fusion society: Do spider monkeys stay in touch with close associates? *International Journal of Primatology*, 26:1077–1092.
- Ramos-Fernández G (2008) Communication in spider monkeys: the function and mechanisms underlying the use of the whinny. En: Campbell CJ (ed) *Spider Monkeys. Behavior, Ecology and Evolution fo the Genus Ateles*, Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido, pp 220–235.
- Ramos-Fernández G, Boyer D, Aureli F, Vick LG (2009) Association networks in spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63:999–1013.
- Ramos-Fernández G, Boyer D, Gómez VP (2006) A complex social structure with fission–fusion properties can emerge from a simple foraging model. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60:536–549.
- Ramos-Fernández G, Mateos JL, Miramontes O, Cocho G, Larralde H, Ayala-Orozco B (2004) Lévy walk patterns in the foraging movements of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 55:223–230.
- Ramos-Fernández G, Morales JM (2014) Unraveling fission-fusion dynamics: how subgroup properties and dyadic interactions influence individual decisions. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68:1225–1235.
- Ramos-Fernandez G, Pinacho-Guendulain B (2009) Dicomposition of black-handed black spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in a seasonally dry forest in the Yucatan peninsula, Mexico. *American Journal of Primatology*, 71:addendum.
- Ramos-Fernandez G, Smith Aguilar SE, Schaffner CM, Vick LG, Aureli F (2013) Site fidelity in space use by spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in the Yucatan peninsula, Mexico. *PLoS ONE* 8:e62813.
- Ramos-Fernández G, Vick LG, Aureli F, Schaffner C, Taub DM (2003) Behavioral ecology and conservation status of spider monkeys in the *Otoch Ma'ax Yetel Kooch* protected area. *Neotropical Primates* 11:155–158.
- Ratnieks FLW, Foster KR, Wenseleers T (2006) Conflict resolution in insect societies. *Annual Review of Entomology*, 51:581–608.
- Reichard U (1998) Sleeping sites, sleeping places, and presleep behavior of gibbons (*Hylobates lar*). *American Journal of Primatology*, 46:35–62.

- Rhodes M, Wardell-Johnson GW, Rhodes MP, Raymond B (2006) Applying network analysis to the conservation of habitat trees in urban environments: a case study from Brisbane, Australia. *Conservation Biology*, 20:861–870.
- Rice DW, Wolman AA, Braham HW (1984) The gray whale, *Eschrichtius robustus*. *Marine Fisheries Review*, 46:7–14.
- Riesch R, Barrett-Lennard LG, Ellis GM, Ford JKB, Deecke VB (2012) Cultural traditions and the evolution of reproductive isolation: ecological speciation in killer whales? *Biological Journal of the Linnean Society*, 106:1–17.
- Riipi M, Alatalo R V, Lindström L, Mappes J (2001) Multiple benefits of gregariousness cover detectability costs in aposematic aggregations. *Nature*, 413:512–514.
- Robertson BA, Rehage JS, Sih A (2013) Ecological novelty and the emergence of evolutionary traps. *Trends in Ecology and Evolution*, 28:552–560.
- Rodríguez RL, Rebar D, Fowler-Finn KD (2013) The evolution and evolutionary consequences of social plasticity in mate preferences. *Animal Behaviour*, 85:1041–1047.
- Rose S (2000) Précis of Lifelines: biology, freedom, determinism. *Behavioral and Brain Sciences*, 22:871–921.
- Rosenberg A (2001) Reductionism in a historical science. *Philosophy of Science*, 68:135.
- Ryan SJ, Starks PT, Milton K, Getz WM (2008) Intersexual conflict and group size in *Alouatta palliata*: a 23-year evaluation. *International Journal of Primatology*, 29:405–420.
- Sala OE, Chapin FS, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A, Leemans R, Lodge DM, Mooney HA, Oesterheld M, Poff NL, Sykes MT, Walker BH, Walker M, Wall DH (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287:1770–1774.
- Samuel MD, Pierce DJ, Garton EO (1985) Identifying areas of concentrated use within the home range. *Journal of Animal Ecology*, 54:711–719.
- Sanderson CE, Jobbins SE, Alexander KA (2014) With Allee effects, life for the social carnivore is complicated. *Population Ecology*, 56:417–425.
- Santos FC, Pacheco JM, Lenaerts T (2006) Cooperation prevails when individuals adjust their social ties. *PLoS Computational Biology*, 2:e140.
- Sathe S, Kaushik S, Lalremruata A, Lalremruata A, Aggarwal RK, Cavender JC, Nanjundiah V (2010) Genetic heterogeneity in wild isolates of cellular slime mold social groups. *Microbial Ecology*, 60:137–148.
- Schaffner CM, Rebecchini L, Ramos-Fernández G, Vick L, Aueli F (2012) Spider monkeys (*Ateles geoffroyi yucatanensis*) cope with the negative consequences of hurricanes through changes in diet, activity budget, and fission–fusion dynamics. *International Journal of Primatology*, 33:922–936.
- Schino G, di Sorrentino EP, Tiddi B (2007) Grooming and coalitions in Japanese macaques (*Macaca fuscata*): Partner choice and the time frame reciprocation. *Journal of Comparative Psychology*, 121:181–188.
- Schlaepfer MA, Runge MC, Sherman PW (2002) Ecological and evolutionary traps. *Trends in Ecology and Evolution*, 17:474–480.
- Schradin C, Schmohl G, Rödel HG, Schoepf I, Treffler SM, Brenner J, Bleeker M, Schubert M, König B, Pillay N (2010) Female home range size is regulated by resource distribution and intraspecific competition: a long-term field study. *Animal Behaviour*, 79:195–203.
- Scott Keogh J (2009) Evolutionary, behavioural and molecular ecology must meet to achieve long-term conservation goals. *Molecular Ecology*, 18:3761–3762.

- Segura DF, Viscarr MM, Carabajal Paladrino LZ, Ovruskit SM, Cladera JL (2007) Role of visual information and learning in habitat selection by a generalist parasitoid foraging for concealed hosts. *Animal Behaviour*, 74:131–142.
- SEMARNAT (2010). NORMA Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Diario Oficial de la Federación, Ciudad de México, México (texto vigente publicado el 30 de diciembre de 2010).
- Seyfarth RM, Cheney DL, Bergman TJ (2005) Primate social cognition and the origins of language. *Trends in Cognitive Sciences*, 9:264–266.
- Sgrò CM, Lowe AJ, Hoffmann AA (2011) Building evolutionary resilience for conserving biodiversity under climate change. *Evolutionary Applications*, 4:326–337.
- Shier DM (2006) Effect of family support on the success of translocated black-tailed prairie dogs. *Conservation Biology*, 20:1780–1790.
- Shimooka AND (2003) Seasonal variation in association patterns of wild spider monkeys (*Ateles belzebuth belzebuth*) at La Macarena, Colombia. *Primates*, 44:83–90.
- Shimooka AND (2005) Sexual differences in ranging of *Ateles belzebuth belzebuth* at La Macarena, Colombia. *International Journal of Primatology*, 26:385–406.
- Shimooka AND, Campbell CJ, Di Fiore A, Felton AM, Izawa K, Link A, Nishimura A, Ramos-Fernández G, Wallace RB (2008) Demography and group composition of *Ateles*. En: Campbell CJ (ed) *Spider Monkeys. Behavior, Ecology and Evolution fo the Genus Ateles*, Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido, pp 329–350.
- Shultz S, Opie C, Atkinson QD (2011) Stepwise evolution of stable sociality in primates. *Nature*, 479:219–222.
- Sih A (2013) Understanding variation in behavioural responses to human-induced rapid environmental change: a conceptual overview. *Animal Behaviour*, 85:1077–1088.
- Sih A, Ferrari MCO, Harris DJ (2011) Evolution and behavioural responses to human-induced rapid environmental change. *Evolutionary Applications*, 4:367–387.
- Silk JB, Beehner JC, Bergman TJ, Crockford C, Ench AL, Moscovice LR, Wittig RM, Seyfarth RM, Cheney DL (2009) The benefits of social capital: close social bonds among female baboons enhance offspring survival. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276:3099–3104.
- Slater K, Schaffner CM, Aureli F (2009) Sex differences in the social behavior of wild spider monkeys (*Ateles geoffroyi yucatanensis*). *American Journal of Primatology*, 29:1657–1669.
- Slater KY, Schaffner CM, Aureli F (2007) Embraces for infant handling in spider monkeys: evidence for a biological market? *Animal Behaviour*, 74:455–461.
- Smith JE, Kolowski JM, Graham KE, Dawes SE, Holekamp KE (2008) Social and ecological determinants of fission-fusion dynamics in the spotted hyaena. *Animal Behaviour*, 76:619–636.
- Smith JE, Memenis SK, Holekamp KE (2007) Rank-related partner choice in the fission–fusion society of the spotted hyena (*Crocuta crocuta*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61:753–765.
- SMN (2015) Normales climatológicas en la estación 00023012 (Cobá, Quintana Roo), periodo 1980-2010. <http://www.cm.colpos.mx/meteoro/progde/norm/nr2000/listd.htm>. Consultado el 20 de Mayo de 2015
- Snell-Rood EC (2013) An overview of the evolutionary causes and consequences of behavioural plasticity. *Animal Behaviour*, 85:1004–1011.

- Soberón Mainero J (1999) ¿La teoría de la selección natural es tautológica? En: Núñez-Farfán J, Eguiarte LE (eds) *La Evolución Biológica*, UNAM-CONABIO, Ciudad de México, México, pp 87–92.
- Solé R V, Bonabeau E, Delgado J, Fernández P, Marín J (2000) Pattern formation and optimization in army ant raids. *Artificial Life*, 6:219–26.
- Somers MJ, Graf JA, Szykman M, Slotow R, GussM (2008) Dynamics of a small re-introduced population of wild dogs over 25 years: Allee effects and the implications of sociality for endangered species' recovery. *Oecologia*, 158:239–247.
- Spehar SN, Link A, Di Fiore A (2010) Male and female range use in a group of white-bellied spider monkeys (*Ateles belzebuth*) in Yasuní National Park, Ecuador. *American Journal of Primatology*, 72:129–41.
- Stander PE (1992) Cooperative hunting in lions: the role of the individual. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 29:445–454.
- Stanton MA, Mann J (2012) Early social networks predict survival in wild bottlenose dolphins. *PLoS ONE*, 7:e47508.
- Stearns SC (1989) The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *BioScience*, 39:436–445.
- Stephens P, Sutherland W (1999) Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 14:401–405.
- Stephens PA, Russell AF, Young AJ, Sutherland WJ, Clutton-Brock TH (2005) Dispersal, eviction, and conflict in meerkats (*Suricata suricatta*): an evolutionarily stable strategy model. *American Naturalist*, 165:120–35.
- Sterck EHM, Watts DP, van Schaik CP (1997) The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41:291–309.
- Studel K (2000) The physiology and energetics of movement: effects on individuals and groups. En: Boinski S, Garber PA (eds) *On the move: how and why animals travel in groups*, University of Chicago Press, Chicago, EEUUA, Londres, Reino Unido, pp 9–23.
- Strandburg-Peshkin A, Farine D., Couzin ID, Crofoot M. (2015) Shared decision-making drives collective movement in wild baboons. *Science*, 348:1358–1361.
- Suárez E (2005) Reduccionismo and biología en la era postgenómica. *Ciencias*, 79:55–64.
- Sueur C, King AJ, Conradt L, Kerth G, Lusseau D, Mettke-Hofmann C, Schaffner C, Williams L, Zinner D, Aureli F (2011) Collective decision-making and fission-fusion dynamics: a conceptual framework. *Oikos*, 120:1608–1617.
- Sueur C, Petit O (2008) Organization of group members at departure is driven by social structure in Macaca. *International Journal of Primatology*, 29:1085–1098.
- Sugardjito J, te Boekhorst IJA, van Hooff JARAM (1987) Ecological constraints on the grouping of wild orang-utans (*Pongo pygmaeus*) in the Gunung Leuser National Park, Sumatra, Indonesia. *International Journal of Primatology*, 8:17–41.
- Sumner S, King AJ (2011) Actions speak louder than words in socially foraging human groups. *Communicative and Integrative Biology*, 4:755–7.
- Sumpter DJT (2006) The principles of collective animal behaviour. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 361:5–22.
- Szathmáry E (2015) Toward major evolutionary transitions theory 2.0. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 112:10104–10111.
- Szathmáry E, Maynard Smith J (1995) The major evolutionary transitions. *Nature*, 374:227–232.

- Taylor PD, Day T (2004) Cooperate with thy neighbour? *Nature*, 428:611–612.
- te Boekhorst IJA, Hogeweg P (1994) Effects of tree size on travelband formation in orang-utans: data analysis suggested by a model study. En: Brooks RA, Maes P (eds) *Artificial Life IV*, MIT Press, Cambridge EEUU, pp 119–128.
- Tennie C, Call J, Tomasello M (2009) Ratcheting up the ratchet: on the evolution of cumulative culture. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 364:2405–15.
- Théry M (1992) The evolution of leks through female choice: differential clustering and space utilization in six sympatric manakins. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 30:227–237.
- Tobin PC, Berec L, Liebhold AM (2011) Exploiting Allee effects for managing biological invasions. *Ecology Letters*, 14:615–624.
- Tobón W, Urquiza-Hass T, Ramos-Fernández G, Calixto-Pérez E, Alarcón J, Kolb M, Koleff P (2012) *Prioridades para la conservación de los primates en México*, CONABIO, Ciudad de México, México.
- Tonniss B, Grant PR, Grant BR, Petren K (2005) Habitat selection and ecological speciation in Galápagos warbler finches (*Certhidea olivacea* and *Certhidea fusca*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272:819–26.
- Treves A, Drescher A, Ingrisano N (2001) Vigilance and aggregation in black howler monkeys (*Alouatta pigra*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 50:90–95.
- Tucker MA, Ord TJ, Rogers TL (2014) Evolutionary predictors of mammalian home range size: body mass, diand the environment. *Global Ecology and Biogeography*, 23:1105–1114.
- Tucker VA (1975) The energetic costs of moving around. *American Scientist*, 63:413–419.
- Tucker VA (1970) Energetic cost of locomotion in animals. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 34:841–846.
- Tuomainen U, Candolin U (2011) Behavioural responses to human-induced environmental change. *Biological Reviews*, 86:640–657.
- Tylianakis JM, Didham RK, Bascompte J, Wardle DA (2008) Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11:1351–1363.
- Valero A (2004) Spider monkey (*Ateles geoffroyi yucatanensis*) travel patterns in a subtropical forest of Yucatan, Mexico. Tesis de doctorado, University of St. Andrews, St. Andrews, Escocia.
- Valero A, Byrne RW (2007) Spider monkey ranging patterns in Mexican subtropical forest: do travel routes reflect planning? *Animal Cognition*, 10:305–15.
- Valero A, Schaffner CM, Vick LG, Aureli F, Ramos-Fernández G (2006) Intragroup lethal aggression in wild spider monkeys. *American Journal of Primatology*, 68:732–737.
- Valiente-Banua, Arizmendi MC, Rojas-Martínez A, Domínguez-Canseco L (1996) Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal Tropical Ecology*, 12:103–119.
- van Beest FM, Rivrud IM, Loe LE, Milner JM, Mysterud A (2011) What determines variation in home range size across spatiotemporal scales in a large browsing herbivore? *Journal of Animal Ecology*, 80:771–85.
- van der Post DJ, Verbrugge R, Hemelrijk CK (2015) The evolution of different forms of sociality: behavioral mechanisms and eco-evolutionary feedback. *PLoS ONE*, 10:e0117027.
- Van Regenmortel MHV (2004) Reductionism and complexity in molecular biology. *EMBO Reports*, 5:1016–1020.

- van Schaik CP (2013) The costs and benefits of flexibility as an expression of behavioural plasticity: a primate perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences*, 368:20120339–20120339.
- van Schaik CP, van Hoof JARAM (1983) On the ultimate causes of primate social systems. *Behaviour*, 85:91–117.
- van Veelen M, García J, Avilés L (2010) It takes grouping and cooperation to gsociality. *Journal of Theoretical Biology*, 264:1240–1253.
- VanderWaal KL, Wang H, McCowan B, Fushing H, Isbell LA (2013) Multilevel social organization and space use in reticulated giraffe (*Giraffa camelopardalis*). *Behavioral Ecology*, 25:17–26.
- Villalobos F, Rangel T (2014) Geographic patterns of biodiversity. En: Benítez M, Miramontes O, Valiente-Banua (eds) *Frontiers in ecology, evolution and complexity*, Coplt-arXives, Ciudad de México, México, pp 1–11.
- Vitousek PM (1994) Beyond global warming : ecology and global change. *Ecology*, 75:1861–1876.
- Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J, Melillo JM (1997) Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277:494–499.
- Voelkl B, Kasper C (2009) Social structure of primate interaction networks facilitates the emergence of cooperation. *Biology Letters*, 5:462–4.
- Voelkl B, Noe R (2008) The influence of social structure on the propagation of social information in artificial primate groups: a graph-based simulation approach. *Journal of Theoretical Biology*, 252:77–86.
- Vos M, Hemerik L, VLEM (1998) Patch exploitation by the parasitoids *Cotesia rubecula* and *Cotesia glomerata* in multi-patch environments with different host distributions. *Journal of Animal Ecology*, 67:774–783.
- Vrba ES, Gould SJ (1986) The hierarchical expansion of sorting and selection: sorting and selection cannot be equated. *Paleobiology*, 12:217–228.
- Vugt M Van (2006) Evolutionary Origins of Leadership and Followership. *Personality and Social Psychology Review*, 10:354–371.
- Wade MJ, Wilson DS, Goodnight C, Taylor D, Bar-Yam Y, de Aguiar MAM, Stacey B, Werfel J, Hoelzel GA, Brodie III ED, Fields P, Breden F, Linksvayer TA, Fletcher JA, Richerson PJ, Bever JD, Van Dyken JD, Zee P (2010) Multilevel and kin selection in a connected world. *Nature*, 463:E8–E9; discussion E9–E10.
- Wakefield ML (2013) Social dynamics among females and their influence on social structure in an East African chimpanzee community. *Animal Behaviour*, 85:1303–1313.
- Wallace RB (2006) Seasonal variations in black-faced black spider monkey (*Ateles chamek*) habitat use and ranging behavior in a Southern Amazonian tropical forest. *American Journal of Primatology*, 68:313–332.
- Wallace RB (2008) Factors influencing spider monkey habitat use and ranging patterns. En: Campbell CJ (ed) *Spider Monkeys. Behavior, Ecology and Evolution fo the Genus Ateles*, Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido, pp 138–154.
- Wartmann FM, Purves RS, van Schaik CP (2010) Modelling ranging behaviour of female orang-utans: a case study in Tuanan, Central Kalimantan, Indonesia. *Primates*, 51:119–30.
- Waters CN, Zalasiewicz J, Summerhayes C, Barnosky AD, Poirier C, Galuzka A, Cearreta A, Edgeworth M, Ellis EC, Ellis M, Jeandel C, Leinfelder R, McNeill JR, Richter D, Stephen W, Syvitsky J, Vidas D, Wagnreich M, Williams M, Zhisheng A, Grinevald J, Odada E, Oreskes N, Wolfe AP (2016) The Anthropocene is functionally and stratigraphically distinct from the Holocene. *Science*, 351:aad2622-1- aad2622-10.
- Watts DP (1998) Long-term habitat use by mountain gorillas (*Gorilla gorilla beringei*). 1. Consistency , variation , and home range size and stability. *International Journal of Primatology*, 19:651–680.

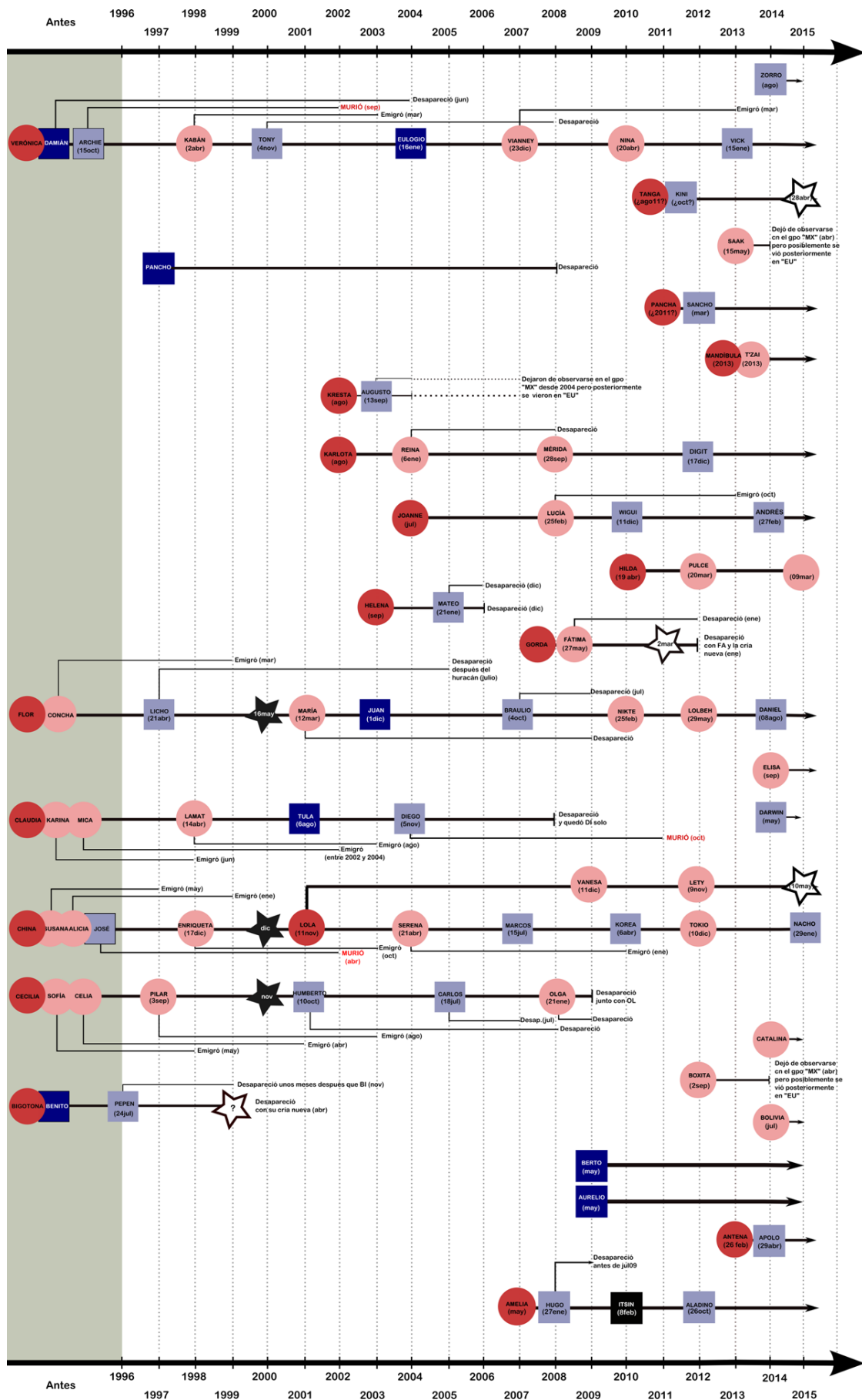
- West SA, Griffin AS, Gardner A (2007a) Evolutionary explanations for cooperation. *Current Biology*, 17:R661–672.
- West SA, Griffin AS, Gardner A (2007b) Social semantics: altruism, cooperation, mutualism, strong reciprocity and group selection. *Journal of Evolutionary Biology*, 20:415–432.
- West SA, Griffin AS, Gardner A (2008) Social semantics: how useful has group selection been? *Journal of Evolutionary Biology*, 21:374–385.
- White AM, Swaisgood RR, Czekala N (2007) Ranging patterns in white rhinoceros, *Ceratotherium simum simum*: implications for mating strategies. *Animal Behaviour*, 74:349–356.
- White FJ (1998) Seasonality and socioecology: the importance of variation in fruit abundance to bonobo sociality. *International Journal of Primatology*, 19:1013–1027.
- White FJ, Wrangham RW (1988) Feeding competition and patch size in the chimpanzee species *Pan paniscus* and *Pan troglodytes*. *Behaviour*, 105:148–164.
- Whitehead H (1997) Analysing animal social structure. *Animal Behaviour*, 53:1053–1067.
- Whitehead H (2008) *Analyzing animal societies*, University of Chicago Press, Chicago, EEUA.
- Whitehead H (1995) Investigating structure and temporal scale in social organizations using identified individuals. *Behavioral Ecology*, 6:199–208.
- Whitehead H (2009) SOCPROG programs: analysing animal social structures. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63:765–778.
- Whitehead H, Bejder L, Ottensmeyer AC (2005) Testing association patterns: issues arising and extensions. *Animal Behaviour*, 69:e1–e6.
- Whitehead H, Lusseau D (2012) Animal social networks as substrate for cultural behavioural diversity. *Journal of Theoretical Biology*, 294:19–28.
- Whitehead H, Waters S, Lyrholm T (1991) Social organization of female sperm whales and their offspring: constant companions and casual acquaintances. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 29:385–389.
- Wild G, Gardner A, West SA (2009) Adaptation and the evolution of parasite virulence in a connected world. *Nature*, 459:983–986.
- Willems EP, Barton RA, Hill RA (2009) Remotely sensed productivity, regional home range selection, and local range use by an omnivorous primate. *Behavioral Ecology*, 20:985–992.
- Willems EP, Hill RA (2009) Predator-specific landscapes of fear and resource distribution: effects on spatial range use. *Ecology*, 90:546–555.
- Williams GR, Tarpay DR, vanEngelsdorp D, Chauzat M-P, Cox-Foster DL, Delaplane KS, Neumann P, Pettis JS, Rogers REL, Shutler D (2010) Colony collapse disorder in context. *Bioessays*, 32:845–846.
- Williams TM, Friedl WA, Fong ML, Yamada RM, Sedivy P, Haun JE (1992) Travel at low energetic cost by swimming and wave-riding bottlenose dolphins. *Nature*, 355:821–3.
- Wilson DS (2008a) Social semantics: toward a genuine pluralism in the study of social behaviour. *Journal of Evolutionary Biology*, 21:368–373.
- Wilson DS, Wilson EO (2007) Rethinking the theoretical foundation of sociobiology. *The Quarterly Review of Biology*, 82:327–348.
- Wilson EO (1975) *Sociobiology*, Harvard University Press, Cambridge, EEUA.



- Wilson EO (2008b) One giant leap: how insects achieved altruism and colonial life. *BioScience*, 58:17-25.
- Wiszniewski J, Brown C, Möller LM (2012) Complex patterns of male alliance formation in a dolphin social network. *Journal of Mammalogy*, 93:239–250.
- Wittemyer G, Douglas-Hamilton I, Getz WM (2005) The socioecology of elephants: analysis of the processes creating multitiered social structures. *Animal Behaviour*, 69:1357–1371.
- Wittemyer G, Getz WM (2007) Hierarchical dominance structure and social organization in African elephants, *Loxodonta africana*. *Animal Behaviour*, 73:671–681.
- Wittemyer G, Getz WM, Vollrath F, Douglas-Hamilton I (2007) Social dominance, seasonal movements, and spatial segregation in African elephants: a contribution to conservation behavior. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61:1919–1931.
- Wolf JB., Trillmich F (2008) Kin in space: social viscosity in a spatially and genetically substructured network. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275:2063–2069.
- Wolf JBW, Mawdsley D, Trillmich F, James R (2007) Social structure in a colonial mammal: unravelling hidden structural layers and their foundations by network analysis. *Animal Behaviour*, 74:1293–1302.
- Wolf JBW, Trillmich F (2007) Beyond habitat requirements: individual fine-scale site fidelity in a colony of the Galapagos sea lion (*Zalophus wollebaeki*) creates conditions for social structuring. *Oecologia*, 152:553–567.
- Wroblewski EE, Murray CM, Keele BF, Schumacher-Stankey JC, Hahn BH, Pusey AE (2009) Male dominance rank and reproductive success in chimpanzees, *Pan troglodytes schweinfurthii*. *Animal Behaviour*, 77:873–885.
- Young TP, Isbell LA (1994) Minimum group size and other conservation lessons exemplified by a declining primate population. *Biological Conservation*, 68:129–134.
- Zabel CJ, Mckelvey K, Ward JP (1992) Influence of primary prey on home-range size and habitat-use patterns of northern spotted owls (*Strix occidentalis caurina*). *Canadian Journal of Zoology*, 73: 433-439

## ANEXO 1

Representación gráfica de la información demográfica disponible para el grupo de mono araña (*Ateles geoffroyi*) estudiado en el área de protección de flora y fauna *Otoch Ma'ax Yetel Kooh*, Yucatán, México entre 1996 y 2015.



● Hembra ● Hembra con cría(s) ● Macho ● Macho que alcanzó la edad adulta (9 años) ★ Sexo desconocido ★ & Murió durante el primer año

Dentro de las figuras se indica el nombre y fecha/mes de nacimiento del individuo. Las figuras que se sobrepone antes de 1996 corresponden a crías que ya se encontraban con la hembra cuando fue reconocida por primera vez.

*La tarde se va parpadeando el sofoco de la noche. Las sombras se descuelgan de la gran Ceiba, el árbol madre y la sostenedora del mundo, y van a tomar cualquier lugar para acostar sus misterios. Con la tarde, también se va apagando marzo y no éste que hoy nos sorprende andando con los muchos. Hablo de otra tarde, en otro tiempo y en otra tierra, la nuestra. El Viejo Antonio volvió de rozar la milpa y se sentó a la puerta de su champa. Dentro la Doña Juanita preparaba las tortillas y las palabras. Y como si tal, las fue pasando al Viejo Antonio, adentrando unas y sacando otras, el Viejo Antonio masculló, mientras fumaba su cigarro de doblador.*

#### **La historia de la búsqueda**

*"Cuentan nuestros más antiguos sabios que los más primeros dioses, los que nacieron el mundo, las nacieron a casi todas las cosas y no todas hicieron porque eran sabedores que un buen tanto tocaba a los hombres y mujeres el nacerlas. Por eso es que los dioses que nacieron el mundo, los más primeros, se fueron cuando aún no estaba cabal el mundo. No por haraganes se fueron sin terminar, sino porque sabían que a unos les toca empezar, pero terminar es labor de todos. Cuentan también los más antiguos de nuestros más viejos que los dioses más primeros, los que nacieron el mundo, tenían una su morraleta donde iban guardando los pendientes que iban dejando en su trabajo. No para hacerlos luego, sino para tener memoria de lo que habría de venir cuando los hombres y mujeres terminaran el mundo que se nacía incompleto.*

*Ya se iban los dioses que nacieron el mundo, los más primeros. Como la tarde se iban, como apagándose, como cobijándose de sombras, como no estando aunque ahí se estuvieran. Entonces el conejo, enojado con los dioses porque no lo habían hecho grande a pesar de haber cumplido con los encargos que le hicieron (changos, tigre, lagarto), fue a roer la morraleta de los dioses sin que éstos se dieran cuenta porque ya estaba un poco oscuro. El conejo quería romperles toda la morraleta, pero hizo ruido y los dioses se dieron cuenta y lo fueron a perseguir para castigarlo por su delito que había hecho. El conejo rápido se corrió. Por eso es que los conejos de por sí comen como si tuvieran delito y rápido se corren si ven a alguien. El caso es que, aunque no alcanzó a romper toda la morraleta de los dioses más primeros, el conejo siempre sí alcanzó a hacerle un agujero. Entonces, cuando los dioses que nacieron el mundo se fueron, por el agujero de la morraleta se fueron cayendo todos los pendientes que había. Y los dioses más primeros ni cuenta que se daban y entonces se vino uno que le llaman viento y dale a soplar y a soplar y los pendientes se fueron para uno y otro lado y como era de noche ya pues nadie se dio cuenta dónde fueran a parar esos pendientes que eran las cosas que había que nacer para que el mundo fuera completo. Cuando los dioses se dieron cuenta del desbarajuste hicieron mucha bulla y se pusieron muy tristes y dicen que algunos hasta lloraron, por eso dicen que cuando va a llover primero el cielo hace mucho ruido y ya luego viene el agua. Los hombres y mujeres de maíz, los verdaderos,*

*oyeron la chilladera porque de por sí cuando los dioses lloran lejos se oye. Se fueron entonces los hombres y mujeres de maíz a ver por qué se lloraban los dioses más primeros, los que nacieron el mundo, y ya luego, entre sollozos, los dioses contaron lo que había pasado. Y entonces los hombres y mujeres de maíz dijeron "Ya no lloren ya, nosotros los vamos a buscar los pendientes que perdieron porque de por sí sabemos que hay cosas pendientes y que el mundo no estará cabal hasta que todo esté hecho y acomodado" Y siguieron diciendo los hombres y mujeres de maíz: "entonces les preguntamos a ustedes, los dioses más primeros, los que nacieron el mundo, si es que se acuerdan un poco de los pendientes que perdieron para que así nosotros sepamos si lo que vamos encontrando es un pendiente o es algo nuevo que ya se está naciendo".*

*Los dioses más primero no contestaron luego porque la chilladera que se traían no les dejaba ni hablar. Y ya después, mientras tallaban sus ojos para limpiar sus lágrimas, dijeron: "Un pendiente es que cada quien se encuentre".*

*Por esto es que nuestros más antiguos dicen que, cuando nacemos, nacemos perdidos y que entonces conforme vamos creciendo nos vamos buscando, y que vivir es buscar, buscarnos a nosotros mismos.*

*Y ya más clamados, siguieron diciendo los dioses que nacieron el mundo, los más primeros: "todos los pendientes de nacer en el mundo tienen qué ver con éste que les decimos, con que cada quien se encuentre. Así que sabrán si lo que encuentran es un pendiente de nacer en el mundo si les ayuda a encontrarse a sí mismos".*

*"Está bueno", dijeron los hombres y mujeres verdaderos, y se pusieron luego a buscar por todos lados los pendientes que había que nacer en el mundo y que les ayudarían a encontrarse.*

*El Viejo Antonio termina las tortillas, el cigarro y las palabras. Se queda un rato mirando a un rincón de la noche. Después de unos minutos dijo: "Desde entonces nos la pasamos buscando, buscándonos. Buscamos cuando trabajamos, cuando descansamos, cuando comemos y cuando dormimos, cuando amamos y cuando soñamos. Cuando vivimos buscamos buscándonos y buscándonos buscamos cuando ya morimos. Para encontrarnos buscamos, para encontrarnos vivimos y morimos": - ¿Y cómo se le hace para encontrarse a uno mismo? -, pregunté.*

*El Viejo Antonio me quedó mirando y me dijo mientras liaba otro cigarrillo de doblador: Un antiguo sabio zapoteco me dijo cómo. Te lo voy a decir pero en castilla, porque sólo quienes se han encontrado pueden hablar bien la lengua zapoteca que es flor de la palabra, y mi palabra apenas es semilla y otras hay que son tallo y hojas y frutos y ese encuentra quien es completo. Dijo el padre zapoteco:*

*"Primero andarás todos los caminos de todos los pueblos de la tierra, antes de encontrarte a ti mismo" (Niru zazalu' gviráxixe neza guidxilayú ti ganda guidxelu' lii)*

*Tomé nota de lo que me dijo el Viejo Antonio aquella tarde en que marzo y el día se apagaban. Desde entonces he andado muchos caminos pero no todos, y aún me busco el rostro que sea semilla, tallo, hoja, flor y fruto de la palabra. Con todos y en todos me busco para ser completo.*

*En la noche de arriba una luz ríe, como si en la sombra de abajo se encontrara. Se va marzo. Pero llega la esperanza.*

*Subcomandante Insurgente Marcos, "La historia de la búsqueda" (Oaxaca, 2001)*