



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

**CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE INVESTIGACIÓN
PARA EL DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL
UNIDAD-OAXACA**

MAESTRIA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y
APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES
(BIODIVERSIDAD DEL NEOTRÓPICO)

**“RELACIONES SOCIALES EN EL MONO ARAÑA
(*Ateles geoffroyi*) EN PUNTA LAGUNA
YUCATÁN”**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

M A E S T R O E N C I E N C I A S

PRESENTA:

GARY URIEL CARLÍN OCHOA

DIRECTOR DE TESIS:

DR. GABRIEL RAMOS FERNÁNDEZ

Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca.

Julio de 2009



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 01 del mes de julio del 2009 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: **Relaciones Sociales en el mono araña (*Ateles geoffroyi*) en Punta Laguna Yucatán.**

Presentada por el alumno:

CARLÍN

Apellido paterno

OCHOA

materno

GARY URIEL

nombre(s)

Con registro:

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

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

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

LA COMISION REVISORA

Director de tesis

Dr. Gabriel Ramos Fernández

Dr. Miguel Ángel Briones Salas

Dr. José Antonio Vargas Mendoza

Dr. José Antonio Santos Moreno

M. en C. Carlos Raúl Bonilla Ruz

EI PRESIDENTE DEL COLEGIO

Dr. Juan Rodríguez Ramírez



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESION DE DERECHOS

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez el día **01** del mes de **julio del año 2009**, el (la) que suscribe **Carlín Ochoa Gary Uriel** alumno (a) del Programa de **MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES** con número de registro **A070201**, 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: **Relaciones Sociales en el mono araña (*Ateles geoffroyi*) en Punta Laguna Yucatán**, al Instituto Politécnico Nacional para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección **Calle Hornos 1003, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca**, e-mail: posgradoax@ipn.mx ó thade_81_1@hotmail.com Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

Carlín Ochoa Gary Uriel



INSTITUTO POLITÉCNICO
NACIONAL
CIDIR-UNIDAD-OAXACA

RESUMEN

Este estudio analizó las relaciones sociales entre los individuos adultos y subadultos de un grupo de monos araña (*Ateles geoffroyi*) en Punta Laguna, Yucatán. Para ello se determinaron los índices de asociación y la tasa de interacciones sociales entre las díadas macho-macho, hembra-hembra y macho-hembra. Los resultados muestran diferencias significativas en los índices de asociación promedio dentro y entre sexos, cuando se incluyeron solo adultos. Se encontró que el sexo y el parentesco presentaron una interacción significativa sobre los índices de asociación y la tasa de acicalamiento. Entre individuos emparentados, las díadas hembra-hembra mostraron las tasas más altas de asociación y acicalamiento, mientras que entre individuos no emparentados las díadas macho-macho mostraron las tasas más altas de asociación y acicalamiento. Las fuertes relaciones sociales que se observaron entre hembras fueron determinadas exclusivamente por el parentesco directo, mientras que en los machos fueron determinadas por la filopatría y no por el parentesco.

ABSTRACT

This study analyzed the social relations between adult and subadult spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in a group living in Punta Lagoon, Yucatan. Association indices and the rate of social interactions between male-male, female-female and male-female dyads were determined. The results showed significant differences in average association indices between different dyads types, when only adults were included. Sex and the kinship showed a significant interaction on the indices of association and the rate of grooming. Between related individuals the female-female dyads showed the highest rates of association and grooming, whereas between no-related individuals the male-male dyads showed the highest rates of association and grooming. Strong social relationships observed between females were determinate by direct kinship, whereas in the males the social relationships were determinate by filopatry more than kinship.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Gabriel Ramos Fernández por haber aceptado dirigir mi tesis, por su apoyo y paciencia en todo este tiempo.

Al CONACYT por la beca otorgada para la realización de esta maestría.

A los miembros de la comisión revisora de tesis: Dr. Miguel Ángel Briones Salas, Dr. José Antonio Vargas Mendoza, Dr. Carlos Bonilla Ruz y particularmente al Dr. José Antonio Santos Moreno, por su amistad sabios consejos y desinteresada enseñanza y enorme paciencia, muchas gracias.

Al personal del CIIDIR por permitirme convivir y divertirme junto con ellos los domingos.

A la comunidad de Punta Laguna por permitirme entrar en su selva sagrada a realizar este estudio y particularmente a Eulogio, Augusto, Macedonio y Juan que sin su apoyo en campo y su gran amistad esta tesis no se hubiera realizado, muchas gracias.

A todos y cada uno de mis compañeros de maestría que colaboraron para facilitar mi estancia en este posgrado, particularmente a Mireya, Nubia, Santos, Gaby y Yun, ya que sin ellos no hubiera podido llevar a cabo este documento.

A mis padres y hermanos por creer siempre en mí, apoyándome siempre en todas las facetas de mi vida y particularmente a mi madre por que ha sacrificado su vida por que yo sea feliz, te amo mamá.

A mi esposa y a mis dos angelitos, Uriel y Ana Paula por soportar mis periodos de ausencia y todos los inconvenientes que se nos presentaron durante el transcurso de esta maestría, gracias ustedes son el sol que ilumina mi vida.

Y principalmente a Dios por darme la vida y permitirme ser feliz todos los días .

CONTENIDO GENERAL

	Pág.
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1. Animales sociales	1
1.2. Interacciones, Relaciones y Estructura social	2
1.3. Sociedades con patrones de fusión -fisión	3
2. ANTECEDENTES	7
2.1. Patrones de Asociación	8
2.2. Interacciones Sociales	10
3. JUSTIFICACIÓN	12
4. OBJETIVOS	13
4.1. Objetivo General	13
4.2. Objetivos Específicos	13
5. METODO	14
5.1 Área y Sujetos de estudio	14
5.2. Definición de un Subgrupo	16
5.3 Determinación de los índices de Asociación	16
5.4 Interacciones Sociales	17
5.5 Correlación entre los índices de Asociación y las Interacciones sociales	19
6. RESULTADOS	21
6.1. Composición del grupo	21
6.2. Patrones de Asociación	22
6.3. Interacciones Sociales	25
6.3.1. Acicalamiento	26
6.3.2. Interacciones Afiliativas sin Acicalamiento	29
6.3.3. Interacciones Agonísticas	34
6.4. Comparación entre los Índices de Asociación y las Interacciones sociales	38
7. DISCUSIÓN	41
8. CONCLUSIONES	48
9. LITERATURA CITADA	46

ÍNDICE DE FIGURAS

	Pág.
Fig. 1. Ubicación del Área de Estudio dentro de la Reserva <i>Otoch Ma'ax Yetel Kooh</i> .	15
Fig. 2. Promedio de los índices de asociación dentro y entre sex os incluyendo a todos los individuos adultos y subadultos del grupo .	23
Fig. 3. Promedio de los índices de asociación dentro y entre sexos incluyendo sólo a los individuos adultos del grupo .	23
Fig. 4. Promedio de los índices de asociación dentro y entre sexos entre parientes y no parientes .	24
Fig. 5. Promedio de la tasa de acicalamiento dentro y entre sexos en todos los individuos adultos y subadultos del grupo .	27
Fig. 6. Promedio de la tasa de acicalamiento dentro y entre sexos incluyendo solo individuos adultos.	27
Fig. 7. Distribución la tasa de acicalamiento dentro y entre sexos entre parientes y no parientes .	28
Fig. 8. Promedio de la tasa de las interacciones afiliativas sin acicalamiento dentro y entre sexos en individuos adultos y subadultos.	32
Fig. 9. Promedio de la tasa de interacciones afiliativas sin acicalamiento dentro y entre sexos incluyendo sólo individuos adultos.	32
Fig. 10 Promedio de la tasa de interacciones afiliativas sin acicalamiento dentro y entre sexos incluyendo sólo individuos no parientes.	33
Fig. 11. Promedio de la tasa de las interacciones agonísticas dentro y entre sexos en todos los individuos adultos y subadultos del grupo.	36
Fig. 12. Promedio de la tasa de las interacciones agonísticas dentro y entre sexos incluyendo sólo individuos adultos .	37
Fig. 13. Promedio de la tasa de interacciones agonísticas dentro y entre sexos incluyendo sólo individuos no parientes .	37
Fig. 14. Histograma que muestra la distribución de las correlaciones entre la matriz de los índices de asociación y la matriz de la tasa de acicalamiento.	39
Fig. 15. Histograma que muestra la distribución de las correlaciones entre la matriz de los índices de asociación y la matriz de la tasa de interacciones afiliativas.	40
Fig.16. Histograma que muestra la distribución de las correlaciones entre la matriz de los índices de asociación y la matriz de la tasa de interacciones agonísticas.	41

ÍNDICE DE CUADROS

	Pág.
Cuadro 1. Descripción de las interacciones sociales afiliativas y agonísticas utilizadas en el análisis.	18
Cuadro 2. Composición de las clases de edad y sexo en el grupo de estudio en 1997, 1999, 2002, 2004 y 2008.	22
Cuadro 3. Comparación de los índices de asociación promedio entre adultos y subadultos.	25
Cuadro 4. Tasa de acicalamiento entre todos los individuos adultos y subadultos del grupo.	26
Cuadro 5. Tasa de interacciones afiliativas sin acicalamiento, entre todos los individuos adultos del grupo.	30
Cuadro 6. Numero de interacciones afiliativas sin acicalamiento emitidas (verticales) y recibidas (horizontales) entre todos los individuos adultos del grupo.	31
Cuadro 7. Tasa de interacciones agonísticas, entre todos los individuos adultos del grupo.	34
Cuadro 8. Numero de interacciones agonísticas emitidas (verticales) y recibidas (horizontales) entre todos los individuos adultos del grupo.	35
Cuadro 9. Comparación de las tasas de las interacciones agonísticas entre adultos y subadultos.	38

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Animales sociales

La sociabilidad no es una característica atribuida específicamente al hombre ni a un determinado grupo de animales, sino que evolucionó independientemente en una amplia variedad de organismos. Estos incluyen tanto organismos vertebrados como invertebrados (corales, arañas, insectos; Maier, 2001).

Las interacciones sociales entre individuos son determinantes importantes de la estructura social y la subsistencia en mamíferos peces y aves que viven en grupos. La vida en grupo en estas especies está mediada por conductas sociales como la vigilancia, las estrategias de defensa en contra de los depredadores y la cooperación para buscar o cazar el alimento, contribuyendo en gran medida a favorecer su reproducción (Krebs y Davies, 1993).

Entre los animales se presentan diferencias respecto al desarrollo de las relaciones sociales. En primer término, se encuentran aquellas especies solitarias en las cuales los individuos que las conforman solo se asocian para aparearse o para defender los recursos. En estas especies, las interacciones son ocasionales y no se desarrolla ninguna relación diádica (e.g. musarañas, *Sorex* spp). En segundo término, se encuentran aquellas especies que presentan una coordinación en sus movimientos y mantienen un grupo con cohesión espacial (e.g. cardúmenes que desarrollan sofisticadas maniobras antipredatorias). Sin embargo, en estas especies las interacciones sociales no dan lugar a relaciones sociales diferenciadas. Por último, todos los primates, así como en los delfines nariz de botella (*Tursiops truncatus*), hienas moteadas: (*Crocuta crocuta*) y elefantes africanos (*Loxodonta africana*) viven en sociedades más complejas, caracterizadas por el desarrollo de un mayor número de interacciones sociales necesarias para establecer y mantener relaciones sociales diferenciadas. (Aureli *et al.*, 2008).

La organización social en primates se refiere al tamaño y composición de los grupos, el comportamiento social, las relaciones entre los individuos que viven en dichos grupos y la forma en la que estas características son influenciadas por las condiciones demográficas y ecológicas (Dumbar, 1988). Los primates muestran una gran diversidad de organizaciones sociales, mas que cualquier otro grupo de vertebrados; en algunas especies los individuos son básicamente solitarios, mientras que otros viven en grupos que contienen varios cientos de individuos (Smuts *et al.*, 1987).

1.2. Interacciones, Relaciones y Estructura social

Hinde (1976) estableció un marco teórico para analizar el comportamiento social a partir de tres niveles jerárquicos: las interacciones, las relaciones y la estructura social. Las interacciones sociales, que representan los elementos básicos de la estructura social, involucran a dos o más individuos y a uno o más tipos de comportamientos, limitados a un periodo de tiempo corto. La descripción de una interacción requiere que especifiquemos lo que los individuos están haciendo juntos (contenido), y como lo están haciendo (calidad).

Por otro lado, una relación social involucra una sucesión de interacciones entre dos individuos que se conocen mutuamente. Una descripción adecuada de una relación social debe incluir un periodo de tiempo más largo que el que ocupan las interacciones por sí mismas. Las relaciones no sólo se basan en el contenido y la calidad de las interacciones, si no también en los patrones de comportamiento de cada uno de los interactuantes y sus interacciones con otros individuos del grupo.

Finalmente, la estructura u organización social se define en términos de la naturaleza, calidad y patrones de las relaciones de un grupo en particular. Tal descripción se basa en datos reunidos en un periodo de tiempo largo, involucrando a todos los patrones de comportamiento de los individuos de las diferentes clases de edad y sexo que contiene el grupo (Hinde, 1976).

1.3. Sociedades con patrones de fusión-fisión

Generalmente, el término fusión-fisión ha sido utilizado para describir para la organización social de un algunas especies de primates como los chimpancés, (*Pan spp*), los monos araña (*Ateles spp*), los papiones geladas (*Theropithecus gelada*) y los papiones sagrados (*Papio hamadryas*). En estas sociedades, los miembros de un grupo o comunidad se dividen (o se fisioan) y se asocian (o se fusionan) en subunidades mas pequeñas que el grupo, denominadas subgrupos (Kummer, 1968; Symington, 1990). El tipo y el tamaño de los subgrupos resultantes están determinados por la actividad de los individuos y por la disponibilidad y la abundancia de los recursos en los medios en donde estos se desarrollan (Chapman, 1990; Chapman *et al.*, 1995; Aureli *et al.*, 2008). Las relaciones sociales de los integrantes de un subgrupo pueden ser amistosas, neutras o agresivas, lo cual depende de sus identidades individuales (Symington, 1988).

Sin embargo, Aureli *et al.*, (2008) argumentan, que las sociedades descritas como de fusión-fisión, no poseen cracteristicas distintivas que las separe de otros sistemas sociales, por lo tanto el término fusión-fisión no debe emplearse para definir a un sistema social en particular, si mas bien como una característica que posee cualquier sistema social cuyos patrones de asociación varíen, desde altamente cohesivo a altamente fluido con mayor o menor estabilidad en la composición de los subgrupos. En resumen, el término fusión -fisión refleja el grado de variación en la cohesión espacial y la asociación entre los miembros de un grupo sobre el tiempo.

Actualmente se conocen una gran variedad especies de mamíferos que presentan patrones de fusión fisión (Aureli *et al.*, 2008) incluyendo al elefante africano (*Loxodonta africana*), leones (*Panthera leo*), hienas moteadas (*Crocuta crocuta*), Ciervo rojo (*Cervus elaphus*), Borrego cimarrón (*Ovis canadensis*), Murciélago de Bechstein (*Myotis bechsteinii*), delfines nariz de botella (*Tursiops spp*), Búfalo

africano (*Syncerus caffer*), Zebras (*Equus spp*). Algunos de los primates con patrones de fusión-fisión más estudiados son los papiones sagrados (*Papio hamadryas*), los muriquis (*Brachyteles arachnoides*), los chimpancés (*Pan spp.*), los monos araña (*Ateles spp.*), los macacos de cola alargada (*Macaca fascicularis*), los orangutanes (*Pongo pygmaeus*) y los monos aulladores (*Alouatta palliata*: Aureli *et al.*, 2008)

Entendiendo la fisión-fusión como una propiedad de cualquier sistema social, encontraríamos, dentro de los primates, un amplio rango de variación en los patrones de fisión-fusión. En un extremo se encuentran los monos de nariz chata (*Rhinopithecus spp.*), geladas (*Theropithecus gelada*) y papiones sagrados (*Papio hamadryas*), también llamados sociedades multinivel, las cuales viven en grandes unidades sociales cohesivas, cuyas subunidades básicas o más pequeñas presentan una composición muy estable o inflexible y típicamente se conforman de un macho adulto y varias hembras y sus descendientes (Kummer, 1971; Aureli *et al.*, 2008). En el otro extremo, se encuentran aquellas especies como el orangután (*Pongo pygmaeus*) en las cuales, los individuos viven solitarios la mayor parte del tiempo, aunque suelen asociarse con otros bajo condiciones propicias, especialmente en hábitats ricos en alimento (Van schaik, 1999; Aureli *et al.*, 2008).

Los monos araña (*Ateles ssp*) los chimpancés (*Pan troglodytes*) presentan un alto grado de fisión-fusión, caracterizado por una baja cohesión y una alta flexibilidad entre sus miembros. Además, comparten algunas características particulares en su organización social. En ambas especies, los individuos son especialistas en fruta madura (Chapman *et al.*, 1995; Di fiore y Campbell, 2007). Presentan un alto grado de fusión-fisión en el cual los individuos que pertenecen a un grupo o comunidad forman subgrupos temporales que cambian de tamaño y composición frecuentemente, incluso de una hora a la siguiente y rara vez se les encuentra a todos juntos (Symington, 1987, 1988; Chapman *et al*, 1995). En ambas taxa, el tamaño de los subgrupos está influenciado por la disponibilidad de la fruta madura

(Symington, 1987, 1988, 1990; Chapman, 1990; Chapman *et al.*, 1995). Los monos araña y chimpancés viven en sociedades sexualmente segregadas, en donde los machos adultos tienden a formar subgrupos preferentemente entre ellos, mientras que las hembras se dispersan individualmente, acompañadas por sus descendientes jóvenes (Fedigan y Baxter, 1984; Chapman, 1990).

En estas especies los machos permanecen en su grupo natal durante toda su vida, mientras que las hembras normalmente emigran cuando alcanzan la madurez sexual. Esto tiene como consecuencia que los machos desarrollen fuertes lazos sociales, relacionados con la mayor probabilidad de que exista entre ellos algún tipo de parentesco (Vigilant *et al.*, 2001, Campbell, 2008). Los fuertes lazos sociales entre los machos en estas especies se presentan en varios contextos, que incluyen la cooperación para defender el acceso a las hembras y las fuentes de alimento en contra de los machos de grupos o comunidades adyacentes, la caza cooperativa (en chimpancés), la reducción en la competencia por el apareamiento y la formación de coaliciones para establecer y mantener la dominancia social dentro y entre sexos (Wrangham, 1980; Symington, 1987; Di Fiore y Fleischer, 2004; Campbell, 2008).

En contraste con los machos, las hembras en chimpancés y monos araña tienden a ser menos gregarias que los machos, dedican mucho tiempo a estar solas o en compañía de sus descendientes. Las relaciones sociales entre hembras adultas de monos araña son relativamente indiferenciables (Fedigan y Baxter, 1984, Symington, 1987, 1990; Goodall, 1986). Existe entre ellas una frecuencia baja de interacciones afiliativas entre las mismas, en contraste con las conductas sociales de “matriarcado” presentes en hembras de monos del Viejo Mundo, en las cuales las hembras se encuentran cercanamente relacionadas, presentan un alto grado de asociación entre ellas y comúnmente cooperan, formando coaliciones en contra de los machos (Smuts *et al.*, 1987).

Se considera que los patrones de fusión-fisión representan una adaptación a los altos costos de la competencia por el alimento cuando los recursos de alta calidad son escasos y se encuentran en parches. Además de disminuir los costos debidos a la competencia directa entre los miembros de un subgrupo dentro de un parche de alimento, el sistema reduce los costos provocados por el desplazamiento durante la búsqueda del alimento, ya que un grupo grande tendrá que viajar distancias más grandes que un grupo pequeño para encontrar el alimento suficiente para todos sus miembros (Symington, 1988, 1990; Chapman *et al.*, 1995, Ramos-Fernandez, 2001).

2. ANTECEDENTES

El acicalamiento en primates es una de las interacciones sociales más importantes que influye en la relación sociales entre individuos, ya que además de su función de mantener la higiene, el acicalamiento sirve como un mecanismo que reduce la tensión entre individuos propensos a interacciones agresivas (Boccia, 1987; Schino *et al.*, 1988), además de emplearse para reforzar los lazos entre individuos emparentados cercanamente (Gouzoules y Gouzoules, 1987). En las especies con una estructura social flexible similar a la de los monos araña, aunque el acicalamiento es poco frecuente, puede servir para reforzar las relaciones sociales dentro y entre las diferentes clases de edad y sexo (Ahumada, 1991).

En monos araña (*Ateles spp*), el acicalamiento no representa el único indicador de interacciones sociales afiliativas entre individuos, existen otras conductas como el abrazo y el olfateo pectoral, las cuales se han utilizado por diversos autor es como indicadores de afiliación (Fedigan y Baxter, 1984; Ramos -Fernández, 2001; Aureli y Schaffner, 2007). El intercambio de abrazos en monos araña se presenta como un mecanismo que emplean los individuos para reducir la tensión durante la fusión (Aureli y Schaffner, 2008). La agresión tiende a ocurrir con mayor frecuencia durante los eventos de fusión (es decir, cuando dos o más subgrupos se juntan) que en cualquier otra situación (Aureli y Schaffner, 2007). Sin embargo, la fusión también se caracteriza por un incremento en las interacciones de abrazo entre individuos, lo cual, parece ser utilizado como una forma de reducir la probabilidad de agresión post-fusión (Aureli y Schaffner, 2007).

La manifestación más obvia de la competencia dentro de los grupo s de primates es el comportamiento agonístico (Smuts *et al*, 1987; Maier, 2001). Por un lado, las interacciones agonísticas están asociadas directamente con la adquisición de alimento, parejas reproductivas, sitios de descanso o dormideros. Por el otro, este tipo de interacciones no está relacionado directamente con la competencia por los recursos, sino que sirve para establecer y mantener las relaciones de dominancia.

En este caso, las interacciones agonísticas representan una forma indirecta de competencia por los recursos, puesto que la dominancia está relacionada con el acceso a los recursos (Walters y Seyfarth, 1987)

Los índices de asociación son una medida de la frecuencia con la que dos individuos se encuentran en el mismo subgrupo y pueden funcionar para caracterizar las relaciones sociales entre pares o díadas de individuos (Goodall, 1986; Symington, 1990). Además, los patrones de los índices de asociación pueden ser un reflejo de los patrones de las interacciones sociales (Symington, 1990; Ramos-Fernández, 2001). Es decir, individuos con fuertes lazos sociales, los cuales normalmente muestran altas tasas de acicalamiento y otras interacciones afiliativas entre ellos, podrían presentar tasas de asociación más altas que aquellos individuos con lazos sociales más débiles. Por otro lado, individuos con altas tasas de interacciones agonísticas podrían evitarse mutuamente y presentar tasas de asociación más bajas que aquellos individuos con lazos sociales más fuertes (Ramos-Fernández, 2001).

En resumen, los patrones de asociación entre los miembros de un grupo, así como los de las interacciones afiliativas y agonísticas, representan una importante aproximación para describir y explicar sus relaciones sociales (Hinde, 1976).

2.1. Patrones de asociación

En general, los índices de asociación en monos araña son más altos en las díadas macho-macho que en los otros tipos de díadas (Symington, 1987, 1990; Slater *et al.*, en preparación). La evidencia en adultos y subadultos de *A. belzebuth chamek* indica que la media de los índices de asociación en las díadas macho-macho es significativamente más alta que en las díadas hembra-hembra y macho-hembra, mientras que la media de los índices de asociación en las díadas hembra-hembra fue significativamente más alta que en las díadas macho-hembra en ambos grupos estudiados por Symington (1987).

En *A. belzebuth chamek*, cuando solo se incluyeron individuos adultos, la media de los índices de asociación presentó variaciones en las díadas hembra - hembra y macho-hembra respecto a cuando se incluyó también a los subadultos. (Symington, 1990). La media de los índices de asociación fue significativamente más alta en las díadas macho-macho que en las díadas macho-hembra y hembra-hembra, mientras que estos dos últimos tipos de díada no presentaron diferencias significativas (Symington, 1990; Campbell, 2008). A este respecto, cabe resaltar que en adultos de *A. geoffroyi* los machos pasan mucho tiempo en proximidad con otros machos, mientras que las hembras no parecen presentar diferencias en los patrones de proximidad entre sí o con los machos (Aureli y Schaffner, 2008).

Por otro lado, existe evidencia de variación de un grupo a otro en los índices de asociación en las díadas macho-macho y hembra-hembra. Ramos-Fernandez, (2001) analizó los índices de asociación en los mismos grupos de monos araña (*Ateles geoffroyi*) que se estudian en este trabajo. En un grupo encontró que la media de los índices de asociación en las díadas macho -macho fue más alta y más variable que las díadas hembra-hembra y las díadas macho-hembra. En el otro grupo, la media de los índices de asociación en las díadas hembra -hembra fue más alta y menos variable que las díadas macho -macho y las díadas macho-hembra.

En los monos araña, los altos índices de asociación en las díadas hembra-hembra podría deberse a la abundancia de fruta (Symington, 1987; Ramos -Fernández, 2001; Shimooka, 2003). En *A. belzebuth belzebuth* la media de los índices de asociación en las díadas hembra-hembra, fue significativamente más alta que la media de las díadas macho-macho en la temporada de mayor abundancia de fruta, mientras que en temporadas de mayor escasez de fruta el patrón fue a la inversa (Shimooka, 2003). En este sentido, parches con abundancia de alimentos en zonas de sobreposición o empalme de las áreas núcleo de cada hembra, podrían atraer a muchas hembras al mismo tiempo a dicho parche, provocando la asociación pasiva o azarosa de las mismas.

2.2. Interacciones Sociales

En monos araña, los patrones de acicalamiento son más altos en las díadas macho-macho que en las díadas macho-hembra ó hembra-hembra, aunque estos patrones, al igual que en los índices de asociación, pueden variar dentro y entre sexos. En adultos y subadultos de *A. belzebuth chamek*, el acicalamiento es más frecuente en las díadas macho-macho, después en las díadas macho-hembra y por último en las díadas hembra-hembra (Symington, 1987). En adultos de *A. geoffroyi*, la tasa de acicalamiento es más alta en las díadas macho-macho posteriormente en las díadas hembra-hembra y por último en las díadas macho-hembra (Ahumada, 1992).

Estudios recientes en *A. geoffroyi*, sugieren que los machos adultos presentan patrones de acicalamiento dirigidos principalmente hacia el mismo sexo, mientras que las hembras adultas dirigen estos patrones hacia el sexo opuesto y casi nunca acicalan a individuos del mismo sexo (Aureli y Schaffner, 2008).

El acicalamiento entre adultos y subadultos en monos araña parece estar influenciado por el sexo. En *A. belzebuth chamek* el acicalamiento es más frecuente entre machos adultos y machos subadultos que entre machos adultos y hembras subadultas. Al respecto, Ahumada (1992) argumenta que en *A. geoffroyi* el acicalamiento entre machos adultos y subadultos fue relativamente raro. Sin embargo, encontró que dos adultos presentaron algunas interacciones de acicalamiento con el único macho subadulto del grupo. El acicalamiento entre hembras adultas y subadultos en *A. belzebuth chamek* se da principalmente entre madre y descendencia y el acicalamiento entre madre e hija fue más alto que entre madre e hijo (Symington, 1987).

En los monos araña las interacciones afiliativas sin acicalamiento, ocurren más frecuentemente entre machos que entre hembras (Fedigan y Baxter, 1984; Aureli y Schaffner, 2008). En *A. paniscus*, el intercambio de abrazos y olfateos pectorales

es más frecuente entre machos que entre hembras (Aureli y Schaffner, 2008). En *A. geoffroyi*, las díadas macho-macho presentan tasas más altas que las hembras de interacciones afiliativas, incluyendo abrazos y olfateo pectoral (Fedigan y Baxter, 1984; Slater *et al.*, 2007).

Las interacciones agonísticas en monos araña son más frecuentes en las díadas macho-hembra que en las díadas hembra-hembra o macho-macho. Los machos dirigen las interacciones agonísticas hacia las hembras con mucha más frecuencia que a otros machos. Las hembras dirigen las interacciones agonísticas hacia otras hembras con más frecuencia que a los machos (Fedigan y Baxter, 1984; Symington, 1987).

En *A. geoffroyi*, la presencia de un infante en el grupo puede alterar las interacciones afiliativas entre las hembras. Einsenberg y Kuehn (1966), revelaron que la presencia de un infante cambió el status social de una hembra, la cual experimentó un incremento en la tasa, a la cual recibió abrazos y olfateos pectorales de otros individuos, aunque esta atención desapareció después de la muerte del infante. Slater *et al.* (2007) reportan un aumento dramático en la tasa a la cual estas reciben abrazos cuando tienen infantes jóvenes con respecto al tiempo en el que no los tienen, mientras que las hembras sin infantes parecen dar abrazos para tener acceso a los infantes.

En monos araña, el tiempo de residencia de una hembra inmigrante en un grupo no natal representa un factor que podría ser importante para definir sus interacciones agonísticas con otras hembras. Por un lado, las hembras con más tiempo en el grupo dirigen sus interacciones agonísticas principalmente a otras hembras recientemente inmigrantes y a las hembras con poco tiempo en el grupo (Aureli y Schaffner, 2008).

3. JUSTIFICACIÓN

A pesar de que los patrones de asociación y los patrones de las interacciones sociales representan importantes aproximaciones para describir las relaciones sociales en los monos araña, la mayoría de los estudios al respecto presentan información aislada acerca estos patrones (Aureli y Schaffner, 2008). Además, existen muy pocos estudios enfocados en describir las relaciones sociales en monos araña, a partir de los patrones de asociación entre individuos y sus interacciones sociales (Symington, 1987). Por otro lado, tomando en cuenta que en las sociedades con alto grado de fusión-fisión, los patrones de asociación entre individuos podrían ser un reflejo de los patrones de las interacciones sociales, poco se ha estudiado en monos araña para detectar esta relación (Symington, 1990; Ramos-Fernández, 2001).

Este estudio pretende aportar nuevos conocimientos acerca de las relaciones sociales del mono araña (*Ateles geoffroyi*), en función de los patrones obtenidos a partir de los índices de asociación entre todos los individuos adultos y subadultos del grupo y la tasa de sus interacciones afiliativas y agonísticas. Además se determinará la relación existente entre los índices de asociación y las interacciones sociales, lo que contribuirá a mejorar el entendimiento acerca de los patrones de fusión-fisión en estado silvestre.

4. OBJETIVOS

4.1. Objetivo General

Conocer las relaciones sociales en un grupo de monos araña (*Ateles geoffroyi*) ubicado en la localidad de Punta Laguna, Yucatán.

4.2. Objetivos específicos

Determinar la tasa de las interacciones sociales (eventos/hora) entre todos los miembros del grupo.

Conocer cómo se distribuye la tasa de las interacciones sociales dentro y entre sexos en los monos araña.

Determinar los índices de asociación entre todos los miembros del grupo.

Conocer cómo se distribuyen los índices de asociación dentro y entre sexos.

Conocer la relación entre los índices de asociación y las interacciones sociales en los monos araña.

5. METODOS

5.1 Área y Sujetos de estudio

El estudio se enfocó en un grupo de monos araña (*Ateles geoffroyi*) que habita en un área de selva mediana subperennifolia ubicada alrededor del lago Punta Laguna (2km x 0.75km) dentro del Área de Protección de Flora y Fauna *Otoch Ma'ax Yetel Kooh* (53.67 km²) en la Península de Yucatán, México (figura 1) con coordenadas geográficas 20°38' latitud norte y 87°38' latitud oeste (Ayala-Orozco, 2001). El clima para esta zona corresponde al cálido subhúmedo, con dos temporadas, una temporada lluviosa de mayo a noviembre y una temporada seca de diciembre a abril. La altitud media sobre el nivel del mar es de 14 m, con una variación entre los 15 m y 34 m. La precipitación media anual oscila entre los 1, 200 mm y 1, 500 mm. La temperatura media anual es de aproximadamente 25 °C (Ramos-Fernández, 2001; Aureli *et al.*, 2006; García-Frapolli *et al.* 2007).

La mayoría de las observaciones se registraron dentro de un fragmento de selva mediana subperennifolia de aproximadamente 2km², con árboles superiores a los 25 m de altura y una abundancia de ramón (*Brosimum alicastrum*; Ramos-Fernández, 2001; Ramos-Fernández y Ayala-Orozco, 2003; Ramos-Fernández *et al.*, 2003). Rodeando este fragmento se encuentra selva sucesional secundaria, con árboles de 30 a 50 años de edad que no exceden los 10 m de altura y con abundancia de *Bursera simaruba*. Los monos araña utilizan ambos tipos de selva, no obstante pasan la mayor parte de su tiempo en la selva mediana subperennifolia (Ayala-Orozco, 2001; Ramos-Fernández, 2001; Ramos-Fernández *et al.*, 2003).

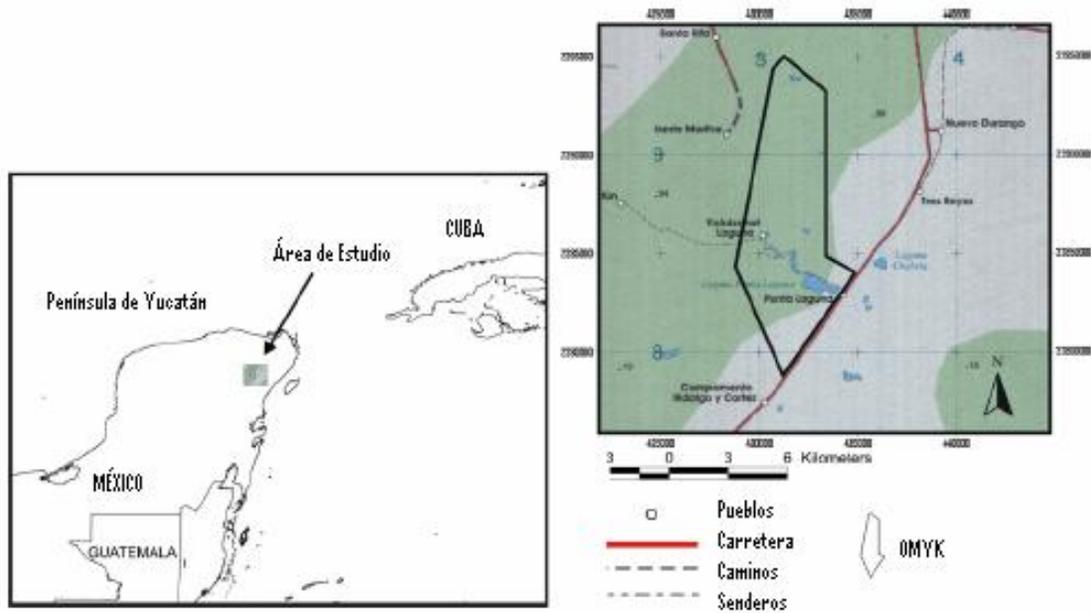


Fig. 1. Ubicación del Área de Estudio dentro de la Reserva *Otoyoch Ma'ax Yetel Kooh* (OMYK: García-Frapolli *et al.*, 2007).

El grupo fue habituado a la presencia del hombre, desde mucho antes que este estudio comenzara. Todos los individuos del grupo fueron identificados en campo, por medio de rasgos faciales particulares o por sus características corporales (Ramos-Fernández, 2001). Para el presente análisis, se consideraron todos los individuos adultos y subadultos del grupo. Los primeros se definieron como todos aquellos individuos machos y hembras sexualmente activos de 6 años de edad o más. Los subadultos, por su parte, se definieron como todos aquellos individuos entre 4 y 5 años de edad. Todos los monos del grupo de estudio han podido ser confiablemente identificados a finales de 1996, desde entonces cuatro asistentes de campo bien entrenados y varios investigadores han registrado datos de forma ininterrumpida de este grupo (Ramos-Fernández, 2001; Ramos-Fernández *et al.*, 2003). Los datos fueron reunidos por el autor y cuatro asistentes de campo, los cuales de manera alternada acompañaron al autor en todas las salidas a campo para evitar errores en la identificación de los individuos y a apoyar en el registro de los datos. Las observaciones en el grupo de monos se realizaron tratando de cubrir un total de 6 horas al día, en uno de los dos horarios de observación (un horario de 6:00 a. m. a 12:00 p. m. y otro de 12:00 p.m. a 18:00 p. m.) de lunes a

jueves. Los datos presentados en este trabajo incluyen 11 meses de estudio (de febrero a diciembre de 2008, 683 horas de observación total).

5.2. Definición de un Subgrupo

Los datos de asociación fueron obtenidos utilizando el método de barrido instantáneo o “scan” (Martin y Bateson, 1993). Este método consistió en el registro de la identidad, actividad (moverse, descansar, alimentarse) y localización de todos los individuos adultos y subadultos presentes en un subgrupo, de forma instantánea y a intervalos regulares de 20 minutos. Un subgrupo fue definido usando una regla de cadena de 30 m, en la cual todos los individuos que estaban a 30 metros o menos de cualquier otro, fueron considerados como parte del mismo subgrupo y por lo tanto en asociación entre sí, para un particular muestreo de 20 minutos (Ramos-Fernández, 2001). La distancia de 30 m utilizada en la regla de cadena (30 m) fue derivada originalmente seleccionando a un mono adulto y registrando su distancia respecto a cada uno de los individuos que se encontraban presentes en un radio de 200 m. Este procedimiento fue repetido cinco veces en diferentes días, con diferentes individuos focales. Finalmente se generó una gráfica mostrando el número de individuos a diferentes distancias y la distancia de 30 m, fue seleccionada como la distancia más corta a la cual la gráfica presentó un fuerte descenso (Ramos -Fernández, 2001).

5.3 Determinación de los índices de asociación

Para el cálculo los índices de asociación se utilizaron los datos de asociación obtenidos a partir de todos los muestreos de barrido de 20 minutos registrados durante el transcurso de este estudio. De modo que, si dos individuos A y B fueron observados juntos en el mismo subgrupo durante un muestreo de barrido de 20 minutos, ese muestreo fue cuantificado como una observación de A con B. En contraste, si A y B no fueron observados juntos en el mismo subgrupo durante un muestreo de 20 minutos, ese muestreo fue cuantificado como una observación de

A sin B (o de B sin A). Los índices de asociación fueron calculados tomando en cuenta el número de muestreos de 20 minutos en que dos individuos fueron observados juntos, dividido entre la suma del número de los muestreos en que cada uno fue observado sin la presencia del otro y el número de muestreos en que fueron vistos juntos (Martin y Bateson, 1993). Se utilizó un total de 2050 muestreos de barrido (683 horas) para calcular los índices de asociación en todas las diadas de adultos y subadultos del grupo.

5.4 Interacciones Sociales

Para el registro de las interacciones sociales se utilizó el método de muestreo focal-animal continuo (Martin y Bateson, 1993). Un individuo fue observado de forma continua durante un periodo de 20 minutos, registrando todas las interacciones sociales emitidas y recibidas por el individuo. Se utilizó un etograma que incluía 34 conductas (anexo 1), el cual fue generado a partir de estudios previos (Ramos-Fernandez, 2001; Slater *et al.*, 2005) relacionados con la organización social en el grupo de estudio, aunque para el presente estudio solo se analizaron las interacciones que se muestran en la cuadro 1.

Se obtuvieron 681 muestreos focales en individuos adultos y subadultos, para un total de 115 horas de observaciones focales. Estas fueron utilizadas para calcular la tasa (eventos/tiempo) de las interacciones sociales. La tasa de acicalamiento fue calculada a partir del número de veces en que se observó a dos individuos acicalarse dividido entre el total de tiempo en que estos individuos fueron vistos juntos, el cual se tomó a partir de los registros focales y de asociación.

Debido a la baja tasa de otras interacciones afiliativas en esta especie como abrazo, olfateo pectoral y beso, estas interacciones fueron agrupadas en una sola categoría (cuadro 1). La tasa de interacción afiliativa sin acicalamiento fue calculada a partir del número de veces en que se observó a dos individuos interactuar afiliativamente (es decir, en un abrazo, beso u olfateo pectoral) dividido

entre el total de tiempo en que estos individuos fueron vistos juntos. Por la misma razón, todas las interacciones agonísticas como amenaza, carga, suplantación, golpe, mordida y persecución también se agruparon en una sola categoría (cuadro 1). La tasa de interacción agonística fue calculada a partir del número de veces en que se observó a dos individuos interactuar agonísticamente, dividido entre el total de tiempo en que estos individuos fueron vistos juntos.

Cuadro 1. Descripción de las interacciones sociales afiliativas y agonísticas utilizadas en el análisis

Categoría de Interacción	Descripción de la Interacción
1. Interacciones Sociales Afiliativas (Acicalamiento)	Un individuo manipula el pelaje de otro individuo con ambas manos o con la boca
2. Otras interacciones sociales afiliativas	
Abrazo	Un individuo se acerca y se pone en contacto con otro, abrazándolo con uno o ambos brazos
Olfateo pectoral	Un individuo se acerca y se pone en contacto con otro, olfateándolo u olfateándose mutuamente la región del pecho, mientras emiten una vocalización característica
Beso	Un individuo toca brevemente con sus labios brevemente la boca o cara de otro individuo
3. Interacciones sociales agonísticas	
Amenaza	Un individuo se acerca a otro, observándolo fijamente, abriendo ligeramente la boca para mostrar los dientes, mientras el individuo receptor se aleja del emisor
Suplantación	Un individuo al acercarse o dirigirse hacia otro, provoca que este último se mueva de su posición original, para que inmediatamente después el individuo emisor se ubique exactamente en el sitio donde el individuo receptor había permanecido
Carga	Un individuo impulsa rápidamente su cuerpo en contra de otro individuo, provocando que el receptor se aleje rápidamente del emisor tratando de evitar un contacto físico
Golpe	Un individuo golpea con las manos el cuerpo de otro individuo
Persecución	Rápido seguimiento de un individuo a otro, con el propósito de emitir alguna interacción agonística (carga, golpe ó mordida)
Mordida	Un individuo usa sus dientes para morder el cuerpo de otro individuo

Las tasas de interacción social fueron ordenadas en forma de matrices (matriz de la tasa acicalamiento, matriz de la tasa de interacciones afiliativas sin acicalamiento y matriz de la tasa de interacciones agonísticas). En cada matriz se

incluyó a los individuos en filas y en columnas y su respectiva tasa de interacción diádica. Además, en el caso de las interacciones afiliativas sin acicalamiento y las interacciones agonísticas se incluyó a los individuos y el número de estas interacciones emitidas en filas y a los mismos individuos y el número de las interacciones recibidas en columnas. Estas matrices, junto con una columna para las horas focales por individuo (Hrs) y otra para la clase de sexo y edad por individuo (s/e), pueden observarse en la primera y tercera columna de cada matriz.

Se aplicaron pruebas no paramétricas para comparar los promedios (media +/- error estándar, número de observaciones) y determinar la existencia de diferencias significativas entre ellos. Se aplicó la prueba de Mann-Whitney (U) para dos muestras, mientras que en el caso de tres muestras, se aplicó la prueba de Kruskal-Wallis (H). Para determinar la existencia de diferencias significativas respecto a la interacción del sexo y el parentesco tanto en la distribución de los índices de asociación, como en la distribución de la tasa de acicalamiento, se aplicó un Análisis de Varianza Bivariado (ANOVA -2vias). En todas las pruebas estadísticas anteriores se utilizó el software STATISTICA versión 5.1.

5.5 Correlación entre los índices de asociación y las interacciones sociales

La correlación entre las matrices de las interacciones sociales (matriz de la tasa acicalamiento, matriz de la tasa de interacciones afiliativas y matriz de la tasa de interacciones agonísticas) y la matriz de los índices de asociación correspondiente fue determinada mediante la prueba de Mantel (Mantel, 1967), utilizando el software XLSTAT 2009.1.02. Para esta prueba se utilizó un coeficiente de correlación de Pearson con un nivel de significancia de 0.05, así como 10000 permutaciones.

Cuando se correlacionan dos matrices (e.g. matriz de la tasa de acicalamiento y matriz de los índices de asociación) mediante la prueba de Mantel, se calcula una correlación inicial entre ambas, posteriormente se le aplican varias permutaciones

al azar a diferentes pares de datos de una de las matrices, mientras que la otra se mantiene constante. La correlación entre ambas matrices es recalculada después de cada permutación, de tal manera que se obtiene una distribución de correlaciones entre matrices tan grande como el número de permutaciones realizadas (Manly, 2000). Si el 95%, de las correlaciones obtenidas a partir de las permutaciones son menores a la correlación inicial, entonces se considera que estas dos matrices están correlacionadas significativamente. Por el contrario, si menos del 95 % de las correlaciones obtenidas a partir de las permutaciones fueron menores a la correlación inicial, entonces se considera que ambas matrices no están correlacionadas significativamente (Manly, 2000).

6. RESULTADOS

6.1. Composición del grupo

Al final del período de estudio, en diciembre de 2008, el grupo MX estaba constituido por 9 hembras adultas (AM, CE, CH, FL, VE, JO, GO, K L, LO) de las cuales, 8 contaban con infantes, 2 machos adultos (TN, TL), 2 hembras subadultas (SR, RN), 3 machos subadultos (JN, EG, DI), los cuales suman en total 24 individuos (cuadro 2). Durante el transcurso de este estudio se presentaron varios cambios en la composición de este grupo, entre los que resaltan el nacimiento de tres crías y la desaparición de dos individuos: una hembra adulta (CL) y un macho adulto (HU). En ninguno de los dos casos se pudo conocer la causa de su desaparición.

Como se puede ver en la cuadro 2, en diciembre del 2008 se observó un número más alto de infantes que en años anteriores. En los años anteriores a 2008, no se cuentan con registros de subadultos, debido a que estos se incluyeron como juveniles, mientras que en 2008 solo se registran subadultos, debido a que no se registraron individuos con la edad necesaria para ser incluidos como juveniles (ver pie de cuadro). En 1997, se registró un número más alto de juveniles que en años posteriores. Incluso comparando el numero de juveniles en 2007, con el número de subadultos en 2008, el primero resulta ser mayor. En 2008 se registró el número más alto de hembras adultas en relación a los años anteriores, mientras que en 2004 se registró el número más alto de adultos de ambos sexos en relación a los otros años. Por último, en 2008 se observó el número más alto de individuos en total en relación con años anteriores.

Cuadro 2. Composición de las clases de edad y sexo en el grupo de estudio en 1997, 1999, 2002, 2004 y 2008

Categoría de Edad	Sexo	Enero 1997	Diciembre 1999	Diciembre 2002	Diciembre 2004	Diciembre 2008
Infantes	H	2	3	2	3	5
	M	3	1	3	3	3
Juveniles ¹	H	4	2	4	2	0
	M	2	2	0	2	0
Subadultos	H	0	0	0	0	2
	M	0	0	0	0	3
Adultos	H	7	5	7	8	9
	M	1	3	4	4	2
Total	H	13	10	13	13	16
	M	6	6	7	9	8

¹ Los datos de la composición de las clases de edad y sexo previos a diciembre de 2008 no reportan individuos subadultos, porque estos fueron incluidos en la categoría de "juveniles" (todos los monos que se desplazaban independientemente, pero que todavía no alcanzaba la edad adulta: Ramos-Fernández *et al.*, 2003). En diciembre de 2002, se incluyó por separado a las categorías de subadultos (individuos de entre tres y medio y cinco años de edad) y juveniles (individuos en tre dos y medio años de edad). Sin embargo, no se registró a ningún individuo con la edad necesaria para ser incluidos como juveniles.

6.2. Patrones de Asociación

La figura 2 muestra los índices de asociación promedio entre machos, entre machos y hembras y entre hembras, incluyendo adultos y subadultos. En la figura se observa que los índices de asociación entre machos fueron más altos que entre hembras y que entre machos y hembras (macho-macho = 0.478 +/- 0.040, 15, hembra-hembra = 0.428 +/- 0.019, 66, macho-hembra = 0.403 +/- 0.015, 72). Sin embargo, estas diferencias no fueron significativas (prueba de Kruskal-Wallis: $H = 4.28$, g.l. = 2, $p = 0.1174$). Cuando se incluyeron únicamente a los individuos adultos del grupo (figura 3), se encontraron diferencias significativas (macho-macho = 0.587 +/- 0.133, 3, hembra-hembra = 0.412 +/- 0.019, 45, macho-hembra = 0.365 +/- 0.015, 30) ($H = 6.34$, g.l. = 2, $P = .0420$). En este caso, los índices de

asociación entre machos fueron significativamente más altos que los índices entre machos y hembras (prueba de Mann-Whitney: $U = 8$, g.l. = 1, $p = .0205$).

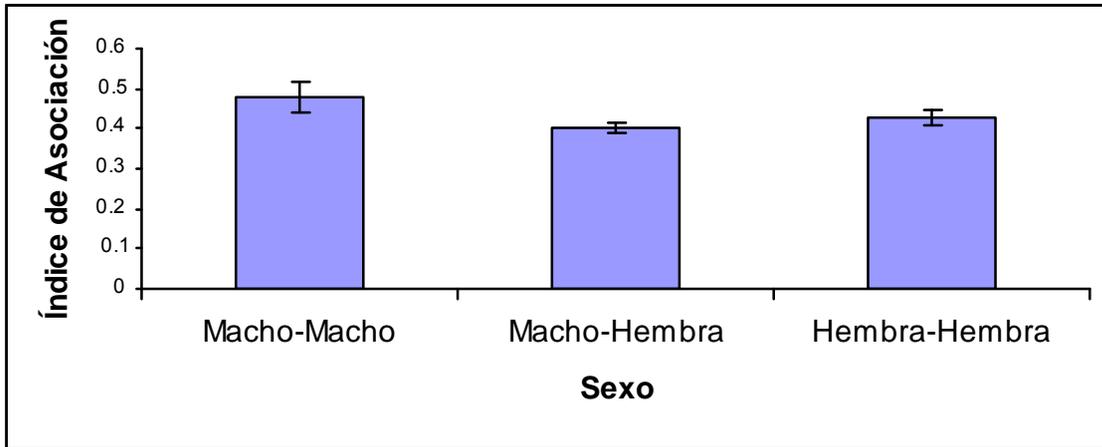


Fig. 2. Promedio de los índices de asociación dentro y entre sexos incluyendo a todos los individuos adultos y subadultos del grupo

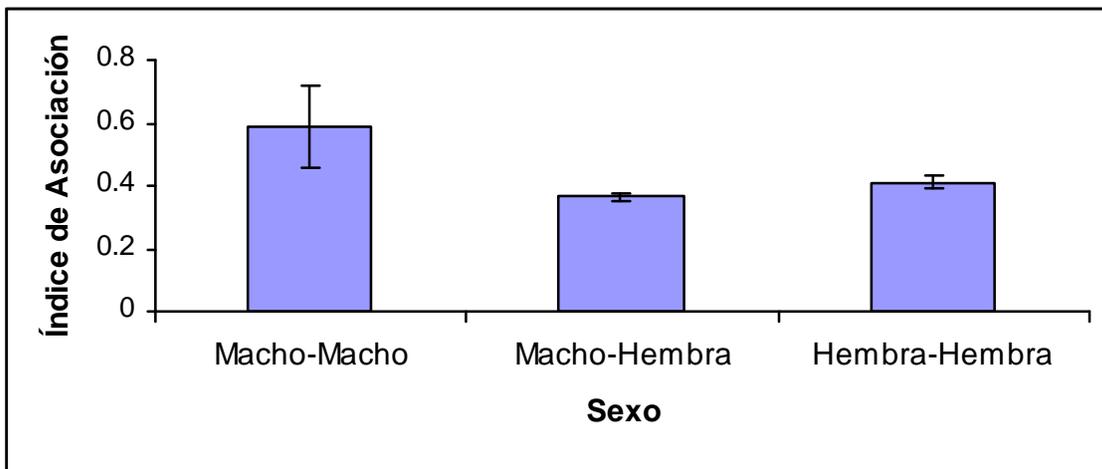


Fig. 3. Promedio de los índices de asociación dentro y entre sexos incluyendo sólo a los individuos adultos del grupo

La figura 4 muestra los índices de asociación promedio para díadas formadas por dos machos, dos hembras o por un macho y una hembra, mostrando por separado aquellas díadas que estaban emparentadas y las que no. En la figura se observa que entre parientes, los índices de asociación más altos fueron en las díadas hembra-hembra, posteriormente en las díadas macho-macho y por último en las

díadas macho-hembra. Mientras que en el caso de los no parientes, los índices de asociación más altos registrados fueron en las díadas macho -macho, posteriormente en las díadas hembra-hembra y por último en las díadas macho-hembra. Estas tendencias sugieren que existe una interacción significativa entre parentesco y sexo como factores determinantes de la asociación.

Considerando estos dos factores, sexo y parentesco, se realizó un Análisis de Varianza Bivariado (ANOVA-2vías), en el cual se agruparon de forma combinada todos los índices de asociación respecto al sexo (variable 1) y al parentesco (variable 2). El resultado de la prueba reveló diferencias significativas en la distribución de los índices de asociación en relación al sexo (ANOVA de dos vías: $F = 10.621$, g.l. = 147, $p = 0.000053$), al parentesco ($F = 10.621$, g.l. = 147, $p = 0.000000108$) y a la interacción de ambas variables ($F = 10.62$, g.l. = 147, $p = 0.000049$).

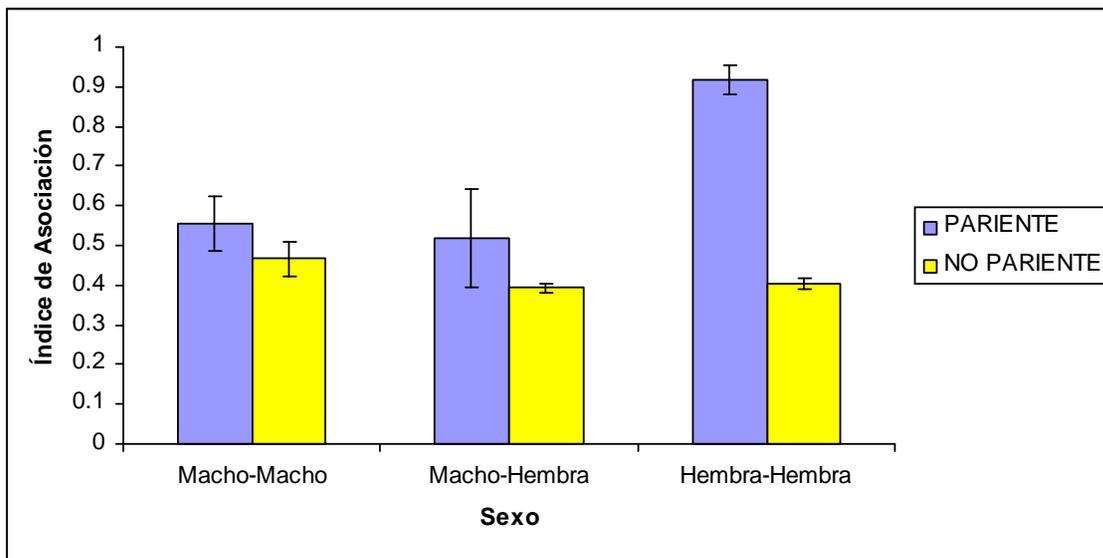


Fig. 4. Promedio de los índices de asociación dentro y entre sexos entre parientes y no parientes

Tomando en cuenta sólo el sexo como factor, no se detectaron diferencias significativas entre los tres tipos de asociación ni entre parientes (hembra -hembra = 0.916 ± 0.037 , 3, macho-macho = 0.553 ± 0.068 , 2, macho-hembra = 0.518 ± 0.125 , 6) ($H = 4.30$, gl = 2, $p = 0.1163$), ni tampoco entre no parientes (macho-

macho = 0.466 +/- 0.045, 13, hembra-hembra = 0.405 +/- 0.015, 63, macho-hembra = 0.392 +/- 0.012, 66) (H = 2.67, g.l. = 2, p = 0.2622).

Los índices de asociación promedio entre adultos y subadultos se analizaron en relación a seis tipos de asociación Adultos-Subadultos, los cuales se compararon de forma pareada, como se muestra en la cuadro 3. Ninguno de los índices de asociación entre adultos y subadultos que se compararon, presentó diferencias significativas estadísticamente (cuadro 3).

Cuadro 3. Comparación de los índices de asociación promedio entre adultos y subadultos.

Asociación Adultos-Subadultos	Media	Error estándar	Tamaño muestral	Prueba de Mann-Whitney U (n,p)
Comparación 1				
Machos Adultos-Subadultos (ambos sexos)	0.402	0.028	15	316 (65,0.3582)
Hembras Adultas-Subadultos (ambos sexos)	0.459	0.025	50	
Comparación 2				
Machos Adultos-Subadultos Machos	0.435	0.042	9	17 (15, 0.3661)
Machos Adultos-Subadultos Hembras	0.353	0.02	6	
Comparación 3				
Hembras Adultas-Subadultos Machos	0.452	0.03	30	296 (50, 0.9368)
Hembras Adultas-Subadultos Hembras	0.469	0.046	20	

6.3. Interacciones Sociales

Como se mencionó en la sección de Métodos, las interacciones sociales se agruparon para su análisis en tres categorías (cuadro 1): el acicalamiento, las interacciones afiliativas sin acicalamiento y las interacciones agonísticas.

6.3.1. Acicalamiento

De entre todos los individuos adultos y subadultos del grupo el acicalamiento fue observado en 50 díadas de un total de 153 (cuadro 4), de las cuales se registró en el 73% (un total de 11) de todas las de díadas formadas por dos machos, 31% (un total de 22) de las díadas formadas por un macho y una hembra y el 26% (un total de 17) de las díadas formadas por dos hembras (cuadro 7). El acicalamiento fue observado en 17 de los 18 individuos analizados, incluyendo todas las díadas formadas por individuos emparentados (11 díadas, 7.6% del total) y las díadas formadas por individuos no emparentados (39 díadas, 27% d el total).

Cuadro 4. Tasa de acicalamiento entre todos los individuos adultos y subadultos del grupo

s/e	HOR	AM	CE	CH	CL	FL	VE	JA	GO	KL	LO	TN	TL	HU	SR	JN	EG	RN	DI
ha AM	13.67	*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ha CE	15.33		*	0.09	0	0	0.04	0	0	0	0.04	0.05	0	0.08	0.09	0	0.17	0	0
ha CH	13.00			*	0	0.05	0.04	0	0	0	0.97	0	0	0	1.86	0	0	0	0
ha CL	2.67				*	0	0	0	0	0	0	0	0.18	0	0	0	0	0	2.5
ha FL	18.33					*	0	0	0	0	0.12	0	0.03	0	0	0.48	0	0	0
ha VE	18.67						*	0	0	0	0.11	0.29	0	0	0.13	0	0.62	0	0
ha JA	17.67							*	0.17	0	0.04	0.38	0.11	0.38	0	0.28	0.03	0	0
ha GO	13.33								*	0	0.09	0.05	0.13	0	0	0	0.04	0.07	0
ha KL	7.00									*	0	0	0.07	0	0	0	0	1.45	0
ha LO	14.33										*	0.05	0.16	0	0.78	0.13	0.08	0	0
ma TN	13.00											*	0.35	0.09	0	0.18	0.38	0	0.5
ma TL	18.67												*	0.06	0	0.37	0.4	0	0.54
ma HU	4.67													*	0	0.2	0	0	0
hs SR	12.33														*	0	0	0	0
ms JN	18.33															*	0.06	0	0
ms EG	18.67																*	0	0
hs RN	3.67																	*	0
ms DI	3.33																		*

Dentro y entre sexos (figura 5), la tasa promedio de acicalamiento entre hembras fue más alta que la tasa promedio entre machos y hembras y que entre machos

(hembra-hembra = 0.362 ± 0.136 , 17, macho-hembra = 0.286 ± 0.111 , 22, macho-macho = 0.284 ± 0.052 , 11), aunque las diferencias no fueron significativas ($H = 2.46$, g.l. = 2, $p = .2927$). Incluso cuando se calculó la tasa de acicalamiento solo para díadas formadas por individuos adultos (figura 6), tampoco se observaron diferencias significativas dentro y entre sexos (media \pm EE, N macho-macho = 0.167 ± 0.091 , 3, hembra-hembra = 0.160 ± 0.082 , 11 macho-hembra = 0.151 ± 0.034 , 13) ($H = 1.18$, g.l. = 2, $p = 0.5532$)

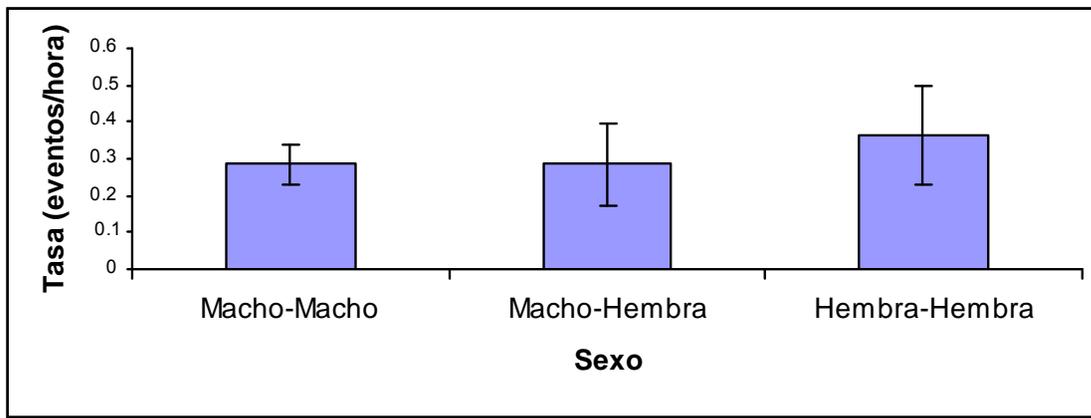


Fig. 5. Promedio de la tasa de acicalamiento dentro y entre sexos en todos los individuos adultos y subadultos del grupo.

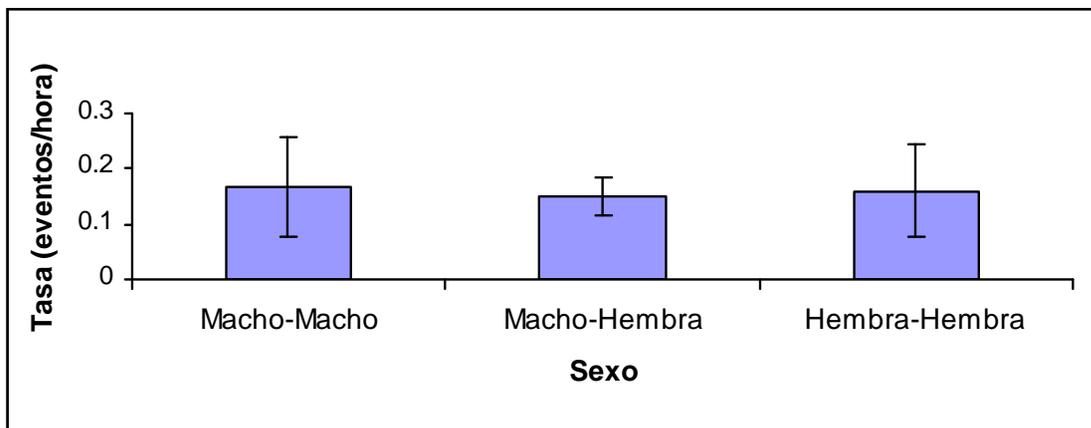


Fig. 6. Promedio de la tasa de acicalamiento dentro y entre sexos incluyendo solo individuos adultos.

La figura 7 muestra la tasa de acicalamiento dentro y entre sexos y entre parientes y no parientes. El efecto del sexo y el parentesco sobre el acicalamiento se analizó mediante un Análisis de Varianza Bivariado (ANOVA -2vias). Al igual que en los índices de asociación (figura 4), también observa que el sexo y el parentesco tienen una interacción significativa sobre la tasa de acicalamiento. El resultado de la prueba no reveló diferencias significativas en la distribución de los índices de asociación en relación al sexo ($F = 4.29$, g.l. = 44, $p = 0.0769$), aunque sí se encontraron diferencias significativas en relación al parentesco ($F = 27.77$, g.l. = 44, $p = 0.000004$) y a la interacción de ambas variables ($F = 5.48$, g.l. = 44, $p = 0.0075$).

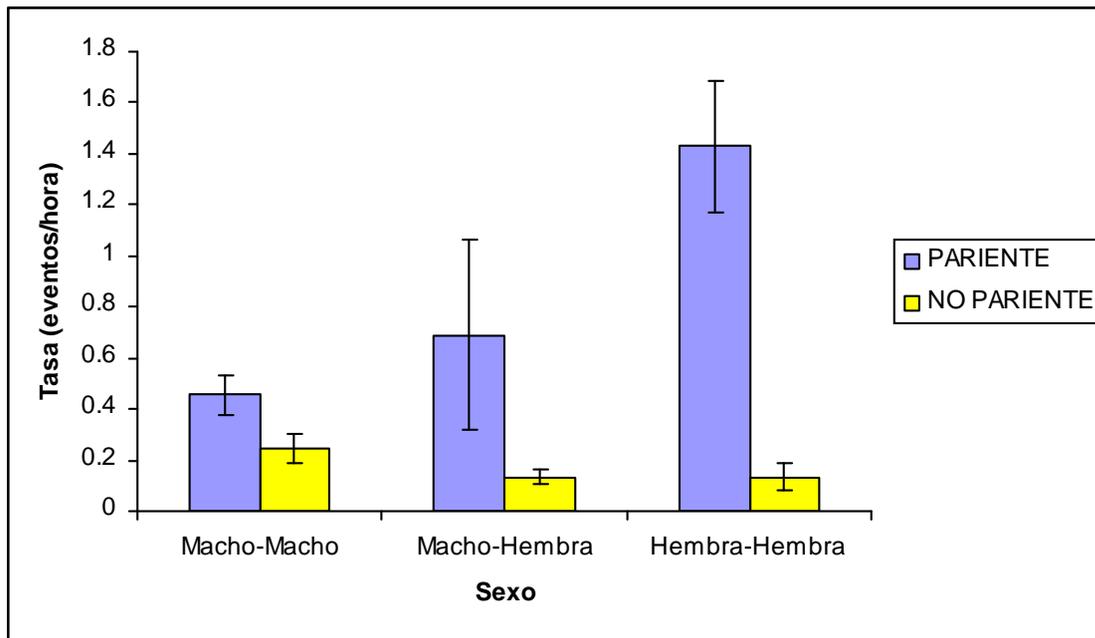


Fig. 7. Distribución la tasa de acicalamiento dentro y entre sexos entre parientes y no parientes

Por otro lado, cuando se tomó en cuenta al sexo como único factor, no se detectaron diferencias significativas en la tasa de acicalamiento promedio dentro y entre sexos entre individuos parientes (hembra-hembra = 1.429 ± 0.259 , 3, macho-hembra = 0.691 ± 0.37 , 6, macho-macho = 0.458 ± 0.078 , 3) ($H = 3.38$, gl = 2, $p = 0.1846$), pero si entre individuos no parientes (macho-macho = 0.246 ± 0.055 , 9, macho-hembra = 0.134 ± 0.029 , 16, hembra-hembra = 0.134 ± 0.051 ,

14) ($H = 6.28$, $gl = 2$, $p = 0.0432$). En este caso, la tasa de acicalamiento promedio en las díadas macho-macho fue significativamente más alta que en las díadas hembra-hembra ($U = 23$, $g.l. = 1$, $p = 0.0177$).

En relación a la interacción entre adultos y subadultos, la tasa de acicalamiento entre hembras adultas y todos los subadultos (incluyendo hembras y machos), fue más alta y variable que en relación a la tasa entre machos adultos y todos los subadultos (hembras adultas y todos los subadultos = 0.581 ± 0.197 , 15, machos adultos y todos los subadultos = 0.366 ± 0.052 , 7; $U = 0.42$, $g.l. = 1$, $p = 0.4592$). Además, la tasa de acicalamiento entre hembras adultas y hembras subadultas fue más alta y variable que entre hembras adultas y machos subadultos (hembras adultas y hembras subadultas = 0.733 ± 0.317 , 6, hembras adultas y machos subadultos = 0.48 ± 0.261 , 9; $U = 21$, $g.l. = 1$, $p = 0.4795$). Sin embargo, en ninguna de las dos comparaciones anteriores entre adultos y subadultos se encontraron diferencias significativas.

6.3.2. Interacciones Afiliativas sin Acicalamiento

De las 153 parejas formadas por todos los monos adultos y subadultos, las interacciones afiliativas sin acicalamiento (Abrazo, Olfateo pectoral y Beso) fueron observadas (cuadro 5) en 35 de ellas. Estas díadas incluyeron el 33% (un total de 5) de todas las díadas formadas por dos machos, el 17% (un total de 12) de las díadas formadas por un macho y una hembra y el 27% (un total de 18) de las díadas formadas por dos hembras. Las interacciones fueron observadas en 17 de los 18 individuos adultos y subadultos del grupo. Solo fueron observadas en el 18% (un total de 2) de las díadas formadas por individuos emparentados y en el 85% (un total de 33) de las díadas formadas por individuos no emparentados.

Cuadro 5. Tasa de interacciones afiliativas sin acicalamiento, entre todos los individuos adultos del grupo

s/e	HOR	AM	CE	CH	CL	FL	VE	JA	GO	KL	LO	TN	TL	HU	SR	JN	EG	RN	DI
ha AM	13.67	*	0	0.17	0	0	0	0.04	0.05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ha CE	15.33		*	0.05	0	0	0	0.04	0	0	0	0	0.08	0	0.05	0.04	0	0	0
ha CH	13.00			*	0.14	0	0.04	0.33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ha CL	2.67				*	0.07	0.07	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ha FL	18.33					*	0.06	0	0	0	0	0	0.17	0	0	0	0	0	0
ha VE	18.67						*	0.07	0.04	0	0	0.04	0.04	0	0.09	0.06	0	0	0
ha JA	17.67							*	0.08	0	0.04	0	0.04	0	0	0.03	0	0	0.06
ha GO	13.33								*	0	0	0	0	0	0	0.04	0	0	0
ha KL	7.00									*	0.08	0	0	0	0	0	0	0	0
ha LO	14.33										*	0	0.04	0	0	0	0	0	0
ma TN	13.00											*	0.17	0	0.06	0	0.13	0	0.07
ma TL	18.67												*	0.06	0	0.07	0	0	0
ma HU	4.67													*	0	0	0	0	0
hs SR	12.33														*	0	0	0	0
ms JN	18.33															*	0	0	0
ms EG	18.67																*	0	0
hs RN	3.67																	*	0
ms DI	3.33																		*

En relación número de eventos totales registrados para las interacciones afiliativas sin acicalamiento (60), el 50% (30 eventos) ocurrieron entre hembras, el 30% (18 eventos) entre machos y hembras y el 20% (12 eventos) entre machos (cuadro 6). En relación al total de las interacciones entre hembras, el 90 % (27 eventos) ocurrieron entre hembras adultas, mientras que el 10% (3 eventos) fueron emitidas de hembras subadultas (emisor) hacia hembras adultas (receptor). Por otro lado, de todas estas interacciones ocurridas entre machos y hembras, el 44% (8 eventos) fueron emitidas de machos adultos hacia hembras adultas, el 22% (4 eventos) fueron emitidas de machos subadultos a hembras adultas, el 17% (3 eventos) fueron emitidas de hembras adultas a los machos adultos, el 11% (2 eventos) fueron emitidas de hembras adultas a los machos subadultos y 6% (1

eventos) fueron emitidas de una hembra subadulta hacia un macho adulto. En lo que respecta, al total de estas interacciones ocurridas entre machos, el 50% (6 eventos) fueron emitidas de machos adultos hacia otros machos adultos, mientras que el 50% fueron emitidas de machos subadultos hacia los machos adultos.

Cuadro 6. Numero de interacciones afiliativas sin acicalamiento emitidas (verticales) y recibidas (horizontales) entre todos los individuos adultos del grupo.

s/e	AM	CE	CH	CL	FL	VE	JA	GO	KL	LO	TN	TL	HU	SR	JN	EG	RN	DI
ha AM	*	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ha CE	0	*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	0
ha CH	2	1	*	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ha CL	0	0	0	*	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ha FL	0	0	0	1	*	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ha VE	0	0	1	0	1	*	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ha JA	0	1	6	0	0	1	*	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
ha GO	0	0	0	0	0	0	0	*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ha KL	0	0	0	0	0	0	0	0	*	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ha LO	0	0	0	0	0	0	1	0	1	*	0	0	0	0	0	0	0	0
ma TN	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	*	1	0	0	0	0	0	0
ma TL	0	0	0	0	5	1	0	0	0	1	4	*	0	0	0	0	0	0
ma HU	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	*	0	0	0	0	0
hs SR	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	*	0	0	0	0
ms JN	0	0	0	0	0	2	1	1	0	0	0	2	0	0	*	0	0	0
ms EG	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	*	0	0
hs RN	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	*	0
ms DI	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	*

Incluyendo a todos los monos adultos y subadultos (figura 8), la tasa promedio más alta se registró entre machos posteriormente entre hembras y por último entre machos y hembras (macho-macho = 0.112 +/- 0.021, 5 hembra-hembra = 0.083 +/- 0.017, 18, macho-hembra = 0.06 +/- 0.011, 12). Por otra parte, cuando solo se incluyeron a los individuos adultos del grupo (figura 9), la tasa de interacciones sociales afiliativas en la asociación macho-macho, presento la tasa más alta en relación a las otras dos asociaciones (macho-macho = 0.118 +/- 0.056, 2,

hembra-hembra = 0.085 +/- 0.019, 16, macho-hembra = 0.068 +/- 0.022, 6). En ambos casos, la tasa más alta se presentó entre machos y la tasa más baja se presentó entre machos y hembras. Sin embargo, en ninguno de los casos anteriores, se detectaron diferencias significativas en la tasa de interacciones afiliativas dentro y entre sexos (adultos y subadultos: $H = 5.8$, g.l. = 2, $p = 0.0551$) (solo adultos: $H = 2.3$, g.l. = 2, $p = 0.3167$)

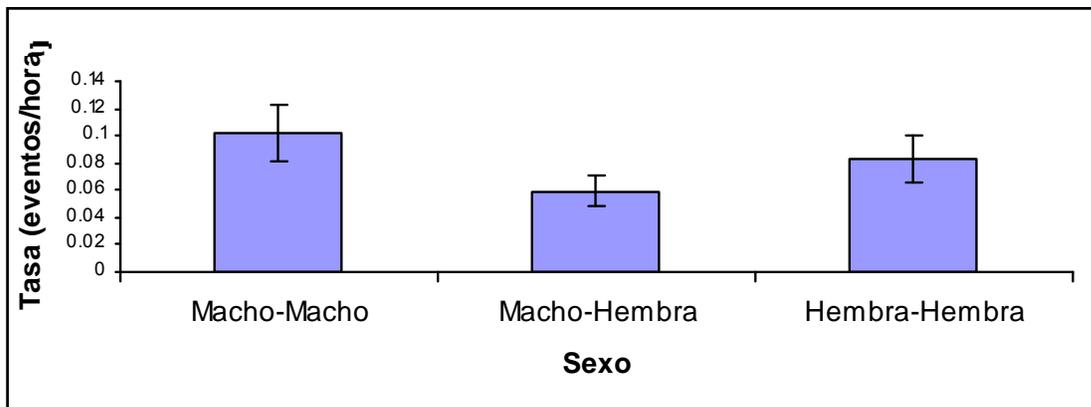


Fig. 8. Promedio (+- error estándar) de la tasa de las interacciones afiliativas sin acicalamiento dentro y entre sexos en todos los individuos adultos y subadultos del grupo.

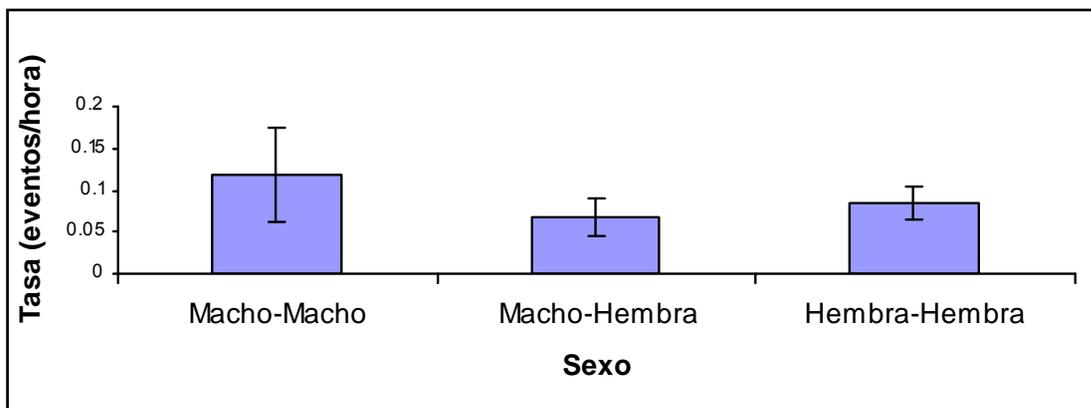


Fig. 9. Promedio (+-error estándar) de la tasa de interacciones afiliativas sin acicalamiento dentro y entre sexos incluyendo sólo individuos adultos.

Debido al reducido número de díadas que incluyeron individuos emparentados, no se pudo realizar ninguna comparación entre parientes y no parientes (figura 10). Entre estos últimos, la tasa promedio más alta se registró entre machos, posteriormente entre hembras y finalmente entre machos y hembras (macho-macho = 0.096 ± 0.026 , 4, hembra-hembra = 0.061 ± 0.012 , 18, macho-hembra = 0.083 ± 0.017 , 11). Sin embargo, no se detectaron diferencias significativas dentro y entre sexos en individuos no emparentados ($H = 4.12$, g.l. = 2, $p = 0.1273$).

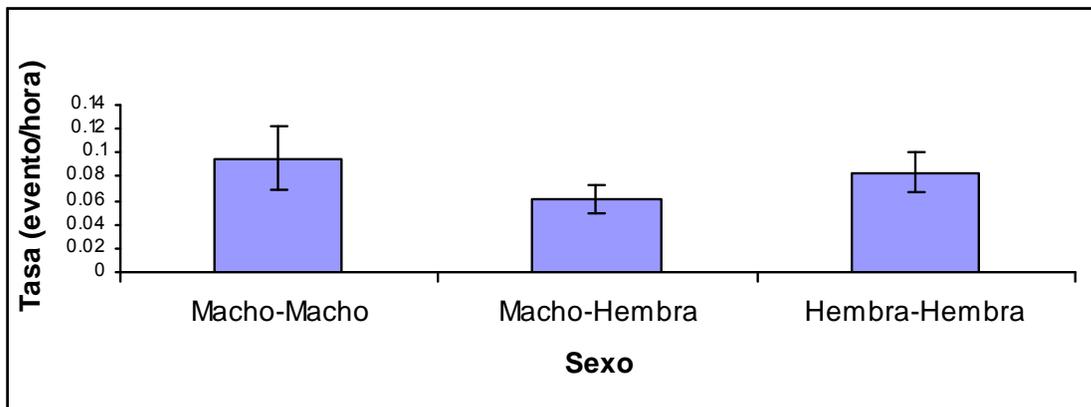


Fig. 10. Promedio (+-error estándar) de la tasa de las interacciones afiliativas dentro y entre sexos incluyendo sólo individuos no parientes.

En relación a las interacciones afiliativas entre adultos y subadultos, se encontraron diferencias significativas ($U = 3.5$, g.l. = 1, $p = 0.047$) al comparar la tasa entre machos adultos y subadultos de ambos sexos y la tasa entre hembras adultas y los subadultos de ambos sexos (machos adultos-subadultos = 0.084 ± 0.014 , 4, hembras adultas-subadultos = 0.054 ± 0.007 , 7). Otras tasas entre adultos y subadultos que pudieron compararse fueron aquellas entre hembras adultas y machos subadultos y entre hembras adultas y hembras subadultas (machos adultos-subadultos = 0.067 ± 0.02 , 2; hembras adultas-subadultos = 0.049 ± 0.006 , 5). Sin embargo, no se registraron diferencias significativas entre ambas tasas ($U = 2$, g.l. = 1, $p = 0.2452$),

6.3.3. Interacciones Sociales Agonísticas

Las interacciones agonísticas se observaron en 43 de las 153 díadas entre todos los adultos y subadultos (cuadro 7), de las cuales incluyeron el 36 % (un total de 4) del total de las díadas entre machos, el 35% (un total de 25) de las díadas entre machos y hembras y el 21% (un total de 14) de la díadas entre hembras. Las 43 díadas en las que se observaron estas interacciones incluyeron a todos los individuos adultos y subadultos del grupo. Las interacciones agonísticas se observaron solo en el 18% (un total de 2) de las díadas formadas por individuos parientes y en el 29% (un total de 41) del total de las díadas formadas por individuos no emparentados.

Cuadro 7. Tasa de interacciones agonísticas, entre todos los individuos adultos del grupo

s/e	Hrs	AM	CE	CH	CL	FL	VE	JA	GO	KL	LO	TN	TL	HU	SR	JN	EG	RN	DI
ha AM	13.67	*	0	0	0	0	0.08	0	0	0	0.05	0	0.09	0	0	0	0	0	0
ha CE	15.33		*	0	0	0	0.07	0	0	0	0.13	0.06	0.12	0	0.05	0	0	0	0
ha CH	13.00			*	0	0	0	0	0.11	0	0	0	0.3	0	0	0	0	0	0
ha CL	2.67				*	0	0	0	0	0	0	0	0.09	0	0	0	0	0	0
ha FL	18.33					*	0	0	0	0	0	0.18	0.17	0.19	0	0	0.03	0.06	0
ha VE	18.67						*	0	0.2	0	0.08	0.04	0	0	0.04	0	0	0	0
ha JA	17.67							*	0.08	0	0.19	0.04	0.11	0.13	0	0	0	0.06	0
ha GO	13.33								*	0	0	0	0	0	0.05	0	0	0	0
ha KL	7.00									*	0	0	1.23	1.94	0	0	0	0	0
ha LO	14.33										*	0.19	0.36	0.09	0	0.04	0	0	0.19
ma TN	13.00											*	0	0	0.06	0	0	0	0.07
ma TL	18.67												*	0	0.1	0	0.04	0	0
ma HU	4.67													*	0	0.07	0.07	0.25	0
hs SR	12.33														*	0	0.05	0	0
ms JN	18.33															*	0	0	0
ms EG	18.67																*	0.07	0
hs RN	3.67																	*	0
ms DI	3.33																		*

En relación número de eventos totales registrados para las interacciones agonísticas (118), 85 ocurrieron entre machos y hembras (72%), 29 entre hembras (25%) y 4 ocurrieron entre machos (3%). De todas las interacciones agonísticas registradas entre machos y hembras, el 95% (81) fueron emitidas por los machos. Del total de las agresiones registradas entre hembras (29), el 38% (11), fueron emitidas por hembras adultas hacia una hembra sexualmente activa sin descendencia (LO), otro 38% (11) fueron emitidas por hembras adultas hacia una hembra inmigrante que llegó al grupo poco antes de inicio del estudio (GO), el 17% (5) fueron emitidas por hembras adultas hacia las hembras subadultas y el 7% (2) fueron emitidas entre dos hembras adultas con varios años de residencia en el grupo. En el caso de las interacciones agonísticas entre machos, todas fueron emitidas de machos adultos hacia los machos subadultos (cuadro 8).

Cuadro 8. Numero de interacciones agonísticas emitidas (verticales) y recibidas (horizontales) entre todos los individuos adultos del grupo.

s/e	AM	CE	CH	CL	FL	VE	JA	GO	KL	LO	TN	TL	HU	SR	JN	EG	RN	DI
fa AM	*	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
fa CE	0	*	0	0	0	1	0	0	0	3	0	0	0	1	0	0	0	0
fa CH	0	0	*	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
fa CL	0	0	0	*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
fa FL	0	0	0	0	*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
fa VE	2	1	0	0	0	*	0	5	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0
fa JA	0	0	0	0	0	0	*	2	0	5	0	0	0	0	0	0	1	0
fa GO	0	0	0	0	0	0	0	*	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
fa KL	0	0	0	0	0	0	0	0	*	0	0	3	0	0	0	0	0	0
fa LO	0	0	0	0	0	0	0	0	0	*	0	0	0	0	0	0	0	0
ma TN	0	1	0	0	4	1	1	0	0	4	*	0	0	1	0	0	0	1
ma TL	2	3	6	1	5	0	3	0	15	9	0	*	0	2	0	1	0	0
ma HU	0	0	0	0	3	0	2	0	11	1	0	0	*	0	1	1	1	0
fs SR	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	*	0	0	0	0
ms JN	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	*	0	0	0
ms EG	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	*	1	0
fs RN	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	*	0

s/e	AM	CE	CH	CL	FL	VE	JA	GO	KL	LO	TN	TL	HU	SR	JN	EG	RN	DI	
ms	DI	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	*

Incluyendo a todos los monos adultos y subadultos del grupo, la figura 7 muestra la tasa de interacciones agonísticas entre machos, entre hembras y entre machos y hembras. Aunque la tendencia fue a que este último tipo de díada tuviera tasas más altas que las otras dos, las diferencias no fueron significativas estadísticamente ($H = 4.03$, g.l. = 2, $p = 0.1334$; macho-hembra = 0.245 ± 0.085 , 25, hembra-hembra = 0.091 ± 0.014 , 14, macho-macho = 0.061 ± 0.008 , 4). Tomando en cuenta sólo a los individuos adultos (figura 8), no se registró ninguna interacción agonística entre machos. Entre los dos otros tipos de díada, aunque no hubo diferencias significativas ($H = 4.72$, g.l. = 2, $p = 0.0943$, fueron las díadas macho-hembra las que tuvieron una tasa promedio más alta en comparación con la tasa promedio entre hembras (macho-hembra = 0.314 ± 0.122 , 17, hembra-hembra = 0.111 ± 0.018 , 9).

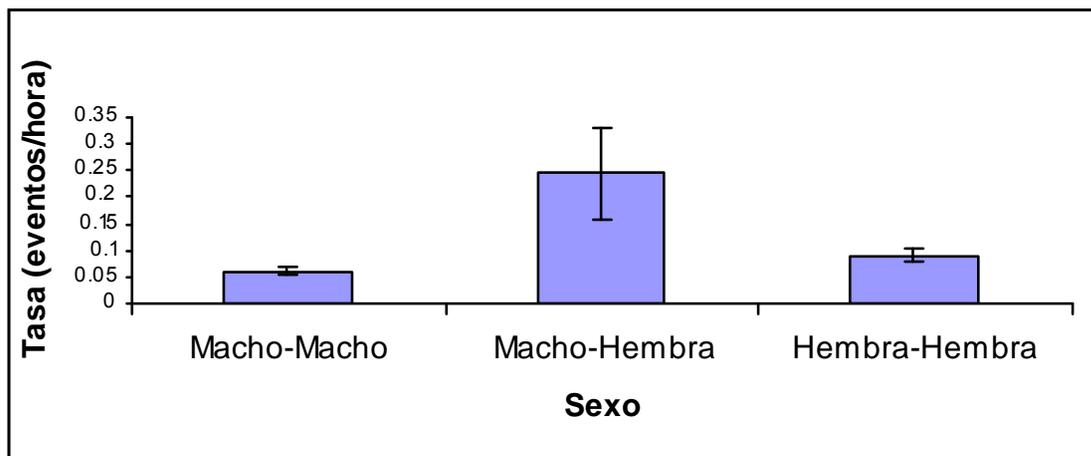


Fig. 11. Promedio (\pm error estándar) de la tasa de las interacciones agonísticas dentro y entre sexos en todos los individuos adultos y subadultos del grupo.

Sólo se registraron interacciones agonísticas entre dos díadas de individuos emparentados (TN-VE, TL-CL). Entre los individuos no emparentados (un total de 41 díadas; figura 8) no se registraron diferencias significativas entre los diferentes tipos de díadas según el sexo (prueba de Kruskal-Wallis: $H = 1.34$, g.l. = 2, $p =$

0.2465). Aún así, la tasa promedio mas alta, fue registrada entre machos y hembras posteriormente entre hembras y por último entre machos (macho-hembra = 0.260 ± 0.092 , 23, hembra-hembra = 0.091 ± 0.014 , 14, macho-macho = 0.061 ± 0.008 , 4).

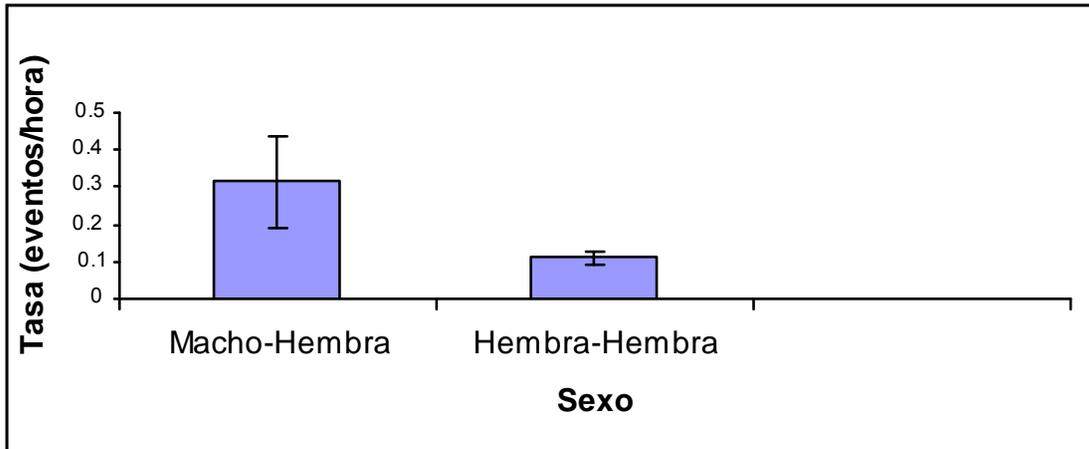


Fig. 12. Promedio (\pm error estándar) de la tasa de las interacciones sociales agonísticas dentro y entre sexos incluyendo sólo individuos adultos.

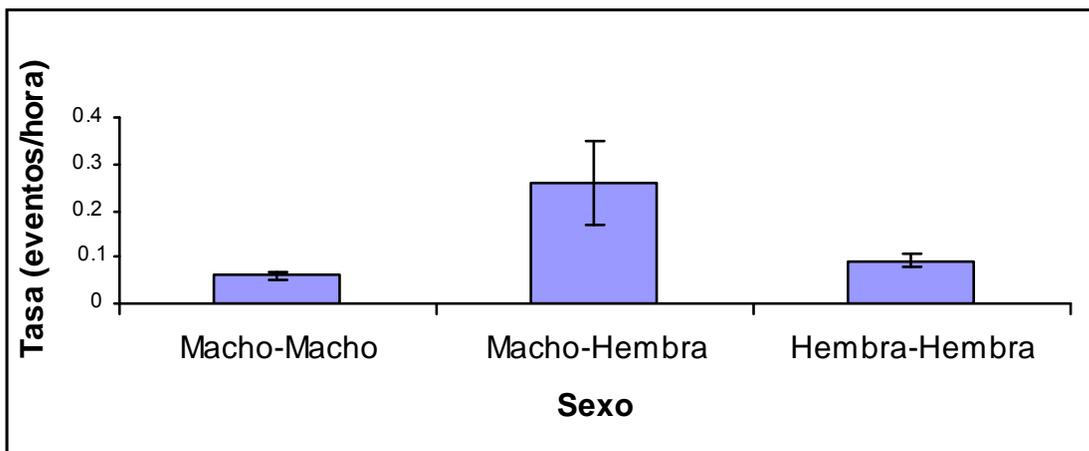


Fig. 13. Promedio (\pm error estándar) de la tasa (eventos/hora) de interacciones sociales agonísticas dentro y entre sexos incluyendo sólo individuos no parientes.

Cuadro 9. Comparación de las tasas de las interacciones agonísticas entre adultos y subadultos

Asociación Adultos-Subadultos	Media	Error estándar	Tamaño muestral	Prueba de Mann-Whitney U (n,p)
Comparación 1				
Machos Adultos-Subadultos (ambos sexos)	0.093	0.027	7	12 (15, 0.0638)
Hembras Adultas-Subadultos (ambos sexos)	0.066	0.018	8	
Comparación 2				
Machos Adultos-Subadultos Machos	0.061	0.008	4	3 (7, 0.2885)
Machos Adultos-Subadultos Hembras	0.136	0.058	3	
Comparación 3				
Hembras Adultas-Subadultos Machos	0.087	0.05	3	5 (8, 0.4533)
Hembras Adultas-Subadultos Hembras	0.054	0.004	5	

En relación a la tasa de interacción agonística entre adultos y subadultos, esta se analizó en relación a seis tipos de asociación Adultos-Subadultos, los cuales fueron comparados de acuerdo a la cuadro 9. En ninguna de las tres comparaciones realizadas, se encontraron diferencias significativas en la tasa de interacción agonística entre adultos y subadultos.

6.4. Comparación entre los Índices de Asociación y las Interacciones Sociales

Para determinar la correlación entre la matriz de los índices de asociación y las matrices de interacciones sociales (matriz de acicalamiento, matriz de interacciones sociales afiliativas y matriz de interacciones sociales agonísticas) se aplicó una prueba de Mantel. Debido a que la tasa de interacciones sociales fue calculada en relación al total del tiempo en que los individuos de una día fueron

vistos juntos, una correlación significativa entre matrices indica que las díadas con altos índices de asociación interactúan significativamente más, que aquellas díadas con índices de asociación más bajos.

La prueba de Mantel demostró que la matriz de los índices de asociación y la matriz de la tasa de acicalamiento estuvieron correlacionadas significativamente, cuando en ambas matrices se incluyeron a todos los individuos adultos y subadultos del grupo (Pearson $r = 0.445$, $N = 153$, $p = 0.0001$, $\alpha = 0.05$). La figura 10 muestra que todas las correlaciones entre matrices permutadas son menores que la correlación inicial [$r(AB) = 0.445$].

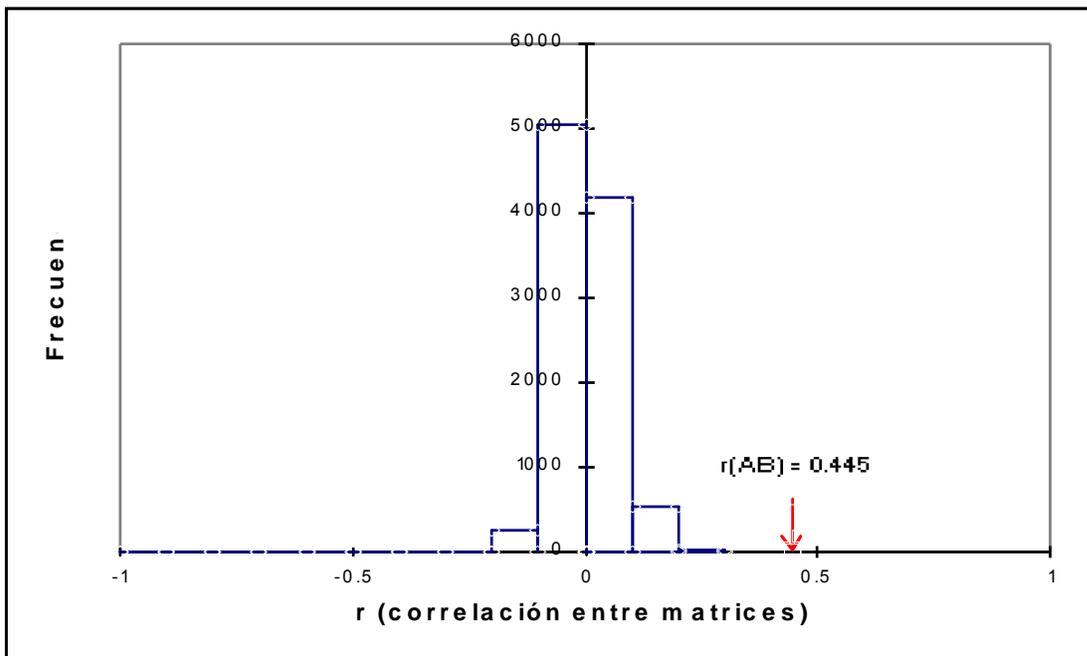


Fig. 14. Histograma que muestra la distribución de las correlaciones entre la matriz de los índices de asociación y la matriz de la tasa de acicalamiento estimadas a partir de 10000 permutaciones, en relación a la correlación inicial (r_{AB}).

Por otro lado, las matrices de los índices de asociación y de interacciones sociales afiliativas (abrazo, olfateo pectoral y beso) no estuvieron correlacionadas de manera significativa (Pearson $r = 0.134$, $N = 153$, $p = 0.114$, $\alpha = 0.05$). Aunque la correlación entre ambas matrices es mínima, la figura 11 muestra que menos

del 95% de las correlaciones entre las matrices permutadas son menores que la correlación inicial [$r(AB) = 0.134$].

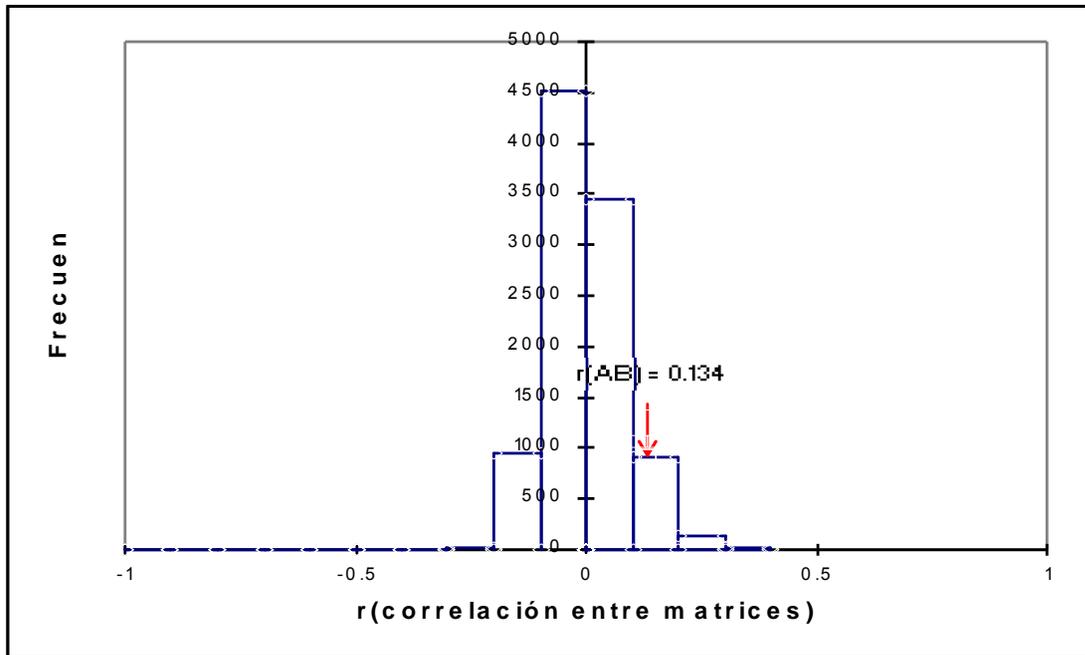


Fig. 15. Histograma que muestra la distribución de las correlaciones entre la matriz de los índices de asociación y la matriz de la tasa de interacciones sociales afiliativas estimadas a partir de 10000 permutaciones, en relación a la correlación inicial ($r(AB)$)

Por último, las matrices de los índices de asociación y la de interacciones sociales agonísticas (carga, amenaza, suplantación, persecución, golpe y mordida), tampoco presentaron ninguna correlación significativa. (Pearson $r = -0.049$, $N = 153$, $p = 0.114$, $\alpha = 0.05$). La figura 12, muestra que menos de la mitad de las correlaciones obtenidas a partir de la distribución de la correlación entre las 10000 matrices permutadas son menores a la correlación inicial [$r(AB) = -0.049$]. Este resultado también implica la ausencia de algún patrón inverso entre la tasa de interacciones agonísticas y los índices de asociación. En ambos casos, las matrices que se compararon incluyeron a todos los individuos adultos y subadultos del grupo. Además el valor de p , fue calculado utilizando la distribución de las correlaciones entre matrices, estimada a partir de 10000 permutaciones.

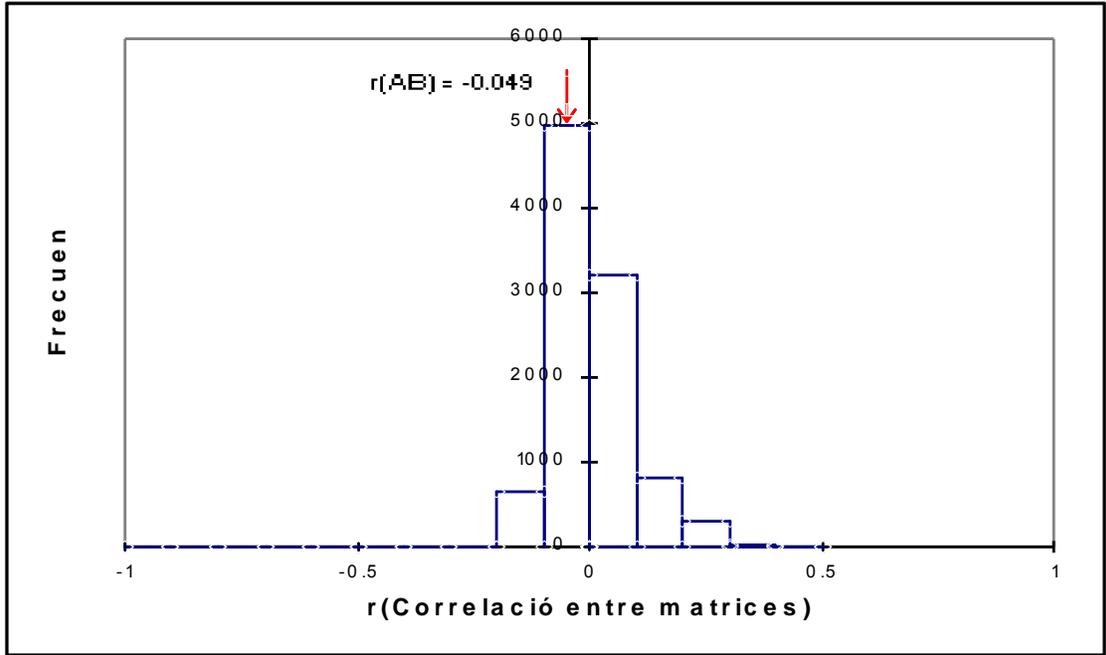


Fig. 16. Histograma que muestra la distribución de las correlaciones entre la matriz de los índices de asociación y la matriz de la tasa de interacciones sociales agonísticas a partir de 10000 permutaciones, en relación a la correlación inicial (r_{AB})

7. DISCUSIÓN

Los resultados de este trabajo indican que las relaciones sociales entre las hembras del grupo de estudio son en general, poco diferenciadas, ya que no presentaron diferencias para asociarse o interactuar afiliativamente entre ellas, ni con individuos del sexo opuesto. Solo las parejas formadas por hembras emparentadas presentaron preferencias para asociarse y acicalarse entre ellas. En contraste, los machos presentan relaciones sociales relativamente más diferenciadas, ya que muestran altas tasas de asociación y acicalamiento entre ellos cuando no son parientes, además de que fueron significativamente más afiliativos con los subadultos que las hembras.

En las sociedades con fusión-fisión, los patrones de asociación deben ser un reflejo de los patrones de las interacciones sociales (Symington, 1990; Ramos-Fernández, 2001). Los resultados de la prueba de Mantel indican que los patrones de asociación incluyendo adultos y subadultos reflejaron parcialmente sus relaciones sociales. Los patrones de asociación mostraron una correlación significativa sólo con los patrones de acicalamiento: las díadas que presentaron altos índices de asociación también mostraron tasas de acicalamiento significativamente más altas que las díadas con índices de asociación más bajos. Tales patrones se observaron en casi todas las parejas formadas por individuos emparentados. En contraste, los patrones de asociación no mostraron una correlación significativa con las interacciones afiliativas sin acicalamiento ni con la tasa de interacciones agonísticas. En ambos casos, esta ausencia de correlación podría ser el resultado de que la mayoría de las díadas en que se registraron las interacciones afiliativas sin acicalamiento y las interacciones agonísticas podrían estar asociadas de forma azarosa.

Las relaciones entre hembras de chimpancés y monos araña han sido caracterizadas como débiles, debido a que no presentan preferencias para asociarse o acicalarse entre ellas (Symington, 1987). Este fue el caso de las

hembras no emparentadas de este grupo, entre las cuales, a pesar de que le dedicaron más el 60% de su tiempo a estar juntas, presentaron tasas de acicalamiento inexistentes en la mayoría de los casos y muy bajas en algunas. Los altos índices de asociación observados entre estas hembras podrían deberse simplemente a la alta superposición de sus áreas núcleo individuales, provocando que dediquen mucho tiempo a estar juntas simplemente por coincidir en las mismas fuentes de alimento y no porque busquen asociarse preferentemente. Esta explicación es apoyada por un estudio basado en el análisis de patrones e asociación con datos de ocho años en el mismo grupo de estudio (Ramos-Fernández *et al.*, 2009), cuyos resultados sugieren que la mayoría de las asociaciones entre hembras no pueden ser distinguidas de lo que se esperaría si ellas simplemente se agruparan por azar.

En los chimpancés (*Pan troglodytes*) y en muchas especies de monos del viejo mundo, las madres y su descendencia inmediata dedican mucho tiempo a la interacción social, especialmente a las interacciones de acicalamiento entre ellas (Gouzoules y Gouzoules, 1987). En este estudio se observó claramente este mismo patrón entre las hembras emparentadas. Todas las parejas formadas por hembras emparentadas incluyendo madre e hija adulta (CH-LO), madre e hija subadulta (CH-SR, KL-RN), hermana adulta y hermana subadulta (LO-SR) presentaron altas tasas de asociación y acicalamiento entre ellas en comparación con las hembras no emparentadas.

En las sociedades de monos araña y chimpancés, los machos desarrollan fuertes relaciones sociales asociadas posiblemente a algún tipo de parentesco como consecuencia de ser el sexo filopátrico, lo que tendría importantes implicaciones en sus relaciones sociales. En general, los machos de ambas especies deberían asociarse preferentemente y ser más cooperativos entre ellos que entre hembras (Nishida, 1979; Goodal, 1986; Symington, 1987, 1990; Di Fiore y Fleischer, 2005). Esta hipótesis fue apoyada por los resultados de los patrones de asociación y las tasas de acicalamiento de machos y hembras en este estudio.

En relación a los patrones de asociación entre machos, tomando en cuenta sólo a los machos adultos no emparentados, se encontró que estos prefirieron asociarse significativamente más entre ellos, que ellos con las hembras adultas. La razón por la cual estos machos adultos no presentaron índices de asociación significativamente más altos que entre las hembras adultas, podría deberse a que al promediar los índices de asociación entre estos machos se incluyeron los índices de las parejas en las cuales HU estuvo presente (TN -HU, TL-HU). Debido a que HU desapareció justo a la mitad del periodo de estudio, estas parejas dedicaron menos del 50% de su tiempo a estar juntos, mientras que la única pareja de estos machos que fue constante durante todo el periodo de estudio (TN - TL), dedicó el 85% de su tiempo a estar juntos.

Por otro lado, las parejas formadas por machos no emparentados incluyendo adultos y subadultos muestran tasas de acicalamiento significativamente más altas entre ellos, que entre las hembras no emparentadas. El hecho de que estos machos muestren diferencias significativas para acicalarse y no para asociarse podría ser el resultado de que los machos subadultos dedicaron más tiempo a acicalarse con su madre que con los machos adultos. De acuerdo con Walters y Seyfarth (1987), el acicalamiento además de servir para mantener la higiene, puede funcionar para desarrollar y mantener las relaciones cooperativas. A este respecto y en base a los patrones de acicalamiento, los machos de este grupo son más cooperativos que las hembras.

En cuanto a las interacciones afiliativas como el abrazo, olfateo pectoral y beso, presentaron tasas significativamente diferentes dentro y entre sexos. Sin embargo, considerando el número de observaciones, se encontró que estas interacciones fueron muy poco frecuentes en las parejas formadas por individuos emparentados. Se ha comprobado que en los monos araña, el abrazo puede funcionar como un mecanismo interindividual para reducir la agresión cuando dos o más subgrupos se reúnen (Aureli y Scaffner, 2008). En este caso, estas interacciones podrían ser

usadas como indicadores de amistad y reducir la tensión cuando los individuos no emparentados se encuentran, en los cuales la probabilidad de agredirse es más alta que entre parientes (Gouzoules y Gouzoules, 1987).

Por otro lado, en *A. geoffroyi* se ha reportado que la presencia de un infante puede alterar las interacciones afiliativas entre las hembras (Einsenberg y Kuehn, 1966; Slater et al., 2005). En particular, interacciones afiliativas como el abrazo y el olfateo pectoral entre hembras son utilizadas con más frecuencia cuando estas tienen nuevos infantes en relación a cuando no los tienen (Slater et al., 2005). Dado que, como ya se dijo, las interacciones afiliativas pueden funcionar para reducir la agresión entre individuos (Aureli y Schaffner, 2007) las madres podrían recibir abrazos y olfateos pectorales y permitir el acceso a su infante (en los primates, las hembras son altamente atraídas por otras hembras infantes: Maestripieri, 1994), con el propósito de reducir la probabilidad de ser atacadas y evitar que dañen a su cría. Los resultados de este estudio apoyan esta interpretación. Durante el periodo de estudio, se registró el nacimiento dos crías (LU, FA), cuyas madres (JA, GO) intercambiaron abrazos y olfateos pectorales con otras hembras adultas con infantes mayores, aunque estos sólo se registraron después de la fecha en que nacieron sus respectivas crías.

En los monos araña, las relaciones entre machos y hembras son generalmente tensas ó agresivas y estas interacciones son consistentemente dirigidas por los machos hacia las hembras (Campbell, 2003; Aureli y Schaffner, 2008). Este mismo patrón se encontró entre los machos y hembras adultos de este grupo, considerando el número de observaciones de las interacciones agonísticas y no la tasa. Si la agresión es la principal manifestación de competencia por los recursos (Walters y Seyfarth, 1987), es evidente que la competencia en las díadas macho-hembra, es mucho más intensa que en cualquier otro tipo de díadas. Además, el hecho de que la gran mayoría de estas interacciones son emitidas por los machos adultos hacia las hembras adultas, se podría pensar que los machos utilizan estas interacciones para tener la prioridad sobre algún tipo de recurso. Sin embargo, no

se cuentan con datos claros acerca de los eventos subsecuentes a estas interacciones y poder indagar sobre su posible contexto.

Un resultado importante de este estudio fue la interacción significativa entre sexo y parentesco (ANOVA de dos vías) como determinantes de las relaciones sociales. En relación a los patrones de asociación y la tasa de acicalamiento, las parejas formadas por hembras emparentadas muestran relaciones sociales más fuertes que las parejas formadas por dos machos emparentados y que las parejas formadas por un macho y una hembra emparentados. En contraste, las relaciones sociales en las parejas formadas por machos no emparentados muestran relaciones sociales más fuertes que las parejas formadas por hembras no emparentadas y que las parejas formadas por un macho y una hembra no emparentados.

El hecho de que las relaciones sociales en las parejas formadas por hembras, muestren las relaciones sociales más fuertes en relación a los otros dos tipos de parejas cuando se consideraron solo individuos emparentados directamente, podría explicarse en base a la relación madre-hija. Por un lado, en chimpancés (Goodall, 1986) encontró que una madre e hija dedican mucho tiempo a estar juntas incluso cuando la hija es adulta. Por otro lado, en los monos araña (Symington, 1987) las madres acicalan significativamente más a su hijas que a sus hijos. Considerando lo anterior, de todas las parejas formadas por adultos emparentados, la pareja formada por una hembra adulta y su hija adulta presentaron las tasas más altas de asociación y acicalamiento, además todas las parejas formadas por hembras emparentadas sus patrones de asociación reflejaron sus tasas de acicalamiento.

Por otro lado, los machos de chimpancés y monos araña se asocian y se acicalan frecuentemente entre ellos sin que necesariamente estén directamente emparentados (Symington, 1987). Sin embargo, el hecho que en la interacción del sexo con el parentesco, las parejas formadas por machos directamente

emparentados no presentaron las relaciones más fuertes, se debe posiblemente a que las dos parejas de machos emparentados estuvieron formadas por un macho adulto y un macho subadulto, de las cuales un subadulto dedicó mas tiempo a estar y acicalarse con su madre que con su hermano adulto. Además, los machos presentan menor numero de parejas formadas por parientes (2) que las hembras (4).

8. CONCLUSIONES

- Los patrones de asociación representan sólo una aproximación parcial a las relaciones sociales de este grupo de monos araña, ya que solo reflejan los patrones de acicalamiento, pero no las otras interacciones sociales.
- Los patrones de asociación y los patrones de acicalamiento en los machos indican que estos desarrollan fuertes relaciones sociales entre ellos, como resultado de ser el sexo filopátrico y no como consecuencia del parentesco directo.
- Las hembras de este grupo desarrollan relaciones sociales poco diferenciadas en comparación con los machos. Las preferencias de las hembras para asociarse y acicalarse con otras hembras, están determinadas exclusivamente por el parentesco directo.
- La evidencia presentada en este estudio acerca del intercambio de interacciones afiliativas como el abrazo y el olfateo pectoral entre madres recientes y otras hembras adultas, con el propósito de acceder a una nueva cría, indican que las hembras adultas no emparentadas de este grupo, podrían utilizar estas interacciones como una estrategia para reducir la agresión.
- Existen interacciones complejas entre los diferentes factores que determinan las relaciones sociales, como el sexo y el parentesco.

9. LITERATURA CITADA

Ahumada, J. A. 1992. Grooming Behavior of Spider Monkey (*Ateles geoffroyi*) on Barro Colorado Island, Panama. *Int. J. Primatol.* 13: 33-49.

Aureli, F., C. M. Scaffner. 2007. Agression y conflict management at fusion in spiders monkey. *Biol. Lett.* 3:147-149.

Aureli F., C. M. Scaffner. 2008. Social interactions, relationship and social system. In *Spiders Monkeys: Behaviour, Ecology and Evolution of Genus Ateles*. Ed. C. Campbell. Cambridge University Press. Pp. 236-265.

Aureli F., C. M. Schaffner, C. Boesch., *et al.* 2008. Fission-fusion dynamics: new research frameworks. *Curr. Anthropol.* 49: 627-654.

Aureli, F., C. M. Schaffner, J. Verpooten, K. Slater y G. Ramos -Fernández. 2006. Raiding parties of male spider monkeys: insight into human warfare? *American Journal of Physical Anthropology.* 131: 486 - 497.

Ayala-Orozco, B. 2001. Estudio del uso de hábitat de dos grupos de monos araña (*Ateles geoffroyi*), en la localidad de Punta Laguna, en la Península de Yucatán. Tesis Profesional. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.

Boccia, M. L. 1987. A functional analysis of social grooming patterns through direct comparison with self-grooming in rhesus monkeys. *Int. J. Primatol.* 4: 399-418.

Campbell, C. 2008. *Spiders Monkeys: Behaviour, Ecology and Evolution of Genus Ateles*. Cambridge. Cambridge University Press. 410 p.

Chapman, C. A. 1990. Association patterns of spider monkeys: the influence of ecology and sex on social organization. *Behavior Ecology Sociobiology*. 26: 409-414.

Chapman, C. A., R. Wrangham, L. J. Chapman. 1995. Ecological Constraints on Group Size: An Analysis of Spider Monkey and Chimpanzee Subgroups. *Behavior Ecology Sociobiology*. 36: 59-70.

Christie, R. C. 2005. Niveles de Organización Social del Delfín Chileno (*Cephalorhynchus eutropia*) (Gray, 1846) y Delfín Austral (*Lagenorhynchus australis*) (Peale, 1848) en la isla de Chiloé, X Región, Chile. Tesis profesional. Universidad Austral de Chile. Valdivia, Chile.

Dias, P. A., E. Rodríguez-Luna. 2005. Organización espacial y dominancia espacial en machos *Alouatta palliata* en la isla Agaltepec, Veracruz, México. *Universidad y Ciencia. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco*. 2: 45 -53.

Di Fiore A., R. C. Fleisher. 2005. Social Behavior, Reproductive Strategies and Population Genetic Structure of *Lagothrix poeppigii*. *Int. J. Primatol*. 26: 1137-73.

Di Fiore, A., C. Campbell. 2007. The Atelines: Variation in Ecology, Behavior Social and Social Organizational. In *Primates in Perspective*. Ed. C. J. Campbell, A. Fuentes, K. C. MacKinnon, M. Panger, and S. K. Bearder. New York. Oxford University Press. Pp. 155-185.

Doran, D. 1996. Influence of seasonality on Activity Patterns, Feeding Behavior, Ranging and grouping Patterns in Taï Chimpanzees. *Int. J. Primatol*. 8: 183-206.

Dumbar R. I. M. 1988. *Primate Social Systems*. London, Croom Helm.

García-Frapolli, E., B. Ayala-Orozco, M. Bonilla-Moheno, C. Espadas Manrique, G. Ramos-Fernández. 2007. Biodiversity conservation, traditional agriculture and ecotourism: Land cover/land use change projections for a natural protected area in the northeastern Yucatán Peninsula, México. *Landscape and Urban Planning*. 83: 137-153

Eisenberg, J. F., R. Kuehn. 1966. The behaviour of *Ateles geoffroyi* and related species. *Smithson. Misc. Coll.* 151: 1-63

Fedigan, L. M., J. M. Baxter. 1984. Sex Differences and Social Organization in Free Ranking Spider Monkey (*Ateles geoffroyi*). *Primates*. 25: 279-294.

Goodall, J. 1986. *The Chimpanzees of Gombe: Patterns of Behavior*. Cambridge. Harvard University Press.

Gouzoules, S., H. Gouzoules. 1987. Kinship. In *Primate societies*. Ed. B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham, T. T. Struhsaker. Chicago. University of Chicago Press. Pp. 299-305.

Hinde, R. A. 1976. Interactions, Relationships and Social Structure. *Man*. 11: 1-17.

Izawa, K., S. Nieto. 1979. Grouping of the Wild Spider Monkey. *Primates*. 20: 503 - 512.

Krebs, J., R. N. Davies B. 1993. *An Introduction to Behavioral Ecology*. Third edition. Blackwell Scientific Publications. Oxford, UK. 420 p.

Kummer, H. 1968. *Social organization of hamadryas baboons*. Chicago. University of Chicago press

Kummer, H. 1971. *Primate societies: Group techniques of ecological adaptation*. Chicago. Aldine

Maier, R. 2001. Comportamiento animal: Un enfoque evolutivo y ecológico. McGraw Hill. México. 582 p.

Manly, B. F. J. 2000. Multivariate Statistical Methods. A Primer. Chapman & Hall CRC. 2nd ed. New Zealand. 215 p.

Mantel, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. Cancer Research. 27: 209-220.

Martin, P., P. Bateson. 1993. Measuring Behaviour. An introductory guide. Cambridge Press University. Great Britain. 222 p.

Nishida, T. 1979. The social structure of chimpanzees of Mahale Mountains. In The great apes. Ed. D. A. Hamburg and E. R. McCown. Menlo Park. Calif. Benjamin/Cummings.

Pepper, J., J. C. Mitani, D. P. Watts. 1999. General Gregariousness and Specific Social Preferences Among Wild Chimpanzees. Int. J. Primatol. 20: 613 - 632.

Ramos-Fernández, G. 2001. Patterns of association, feeding competition and vocal communication in spider monkeys, *Ateles geoffroyi*. PhD Dissertation. Pennsylvania University. Philadelphia.

Ramos-Fernández, G. 2005. Vocal Communication in a fission-fusion society: do spider monkeys stay in touch with close associates? Int. J. Primatol. 26: 1077 - 1092.

Ramos-Fernández, G., B. Ayala-Orozco. 2003. Population size and habitat use of spider monkeys at Punta Laguna, México. In Primates in fragments. Ed. L. K.

March. ecology and conservation. Kluwer Academic/Plenum. New York. Pp. 191 - 209.

Ramos-Fernandez, G., D. Boyer, F. Aureli, L. G. Vick. 2009 Association networks in spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). Behavioral Ecology and Sociobiology. 63: 999-1013

Ramos-Fernández, G., D. Boyer, V. P. Gomez. 2006. A Complex Social Structure with Fission-Fusion Properties can Emerge from a Simple Foraging Model. Behavior Ecology Sociobiology. 60: 536-549.

Ramos-Fernández, G., L. G. Vick, F. Aureli, C. Schaffner, D. M. Taub. 2003. Behavioral Ecology and Conservation Status of Spider Monkeys in the Otoch Ma'ax Yetel Kooch Protected Area. Neotropical Primates. 11: 155-158.

Schino, G., S. Scucchi, D. Maestripieri, P. G. Turillazi. 1988. Allogrooming as a tension-reduction mechanism: A behavioral approach. Am. J. Phys. Anthropol. 16: 43-50.

Shimooka, Y. 2003. Seasonal Variation in Association Patterns of Wild Spider monkeys (*Ateles belzebuth belzebuth*) at La Macarena, Colombia. Primates. 44: 83-90.

Slater, K. Y., C. M. Schaffner, F. Aureli. 2005. Female-directed aggression in wild spider monkey: males display and females mate choice. Primate rep. 72: 89-90

Slater, K. Y., C. M. Schaffner, F. Aureli. 2007. Embraces for infant handling in spider monkeys: evidence for a biological market? Anim. Behav. 74: 455-461.

Smuts, B.B., D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham, T. T. Struhsaker. 1987. Primate societies. Chicago. University of Chicago Press.

Symington, M. M. 1987. Ecological and social correlates of party size in the black spider monkey, *Ateles paniscus chamek*. PhD Dissertation, Princeton University, Princeton.

Symington, M. M. 1988. Food competition and foraging party size in the black spider monkey (*Ateles paniscus chamek*). Behaviour 105: 117-134.

Symington, M. M. 1990. Fusion-Fission Social Organization in *Ateles* and *Pan*. Int. J. Primatol. 11: 47-61 pp.

Van Schaik, C. P. 1999. The Sociocology of Fission-Fission Sociality in Orangutans. Primates: 40: 69-86.

Vigilant, L., M. Hofreiter, H. Siedel, C. Boesch. (2001). Paternity and relatedness in wild chimpanzee communities. Proc. Nat. Aca. Sci. 98: 12890–12895.

Walters, J. R., R. M. Seyfarth R. 1987. Conflict and cooperation. In Primate societies. Ed. B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham, T. T. Struhsaker. Chicago. University of Chicago Press. Pp. 306-317.

Wrangham, R. 1980. An ecological model of female-bonded primate groups. Behaviour. 75: 262-300.