



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

Diferencias sexuales en la sociabilidad de un
grupo de monos araña (*Ateles geoffroyi*) en
cautiverio

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A :

KARLA MARÍA PATRICIA MERA UBANDO

TUTOR

DRA. ANA MARÍA SANTILLÁN DOHERTY

MÉXICO, D.F.

JUNIO, 2010





Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Hoja de Datos del Jurado

1. Datos del alumno
Mera
Ubando
Karla María Patricia
54 21 28 83
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
40007094-8
2. Datos del Tutor
Dra
Ana María
Santillán
Doherty
3. Datos del sinodal 1
Dr
Raúl
Cueva del Castillo
Mendoza
4. Datos del sinodal 2
Dr
Jairo Ignacio
Muñoz
Delgado
5. Datos del sinodal 3
Dr
Carlos
Serrano
Sánchez
6. Datos del sinodal 4
M en Antrop
Diana Armida
Platas
Neri
7. Datos del trabajo escrito
Diferencias sexuales en la sociabilidad de un grupo de monos araña *Ateles geoffroyi* en cautiverio
59 p
2010

AGRADECIMIENTOS

A mi madre (Patricia), por siempre estar ahí, siendo la guía más importante y certera de mi vida, por ser la impulsora de todos mis grandes logros, por ser la madre que Dios me regaló y me ha tomado de la mano cuando la necesito. A mi padre (Carlos), a pesar de esos momentos difíciles y de separación que hemos tenido, has sido un importante apoyo y quien siempre ha estado dispuesto a darlo todo con tal de que tus hijos salgamos adelante. A mi manito (Luis Carlos), perdón por todas mis locuras y momentos absurdos, gracias por escucharme y por el apoyo que me has brindado, significa mucho para mí.

A Anita, por todas las enseñanzas y palabras de aliento, porque sin tu apoyo, paciencia y fe en mí, esto nunca habría sucedido. A Rita por las risas y por haberme invitado a formar parte de este grupo con el que he aprendido tanto. A Jairito, por haberme enseñado tanto y acercarme a la cultura de mi amor platónico (Gabo).

A Sol, eres mi mejor amigo y te agradezco el apoyo incondicional que siempre me has dado, fuiste un motor básico para este logro; gracias por ser mi “espejo” tantas veces al escuchar lo que yo misma necesitaba decirme. A Chiva (Sapodrina), por todos los momentos compartidos, por ser “my sister from another mother”, mi gurú y aguantar mis “altibajos emocionales”. A Jimena, por estar presente en esta última etapa y “presionarme” hasta convencerme; por las desveladas compartidas y las risas “cansadas”. A Tania, Rosita, Cristina, Bárbara, Quetza, Azucena, Adrián, Miguel, Javier, Yiré, Pablito, por estar al pendiente de mis avances y por nunca perder la esperanza de que algún día lo lograría.

A Adriana, por ser “my lucky star”, sabes que Dios te puso en mi camino por alguna razón, gracias por todo tu apoyo y amistad sincera. A Leo, a pesar de no estar de acuerdo con tus “métodos de enseñanza” me llevo muchas lecciones aprendidas. A Geno, Faby, Paty, Oli, Adolfo, César, Douha, Dana, James, Quinton y Don Efra ... por todos los momentos de locura y risas compartidas.

A mi abuela Tere por abrirme las puertas de su casa y todo el apoyo que me brindó, nunca voy a olvidarlo. A mi abuelo Luis ... donde quiera que estés ... te extraño.

A los papás de mis amigos que me han recibido siempre con un cariño muy especial: Cristina y Jorge, por esos regaños, apapachos y palabras de aliento. A Paty y Don Manuel (†) por haberme recibido en su casa y tenderme una mano amiga cuando más la necesitaba. A mi abue "postiza" (Anita), por las palabras de cariño y los relatos tan gratos.

A toda la gente que nunca dejó de preguntarme qué seguía y cuándo terminaría lo empezado.

A todos aquellos que alguna vez dudaron de mí y cuyas dudas impulsaron mi deseo de lograrlo.

A todos quienes compartirán conmigo este momento tan importante y todos los que no estarán ...

Y por último, porque dicen que los últimos serán los primeros, gracias Señor por ésta y todas las bendiciones que he recibido de tu parte.

<<Tardé más que los otros, tuve que caminar sola por muchos trechos, pero sólo respetando mi propio ritmo conseguí concluir el Camino. Desde entonces aplico eso a todo lo que debo hacer en la vida: respeto mi tiempo.>>

"Ser como el río que fluye". P.C.

Señor,

Protege nuestras dudas, porque la Duda es una forma de rezo. Ella es la que nos hace crecer, porque nos obliga a mirar sin miedo las muchas respuestas a una misma pregunta.

Protege nuestras decisiones, porque la Decisión es una forma de rezar. Danos valor para ser capaces, después de dudar, de elegir entre un camino y otro. Que nuestro SÍ sea siempre un SÍ y nuestro NO sea siempre un NO, que, una vez elegido el camino, nunca miremos atrás ni dejemos que nuestra alma sea roída por el remordimiento.

Haz que, independientemente de nuestra edad o nuestras circunstancias, seamos capaces de mantener encendida en el corazón la llama sagrada de la esperanza y la perseverancia; con entusiasmo que es el que nos dice que todo es posible, siempre que estemos totalmente comprometidos con lo que hacemos.

Nunca nos dejes en la soledad. Danos siempre tu compañía y la compañía de los hombres y mujeres que abrigan dudas, actúan, sueñan, se entusiasman y viven como si todos los días estuvieran totalmente dedicados a Tu gloria.

Amén.

CONTENIDO

I. INTRODUCCIÓN: Generalidades sobre el mono araña	2
1.1 Distribución	2
1.2 Descripción	5
1.3 Comunicación	7
1.4 Reproducción	8
1.5 Cronobiología	10
II. ORGANIZACIÓN SOCIAL	12
2.1 Modelo Socioecológico de Kappeler & van Schaik (2002)	12
2.2 Organización social del mono araña	18
III. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA	21
IV. OBJETIVOS	22
4.1 Objetivo general	22
4.2 Objetivos particulares	22
V. HIPÓTESIS	23
VI. MATERIAL Y MÉTODOS	24
6.1 Sujetos	24
6.2 Sitio de estudio	26
6.3 Procedimiento	29
6.4 Análisis estadístico	31

VII. RESULTADOS	32
VIII. DISCUSIÓN	37
IX. CONCLUSIONES	46
X. BIBLIOGRAFÍA	47

RESUMEN

La sociabilidad se refiere a las conductas que involucran a 2 o más individuos (p. ej. afiliación, agresión, sumisión, lúdicas y sexuales). La dificultad de las observaciones en campo y en el seguimiento de la historia de vida de los individuos, no ha permitido la correcta evaluación de características sociales básicas, tales como el apareamiento, el parentesco, y la naturaleza de las relaciones entre los machos y hembras adultos de un grupo social. En este estudio se utiliza el Modelo Socioecológico propuesto por Kappeler & van Schaik (2002) para describir el patrón conductual y evaluar la sociabilidad de un grupo de monos araña (*A. geoffroyi*) en cautiverio, y determinar si existen diferencias en la frecuencia y duración de las conductas presentadas por machos y hembras, y en caso de haberlas, identificar si son iguales para todas las categorías conductuales consideradas y establecer si la diferencia se presenta por la mañana y por la tarde. Se observó a un grupo de monos cautivos conformado por 10 individuos. Durante un año se colectaron datos, utilizando un registro continuo basado en un etograma para reconocer la frecuencia y duración de las conductas de cada individuo en dos periodos de tiempo (mañana y tarde). En el caso de esta colonia, el grupo permanece estable todo el tiempo, es decir, las condiciones del cautiverio no permiten la fisión-fusión, lo que lleva a mantener las relaciones e interacciones de los individuos, de manera constante y sin alteración; condición que disminuye el índice de realización de ciertas categorías conductuales e.g. sexuales, lúdicas; y aumenta notablemente la realización de otras e.g. afiliación, agonísticas. Por lo tanto, se recomienda un cambio en las condiciones del encierro, que permita la realización de los sucesos de fisión-fusión que llevan a cabo los monos de esta especie en vida libre. De esta forma, el grupo asemejará el patrón conductual de sus congéneres en vida libre y con ello, lograr su éxito reproductivo en cautiverio.

Palabras clave: sociabilidad, mono araña, fisión-fusión, etología.

I. Introducción: Generalidades del Mono Araña (*Ateles geoffroyi*)

1.1 Distribución

En México existen dos subespecies de monos araña, *Ateles geoffroyi vellerosus* y *A. g. yucatanensis*. Los datos demográficos son casi inexistentes para ambas subespecies en el área de Mesoamérica compartida por México, Guatemala y Belice, y existen sólo para Tikal, Guatemala (Coelho et al, 1976), la selva de Muchukux y Punta Lagunas, en la Península de Yucatán (González-Kirchner, 1999; Ramos et al., 2006).

Los *Ateles* son un género en peligro de extinción porque tienen preferencia por hábitats muy específicos y un gran tamaño corporal, junto con una dieta altamente frugívora, haciendo su supervivencia muy difícil en áreas forestales aisladas (Estrada & Coates-Estrada, 1988). Así, el estudio de su comportamiento coadyuva a la implementación de programas de conservación adecuados. Vea la *Figura 1* y la *Tabla 1* para la distribución geográfica de estos monos.

Distribution of *Ateles* in the Neotropics

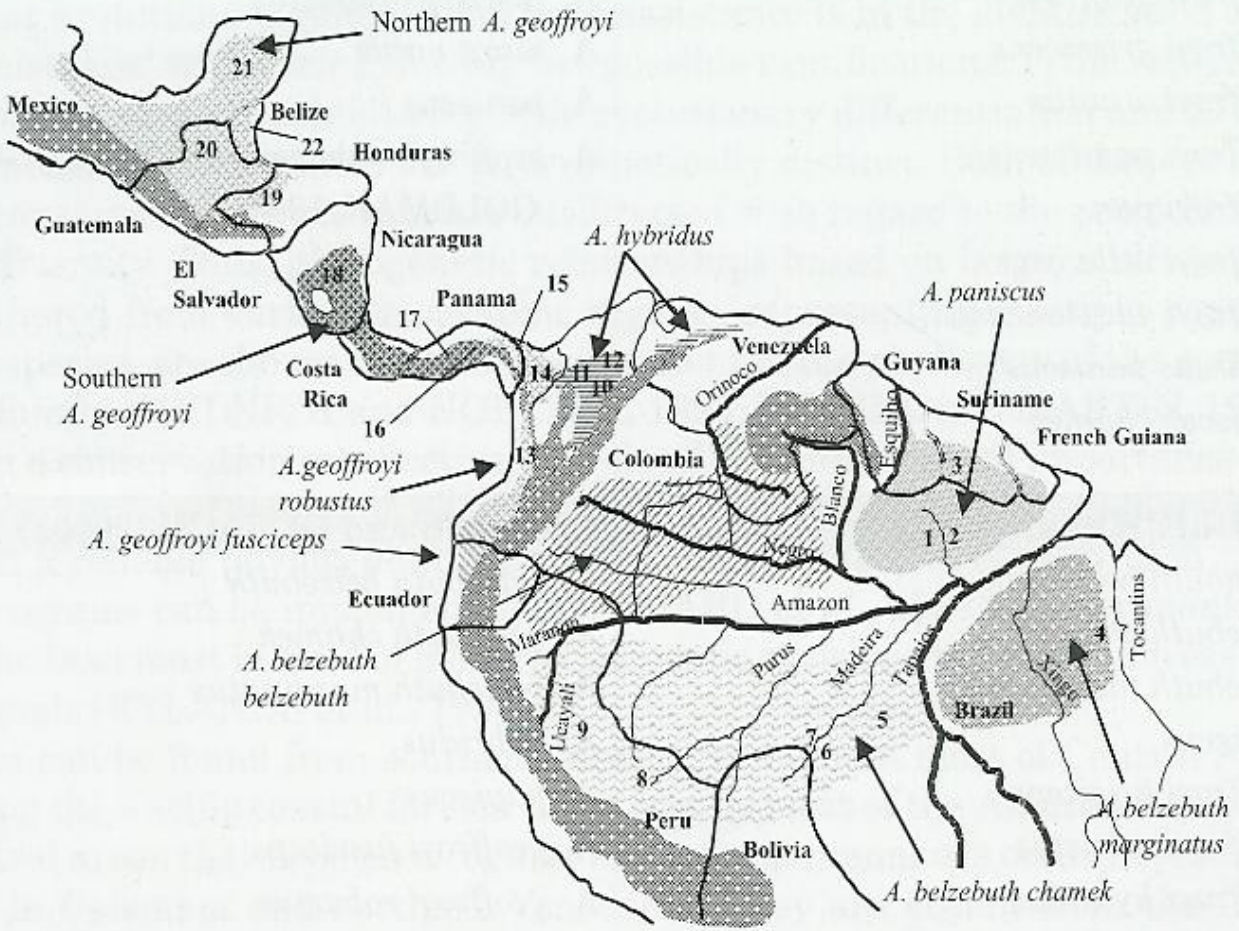


Figura 1. Distribución de las principales especies y subespecies de *Ateles*, incluyendo importantes barreras geográficas para su dispersión. Todas las subespecies de Sudamérica están identificadas. En América Central las subespecies están separadas en dos grupos: 1) *A. geoffroyi* del Norte, que incluye *A. g. yucatanensis* y *A. g. vellerosus*; y 2) *A. geoffroyi* del Sur, que incluye *A. g. frontatus*, *A. g. geoffroyi*, *A. g. panamensis*, *A. g. azuerensis*, *A. g. grisescens* y *A. g. ornatus*. Los números corresponden a las localizaciones del mapa en la Tabla 1 (Collins, 2001).

Tabla 1. Localización Geográfica

Población de Ateles	Localización en el Mapa	Área Geográfica
<i>Ateles paniscus</i>	1, 2	Río Trombetus; Para State, Brasil
	3	Surinam
<i>Ateles belzebuth marginatus</i>	4	Río Tocantins; Para State, Brasil
<i>Ateles belzebuth chamek</i>	5	Río Jiparana; Rondonia State, Brasil
	6, 7	Río Jaimari; Rondonia State Brasil
	8, 9	Perú
<i>Ateles hybridus</i>	10, 11	Magdalena River Valley, Colombia
	12	Northeast Colombia
<i>Ateles geoffroyi robustus</i>	13, 14	Pacific Coast, Colombia
	15	Darien Península, Panamá
<i>Ateles geoffroyi</i> subspp.	16	Panamá
<i>Ateles geoffroyi panamensis</i>	17	Balboa Heights, Central Panamá
<i>Ateles geoffroyi fusciceps</i>	18	Nicaragua
<i>Ateles geoffroyi vellerosus</i>	19	Honduras
	20	Guatemala
<i>Ateles geoffroyi yucatanensis</i>	21	Península de Yucatán, México
	22	Belice
<i>Alouatta palliata</i> ¹		América Central
<i>Brachyteles arachnoides hypoxanthus</i> (m)		Fazenda Esmeralda, Minas Gerais State, Brasil
<i>Lagothrix lagotricha</i> (n)		Desconocido

1.2 Descripción

El mono araña (*A. geoffroyi*) es un primate que tiene un tronco globular delgado, del cual surgen los miembros esbeltos; los brazos son ligeramente más largos que las piernas, las manos son alargadas con pulgar reducido o ausente, lo que les permite trepar haciendo las veces de ganchos (Anaya-Huertas, 1993). Es considerado como uno de los primates más grandes del Nuevo Mundo: pesa de 4 a 6 kg en estado adulto, midiendo la hembra de 34 a 52 cm y el macho de 38 a 49.5 cm de la cabeza a la base de la cola. Tiene una cabeza pequeña y hocico poco prominente con las órbitas oculares hacia delante y fosas nasales hacia los lados, separadas por un ancho cojinete internasal. Las orejas son desnudas y poco prominentes (Vaughan, 1988), y tienen una cola larga que puede llegar a medir en el caso de las hembras de 70 a 84 cm y en los machos de 59 a 82 cm (Anaya-Huertas, 1993), la cola prensil hace las veces de mano, ya que presenta cojinetes suaves o dermatoglifos. El manejo de la misma le permite la manipulación de objetos pequeños y es capaz de soportar el cuerpo colgante del mono durante largos periodos. Algunos autores la consideran como una adaptación para facilitar el acceso a frutos y hojas de las ramas terminales de los árboles (Anaya-Huertas, 1993), aunque desde el punto de vista social, le permite mantener contacto con otros individuos (Eisenberg, 1976).

Son afectos a saltar, trepar y columpiarse y para pasar de la rama de un árbol a otra; se asen a la base de la rama con las patas traseras y cola y tratan de sujetar su objetivo con las manos. Por las extensas extremidades que presenta, podría parecerse a una araña, y es por esto que se le denomina de esta forma singular: mono araña (*Figura 2*).

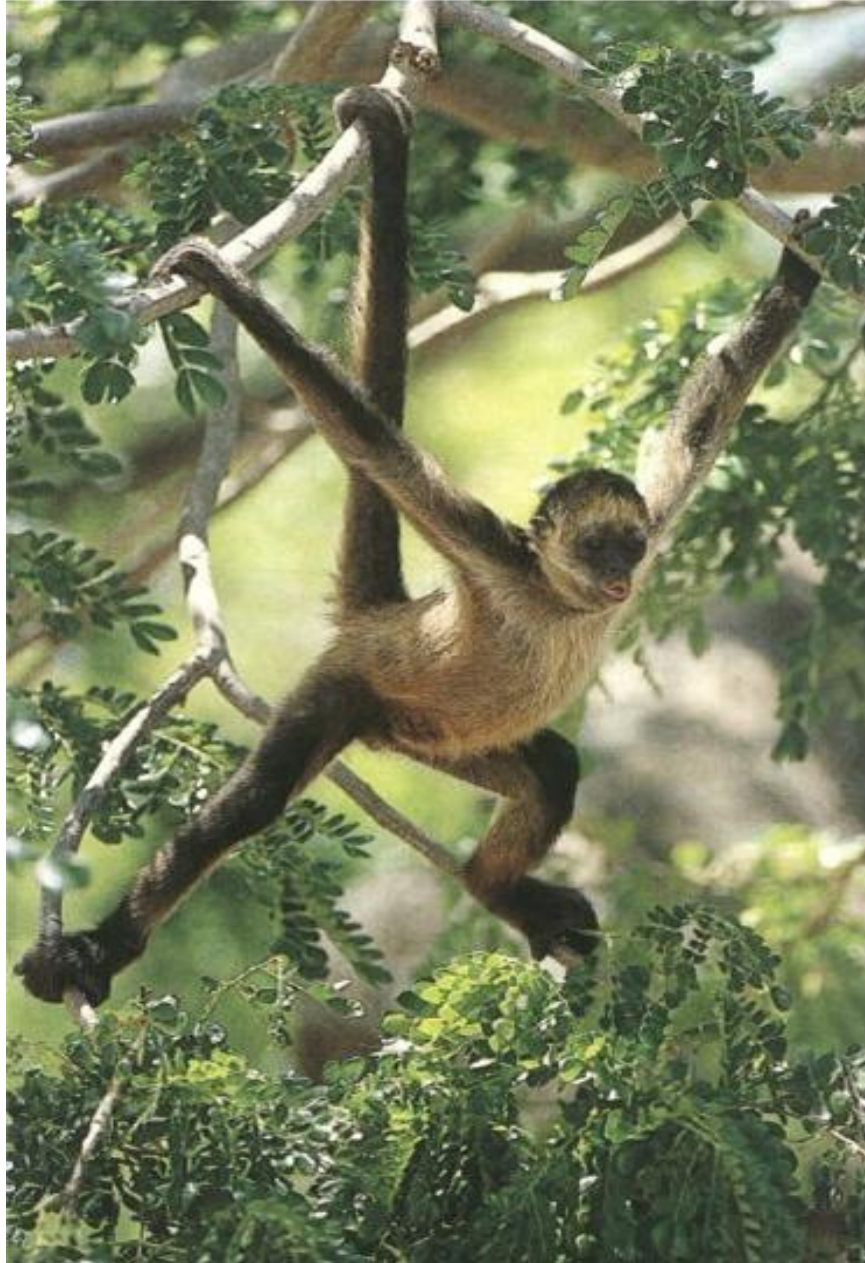


Figura 2. Mono araña

1.3 Comunicación

El olfato es muy importante en la comunicación. Los monos araña presentan glándulas cercanas al cuello que emiten señales olorosas por medio de secreciones producidas al frotar el pecho con la mano, el brazo u otros objetos (durante e inmediatamente después de enfrentamientos entre machos). El abrazo y olfateo de la zona pectoral ocurren cuando miembros del mismo grupo se encuentran después de un largo periodo de separación, seguida de olfacción mutua de los genitales en el caso de los machos (Anaya-Huertas, 1993; Schaffner & Aureli, 2005). Estas conductas son idénticas en el campo y en cautiverio, pero en el campo pueden ir acompañadas de vocalizaciones. La mayoría de los abrazos y olfacciones pectorales en el campo suceden cuando un animal se dirige a otro en situaciones de intimidación y antagonismo o cuando dos animales cooperan mutuamente, y en cautiverio son frecuentes estas conductas entre machos (Klein, 1971).

En lo que respecta a la comunicación vocal, se encuentra el “*whinny*”, un llamado que ocurre cuando los subgrupos o los individuos se separan y sirve para coordinar los movimientos de los subgrupos dentro de un “clan” (Carpenter, 1935). Eisenberg (1976) detalló un extenso repertorio vocal en los monos araña y reconoció varias subcategorías para ese llamado, mencionando que sólo puede ocurrir en rápida sucesión durante cortos periodos de tiempo (con base en su estructura acústica), y cuya función es el mantenimiento de la información del espacio en el que se encuentran los animales y promueve su reunión, pero no el contacto físico.

Por su parte, Teixidor & Byrne (1999) enfatizaron que el *whinny* se escucha regularmente durante las fusiones de los subgrupos, que suceden durante los recorridos y el

forrajeo. Los individuos de estos subgrupos emiten vocalizaciones y parecen “recibir respuesta” por parte de monos que están fuera del alcance de la vista del mono que los emite. También encontraron varias características –frecuencia máxima, número de modulaciones de frecuencia y rango de frecuencia- que pudieron haber permitido a un oyente distinguir entre los whinnies de los diferentes individuos; por lo tanto, las propiedades acústicas del whinny cuando el grupo está en movimiento, parecen hacerlo adecuado para un papel como señal de localización. Aunque hasta ahora se desconoce cómo funciona este sistema.

Con la evidencia actual es poco posible deducir que los monos puedan entender los estados mentales de otros individuos, así que la observación de que los oyentes “responden” a los llamados no debe sugerir que lo hacen para ayudar. Mucho más probablemente, los oyentes se aproximan o responden simplemente porque esto facilita su propia re-agrupación, con el consecuente incremento de seguridad.

1.4 Reproducción

Estos primates no presentan temporadas de apareamiento o nacimiento evidentes como en el caso de macacos y babuinos (Eisenberg, 1976). Contrario a lo que ocurre en otros primates, en los monos araña los machos alcanzan la madurez sexual antes que las hembras, entre los 4 y 5 años, mientras que las hembras la alcanzan a los 6.5 años (Milton, 1981).

Para los monos araña machos, el aprendizaje puede ser un factor para el desarrollo de las conductas pre-copulatorias. En condiciones salvajes, los sub-adultos se unen a las

bandas de machos (Valero et al., 2006), y probablemente aprenden cómo aproximarse e inspeccionar a las hembras, mientras vagan dentro del área de su grupo natal. Las hembras en estro tienden a manipular e inspeccionar su clítoris, durando su receptividad sexual entre 8 y 10 días, con intervalos de 15 a 17 días y con un ciclo completo que dura de 24 a 27 días (Klein, 1971; Hernández-López et al., 1998).

Se ha observado que las hembras lamen y huelen los testículos de machos juveniles e infantes, y los machos adultos manipulan el clítoris de las hembras, el cual es hipertrofiado (la única señal evidente de dimorfismo sexual), considerándose esto último como una adaptación para retener la orina. Ésta cumple una función dentro del contexto sexual debido a que el macho huele los sitios en los que ha estado la hembra, que ha frotado sus genitales previamente en diversos lugares como una manera de atraer al macho (Klein, 1971).

Independientemente del periodo del ciclo en que se encuentre la hembra, el macho lame, huele y bebe su orina, y después de la cópula, vuelve a lamer el clítoris de la hembra y el sitio físico (rama o suelo) en donde ocurrió. La intromisión puede durar de 8 a 25 minutos (Klein, 1971).

Durante la cópula la hembra es muy activa, pone una mano en su abdomen, sacude la cabeza varias veces y voltea a ver, sobre su hombro, la cara del macho. Los labios se protruyen y los ojos están semi-abiertos (Anaya-Huertas, 1993). En el momento de la eyaculación, la hembra se puede mover un par de metros con el macho a cuestas, luego de esto se separan. En el campo se observan de 3 a 4 cópulas al día cuando hay hembras en estro (Di Fiore & Rendall, 1994).

Existen dos tipos de cópulas: a) ventro-ventrales: la hembra se sienta en el regazo del macho y lo abraza (brazo alrededor del torso), se huelen mutuamente las glándulas situadas en la base del cuello. A continuación se da manipulación de genitales, erección y movimientos pélvicos del macho, el cual penetra a la hembra y extiende sus piernas aferrándose a las de la hembra; b) dorso-ventrales: el vientre del macho hace contacto con el dorso de la hembra (sentados). El macho sujeta a la hembra alrededor del torso y acomoda sus piernas sobre y entre los muslos de la misma, poniendo las piernas de ésta hacia fuera (Eisenberg, 1976; Schaffner & Aureli, 2005).

Se pueden encontrar crías de todas las edades en cualquier época del año. Los intervalos entre nacimientos reportados en cautiverio son aproximadamente de 31.9 ± 3 meses, no relacionándose éstos con el número de crías (Chapman & Chapman, 1990). En vida libre se reportan nacimientos cada 17 a 45 meses (Dare, 1974; Eisenberg, 1976; Milton, 1981).

Los intervalos de nacimientos están en función de la duración de la lactancia, de 15 a 25 meses (Eisenberg, 1976; Milton, 1981). El destete se presenta más temprano en cautiverio que en vida libre (Klein 1971). El periodo de gestación dura aproximadamente de 7 a 7.5 meses (Eisenberg, 1976). Chapman & Chapman (1990) estimaron que las hembras de mono araña tendrán a su primer cría entre los 7 y 8 años de edad, terminando su edad reproductiva alrededor de los 20 años o más (Milton, 1981). Las hembras cuidan a sus crías por 18-20 meses (Eisenberg 1976). Los infantes dependen de sus madres por lo menos 16 meses y hasta 3 años (Pastor-Nieto, 2000).

1.5 Cronobiología

Todos los animales, incluyendo los primates, muestran variaciones regulares en sus actividades conductuales y funciones fisiológicas. Varias especies tienen ciclos circadianos, ultradianos, infradianos, anuales y/o lunares. Muchos de ellos son generados de manera endógena por los así llamados “relojes fisiológicos” dotados con mecanismos especiales que los adaptan a los retos periódicos impuestos por su ambiente (Muñoz-Delgado et al., 2004).

Hasta ahora, los monos neotropicales *Ateles* han sido escasamente estudiados con respecto a sus ritmos biológicos. Muñoz-Delgado et al., (2004) encontraron que *Ateles* es una especie activa durante todo el día, descansa durante la noche y presenta actividad bimodal. El tiempo de actividad, el comienzo y el fin de la misma, así como los tiempos de sus dos picos de actividad (uno al medio día = 11:24 h \pm 18 min; y otro en la tarde = 17:36 \pm 18 min), estuvieron significativamente correlacionados con la duración del día solar y el ocaso y el amanecer.

Se han observado modelos de alimentación, descanso y viajes diurnos en *Ateles* y *Alouatta* en condiciones naturales (Collins, 2001; Muñoz-Delgado et al., 2004). Gracias a una extensa observación de monos araña Bolivianos *Ateles chamek*, se encontró un pronunciado modelo diurno bimodal de movimiento y actividades de alimentación (Wallace, 2001). Conductas similares han sido observadas en otras especies de monos tales como *Callithrix jacchus*, *Saimiri sciureus*, *Macaca mulatta*, *Macaca nemestrina* (Muñoz-Delgado et al., 2004) y el grupo de *Ateles chamek* Bolivianos (Wallace, 2001).

II. Organización Social

2.1 Modelo Socioecológico de Kappeler & van Schaik

Resulta interesante que, aun cuando muchas de las investigaciones respecto a las sociedades de primates se han basado en los Cercopitécidos (Strier, 1994), gran parte de la variación en los sistemas sociales, se encuentra más bien entre los primates del Nuevo Mundo y los prosimios. Su organización y estructura social y sistemas de apareamiento difieren de los primates del Viejo Mundo (Garber, 1997; Jolly, 1966, 1998; Kappeler, 1997a, 2000; Kinzey & Cunningham, 1994; Pereira, 1995; Pereira & Kappeler, 1997; Strier, 1996; Wright, 1997, 1999). Es por esto que los estudios intensivos de las especies platyrrhinas y prosimios y la integración de los resultados en los modelos existentes es una tarea importante para la siguiente generación de primatólogos. En esta sección desarrollaremos la manera como se clasifican y conceptualizan las agrupaciones de primates de acuerdo al Modelo Socioecológico descrito por Kappeler y Van Schaik (2002), terminando por la descripción de lo que respecta al mono araña.

Los sistemas sociales de los primates incluyen patrones de acomodo espacial, agrupamiento y apareamiento. La diversidad en los sistemas sociales también existe dentro de las poblaciones (Coelho et al., 1977; Eisenberg, 1976; Chapman et al., 1995; Pastor-Nieto, 2001; Isbell & Young, 2002; Lehmann & Boesch, 2004).

Crook (1970), Emlen & Oring (1977) y Terborgh & Janson (1986), proponen que el comportamiento social y los patrones derivados del mismo, están influidos por factores ecológicos, tales como la distribución de riesgos y recursos en el ambiente (Elgar, 1986;

Emlen, 1994; Mangel, 1990; Terborgh & Janson, 1986; van Schaik, 1983, 1989; Vehrencamp, 1983; Wrangham, 1980).

En este modelo, los machos y las hembras son tratados por separado debido a que su adecuación está limitada por diferentes factores relacionados fundamentalmente con las diferencias sexuales en las proporciones reproductivas y el conflicto intersexual resultante (Clutton-Brock & Parker, 1992, 1995). Por lo tanto, asume que la distribución de las hembras está determinada principalmente por la disposición de los recursos y riesgos en el ambiente, mientras que en los machos ocurre principalmente en respuesta a la distribución temporal y espacial de las hembras receptivas (Emlen & Oring, 1977; Kvarnemo & Ahnesjö, 1996; Sterck et al., 1997).

En el Modelo Socioecológico se reconocen los siguientes aspectos de las sociedades de primates: organización social, sistema de apareamiento y estructura social.

I. Organización Social: Describe el tamaño, composición sexual y cohesión espacio-temporal de una sociedad. Pueden distinguirse tres tipos de organización social:

a) *Sistemas de Vecindario o Solitario:* Los individuos típicamente forrajean solos (Bearder, 1987), esto no implica que no mantengan relación social o que carezcan de complejas redes sociales; esos rasgos simplemente describen otros elementos del sistema social (Bearder, 1987, 1999; Charles-Dominique, 1978; Sterling & Richard, 1995; pero ver ej, Radespiel, 2000; Thalmann, 2001), p. ej. (1) la extensión del espacio coincide con miembros del mismo sexo y del sexo opuesto y (2) la incidencia de los grupos para dormir y su composición sexual (Bearder, 1987; Kappeler, 1997a, Müller & Thalmann, 2000). La

sobreposición del rango hogareño es altamente variable, dentro de los sexos y entre ellos; el ámbito de los machos tiende a exceder el de las hembras (Müller & Thalmann, 2000), pero en unos pocos casos, los ámbitos coinciden. En contraste con los primates que viven en grupos (Janson, 2000), no existe una explicación satisfactoria sobre el por qué algunos primates no viven en grupos.

b) Primates en pareja: Lo que define a las especies que viven en pareja es la asociación permanente de una hembra y un macho adulto (Fuentes, 2000; van Schaik & Dunbar, 1990). Por tanto, no sólo existe una coincidencia de los ámbitos hogareños del macho y la hembra, sino que hay una asociación espacial entre la pareja. Los ámbitos de la hembra y el macho coinciden estrechamente y son defendidos por la pareja contra los vecinos, pero los miembros de las parejas no están constantemente asociados durante el periodo de actividad ni necesariamente duermen siempre juntos en el mismo refugio. Estas especies son interesantes porque pueden representar ejemplos de transiciones independientes de una organización social solitaria a una de vida en pareja (Kappeler, 1999b).

c) Primates que viven en grupo: La vasta mayoría de los primates viven en grupos bisexuales con ≥ 3 adultos, (van schaik & Kappeler, 1997). Se han distinguido grupos poliándricos, poligínicos, multimachos y multihembras (Clutton-Brock & Harvey, 1977; Crook & Gartlan, 1966; Eisenberg et al., 1972). La variación en la cohesión grupal no obstante, ha sido usada para distinguir entre los grupos con múltiples machos y hembras. Sus miembros pueden ser relativamente cohesivos o exhibir uno o dos tipos de variación temporal en la cohesión temporal. En los grupos de fisión-fusión, se forman subgrupos temporales de tamaño y composición variables (Nishida & Hiraiwa-Hasegawa, 1987; Rigamonti, 1993;

Strier, 1992), mientras que en las sociedades multinivel se establecen pequeñas unidades sociales que usualmente contienen un macho y varias hembras, también organizadas en niveles superiores (Stammbach, 1987).

II. Sistemas de apareamiento: Este apartado tiene un componente social y genético. El social describe particularmente parejas de apareamiento; y el genético describe las consecuencias reproductivas de las interacciones del apareamiento.

La mayoría de los sistemas de apareamiento de mamíferos que fueron caracterizados por Clutton-Brock (1989a) son encontrados entre los primates. Estos incluyen:

a) *Monogamia*. Los machos y las hembras típicamente se aparean con un solo miembro del sexo opuesto (MacKinnon & MacKinnon, 1980; Robinson et al., 1987; Rutberg, 1983; Sommer & Reichard, 2000).

b) *Poliandria*. Una hembra se aparea con varios machos y cada macho se aparea sólo con ella (Garber, 1997; Goldizen, 1987; Tardif & Garber, 1994).

c) *Poliginia*. Un macho se aparea con varias hembras; existen varios tipos de poliginia (i) espacial, que ocurre entre especies solitarias en las que los machos agonísticamente poderosos defienden el acceso para aparearse con varias hembras (Charles-Dominique, 1977); (ii) competencia poligínica, que ocurre cuando los machos vagan ampliamente en busca de hembras receptivas que desertan poco después de aparearse en busca de parejas adicionales, de manera que ambos sexos se aparean típicamente con varios sujetos (Kappeler, 1997b); (iii) poliginia de harem, que ocurre cuando un solo macho defiende el

acceso exclusivo al apareamiento con un grupo de hembras (Stammbach, 1987), mientras que el apareamiento promiscuo ocurre cuando varios machos defienden grupos de hembras (Altmann et al., 1997; Bercovitch, 1989; Brockman & Whitten, 1996; Paul et al., 1993; Sauther, 1991), a menudo con un sesgo pronunciado en el éxito de apareamiento masculino como una función del rango de dominancia (Cowlshaw & Dunbar, 1991; Johnstone et al., 1999; Paul, 1997).

Las caracterizaciones de los sistemas de apareamiento de los primates están influenciadas por las características de la organización social.

III. Estructura social: Se refiere al modelo de interacciones sociales y las relaciones resultantes entre los miembros de una sociedad.

Las relaciones entre los individuos reflejan estrategias conductuales que han sido seleccionadas debido a que maximizan la adecuación en todos los aspectos (van Schaik, 1989). Las diferencias en el modelo y la naturaleza de las interacciones sociales dan importancia a las relaciones sociales particulares entre los pares de individuos, y rasgos consistentes de las relaciones diádicas pueden ser usados para caracterizar la estructura social (Hinde, 1976). La variación entre las relaciones está dada por las diferencias en la naturaleza y por la frecuencia e intensidad de las interacciones afiliativas, agonísticas y de parentesco (de Waal, 1986, 1989).

El modelo socioecológico de las relaciones sociales de las hembras se enfoca en las causas y consecuencias de la competencia por el alimento (Sterck et al., 1997; Koenig, 2002).

Las relaciones entre los primates machos en la competencia dentro de los grupos y entre ellos, son muy variables entre las especies (Kappeler, 1999a). Están principalmente formados por la distribución de las hembras y la naturaleza resultante de la selección intrasexual (aquella en la que se favorecen caracteres que aumentan la habilidad de los miembros de un sexo para competir entre sí por el acceso a fertilizaciones). Debido a que el acceso a las hembras y la consecuente fertilización de las mismas no pueden ser compartidos, las relaciones de los machos están típicamente caracterizadas por relaciones de competencia, intolerancia y clara dominancia (Bercovitch, 1991; Cowlshaw & Dunbar, 1991; van Hooff & van Schaik, 1994). En algunas especies, los machos son el género filopátrico y los lazos de acicalamiento y las conductas de coalición entre ellos están bien desarrolladas (Strier, 1994; van Hooff, 2000; van Hooff & van Schaik, 1992, 1994).

Las relaciones macho-hembra están fundamentalmente formadas por la selección y el conflicto sexual (Smuts, 1987; Smuts & Smuts, 1993; van Schaik, 1996). Las relaciones intersexuales entre los primates están influenciadas por la duración de la residencia de los machos en un grupo, la jerarquía de dominancia en el mismo sexo, el grado de certeza paternal, el riesgo de infanticidio (Hamilton & Bulger, 1992; Kappeler, 1999b; Manson, 1994; Paul et al., 2000; Sicotte, 1994; Takahata, 1982; van Noordwijk & van Schaik, 1988; Watts, 1992; Weingrill, 2000). Si los machos y las hembras forman lazos afiliativos, a menudo son ellas quienes proveen la mayoría del acicalamiento, mientras que ellos brindan protección agonista para las hembras y sus infantes y una vigilancia adicional contra los depredadores (de Ruiter, 1986; Hemelrijk & Ek, 1991; Kappeler, 1993; Koenig, 1998; Noë & Hammerstein, 1994a, b; Palombit et al., 1997; Smuts, 1985).

2.2 Organización Social del Mono Araña

Los primates atelinos (monos araña, monos lanudos y muriquis) son extraordinarios debido a su convergencia con los grandes simios, en varios aspectos de sus sistemas sociales. Uno de los ejemplos más sorprendentes de tal convergencia es el que existe entre los chimpancés y los monos araña, que comparten un modelo de organización social de *fisión-fusión* (Di Fiore & Strier, 2004).

La principal característica que define las sociedades de fisión-fusión es el agrupamiento flexible y el origen de este modelo probablemente recae en las variaciones en la abundancia y distribución del alimento.

El género *Ateles*, sin duda refleja una diversa disponibilidad de recursos que está dispersa temporal y espacialmente (Klein & Klein, 1971; Izawa et al., 1979; van Roosmalen, 1980; Chapman & Lefevbre, 1990).

Los machos y las hembras pueden migrar. Ciertas hembras pueden ser reconocidas como líderes de los subgrupos, p. ej. al dejar los sitios en que duermen, viajan frente a los grupos forrajeando y eligen las rutas que impliquen un bajo costo energético en la localización del alimento (Fedigan y Baxter, 1984; Mc Farland, 1988).

En periodos de escasez se observa un mayor número de individuos solitarios (Mittermeier et al., 1989). Si muchos animales se alimentan en un solo árbol, lo hacen en grupos y por turnos, aunque a veces un subgrupo desplaza a otro, pero casi siempre esperan su turno (Bramblett, 1976).

Los machos muestran más conductas afiliativas, tanto entre ellos como hacia las hembras. Pero también muestran más agresión (Fedigan & Baxter, 1984) y forman coaliciones contra cada uno, mientras que las hembras no (Klein, 1974). Un hijo que se queda en la misma área que su madre, puede ser apoyado por ella en la competencia que existe entre los machos (Chapman et al., 1989). Esta competencia es reflejada en una jerarquía basada en el comportamiento agonista y en el hecho de que sólo los machos dominantes tienen probabilidades de alcanzar un apreciable éxito reproductivo.

Dado que existe migración de machos y hembras en *Ateles*, los hijos de una hembra pueden tener padres distintos que no estén emparentados entre ellos; de igual manera los machos de una misma edad pueden no estar cercanamente emparentados a través de sus madres. Más que en otras especies, por lo tanto, la madre puede ser una pariente cercana confiable. Cuando las hembras dominantes pueden actuar como apoyos efectivos de sus hijos, esto también explica la fuerte tendencia en la proporción sexual al nacer que ha sido reportado por McFarland-Symington (1987): hembras de bajo rango no producen hijos.

En lo que respecta a la composición de los grupos, Coelho et al. (1976) describe dos tipos principales para el mono araña:

a) *Unidades sociales no fragmentadas*: Constan de 1 subgrupo grande, con representantes de todas las categorías de sexo-edad; su composición se mantiene a lo largo del día. Los animales dejan el área de dormir, viajan por la selva y regresan al sitio de donde partieron. Dentro de este grupo hay dos formas para establecerse: 1) asociación compacta, que ocupan un número pequeño y cercano de árboles y es fácil localizarlos y, 2) asociación dispersa que, se distribuye en varios árboles y es difícil localizarlos.

b) *Unidades fragmentadas*: Existen subunidades grandes de 10 individuos aproximadamente y de composición heterogénea y subunidades pequeñas, cuya composición puede ser: hembras adultas; machos adultos; hembras adultas y subjuveniles; hembras adultas, juveniles e infantes (Carpenter, 1935). No es fácil saber si son subunidades autónomas o si forman parte de una unidad social dispersa. La asociación más estable es la de madre con su cría y la más frecuente es macho y hembra adultos con descendencia (Robinson y Janson, 1987). En cautiverio es muy frecuente la asociación entre individuos del mismo sexo (Rondinelli y Klein, 1976).

Por otro lado, Fedigan y Baxter (1984) plantean la existencia de dos tipos de organizaciones paralelas: una de machos y otra de hembras con infantes.

En la *Tabla 2* se resumen las principales características sociales del mono araña basado en el Modelo Socioecológico:

Organización Social	Sistema de Apareamiento	Estructura Social
<p>Son primates que viven en grupos de fisión-fusión, formando subgrupos de tamaño y composición variables a lo largo del día.</p> <p>Dicha organización se presume como resultado de la distribución y abundancia de los recursos alimenticios.</p>	<p>Poliginia, del tipo "Competencia Poligínica", donde tanto machos como hembras se aparean con varios sujetos, debido a la migración de las hembras y la búsqueda de hembras receptivas por parte de los machos, así como su organización social de fisión-fusión.</p>	<p>Existe migración por parte de machos y hembras, siendo éstas últimas quienes típicamente abandonan el grupo natal.</p> <p>Los machos mantienen una mayor afiliación entre ellos por medio de conductas de coalición bien desarrolladas.</p> <p>Los machos pueden ser dominantes, aunque algunas hembras también pueden ser reconocidas como líderes.</p>

III. Planteamiento del Problema

En las sociedades de fisión-fusión, el tamaño de grupo varía durante cortos periodos de tiempo (Kummer, 1971; van Schaik & van Hoof, 1983) y los miembros de una comunidad crean asociaciones de vínculos débiles entre ellos, que permiten la variación de la red social. Esto da como resultado la regulación de la competencia por el alimento (Kummer, 1971), una mayor flexibilidad en la explotación de los recursos (Dunbar, 1988; McFarland-Symington, 1988), una disminución de los conflictos al brindar la opción de abandonar el subgrupo (Schaffner & Aureli, 2004) y permite a los machos maximizar el monitoreo de las hembras reproductivas (Dunbar, 1988).

En una investigación hecha cuando la colonia objeto del presente estudio estaba recién formada, se observó al grupo, conformado en ese entonces por 8 machos y 6 hembras, que habían permanecido en condiciones de aislamiento social, para determinar si al agruparse presentaban conductas sociales similares a los monos araña en vida libre, y se determinó que, a pesar de haber sido criados como mascotas y haberse reunido con sus conespecíficos como adultos, presentaban una conducta social típica de la especie y se esperaba que comenzaran a formar una colonia en expansión. Sin embargo, hasta el momento del presente estudio, la colonia aun no se ha reproducido.

De tal forma que el objetivo de este estudio es describir y evaluar la sociabilidad del grupo de monos araña en cautiverio y determinar si las condiciones del encierro cumplen con lo esperado a partir de dicho modelo, llevándonos a las siguientes preguntas:

- ¿Existe una relación entre la organización social, el sistema de apareamiento y la estructura social del grupo?

- De haberla ¿es factible que cuando alguna de estas tres no se cumpla, las demás funcionen de manera adecuada?

IV. OBJETIVOS

Objetivo General:

Utilizando el modelo socioecológico, describir y evaluar la sociabilidad de un grupo de monos araña en cautiverio.

Objetivos Particulares:

1. Comparar la sociabilidad entre sexos (♀, ♂).
2. Establecer si la diferencia de sociabilidad entre sexos (♀, ♂) es igual para todas las categorías conductuales.
3. Establecer si la diferencia de sociabilidad entre sexos (♀, ♂) es igual para la mañana que para la tarde.
4. Proponer mejoras al cautiverio actual.

V. HIPÓTESIS

- Los individuos presentan una organización social de fisión-fusión propia de su especie.
- En el grupo se cumple un sistema de apareamiento multi-hembras, multi-machos que debe propiciar la reproducción.
- De acuerdo a su estructura social, existen diferencias de sociabilidad entre machos y hembras de mono araña, siendo los primeros más sociables que las segundas, de acuerdo con lo observado en sus congéneres en vida libre.

VI. MATERIAL Y MÉTODOS

6.1 Sujetos

Se trabajó con el grupo de monos araña del Instituto Nacional de Psiquiatría “Ramón de la Fuente Muñiz”. Este se encuentra formado por 10 individuos adultos: 3 machos y 4 hembras que viven en un grupo social desde hace más de 15 años, y 3 hembras que se unieron al grupo hace aproximadamente 4 años (*Tabla 3*). Se desconoce la edad exacta. Se calcula su categoría de edad a partir de sus características físicas: tamaño, pelaje, coloración del antifaz, dentadura, testículos, menstruación. Esperanza de vida: hay contradicciones pero se tienen reportes de 1 hembra cautiva de 52 años (Campbell C.J. 2008). Aunque en libertad es menos, también es bastante larga.



Figura 3. Frida, uno de los animales en cautiverio.

Tabla 3. Sujetos del grupo de monos araña.

Animal	Categoría sexo-edad
AD	Macho adulto
AW	Hembra adulta
CE	Hembra vieja
CI	Hembra vieja
FD	Hembra adulta
KI	Macho viejo
LI	Hembra adulta
LK	Macho viejo
LO	Hembra vieja
MI	Hembra adulta

* La edad se calculó por el aspecto del pelaje, los dientes y los sexos; pues no se contaba con registros de la fecha exacta del nacimiento de los individuos.

6.2 Sitio de estudio

Los animales ocupan una jaula del conjunto de 4 jaulas exteriores de la colonia de primates del Instituto. Tiene forma trapezoidal cuya base mide 6.20 m x 1.70 m, con 6 m de largo y 6.3 m de alto; está dividida en tres niveles formados por dos estrechas plataformas de 1 m de ancho y están dispuestas en la parte más ancha del trapezoide, colocadas a 1.45 m y 3.2 m de distancia del suelo. El acceso a estas plataformas es mediante una escalera metálica colocada en el centro. Cada plataforma tiene un tubo a manera de barandal y del techo de malla de alambre cuelga un conjunto de cuerdas. Tiene una pequeña plataforma lateral derecha con escaleras marineras para facilitar el acceso a ésta, colocada a 3.4 m de altura (*Figura 4 y 5*). Las observaciones se realizan desde un ventanal amplio situado en la cara menor del trapecio, a una altura de 3 m, que permite al observador visualizar con facilidad la totalidad de la jaula y escuchar las vocalizaciones (*Figura 6*).

Los animales tienen contacto con humanos durante las horas de lavado de la jaula y alimentación (8:00 a 10:00 am). Ésta última consiste en frutas, verduras frescas y alimento balanceado tipo croqueta, para monos del Nuevo Mundo® LabDiet™, The Richmond Standard™ Feed, Inc. Monkey diet # 5088, que se coloca en los dos comederos de aluminio ubicados en la parte inferior al fondo de la jaula. La fruta y verdura se les da una vez al día y se deja en el suelo, donde ellos bajan a tomarla y comerla. El agua se les suministra *ad libitum* por medio de un bebedero con llave de palanca que se encuentra ubicado a 50 cm del suelo.

Debido a que el estudio de la conducta es el principal objetivo de la colonia de los monos, ninguno de ellos estaba bajo el efecto de drogas o cualquier otro tipo de manipulación invasiva, excepto por la manipulación por parte de otro grupo de investigación,

que los utilizó para coleccionar “cotonetes” vaginales y semen por parte de los machos (los días de mucha manipulación fueron eliminados de nuestra base de datos).

Figura 4. Representación tridimensional de la jaula.

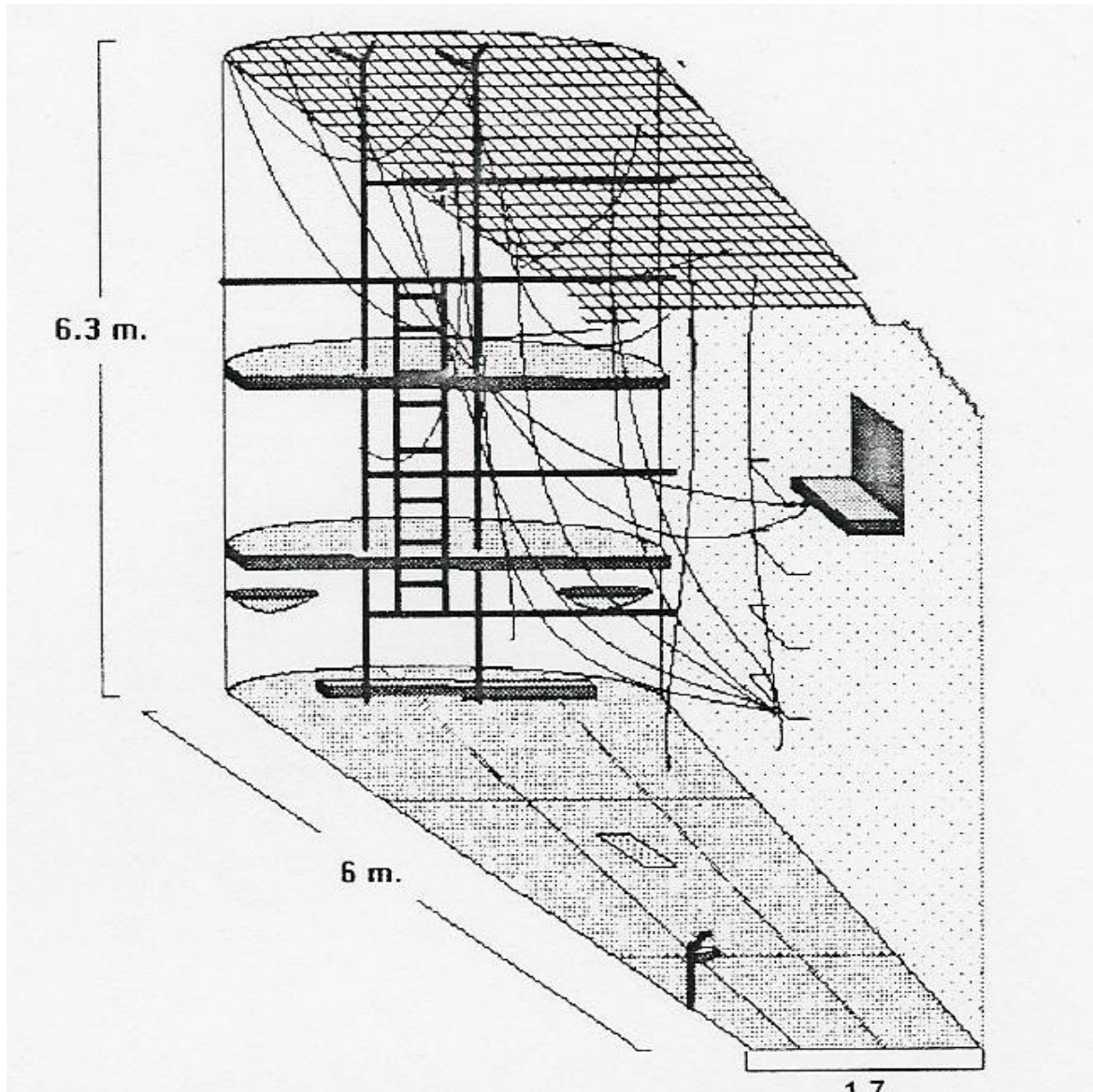


Figura 5. Foto de una sección de la jaula.

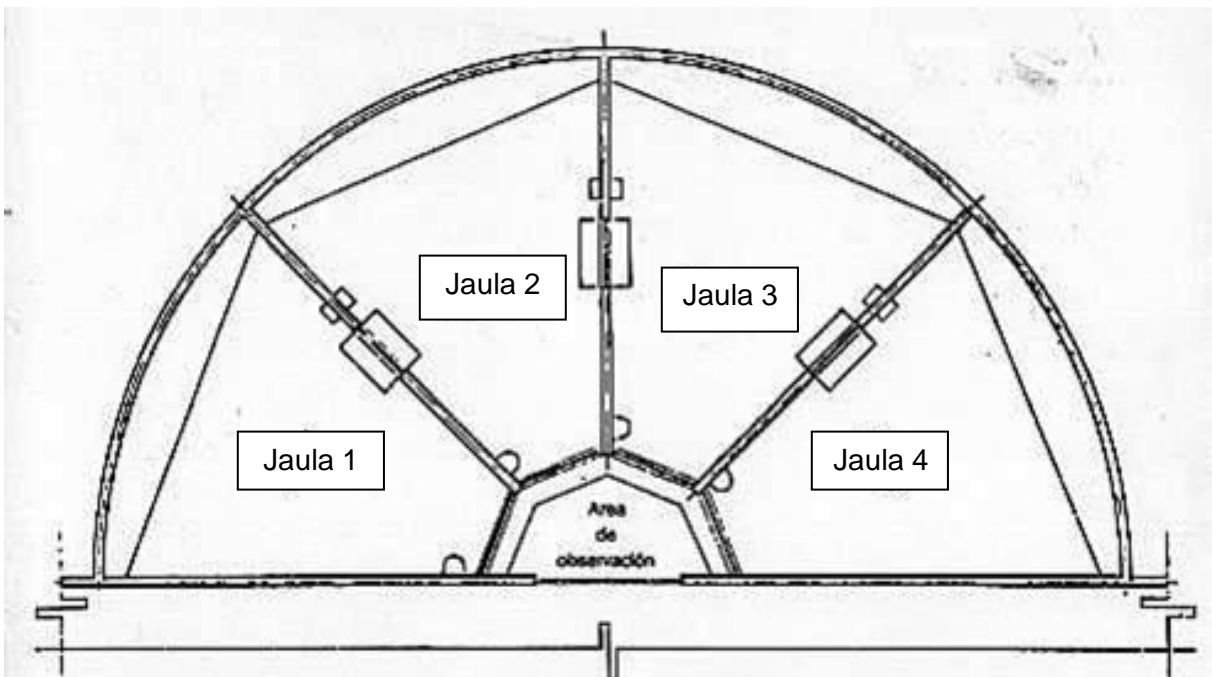
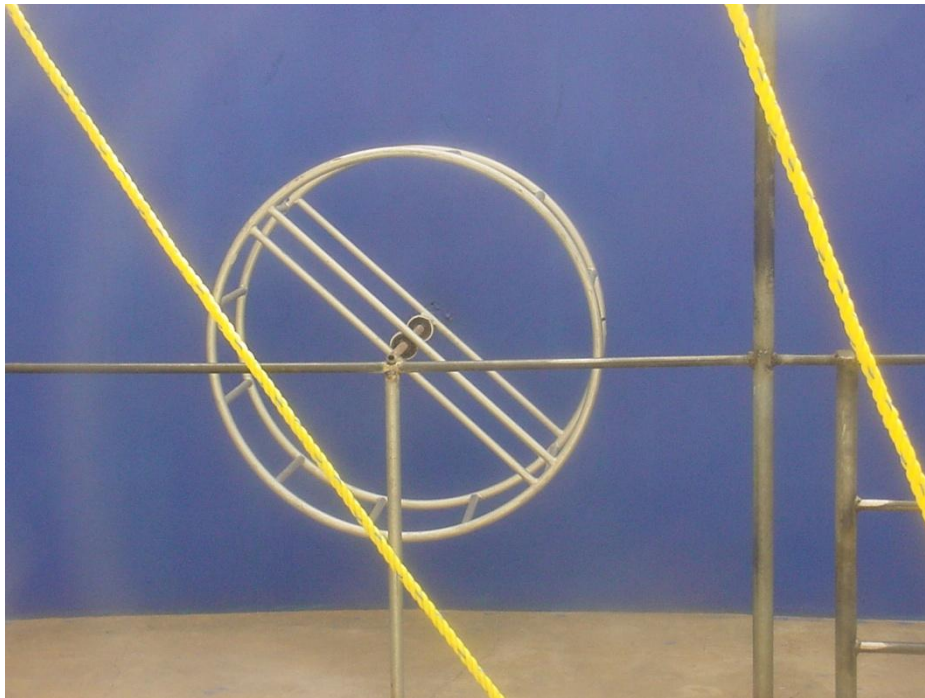


Figura 6. Esquema del sitio de observación. La jaula 1 pertenece a la colonia de monos araña (*Ateles geoffroy*), las jaulas 2-4, pertenecen a una colonia de macacos cola de muñón (*Macaca arctoides*).

6.3 Procedimiento

El estudio se realizó durante 12 meses (20 junio 2005 al 19 junio del 2006), obteniendo un total de 153 hrs de registro. Se empleó un método de registro continuo con una duración de 30 minutos por cada sesión; se realizaron dos sesiones diarias, una por la mañana y otra por la tarde, para observar los dos picos de actividad de los sujetos de estudio (Muñoz-Delgado et al., 2004). El método de muestreo utilizado fue focal por conducta (Martin & Bateson, 1991), con base en el etograma que se muestra en la *Tabla 4*.

Tabla 4. Etograma empleado durante el registro de las conductas (categoría, nombre y descripción de la conducta).

Categoría	Conducta	Descripción
Agresión	cara de amenaza c/s dientes	con la boca semi-abierta, los labios se retraen sin mostrar los dientes, o bien, los dientes se muestran.
	Prensión	con una o dos manos pellizcar y sujetar la piel del contrincante.
	Finta	lanzar manotazo al contrincante sin tocarlo.
	Carga	correr rápidamente hacia el contrincante deteniéndose frente a él antes de establecer contacto.
	Empujar	con una o dos manos o patas ejercer presión sobre el contrincante de manera que se le desplaza su postura o de su lugar.
	Golpear	azotar mano(s) o puño(s) en el cuerpo del contrincante.
	Morder	colocar entre los dientes cualquier parte del cuerpo del contrincante.
	Perseguir	correr detrás del contrincante.
	Luchar	abrazado al cuerpo del contrincante, sacudirlo de un lado a otro. Pueden rodar por el piso o incluir otras conductas agresivas como morder, golpear y patear.
	erguirse c/s brazos	soportar el propio peso sobre las pata traseras, levantando el torso en posición vertical. Se puede mantener esta postura apoyándose en un objeto (pared, tubo) o se puede avanzar hacia el contrincante; los brazos pueden o no elevarse verticalmente.
	Patear	azotar con pata(s) el cuerpo del contrincante.
	jalonear cuerpo	sostener con manos los brazos del contrincante y sacudirlo o jalarlo.
	jalar pelo	prender el pelo del contrincante y jalarlo.
	jalar extremidad	prender con una o dos manos alguna de las extremidades del contrincante y jalarla.

Categoría	Conducta	Descripción
	arrebatarse comida u objeto	quitar comida u objeto de las manos del contrincante.
	golpear estructuras	con mano abierta o en puño, golpear alguna de las diversas estructuras de la jaula (pared, tubos, cuerdas, enrejado).
	sacudir estructuras	prender alguna de las estructuras de la jaula con las manos, con los pies, o con ambos y sacudirla.
	Manotazo	con la palma de la mano, hacer contacto con cualquier zona del cuerpo del oponente.
	sujetar cabeza	sujetar con una o dos manos la cabeza del contrincante y dirigirla hacia el piso sosteniéndola allí.
	Arañar	rasguñar al contrincante.
Sumisión	Evitar	cuando un individuo se aproxima a otro, éste último se desplaza antes de producirse el contacto físico y/o visual.
	Huir	correr cuando se es perseguido por un individuo.
Afiliación	Aseo	separar con una o dos manos el pelo y retirar con los dedos o la boca partículas de la piel y el pelaje de cualquier parte del cuerpo de otro individuo.
	solicitar aseo	acostarse o sentarse Junto o en Contacto de otro individuo y levantar el brazo con el codo flexionado y la mano en la cabeza, exponiendo el costado hacia el receptor.
	Contacto	acostarse o sentarse estableciendo contacto con cualquier parte del tronco con el de otro sujeto
	Acurrucarse	acostarse o sentarse en postura de ovillo y en contacto estrecho con el cuerpo de otro
	Abrazo	rodear con uno o ambos brazos el cuerpo de otro individuo.
	Juntos	colocarse en cualquier postura (sentado, acostado, parado) a menos de un brazo de distancia de otro individuo pero sin contacto físico.
	Seguir	caminar detrás de otro individuo a una distancia no mayor de tres pasos.
	Toque	tocar con la mano suavemente cualquier parte del cuerpo de otro.
	presentar gp (glándula pectoral)	aproximarse a otro individuo y colocar el pecho en su nariz. En ocasiones el animal que presenta rodea con uno o dos brazos (abrazo) al otro. Puede haber un abrazo mutuo. En ocasiones el animal que presenta olfatea a su vez el pecho del otro.
	olfatear gp (glándula pectoral)	colocar nariz frente al pecho de otro y "olfatearlo". A veces el olfateo se dirige a la zona de la axila o el cuello.
	beso al aire	protrusión de los labios (forma más o menos triangular) dirigiendo cara y mirada hacia el receptor. Usualmente acompaña al bobbing y al whinnie.
	boca a cuello	tocar con boca y nariz el cuello de otro

Categoría	Conducta	Descripción
sexual social	manipulación social de genitales	tocar los genitales de otro individuo
	aseo social de genitales	retirar con los dedos o la boca partículas del área genital de otro individuo.
	aseo social perianal	retirar con los dedos o la boca partículas del área perianal de otro individuo.
	presentación pudenda	dirigir zona perianal y/o genital hacia otro individuo.
Lúdicas	juego con otro individuo	Incluye cualquiera de las conductas de la categoría agresiva, pero se distinguen de ésta porque no incluye vocalizaciones y no existe dispersión de los individuos que estaban juntos; y porque usualmente los que no estaban cerca, se aproximan y establecen un juntos o un contacto.
	Sacudir cabeza	mover rítmicamente la cabeza de lado a lado horizontalmente.
	juego solitario	Un individuo manipula un objeto, sin interactuar con alguien más.

6.4 Análisis estadístico

Debido a que las medias de frecuencia presentaron valores pequeños y la falta de homogeneidad en los datos obtenidos, se utilizó una prueba no paramétrica de Wilcoxon*. Cabe señalar que se analizó la frecuencia y duración de las seis categorías conductuales, para determinar si existían diferencias entre las presentadas por los machos (♂) y las hembras (♀). Así mismo, se analizó la frecuencia y duración de las seis categorías conductuales, para determinar si existían diferencias entre los periodos de muestreo de la mañana (antes de las 12:00 pm) y de la tarde (después de las 12:00 pm). (* Programa SPSS versión 17).

VII. RESULTADOS

Después de aplicar la prueba no paramétrica de Wilcoxon, se encontró una diferencia significativa entre sexos en las conductas sexuales ($z = -2.052$, $p = 0.040$), lúdicas ($z = -5.838$, $p = 0.000$), de afiliación ($z = -7.208$, $p = 0.000$) y de sumisión ($z = -4.17$, $p = 0.000$), que se presentaron con mayor frecuencia por la tarde (*Tabla 5, Gráfica 1*).

Tabla 5. Diferencias de tiempo (mañana y tarde), por categoría conductual.

		Media de frecuencias		z	p
		Estadística	Error estándar		
Agresión	Mañana	2.0044	0.1450	-0.466	0.641
	Tarde	1.8255	0.1007		
Sumisión	Mañana	1.5925	0.0336	-4.170	0.000
	Tarde	1.8220	0.0456		
Afiliación	Mañana	1.3511	0.0742	-7.208	0.000
	Tarde	1.9234	0.1168		
Sexual	Mañana	1.5415	0.0907	-2.052	0.040
	Tarde	1.6880	0.1439		
Lúdicas	Mañana	1.6390	0.0382	-5.838	0.000
	Tarde	2.0291	0.5300		

Después de aplicar la prueba no paramétrica de Wilcoxon, se encontró que son los machos quienes presentaron la mayor cantidad de conductas de afiliación y muestran una diferencia significativa, tanto por la tarde ($z = -4.498$, $p = 0.000$), como por la mañana ($z = -3.148$, $p = 0.002$). (Tablas 6 y 7; Gráficas 2 y 3).

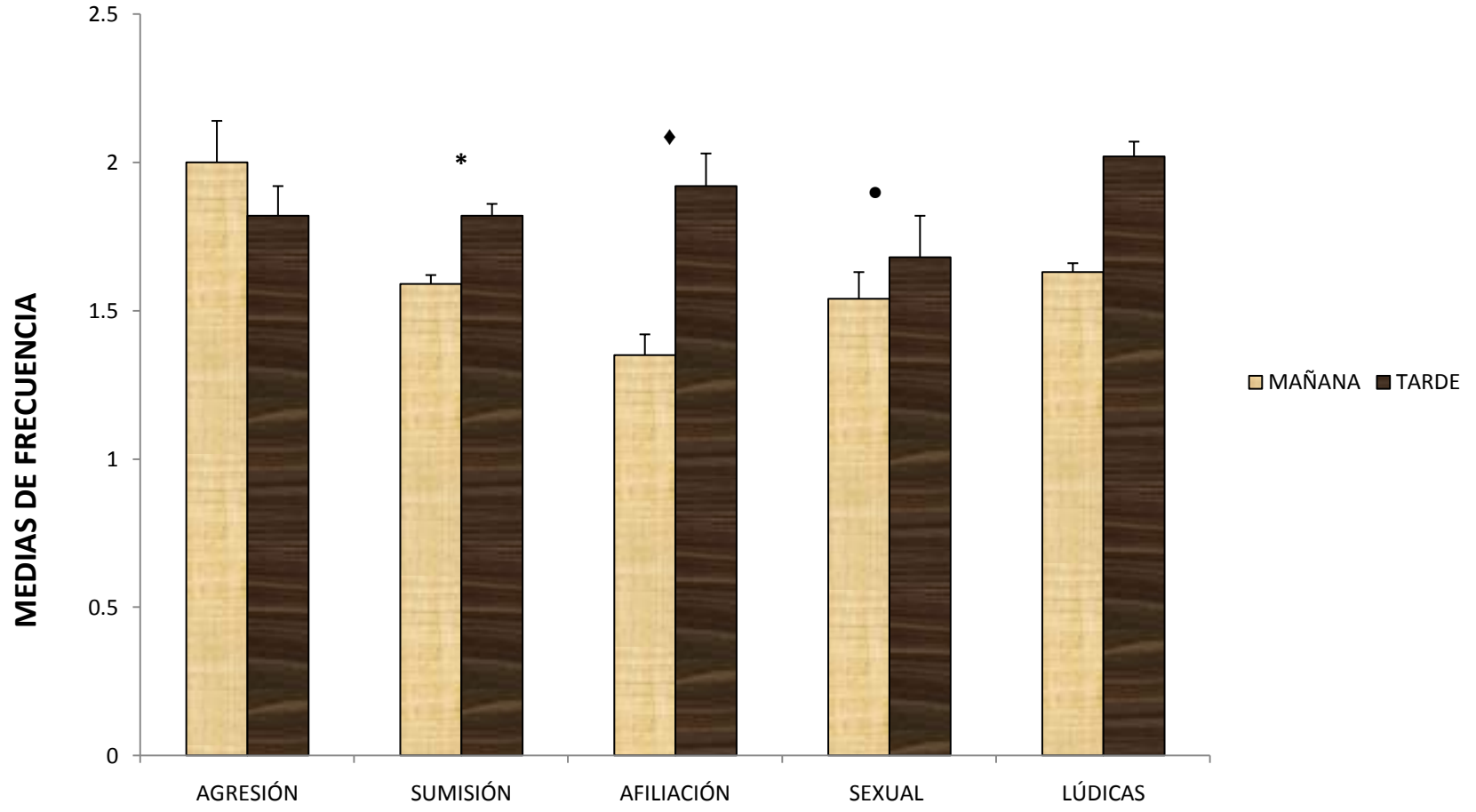
Tabla 6. Diferencias sexuales por categoría conductual en la mañana.

		Media de frecuencias		Z	p
		Estadística	Error estándar		
Agresión	Hembras	2.9063	3.0897	-0.171	0.865
	Machos	2.1714	2.5723		
Sumisión	Hembras	1.2458	0.7272	-1.508	0.132
	Machos	1.0909	0.2942		
Afiliación	Hembras	1.9669	1.6333	-3.148	0.002
	Machos	2.5431	2.2602		
Sexual	Hembras	1.7071	1.6857	-0.607	0.544
	Machos	1.5897	1.0442		
Lúdicas	Hembras	1.9000	0.8756	-1.134	0.257
	Machos	1.2000	0.4472		

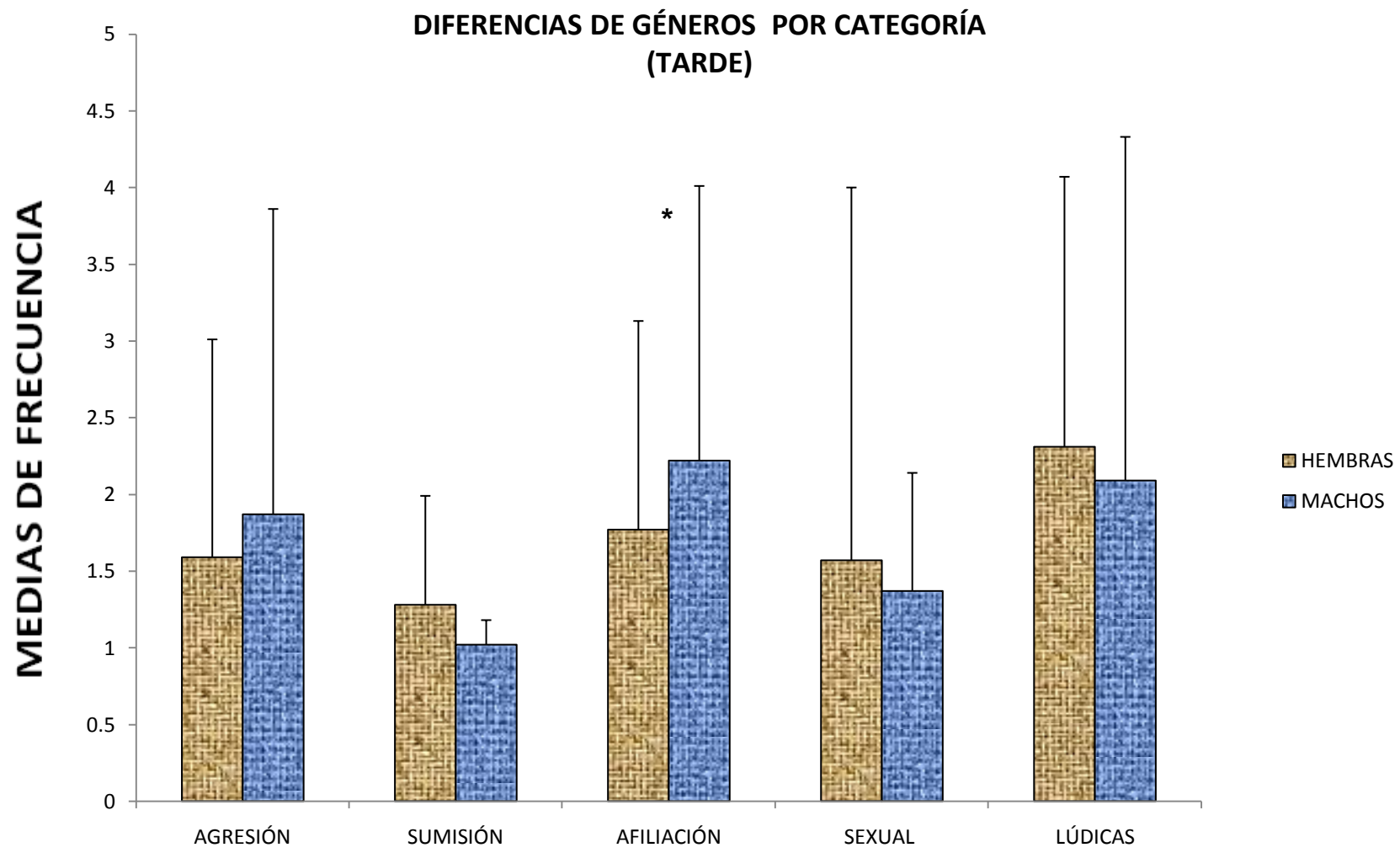
Tabla 7. Diferencias sexuales por categoría conductual en la tarde.

		Media de frecuencias		Z	p
		Estadística	Error estándar		
Agresión	Hembras	1.5973	1.4256	-0.184	0.854
	Machos	1.8723	1.9958		
Sumisión	Hembras	1.2857	0.7155	-1.134	0.257
	Machos	1.0270	0.1644		
Afiliación	Hembras	1.7792	1.3618	-4.498	0.000
	Machos	2.2208	1.7993		
Sexual	Hembras	1.5783	2.4327	-0.303	0.762
	Machos	1.3750	0.7770		
Lúdicas	Hembras	2.3182	1.7623	-0.474	0.636
	Machos	2.0909	2.2447		

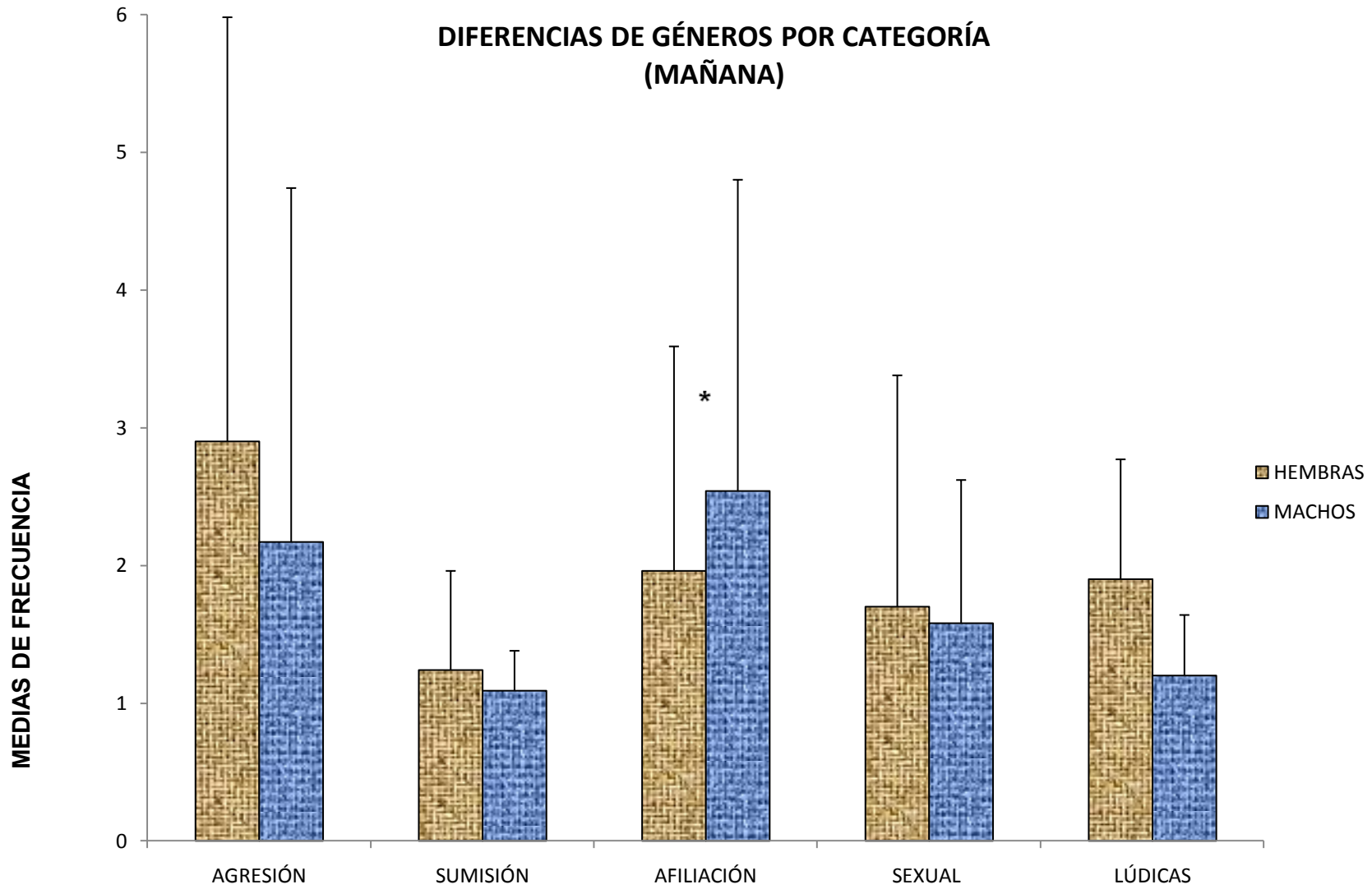
DIFERENCIAS DE PERIODOS DE TIEMPO POR CATEGORÍA



Gráfica 1. * $z = -4.17, p = 0.000$; ♦ $z = -7.208, p = 0.000$; ● $z = -2.052, p = 0.040$; ■ $z = -5.838, p = 0.000$



Gráfica 2. * $z = -4.498$, $p = 0.000$



Gráfica 3. * $z = -3.148, p = 0.002$

VIII. DISCUSIÓN

Las principales determinantes de algunos aspectos de los sistemas sociales, así como algunas consecuencias importantes, permanecen virtualmente inexploradas. Existen pocos estudios sobre las consecuencias de la variación en los sistemas sociales para la conservación y el manejo en cautiverio (Dobson & Lyles, 1989; Ganzhorn, 1987; Gursky, 1998).

Los tres elementos de un sistema social (organización social, apareamiento, estructura social) son entidades discretas e interrelacionadas. Los vínculos entre ellas pueden ser de tres tipos posibles: (i) causales –un aspecto impone un efecto de restricción directa en los valores del otro; p. ej. cuando la organización social determina qué animales están disponibles para relacionarse; (ii) evolutivo –valores adaptativos que han llevado a lo largo del tiempo a un rango particular de valores en otro aspecto, tal como cuando los beneficios de la formación de ciertos tipos de alianzas han llevado a una particular organización social; y (iii) correlativa –los valores de dos de los elementos reflejan los efectos del tercer factor sin afectarse fuertemente entre cada uno, p. ej. la dispersión influida por el sexo.

Ahora bien, los tres factores que se sugiere son los responsables de la evolución de la vida en grupo son: (i) la presión por depredación (van Schaik, 1983; Dunbar, 1988), (ii) el acceso a los recursos (Krebs & Davies, 1993) y (iii) la cooperación (Caraco & Wolf, 1975; Emlen, 1991). Sin embargo, dependen también del tamaño y composición del grupo y si éste se vuelve demasiado grande, las desventajas de la competencia intragrupal por el alimento, las parejas u otros recursos pueden pesar más que las ventajas del agrupamiento (Krause & Ruxton, 2002).

Varias especies de mamíferos poseen un modelo de organización social de “*Fisión-fusión*” (Kummer, 1971), caracterizado por la flexibilidad en el tamaño y la composición de los grupos dentro de una comunidad (p. ej. *Panthera leo* (Schaller, 1972); *Tursiops truncatus* (Wursig, 1979; Smolker et al., 1992); *Pan troglodytes* (Nishida, 1968; Wrangham, 1986); *Macropus giganteus* (Jarman, 1987); *Pan paniscus* (White, 1988); *Ateles geoffroyi* (Klein & Klein, 1977; Chapman, 1990).

De los primates del Nuevo Mundo, el género que presenta este tipo de organización social es *Ateles* y ha sido por mucho tiempo de especial interés para los primatólogos y más recientemente para los ecólogos de la conducta, debido a sus similitudes anatómicas y de locomoción con los simios (Erikson, 1963; Cant, 1990) y su aparente convergencia social con los chimpancés (Klein, 1972; Cant, 1977, 1990; Izawa et al., 1979; Wrangham, 1979; Wrangham & Smuts, 1980; Goodall, 1986; McFarland, 1986).

Las relaciones sociales entre los integrantes de los subgrupos no son exclusivamente cooperativas ni competitivas y pueden adoptar ambas modalidades dependiendo de la abundancia del alimento (Smuts et al., 1987; Anaya-Huertas, 1993; van Roosmalen & Klein, 1987; van Schaik, 1999; Di Fiore & Strier, 2004). Son los machos quienes muestran un mayor número de conductas de afiliación y agresión, tanto entre ellos como hacia las hembras (Fedigan & Baxter, 1984), formando coaliciones (Klein, 1974).

Los subgrupos son de tamaño variado y esto puede surgir como resultado de (1) una tendencia a separarse del resto del grupo debido a la particular distribución del alimento, y (2) una tendencia de los individuos de seguir a otros (Ramos-Fernández et al., 2004). A su vez, esto puede permitir la regulación de la competencia por el alimento (Kummer, 1971), ofrece una mayor flexibilidad en la explotación de los recursos (Dunbar, 1988; McFarland-

Symington, 1988), o permite a los machos maximizar el monitoreo de las hembras reproductivas (Dunbar, 1988).

Sin embargo, las descripciones iniciales del complejo modelo social de fisión-fusión aun no han sido realizadas con información detallada acerca de las características sociales básicas como los modelos de apareamiento, los modelos de migración, la estructura del parentesco y la naturaleza de las relaciones entre los machos y hembras adultos de un grupo social (Fedigan & Baxter, 1984; McFarland-Symington, 1988) y existe una falta de información en el posible impacto de los vínculos afectivos para la formación de los subgrupos de monos araña o los grupos de alimentación después de la fisión (Pastor-Nieto, 2001).

Lo anterior puede deberse a la dificultad para obtener datos conductuales de sujetos en vida libre que son difíciles de identificar individualmente (Bramblett et al., 1980; Fedigan & Baxter, 1984; Chapman & Chapman, 1990), debido a distintos factores, tales como su organización social (Izawa et al., 1979; Chapman, 1987; McFarland-Symington, 1988; Cant, 1990; Pastor-Nieto, 2001); el tamaño del grupo y/o subgrupos (Cant, 1978; Izawa et al., 1979; Chapman et al., 1995), y su hábitat (Fedigan & Baxter, 1984; Chapman, 1987; Chapman & Lefebvre, 1990; Pastor-Nieto, 2001). Dando como resultado la pérdida de registros (Chapman, 1987); sesiones de registros de corta duración (Fedigan & Baxter, 1984) y un tamaño de muestra pequeño (Chapman & Chapman, 1990).

De manera que, aunque a menudo los primates no-humanos criados en cautiverio, son vistos como algo que no merece interés científico por parte de los investigadores, el uso de estos monos permite la realización de estudios con correlación de datos provenientes de los mismos individuos (Campbell et al., 2001), estudios que evalúen ciertas conductas en

particular (Scahffner & Aureli, 2005) y facilitan el manejo de los animales para que lleven a cabo tareas específicas (Laska et al., 2006).

En el estudio realizado a esta misma colonia al comienzo de su formación, no se tomó en cuenta a los factores sociobiológicos característicos de esta especie, en donde en la composición de los subgrupos de monos araña, a pesar de ser variable, se ha observado una mayor proporción de hembras que de machos (Cant, 1978; Bramblett et al., 1980). De manera que aunque existió un alto número de conductas sociales presentado por los machos, esto pudo deberse a que había un mayor número de machos en el grupo. Además, no se consideró el hecho de que estos animales presentan una organización social de fisión-fusión y que, debido a las condiciones del cautiverio no se permitió mantener dicha organización. De manera que este estudio se centró en las relaciones sociales que mantienen los individuos que integran los grupos de primates con cada uno de sus compañeros. Dichas relaciones (p. ej. sexuales, lúdicas, agonísticas y de afiliación), son un indicador del funcionamiento social de un grupo (Pérez-Ruiz, 2004; Vargas-Pérez, 1997) y pueden estar afectadas por la diversidad, frecuencia, dirección y calidad de las interacciones (Hinde, 1983). Para describir las relaciones sociales es necesario considerar las asociaciones e interacciones entre los sujetos.

Afiliación

Las interacciones sociales cooperativas son uno de los rasgos más notables de la vida en un grupo de primates. Para las especies del Nuevo Mundo el acicalamiento no es tan frecuente, por lo que se consideran otras conductas para el estudio de la afiliación, tales como estar en proximidad (juntos), contacto corporal, abrazo (Rondinelli & Klein, 1976; van Roosmalen &

Klein, 1987; Mondragón-Ceballos, 2002) y ciertas conductas cooperativas, como las alianzas (Pérez-Ruiz, 2004).

Nuestros resultados muestran una diferencia significativa entre los sexos. Los machos presentan con mayor frecuencia conductas de afiliación, esto podría deberse a que éstas permiten establecer relaciones de cooperación a largo plazo p. ej. aseo social y formación de alianzas (Cheney et al., 1987; Silk, 1987; Dunbar, 1991), que a su vez, otorgan beneficios importantes, tales como el acceso al alimento, el apoyo en encuentros agresivos, la adquisición y mantenimiento del rango de dominancia, entre otros (Pérez-Ruiz, 2004).

Las conductas más sobresalientes fueron el aseo social y “juntos”. Por un lado, la conducta “juntos”, aun cuando puede verse acrecentada por el cautiverio, evidencia una alta tolerancia a la cercanía en esta especie (Milton, 1988). Por otra parte, el aseo social, además de su función higiénica original, sirve para mantener la cohesión del grupo, desarrollar vínculos sociales, reducir la tensión dentro del grupo, formar alianzas y restaurar las relaciones después de una agresión (Fedigan, 1983; Dunbar, 1991; O’Brien, 1993; Cords, 1997; Mondragón-Ceballos, 2002).

Cabe señalar también que las conductas de afiliación tuvieron una mayor frecuencia por la tarde (p. ej. después del medio día) que por la mañana (p. ej. antes del medio día). Lo anterior no es de sorprenderse, ya que cuando los individuos viven en ambientes ecológicamente enriquecidos y no existen presiones para la alimentación (p. ej. los animales en la colonia de estudio recibían su alimento por la mañana), hay más tiempo para las conductas sociales y se da prioridad a las funciones de afiliación, tales como el aseo (Oliver & Lee, 1978; Lee, 1983; Schaffner & Aureli, 2005).

Agresión

Ateles es el único género en el que los machos forman coaliciones contra las hembras; aunque esto ocurre con mayor frecuencia en situaciones de forrajeo más que en situaciones de índole sexual (Eisenberg, 1976). Lo anterior se ha propuesto como un medio por el cual los machos adultos pueden mantener una dominancia sobre las hembras, ya que no existe dimorfismo sexual (Fedigan & Baxter, 1984; McFarland-Symington, 1987; Strier, 1994; Campbell, 2003). Sin embargo, la conducta agonística es escasa y la agresión normalmente termina cuando uno de los actores desaparece (Eisenberg, 1976).

En el caso de la colonia de monos araña en cautiverio con la que se llevó a cabo este estudio, se presentó un índice mayor de interacciones agonísticas en comparación con los animales en vida libre (Eisenberg, 1976), siendo las hembras quienes recibieron un mayor número de agresiones, fueron más sumisas y evitaban más a otros sujetos.

Esto puede ser explicado como una adaptación natural a la intensa competencia por el alimento entre machos y hembras (Milton, 1988), que en el caso particular de esta colonia de monos donde no hay necesidad de forrajeo, puede ser una consecuencia de necesidades metabólicas similares, debido al poco dimorfismo sexual de la especie (Anaya-Huertas & Mondragón-Ceballos, 1998); o bien, el alto índice de interacciones agonísticas en cautiverio es el reflejo de una mayor tensión entre los individuos al estar confinados en un área relativamente pequeña (Rondinelli & Klein, 1976). Y la agresión entre machos se atribuye al manejo inapropiado de los grupos en cautiverio, señalando que los monos deben ser provistos con encierros que ofrezcan la oportunidad de fisionarse y que las hembras deben ser movidas entre las colecciones, para reflejar el orden social natural (Davis et al., 2004).

Cabe señalar que las conductas agonísticas tuvieron una mayor frecuencia por la mañana (p. ej. antes del medio día) que por la tarde (p. ej. después del medio día). Lo que

puede explicarse porque los encuentros agresivos están asociados con las fusiones de los subgrupos y la competencia por el alimento (Klein, 1974; Campbell, 2003), y es por la mañana cuando los monos de la colonia observada reciben tanto su alimento como la limpieza de su jaula.

Sexuales

Las hembras y machos del género *Ateles* tienen indicadores conductuales que permiten identificar su periodo de receptividad sexual (Carpenter, 1935; Klein, 1971; Eisenberg, 1976; van Roosmalen & Klein, 1987). La actividad sexual es iniciada por la hembra, muchas veces dentro de un contexto lúdico, que puede considerarse como un comportamiento sexual primario (Carpenter, 1935; Eisenberg, 1976; van Roosmalen & Klein, 1987).

Durante las primeras observaciones conductuales de este grupo, al estar recién formado, se registraron pocas conductas socio-sexuales (p. ej. 8 en total) y sólo 6 cópulas ventrodorsales *ad libitum*, por casualidad p. ej. al entrar al cuarto de observación de manera inesperada; esto debido a que los sujetos no mostraban conductas sexuales mientras eran observados por los humanos. Lo anterior se atribuyó a la ignorancia de los sujetos acerca de la conducta sexual, pues los monos fueron criados de manera aislada y por seres humanos.

Sin embargo, las hembras mostraron ciclos menstruales regulares (Hernández-López et al., 1998) y los machos mostraron erecciones espontáneas mientras jugaban con las hembras, quienes se reunían alrededor y mostraban curiosidad, a veces tratando de tocar el pene (Hernández et al., 2002).

En nuestras observaciones, las conductas socio-sexuales tuvieron una frecuencia mucho mayor en comparación con el estudio antes mencionado (p.ej. 719 en total), siendo la más sobresaliente el aseo social perianal (descrita en la *Tabla 3* del Procedimiento).

Las diferencias entre ambos resultados pueden deberse a que los machos inspeccionan a las hembras de un grupo “establecido”, porque éstas “anuncian” sus ciclos reproductivos (p. ej. presentación pudenda, manipulación de zona genital, etc); mientras que en el caso de las hembras de un grupo “recién formado”, no son tan atractivas para los machos porque están reprimidas en el aspecto reproductivo causado por el estrés social (Pastor-Nieto, 2000).

En el caso de nuestra colonia, los individuos forman parte de un grupo establecido hace más de 15 años (p. ej. sólo 3 hembras se unieron al grupo hace aproximadamente 4 años), y las hembras “anuncian” su estado reproductivo y los machos se sientan atraídos hacia ellas.

Esto último no ha sido suficiente para permitir el éxito reproductivo dentro del grupo y, de acuerdo con McFarland-Symington (1990), esto puede deberse a que el aprendizaje es un factor para el desarrollo de las conductas precopulatorias en los machos del mono araña, pues en condiciones salvajes, los subadultos se unen a las bandas de machos, y probablemente aprenden cómo aproximarse a inspeccionar a las hembras.

Lúdicas

El juego social en los monos araña es demostrado como una conducta previa a la cópula, principalmente iniciada por los machos y dirigida a las hembras (Klein, 1971). Algunas veces se observan preferencias de juego entre individuos específicos. La mayor parte de las actividades lúdicas se observan durante la primera mitad de la mañana (van Roosmalen & Klein, 1987).

En nuestro estudio, las conductas lúdicas no precedieron a las conductas sexuales; en cambio sí a las conductas de agresión. Esto tal vez debido a que, los monos de esta

colonia están sometidos a una mayor tensión al no tener la oportunidad de perder contacto visual ni físico.

Ahora bien, de acuerdo con Worlein & Sackett (1997) si se brinda el cuidado adecuado a los animales que fueron criados fuera de un contexto natural “a mano” y se les da la oportunidad de interactuar con sus congéneres, mostrarán una conducta típica de la especie. Esto era lo que se esperaba cuando recién se formó esta colonia de monos y se realizaron los primeros estudios acerca de su conducta, que los individuos tuvieran la capacidad de formar una comunidad que continuara expandiéndose. Pero eso aun no ha ocurrido y nos lleva de nuevo a preguntarnos ¿qué hace falta para que suceda?

IX. CONCLUSIONES

Con base en los datos de registro y toda la literatura revisada durante este estudio, se puede concluir que, como lo mencionan Ewing et al. (1999) “un ambiente de cautiverio inadecuado puede afectar el comportamiento, la salud, el bienestar y el desempeño del animal” y también tiene una gran influencia en el sistema reproductivo y en el sistema endócrino (Dukelow & Dukelow, 1989).

En el caso de esta colonia, el grupo permanece estable todo el tiempo, es decir, las condiciones del cautiverio no permiten la fusión-fisión, lo que lleva a mantener las relaciones e interacciones de los individuos, de manera constante y sin alteración; condición que disminuye el índice de realización de ciertas categorías conductuales p. ej. sexuales, lúdicas; y aumenta notablemente la realización de otras p. ej. afiliación, agonísticas.

Por lo tanto, es necesario adecuar su ambiente de manera que se permita la pérdida temporal del contacto visual entre los sujetos, ya que de acuerdo a varios autores (Davis et al., 2004; Schaffner & Aureli, 2005), esto puede ser funcionalmente similar a los sucesos de fisión-fusión que ocurren en vida libre y son propios de la organización social de esta especie. Esto último nos llevaría a esperar que se presenten conductas típicas de la especie, incluyendo la reproducción de manera natural.

X. BIBLIOGRAFÍA

- Altmann J.; Alberts S.; Haines S.; Dubach J.; Muruthi P.; Coote T.; Geffren E.; Cheesman D. Mututua R.; Saiyalel S.; Wayne R.; Lacy R. & Bruford M. 1997. Behavior predicts genetic structure in a wild primate group. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 93: 5797-5801
- Anaya-Huertas C. & Mondragón-Ceballos R. 1998. Social behavior of black-handed spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) reared as home pets. *International Journal Of Primatology*, 19(4): 767-784.
- Anaya-Huertas. 1993. *Estudio fenomenológico de la socialización en una tropa de monos araña (Ateles geoffroyi) criados en casa*. Licenciatura en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Bearder S.K. 1987. *Lorises, bushbabies and tarsiers: Diverse societies in solitary foragers*.
- Bearder S.K. 1999. Physical and social diversity among nocturnal primates: A new view based on long term research. *Primates*, 40: 267-282
- Bercovitch F.B. 1989. Body size, sperm competition, and determinants of reproductive success in male savanna baboons. *Evolution*, 43: 1507-1521
- Bramblett C.A. 1976. *Patterns of Primate Behavior*. Palo Alto: Mayfield Publishing Company, Pp. xii, 320
- Bramblett C.A.; Bramblett S.S.; Coelho A.M. Jr. & Quick L.B. 1980. Party composition in spider monkeys of Tikal, Guatemala: A comparison of stationary vs. moving observers. *Primates*, 21: 123-127.
- Brockman D. & Whitten P. 1996. Reproduction in free-ranging *Propithecus verreauxi*: Estrus and the relationship between multiple partner matings and fertilizations. *American Journal of Physical Anthropology*, 100: 57-69
- Campbell C.J. 2003. Female-directed aggression in free-ranging *Ateles geoffroyi*. *International Journal of Primatology*, 24(2): 223-237.
- Campbell C.J. 2008. *Spider monkeys: Behavior, ecology and evolution of the genus Ateles*. Nueva York: Cambridge University Press. Pp. 341
- Campbell C.J.; Shideler S.E.; Todd H.E. & Lasley B.L. 2001. Fecal analysis of ovarian cycles in female black-handed spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *American Journal of Primatology*, 54(2): 79-89.

- Cant J. 1977. *Ecology, locomotion, and social organization of spider monkeys (Ateles geoffroyi)*. PhD. Dissertation, Univ. of California, Davis
- Cant J. 1978. Population survey of the spider monkey (*Ateles geoffroyi*) at Tikal, Guatemala. *Primates*, 19:525-535.
- Cant J.G.H. 1990. Feeding ecology of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) at Tikal, Guatemala. *Human Evolution*, 5(3): 269-281.
- Caraco T. & Wolf L.L. 1975. Ecological determinants of group sizes of foraging lions. *American Naturalist*, 109: 343-352
- Cardona-López D.X.; Zerda-Ordóñez E. & Pérez-Torres J. 2004. Behavioural pattern and stereotyped behaviour of captive groups of *Ateles fusciceps robustus* in Colombia. *Universitas Scientiarum*, 9: 59-74.
- Carpenter C.R. 1935. Behavior of red spider monkeys in Panama. *Journal of Mammalogy*, 16:171-180.
- Chapman C. 1987. Flexibility in diets of three species of Costa Rican primates. *Folia Primatologica*, 49(2): 90-105.
- Chapman C.A.; Chapman L.J. & McLaughlin R.M. 1989. Multiple central place foraging in spider monkeys: travel consequences of using many sleeping sites. *Oecologia*, 79: 506-511
- Chapman C.A. & Chapman L.J. 1990. Reproductive biology of captive and free-ranging spider monkeys. *Zoobiology*, 9(1): 1-9.
- Chapman C.A. & Lefebvre L. 1990. Manipulating foraging group size: Spider monkey food calls at fruiting trees. *Animal Behaviour*, 39: 891-896.
- Chapman C.A.; Wrangham R.W. & Chapman L.J. 1995. Ecological constraints on group-size –an analysis of spider monkey and chimpanzee subgroups. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36: 59-70.
- Charles-Dominique P. 1977. *Ecology and Behaviour of Nocturnal Primates*. Columbia University Press, New York
- Charles-Dominique P. 1978. *Solitary and gregarious prosimians: Evolution of social structure in primates*. Chivers, D.J. & Joysey K.A. (eds.) Recent Advances in Primatology, Vol 3. Academic Press, London. Pp. 139-149
- Cheney D.L.; Seyfarth R.M.; Smuts B.B. & Wrangham R.W. 1987. *The study of primate societies*. Primate Societies. B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker (eds.) Chicago: University of Chicago Press, Pp. 1-8.

- Clutton-Brock T.H. 1989a. Mammalian mating systems. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 236: 339-372.
- Clutton-Brock T.H. & Harvey P.H. 1977. Primate ecology and social organization. *Journal of Zoology of London*, 183: 1-39
- Clutton-Brock T.H. & Parker G.A. 1992. Potential reproductive rates and the operation of sexual selection. *Quarterly Review of Biology*, 67: 437-456.
- Clutton-Brock T.H. & Parker G.A. 1995. Sexual coercion in animal societies. *Animal Behaviour*, 49: 1345-1365.
- Coelho A.M. Jr.; C.A. Bramblett; L.B. Quick & S. Bramblett, 1976. Resource availability and population density in primates: a sociobioenergetic analysis of energy budgets of Guatemalan howler and spider monkeys. *Primates*, 17: 63-80.
- Coelho L.; C.A. Bramblett; L. Quick. 1977. Social organization and food resource availability in primates: A socio-bioenergetic analysis of diet and disease hypotheses. *American Journal of Physical Anthropology*, 46: 253-264.
- Collins A.C. 2001. The importance of sampling for reliable assessment of phylogenetics and conservation among neotropical primates: A case study in spider monkeys (*Ateles*). *Primate Report*, 61: 9-30.
- Cords M. 1997. *Friendships, alliances, reciprocity and repair. Machiavellian Intelligence II: Extensions and Evaluations*. Whiten A. & Byrne R.W. (eds.) Cambridge, UK: Cambridge University Press, Pp. 24-49
- Cowlshaw G. & Dunbar R. 1991. Dominance rank and mating success in male primates. *Animal Behaviour*, 41: 1045-1056
- Crook J.H. 1970. *The socio-ecology of primates. Social Behaviour in Birds and Mammals*. J. H. Crook (ed.) London: Academic Press Inc, Pp. 103-166
- Crook J.H. & Gartlan J.S. 1966. Evolution of primate societies. *Nature*, 210: 1200-1203.
- Dare R. 1974. Food-sharing in free-ranging *Ateles geoffroyi* (red spider monkeys). *Laboratory Primate Newsletter*, 13(1): 19-21.
- Davis N.; Schaffner C.M. & Wehnelt S. 2004. The context, direction and intensity of spider monkey aggression in zoos. *Folia Primatologica*, 75(S1): 369.
- de Ruiter J.R. 1986. The influence on group size on predator scanning and foraging behaviour of wedged capped capuchin monkeys (*Cebus olivaceus*). *Behaviour*, 98: 240-258.

- de Waal F.B.M. 1986. The integration of dominance and social bonding in primates. *Quarterly Review of Biology*, 61:459-479
- de Waal F.B.M. 1989. *Dominance "style" and primate social organization*. In Standen V., and Foley, R.A. (eds.) *Comparative Socioecology*, Blackwell, Oxford, pp. 243-263
- Di Fiore A. & Rendall D. 1994. Evolution of social organization. A reappraisal for primates by using phylogenetic methods. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 91: 9941-9945.
- Di Fiore A. & Strier K.B. 2004. Flexibility in social organization in Atelin Primates. *Folia Primatologica*, 75(suppl.1): 140.
- Dobson A.P. & Lyles A.M. 1989. The population dynamics and conservation of primate populations. *Conservation Biology*, 3: 362-380
- Dukelow W.R. & Dukelow K.B. 1989. Reproductive and endocrinological measures of stress and nonstress in nonhuman primates. *American Journal Of Primatology*, (Suppl. 1): 17-24
- Dunbar R.I.M. 1988. *Primate social systems*. Cornell University Press, Ithaca.
- Dunbar R.I.M. 1991. Functional significance of social grooming in primates. *Folia Primatologica*, 57(3): 121-131.
- Eisenberg J.F. 1976. *Communication mechanisms and social integration in the black spider monkey, Ateles fusciceps and related species*. Smithsonian Contributions to Zoology, 113.
- Eisenberg J.F.; Muckenhirn N.A. & Rudran R. 1972. The relation between ecology and social structure in primates. *Science*, 176: 863-874
- Elgar M. 1986. House sparrows establish foraging flocks by giving chirrup calls if the resources are divisible. *Animal Behaviour*, 34: 169-174.
- Emlen S.T. 1991. *Evolution of cooperative breeding in birds and mammals*. En: Krebs, J.R. & Davies, N.B. (eds.) *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Blackwell, Oxford. Pp. 301-337
- Emlen S.T. 1994. Benefits, constraints and the evolution of the family. *Trends in Ecology & Evolution*, 9: 282-284
- Emlen S.T. & Oring, L.W. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197: 215-223.
- Erikson G.E. 1963. Brachiation in New World monkeys and in anthropoid apes. *Symposia of the Zoological Society of London*, 10: 135-164

- Estrada A. & Coates-Estrada R. 1988. Tropical rain forest conversion and perspectives in the conservation of wild primates (*Alouatta* and *Ateles*) in Mexico. *American Journal of Primatology*, 14(4): 315-327
- Ewing S.; Lay D. & von Bovell, E. 1999. *Stress: A challenge to well-being. Farm animal well-being*. Prentice Hall. New Jersey, Pp. 25-81
- Fedigan L.M. & M.J. Baxter 1984. Sex differences and social organization in free-ranging spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Primates*, 25: 279-294.
- Fedigan L.M. 1983. Dominance and reproductive success in primates. *Yearbook of Physical Anthropology*, 26: 91-129
- Fuentes A. 2000. Hylobatid communities: Changing views on pair bonding and social organization in Hominoids. *Yearbook of Physical Anthropology*, 43: 33-60.
- Ganzhorn J.U. 1987. A possible role of plantations for primate conservation in Madagascar. *American Journal of Primatology*, 12: 205-215
- Garber P.A. 1997. One for all and breeding for one: Cooperation and competition as a Tamarin reproductive strategy. *Evolutionary Anthropology*, 5: 187-199.
- Goldizen A.W. 1987. *Tamarins and marmosets: Communal care of offspring*. Smuts, B.B.; Cheney, D.L.; Seyfarth, R.M.; Wrangham, R.W. & Struhsaker, T.T. (eds.) Primate Societies. University of Chicago Press, Chicago. Pp. 34-43.
- González-Kirchner J.P. 1999. Habitat use, population density and subgrouping pattern of the Yucatan spider monkey (*Ateles geoffroyi yucatanensis*) in Quintana Roo, Mexico. *Folia Primatologica*, 70(1): 55-60.
- Goodall J. 1986. Social rejection, exclusion, and shunning among the Gombe chimpanzees. *Ethology and Sociobiology*, 7(3-4): 227-236.
- Gursky S. 1998. Conservation status of the spectral tarsier *Tarsius spectrum*: Population density and home range size. *Folia Primatologica*, 69: 191-203
- Hamilton W. & Bulger J. 1992. Facultative expression of behavioural differences between one-male and multimale savanna baboon groups. *American Journal of Primatology*, 28: 61-71
- Hemelrijk C.K. & Ek A. 1991. Reciprocity and interchange of grooming and "support" in captive chimpanzees. *Animal Behaviour*, 41: 923-935
- Hernández-López L.; Cerezo-Parra G.; Cerda-Molina A.L.; Pérez-Bolaños S.C.; Díaz-Sánchez V. & Mondragón-Ceballos R. 2002. Sperm quality differences between

the rainy and dry seasons in captive black-handed spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *American Journal of Primatology*, 57(1): 35-41.

Hernández-López L.; Mayagoitia L.; Esquivel-Lacroix C.; Rojas-Maya S. & Mondragón-Ceballos R. 1998. The menstrual cycle of the spider monkey (*Ateles geoffroyi*). *American Journal of Primatology*, 44(3): 183-195.

Hinde R.A. 1976. Interactions, relationships and social structure. *Man*, 11:1-17

Hinde R.A. 1983. *Development and dynamics of relationships. Primate Social Relationships: An Integrated Approach*. R.A. Hinde (ed.) Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc, Pp. 65-70.

Isbell L.A. & Young T.P. 2002. Ecological models of female social relationships in primates: Similarities, disparities, and some directions for future clarity. *Behaviour*, 139(2-3): 177-202.

Izawa K.; Kimura K. & Nieto A.S. 1979. Grouping of the wild spider monkey. *Primates*, 20: 503-512.

Janson C.H. 2000. Primate socio-ecology: The end of a golden age. *Evolutionary Anthropology*, 9: 73-86.

Jarman P.J. 1987. Group size and activity in eastern grey kangaroos. *Animal Behaviour*, 35: 1044-1050

Johnstone R.A.; Woodroffe R.; Cant M. & Wright J. 1999. Reproductive skew in multimember groups. *American Naturalist*, 153: 315-331.

Jolly A. 1966. *Lemur Behavior*. University of Chicago Press, Chicago.

Jolly A. 1998. Pair-bonding, female aggression and the evolution of lemur societies. *Folia Primatologica*, 69: 1-13.

Kappeler P.M. 1993. Variation in social structure: The effects of sex and kinship on social interactions in three lemur species. *Ethology*, 93: 125-145

Kappeler P.M. 1997a. Determinants of primate social organization: Comparative evidence and new insights from Malagasy lemurs. *Biological Reviews*, 72: 111-151.

Kappeler P.M. 1997b. Intrasexual selection in *Mirza coquereli*: Evidence for scramble competition polygyny in a solitary primate. *Behavioral and Ecology Sociobiology*, 41: 115-128.

Kappeler P.M. 1999a. *Primate socioecology: New insights from males. Naturwissenschaften*, 86: 18-29

- Kappeler P.M. 1999b. *Convergence and nonconvergence in primate social systems*. Fleagle, J.G.; Janson, C.H. & Reed, K.A. (eds.) *Primate Communities*. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 158-170
- Kappeler P.M. 2000. *Causes and consequences of unusual sex ratios among lemurs*. En Kappeler, P.M. (ed.) *Primate Males*. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 55-63.
- Kappeler P.M. & van Schaik C.P. 2002. Evolution of primate social systems. *International Journal of Primatology*, 23(4): 707-740
- Kinzey W.G. & Cunningham E.P. 1994. Variability in platyrrhine social organization. *American Journal of Primatology*, 34: 185-198
- Klein L.L. 1971. Observations on copulation and seasonal reproduction of two species of Spider Monkeys, *Ateles belzebuth* and *A. geoffroyi*. *Folia Primatologica*, 15:233-248.
- Klein L.L. 1972. *The Ecology and Social Organization of the Spider Monkey (Ateles belzebuth)*, PhD. Thesis, University of California, Berkeley
- Klein L.L. 1974. *Agonistic behaviour in neotropical primates*. En: Holloway, R.L. *Primate Aggression, Territoriality and Xenophobia*. Academic Press, N.Y.
- Klein L.L. & Klein D.J. 1971. Aspects of social behavior in a colony of spider monkeys *Ateles geoffroyi*. *International Zoo Yearbook*, 11: 175-181
- Klein L.L. & D.J. Klein. 1977. *Feeding behaviour of the Colombian spider monkey*. En: Clutton-Brock, T.H. (ed.). *Primate ecology: studies of feeding and ranging behaviour in lemurs, monkeys and apes*. Academic London. Pp. 153-181
- Koenig A. 1998. Visual scanning by common marmosets (*Callithrix jacchus*): Functional aspects and the special role of adult males. *Primates*, 39: 85-90.
- Koenig A. 2002. Competition for resources and its behavioral consequences among female primates. *International Journal of Primatology*, 23(4): 759-783
- Krause J. & Ruxton G.D. 2002. *Living in groups*. Oxford University Press, Oxford.
- Krebs J.R. & Davies N.B. 1993. *An introduction to behavioural ecology*. 3rd edition. Blackwell Oxford
- Kummer H. 1971. Primate Societies. Chicago, Aldine. En: Lehmann J. & Boesch C. To fission or to fusion: effects of community size on wild chimpanzee (*Pan troglodytes verus*) social organisation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56(3): 207-216, 2004

- Kvarnemo C. & Ahnesjö I. 1996. The dynamics of operational sex ratios and competition for mates. *Trends in Ecology and Evolution*, 11: 404-408
- Laska M.; Rivas-Bautista R.M. & Hernández-Salazar L.T. 2006. Olfactory sensitivity for aliphatic alcohols and aldehydes in spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *American Journal of Physical Anthropology*, 129(1): 112-120.
- Lee P.C. 1983. *Ecological influences on relationships and social structure. Primate Social Relationships: An Integrated Approach*. R. A. Hinde (ed.) Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Pp. 225-229
- Lehmann J. & Boesch C. To fission or to fusion: effects of community size on wild chimpanzee (*Pan troglodytes verus*) social organisation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56(3): 207-216, 2004.
- MacKinnon J. & MacKinnon K. 1980. The behaviour of wild spectral tarsiers. *International Journal of Primatology*, 1: 361-379.
- Mangel M. 1990. Resource divisibility, predation and group formation. *Animal Behaviour*, 39: 1163-1172
- Manson J.H. 1994. Male aggression: A cost of female mate choice in Cayo Santiago rhesus macaques. *Animal Behaviour*, 48: 473-475
- Martin P y Bateson P. 1991. *La medición del comportamiento*. Madrid. Ed. Alianza.
- McFarland M.J. 1986. *Ecological determinants of fission-fusion sociality in Ateles and Pan. Primate Ecology and Conservation*. J.G. Else & P.C. Lee (eds.) New York: Cambridge University Press, Pp. 181-190
- McFarland-Symington M. 1987. Sex ratio and maternal rank in wild spider monkeys: When daughters disperse. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 20(6): 421-425.
- McFarland-Symington M. 1988. Food competition and foraging party size in the black spider monkey (*Ateles paniscus chamek*). *Behaviour*, 105: 117-134.
- McFarland-Symington M. 1990. Fission-fusion social organization in *Ateles* and *Pan*. *International Journal of Primatology*, 11(1): 47-61.
- Milton K. 1981. Estimates of reproductive parameters for free-ranging *Ateles geoffroyi*. *Primates*, 22: 574-579.
- Milton K. 1988. *Foraging behaviour and the evolution of primate intelligence. Machiavellian Intelligence*. R.W. Byrne & A. Whiten (eds.) Oxford: Clarendon Press, Pp. 285-305.

- Mittermeier R.A.; Kinzey W.G. & Mast R.B. 1989. Neotropical primate conservation. *Journal of Human Evolution*, 18(7): 597-610.
- Mondragón-Ceballos R. 2002. Machiavellian intelligence of primates and evolution of social brain. *Salud Mental*, 25(5): 29-39
- Mondragón-Ceballos R. & Anaya-Huertas C. 2004. Affiliation networks in captive black-handed spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Folia Primatologica*, 75(S1): 396.
- Müller A.E. & Thalmann U. 2000. Origin and evolution of primate social organization: A reconstruction. *Biological Reviews*, 75: 405-435
- Muñoz-Delgado J.; Corsi-Cabrera M.; Canales-Espinosa D.; Santillán-Doherty A.M. & Erkert H.G. 2004. Astronomical and meteorological parameters and rest-activity rhythm in the spider monkey *Ateles geoffroyi*. *Physiology and Behavior*, 83(1): 107-117.
- Nishida T. 1968. The social group of wild chimpanzees in the Mahali mountains. *Primates*, 9: 167-224
- Nishida T. & Hiraiwa-Hasegawa M. 1987. *Chimpanzees and bonobos: Cooperative relationships among males*. En: Smuts, B.B.; Cheney, D.L.; Seyfarth, R.M.; Wrangham, R.W. & Struhsaker, T.T. (eds.) *Primate Societies*. University of Chicago Press, Chicago. Pp. 165-177.
- Nöe R. & Hammerstein P. 1994a. Biological markets: Supply and demand determine the effect of partner choice in cooperation, mutualism and mating. *Behavioral and Ecology Sociobiology*, 35: 1-12.
- Nöe R. & Hammerstein P. 1994b. Biological markets. *Trends in Ecology & Evolution*, 10: 336-339.
- O'Brien T.G. 1993. Asymmetries in grooming interactions between juvenile and adult female wedge-capped capuchin monkeys. *Animal Behaviour*, 46(5): 929-938
- Oliver J.I. & Lee P.C. 1978. *Comparative aspects of the behaviour of juveniles in two species of baboon in Tanzania. Recent Advances in Primatology*, Vol. 1: Behaviour. D. J. Chivers & J. Herbert (eds.) New York: Academic Press, Pp. 151-153
- Palombit R.A.; Seyfarth R.M. & Cheney D.L. 1997. The adaptive value of "friendships" to female baboons: Experimental and observational evidence. *Animal Behaviour*, 54: 599-614
- Pastor-Nieto R. 2000. Female reproductive advertisement and social factors affecting the sexual behavior of captive spider monkeys. *Laboratory Primate Newsletter*, 39(3): 5-9.

- Pastor-Nieto R. 2001. Grooming, kinship, and co-feeding in captive spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Zoo Biology*, 20(4): 293-303.
- Paul A. 1997. Breeding seasonality affects the association between dominance and reproductive success in non-human male primates. *Folia Primatologica*, 68: 344-349.
- Paul A.; Kuester J.; Timme A. & Arnemann J. 1993. The association between rank, mating effort, and reproductive success in male barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Primates*, 34: 491-502
- Paul A.; Preuschoft S. & van Schaik C.P. 2000. *The other side of the coin: Infanticide and the evolution of affiliative male infant interactions in Old World primates*. En: van Schaik, C.P. & Janson, C.H. (eds.) *Infanticide by Males and its Implications*. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 269-292
- Pereira M.E. 1995. Development and social dominance among group living primates. *American Journal of Primatology*, 37: 143-175.
- Pereira M.E. & Kappeler P.M. 1997. Divergent systems of agonistic relationship in lemurid primates. *Behaviour*, 134: 225-274.
- Pérez-Ruiz A.L. 2004. *Disponibilidad de alimento y comportamiento afiliativo del mono araña (Ateles geoffroyi) en la selva lacandona, Chiapas*. Posgrado en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias. Tesis de Maestría. UNAM, México.
- Radespiel U. 2000. Sociality in the gray mouse lemur (*Microcebus murinus*) in Northwestern Madagascar. *American Journal of Primatology*, 51: 21-40.
- Ramos-Fernández G.; Boyer D.; Miramontes O.; Mateos J.L.; Cocho G. & Larralde H. 2004. Ecological causes of fission-fusion: A computer modelling Approach. *Folia Primatologica*, 75(suppl.1): 140.
- Ramos-Fernández G.; Boyer D. & Gómez V.P. 2006. A complex social structure with fission-fusion properties can emerge from a simple foraging model. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60(4): 536-549.
- Rigamonti M.M. 1993. *Home range and diet in red ruffed lemurs (Varecia variegata rubra) on the Masoala peninsula, Madagascar*. En: Kappeler, P.M. & Ganzhorn, J.U. (eds.) *Lemur social systems and their ecological basis*. Plenum Press, New York. Pp. 25-40.
- Robinson J.G. & Janson C.H. 1987. *Capuchins squirrel monkeys and atelines: Socioecological convergence with Old World Primates*
- Robinson J.G. ; Wright P.C. & Kinzey W.G. 1987. *Monogamous cebids and their relatives: Intergroup calls and spacing*. En: Smuts, B.B., Cheney, D.L., Seyfarth, R.M.,

Wrangham, R.W. and Struhsaker, T.T. (eds). *Primate Societies*, University of Chicago Press, Chicago, pp. 44-53.

- Rondinelli R. & L.L. Klein. 1976. An analysis of adult social spacing tendencies and related social interactions in a colony of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) at the San Francisco Zoo. *Folia Primatologica*, 25: 122-142.
- Rutberg A.T. 1983. The evolution of monogamy in primates. *Journal Theoretical Biology*, 104: 93-112.
- Sauther M.L. 1991. Reproductive behaviour of free ranging *Lemur catta* at Beza Mahafaly Special Reserve, Madagascar. *American Journal of Physical Anthropology*, 84: 463-477
- Schaffner C.M. & Aureli F. 2004. Problems and solutions for conflict management in fission-fusion societies. *Folia Primatologica*, 75(S1): 146.
- Schaffner C.M. & F. Aureli. 2005. Embraces and grooming in captive spider monkeys. *International Journal of Primatology*, 26: 1093-1106.
- Schaller G.B. 1972. *The Serengeti Lion: A study of predator-prey relations*. University of Chicago Press, Chicago
- Sicotte P. 1994. Effect of male competition on male-female relationships in bi-male groups of mountain gorillas. *Ethology*, 97: 47-64
- Silk J.B. 1987. *Social behavior in evolutionary perspective*. Primate Societies. B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker (eds.) Chicago: University of Chicago Press, Pp. 318-329
- Smolker R.A.; Richards A.F.; Connor R.C. & Pepper J.W. 1992. Sex differences in patterns of association among Indian-ocean bottle-nosed dolphins. *Behaviour*, 123: 38-69.
- Smuts B.B. 1985. *Sex and Friendship in Baboons*. Aldine, Hawthorne.
- Smuts B.B. 1987. *Gender, aggression, and influence*. Smuts, B.B.; Cheney, D.L.; Seyfarth, R.M.; Wrangham, R.W. & Struhsaker, T.T. (eds.) Primate Societies. University of Chicago Press, Chicago. Pp. 400-412
- Smuts B.; Cheney D.; Seyfarth R.; Wrangham R. & Struhsaker T. 1987. *Primate Societies*. University of Chicago Press
- Smuts B.B. & Smuts R.W. 1993. Male aggression and sexual coercion of females in nonhuman primates and other mammals: Evidence and theoretical implications. *Advances in the Study of Behavior*, 22: 1-63

- Sommer V. & Reichard U. 2000. *Rethinking monogamy: The gibbon case*. En: Kappeler P.M. (ed.) *Primate Males*. University of Cambridge Press, Cambridge. Pp. 159-168.
- Stammbach E. 1987. *Desert, forest and montane baboons: Multi-level societies*. En: Smuts, B.B.; Cheney, D.L.; Seyfarth, R.M.; Wrangham, R.W. & Struhsaker, T.T. (eds.) *Primate Societies*. University of Chicago Press, Chicago. Pp. 112-120
- Sterling E. & Richard A. 1995. *Social organization in the aye-aye (Daubentonia madagascariensis) and the perceived distinctiveness of nocturnal primates*. Alterman, L.; Doyle, G. & Izard, M (eds.) *Creatures of the Dark*. Plenum Press, New York. Pp. 439-451
- Sterck E.H.M.; Watts D.P. & van Schaik C.P. 1997. The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behavioral and Ecology Sociobiology*, 41: 291-310
- Strier K.B. 1992. Atelinae adaptations: Behavioral strategies and ecological constraints. *American Journal of Physical Anthropology*, 88: 515-524
- Strier K.B. 1994. Myth of the typical primate. *Yearbook of Physical Anthropology*, 37: 233-271.
- Strier K.B. 1996. Male reproductive strategies in New World Primates. *Human Nature*, 7: 105-123
- Takahata Y. 1982. Social relations between adult males of Japanese monkeys in the Arashiyama B troop. *Primates*, 23: 1-23
- Tardif S. & Garber P. 1994. Social and reproductive patterns in neotropical primates: Relation to ecology, body size, and infant care. *American Journal of Primatology*, 34: 111-114
- Teixidor P. & Byrne R.W. 1999. The 'whinny' of spider monkeys: Individual recognition before situational meaning. *Behaviour*, 136(3): 279-308.
- Terborgh J. & Janson C.H. 1986. The socioecology of primate groups. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17: 111-135
- Thalmann U. 2001. Food resource characteristics in two nocturnal lemurs with different social behavior: *Avahi occidentalis* and *Lepilemur edwardsi*. *International Journal of Primatology*, 22: 287-324
- van Hooff J.A.R.A.M. 2000. *Relationships among non-human primate males: A deductive framework*. In Kappeler, P.M. (ed.) *Primate Males*. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 191-193

- van Hooff J.A.R.A.M. & van Schaik C.P. 1992. *Cooperation in competition: The ecology of primate bonds*. En: Harcourt, A.H. & de Waal, F.M.B. (eds.) *Coalitions and Alliances in Humans and other animals*. Oxford University Press, Oxford. Pp. 357-389.
- van Hooff J.A.R.A.M. & van Schaik C.P. 1994. Male bonds: Affiliative relationships among nonhuman primate males. *Behaviour*, 130: 309-337
- van Noordwijk M.A. & van Schaik C.P. 1988. Male careers in Sumatran long-tailed machaques (*Macaca fascicularis*). *Behaviour*, 107: 24-43
- van Roosmalen M.G.M. 1980. *Habitat preferences, diet feeding strategies and social organization of the black spider monkey (Ateles paniscus) in Surinam*. PhD Thesis, University of Wageningen, Netherlands
- van Roosmalen & Klein L.L. 1987. *The Spider Monkeys, genus Ateles*
- van Schaik C.P. 1983. Why are diurnal primates living in groups? *Behaviour*, 87: 120-144.
- van Schaik C.P. 1989. *The ecology of social relationships amongst female primates*. Standen, V., and Foley, R.A. (eds.) *Comparative Socioecology*, Blackwell, Oxford, pp. 195-218.
- van Schaik C.P. 1996. Social evolution in primates: The role of ecological factors and male behaviour. *Proceedings of the British Academy*, 88: 9-31
- van Schaik C.P. 1999. The socioecology of fission-fusion sociality in orangutans. *Primates*, 40(1): 69-86.
- van Schaik C.P. & Dunbar R.I.M. 1990. The evolution of monogamy in large primates: A new hypothesis and some crucial tests. *Behaviour*, 115: 30-62
- van Schaik C.P. & van Hooff J.A.R.A.M. 1983. On the ultimate causes of primate social systems. *Behaviour*, 85: 91-117
- van Schaik C.P. & Kappeler P.M. 1997. Infanticide risk and the evolution of male-female association in primates. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 264: 1687-1694
- Valero A.; Schaffner C.M.; Vick L.G.; Aureli F. & Ramos-Fernández G. 2006. Intragroup lethal aggression in wild spider monkeys. *American Journal of Primatology*, 68(7): 732-737.
- Vargas-Pérez H. 1997. *Interacciones sociales agonísticas y afiliativas en un grupo de monos araña (Ateles geoffroyi) en cautiverio*. Licenciatura en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias UNAM, México.

- Vaughan T. A. 1988. *Mamíferos*. México Interamericana. McGrawHill.
- Vehrencamp, S.L. 1983. A model for the evolution of despotic versus egalitarian societies. *Animal Behaviour* 31: 667-682
- Wallace R.B. 2001. Diurnal activity budgets of black spider monkeys, *Ateles chamek*, in a southern Amazonian tropical forest. *Neotropical Primates*, 9(3): 101-107.
- Watts D.P. 1992. Social relationships of immigrant and resident female mountain gorillas. I. Male-female relationships. *American Journal of Primatology*, 28: 159-182.
- Weingrill T. 2000. Infanticide and the value of male-female relationships in mountain *Chacma baboons*. *Behaviour*, 137: 337-359
- White F.J. 1988. Party composition and dynamics in *Pan paniscus*. *International Journal of Primatology*, 9: 179-193
- Worlein J.M. & Sackett G.P. 1997. Social development in nursery –reared pigtailed macaques (*Macaca nemestrina*). *American Journal of Primatology*, 41: 23-36.
- Wrangham R.W., 1979. On the evolution of ape social systems. *Social Science Information*, 18: 335-368
- Wrangham R.W., 1980. An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour*, 75: 262-300
- Wrangham R.W., 1986. *Ecology and social relationships in two species of chimpanzees*. En: Rubinstein, D.I. & Wrangham, R.W. (eds.) *Ecological aspects of social evolution*. Princeton University Press, Princeton. Pp. 352-378.
- Wrangham R.W. & Smuts B.B. 1980. Sex differences in the behavioural ecology of chimpanzees in the Gombe National Park, Tanzania. *Journal of Reproduction and Fertility*, (Suppl. 28): 13-31
- Wright P.C. 1997. *Behavioral and ecological comparisons of Neotropical and Malagasy primates*. Kinzey, W. (ed.) *New World Primates: Ecology, Evolution and Behaviour*. Aldine de Gruyter, New York. Pp. 127-141.
- Wright P.C. 1999. Lemur traits and Madagascar ecology: Coping with an island environment. *Yearbook of Physical Anthropology*, 42: 31-72.
- Wursig B. 1979. Occurrence and group organization of Atlantic bottlenose porpoises (*Tursiops truncatus*) in an Argentine bay. *Biological Bulletin*, 154: 348-359