

Estatus social y jerárquico de hembras alfa, beta y supernumerarias, de dos grupos contrastantes de monos aulladores en un fragmento de Bosque de Galería, Cesar.

Juan José Fernández Castro

Trabajo de grado para optar al título de: Biólogo

Director

Diego Alejandro Zarate Caicedo.

Ph.D en ciencias biológicas

Codirectora

Carolina Santos-Heredia.

Ph.D en ciencias biológicas.

Universidad Industrial de Santander

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología

Bucaramanga

2018

Agradecimientos

A mi madre, por todo el apoyo durante este largo camino hacia la formación de un primatólogo, que a pesar de tus pocos gustos por las largas noches en campo siempre estuviste dispuesta a soportarlas conmigo, nada como sentir admiración por una madre y saber que ella tiene una admiración por uno. TE AMO, GRACIAS INFINITAS.

A mi padre por su total convencimiento en cada una de las locuras que emprendí durante mi largo trayecto tanto en la carrera como en la realización de este, mi proyecto, gracias, mil gracias. Jamás olvidaré sus palabras de aliento y de impulso en un camino de una sola vía hacia el futuro y con la frente en alto, gracias por tanta dedicación a mi vida, todos mis logros son por ud. NADIE CREYÓ EN MI COMO TÚ.

A todos mis hermanos por su apoyo, por sus palabras en los diferentes momentos y en especial a Julián por regalarme a Juan Se, que sin saberlo fue mi fortaleza en las largas jornadas de campo con sus vídeos y su hermosa sonrisa. Gracias por todo el apoyo que me brindaste desde el inicio, solo tú y yo sabemos cuán grande fue.

Juanchi coco, único e inigualable, aquí lo tienes, como todos tus familiares te tenemos a ti, Porque ¡¡¡TODO TIEMPO PASADO FUE MEJOR...Oye cocaita!!!

Tía Tere, por lo que un día vine y me recibiste, aquí te lo entrego, mil gracias a Ud. y toda la familia, jamás lo olvidaré.

Un especial agradecimiento a todas las personas de campo, por enseñarme a vivir como es verdaderamente, por enseñarme a valorar lo mínimo. A la señora María por su eterna sonrisa, Sra.

Esmeralda por sus consejos, persistencia y largas jornadas bajo lluvia para alimentarme tanto física como mentalmente, a la madre por sus burlas, la gelatina y sus cuidados durante mi enfermedad en campo, Don Carlos por sus largas charlas a cualquier momento del día y con la mejor actitud, nunca deje de ver al cielo. A Diego por su amplio conocimiento, gracias por enseñarme como se hacen las hachas y por tostar el café, A Oscar, por su apoyo a mi proyecto y el interés por la fotografía, a las niñas de la casa por sus silenciosas miradas, pero expresivas sonrisas. A toda la familia muchas gracias. El mejor CAFÉ del MUNDO (LOS LAURELES).

A mis directores, Diego y Carolina, que más allá de sus correcciones, de sus reiteradas palabras de no te desanimes, claro que podemos hacerlo, me enseñaron a ser un investigador, gracias por su sinceridad desde el inicio al no hacerme creer que sería fácil. NO CREO QUE VAYA A ENCONTRAR UNOS MEJORES QUE UDS.

Por fin donde Uds. amigos que no se irán nunca, ¡en diferentes situaciones con todos mil gracias, Omar, muchas gracias por esos primeros meses en campo fueron vitales! padrino, que sería del pregrado sin los buenos momentos vividos, Dani siempre con el bracito arriba de si se puede Juan Jo, mil gracias, te la debo. ¡Paulita, la niña del grupo y de todas gracias por ser como eres! Manu, el génesis de la amistad universitaria, lugar que nunca cambiará! Jei Jei, Fotografía, campo, charlas, todo un personaje!

¡Gordo, gracias por las jornadas de largas e inteligentes charlas (creo)! A Jefer, gracias por la compañía como amigo, ¡como biólogo, como parte importante de este proyecto!

Agradezco a los profesores de la escuela de biología UIS, por sus enseñanzas en los años de estudio. En particular, me gustaría agradecer al Dr. Bjorn Reu, director del proyecto Satoyama, por la oportunidad. También agradezco al Dr. Andres Felipe Castaño Gonzalez, curador herbario UIS, por su apoyo con la identificación y almacenamiento de los ejemplares vegetales. Agradezco

al proyecto *GEF-SATOYAMA: Reconciling biodiversity conservation and agricultural production in agroforestry cultivation systems in the Colombian Andes: a model for Colombia's post conflict era*, por financiar la fase de campo del presente trabajo.

Ojona, porque nadie sabe más de monos que tú sin ser bióloga y a la distancia, esto es por ti, para ti y la eternidad, gracias por intentar soportar mi genio mientras moría en campo, gracias por tus ayudas tecnológicas, por confiar en mí, gracias por mil cosas que hacías y no sabías cuanto aportaban para mí, eres y serás mi colega, socia, confidente de la vida, ¡¡¡¡porque nos queda una vida por delante!!!!

Contenido

	Pág.
Introducción	15
1. Marco Teórico.....	17
1.1 Organización social en primates	17
1.2 Las hembras en un contexto de grupo.....	21
1.3 Interacciones sociales en primates	23
1.4 Interacciones entre hembras.....	24
1.5 Factores que afectan las interacciones sociales en primates	26
1.6 Los primates de América: el mono aullador colorado.....	28
2. Objetivos.....	30
3. Materiales y Métodos.....	30
3.1 Área de estudio	30
3.2 Caracterización de la población de aulladores en la ciénaga de Patiño	31
3.3 Cuantificación del patrón de actividad e interacciones sociales en hembras: Muestreo focal	33
3.4 Cuantificación del estatus jerárquico en hembras.....	34
3.5 Evaluación de la disponibilidad de recursos: fenología.....	35
3.6 Análisis de datos	36
4. Resultados	37
4.1 Estructura y organización social	37

4.1.1 Organización	37
4.1.2 Estructura jerárquica	38
4.1.3 Cuantificación del patrón de actividad e interacciones sociales	39
4.1.4 Comportamiento alimenticio	42
5. Discusión.....	47
5.1 Organización social.....	47
5.2 Estatus jerárquico	49
5.3 Patrón de actividad de las hembras	50
5.4 Efecto de la productividad del bosque	52
4. Conclusiones	53
Referencias Bibliográficas	55
Apéndices.....	69

Lista de Figuras

	Pág.
Figura 1. Variedad de sistemas de apareamiento al interior del orden primates.	18
Figura 2. Diagrama de flujo de modelo socioecológico explicando los factores externos que con llevan a la agrupación de hembras.	25
Figura 3. Factores sociales y ecológicos que tienen una influencia en los comportamientos lineales o no lineales en las hembras de primates.	28
Figura 4. (A) Mapa con la ubicación de la zona de estudio, departamento del Cesar, Colombia El datum utilizado para las coordenadas geográficas es WGS84. El fragmento de bosque donde se realizó la investigación se encuentra rodeado por la ciénaga de Patiño B), potreros (C), plantaciones de palma (D) y pozos petroleros activos (E), fotografías del investigador Juan José Fernández Castro ®.	31
Figura 5. Identificación de individuos por medio de características físicas, como marcas en genitales masculinos (A), madre con cría lactante (B), marcas en genitales femeninos (C), tamaño del coto o barba (D), protuberancias o cicatrices producto de interacciones agonísticas (E) y/o coloración particular en el pelaje (F), Fotografías del investigador Juan José Fernández Castro ®.	32
Figura 6. Diagrama de redes para el grupo 1 (A) y grupo 2 (B), cada uno de sus individuos y sus conexiones. Los individuos ubicados más al centro poseen relaciones y valor para el grupo más altos. Se observan las hembras (H1 H2 H3 H4), los machos (M1 M2 M3 M4) y los valores de C	

hacen referencia a las crías.	39
Figura 7. Comparación de actividad a lo largo de los seis meses de estudio entre los dos grupos a nivel de hembra en cada una de las cuatro actividades básicas.	40
Figura 8. Box-plots evidenciando los patrones de actividad para el grupo 2. Los paneles muestran los patrones de (A) alimentación, (B) descanso, (C) movimiento, (D) interacciones sociales.....	41
Figura 9. Box-plots evidenciando los patrones de actividad para el grupo 2. Los paneles muestran los patrones de (A) alimentación, (B) descanso, (C) movimiento, (D) interacciones sociales.....	42
Figura 10. Preferencias alimenticias de las hembras alfa (H1G1), beta (H2G1) y supernumeraria (H3G1) del grupo 1. Los ítems son: Flor (Fl), Frutos (FR), Hoja madura (HM), Hoja nueva (HN) y Peciolos (PC).	43
Figura 11. Preferencias alimenticias de las hembras alfa (H1G2), beta (H2G2) y supernumeraria (H3G2 y H4G2) del grupo 2. Los ítems son: Flor (Fl), Frutos (FR), Hoja madura (HM), Hoja nueva (HN) y Peciolos (PC).....	44
Figura 12. Porcentaje de producción mensual de hojas, flores y frutos en el área del grupo 1 a lo largo de los seis meses de estudio.....	45
Figura 13. Porcentaje de producción mensual de hojas, flores y frutos en el área del grupo 2 a lo largo de los seis meses de estudio.....	46

Lista de Tablas

	Pág.
Tabla 1. Resumen detallado de posibles acciones a registrar por las hembras focales. Entre las actividades se encuentran la alimentación (A), el descanso (D), el Movimiento (M), las interacciones sociales (S) y la proximidad(P).....	34
Tabla 2. Número de grupos reportados en el censo a lo largo del área de estudio, caracterizada por las cuatro categorías de individuos (Machos adultos, Hembras adultas, Juveniles e Infantes), con una densidad de 151 individuos/km ²	38

Lista de Apéndices

	Pág.
Apéndice A. Matriz de adyacencia para el grupo 1.	69
Apéndice B. Matriz de adyacencia para el grupo 2.....	70
Apéndice C. Resumen de Relaciones de redes (interacciones) para las hembras del grupo 1.....	71
Apéndice D. Resumen de Relaciones de redes (interacciones) para las hembras del grupo 2.	72
Apéndice E. Valores de significancia para la correlación de Spearman entre hojas nuevas y flores vs. patrón de actividad, para el grupo 1 y grupo 2.....	73
Apéndice F. valores de significancia para la correlación de Spearman frutos vs. Patrón de actividad, para el grupo 1 y 2.	74
Apéndice G. Distribución de géneros de planta en cada uno de las áreas habitadas por los grupos de estudio.	75

Resumen

Título: Estatus social y jerárquico de hembras alfa, beta y supernumerarias, de dos grupos contrastantes de monos aulladores en un fragmento de bosque de galería, Cesar*.

Autor: Juan José Fernández Castro**.

Palabras Clave: *Alouatta seniculus*, comportamiento, organización social, estatus jerárquico.

Descripción

En el presente trabajo se estableció el estatus social y jerárquico de dos grupos de monos aulladores (*Alouatta seniculus*), en un bosque de galería en el departamento del Cesar. Mediante el análisis estructural de los comportamientos exhibidos por las hembras de los grupos de monos estudiados, se contribuyó al entendimiento de la ecología de los primates y cómo estos se organizan de acuerdo a las presiones antrópicas. El seguimiento de los grupos fue bajo la metodología de focal continuo e instantáneo cada 10 minutos. Se estableció la organización social de cada uno de los grupos por medio de seguimientos e identificación de los miembros del grupo por marcas físicas. Posteriormente, se determinó el estatus social de los individuos para los cuales se tuvo un registro de 1.080 horas de seguimiento efectivo, con un total de 115 interacciones sociales para el grupo 1 y 576 para el grupo 2. Adicionalmente se cuantificó el patrón de actividad de los grupos teniendo en cuenta el liderazgo en el movimiento, tipo de alimentación, y descanso. También, se determinó su patrón alimenticio y cuantificó la productividad del bosque. El análisis de redes permitió identificar el estatus jerárquico de cada una de las hembras dentro de su grupo (alfa, beta y supernumerarias). Se encontraron diferencias significativas en cuanto al presupuesto de actividad por cada hembra y variación en la ingesta de alimentos ricos en nutrientes cuando hay presencia de una cría y se evidenció que la presencia de cría les brinda acceso preferencial a recursos de calidad a la madre. Productividad. Finalmente, propongo que las conexiones afiliativas de los individuos de un grupo deben considerarse al momento de implementar estrategias de conservación, rehabilitación y/o reintroducción de poblaciones de primates.

* Proyecto de grado

** Facultad de Ciencias Escuela de biología, Director: Ph.D Diego Alejandro Zarate Caicedo. Codirectora: Ph.D Carolina Santos-Heredia.

Abstract

Title: Social and hierarchical status of the alfa, beta and supernumerary females of two contrasting groups of howler monkeys in a gallery forest fragment, Cesar*.

Author: Juan José Fernández Castro**.

Key Words: *Alouatta seniculus*, behavior, Social status and hierarchical status.

Description:

In this study, the social and hierarchical status of the howler monkey groups (*Alouatta seniculus*) was established in a fragmente of gallery forest in the Cesar department. it contributes to the understanding the primates ecology and how they are organized according to anthropic pressures. The monitoring of the groups was based on the methodology of focal animal each 10 minutes and intantaneous, the social organization of each group was established through monitoring and identification of the group members by physical brands and the social hierachiacal was performed through of the social networks analysis. The feeding behaviors was examined and finally the forest productivity was measured. I documented 1080 hours of effective recorded, with a total of 115 interactions for group 1 and 576 actions for group 2. Additionally, the activity pattern of the groups was quantified taking into account the leadership in the movement, food, and rest. The variance analysis established that there are significant differences in the budget of activity for each female and the variation in the intake of nutrient-rich foods when there is an infant. This work allowed to identify the female's hierarchical status inside the howler monkey groups, as alfa, beta and supernumerary. Finally, I propose that the affiliating connections should be considered to implementing of strategies for the conservation, rehabilitation and reintroduction of howler monkey populations (in situ or ex situ).

* Project of grade

** Faculty of Sciences School of Biology, Director: Ph.D Diego Alejandro Zarate Caicedo. Codirectora: Ph.D Carolina Santos-Heredia.

Introducción

La fragmentación y la perturbación de los bosques tropicales amenazan la supervivencia de las poblaciones de primates (Cowlshaw y Dunbar, 2000). Actualmente se estima que más de la mitad de las especies de primates en el mundo se encuentran en peligro de extinción y cerca del 75% tienen poblaciones en declive (Estrada *et al.*, 2017). La rápida y extensa transformación de los paisajes naturales, para cultivos y ganadería, han afectado negativamente a cerca del 56% de las especies de primates neotropicales (UCIN, 2016). No obstante, la respuesta de cada especie de primate a la perturbación depende en gran medida de sus características biológicas (Ewers y Didham, 2006).

El género *Alouatta* (Lacépède, 1799) es reconocido por su capacidad de persistir en sistemas, tanto naturales como antropogénicos (Arroyo-Rodríguez y Díaz, 2010). Sin embargo, los sistemas con altos niveles de degradación y de fragmentación, pueden ocasionar profundos cambios en la organización social y el comportamiento de estos primates (Estrada *et al.*, 2002, Mandujano *et al.*, 2007). Los cambios más notorios se han dado a nivel de las interacciones sociales, así como de los patrones de actividad, de dispersión y de agrupamiento (e.g. Arroyo-Rodríguez y Díaz, 2010). Por ejemplo, se ha demostrado que en la medida que el tamaño del parche disminuye se afecta negativamente, la presencia, abundancia y persistencia de las poblaciones de monos aulladores colorados (Crockett y Pope, 1983). Asimismo, se ha reportado en los aulladores colorados, que la proporción de grupos con un solo macho aumenta, en lugares con alta perturbación (Rudran y Fernández-Duque, 2003).

El mono aullador colorado (*Alouatta seniculus* Linnaeus, 1766), es una especie propia de América del Sur, se encuentra en Colombia, Venezuela, Perú, Brasil, Guyana y Bolivia (Defler 2002). En Colombia es ampliamente distribuido geográficamente y con un rango de distribución altitudinal que va desde en nivel del mar hasta los 3200 msnm (Defler, 2003). Se caracteriza por adecuarse tanto a bosques (e.g. secos, húmedos, templados, cálidos) bien conservados, como a altamente fragmentados. La capacidad resiliente de *A. seniculus* ubica a la especie en la categoría de preocupación menor (Roskov *et al.*, 2017; UICN, 2017). Sin embargo, se ha demostrado que la fragmentación tiene consecuencias negativas sobre esta especie. En particular, al reducirse el tamaño del parche y/o aumentar el aislamiento de otros fragmentos, puede reducir el rango de distribución, aumentar la densidad poblacional, disminuir los recursos disponibles, reducir la diversidad genética y disminuir el tamaño del grupo de los monos aulladores colorados (Gilbert, 2003; Terborgh *et al.*, 2001; López *et al.*, 2005; Pope, 1992; Gilbert, 1994).

A. seniculus es una de las especies de primates neotropicales más estudiados en fragmentos de bosque (e.g. Arroyo-Rodríguez y Díaz, 2010). Muchas características de estos primates han sido investigadas en ambientes naturales y antropogénicos, tales como uso de espacio (e.g. Palacios y Rodríguez, 2001), dieta (e.g. Palma *et al.*, 2011), aspectos reproductivos (e.g. Treves, 2001), vocalización (e.g. Sekulic y Chivers, 1986) y comportamiento (e.g. Richard-Hansen *et al.*, 2000). No obstante, aún faltan información sobre cómo los grupos de estos aulladores se estructuran a nivel social y jerárquico en hembras, ya que, la mayoría de los trabajos se enfocan en el papel y organización de los machos (Cheney *et al.*, 1986; van Schaik, 1996; Virgin y Sapolsky, 1997; Watts, 2002; Perry, 1998). En particular en Colombia no existen estudios publicados sobre el estatus social y jerárquico de las hembras de mono aullador colorado en fragmentos de bosque seco. El objetivo de este estudio fue establecer el estatus social y jerárquico de las hembras alfas, betas y

supernumerarias en dos grupos de monos aulladores, en la Ciénaga de Patiño, Cesar. Para esto se caracterizaron las interacciones sociales entre hembras de dos grupos de diferentes de monos. Se llevó a cabo un muestreo focal, cuantificando cada una de las interacciones.

1. Marco Teórico

1.1 Organización social en primates

La búsqueda constante de respuestas y explicaciones para el comportamiento humano ha llevado al estudio de los procesos evolutivos y mecanismos sociales de los primates no humanos, como la base fundamental para el entendimiento de nuestra naturaleza (de Waal, 2009; Kappeler y van Schaik, 2002). En su mayoría, los primates viven en grupos sociales, los cuales poseen una organización definida pero variable de una especie a otra (Rowell, 1967). Los primates no humanos exhiben una gran diversidad de sistemas sociales, tales como, la estructura social (e.g. tamaño del grupo, composición), la organización social (e.g. cohesión, interacciones sociales) y la dispersión (Ostner y Kappeler, 1999). Estos elementos pueden estar estrechamente relacionados, como el caso de la estructura y la organización social (Koing *et al.*, 2013; Sterck, 1997). Por ejemplo, la cohesión de muchos primates diurnos, varían con relación al número de individuos, clases de edad y sexo que conforman el grupo (Mueller y Thalmann, 2000; Sterling y Richard, 1995; van Schaik y van Hooff, 1983).

La estructura de un grupo de primates depende en parte de la proporción de hembras, machos, juveniles e infantes, y de cómo se desenvuelve cada uno de estos en el grupo (Fleage, 1999; van Schaik y van Hooff, 1983; Sterck, 1997). Los primates ostentan una compleja red comportamental caracterizada por una amplia variedad de estructuras sociales (Figura 1), entre las que se encuentran, familias monógamas, grupos poliándricos y polígamos, grupos con muchos machos (multi-macho), muchas hembras (multi-hembra), entre otras (Kappeler y van Schaik, 2002). El comportamiento social se ha desarrollado a través de un proceso continuo de selección natural, como resultado del balance entre las ventajas y desventajas selectivas sobre el ser solitarios vs. estar en parejas o en grupos (Fleage, 2013).

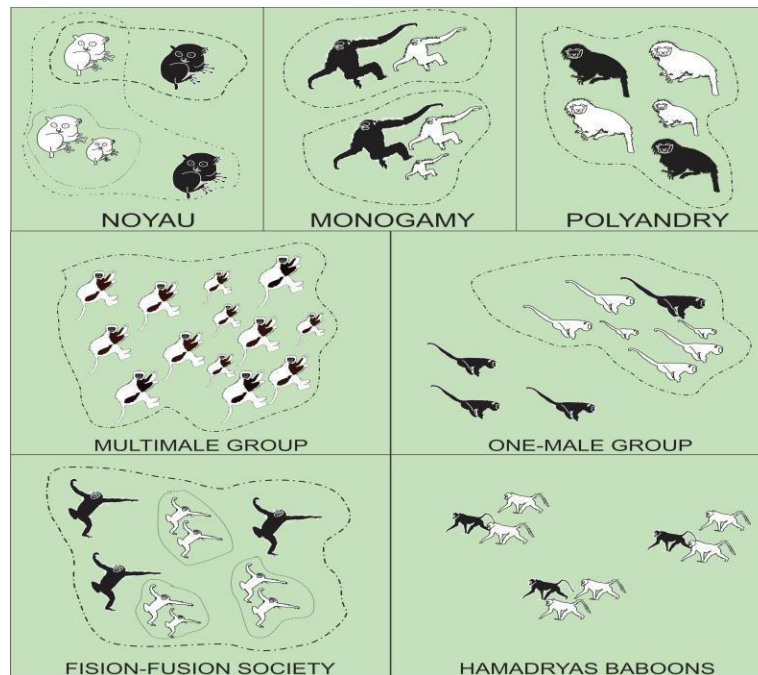


Figura 1. Variedad de sistemas de apareamiento al interior del orden primates.

Nota. Imagen modificada de *Primate Adaption and Evolution* (Fleage, 1999).

El tamaño del grupo es un factor ampliamente variable en los primates, pero dependiente de la estrategia de vida usada por los individuos y la manera cómo estos explotan su ambiente (Kappler y Heymann, 1996). Por ejemplo, los primates africanos exhiben la mayor variación en tamaño de grupo entre 6-50 individuos para algunas especies. Por otro lado, los primates asiáticos conforman grupos entre 10-32 individuos. En Lémures la conformación de los grupos es incluso más reducida, llegando a presentar entre 12-15 individuos por manada. Algunas especies de primates del nuevo mundo exhiben conformaciones grupales similares a la de los primates del viejo mundo de entre 7-40 individuos para algunos grupos (Janson y Goldsmith, 1995; Kappler y Heymann, 1996; Lehmann y Dunbar, 2007). El tamaño del grupo determina en gran medida las asociaciones, la calidad de las relaciones, la cantidad de estas y la distribución del poder dentro del mismo (Lu *et al.*, 2013). A su vez, las relaciones filiales o de parentesco se relacionan directamente con las asociaciones (de hembras o de machos) conformadas entre distintos grupos o al interior de un mismo grupo (Fleage, 1999; van Schaik, 1989).

Al interior de un grupo, la cohesión evita que los grupos grandes se separen. Sin embargo, en algunas especies, existen separaciones temporales en subgrupos (fisión-fusión), que permite reducir la competencia y optimizar el forrajeo. Aun así, no todas las especies de primates optan por este comportamiento. Un claro ejemplo son los antropoideos de Asia al no presentar un comportamiento de Fisión-Fusión, mientras que, los grandes Simios de África y los monos de mayor tamaño del Neotrópico sí (Chapman, 1990^a; Chapman, 1995). Aquellos grupos que se inclinan por comportamientos de Fisión-Fusión, suelen exhibir las mayores tasas de interacciones sociales y suelen ser muy complejos en cuanto a su organización, debido a su constante cambio en las estrategias de forrajeo, desplazamiento y de posición dentro del grupo (Lehmann y Dunbar,

2007; van Schaik, 1999). Chimpancés, monos araña y churucos, son algunos de los primates neotropicales que presentan este tipo de comportamiento (Fleage, 1999).

La mayor parte de las especies de primates diurnas son gregarias, es decir, que viven en grupos. Para los individuos, vivir en grupo puede ser ventajoso (modelo ecológico), dado que reduce la probabilidad de depredación, mejora el acceso a múltiples recursos alimenticios, incrementa la probabilidad de asistencia y cuidado para los infantes, entre otros. No obstante, más individuos implica una mayor exposición y visibilidad a los depredadores y una competencia interindividual marcada por los mismos recursos (e.g. espacio, alimento, hembras y descendencia; Kappeler y van Schaik, 2002). Se ha demostrado que disponibilidad de recursos y los cambios en el hábitat, producto de la perturbación antrópica, pueden afectar la configuración de los grupos (Zárate y Stevenson, 2014). Por ejemplo, para los monos lanudos que habitan áreas altamente fragmentadas, las restricciones de área y el tamaño del grupo son factores que modifican la distancia interindividual entre los miembros de un grupo y con ello se incrementan los comportamientos agonísticos producto de la competencia intergrupala (Stevenson, 2015; Zárate y Stevenson, 2014).

Las interacciones afiliativas (e.g. acicalamiento, juego, compañía) y/o agonísticas (e.g. persecución, confrontaciones, lucha) entre los individuos, han sido forjadas por un proceso adaptativo y de selección que favorecen la probabilidad de supervivencia de los individuos en los sistemas sociales gregarios, en comparación con los solitarios (Gil-burmann y Del Hierro, 1997; Wrangham, 1980). Históricamente los tipos de interacción se medían de manera diádica (en parejas) y las repercusiones que tenía el actuar de un individuo sobre otro. Pero hoy en día se sabe que las interacciones entre dos individuos no afectan únicamente a los involucrados en la acción, sino posiblemente a un tercero y en algunas ocasiones al grupo en su totalidad (de Waal *et al.*, 1976). Es por todo esto que, en grupos socialmente bien establecidos la dominancia social y la

jerarquía se encuentra estrechamente relacionadas con la presencia o ausencia de interacciones, ya que al existir en un grupo individuos en una posición de dominación y unos subordinados se evita en la gran mayoría de los casos enfrentamientos que simplemente con llevan a un gasto energético por parte de los involucrados y un aumento en los niveles de estrés (Newton-Fisher, 2004). En los monos aulladores, por ejemplo, la posición dominante es ejercida por un macho alfa junto con machos de menor categoría (betas), donde también puede o no haber hembras alfa, aunque raramente estas dominan al grupo por encima del macho (Crockett y Eisenberg, 1987; Miranda *et al.*, 2004).

1.2 Las hembras en un contexto de grupo

Los factores ecológicos y la presión que estos ejercen sobre las hembras son cruciales para la formación de coaliciones entre hembras o de una o varias hembras con machos (Furuichi *et al.*, 2015). Tanto hembras como machos adultos son elementos fundamentales de un grupo, sin embargo, se pueden encontrar bajo presiones diferentes en la vida gregaria (Trievers, 1972). Generalmente, la aglomeración de hembras se da como respuesta a la distribución de los recursos y al riesgo de infanticidio (van Schaik, 1996; van Schaik *et al.*, 1989). Para los machos, la presencia de varias hembras en su grupo puede aumentar las probabilidades de apareamiento (van Schaik, 1996; Emlen y Oring, 1977). Se ha demostrado que la cantidad de hembras en un grupo es determinante para la cantidad de machos presentes y las interacciones entre ellos (Furuichi *et al.*, 2015). Por ejemplo, en aquellos grupos donde las hembras son filopátricas (ninguna se separa o dispersa a otros grupos), las relaciones agonísticas entre ellas se presentan de manera frecuente (e.g. luchan por recursos de calidad; Gil-burmann y Del Hierro, 1997). La evidencia sugiere que el

aporte por parte de las hembras es diferencial y depende del rango social y jerárquico que posean. El comportamiento reproductivo de las hembras gregarias de mayor rango, pueden tener efectos sobre la proporción de hijos machos que tenga (van Schaik y Hryd, 1991), sobre la etapa reproductiva de un hembra con menor rango (Dunbar, 1980) y sobre las tasas de nacimiento (van Schaik, 1983), entre otros.

Usualmente las hembras son vistas de manera paradójica al conformar coaliciones o agrupaciones en un contexto de grupo (Isbell, 1999). Estas coaliciones pueden disminuir su probabilidad de éxito reproductivo junto con su acceso a recursos de calidad (Clutton-Brock y Harvey, 1977; Dunbar, 1998; Waser, 1977). Sin embargo, las hembras de los primates no siempre optan por un mismo comportamiento (Aureli y van Schaick, 2002; Koing, 2002; Isbell y Young, 2002). Para hembras que tienen las frutas como fuente principal de alimento (e.g. churucos y chimpancés) las tasas agonísticas o de agresividad son altas, en especial, cuando dos o más grupos con amplios recorridos diarios se encuentran debido a la relación que existe entre sus desplazamientos y la necesidad de defender recursos monopolizables (Isbell, 1991; Wheeler *et al.*, 2013). En cuanto a primates folívoros como el aullador o los colobos, las estrategias por parte de las hembras no suelen representarse en un aumento en las agresiones, al no presentar largos desplazamientos diarios producto de su baja calidad energética en la dieta, otros indicadores como la densidad ecológica o el estrés fisiológico pueden ser más representativos (Chaves y Bicca-Marques, 2012; Roberts y Cords, 2013).

1.3 Interacciones sociales en primates

En los grupos de primates gregarios existen dos tipos de interacciones sociales básicas, que permiten establecer el acceso preferencial a los recursos o establecer lazos al interior del grupo (Furuichi *et al.*, 2015). Aquellas relaciones que generan una competencia por los recursos y que posee un componente de agresión y uno de sumisión se conoce como interacciones agonísticas. Estas interacciones pueden incluir ataques directos (e.g. lucha, persecución) y pueden darse entre individuos con rangos iguales o entre un dominante y un miembro con un rango inferior. Por otra parte, las relaciones que se caracterizan por la ausencia de violencia o de enfrentamientos se conocen como interacciones afiliativas (e.g. acicalamiento social, el juego, el frotamiento entre los individuos, copula). La finalidad de las interacciones afiliativas es mantener la cohesión (cercanía física) y la creación de vínculos entre los miembros del grupo (Furuichi *et al.*, 2015).

La distribución de las hembras determina la competencia intra e intergrupala de los machos (Kappeler y van Schaik, 2002). Para los machos, lograr descendencia es un componente limitante y crucial para aumentar su éxito reproductivo. En este contexto, las relaciones sociales están típicamente marcadas por la competencia, intolerancia y una clara dominancia entre los individuos (van Hooff, 2000).

Entre las hembras y machos las relaciones sociales son ampliamente variables. Sin embargo, para la mayoría de las especies de primates, el macho adulto domina sobre la hembra (Pochrom y Wright, 2003; Wright, 1999; Chapais, 1992). En general los lazos afiliativos entre ambos sexos están definidos por factores como, la permanencia de los individuos (dispersión), la dominancia jerárquica, las relaciones familiares, el riesgo de infanticidio y el grado de dimorfismo sexual (Strier, 1994). Por ejemplo, si los machos y hembras desarrollan lazos afiliativos, la hembra provee

la mayor parte del acicalamiento, mientras que los machos proveen protección a las hembras y sus crías (Fleage, 2013).

Algunos monos del nuevo mundo (e.g. *Alouatta*) presentan patrones de dispersión bisexual donde la hembra o el macho pueden migrar para conformar nuevos grupos (van Belle *et al.*, 2011). En otros casos las hembras y machos permanecen en sus grupos natales o los machos forman coaliciones filopátricas (Clarke y Glander, 2008; Díaz *et al.*, 2010). Respecto a la estructura social en monos aulladores, se cree que están relacionados, el grado de parentesco de los miembros de un grupo y/o la dispersión de los individuos de ambos sexos con conductas asociativas y afiliativas o agonísticas, con implicaciones en las interacciones sociales de los adultos que conforman el grupo (Strier, 1994). Para *A. pigra* el parentesco de los individuos reduce significativamente las interacciones agonísticas. En general los machos y hembras prefieren estar cerca de otros individuos emparentados del mismo sexo (los machos muestran menos interacciones), pero las hembras son más tolerantes que los machos, y menos agresivas con otras hembras no emparentadas (van Belle *et al.*, 2014).

1.4 Interacciones entre hembras

Las relaciones sociales en hembras están determinadas por la competencia versus la cooperación por el acceso a los recursos de calidad (alimento). La distribución de los recursos (e.g. agrupados o aleatorios) y su abundancia, determina la intensidad de la competencia y si se da manera intragrupal o intergrupalmente (Hurtado y Hill, 1992; Wrangham, 1980; Koing, 2002; Sterck *et al.*, 1997). Como consecuencia de la intensidad competitiva, las hembras pueden agruparse con el fin de defender los recursos (Figura 2). Las diferentes agrupaciones pueden estar enmarcadas en

cuatro categorías: filopatría, nepotismo, tolerancia y despotismo (Moore, 1992; Seyfarth, 1977; van Noordwijk y van Schaik, 1999; van Schaik, 1999).

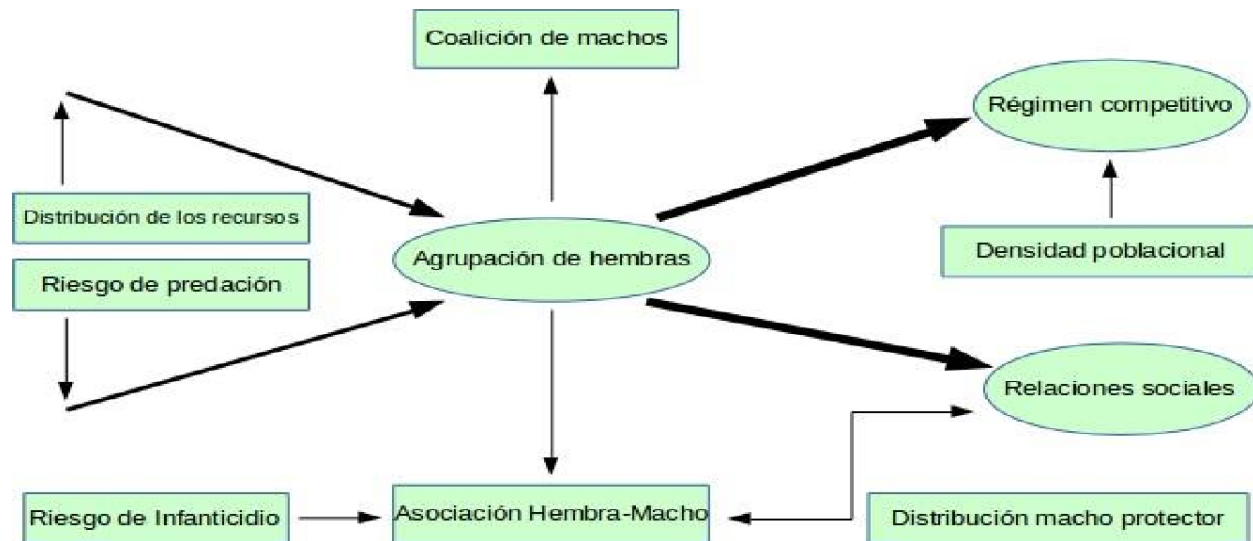


Figura 2. Diagrama de flujo de modelo socioecológico explicando los factores externos que conllevan a la agrupación de hembras.

Nota. Modificado de Sterck (1997).

En grupos con un claro nepotismo caracterizado por acceso preferencial a los recursos para las hembras emparentadas filialmente (filopátricas), las hembras no migran de su grupo de origen y establecen jerarquías estables y lineales donde cada una tiene un rol y una posición definida. En cuanto a las interacciones despóticas o de agresividad (e.g. lucha, persecución, entre otros) se pueden establecer tres niveles con base en su grado de agresividad y cómo esta se da entre los individuos: Igualitario, donde las diferencias entre las hembras es nula y por ende no hay agresividad, individualista-despótico, existe una diferencia entre las hembras lo que conlleva a agresiones y dominio de una sobre otra y finalmente despótico-tolerante, que implica diferencias en jerarquía entre las hembras pero aun así no hay agresiones (Crook y Gartlan, 1966; de Waal y

Luttrell, 1989; Wrangham, 1980). Por otro lado, los grupos sin una relación de familiaridad no forman jerarquías o coaliciones estables (Kappeler y van Schaik, 2002).

La jerarquización en un grupo a nivel de hembras presenta tres categorías conocidas como: hembra alfa, beta y supernumerarias. Cada una de ellas responde a la posición, participación y acceso que tienen a los recursos; ya sea, machos adultos para reproducción, acicalamiento para estrechar lazos o fuente de recursos alimenticios. La hembra alfa, se muestra como la dominante del grupo y accede de manera inicial a los recursos. La hembra beta, es aquella que presenta eventualmente desafíos a la hembra alfa por su posición y accede de manera secundaria a los recursos. Por último, las supernumerarias que son las que ocupan el lugar más bajo en la jerarquía a nivel de hembras (Seyfarth, 1976; Seyfarth, 1977).

El mono aullador generalmente muestra gran plasticidad en cuanto a sus interacciones sociales y estructura (van Belle *et al.*, 2011). Las hembras de este género suelen exhibir variación comportamental al presentar comportamientos filopátricos para algunas especies (e.g. *A. seniculus*) y de dispersión para otras (e.g. *A. paliatta*), como respuesta a factores ecológicos como densidad poblacional, oferta de recursos, entre otros (Pope, 2000^a; Crockett, 1984; Glander, 1980; Clarke y Glander, 2008).

1.5 Factores que afectan las interacciones sociales en primates

La organización grupal en primates suele estar influenciada por la distribución del alimento, los procesos demográficos y la capacidad reproductiva de cada individuo (Isbell, 1991; Wrangham, 1980). Aun así, Sterck (1997) y van Schaik (1989) identificaron nuevos factores comportamentales, como el riesgo de infanticidio (principalmente en primates) y la saturación

del hábitat. Para las hembras de los primates, el riesgo de infanticidio con lleva al aumento de la plasticidad en la conformación de sus sistemas de apareamiento y su organización social. Un claro ejemplo son las hembras de los chimpancés que, a pesar de tener cría con el macho alfa del grupo, puede sostener encuentros (coito) con diferentes machos, pasando de ser un sistema unimacho-unihembra a multihembras-multimachos (Hrdy, 1979; Soltis *et al.*, 2000; van Schaick, 2000^a; 2004). La saturación del hábitat vista como altas densidad de primates por área, es un factor que promueve la lucha y por ende las interacciones agonísticas producto del tamaño de grupo y de la densidad (Sterck, 1997; van Schaik, 1989; Wheler, 2013). Se ha demostrado que los factores sociales externos (comportamentales) tienen un rol fundamental en la organización, ya sea, en las relaciones que se da de una hembra a otra, la relación que tiene el macho sobre cada una de ellas o el riesgo a la depredación (Sterck, 1997; Traves y Champman, 1996; Wrangham, 1979).

Para las hembras, la variación en su comportamiento y su organización social está determinado por la probabilidad de riesgos (agresión e infanticidio) y por la fuente de recursos alimenticios en diferentes momentos de su edad fisiológica (e.g. lactancia, desarrollo, vejez; Figura 3). Por el contrario, en el caso de los machos, el evento estructurador está determinado por la disponibilidad de hembras receptivas (Kappeler y van Schaik, 2002). Para los primates principalmente en machos (en menor cantidad las hembras), la presencia de la testosterona regula ciertos comportamientos sociales relacionados con la agresión física o la ausencia total y/o parcial de la misma reflejándose en un aumento de las interacciones afiliativas (Cavigelli y Pereira, 2000; Muller y Wrangham, 2004). No obstante, la presencia de hormonas como la testosterona, no implica que medie todo tipo de comportamiento social. De hecho, se ha logrado demostrar su importancia en relaciones físicas, mas no en comportamientos intuitivos como la depredación y la antidepredación (Eisenegger *et al.*, 2011).



Figura 3. Factores sociales y ecológicos que tienen una influencia en los comportamientos lineales o no lineales en las hembras de primates.

Nota. Modificación de Wrangham (1980) y van Schaik (1989).

1.6 Los primates de América: el mono aullador colorado

Los primates son un orden de mamíferos placentarios ampliamente diverso con más de 200 especies vivientes y con una gran distribución alrededor del mundo (Defler, 2010). Los primates del mundo se reconocen en 2 suborden: Strepsirini (Lemuriforme, Lorisiformes) y Haplorhini (catarrinos y platirrininos). Los primates americanos o platirrininos se agrupan en la familia Atelidae, Pitheciidae, Aotidae y Cebidae (Tejedor, 2013). Los platirrininos de mayor tamaño son los miembros de la familia Atelidae, que incluye a los géneros *Alouatta* (Subfamilia: Alouattinae), *Ateles*, *Brachyteles*, *Lagothrix* y *Oreonax* (Subfamilia: Atelinae). Esta familia tiene una cola prensil y características post-craneales similares a los primates del viejo mundo (catarrinos; Defler, 2010; Herskovitz, 1977).

En la subfamilia Alouattinae encontramos a el mono aullador (*Alouatta* spp.). En Colombia se pueden encontrar, *Alouatta palliata* y *Alouatta seniculus*. Las dos especies tienen una gran capacidad de plasticidad y se encuentran en todo el país a excepción de la costa pacífica, la Guajira y Nariño (Defler, 2010). El mono aullador colorado (*A. Seniculus*) se puede encontrar entre los 10 mts y 3.200 msnm (Gómez-Posada *et al.*, 2009; Linares, 1998). Adicionalmente este aullador colorado es la especie de primate con mayor distribución en Colombia y el continente americano. El pelaje es predominantemente caoba rojiza y algunos individuos exhiben una tonalidad dorado rojiza en la espalda, el lomo y la porción distal de la cola. Su cabeza es grande, la cara es desnuda de color negro, y solamente presenta pelaje sobre la barbilla, el cual crece hacia adelante a manera de barba (Defler, 2010; Rylands y Mittermeier, 2009). Los machos de esta especie tienen una sonora vocalización (conocida como aullido), considerada como la más potente de la naturaleza.

El mono aullador colorado es uno de los primates más grandes de Colombia (54-79 cm cabeza cola) y alcanzan hasta los 15 kg de peso. Este mono puede gastar el 30% de su tiempo alimentándose, el 60% descansando y el 10% del tiempo desplazándose aproximadamente (Defler, 2010). Las hojas nuevas y los frutos son sus principales fuentes de alimento (Julliot y Sabatier 1993). Las hojas son un recurso abundante, pero de baja calidad y de digestión más lenta. Estas características físicas y fisiológicas explican los largos tiempos destinados al descanso y la capacidad para sobrevivir en épocas o lugares con escasez de frutos. Sus grupos en cuanto a tamaño son muy variables, presentando mayor cantidad de individuos en zonas bajas y llanuras (hasta 60 individuos por grupo), que en zonas altas y templadas (grupos de 7 individuos). Generalmente el mono aullador, debido a su dieta baja en calidad, suele mostrarse como grupos pasivos, al no exhibir altas tasas de interacciones ni de forrajeo. Sus grupos rara vez evidencian cambios en su

estructura y su comportamiento, presentándose de esa manera como grupos con un macho dominante, varios machos juveniles y varias hembras.

2. Objetivos

- Identificar y caracterizar la estructura y organización social de dos grupos de monos aulladores con tamaño de grupo contrastante en un fragmento de bosque de galería, Cesar.
- Cuantificar las interacciones sociales entre los miembros de grupo, focalizando en hembra adultas, hembras juveniles y hembras con cría en dos grupos de monos aulladores.
- Evaluar la productividad del bosque a través de transectos fenológicos como factor de cohesión social en dos grupos de monos aulladores.

3. Materiales y Métodos

3.1 Área de estudio

La Ciénega de Patiño, Aguachica, Cesar, se encuentra ubicada entre la cordillera Oriental de los Andes y el valle del río Magdalena, presentándose como planicie o llanura irrigada por los ríos Lebrija y Magdalena. Este ecosistema está conformado en su gran mayoría por pequeños fragmentos de bosque de galería y de bosque seco tropical, a una altitud de 10 – 1.000 msnm. La

Ciénega de Patiño presenta temperaturas que oscilan entre los 28°- 36°C con precipitaciones de 1.835 mm y dos periodos de lluvia a lo largo del año (Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales IDEAM). El fragmento donde se realizó el presente estudio se encuentra rodeado por la Ciénega de Patiño, potreros activos, pozos petroleros y cultivos de palma (Figura 4).



Figura 4. (A) Mapa con la ubicación de la zona de estudio, departamento del Cesar, Colombia El datum utilizado para las coordenadas geográficas es WGS84. El fragmento de bosque donde se realizó la investigación se encuentra rodeado por la ciénega de Patiño (B), potreros (C), plantaciones de palma (D) y pozos petroleros activos (E), fotografías del investigador Juan José Fernández Castro ®.

3.2 Caracterización de la población de aulladores en la ciénega de Patiño

El estudio se realizó entre los meses de octubre del 2017 a marzo del 2018 en un fragmento de bosque aledaño a la Ciénega de Patiño. Para evaluar la estructura y su composición de clases de edad/sexo de los grupos de aulladores, se realizó un muestreo censal de los diferentes grupos de

monos presentes en el área. Esto se llevó a cabo por medio de una búsqueda, seguimiento e identificación de los grupos de monos a lo largo de diferentes rutas o caminos en el área de estudio. Los desplazamientos se realizaron en las primeras horas del día (5:30 – 10:00) y al finalizar la tarde (16:00 - 18:00), a una velocidad de 1 km/h (Estrada, 1982). Una vez se identificó un grupo de aulladores, se realizó un seguimiento sistemático del grupo para de esta manera poder confirmar la estructura y composición de clases de edad/sexos dominantes. Cada uno de los individuos fue clasificado como adulto, subadulto, juvenil e infante (Defler, 1981). Cada individuo al interior de los grupos fue reconocido por rasgos faciales, sexo, tamaño corporal y clases/edades. La información del censo fue utilizada como base para la selección de los grupos focales (Figura 5).



Figura 5. Identificación de individuos por medio de características físicas, como marcas en genitales masculinos (A), madre con cría lactante (B), marcas en genitales femeninos (C), tamaño del coto o barba (D), protuberancias o cicatrices producto de interacciones agonísticas (E) y/o coloración particular en el pelaje (F), Fotografías del investigador Juan José Fernández Castro ®.

3.3 Cuantificación del patrón de actividad e interacciones sociales en hembras: Muestreo focal

Para cuantificar el patrón de actividad e interacciones sociales de las hembras pertenecientes a los dos grupos de monos aulladores en la Ciénaga de Patiño, se utilizó el método de muestreo focal continuo e instantáneo cada 10 minutos (Altmann, 1974). Este método consistió en registrar cuantitativamente a lo largo de un día de muestreo (06:00 a 18:00), los comportamientos detallados de un solo individuo focal (hembra). Para cada animal focal se registró las actividades básicas del animal. Estas actividades están divididas en: movimiento (M), descanso (D), alimentación (A) e interacciones sociales (I). Cada una de estas categorías está subdividida en categorías más específicas (Tabla 1). En el caso de la categoría de alimentación se cuantificó el tiempo en que el individuo focal tardó en alimentarse de X alimento. Para registrar el desplazamiento del individuo focal, se tomó un punto gps cada 30 minutos, con el objetivo de reconstruir su área de actividad. Asimismo, se cuantificaron los comportamientos agonísticos o afiliativos (e.g. agresiones o acicalamiento) entre el animal focal y los otros individuos del grupo, se registró la acción, dirección y duración de evento. Por ejemplo, si un macho adulto agredió a una hembra adulta focal, la dirección del evento fue de macho adulto a hembra focal. Esto se determinó en el contexto de la acción, por ejemplo, la agresión ocurrió al momento de alimentarse y se cuantificó la duración de esa agresión.

Tabla 1.

Resumen detallado de posibles acciones a registrar por las hembras focales. Entre las actividades se encuentran la alimentación (A), el descanso (D), el Movimiento (M), las interacciones sociales (S) y la proximidad(P).

Actividades				
ALIMENTACIÓN (A)	DESCANSO (D)	MOVIMIENTO (M)	INTER. SOCIALES (S)	PROXIMIDAD (P)
Frutos maduros (fr)	Individual (i)	Desplazamiento (d)	Juego (j)	0 m
Frutos inmaduros (fi)	Grupal (g)	Estacionario (e.)	Amamantar (a)	0-2m
Hojas nuevas (hn)	Scan social (ss)	Posición en mov. (p)	Agresión (ag)	2-4m
Hojas maduras (hm)	Dormido (d)		Copular ©	4-6m
Flores (f)	Pasivo (p)		Acicalar (ac)	6-8m
Suelo (s)			Abrazar (ab)	8-10m
Corteza ©			Amenazar (am)	10-20m
Agua (A)			Perseguir (pr)	>20m
Peciolos (Pe)			Morder (mo)	
Otros			Otros	

El registro de información fue de 0600 a 1800 horas, exclusivamente entre las hembras de cada uno de los dos grupos, para definir los patrones de estatus social y jerarquía. Los dos grupos de aulladores seleccionados tuvieron un tamaño de grupo específico, por ejemplo, uno de los grupos estuvo conformado por 8 individuos y otro de los grupos por 9 individuos. Uno de los grupos seleccionados presentó al interior de su tropa un infante menor de seis meses (lactante).

3.4 Cuantificación del estatus jerárquico en hembras

Para establecer el estatus jerárquico de cada una de las hembras al interior de cada uno de los grupos, se cuantificó la cantidad de interacciones (afiliativas y agonísticas) por día de hembra focal, a través de un análisis de redes sociales (Sueur *et al.*, 2011). El número de interacciones fue

computado en una matriz de adyacencia (Tabla anexa 2 - 3), que posteriormente se analizó con el paquete igraph (Csardi y Nepusz, 2006), en el programa estadístico R versión 3.4.4. Los análisis resultantes se resumieron en una tabla de relaciones de redes, donde cada ítem mostró el aporte de las hembras en el grupo bajo la medición de 4 parámetros estadísticos: grados, fuerza, interidad, y centralidad (Kasper, 2009). Los “grados” de cada hembra, se analizaron bajo dos supuestos: cantidad de acciones recibidas (primer valor emitido en la Tabla anexa 5 - 6) y cantidad de acciones emitidas (segundo valor emitido en la Tabla anexa 5 - 6) lo que generó la relación de grados. La “fuerza” de cada hembra se midió como la sumatoria de la relación de grados (acciones recibidas más acciones emitidas, Tabla anexa 5 - 6). La “interidad” se midió como la capacidad de afectación del comportamiento de una hembra sobre otros individuos. Para este análisis sólo se tuvo en cuenta la cantidad de acciones emitidas por la hembra focal y no las recibidas por parte de otros individuos sobre la hembra focal (Tabla anexa 5 - 6). La “centralidad” se utilizó como parámetro diagnóstico para cuantificar el estatus jerárquico de las hembras en cada grupo. Los valores máximos de 1 definieron las hembras alfa, mientras que valores medios y cercanos a cero, definieron las hembras beta y supernumerarias, respectivamente (Blonder *et al.*, 2012; Bonacich, 2007; Farine y Whitehead, 2015), para la estimación del estatus jerárquico de las hembras dentro del grupo sólo se tuvo en cuenta la unidireccionalidad del comportamiento; es decir, el comportamiento de la hembra focal día hacía otra hembra o individuo y no la reciprocidad de la interacción.

3.5 Evaluación de la disponibilidad de recursos: fenología

Para la cuantificación de la disponibilidad y oferta de recursos alimenticios presentes en el área de actividad de cada uno de los grupos de monos aulladores, se realizó un estudio fenológico de los

árboles con frutos, hojas nuevas y flores. Los registros fenológicos se llevaron a cabo quincenalmente durante el tiempo de estudio, a lo largo de 10 transectos lineales de 50 x 2 m en cada área de vida de los monos. En cada transecto, se buscaron frutos y flores caídas y árboles en producción de hojas nuevas. Con ayuda de binoculares, se estimó el porcentaje de producción de cada uno de los estados fenológicos de árbol seleccionado, contando, por ejemplo, el número de frutos en una rama y aproximándolo al conjunto de ramas. Para obtener el porcentaje estimado de frutos, hojas nuevas y flores por individuo por especie en cada mes, se utilizó la sumatoria de la escala de Fournier (1974), donde: 1=25%, 2=50%, 3=75% y 4=100% y el % de Fournier = $\sum \text{Fournier} \times 100 / 4.N$. Todo el material vegetal colectado durante la fase fenológica y experimental (hoja, flor y fruto) fue incluido en el herbario de la Universidad Industrial de Santander (UIS).

3.6 Análisis de datos

Para evaluar las diferencias entre los grupos se realizó una prueba de t para muestras independientes. Posteriormente se realizó un análisis de redes para evidenciar la jerarquía de cada una de las hembras en su grupo. Paso seguido se estimó si había o no diferencias en el patrón de actividad para cada una de las hembras por medio de un análisis de varianza ANOVA y una prueba de Tukey. Finalmente, para evaluar el efecto de la disponibilidad de recursos sobre los patrones de actividad e interacciones sociales de cada uno de los grupos se realizaron pruebas de correlación de Spearman. Todos los análisis estadísticos se hicieron con el software libre R versión 3.4.4.

4. Resultados

4.1 Estructura y organización social

4.1.1 Organización En total se registraron 109 individuos en el área de estudio, de los cuales 106 individuos se encontraron asociados a grupos (12 grupos en total) y 3 a individuos solitarios (machos adultos), en un área de 72 ha. Se encontró que los grupos presentaron un tamaño promedio 9 individuos (Mín= 5 individuos; Máx= 12 individuos), con una relación promedio de sexos de $4 \pm 1,77$ machos adultos, $4 \pm 0,99$ hembras adultas, $1 \pm 0,66$ infante y $1 \pm 0,79$ juvenil (Tabla 4). En general, los grupos de estudio tuvieron un tamaño de 8 y 9 individuos (grupo 1 y 2, respectivamente). Sin embargo, en el quinto mes de muestreo (febrero) se registró el nacimiento de 3 crías (machos) en el grupo 2, destacando en nacimiento de gemelos. En el grupo 1, se registró una relación de clases de edad/sexo (sex ratio) de 4:3:1:1, mientras que en el grupo 2 la relación fue de 5:4:0:3 (tabla 4). Para ambos grupos, la relación de hembras se mantuvo 4:4, mientras la relación de infantes fue de 1:3 (Tabla 4).

Tabla 2.

Número de grupos reportados en el censo a lo largo del área de estudio, caracterizada por las cuatro categorías de individuos (Machos adultos, Hembras adultas, Juveniles e Infantes), con una densidad de 151 individuos/km².

<u>Número</u>	<u>Grupo</u>	<u>Machos</u>	<u>Hembras</u>	<u>Juveniles</u>	<u>Infantes</u>	<u>Nacimientos</u>	<u>Total</u>
1	GR 01	4	3	0	1	0	8
2	GR 02	5	4	0	0	3	12
3	GR 03	3	5	1	0	Indeterminado	9
4	GR 04	4	4	2	0	Indeterminado	10
5	GR 05	2	4	0	0	Indeterminado	6
6	GR 06	6	4	0	0	Indeterminado	10
7	GR 07	4	3	1	0	Indeterminado	8
8	GR 08	4	6	0	2	Indeterminado	12
9	GR 09	3	5	2	1	Indeterminado	11
10	GR 10	1	3	0	1	Indeterminado	5
11	GR 11	5	3	0	1	Indeterminado	9
12	GR12	3	5	0	1	Indeterminado	9
Total		44	49	6	7	3	109

4.1.2 Estructura jerárquica. Para determinar el estatus jerárquico de las hembras, en total se registraron 691 interacciones sociales (grupo 1 = 115 vs. Grupo 2 = 576) y 239 acciones de descanso únicamente en pareja o colectivas (grupo 1 = 78 vs. Grupo 2 = 146), para un total de 930 acciones registradas entre las hembras de cada uno de los grupos (Tabla anexa 2 - 3). A través del análisis de redes sociales se determinó el aporte de cada hembra en cuanto a la cohesividad, dominio, liderazgo, contacto filial y cercanía al macho (Tabla anexa 5 – 6, figura 6). Se encontró que las hembras H1G1 y H1G2, presentan un mayor valor de relación al interior de cada grupo (fuerza: H1G1= 346 y H1G2= 321; valor de centralidad: H1G1=1 y H1G2= 1), lo cual le asigna el estatus de hembra “alfa” (Tabla anexa 5 - 6). Por otro lado, las hembras H2G1 y H2G2 fueron consideradas “betas” al mostrar valores intermedios de fuerza (190 y 158, respectivamente) y centralidad (0.721 y 0.735, respectivamente; Tabla anexa 5 - 6). Por último, las hembras con los

valores mínimos de fuerza ($H3G1= 133$; $H3G2= 130$; $H4G2= 18$) y centralidad ($H3G1= 0.527$; $H3G2= 0.560$; $H4G2= 0.109$), fueron asignadas a la categoría de “supernumerarias” (Tabla anexa 5 - 6).

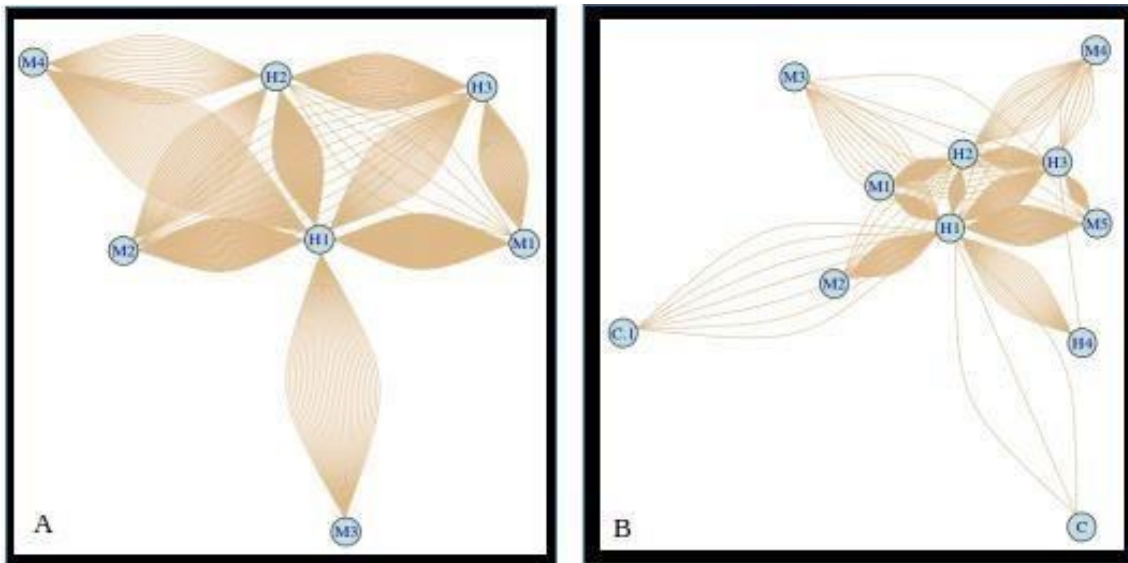


Figura 6. Diagrama de redes para el grupo 1 (A) y grupo 2 (B), cada uno de sus individuos y sus conexiones. Los individuos ubicados más al centro poseen relaciones y valor para el grupo más altos. Se observan las hembras (H1 H2 H3 H4), los machos (M1 M2 M3 M4) y los valores de C hacen referencia a las crías.

4.1.3 Cuantificación del patrón de actividad e interacciones sociales En los seis meses de muestro se completaron 1.080 horas de seguimiento focal continuo entre los dos grupos de estudio (540 horas por grupo). En promedio, las hembras de los grupos 1 y 2 (Figura 7), emplearon más tiempo para descansar (55% vs. 48%, respectivamente), seguido de alimentación (30% vs. 31%, respectivamente), movimiento (14% vs. 16%, respectivamente) e interacciones sociales (1% vs. 5%, respectivamente). Se encontraron diferencias significativas entre los grupos 1 y 2, respecto al descanso ($t = 3.544$, $gl = 10$, $P = 0.005$), alimentación ($t = -5.728$, $gl = 10$, $P = 0.001$) e

interacciones sociales ($t = -3.011$, $gl = 10$, $P = 0.013$). Para el grupo 1, la totalidad de interacciones fueron afiliativas, mientras que para el segundo grupo 2, el 1.64% de las interacciones sociales representaron encuentros afiliativos, caracterizados por la unión de colas y juego, mientras que el 3.36% fueron agonísticos, caracterizadas por persecuciones, displays, golpes y maltratos a las colas. Mientras que para el movimiento no se encontraron diferencias significativas ($t = 0.452$, $gl = 10$, $P = 0.661$).

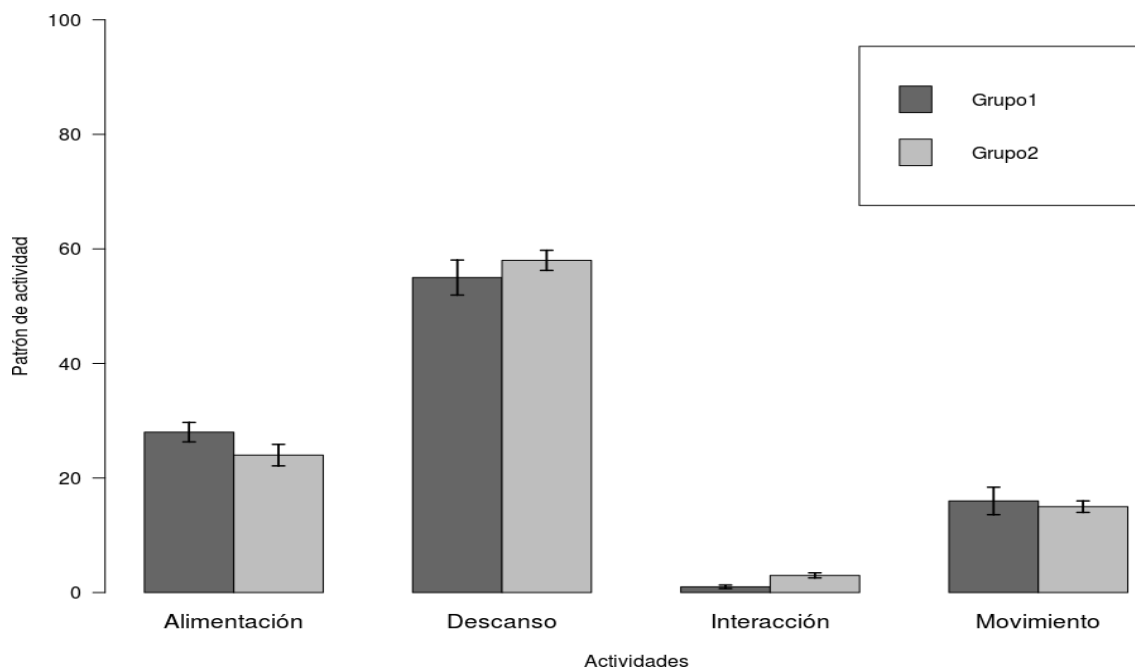


Figura 7. Comparación de actividad a lo largo de los seis meses de estudio entre los dos grupos a nivel de hembra en cada una de las cuatro actividades básicas.

Al considerar el patrón de actividad e interacciones sociales entre las hembras de cada uno de los grupos, se encontró que en el grupo 1, las hembras mostraron diferencias significativas para las categorías de alimentación ($F_{2,15} = 24.16$, $P < 0.001$), descanso ($F_{2,15} = 18.71$, $P < 0.001$), movimiento ($F_{2,15} = 13.82$, $P < 0.001$) e interacciones sociales ($F_{2,15} = 6.84$, $P = 0.007$). Las pruebas “*a posterior*” en el grupo 1, mostraron que la hembra supernumeraria emplea un menor

porcentaje de tiempo en alimentación, en comparación a las hembras alfa y beta (Figura 8 a). Por otro lado, la hembra beta, descansa menos y se mueve más, en contraste con las demás hembras del grupo (Figura 8 b y c), mientras que la hembra alfa muestra un porcentaje mayor de interacciones sociales que las hembras supernumerarias (Figura 8 c).

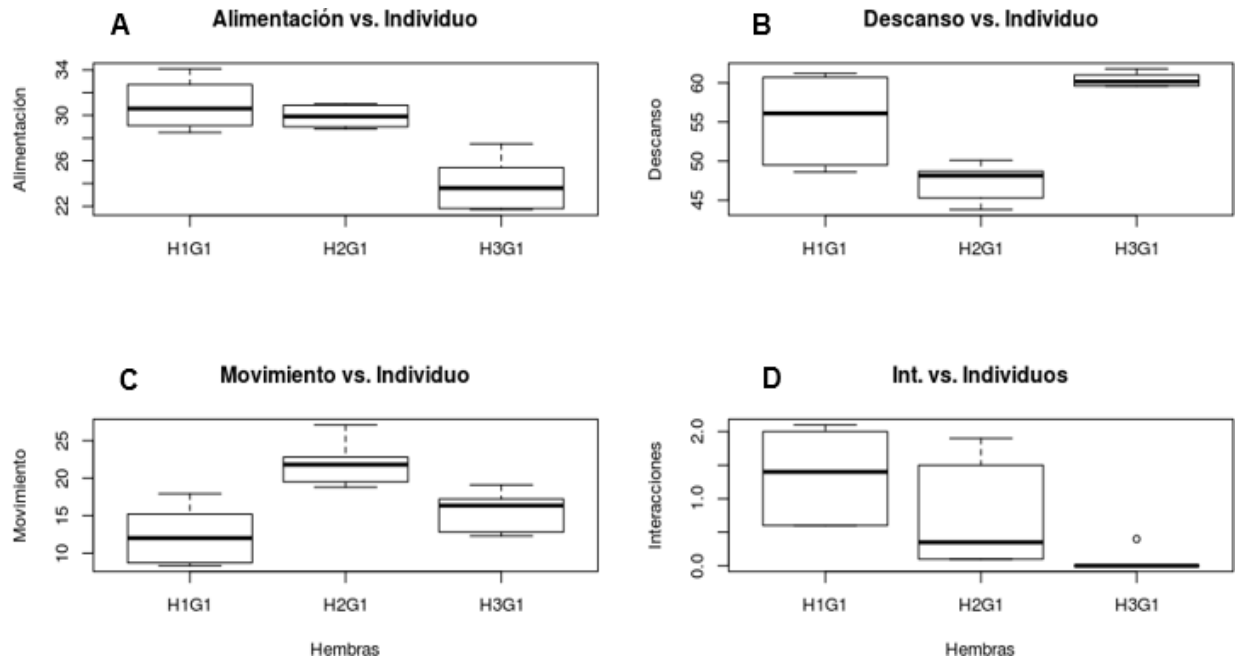


Figura 8. Box-plots evidenciando los patrones de actividad para el grupo 2. Los paneles muestran los patrones de (A) alimentación, (B) descanso, (C) movimiento, (D) interacciones sociales.

En el caso del grupo 2, se mantuvo el mismo patrón para el descanso ($F_{2,20} = 15.59$, $P < 0.001$) e interacciones sociales ($F_{2,20} = 6.49$, $P < 0.001$), pero a diferencia del grupo 1, el grupo 2 no mostró diferencias para la alimentación ($F_{2,20} = 3.04$, $P = 0.05$) y el movimiento ($F_{2,20} = 0.45$, $P = 0.71$). Para el grupo 2, la prueba “*a posteriori*” mostró que la hembra alfa utiliza un porcentaje menor de su tiempo en descansar (Figura 9 b), mientras que invierte un porcentaje de tiempo mayor en interacciones sociales (Figura 9 c).

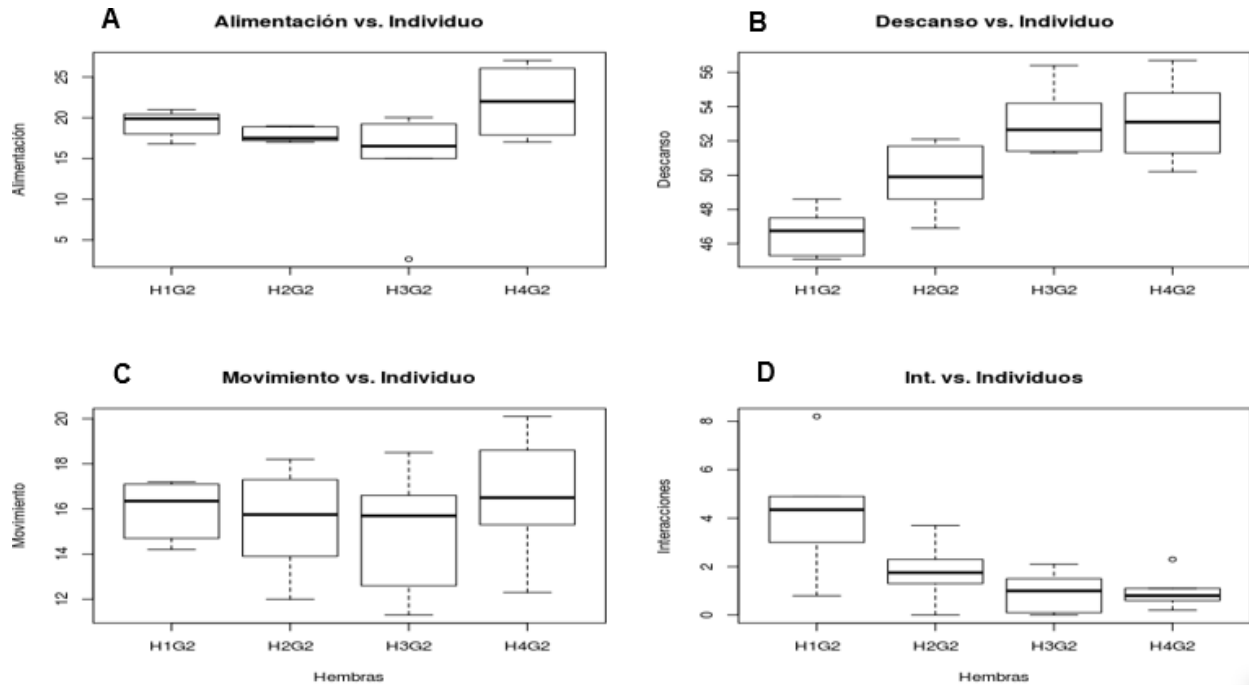


Figura 9. Box-plots evidenciando los patrones de actividad para el grupo 2. Los paneles muestran los patrones de (A) alimentación, (B) descanso, (C) movimiento, (D) interacciones sociales.

4.1.4 Comportamiento alimenticio La principal diferencia en el patrón de actividad entre los individuos de ambos grupos se reflejó a nivel de la alimentación. Para el grupo 1, la hembra alfa tuvo un acceso preferencial sobre hojas nuevas ($F_{2,15} = 33.613$, $P < 0.001$) y flores ($F_{2,15} = 10.38$, $P = 0.001$), mientras que la hembra beta tuvo un mayor consumo de hojas maduras ($F_{2,15} = 59.1$, $P < 0.001$). Finalmente, la hembra supernumeraria tuvo el mayor consumo de peciolo ($F_{2,15} = 55.94$, $P < 0.001$) y frutos inmaduros ($F_{2,15} = 29.39$, $P < 0.001$; Figura 10).

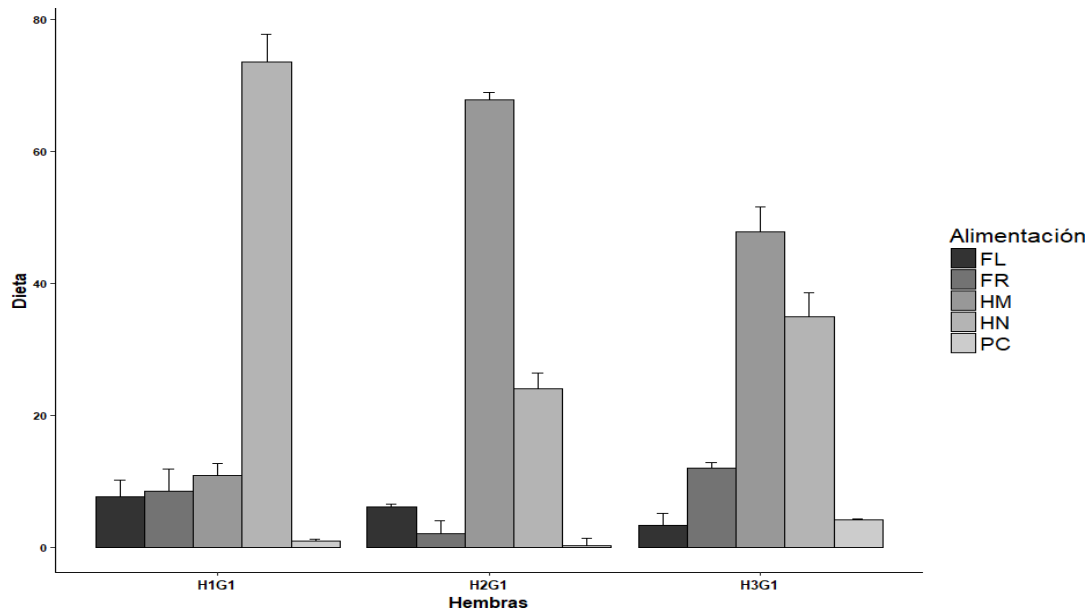


Figura 10. Preferencias alimenticias de las hembras alfa (H1G1), beta (H2G1) y supernumeraria (H3G1) del grupo 1. Los ítems son: Flor (FL), Frutos (FR), Hoja madura (HM), Hoja nueva (HN) y Peciolos (PC).

En el grupo 2, la hembra alfa reportó el mayor consumo de hojas nuevas ($F_{2,20} = 71.87$, $P < 0.001$), mientras que la hembra beta concentró su dieta en la ingesta de frutos inmaduros ($F_{2,20} = 25.7$, $P < 0.001$). Finalmente, las dos hembras supernumerarias tuvieron la mayor ingesta de flores (H3G2: $F_{2,20} = 30.68$, $P < 0.001$), hojas maduras (H4G2: $F_{2,20} = 51.31$, $P < 0.001$) y peciolos (H4G2: $F_{2,20} = 49.46$, $P < 0.001$, Figura 11).

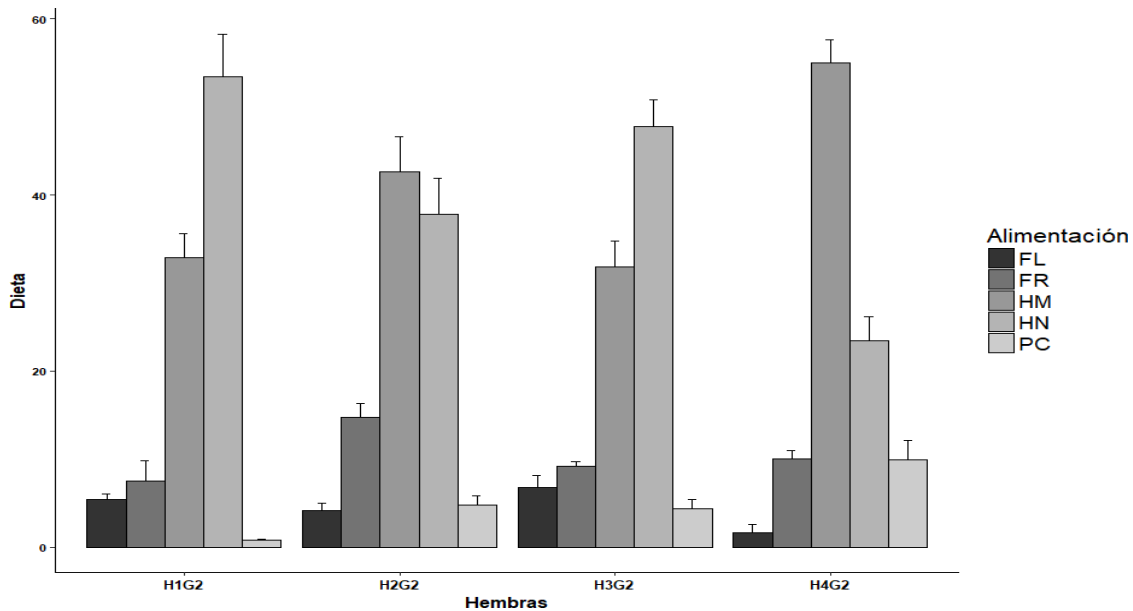


Figura 11. Preferencias alimenticias de las hembras alfa (H1G2), beta (H2G2) y supernumeraria (H3G2 y H4G2) del grupo 2. Los ítems son: Flor (FL), Frutos (FR), Hoja madura (HM), Hoja nueva (HN) y Peciolo (PC).

Por otro lado, al evaluar el efecto de la disponibilidad de recursos sobre los patrones de actividad, se encontró que para el grupo 1, no hubo correlación entre la producción de hojas, flores y su patrón de actividad (Figura 12; Tabla anexa 7). Sin embargo, para el grupo 2 (Tabla anexa 7) la producción de hojas nuevas (Figura 13) se correlacionó de manera positiva con el porcentaje de tiempo destinado a la alimentación ($n= 24$, $R_s= 0.41$, $P= 0.043$) y de manera negativa con el movimiento ($n= 24$, $R_s= -0.74$, $P< 0.001$). Por otro lado, al evaluar el efecto de la disponibilidad de recursos sobre los patrones de actividad, se encontró que para el grupo 1, no hubo correlación entre la producción de hojas, flores y su patrón de actividad (Figura 12; Tabla anexa 7).

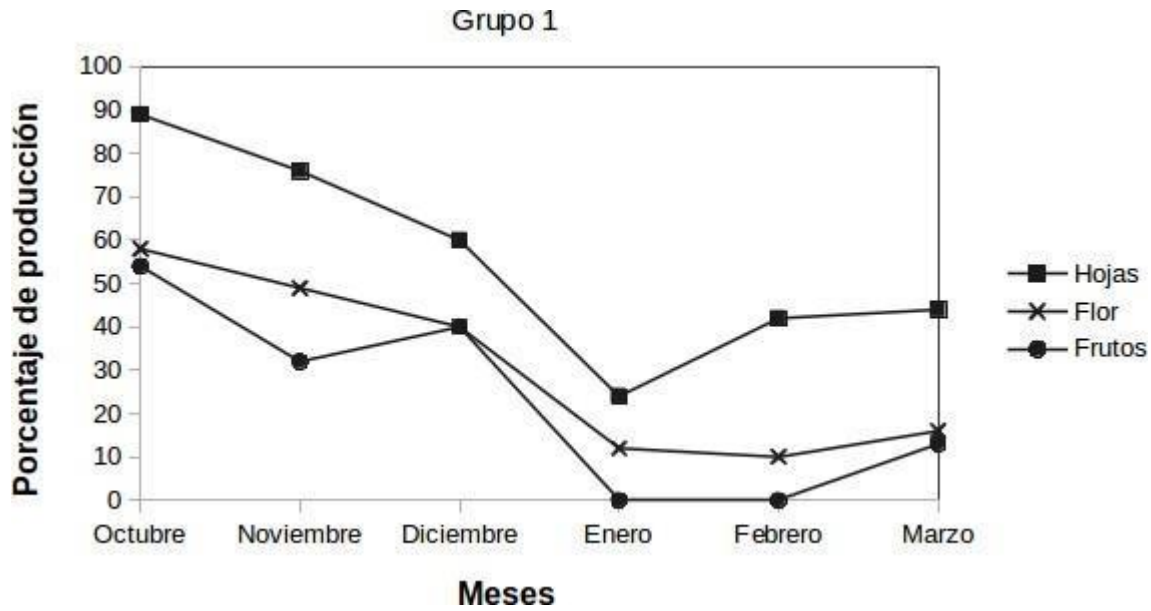


Figura 12. Porcentaje de producción mensual de hojas, flores y frutos en el área del grupo 1 a lo largo de los seis meses de estudio.

Sin embargo, para el grupo 2 (Tabla anexa 7) la producción de hojas nuevas (Figura 13) se correlacionó de manera positiva con el porcentaje de tiempo destinado a la alimentación ($n= 24$, $R_s= 0.41$, $P= 0.043$) y de manera negativa con el movimiento ($n= 24$, $R_s= -0.74$, $P< 0.001$). También, en este grupo se encontraron relaciones positivas entre la producción de flores (Figura 13) vs. alimentación ($n= 24$, $R_s= 0.44$, $P= 0.028$) e interacciones sociales ($n= 24$, $R_s= 0.48$, $P= 0.01$), mientras que la producción de flores (Figura 13) se correlacionó de manera negativa con el movimiento ($n= 24$, $R_s=-0.54$, $P= 0.006$). En cuanto a la producción de frutos (Figura 12 - 13) no hubo correlación con el patrón de actividad para ninguno de los dos grupos (Tabla anexa 8).

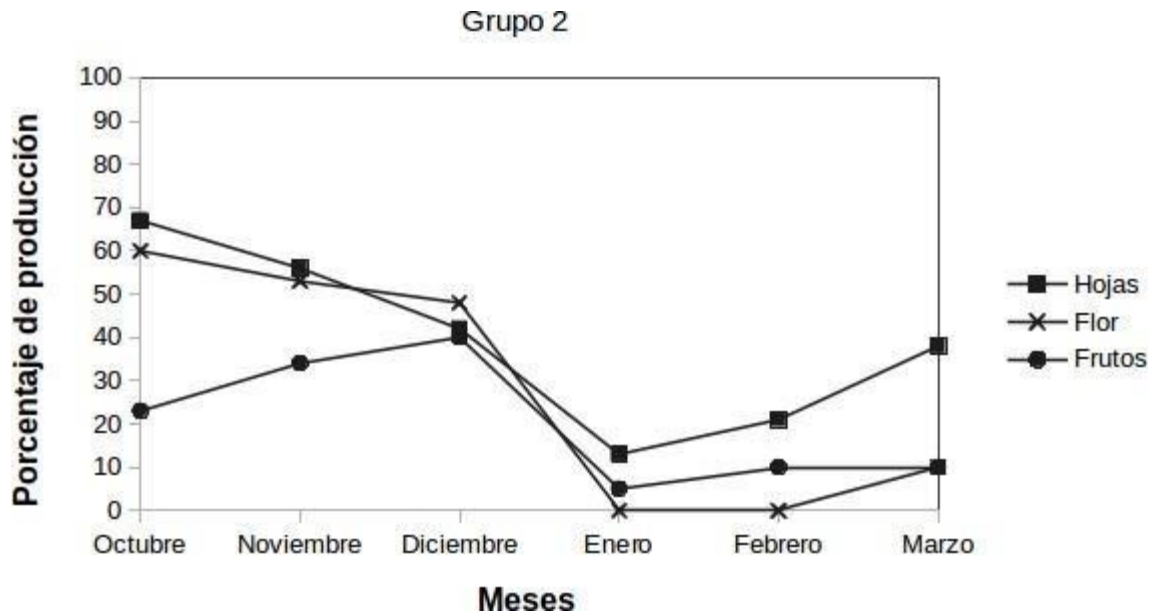


Figura 13. Porcentaje de producción mensual de hojas, flores y frutos en el área del grupo 2 a lo largo de los seis meses de estudio.

Respecto al uso de especies vegetales, el fragmento del grupo 1 presentó 11 géneros diferentes de plantas (Tabla anexa 9), mientras que el fragmento del grupo 2 sólo se reportaron 6 géneros de plantas (Tabla anexa 9). El mayor consumo de hojas por parte de las hembras del grupo 1, fue del género *Licania*, presentando un consumo de 57.62%. El género *Bactris* fue la principal fuente de frutos con un 20.17% y finalmente el género *Palicourea* fue determinante en la ingesta de flores (17.02%) y peciolo (5.19%). Para el grupo 2, las hembras basaron su consumo de hoja en el género *Casearia* (63.47%), de frutos en la palma de género *Bactris* (9.83%), flores en el género *Erythroxylum* (19.36%) y finalmente los peciolo del género *Licania* (7.34%).

5. Discusión

Se ha demostrado que la fragmentación o pérdida del hábitat afectan la ecología de las poblaciones y el comportamiento de los organismos (Bicca-Marques, 2003). Por lo general, las poblaciones de primates suelen tener una reacción adversa a la perturbación del ambiente (Arroyo-Rodriguez y Dias, 2010). La mayoría de las especies de primates tienen poblaciones en declive (Galván, 2015). No obstante, algunas especies, como el mono aullador colorado (*Alouatta seniculus*) logran sobrevivir, pero experimentan un cambio total o parcial a niveles conductuales, dietarios y ecológicos (Clarke *et al.*, 2002; Estrada y Coates-Estrada, 1996).

5.1 Organización social

En el presente trabajo, la densidad ecológica entendida como la cantidad de individuos por área, fue similar a los valores registrados para el mono colorado en áreas perturbadas (151 individuos/Km²; Zunino, 2007). Gómez-Posada y colaboradores (2009), encontraron que, en áreas altamente fragmentadas, la densidad de individuos de *A. seniculus* puede superar los valores normales encontrados en tierras bajas y/o bosques continuos (25 – 55 ind/km; Chapman y Balcomb, 1998; Defler 2004). Asimismo, ellos también encontraron que la relación de clases/sexos puede variar por la incapacidad de los individuos para migrar de sus grupos natales. En este estudio, la relación de sexos (4:4), fue similar a la encontrada por Gómez- Posada y colaboradores (2009), sugiriendo que los cambios en la densidad ecológica y la composición de individuos, puede

ser un indicador de algún efecto antrópico sobre la población de monos aulladores en la zona de estudio (e.g. presencia de pozos petroleros con extracción activa, paisajes altamente fragmentados producto de la presencia de monocultivos de palma y la ganadería extensiva).

Se observó que cuando los grupos focales de monos aulladores se aproximaban a las zonas de los pozos petroleros activos, frecuentemente los grupos se dividían en sub-grupos más pequeños. Estos cambios en la organización social de los grupos fueron evidentes en el grupo 2, que ostentó una mayor cantidad de individuos. En este grupo más grande, además se registraron cambios en la estrategia de forrajeo (e.g. prolongados periodos de inactividad, seguidos de cortos picos de forrajeo), similar a lo registrado para *A. palliata* en área fragmentadas (Asensio *et al.*, 2007). La división de un grupo grande puede responder a presiones ambientales (e.g. fragmentación, pérdida de hábitat, baja productividad), con el fin de disminuir los niveles de estrés, la cantidad de interacciones agonísticas y mejorar la capacidad de forrajeo de los individuos (e.g. reducir la competencia intragrupal; Arroyo- Rodriguez y Dias, 2010; Wrangham *et al.*, 1993). Este tipo de comportamientos ya ha sido observado en otros estudios, donde la división de un grupo grande produce cambios comportamentales que favorecen al mantenimiento del grupo (Garcia del Valle *et al.*, 2001, Milton 1979; Milton 1980). Usualmente, los monos aulladores no exhiben patrones de comportamiento tan especializados como las especies de primates frugívoras (e.g. *Ateles* spp.), no obstante, Chapman (1990), sugiere que los grupos grandes de monos aulladores pueden subdividirse cuando la calidad de los recursos alimenticios es baja (e.g. hojas maduras) y se hace necesario optimizar el forrajeo.

5.2 Estatus jerárquico

En los grupos de monos aulladores estudiados, se encontraron diferencias en la relación de grados, fuerza, interidad, centralidad y cercanía, entre las hembras de cada grupo. Estas variaciones en los diferentes parámetros de redes sociales, permitió la clasificación de las hembras de aulladores en tres estados jerárquicos, alfa, beta y supernumerarias. En particular, las hembras alfa de ambos grupos (H1G1 y H1G2) mostraron valores superiores al resto de las hembras (beta y supernumerarias). Para las hembras alfa, ostentar valores altos de grados y fuerza, implica un mayor número de conexiones afiliativas y de importancia dentro del grupo (Kasper, 2009). Asimismo, entre la cantidad de acciones recibidas y brindadas, los individuos dominantes tienen una mayor cantidad de emisión de interacciones, que recepción de estas, importantes para mantener la cohesividad y su estatus dentro del grupo (Hemelrijk y Ek, 1991; Nishida y Hosaka, 1996). Estos resultados, junto con los altos valores de interidad, centralidad y cercanía confirman la posición, importancia e influencia superior (e.g. lidera movimientos) de la hembra alfa vs. las otras hembras, reafirmando lo encontrado por otros autores al evidenciar valores más altos para las hembras dominantes (Kasper, 2009; Newman, 2005, Ramos- Fernández *et al.*, 2009; Sueur y Petit, 2008).

Las hembras que fueron consideradas como supernumerarias (H3G1 y H3G2 - H4G2), ostentaron los valores más bajos respecto a todas las relaciones evaluadas, entre hembras alfa y betas (grados, fuerza, interidad, centralidad y cercanía), excepto para los grados, donde la hembra beta del grupo 2, presento un menor valor (H2G2= 75-83 vs. H3G2= 27-103). En este sentido, aunque la hembra supernumeraria posee mayores grados frente a la hembra beta (grupo 2), su posición jerárquica está definida por el número reducido de conexiones durante los seis meses de observación (fuerza). Los resultados de este estudio mostraron que las hembras supernumerarias,

no pueden establecer de manera directa las relaciones, por lo que necesitan de terceros para ser sometidas a un tipo específico de comportamiento. Este tipo de jerarquías han sido reportadas también por otros estudios cuyo énfasis fue el análisis de estructura jerárquica en grupos con similar cantidad de individuos (Kasper, 2009; Newman, 2005). Finalmente, esto confirma que, dentro de los grupos de monos aulladores de la ciénaga de Patiño, las hembras experimentan un estatus social y jerárquico definido por sus conexiones afiliativas (e.g unión de las colas, juegos con la cría y unión de cuerpos durante el descanso), y agonísticas (Maltrato de colas, golpes, persecuciones) que quita u otorga beneficios sobre el acceso a los recursos (e.g. alimento preferencia).

5.3 Patrón de actividad de las hembras

Las hembras de los monos aulladores que habitan los fragmentos de bosque de galería de la ciénaga de Patiño, no exhibieron un presupuesto general de actividad diferente a lo reportado en otros estudios (Pavelka y Behei, 2005; Cristobal-Azkarate y Arroyo-Rodriguez, 2007; Estrada, 2003; Muñoz *et al.*, 2001; Pavelka, 2004; Stevenson, 2000; Stevenson *et al.*, 2015). Los dos grupos focales mostraron una tendencia total al descanso como actividad principal, seguido por la alimentación, desplazamiento y por ultimo las interacciones sociales, siendo esta última la actividad menos frecuente, lo cual concuerda con estudios previos (Cristóbal- Azkarate y Arroyo-Rodríguez, 2007; Estrada *et al.*, 1999; Muñoz *et al.*, 2001; Pinto *et al.*, 2003). La relación entre el descanso prolongado y la poca actividad a nivel de interacciones sociales (e.g. afiliativas, cooperativas o agonísticas) es común para esta especie (Chapman 1990; Martinez-Mota *et al.*, 2007) y está relacionado con sus estrategias de forrajeo (consumo de hojas) y de minimización de

energía (largos periodos de descanso; Garber, 1987; Milton, 1979; Pozo-Montuy y Serio-Silva, 2007). En este sentido, es probable que el consumo elevado de hojas (componente principal de la dieta en este estudio), le impida soportar un gasto energético elevado, lo que podría explicar el patrón de inactividad diaria y/o aumento en la eficiencia de forrajeo, como lo ya reportado (Milton *et al.*, 1979, Milton 1980).

La evidencia sugiere que las hembras alfa son más selectivas con los recursos alimenticios que ingieren, en comparación con las hembras beta y supernumerarias (Milton, 1979; Simmen y Sabatier, 1996). En el presente estudio, las hembras alfa de los grupos observados utilizaron de manera más selectiva, las hojas nuevas y los frutos maduros (Milton, 1979; Simmen y Sabatier, 1996). Estos resultados concuerdan con otros estudios, donde la jerarquización intragrupal de las hembras les permite a las clases dominantes acceder a recursos de calidad. Por ejemplo, Hrdy (1980) demostró una relación entre la dominancia social y la capacidad de las hembras por acaparar los mejores recursos. No obstante, una clase inferior (beta o supernumeraria) puede potencialmente ostentar un ascenso en su estatus social, gracias al nacimiento de su cría (McCabe *et al.*, 2007; Murray *et al.*, 2006). Esto fue observado en el grupo 2, cuando la hembra H3G2 dio a luz a una cría macho, promoviendo aparentemente un incremento en su presupuesto de alimentación. Cords (1986) reportó resultados similares a los encontrados en este estudio, al lograr evidenciar como las hembras con cría de dos especies de monos azules (*Nomascus*), aumentaron el consumo de frutos maduros de un 63% a 83% y el consumo de hojas hasta tres veces más que el resto de los individuos, dando soporte a esta observación.

5.4 Efecto de la productividad del bosque

Estudios con primates han evidenciado una correlación positiva entre la riqueza vegetal del fragmento y la abundancia de especies de monos presentes (Bernstein *et al.*, 1976). Sin embargo, algunos autores han demostrado que las especies de primates altamente frugívoras de gran tamaño (especialistas), desaparecen rápidamente de los fragmentos menores a 100 ha (e.g. *Ateles*), mientras que las especies generalistas se mantienen (Gilbert, 2003). Para el caso particular de la Ciénaga de Patiño, la baja diversidad de especies vegetales encontrada (15 géneros, Tabla anexa 9), podría potencialmente afectar la supervivencia de los monos aulladores. No obstante, la densidad ecológica de monos (151 individuos/km²), junto con una población creciente de juveniles e infantes (tabla 4), puede ser un buen indicador de su gran capacidad resiliente y su plasticidad alimentaria (Marsh y Chapman, 2013; Nowak y Lee, 2013; Wilson y Wilson, 2008).

En ambientes fragmentados, las especies de primates grandes ajustan sus patrones conductuales, en respuesta a la disponibilidad de recursos de calidad (e.g. frutos maduros; Chaves *et al.*, 2012 Palma *et al.*, 2011; Zárata y Stevenson, 2014). Sin embargo, en este estudio, los monos aulladores no mostraron una relación entre los patrones de actividades de las hembras y la disponibilidad de frutos (Tabla anexa 8). Solo para uno de los grupos (2), se encontró una correlación entre la producción de hojas nuevas y los patrones de actividad (excepto el descanso). Contrario a este resultado, Palma y colaboradores (2011), encontraron que los monos aulladores prefieren los frutos cuando están disponibles y consumen un mínimo de hojas nuevas permanentemente para mantener su demanda proteica. Silver *et al.*, (1998) sugiere que los monos aulladores son folívoros facultativos, es decir, frugívoros por preferencia (disponibilidad limitada), y folívoros por necesidad (Chapman *et al.*, 2004), teniendo en cuenta los requerimientos proteicos necesarios para

una dieta óptima. Este tipo de modelo adaptativo, puede desembocar en diferentes estrategias alimenticias para suplir sus necesidades, promoviendo posiblemente respuestas conductuales diferenciales entre sitios. Las discrepancias entre los estudios pueden deberse a la capacidad resiliente de la especie, que al modificar su comportamiento (e.g. consumir más hojas) se adapta a las nuevas condiciones del ambiente (Marsh y Chapman, 2013).

Finalmente, la evidencia sugiere que *Alouatta* spp. posee un amplio repertorio conductual y adaptativo, que le permite ajustar sus necesidades a las condiciones dominantes de su hábitat (Fleagle, 2013; Wilson y Wilson, 2008). Este repertorio comprende un ahorro extremo de energía (largos periodos de descanso), una alimentación facultativa, uso de pocas especies en su dieta, habilidad para utilizar la matriz del paisaje y capacidad de subsistir en áreas altamente degradadas (Milton, 1980; Bicca-Marques, 2003; Palma *et al.*, 2011; Marsh *et al.* 2016). Estos factores, sumados al estado de degradación de su hábitat en la ciénaga de Patiño y las condiciones naturales de los bosques secos tropicales, pueden explicar el grado de variación en los resultados de investigación desarrollados para la especie.

4. Conclusiones

La densidad ecológica y composición de individuos de los monos aulladores en la ciénaga de Patiño, mostraron valores elevados que pueden estar relacionados con el estado actual de conservación de área y/o la fuerte presión antrópica producto del manejo agropecuario intensivo (cultivos de palma y ganadería) y la explotación petrolera.

Los patrones de actividad e interacciones sociales registrados para las hembras de los dos grupos de monos se encuentran sobre los registros reportados para la especie y el género en diferentes tipos de hábitat, confirmando su capacidad resiliente y plasticidad alimentaria.

Será necesario que futuras investigaciones presten más atención sobre los vacíos de información que relacionan las interacciones sociales entre los individuos y entre las poblaciones de monos (e.g. estructura genética, aspectos fisiológicos) así como las complejidades de dichas interacciones.

Con el análisis de redes sociales, se pudo evidenciar una marcada estructura jerárquica (alfa, beta y supernumerarias) en las hembras de los dos grupos de monos aulladores. Las conexiones afiliativas es otro aspecto que debe considerarse al implementar estrategias de conservación, rehabilitación y reintroducción de poblaciones de primates.

Referencias Bibliográficas

- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49, 227- 266.
- Arroyo-Rodríguez, V., Mandujano, S., Benítez-Malvido, J., y Cuende-Fanton, C. (2007). The influence of large tree density on howler monkey (*Alouatta palliata mexicana*) presence in very small rain forest fragments. *Biotropica*, 39, 760-766.
- Arroyo-Rodríguez, V., y Dias, P. A. D. (2010). Effects of habitat fragmentation and disturbance on howler monkeys: a review. *American Journal of Primatology*, 72, 1-16.
- Asensio, N., Cristobal-Azkarate, J., Dias, P. A. D., Veá, J. J., y Rodríguez-Luna, E. (2007). Foraging habits of *Alouatta palliata mexicana* in three forest fragments. *Folia Primatologica*, 78, 141-153.
- Aureli, F., Cords, M., y van Schaik, C. P. (2002). Conflict resolution following aggression in gregarious animals: a predictive framework. *Animal Behaviour*, 64, 325-343.
- Bernstein, I. S., Balcaen, P., Dresdale, L., Gouzoules, H., Kavanagh, M., Patterson, T., y Neyman-Warner, P. (1976). Differential effects of forest degradation on primate populations. *Primates*, 17, 401-411.
- Bicca-Marques, J. C. (2003). How do howler monkeys cope with habitat fragmentation? In *Primates in fragments* (283-303). Springer, Boston, MA.
- Blonder, B., Wey, T. W., Dornhaus, A., James, R., y Sih, A. (2012). Temporal dynamics and network analysis. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 958-972.
- Bonacich, P. (2007). Some unique properties of eigenvector centrality. *Social networks*, 29, 555-564.

- Chapmann, C. A. (1990). Ecological constraints on group size in three species of neotropical primates. *Folia Primatologica*, 55, 1-9.
- Chapman, C. A., Whrangham, R. W., y Chapman, L. (1995). Ecological constraints on group size: an analysis of spider monkey and chimpanzee subgroups. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36, 59-70.
- Chapman, C. A., y Balcomb, S. R. (1998). Population characteristics of howlers: ecological conditions or group history. *International Journal of Primatology*, 19, 385-403.
- Chapman, C. A., Chapman, L. J., Naughton-Treves, L., Lawes, M. J., y Mcdowell, L. R. (2004). Predicting folivorous primate abundance: validation of a nutritional model. *American Journal of Primatology*, 62, 55-69.
- Chapais, B., (1992) The role of alliances in social inheritance of rank among female primates. En: Harcourt AH, Waal FBM de (eds) *Coalitions and alliances in humans and other animals. Oxford University Press (29-59), Oxford.*
- Chaves, O. M., y César Bicca-Marques, J. (2013). Dietary flexibility of the brown howler monkey throughout its geographic distribution. *American journal of primatology*, 75, 16-29.
- Chaves, O. M., Stoner, K. E., y Arroyo-Rodríguez, V. (2012). Differences in diet between spider monkey groups living in forest fragments and continuous forest in Mexico. *Biotropica*, 44, 105- 113.
- Cheney, D., Seyfarth, R., y Smuts, B. (1986). Social relationships and social cognition in nonhuman primates. *Science*, 234, 1361-1366.
- Clarke, M. R., y Glander, K. E. (2008). Natal emigration by both sexes in the La Pacifica Population of Mantled Howlers: When do some stay?. *American Journal of Primatology*, 70, 195-200.
- Clutton-Brock, T. H., y Harvey, P. H. (1977). Primate ecology and social organization. *Journal of Zoology*, 183, 1-39.
- Cowlshaw, G., y Dunbar, R. I. (2000). *Primate conservation biology*. University of Chicago Press.

- Crockett, C. M., y Pope T. R. (1983). Consequences of sex differences in dispersal for juvenile red howler monkey. (104-118) en L. A. Fairbanks (ed.), *Juvenile Primates : Life history, Development, Behavior*. Oxford University Press, New York.
- Crockett, C. M. (1984). Emigration by female red howler monkeys and the case for female competition. *Female primates: studies by women primatologists* 159-173.
- Crockett, C.M., Eisenberg, J.F., y Smuts, B. (1987). Monos congo: variación en el tamaño del grupo y demografía. En Crockett, C.M., Eisenberg, J.F., y Smuts, B. *Howlers: variation in group size and demography* (54-68). Chicago: IL The University of Chicago Press US.
- Csardi, G., y Nepusz, T. (2006). The igraph software package for complex network research. *InterJournal, Complex Systems*, 1695, 1-9.
- Defler, T. R., (1981). The density of *Alouatta seniculus* in the eastern llanos of Colombia. *Primates*, 22, 564-569.
- Defler, T. R. (2003). *Primates de Colombia (Vol. 4)*. Conservación Internacional Colombia.
- Defler, T. R. (2004). *Primates de Colombia*. Conservación internacional Colombia, Bogotá, 550 pp.
- Defler, T. R. (2010). *Historia natural de los primates colombianos*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia Facultad de Ciencias Departamento de Biología.
- De Waal, F. B., van Hooff, J. A., y Netto, W. J. (1976). An ethological analysis of types of agonistic interaction in a captive group of Java-monkeys (*Macaca fascicularis*). *Primates*, 17, 257-290.
- Schinode Waal, F. B., y Luttrell, L. M. (1989). Toward a comparative socioecology of the genus *Macaca*: different dominance styles in rhesus and stump-tail monkeys. *American Journal of Primatology*, 19, 83-109.
- De Waal, F. B. (2009). *Primates and philosophers: How morality evolved*. Princeton University Press.

- Dias, P. A. D., Rangel-Negrin, A., Veà, J. J., y Canales-Espinosa, D. (2010). Coalitions and male-male behavior in *Alouatta palliata*. *Primates*, 51, 91-94
- Dunbar, R. I. M., (1980). Determinants and evolutionary consequences of dominance among female gelada baboons. *Behaviors Ecoligal Sociobiology*, 74, 253-265.
- Dunbar, R. I. (1998). The social brain hypothesis. *Brain*, 9, 178-190.
- Eisenegger, C., Haushofer, J., y Fehr, E. (2011). The role of testosterone in social interaction. *Trends in cognitive sciences*, 15, 263-271.
- Emlen, S. T., y Oring, L. W. (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197, 215-223.
- Estrada, A., Juan-Solano, S., Martínez, T. O., y Coates-Estrada, R. (1999). Feeding and general activity patterns of a howler monkey (*Alouatta palliata*) troop living in a forest fragment at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*, 48, 167-183.
- Estrada, A., Mendoza, A., Castellanos, L., Pacheco, R., van Belle, S., García, Y., y Muñoz, D. (2002). Population of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in a fragmented landscape in Palenque, Chiapas, Mexico. *American Journal of Primatology*, 58, 45-55.
- Estrada, A., Garber, P. A., Rylands, A. B., Roos, C., Fernandez-Duque, E., Di Fiore, A., y Rovero, F. (2017). Impending extinction crisis of the world's primates: Why primates matter. *Science Advances*, 3, e1600946.
- Ewers, R. M., y Didham, R. K. (2006). Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological reviews*, 81, 117-142.
- Farine, D. R., y Whitehead, H. (2015). Constructing, conducting and interpreting animal social network analysis. *Journal of Animal Ecology*, 84, 1144-1163.
- Fleagle, J. G., Janson, C., y Reed, K. (1999). *Primate communities*. Cambridge University Press.

Fleagle, J. G. (2013). *Primate Adaptation and Evolution*. USA: Academic Press

Furuichi, T., Yamagiwa, J., y Aureli, F. (2015). *Dispersing Primate Females*. Springer Japan: Imprint: SpringerGlander, K. E. (1980). Reproduction and population growth in free-ranging mantled howling monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, 53, 25-36.

Galván Guevara, S. I., y De la Ossa Velásquez, J. D. (2015). *Fragmentación de bosque y su relación con la conservación de primates diurnos en el Arroyo Pechelín, Sucre, Colombia* (Doctoral dissertation, Universidad de Cartagena).

Del Valle, G., Muñoz. D., Magana. M., Estrada. A., y Franco. B. (2001). Uso de plantas como alimento por monos aulladores, *Alouatta palliata* en el parque Yumká, Tabasco, México. *Neotropical primates* 9, 112-118.

Gil-burmann, C., Pelaez del Hierro, F., y Sanchez R. S. (1997). Factores ecológicos y sistemas sociales de los primates. En Pelaez del Hierro, F., y Veá, J (Eds.) *Etología. Bases Biológicas de la Conducta Animal y Humana* (259-290).

Gilbert, K. A. (1994). Endoparasitic infection in red howling monkeys (*Alouatta seniculus*) in the central Amazonian basin: A cost of sociality?. *PhD dissertation, Graduate School, New Brunswick Rutgers, State University of New Jersey*.

Gilbert, K. A. (2003). Primates and fragmentation of the Amazon forest. In *Primates in fragments* (145-157).

Glander, K. E. (1980). Reproduction and population growth in free-ranging mantled howling monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, 53, 25-36.

Gómez-Posada, C., Álvarez, Z., y Giraldo-Chavarriaga, P. (2009). Densidad y estatus poblacional de monos aulladores rojos en un gradual, fragmento aislado, La Tebaida, Quindío, Colombia. *Universitas Scientiarum*, 14, 8-15.

Hearn, J. P., Abbott, D. H., Chambers, P. C., Hodges, J., y Lunn, S. F. (1978). Use of the common marmoset, *Callithrix jacchus*, in reproductive research. *Primates in medicine*, 10, 40-49.

- Hemelrijk, C. K., y Ek, A. (1991). Reciprocity and interchange of grooming and 'support' in captive chimpanzees. *Animal Behaviour*, 41, 923-935.
- Heymann, E.W., Strier, K.B. (2008) South American Primates: Comparative Perspectives in the Study of Behavior, Ecology, and Conservation (23–54). New York: Springer.
- Hrdy, S. B. (1979) Infanticide among animals: A review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females. *Ethological Sociobiology*, 1, 13–40
- Hrdy, S. B. (1980). *The langurs of Abu: female and male strategies of reproduction*. Harvard University Press.
- Hershkovitz, P. (1997). *Living New World Monkeys (Platyrrhini)*. Vol. 1., University of Chicago Press, Chicago.
- Hurtado, A., Hill, K., Kaplan, H., and Hurtado, I. (1992). Tradeoffs between female food acquisition and child care among Hiwi and Ache foragers. *Human Nature* 3, 185-216.
- Isbell, L. A. (1991). Contest and scramble competition: patterns of female aggression and ranging behavior among primates. *Behavioral ecology*, 2, 143-155.
- Isbell, L. A., y Young, T. P. (1993). Social and ecological influences on activity budgets of vervet monkeys, and their implications for group living. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 32, 377- 385.
- Isbell, L. A., y Young, T. P. (2002). Ecological models of female social relationships in primates: similarities, disparities, and some directions for future clarity. *Behaviour*, 139, 177-202.
- Janson, C. H., y Goldsmith, M. (1995). Predicting group size in primates: Foraging costs and predation risks. *Behavioural Ecology*, 6, 326-36.
- Julliot, C., y Sabatier, D. (1993). Diet of the red howler monkey (*Alouatta seniculus*) in French Guiana. *International Journal of Primatology*, 14, 527-550.

- Kappler, P. M., y Heymann, E. W. (1996). Nonconvergence in the evolution of primate life history and socio-ecology. *Biological journal of the linnean society*, 59, 297-326.
- Kasper, C., y Voelkl, B. (2009). A social network analysis of primate groups. *Primates*, 50, 343-356.
- Koenig, A. (2002). Competition for resources and its behavioral consequences among female primates. *International Journal of Primatology*, 23, 759-783.
- Koenig, A., Scarry, C. J., Wheeler, B. C., y Borries, C. (2013). Variation in grouping patterns, mating systems and social structure: what socio-ecological models attempt to explain. *Philosophical Transactions Royal Society B*, 368, 20120348.
- Lehmann, J., Korstjens, A. H., y Dunbar, R. I. M. (2007). Fission–fusion social systems as a strategy for coping with ecological constraints: a primate case. *Evolutionary Ecology*, 21, 613- 634.
- Linares, O. J. (1998). Mamíferos de Venezuela. Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela.
- Lopez, G. O., Terborgh, J., y Ceballos, N. (2005). Food selection by a hyperdense population of red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Journal of Tropical Ecology*, 21, 445-450.
- Lu, A., Borries, C., Gustison, M. L., Larney, E., y Koenig, A. (2016). Age and reproductive status influence dominance in wild female Phayre's leaf monkeys. *Animal behaviour*, 117, 145-153.
- Martínez-Mota, R., Valdespino, C., Sánchez-Ramos, M. A., y Serio-Silva, J. C. (2007). Effects of forest fragmentation on the physiological stress response of black howler monkeys. *Animal Conservation*, 10, 374-379.
- McCabe, G. M., y Fedigan, L. M. (2007). Effects of reproductive status on energy intake, ingestion rates, and dietary composition of female *Cebus capucinus* at Santa Rosa, Costa Rica. *International Journal of Primatology*, 28, 837-851.

- Meikle, D. B., Tilford, B. L., y Vessey, S. H. (1984). Dominance rank, secondary sex ratio, and reproduction of offspring in polygynous primates. *The American Naturalist*, 124, 173-188.
- Milton, K. (1979). Factors influencing leaf choice by howler monkeys: a test of some hypotheses of food selection by generalist herbivores. *The American Naturalist*, 114, 362-378.
- Milton, K. (1980). The foraging strategy of howler monkeys: a study in primate economics. Columbia University Press.
- Miranda, J. M., Bernardi, I. P., Moro-Rios, R. F., Aguiar, L. M., Ludwig, G., y Passos, F. C. (2004). Social structure of *Alouatta guariba clamitans*: a group with a dominant female. *Neotropical Primates*, 12, 135-138.
- Moore, J. (1992). Dispersal, Nepotism, and Primate Social Behavior. *American Journal of Primatology*, 13, 361-378.
- Mueller, A. E., y Thalmann, U. R. S. (2000). Origin and evolution of primate social organisation: a reconstruction. *Biological Reviews*, 75, 405-435.
- Murray, C. M., Eberly, L. E., y Pusey, A. E. (2006). Foraging strategies as a function of season and rank among wild female chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Behavioral Ecology*, 17, 1020-1028.
- Muller, M. N., y Wrangham, R. W. (2004). Dominance, aggression and testosterone in wild chimpanzees: a test of the 'challenge hypothesis'. *Animal Behaviour*, 67, 113-123.
- Newman, M. E. (2005). A measure of betweenness centrality based on random walks. *Social networks*, 27, 39-54.
- Newton-Fisher, N. E. (2004). Hierarchy and social status in Budongo chimpanzees. *Primates*, 45, 81-87.
- Nishida, T., y Hosaka, K. (1996). Coalition strategies among adult male chimpanzees of the Mahale Mountains, Tanzania. *Great ape societies*, 114-134.

- Nowak, K., y Lee, P. C. (2013). "Specialist" Primates Can Be Flexible in Response to Habitat Alteration. En *Primates in Fragments* (199-211). Springer, New York, NY.
- Ostner, J., y Kappeler, P. (1999). Central males instead of multiple pairs in red fronted lemurs, *Eulemur fulvus rufus* (Primates, Lemuridae), *Animal Behavior*, 58, 1069-1078.
- Palacios, E., y Rodriguez, A. (2001). Ranging pattern and use of space in a group of red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in a southeastern Colombian rainforest. *American Journal of Primatology*, 55, 233-251.
- Palma, A. C., Vélez, A., Gómez-Posada, C., López, H., Zárate, D. A., y Stevenson, P. R. (2011). Use of space, activity patterns, and foraging behavior of red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in an Andean forest fragment in Colombia. *American journal of primatology*, 73, 1062-1071.
- Pavelka, M. S., y Behie, A. M. (2005). The effect of hurricane Iris on the food supply of black howlers (*Alouatta pigra*) in southern Belize. *Biotropica*, 37, 102-108.
- Perryl, S. (1998). Male-male social relationships in wild white-faced capuchins, *Cebus capucinus*. *Behaviour*, 135, 139-172.
- Pinto, A. C., Azevedo-Ramos, C., y de Carvalho Jr, O. (2003). Activity patterns and diet of the howler monkey *Alouatta belzebul* in areas of logged and unlogged forest in Eastern Amazonia. *Animal Biodiversity and Conservation*, 26, 39-49.
- Pochron, S. T., y Wright, P. C. (2003). Variability in adult group compositions of a prosimian primate. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 54, 285-293.
- Pope, T. R. (1992). The influence of dispersal patterns and mating system on genetic differentiation within and between populations of the red howler monkey (*Alouatta seniculus*). *Evolution*, 46, 1112-1128.
- Pope, T. R. (2000a). Reproductive success increases with degree of kinship in cooperative coalitions of female red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48, 253-267.

- Pozo-Montuy, G., y Serio-Silva, J. C. (2007). Movement and resource use by a group of *Alouatta pigra* in a forest fragment in Balancán, México. *Primates*, 48, 102-107.
- Richard-Hansen, C., Vié, J. C., y de Thoisy, B. (2000). Translocation of red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in French Guiana. *Biological Conservation*, 93, 247-253.
- Roberts, S. J., y Cords, M. (2013). Group size but not dominance rank predicts the probability of conception in a frugivorous primate. *Behavioral ecology and sociobiology*, 67, 1995-2009.
- Roskov Y., Abucay L., Orrell T., Nicolson D., Bailly N., Kirk P.M., Bourgoin T., DeWalt R.E., Decock W., De Wever A., Nieukerken E. van, Zarucchi J., Penev L., eds. (2017). Species 2000 y ITIS Catalogue of Life, 2017 Annual Checklist. Digital resource at www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2017. Species 2000: Naturalis, Leiden, the Netherlands. ISSN 2405-884X.
- Rowell, T. E. (1967). Variability in the social organization of primates. En Morris, D. *Primate Ethology* (219-235). Chicago.
- Rylands, A. B., y Mittermeier, R. A. (2009). The diversity of the New World primates (Platyrrhini): an annotated taxonomy. In *South American primates* (23-54). Springer, New York, NY.
- Rudran, R., y Fernandez-Duque, E. (2003). Demographic changes over thirty years in a red howler population in Venezuela. *International Journal of Primatology*, 24, 925-947.
- Sekulic, R., y Chivers, D. J. (1986). The significance of call duration in howler monkeys. *International Journal of Primatology*, 7, 183-190.
- Seyfarth, R. M. (1976). Social relationships among adult female baboons. *Animal Behaviour*, 24, 917-938.
- Seyfarth, R. M. (1977). A model of social grooming among adult female monkeys. *Journal of theoretical Biology*, 65, 671-698.
- Silver, S. C., Ostro, L. E. T., Yeager, C. P., y Horwich, R. (1998). Feeding ecology of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in northern Belize. *American Journal of Primatology*, 45, 263- 279.

- Simmen, B., y Sabatier, D. (1996). Diets of some French Guianan primates: food composition and food choices. *International Journal of Primatology*, 17, 661-693.
- Soltis, J., Thomsen, R., Matsubayashi, K., y Takenaka, O. (2000). Infanticide by resident males and female counter-strategies in wild Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 48, 195-202.
- Sterling, E. J., y Richard, A. F. (1995). Social organization in the aye-aye (*Daubentonia madagascariensis*) and the perceived distinctiveness of nocturnal primates. In *Creatures of the Dark* (439-451). Springer, Boston, MA.
- Sterck, E. H., Watts, D. P., y van Schaik, C. P. (1997). The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41, 291-309.
- Stevenson, P. R., Quiñones, M. J., y Ahumada, J. A. (2000). Influence of fruit availability on ecological overlap among four neotropical primates at Tinigua National Park, Colombia. *Biotropica*, 32, 533-544.
- Stevenson, P. R., Beltrán, M. L., Quiñones, M. J., y Ahumada, J. A. (2015). Diferencias en el rango de hogar, el patrón de actividades y la dieta de monos aulladores rojos en bosque continuo y en un fragmento de bosque en Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 39, 514-519.
- Strier, K. B. (1994). Myth of the typical primate. *American Journal of Physical Anthropology*, 37, 233-271.
- Sueur, C., Petit, O., De Marco, A., Jacobs, A. T., Watanabe, K., y Thierry, B. (2011). A comparative network analysis of social style in macaques. *Animal Behaviour*, 82, 845-852.
- Tejedor, M. F. (2013). Sistemática, evolución y paleobiogeografía de los primates Platyrrhini.
- Treves, A., y Chapman, C. A. (1996). Conspecific threat, predation avoidance, and resource defense: implications for grouping in langurs. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 39, 43-53.

- Treves, A. (2001). Reproductive consequences of variation in the composition of howler monkey (*Alouatta* spp.) groups. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 50, 61-71.
- Terborgh, J., Lopez, L., Nuñez, P., Rao, M., Shahabuddin, G., Orihuela, G., y Balbas, L. (2001). Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science*, 294, 1923-1926.
- Trivers, R. (1972). Parental investment and sexual selection (179). Cambridge, MA: *Biological Laboratories*, Harvard University.
- Van Belle, S., Estrada, A., y Strier, K. B. (2011). Insights into social relationships among female black howler monkeys *Alouatta pigra* at Palenque National Park, Mexico. *Current Zoology*, 57, 1-7.
- Van Belle, S., Garber, P. A., Estrada, A., y Di Fiore, A. (2014). Social and genetic factors mediating male participation in collective group defense in black howler monkeys. *Animal Behaviour*, 98, 7-17.
- Van Hooff, J. A. (2000). Relationships among non-human primate males: a deductive framework. In Kappeler, M. Primate males: Causes and consequences of variation in group composition (183-191). Cambridge: Cambridge University Press
- Van Noordwijk, M. A., y van Schaik, C. P. (1999). The effects of dominance rank and group size on female lifetime reproductive success in wild long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *Primates*, 40, 105-130.
- Van Noordwijk, M. A., y van Schaik, C. P. (1987). Competition among female long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *Animal Behaviour*, 35, 577-589.
- 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. In comparative socioecology, de. V Standen y R. A. Foley, (195-218). Oxford: *Blackwell Scientific*.

- Van Schaik, C. P., Netto, W. J., van Amerongen, A. J. J., y Westland, H. (1989). Social rank and sex ratio of captive long-tailed macaque females (*Macaca fascicularis*). *American journal of Primatology*, 19, 147-161.
- Van Schaik, C. P., y Hrdy, S. B. (1991). Intensity of local resource competition shapes the relationship between maternal rank and sex ratios at birth in cercopithecine primates. *The American Naturalist*, 138, 1555-1562.
- Van Schaik, C. P. (1996). Social evolution in primates: the role of ecological factors and male behaviour. En *proceedings-british academy* (9-32). oxford university press inc.
- Van Schaik, C. P. (1999). The socioecology of fission-fusion sociality in orangutans. *Primates*, 40, 69-86.
- Van Schaik, C. P., y Janson, C. H. (2000). Infanticide by males and its implications. Cambridge University Press.
- Van Schaik, C. P., Pradhan, G. R., y van Noordwijk, M. A. (2004). Mating conflict in primates: infanticide, sexual harassment and female sexuality. *Sexual selection in primates: new and comparative perspectives*, (131-150). Cambridge University Press, Cambridge.
- Virgin, C. E., y Sapolsky, R. M. (1997). Styles of male social behavior and their endocrine correlates among low-ranking baboons. *American Journal of Primatology*, 42, 25-39.
- Watts, D. P. (2002). Reciprocity and interchange in the social relationships of wild male chimpanzees. *Behaviour*, 139, 343-370.
- Waser, P. M. (1977). Individual recognition, intragroup cohesion and intergroup spacing: evidence from sound playback to forest monkeys. *Behaviour*, 60, 28-74.
- Wheeler, B. C., Scarry, C. J., y Koenig, A. (2013). Rates of agonism among female primates: a cross-taxon perspective. *Behavioral Ecology*, 24, 1369-1380.
- Wilson, R. F., Goosem, M. W., y Wilson, G. W. (2008). Resilience of arboreal folivores to habitat damage by a severe tropical cyclone. *Austral Ecology*, 33, 573-579.

Wrangham, R. W. (1979). On the evolution of ape social systems. *International Social Science Council*, 18, 336-368.

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. In: Rubenstein D. L, Wrangham R. W, Ecological aspect of social evolution. *Princeton University Press* (352-378), Princeton.

Wright, P. C. (1999). Lemur traits and Madagascar ecology: coping with an island environment. *American journal of physical anthropology*, 110, 31-72.

Zárate, D. A., y Stevenson, P. R. Behavioral Ecology and Interindividual Distance of Woolly Monkeys (*Lagothrix lagothricha*) in a rainforest fragment in Colombia. In Defler, T., y Stevenson, P. R, *The Woolly Monkey: Behavior, Ecology, Systematics, and Captive Research* (227-245). New York: Springer.

Apéndices

Apéndice A. Matriz de adyacencia para el grupo 1.

	H2	H1	H3	M1	M2	M3	M4
H2	0	54	44	5	20	0	18
H1	36	0	27	106	56	28	35
H3	13	4	0	34	11	0	0
M1	0	0	0	0	0	0	0
M2	0	0	0	0	0	0	0
M3	0	0	0	0	0	0	0
M4	0	0	0	0	0	0	0
Total	481						

Apéndice C. Resumen de Relaciones de redes (interacciones) para las hembras del grupo 1.

Grupo 1	Grados (Dg)	Fuerza (S)	Interidad	Centralidad	Cercanía
H2G1	49 - 141	190	0.6256684	0.7215430	0.333-0.142
H1G1	58-288	346	2.3743316	1.0000000	0.333-0.166
H3G1	71-62	133	0.0000000	0.5277407	0.333-0.125
M1	145-0	145	0.0000000	0.6761078	0.041-0.023
M1	87-0	87	0.0000000	0.4041035	0.041-0.023
M2	28-0	28	0.0000000	0.1484193	0.034-0.023
M3	53-0	53	0.0000000	0.2543683	0.04-0.023

Apéndice D. Resumen de Relaciones de redes (interacciones) para las hembras del grupo 2.

Grupo 2	Grados (Dg)	Fuerza (S)	Interidad	Centralidad	Cercanía
H2G2	75-83	158	0.1447368	0.73540503	0.011-0.071
H1G2	58-263	321	6.8552632	1.00000000	0.011-0.100
H3G2	27-103	130	0.000000	0.56044731	0.010-0.076
H4G2	18	18	0.000000	0.10927057	0.012-0.009
M1	107	107	0.000000	0.59509480	0.012-0.009
M2	36	36	0.000000	0.21413269	0.012-0.009
M3	14	14	0.000000	0.07726369	0.012-0.009
M4	22	22	0.000000	0.10072763	0.012-0.009
M5	82	82	0.000000	0.40519757	0.012-0.009

Apéndice E. Valores de significancia para la correlación de Spearman entre hojas nuevas y flores vs. patrón de actividad, para el grupo 1 y grupo 2.

	Grupo 1		Grupo 2	
	Hojas nuevas	Flores	Hojas nuevas	Flores
Alimentación	Rs = -0.021, Gl = 2, P = 0.93	Rs = 0.006, Gl = 2, P = 0.98	Rs = 0.41, Gl = 3, P = 0.043	Rs = 0.44, Gl = 3, P = 0.028
Descanso	Rs = 0.222, Gl = 2, P = 0.37	Rs = 0.214, Gl = 2, P = 0.39	Rs = -0.74, Gl = 3, P = 0.95	Rs = -0.54, Gl = 3, P = 0.061
Movimiento	Rs = 0.009, Gl = 2, P = 0.97	Rs = -0.038, Gl = 2, P = 0.88	Rs = -0.74, Gl = 3, P < 0.001	Rs = -0.54, Gl = 3, P = 0.0061
Interacciones	Rs = -0.059, Gl = 2, P = 0.81	Rs = -0.070, Gl = 2, P = 0.78	Rs = 0.33, Gl = 3, P = 0.11	Rs = 0.48, Gl = 3, P = 0.01

Apéndice F. valores de significancia para la correlación de Spearman frutos vs. Patrón de actividad, para el grupo 1 y 2.

Frutos	Grupo 1	Grupo 2
Alimentación	$R_s = 0.047, G_l = 2, P = 0.34$	$R_s = 0.021, G_l = 3, P = 0.09$
Descanso	$R_s = -0.374, G_l = 2, P = 0.56$	$R_s = 0.013, G_l = 3, P = 0.13$
Movimiento	$R_s = 0.061, G_l = 2, P = 0.08$	$R_s = -0.078, G_l = 3, P = 0.07$
Interacciones	$R_s = -0.064, G_l = 2, P = 0.06$	$R_s = 0.026, G_l = 3, P = 0.65$

Apéndice G. Distribución de géneros de planta en cada uno de las áreas habitadas por los grupos de estudio.

Familia	Género	Grupo
Fabaceae	Senna sp	Grupo 1
	Enterolobium sp	Grupo 1
	Platysmiscium sp	Grupo 1
	Cassia sp	Grupo 1
Araliace	Schefflera sp	Grupo 2
Arecaeae	Bactris sp	Grupo 1 – Grupo 2
Malvaceae	Guazuma sp	Grupo 1
Polygonaceae	Coccoloba sp	Grupo 1
Bignoneaceae	Crescentia sp	Grupo 1
Poaceae	Guadua sp	Grupo 1
Rubiacea	Palicourea sp	Grupo 1
Chrysobalanaceae	Licania sp	Grupo 2
Salicaceae	Casearia sp	Grupo 2
Erythroxylaceae	Erythroxylum sp	Grupo 2
Moraceae	Maclura sp	Grupo 1- Grupo 2