

**UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA**

**LA MOLINA**

**FACULTAD DE CIENCIAS**



**“INFLUENCIA DE LA DISPONIBILIDAD DE FRUTOS (FAMILIA MORACEAE) EN LAS DINÁMICAS DE FISIÓN-FUSIÓN DE *Ateles chamek* (HUMBOLDT, 1812) EN EL PARQUE NACIONAL DE MANU”**

Presentada por:

**DAVID ORLANDO ALEGRIA MENESES**

Tesis para Optar el Título Profesional de:

**BIÓLOGO**

Lima – Perú

2019

**UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA  
LA MOLINA**

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**“INFLUENCIA DE LA DISPONIBILIDAD DE FRUTOS (FAMILIA  
MORACEAE) EN LAS DINÁMICAS DE FISIÓN-FUSIÓN DE *Ateles chamek*  
(HUMBOLDT, 1812) EN EL PARQUE NACIONAL DE MANU”**

Presentada por:

**DAVID ORLANDO ALEGRIA MENESES**

Tesis para Optar el Título Profesional de:

**BIÓLOGO**

Sustentada y aprobada por el siguiente jurado:

---

Mg.Sc. Diana Zulema Quinteros Carlos  
**PRESIDENTE**

---

Mg.Sc. Ayling Wetzell Canales-Springett  
**MIEMBRO**

---

Mg.Sc. Liz Zaida Castañeda Córdova  
**MIEMBRO**

---

Dra. Marta Williams León de Castro  
**ASESORA**

## DEDICATORIA

*A Carmen Rosa Meneses Ponte,  
por ser la mejor madre del mundo,  
ejemplo y guía para el camino  
que he decidido emprender*

*A mis amigos Matsigenkas del  
Parque Nacional del Manu,  
de la Estación Biológica Cocha Cashu,  
y por la conservación de sus bosques*

*A todas las personas,  
que de alguna manera u otra,  
formaron parte de mi crecimiento*

## **AGRADECIMIENTOS**

Gracias a mi madre por acompañarme en esta travesía de ser Biólogo, siempre estando dispuesta y abierta a ser mi soporte.

A la Estación Biológica Cocha Cashu, por el financiamiento de la presente Tesis. A todo su equipo: César, Fortunato, Eloy, Vicky, Sr. Mario, Sr. Juan y todos aquellos que en algún momento apoyaron en la estación e hicieron memorable el tiempo que pasé ahí. En especial a Roxana Arauco, por la confianza que me otorgó.

A mi asesora Marta Williams por sus sugerencias, observaciones y comentarios, por su buen ánimo y paciencia; así como a los miembros del jurado.

A Waldir, amigo Yine de la comunidad Diamante, a Salomón, amigo Matsigenka de Maizal, quienes fueron mis compañeros durante la fase de campo de la presente investigación

## ÍNDICE GENERAL

<b>RESUMEN</b> .....	ix
<b>ABSTRACT</b> .....	x
<b>I. INTRODUCCIÓN</b> .....	1
<b>II. REVISIÓN DE LITERATURA</b> .....	5
2.1 GENERALIDADES DEL GÉNERO <i>Ateles</i> .....	5
2.1.1 ESTADO DE CONSERVACIÓN .....	6
2.1.2 ORGANIZACIÓN SOCIAL .....	7
2.1.3 USO DEL ESPACIO, ÁREA DE MORADA Y RECORRIDO DIARIO .....	9
2.1.4 PATRONES DE COMPORTAMIENTO .....	10
2.1.5 DIETA .....	11
2.1.6 DISPERSIÓN DE SEMILLAS.....	12
2.2 TEORÍA SOCIOECOLÓGICA Y FORRAJEO RELACIONADO A <i>Ateles</i> .....	13
<b>III. MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	17
3.1 ÁREA DE ESTUDIO .....	17
3.2 MATERIALES .....	19
3.3 METODOLOGÍA.....	19
3.3.1 DISPONIBILIDAD DE FRUTOS .....	19
3.3.2 REGISTRO DEL COMPORTAMIENTO.....	22

3.3.3 ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	24
<b>IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....</b>	<b>26</b>
4.1. RESULTADOS: ESTIMACIÓN DE LA DISPONIBILIDAD DE FRUTOS .....	26
4.2. RESULTADOS: CARACTERIZACIÓN DE LAS DINÁMICAS DE FISIÓN-FUSIÓN.....	31
4.2.1 TAMAÑO DE SUBGRUPO.....	31
4.2.2. DISPERSIÓN ESPACIAL.....	31
4.2.3. TASA DE FISIÓN-FUSIÓN .....	32
4.2.4 COMPOSICIÓN GRUPAL .....	33
4.3. RESULTADOS: DINÁMICAS DE FISIÓN-FUSIÓN Y SU RELACIÓN CON LA DISPONIBILIDAD DE FRUTOS .....	35
4.4. RESULTADOS: CARACTERIZACIÓN DEL COMPORTAMIENTO .....	42
4.5 DISCUSIONES .....	46
4.5.1 DINÁMICAS DE FISIÓN-FUSIÓN Y SU RELACIÓN CON LA DISPONIBILIDAD DE FRUTOS .....	46
4.5.2. CARACTERIZACIÓN DEL COMPORTAMIENTO .....	52
<b>V. CONCLUSIONES.....</b>	<b>56</b>
<b>VI. RECOMENDACIONES .....</b>	<b>58</b>
<b>VII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....</b>	<b>59</b>
<b>VIII. ANEXOS.....</b>	<b>72</b>

## ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Variables para medir la disponibilidad de frutos. ....	22
<b>Tabla 2.</b> Variables para medir las dinámicas fisión-fusión .....	24
<b>Tabla 3.</b> Especies de la Familia Moraceae con producción de frutos por mes, registradas para la época seca. n=número de árboles con frutos en la especie por mes; %=escala promedio de frutos en la especie por mes.....	26
<b>Tabla 4.</b> Valores de las variables relacionadas a la disponibilidad de frutos de la Familia Moraceae por mes. ....	28
<b>Tabla 5.</b> Coeficiente estimado y error estándar (valor entre paréntesis) para cada variable predictora incluida en el mejor modelo que explica cada una de las dimensiones de las dinámicas de fisión-fusión de <i>Ateles chamek</i> , para la época seca en la estación Biológica Cocha Cashu. Variables predictoras sin su coeficiente (p value no significativo) son las que no fueron incluidas en el mejor modelo (menor AIC). ....	36
<b>Tabla 6.</b> Porcentajes y número de registros de las categorías comportamentales de <i>Ateles chamek</i> .....	42
<b>Tabla 7.</b> Porcentajes y registros mensuales de las categorías comportamentales de <i>Ateles chamek</i> .....	43
<b>Tabla 8.</b> Porcentajes y número de registros de las categorías comportamentales de <i>Ateles chamek</i> según el periodo del día.....	44
<b>Tabla 9.</b> Comparación de los porcentajes de comportamiento para la época seca en 5 estudios. Para fines de comparación, el comportamiento Alimentación y Forrajeo se sumaron en este estudio, de tal manera que sea similar al comportamiento “Alimentación” de las anteriores investigaciones. ....	53

**Tabla 10.** Comparación de los porcentajes de comportamiento a través de los meses de la época seca en 2 estudios. Para fines de comparación, el comportamiento Alimentación y Forrajeo se sumaron en este estudio, de tal manera que sea similar al comportamiento “Alimentación” de la anterior investigación. ....55



## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Mapa de la Estación Biológica Cocha Cashu.....	17
<b>Figura 2.</b> Mapa de cuadrantes de evaluación de la disponibilidad de frutos.....	20
<b>Figura 3.</b> Índice de Abundancia de frutos a través de los meses de estudio. ....	29
<b>Figura 4.</b> Varianza en el número de árboles con frutos a través de los meses de estudio. ....	30
<b>Figura 5.</b> Número de <i>Ficus</i> y <i>Brosimum</i> con frutos a través de los meses de estudio.....	30
<b>Figura 6.</b> Diagrama de cajas representando el Promedio de tamaño de subgrupo a través de los meses de estudio. ....	31
<b>Figura 7.</b> Diagrama de cajas representando el Promedio de dispersión espacial de individuos dentro de un subgrupo a través de los meses de estudio.....	32
<b>Figura 8.</b> Tasa de Fisión y Fusión promedio a través de los meses de estudio. ....	33
<b>Figura 9.</b> Porcentaje de las Categorías de Composición de subgrupos. A= Solitario, B= Una hembra adulta y juvenil/es, C= Solo machos adultos, D= Más de una hembra adulta y juveniles, E= Solo hembras adultas, F= Mixtos con juveniles, G= Mixtos sin juveniles .....	34
<b>Figura 10.</b> Porcentaje de las distintas Categorías de Composición de subgrupos a través de los meses de estudio. A= Solitario, B= Una hembra adulta y juvenil/es, C= Solo machos adultos, D= Más de una hembra adulta y juveniles, E= Solo hembras adultas, F= Mixtos con juveniles, G= Mixtos sin juveniles .....	35
<b>Figura 11.</b> Relación entre la Varianza en el número de árboles con frutos y el tamaño de subgrupo. La línea muestra el efecto de la variable en el eje X mientras que las otras variables predictoras del modelo se mantienen en su valor medio.....	37

<b>Figura 12.</b> Relación entre el Número de <i>Ficus</i> con frutos, y el tamaño de subgrupo; e Índice de abundancia de frutos y tamaño se subgrupo. La línea muestra el efecto de la variable en el eje X mientras que las otras variables predictoras del modelo se mantienen en su valor medio. ....	37
<b>Figura 13.</b> Relación entre la Presencia de <i>Brosimum</i> con frutos y la Tasa de Fisión. ....	38
<b>Figura 14.</b> Relación entre el Índice de Abundancia de frutos, y la tasa de fisión; y Varianza en el número de árboles con frutos con la Tasa de Fisión. La línea muestra el efecto de la variable en el eje X mientras que las otras variables predictoras del modelo se mantienen en su valor medio. ....	39
<b>Figura 15.</b> Relación entre la Varianza en el número de árboles con frutos y la Tasa de fusión. La línea muestra el efecto de la variable en el eje X mientras que las otras variables predictoras del modelo se mantienen en su valor medio. ....	40
<b>Figura 16.</b> Relación entre el Número de <i>Ficus</i> con frutos, y Tasa de Fusión; e Índice de abundancia de frutos y Tasa de Fusión. La línea muestra el efecto de la variable en el eje X mientras que las otras variables predictoras del modelo se mantienen en su valor medio. ....	40
<b>Figura 17.</b> Relación entre la presencia de <i>Brosimum</i> con frutos, y la dispersión espacial de individuos en un subgrupo; y presencia de <i>Ficus</i> con frutos y dispersión espacial de individuos en un subgrupo. ....	41
<b>Figura 18.</b> Relación entre el Índice de Abundancia de frutos y la dispersión espacial de individuos en un subgrupo; y Varianza en el número de árboles con frutos con la dispersión espacial de individuos en un subgrupo. La línea muestra el efecto de la variable en el eje X mientras que las otras variables predictoras del modelo se mantienen en su valor medio. ....	41

<b>Figura 19.</b> Número promedio de registros por día para los comportamientos de <i>Ateles chamek</i> .....	42
<b>Figura 20.</b> Porcentaje mensual de los comportamientos de <i>Ateles chamek</i> .....	44
<b>Figura 21.</b> Porcentaje de los comportamientos de <i>Ateles chamek</i> según el período del día. AM= Del amanecer a las 10 horas, AT= Entre las 10 y 14 horas, NO= De las 14 horas al atardecer.....	45
<b>Figura 22.</b> Comparación entre el índice de abundancia de frutos y la proporción de Subgrupos conformados por más de una hembra y juveniles .....	49
<b>Figura 23.</b> Comparación del Comportamiento de Descanso y Alimentación a través de la temporada seca. ....	54

## ÍNDICE DE ANEXOS

<b>ANEXO 1.</b> Formato para toma de datos del Muestreo del comportamiento.....	73
<b>ANEXO 2.</b> Formato para toma de datos de la disponibilidad de frutos de la Familia Moraceae – Índice de Abundancia de frutos .....	74
<b>ANEXO 3.</b> Formato para toma de datos de la disponibilidad de frutos de la Familia Moraceae – Varianza en el número de árboles con frutos .....	75

## RESUMEN

La organización social de los monos araña (*Ateles chamek*) está definida por su sistema fisión-fusión, el cual le permite forrajear lidiando con la variabilidad del medio. Los monos araña son altamente frugívoros, y para la época seca en el Parque Nacional del Manu (PNM) la familia Moraceae es la principal fuente de su dieta. El objetivo del presente estudio fue establecer la relación entre la disponibilidad de frutos de la Familia Moraceae y las dinámicas de fisión-fusión de *Ateles chamek* en la Estación Biológica Cocha Cashu (EBCC), PNM, durante la estación seca. Se utilizó el Scan sampling cada 10 minutos para registrar las características de las dinámicas fisión-fusión de *Ateles chamek*: tamaño, composición, dispersión espacial y tasas de fisión-fusión de los subgrupos. Las variables relacionadas a la disponibilidad de frutos de la familia Moraceae fueron el índice de abundancia de frutos y la varianza en el número de árboles con frutos como una aproximación a la heterogeneidad del medio; asimismo se evaluó la disponibilidad en dos recursos alimenticios distintos en su relativa abundancia y distribución: *Ficus* spp. y *Brosimum* spp. Los efectos de las variables predictoras en las variables respuestas se examinaron mediante GLM's (Modelos lineales generalizados). Los subgrupos fueron más grandes, con menos presencia de hembras y más dispersos a mayor abundancia de frutos; mientras que más pequeños, menos dispersos y con mayores fusiones ante la mayor presencia/número de *Ficus* spp. con frutos. La heterogeneidad del ambiente generalmente tuvo efectos inversos al índice de abundancia de frutos. Las dimensiones de las dinámicas de fisión-fusión pueden exhibir comportamientos que difieren de una escala general a escalas más específicas, como al nivel del *Brosimum* spp. y *Ficus* spp.. Información generada por estudios de este tipo revela tanto a las estrategias usadas por el animal como las características del medio, siendo útil para la elaboración de planes de manejo y conservación.

Palabras clave: *Ateles chamek*, disponibilidad de frutos, dinámicas de fisión-fusión, forrajeo, familia Moraceae, Parque Nacional del Manu.

## ABSTRACT

The social organization of spider monkeys (*Ateles chamek*) is defined by its fission-fusion system, which allows it to forage by dealing with the variability of the medium. Spider monkeys are highly frugivorous, and for the dry season in Manu National Park (PNM) the Moraceae family is the main source of their diet. The objective of this study was to establish the relationship between the availability of fruits of the Moraceae Family and the fission-fusion dynamics of *Ateles chamek* at the Cocha Cashu Biological Station (EBCC), PNM, during the dry season. Scan sampling was used every 10 minutes to record the characteristics of *Ateles chamek* fission-fusion dynamics: size, composition, spatial dispersion and fission-fusion rates of subgroups. The variables related to the availability of fruits of the Moraceae family were an index of abundance of fruits and variance in the number of trees with fruits as an approximation to the heterogeneity of the medium. Availability in two food resources differing in their relative abundance and distribution, was also assessed regarding to *Ficus* spp. and *Brosimum* spp. The effects of predictor variables on response variables were examined using GLM's (Generalized Linear Models). Subgroups were larger, with less presence of females and more scattered when greater abundance of fruits; were found smaller, less dispersed and with greater mergers in face of an increased presence/number of *Ficus* spp. with fruits. Heterogeneity of the environment generally had inverse effects with regard to fruit abundance index. Dimensions of fission-fusion dynamics can exhibit behaviors that differ from a general scale to specific scales. Information generated by studies of this type reveal both strategies used by the animals as well as the characteristics of the environment, being useful for the elaboration of management and conservation plans.

Keywords: *Ateles chamek*, fruit availability, fission-fusion dynamics, foraging, family Moraceae, Manu National Park.

## I. INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales vienen sufriendo grandes cambios debido a una intensa presión humana, por lo que la conservación de estas extensas áreas de bosques se hace prioritaria. Un primer paso para este propósito es el conocimiento y estudio de sus componentes. Sin embargo, no solo es necesario conocer las especies que están presentes y su respectiva proporción, lo cual en primera instancia es útil; sino que hace falta también el estudio de las interacciones que se presentan entre los componentes, siendo la Ecología Tropical la ciencia encargada de tal labor.

Dentro de las múltiples interacciones que suceden en los bosques tropicales, un componente importante a estudiar es el de la interacción animal-planta. Una especie animal puede ser vital para la diversidad vegetal, y por lo tanto para la estabilidad de un ecosistema. Un claro caso es el de *Ateles chamek* (Humboldt, 1812), comúnmente conocido como mono araña o maquisapa, el cual por aspectos relacionados a su dieta, lo convierte en un efectivo dispersor de semillas, además que la especie evidencia tanto a hábitats como recursos claves para comunidades frugívoras (Di Fiore, Link, & Dew, 2008; Dew, 2008; Link & Di Fiore, 2006; Wallace, 2005, 2006).

Los monos araña son altamente frugívoros, complementado su dieta con flores, raíces aéreas, semillas, hojas, algunos invertebrados y arcilla (Dew, 2005; Di Fiore et al., 2008; Klein & Klein, 1977; van Roosmalen, 1985; Symington, 1988b; Wallace, 2005). Su dieta recae en una gran diversidad de especies de planta, sin embargo pocas especies son las que representan la mayor proporción de los alimentos consumidos, estas especies pueden ser consideradas especies claves en la dieta de las maquisapas (Di Fiore et al., 2008; Wallace, 2005).

La organización social de los monos araña está definida por su sistema fisión-fusión en donde los individuos forrajean en subgrupos de variable tamaño y composición, estos subgrupos forman parte de un grupo o comunidad cerrada mucho más grande (Gibson, 2008; van Roosmalen, 1985; Symington, 1988a). Adoptar estos fluidos patrones de asociación, sistema fisión-fusión, les permite a las maquisapas forrajear lidiando con la

variabilidad del medio (Aureli, Schaffner, Asensio, & Lusseau, 2012; Aureli et al., 2008; Symington, 1988b, 1990).

La teoría socioecológica asume que una serie de condiciones ecológicas influyen fuertemente en el comportamiento social de una animal (Koenig, Scarry, Wheeler, & Borries, 2013, Vogel & Janson, 2011). Para *Ateles chamek*, de acuerdo a Symington (1988b, p.118) «la competencia alimenticia intragrupal es la razón de ser de la sociedad fisión-fusión». Y los frutos, que son recursos distribuidos en parches discretos y de variable tamaño tienen un efecto en la competencia alimenticia, por lo que subsecuentemente en las dinámicas de fisión-fusión. (Chapman, Wrangham, & Chapman, 1995; Di Fiore et al., 2008; Symington, 1988b).

Hay que considerar a su vez que la disponibilidad de frutos varía estacionalmente, de tal manera que cada temporada ofrece condiciones particulares. Para la época seca diversos autores (Giraldo & Link, 2010; Kanashiro, 2009; Symington, 1987, Terborgh, 1983; Wallace, Painter, Rumiz, & Herrera, 2000) coinciden en que la familia Moracea es una fuente importante en la dieta de *Ateles*. Estudios previos como el de Kanashiro (2009), reportan durante la temporada seca que la familia Moraceae registró más del 50 por ciento de la dieta del maquisapa. Siendo los árboles del género *Ficus* un género clave para los primates durante la época seca (Tello, 2003; Terborgh, 1986).

En general, *Ateles* es amenazado por la degradación de su hábitat, a través de las deforestaciones, la expansión de la agricultura y la perturbación de la vegetación, además sufre una alta presión de caza, ya que es una especie muy consumida por comunidades indígenas por su tamaño y sabor (Peres, 1990, 2000; Ramos-Fernández & Wallace, 2008). Por aspectos de su biología, es particularmente susceptible a cambios drásticos debido a su tardío alcance de la madurez sexual, largos periodos de gestación, prolongados intervalos entre nacimientos y dependencia de recursos particulares-frutos maduros (Di Fiore & Campbell, 2007; Klein, 1971; van Roosmalen, 1985; Symington, 1987, 1988a).

En el Perú, las amenazas están relacionadas a la caza indiscriminada, la pérdida de hábitat por actividades antropogénicas, como lo son la ganadería extensiva, la agricultura, la extracción de recursos naturales (Ministerio del Ambiente [MINAM], 2011). Sin embargo, la especie también se encuentra protegida por siete parques nacionales, dos reservas nacionales, cuatro reservas comunales y un santuario nacional. De acuerdo a legislación



nacional se encuentra en situación Vulnerable bajo el Decreto Supremo N° 034-2004-AG (2004); a nivel internacional se halla en el Apéndice II de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES, 2019), y para la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, 2019) se encuentra En Peligro.

Información sobre la disponibilidad espacio temporal de frutos de la Familia Moraceae en la época seca y cómo esto influye en las dinámicas de fisión fusión de *Ateles chamek*; revela tanto a las estrategias usadas por el animal como las características del medio en donde se desenvuelve. El conocimiento generado por estudios de este tipo permite la elaboración de planes de manejo y conservación.

En este sentido, para el Parque Nacional del Manu, de acuerdo a su Plan Maestro (Servicio Nacional de Áreas Naturales Protegidas por el Estado [SERNANP], 2014) existen algunas especies prioritarias de conservación. Entre ellas, está *Ateles chamek*, debido a su gran desplazamiento y poblaciones distribuidas ampliamente. El presente estudio proporcionará aspectos importantes de los monos araña que se alinean con las líneas de investigación del Parque y que contribuyen a la conservación de la especie para la zona, consecuentemente a la de sus ecosistemas.

El objetivo general de esta investigación fue establecer la relación entre la disponibilidad de frutos (Familia Moraceae) y las dinámicas de fisión-fusión de *Ateles chamek* en la Estación Biológica Cocha Cashu (EBCC), del Parque Nacional del Manu, durante la estación seca.

Los objetivos específicos que se plantearon fueron:

- Estimar la disponibilidad de frutos de la familia Moraceae durante la temporada seca en la EBCC, mediante abundancia de frutos (Índice de abundancia de frutos) y heterogeneidad del ambiente de forrajeo (Varianza en el número de árboles con fruto).
- Estimar la disponibilidad de frutos de *Ficus* spp. y *Brosimum* spp., específicamente como dos recursos alimenticios, en la EBCC durante la temporada seca, mediante la presencia de árboles con o sin frutos, así como el número de árboles con frutos.
- Evaluar las dinámicas fisión-fusión de *Ateles chamek* en la EBCC durante la temporada seca, mediante la variación en tamaño, composición, dispersión espacial y tasa de fisión-fusión de los subgrupos.

- Establecer la relación de las dinámicas de fusión fisión; con respecto a la disponibilidad de frutos de la Familia Moraceae.
- Establecer la relación de las dinámicas de fusión fisión, con respecto a la disponibilidad de frutos de *Ficus* spp. y *Brosimum* spp..
- Evaluar el comportamiento de *Ateles chamek* en base a cinco categorías comportamentales.

## II. REVISIÓN DE LITERATURA

### 2.1 GENERALIDADES DEL GÉNERO *Ateles*

El género *Ateles* (monos araña) está estrechamente relacionado a *Brachyteles* (muriquis), *Lagothrix* (choros), *Alouatta* (cotos), siendo estos cuatro géneros los que forman la subfamilia Atelinae (Rosenberger, 1992; Rosenberger, Halenar, Cooke, & Hartwig, 2008). La subfamilia Atelinae forma parte de la familia Atelidae, los cuales son los monos más grandes dentro de los Platyrrhini; todos ellos presentan una cola muscular prensil, usada para el soporte del cuerpo durante la alimentación y la locomoción (Di fiore & Campbell, 2007).

*Ateles* muestra una silueta morfológica distintiva, unos brazos largos y delgados, una cola prensil y un torso con un prominente vientre (Rosenberger et al., 2008). Su flexible esqueleto y anatomía están hechos para la búsqueda de frutos maduros, suspenderse e impulsar su cuerpo en el dosel alto de los bosques tropicales (Rosenberger et al., 2008).

*Ateles* se encuentra desde la Península de Yucatán y las regiones costeras de Veracruz en México hasta el Norte de Bolivia, y de la costa Pacífica de Ecuador hasta las regiones del noreste de Sudamérica en Guyana y Surinam (Kellogg & Goldman, 1944). Cabe destacar que la distribución geográfica y los ambientes que *Ateles* utiliza son elementos claves para entender su taxonomía (Collins, 2008).

La variación del pelaje en *Ateles* sirvió de base para el primer estudio taxonómico del género, identificándose cuatro géneros y 16 subespecies (Kellogg & Goldman, 1944). Un estudio realizado por Froehlich, Supriantna, & Froehlich (1991) a través de la variación morfológica (dentadura y cráneo) señala tres especies. Collins y Dubach (2001) y Nieves. Ascunce, Rahn y Mudry (2005) mediante estudios de filogenética molecular y variación cromosómica respectivamente, reconocen cuatro especies: *Ateles paniscus*, *Ateles belzebuth*, *Ateles hybridus*, *Ateles geoffroyi*. Sin embargo, Groves (2005) señala que el género se compone de seis especies, siendo *Ateles chamek* y *Ateles belzebuth* las dos

especies encontradas en Perú. En 2015, Aquino et al. (2015), así como el MINAM (2011) también reconocen a *A. belzebuth* y *A. chamek* como las dos especies peruanas.

*Ateles belzebuth* se encuentra en los departamentos de Loreto, Amazonas y San Martín, entre los 89 y 1987 msnm, en las ecorregiones de Selva baja y Yunga; al norte del río Marañón, limitada por el río Napo hacia el este y el río Chinchipe por el oeste; al sur del Marañón ocurre en una franja de bosques cercana a los Andes (MINAM, 2011). *Ateles chamek* en Perú se distribuye en los departamentos de Loreto, Ucayali, Huánuco, Pasco, Junín, Cusco, Madre de Dios y Puno, entre 89 y 2118 msnm. Al sur del río Amazonas y a ambas márgenes del río Ucayali (MINAM, 2011).

### **2.1.1 ESTADO DE CONSERVACIÓN**

Como muchas otras especies de los bosques tropicales, la población y distribución geográfica de *Ateles* ha disminuido a medida que los ecosistemas se van transformando y las poblaciones humanas van creciendo (Ramos-Fernández & Wallace, 2008). Tanto la pérdida como la degradación del hábitat, a través de las deforestaciones, la expansión de la agricultura y la perturbación de la vegetación, son las principales amenazas (Mittermeier & Chaney, 1987; Ramos-Fernández & Wallace, 2008). A esto se le suma la caza, ya que por su tamaño y sabor, es uno de los primates neotropicales con más presión de caza por parte de las comunidades; la caza se ha presentado como un factor que afecta las densidades poblacionales de *Ateles* (Peres, 1990, 2000).

Además, aspectos de la biología reproductiva los hace particularmente vulnerables a eventos demográficos negativos, debido a su tardío alcance de la madurez sexual, largos periodos de gestación, y prolongados intervalos entre nacimientos (Di Fiore & Campbell, 2007; Klein, 1971; Symington, 1987). Mientras que la dependencia de frutos es una fuente de vulnerabilidad ante la pérdida y degradación del hábitat (van Roosmalen, 1985; Symington 1988a).

El estado poblacional de *Ateles* para el Parque Nacional el Manu (específicamente en la Estación Biológica Cocha Cashu-EBCC) ha variado a lo largo de los años: En 1982, Freese, Heltne, Castro y Whitesides señalan que la densidad de Individuos era 22.4ind/km<sup>2</sup>. Luego, en 1983, Terborgh menciona que el número de individuos por km<sup>2</sup> es 25. White (1986) registró 31ind/km<sup>2</sup>, más tarde Symington (1988a) registró 28ind/km<sup>2</sup>. Ultimamente, Endo et al. (2010) contabilizaron 36.3ind/km<sup>2</sup> para Cocha Cashu.

En el Perú, las amenazas a sus poblaciones es por la caza indiscriminada con fines comerciales y de consumo (Amanzo, 2006; MINAM, 2011). Además, la pérdida de hábitat por actividades antropogénicas, como lo son la ganadería extensiva, la agricultura, la extracción de recursos naturales (madera, petrolero, minerales); la deforestación producto de la minería artesanal en Madre de Dios es una problemática que causa muchos perjuicios a la fauna (Swenson, Carter, Domec, & Delgado, 2011). Construcciones como de la carretera Interoceánica Sur, provee de vías de acceso a áreas previamente remotas, por lo que favorecerían la deforestación y la caza de fauna silvestre (MINAM, 2011).

En el Parque Nacional del Manu, la principal amenaza a la biodiversidad por parte de los hombres, es la reducción de la población de vertebrados mayores debido a una caza excesiva (Terborgh, 1990). En estudios previos (Endo et al., 2010; Rosin y Swamy, 2013) se detecta los efectos de la caza en las poblaciones de *Ateles*, a través de la reducción de las tasas de encuentro y densidad.

Bajo el Decreto Supremo N° 034-2004-AG (2004), *Ateles chamek* se encuentra en situación Vulnerable, para la IUCN (2019) se encuentra En Peligro. Se encuentra en el Apéndice II de la CITES (2019), prohibiendo su caza, captura, tenencia, transporte o exportación con fines comerciales. En el Perú se encuentra protegido en el Parque Nacional El Manu, Parque Nacional Bahuaja-Sonene, Parque Nacional Alto Purús, Parque Nacional Cordillera Azul, Parque Nacional Sierra del Divisor, Parque Nacional Otishi, Parque Nacional Yanachaga Chemillén, Reserva Nacional de Pacaya Samiria, Reserva Nacional de Tambopata, Reserva Comunal El Sira, Reserva Comunal Machiguenga, Reserva Comunal Purús, Reserva Comunal Amarakaeri, Santuario Nacional Mengantoni (MINAM, 2011).

### **2.1.2 ORGANIZACIÓN SOCIAL**

La organización en primates se define en función al tamaño, composición sexual y cohesión espaciotemporal del sistema social (Kappeler & van Schaik, 2002). Esta cohesión en los monos araña es sumamente flexible y variable, por lo que se encuentran dentro de las dinámicas de fisión-fusión (Aureli & Schaffner, 2008). El término “Fisión-Fusión”, fue introducido por Kummer (1971), para referirse a los sistemas sociales donde el tamaño grupal se ajusta por medio de fisiones o fusiones de subunidades llamados subgrupos.

Gibson (2008) define al sistema fisión-fusión a la forma de organización social en donde los individuos pertenecen a un grupo social grande (comunidad) que posee una cantidad más o menos fija de miembros que comparten un territorio o rango de morada en común, pero que se asocian en subgrupos temporales: así los machos y hembras no están siempre en el mismo grupo, y cada individuo tiene la oportunidad de asociarse con subgrupos de diferente tamaño y composición. Una comunidad se puede componer de 20 a 42 individuos (Chapman, 1990).

*Ateles* forma comunidades sociales multimacho y multihembra, de tal manera que los machos pueden o no defender cooperativamente un territorio (Chapman, 1990; Symington, 1987, 1988b). Los machos tienden a ser filopátricos, mientras que las hembras pueden ser transferidas entre comunidades al llegar a la madurez sexual (Symington, 1987). Las diadas macho/macho suelen tener mayor grado de asociación y acicalamiento que las diadas hembra/macho o hembra/hembra (Chapman, 1990; Symington, 1990).

Las poblaciones de *Ateles* se caracterizan por presentar desiguales proporciones de sexo, en donde la proporción de hembras supera a la de los machos. Esto se enmarca en la hipótesis de que las hembras son las que limitan el número de machos producidos (crías que no se dispersarán), de tal manera que se evite una intensa competición por el recurso luego del destete (Wallace, 2008b). Symington (1987) en su estudio mostró evidencias que las hembras de rango alto son más probables a engendrar una cría macho que las hembras de menor rango, ya que estas producen casi exclusivamente crías hembras.

Debido a su fluido y flexible patrón de asociación, los monos araña presentan un sistema de comunicación particularmente interesante (Ramos-Fernández, 2005). Su comunicación es olfativa, visual y táctil (van Roosmalen & Klein, 1988), aunque son sus vocalizaciones de larga distancia y marcas olfatorias, los medios para localizar miembros del grupo y mantener las relaciones sociales cuando un individuo se ausenta de un grupo por largos periodos de tiempo (Ramos-Fernández, 2005, 2008).

### 2.1.3 USO DEL ESPACIO, ÁREA DE MORADA Y RECORRIDO DIARIO

Los hábitats a los que se encuentra asociado *Ateles* generalmente son bosques tropicales perennifolios y/o semidecuidos a través de su rango geográfico (van Roosmalen & Klein, 1988). Sin embargo, temporalmente se le puede encontrar en otros tipos de bosques de varzea, bosques altos, bosques deciduos e incluso en bosques de manglares; en sí dentro del área de morada de los mono araña se encuentra múltiples tipos de hábitats (Wallace, 2008a). A nivel de los distintos estratos del bosque, existe una preferencia de *Ateles* por los estratos altos, observándolo del 70 a 90 por ciento de veces en el dosel alto; y alrededor del 20 por ciento de veces en el estrato medio (Mendes Pontes, 1997; van Roosmalen, 1985). Por otro lado, el comportamiento terrestre no suele ser común (Campbell, Aureli, Chapman, Ramos-Fernandez, & Matthews 2005).

El tamaño del área de morada varía entre 95 y 390 hectáreas (en Isla barro colorado alrededor de 900 hectáreas), y en zonas donde habitan dos grupos, el solapamiento de áreas entre grupo puede ser del 10 al 25 por ciento (Symington, 1988a; Wallace, 2008a). Cabe señalar que el uso del área de morada no es uniforme (Wallace, 2006).

Dentro del área de morada de una comunidad existe un área núcleo relacionado a los individuos o área núcleo individual (van Roosmalen, 1985). Las hembras suelen concentrar su distribución a estas áreas núcleo, las cuales varían del 20 al 40 por ciento del área de morada, y no suele solaparse; siendo señal de que las hembra mantiene su espacio para evitar la competencia por recursos (Shimooka, 2005; Spehar, Link, & Di Fiore, 2010; Symington, 1988a). El área núcleo suele ser mayor en machos, al menos el doble del tamaño que el área núcleo de las hembras, y con solapamiento entre ellos (Symington, 1988a). Algunos estudios (Wallace, 2006) sugieren que las áreas núcleo pueden no ser tan relevantes para todos los grupos de mono araña.

El recorrido diario suele ser bien variable en el género, adoptando valores desde 500 a 4500 m, con medias de 1750 a 3311 m; además existen significativas diferencias del recorrido entre sexos, con machos adultos recorriendo mucho más que las hembras adultas, aproximadamente de 1.2 a 2 veces más (Ramos-Fernandez & Ayala-Orozco, 2003; Shimooka, 2005).

Los machos tienden a defender el territorio y/o patrullar los límites del área de morada, lo cual se ve reflejado en su mayor área de morada/recorrido diario, mientras que las hembras

suelen evitar los límites de su área de morada, probablemente debido a un riesgo de agresión intergrupala o de depredación/accidente de sus crías cuando suelen estar acompañados de ellos; en todo caso las hembras suelen estar más limitadas que los machos (Chapman, 1990; Shimooka, 2005; Spehar et al., 2010; Wallace, 2008b).

Tanto el área de morada, uso de hábitat como el recorrido diario en *Ateles* van a ser principalmente afectados por la disponibilidad y distribución de los frutos; de tal manera que los individuos responden variando sus actividades de acuerdo a las dinámicas de distribución-disponibilidad de los frutos (Wallace, 2008a). Sin embargo, otros factores son importantes: aquellos relacionados al acceso de distintos recursos- depósitos de minerales, agua, dormideros; aquellos que constituyen riesgos limitantes- riesgo de depredación, riesgo de accidente, riesgo de invasión o daño por individuos de comunidades circundantes (Clutton-Brock, 1977; Harvey & Clutton-Brock, 1981; Wallace, 2008a). Los patrones de distribución también varían estacionalmente, habiendo diferencias significativas mensuales en el recorrido diario, y diferencias estacionales marcadas en el uso de morada de la comunidad; además esta diferencia estacional también fluctúa en el grado de agrupamiento dentro del área de morada de la comunidad (Nunes, 1995; Wallace, 2006).

#### **2.1.4 PATRONES DE COMPORTAMIENTO**

Wallace (2005) menciona que la proporción del tiempo de alimentación en los monos araña decrece significativamente a medida que aumenta la proporción del tiempo de movimiento y tiempo de descanso, a su vez Quevedo, Pacheco, Roldán y Aguilar (2008) confirman una correlación negativa entre los porcentajes de tiempo asignados a alimentación y a desplazamiento. Además, el resto de comportamientos/actividades se mantienen con proporciones bajas pero a un nivel estable a través de un año (Wallace, 2005).

Symington (1987) registró que los patrones de actividad de *Ateles chamek* para la Estación Biológica Cocha Cashu seguían las siguientes proporciones: Alimentación (29 por ciento), Descanso (45 por ciento), Movimiento (26 por ciento). Por su parte Dew (2005) menciona que el porcentaje de alimentación de *Ateles*, representa el 19-20 por ciento del tiempo total de actividad. Además existen diferencias significativas entre los patrones de hembras y machos; los machos gastan menos tiempo alimentándose y más viajando que las hembras con crías (Symington, 1987).



### 2.1.5 DIETA

Los monos araña son altamente frugívoros (especialistas en frutos maduros), dedicando alrededor del 55 a 90 por ciento de su tiempo de forrajeo a los frutos (Dew, 2005; Klein & Klein, 1977; van Roosmalen, 1985; Symington, 1988b; Wallace, 2005). Suele complementar su dieta frugívora con otras partes de la planta como las hojas, flores, semillas, raíces aéreas y el líquido endospermo del interior de algunos frutos inmaduros de palma (Di Fiore et al., 2008).

Los frutos que consumen suelen ser tragados enteros, junto con las semillas que contienen, por lo que la depredación de la semilla (masticación y destrucción) y escupir la semilla (ingerir la parte comestible, para después expulsar la semilla cerca del árbol parental) suelen ser infrecuentes y solo se da en unas pocas especies de plantas consumidas (Dew, 2005; Link y Di Fiore, 2006). Los frutos consumidos por *Ateles*, suelen variar de tamaño (desde pequeños hasta largos, grandes), y en general son ricos en lípidos (Dew, 2005; Stevenson, Castellanos, Pizarro, & Garavito, 2002).

*Ateles* muestra una gran variedad de características anatómicas y fisiológicas asociada con su alta dieta frugívora (Di Fiore et al., 2008). Al nivel del esqueleto, presenta modificaciones relacionadas a su locomoción de semibraquiación, lo cual le permite viajar rápida y eficientemente entre los dispersos parches alimentación (Cant, Youlatos, & Rose, 2003). Tienen incisivos anchos y a modo de espátula que le permiten pelar las cáscaras gruesas que protegen los mesocarpos o arilos de algunos frutos; además de pequeños molares con cúspides redondas propio de frugívoros (Di Fiore et al., 2008).

El consumo de hojas y flores, suele representar una pequeña proporción de la dieta total consumida, sin embargo es importante dentro del marco de la estacionalidad de los recursos alimenticios; siendo una fuente importante de alimento cuando es periodo de escasez de frutos maduros (Wallace, 2005).

En algunos sitios se ha reportado el consumo de otras fuentes de alimento como algunas especies de invertebrados, hongos, madera en descomposición, barro, arcilla (geofagia) y termiteros (Dew, 2005; Klein y Klein, 1977; van Roosmalen y Klein, 1988; Symington, 1987). El consumo de invertebrados se limita principalmente a unas pocas especies de orugas, termitas y abejas meliponas (Link, 2003). La posible hipótesis de la geofagia en

primates es porque les representa una suplementación mineral, regulación del pH y absorción de toxinas (Krishnamani & Mahaney, 2000)

Di Fiore et al. (2008) señalan que a pesar de que los monos del género *Ateles* obtienen gran parte del agua requerida directamente de las flores, frutos y hojas; ocasionalmente beben agua directamente de agujeros de árboles, bromelias arbóreas, y de pequeños arroyos circundantes a las collpas.

La dieta suele incluir una gran variedad de plantas, sin embargo la cantidad que puedan consumir varías de acuerdo a la zona (Di Fiore et al., 2008). Por ejemplo, a nivel Parque Nacional Yasuní en Ecuador se ha registrado una dieta en base a más de 250 especies (Dew, 2005); mientras que en bosques menos diversos como el Parque Nacional Tikal, las especies consumidas son aproximadamente de 30 a 40 (Chapman, 1987).

A pesar de que la dieta de *Ateles* suele ser bien diversa, solo unas pocas especies de plantas son las que representan la mayor parte de los *ítems* alimenticios (Di Fiore et al., 2008). Estas pocas especies pueden ser consideradas como recursos clave, y la composición de este grupo de especies cambia siguiendo los ciclos fenológicos mensuales o anuales de especies preferidas por los mono araña (Wallace, 2005; Di Fiore et al., 2008).

### **2.1.6 DISPERSIÓN DE SEMILLAS**

La dispersión de semillas lejos de sus plantas parentales es vital en la medida que las semillas no podrían sobrevivir cerca de la copa del árbol parental, considerando que el 98 por ciento de la luz no llega al suelo debido al dosel alto de los bosques tropicales (Gentry, 1983). En estos bosques, los árboles generalmente producen semillas grandes porque estas necesitan guardar grandes cantidades de reservas energéticas para sobrevivir en el sotobosque (Dew, 2008). El hecho que sean grandes semillas no permite que sean dispersadas por viento o agua, sino que usen de agentes dispersores a vertebrados (Gentry, 1983).

En este sentido, los primates juegan un rol importante en la dispersión de semillas por sus características particulares, su capacidad de manipular frutos con destreza, gran tamaño (comparado con aves, o murciélagos) por lo que pueden consumir frutos grandes, sus grandes rangos de área de morada (Lieberman & Lieberman, 1986; Link y Di Fiore, 2006; White, 1986).

Por ser uno de los más grandes de los primates del Nuevo mundo, y por sus largos recorridos diarios, los monos araña están entre los animales dispersores de semillas más importantes en el Nuevo mundo (Di Fiore & Campbell, 2007). Son relevantes en términos de número de especies dispersadas, número de semillas removidas, variedades de tamaños de semillas tragadas, distancias de dispersión, y supervivencia de las semillas dispersadas (Dew, 2008).

Suelen depredar muy pocas semillas, tragan grandes cantidades de semillas de amplios rangos de tamaño, y tienden a depositarlos en áreas que se encuentran lejos de los árboles parentales (Schupp & Fuentes, 1995). Además, las semillas dispersadas luego no son destruidas o dispersadas secundariamente, sino que una alta proporción de estas germinan exitosamente y sobreviven a la fase de establecimiento (Dew, 2005, 2008; Hulme, 1998).

*Ateles* dispersa grandes semillas de muchas plantas que generalmente son pobremente dispersados o incluso ignorados por otros primates similares ecológicamente (Dew, 2008). Pueden recorrer más de tres kilómetros por hora, por lo que tienen el potencial de tener grandes distancias de dispersión e incluso se sugiere que no hay mamífero con mayor distancia media de dispersión (Dew, 2008). A nivel de mamíferos neotropicales, los monos araña son uno de los mamíferos con mayor cantidad de semillas grandes dispersadas por kilogramo de biomasa (Dew, 2008; Stevenson, 2000).

Sin embargo, existen algunos factores que limitan la efectividad de dispersión de *Ateles* (Dew, 2008): tienen el hábito de descansar y defecar en copas adyacentes a los árboles donde se alimentan, por lo que a pesar de sus grandes distancias recorridas, a veces la dispersión se da muy cerca a los árboles parentales. Otro factor es que suelen moverse independientemente o en subgrupos pequeños, lo cual genera que visiten por más de una vez, regularmente sus dormideros, considerando que tienden a defecar en sus dormideros, esto crea una acumulación/agregación de semillas dispersadas en una misma zona (Dew, 2008).

## **2.2 TEORÍA SOCIOECOLÓGICA Y FORRAJEO RELACIONADO A *Ateles***

El modelo o teoría socioecológica asume que un limitado número de factores ecológicos afectan las características de una población, y consecuentemente al sistema social del animal (Koenig et al., 2013). Esta teoría es relevante en animales cuya organización,

estructura social, y sistemas de emparejamiento varía ampliamente dentro de las especies e incluso poblaciones distintas de una misma especie (Koenig et al., 2013).

La teoría socioecológica en primates señala que gran parte de su comportamiento está influenciado por las condiciones ecológicas (Vogel & Janson, 2011), siendo la disponibilidad espacio-temporal de la comida un factor que influye en la organización social, y que puede limitar el número de individuos asociados en el espacio y tiempo; así como su forrajeo (Aureli et al., 2008; Di Fiore et al., 2008; Koenig et al., 2013).

Según Korstjens, Verhoeckx y Dunba (2006) un animal forrajeará en un parche, siempre y cuando este le proporcione los requerimientos mínimos de energía para que el animal mantenga su balance de energía y no afecte su presupuesto de tiempo para otras actividades. Un parche de alimento puede explotarse de forma solitaria o en grupo (Korstjens et al., 2006). El vivir en grupos afecta los presupuestos de tiempo: cuando un individuo forrajea cerca a otros se encuentra menos tiempo vigilando, por lo que pueden invertir este tiempo ahorrado en otras actividades; asimismo el vivir en grupos lleva a los individuos a gastar más tiempo forrajeando y moviéndose a medida que los parches de alimentación se van consumiendo (Janson & Goldsmith, 1995; Pulliam, 1973; van Schaik, van Noordwijk, de Boer, den Tonkelaar, 1983).

La organización social de los monos araña está estrechamente relacionada a su dieta y estrategias de forrajeo (Di Fiore et al., 2008). *Ateles* es principalmente frugívoro; pero al ser los frutos un recurso alimenticio distribuido en parches de manera efímera, discreta y heterogénea, estos tendrán un efecto en la intensidad de la competencia alimenticia intragrupal, y por lo tanto en la organización resultante; cuando los parches de alimentación son pequeños y se encuentra a baja densidad, la competencia será más intensa, y cuando estén a altas densidades y sean grandes, la competencia disminuirá (Chapman et al., 1995; Symington, 1988b).

Para lidiar con la heterogeneidad del ambiente, variabilidad de los recursos alimenticios y la competencia, los monos araña adoptan patrones fluidos de asociación, el sistema fisión-fusión; donde el grupo se subdivide en subgrupos temporales, variando estos últimos en tamaño, composición y dispersión espacial (Aureli y Schaffner, 2008; Gibson, 2008; Symington, 1987, 1988b, 1990). Cada uno de estos aspectos varía temporalmente de cierto

modo, lo cual caracteriza los grados de la dinámica de fisión-fusión (Aureli et al., 2012; Aureli et al., 2008; Symington 1988b, 1990).

El tamaño del subgrupo está muy relacionado al forrajeo: Un subgrupo suele tener un área que puede satisfacer sus requerimientos nutricionales y energéticos, y cuando el tamaño de éste aumenta, el área de forrajeo tendrá que aumentar también; de tal manera que los individuos viajan más y gastan más energía para forrajear si se encuentran en subgrupos más grandes que si estuvieran forrajeando solos o en subgrupos reducidos (Chapman, 1988, 1990; Symington 1988b). Cuando la energía gastada en viajar para obtener el alimento excede a la energía obtenida por el ítem alimenticio, subgrupos más pequeños se vuelven más ventajosos. Además, el tiempo de forrajeo por parche será menos cuando el subgrupo sea más grande, y viceversa. (Chapman, 1990, 1995; Terborgh & Janson, 1986).

A pesar de que los subgrupos de forrajeo en *Ateles* suelen ser de tamaño pequeño, ellos tienden a forrajear en extensas áreas de bosques (Di Fiore et al., 2008). Generalmente usan los estratos altos para forrajear, los parches de alimentación tienden a estar lejos uno de otro, y el tiempo de forrajeo por parches es variable, aunque pueden ser de corta duración (van Roosmalen, 1985). A pesar del corto tiempo de alimentación por parche, tienden consumir una gran cantidad de frutos rápidamente (Di Fiore et al., 2008).

El número de fisiones y fusiones podría ser el resultado de miembros que se encuentran monitoreando y lidiando con un ambiente de forrajeo heterogéneo, como es el caso de los bosques tropicales con alta variabilidad temporal en donde resulta difícil de predecir que árboles tendrán frutos en determinado momento, por lo que aumentar las tasas de fisión y fusión puede ser provechoso para intercambiar información acerca de los recursos o parches de alimentación (Pinacho-Guendulain & Ramos-Fernández, 2017; Sueur et al., 2011).

En época de escasez de frutos, los miembros de un grupo tienden a dispersarse para reducir la competencia, y disminuye la cantidad de miembros en los subgrupos; mientras que en época de abundancia de frutos la competencia disminuye, así la cantidad y cercanía de miembros en los subgrupos aumenta. Asimismo la distancia entre subgrupos también responde a la distribución de los parches de alimentación (Pinacho-Guendulain & Ramos-Fernández, 2017; Ramos-Fernández, Pinacho-Guendulain, Miranda-Pérez, & Boyer, 2011; Symington 1988b). Además, el variar el tamaño de subgrupos permite a los miembros de

una comunidad reducir tiempos de viaje para búsqueda y por lo tanto reducir gastos energéticos (Korstjens et al., 2006).

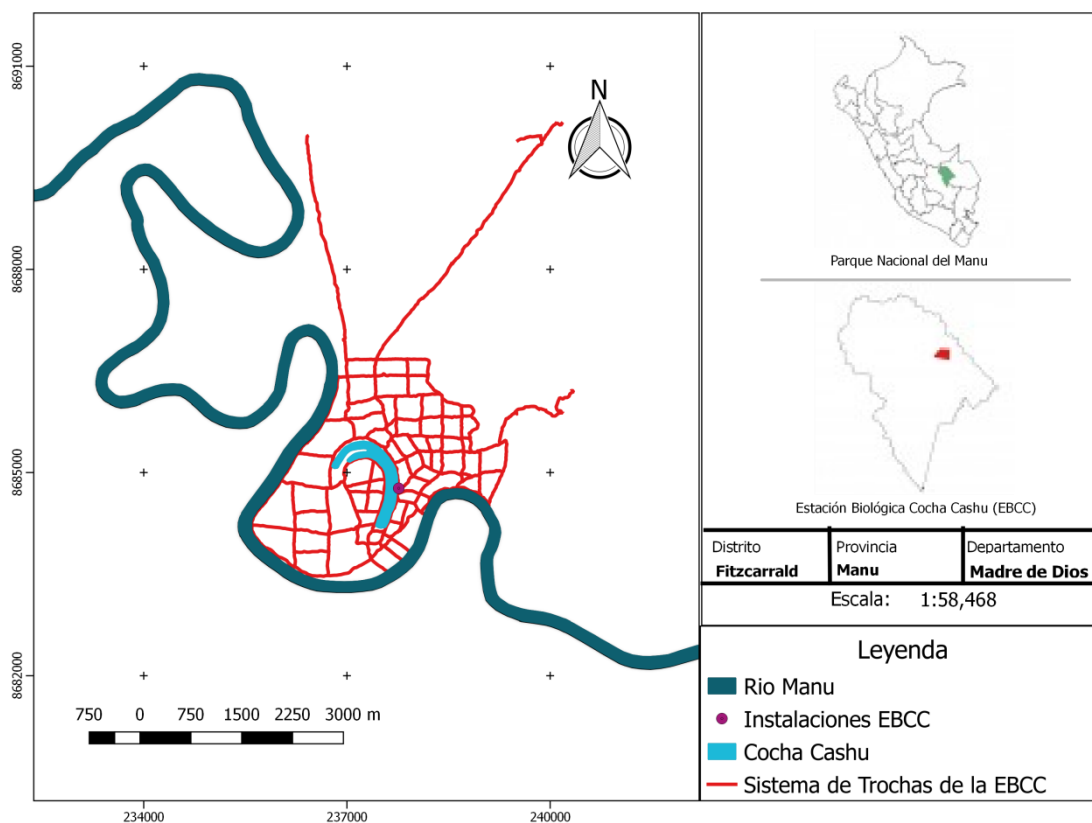
Por otro lado, los cambios en el tamaño y la composición del grupo también responden a los diferentes intereses de los miembros del grupo (Sueur et al., 2011). Las fisiones representarían una solución a los conflictos de interés que surgen entre miembros con diferentes prioridades de forrajeo, mientras que las fusiones permitiría a los individuos mantener o reestablecer la relación social después de estar temporalmente separados (Aureli y Schaffner, 2007; Sueur et al., 2011). No solo las condiciones ecológicas limitan la evolución de la organización social, sino que también influyen el comportamiento y las necesidades sociales (Chapman, 1990).

La teoría socioecológica puede en cierta medida predecir los tipos de interacciones sociales y las relaciones entre los miembros de una comunidad de monos araña (Pinacho-Guendulain & Ramos-Fernández, 2017). Las relaciones hembra/hembra son probablemente de bajo valor, aunque en algunas circunstancias estas se pueden volver valiosas; mientras que las relaciones macho/macho son altamente valiosas para la competencia intra e intergrupala, y complejas en el sentido que los machos necesitan cooperar, formar coaliciones pero éstas están inmersas en un contexto de incertidumbre; por último, las relaciones macho/hembra son un intermedio entre relaciones macho/macho, hembra/hembra (Aureli & Schaffner, 2008).

### III. MATERIALES Y MÉTODOS

#### 3.1 ÁREA DE ESTUDIO

La siguiente investigación se realizó en la Estación Biológica de Cocha Cashu-EBCC (Figura 1), la cual se encuentra ubicada dentro del Parque Nacional del Manu al sureste del Perú, según coordenadas UTM en el Noreste 19L 246654 8689897, Noroeste 19L 238806 8681189.7, Sureste 19L 246415 8678143, Suroeste 19L 229445 8681496.



**Figura 1.** Mapa de la Estación Biológica Cocha Cashu  
FUENTE: Elaboración propia

El Parque Nacional del Manu (PNM) fue establecido el 29 de Mayo de 1973, se ubica al sur este del Perú, en el sector oriental de la Cordillera de los Andes y en el borde occidental de la cuenca amazónica, entre los departamentos de Cusco y Madre de Dios. Tiene una extensión de 1 716 295.22 hectáreas (SERNANP, 2014).

Su territorio abarca desde los 400 m.s.n.m. hasta los 4000 m.s.n.m., albergando una gran diversidad de ecosistemas, desde pastizales de altura, bosques tropicales lluviosos, bosques nublados. Los bosques de selva baja son los más representativos y extensión, abarcando más de la mitad de su extensión. Se pueden hallar una alta variedad de pisos ecológicos, lo cual ha conllevado a que sea una de las zonas más diversas (Baluarte, 1995; SERNANP, 2014).

Contiene el 10 por ciento y 5 por ciento de las especies de aves y mamíferos respectivamente del mundo, más de 3000 especies de plantas, más de 500 mil especies de artrópodos, y una gran cantidad de especies de reptiles, peces y anfibios. Además, es residencia de poblaciones indígenas en condición de aislamiento, y una notable diversidad de etnias amazónicas. Es el área núcleo de la Reserva de Biosfera del Manu, así como Patrimonio Natural de la Humanidad (SERNANP, 2014).

La estación biológica Cocha Cashu (EBCC) se encuentra bajo la cuenca del río Manu, en un área de cinco a siete km<sup>2</sup> aproximadamente, pertenece a la ecorregión tropical de selva baja húmeda tropical bajo la clasificación de zonas de vida de Holdridge. Experimenta un clima muy estacional, entre húmedo y seco. Presenta un precipitación anual de 2000 mm anuales en promedio aproximadamente, con niveles máximos entre Noviembre y Mayo, siendo esta la temporada húmeda, y los meses de junio a octubre de temporada seca; una temperatura media anual de 24°C (Terborgh, 1983).

En los bosques tropicales, la estacionalidad impone un ciclo fenológico comúnmente regular en la vegetación, la alternancia de estaciones marca los ciclos de floración y fructificación; en donde a finales de la época húmeda y comienzo de la época seca, la escasez de frutos tiende a ocurrir (Terborgh, 1986; van Schaik et al., 1993).

Peres (1994) midió la disponibilidad de frutos, y obtuvo que el desarrollo de frutos jóvenes e inmaduros empieza a principios de la época seca, y alcanza su máximo pico en Octubre y su mínimo de abril a junio; respecto a los frutos maduros su mínimo pico es de Setiembre a Noviembre, y el máximo de Diciembre a Enero. Para Cocha Cashu, Terborgh (1986) describió que los patrones de fructificación son bimodales, y el periodo de escasez de frutos se da a comienzos de la estación seca (Mayo-Junio), y que uno de los picos de fructificación comienza entre Noviembre a Diciembre. Durante la temporada seca la producción de fruta está por debajo de lo que suele requerir la comunidad frugívora, por lo que muchos animales modifican su dieta.



En la EBCC se puede encontrar árboles de 40 m de dosel, especialmente del género *Ficus*: además de árboles emergentes como *Ceiba sp.* y *Dipterix sp.*(Gentry, 1988). Además, presenta una alta diversidad de fauna, con los mamíferos haciendo una biomasa de 1400kg/km, siendo el mayor grupo el de los primates (Terborgh, 1986).

Para *Ateles chamek*, mencionan que existen dos grupos sociales en la EBCC según su ubicación: Grupos Social de Este y Grupo social del Lago. La comunidad del Este se compone de 16 hembras adultas, 5 machos adultos, 4 subadultos y 5 inmaduros. La del Lago 15 hembras adultas, 5 machos adultos, 4 subadultos y 13 inmaduros (Symington, 1987, 1988a).

### **3.2 MATERIALES**

- Cuaderno de Campo, lápices
- Binoculares
- Cámara Fotográfica
- Cronómetro
- Brújula
- GPS
- Bolsas de plástico, Forcípula
- Mapa de Estación y del sistema de Trochas

### **3.3 METODOLOGÍA**

El siguiente estudio se llevó a cabo entre agosto y noviembre del 2017. El muestreo del comportamiento se realizó durante un periodo de dos semanas, al terminar este tiempo, se evaluó durante una semana la disponibilidad de frutos. De esta manera, para cada mes se obtuvo información tanto del comportamiento de *Ateles chamek* como de la disponibilidad de frutos de la Familia Moraceae.

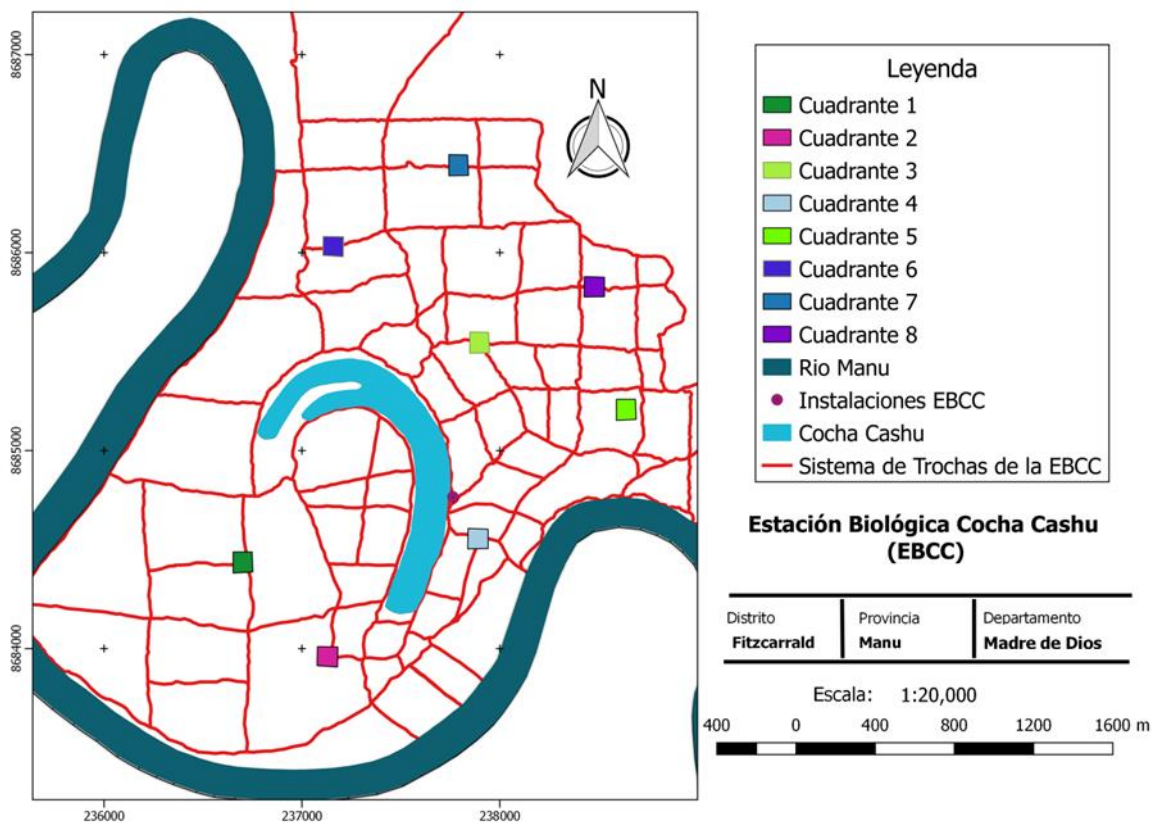
#### **3.3.1 DISPONIBILIDAD DE FRUTOS**

Tal como lo señalan algunos autores, la dieta de *Ateles* recae en frutos de unas pocas especies claves (Di Fiore et al., 2008; Wallace, 2005). Para la estación biológica Cocha Cashu tanto Terborgh (1983) como Symington (1987) indican que el género *Ficus* y otras especies también de la familia Moraceae son una fuente clave de alimentación para *Ateles chamek*, así también como para otros lugares (Gonzales & Mandujano, 2003). En estudios

previos en la EBCC como el de Kanashiro (2009), durante la temporada seca (Agosto a Noviembre) la familia Moraceae registró más del 50 por ciento de consumo, *Ficus* fue consumido en un 31 por ciento del consumo total.

Árboles de *Ficus* spp. presentan un carácter asincrónico de producción de frutos, teniendo así un rol crítico manteniendo a las comunidades frugívoras durante periodos de escasez (Tello, 2003; Terborgh, 1983). Por otro lado, especies como *Brosimum* spp. presentan una fenología altamente relacionada con la estacionalidad (carácter sincrónico). Finalmente, árboles de *Ficus* son altamente abundantes, por lo menos un árbol en cada kilómetro (Terborgh, 1983); mientras que *Brosimum* se encuentra en baja densidad mostrando una distribución menos uniforme a la de los *Ficus*.

En este sentido, se usaron específicamente estas especies *Brosimum* spp. y *Ficus* spp, para evaluar las dinámicas de fisión-fusión entre dos recursos alimenticios que difieren en su relativa abundancia y distribución, además, ambas especies son considerados importantes en la dieta de *Ateles chamek* durante la temporada seca (Kanashiro, 2009; Symington, 1988b).



**Figura 2.** Mapa de cuadrantes de evaluación de la disponibilidad de frutos

FUENTE: Elaboración propia

El siguiente estudio estimó la disponibilidad de frutos para las especies de la familia Moraceae usando las variables que se muestran en la Tabla 1. Los datos fenológicos se obtuvieron mediante 8 cuadrantes de 1 hectárea (100x100m), tal como se observa en la Figura 2, en donde los árboles con un DAP menores a 10 cm no se tomaron en cuenta. La metodología que se siguió para estimar las variables relacionadas a la disponibilidad de frutos fue:

- **Índice de Abundancia de Frutos:** En los cuadrantes de evaluación se midió el DAP, considerando que el DAP refleja la capacidad de frutos que puede producir un árbol (Peters et al., 1988; Symington, 1988b), además se utilizó una escala lineal de seis puntos (0=0 por ciento; 1=1-20 por ciento, 2=21-40 por ciento, 3=41-60 por ciento, 4=61-80 por ciento; 5=81-100 por ciento) para cuantificar la producción de frutos por árbol. Por último, mediante la fórmula de Wallace, citado por Wallace y Painter (2003) se estimó el índice:

$$\sum_{s=1}^N \sum_{i=1}^n (\text{DAP} \times \text{Categoría fenológica})$$

Donde: s= especie 1 hasta N; i= individuo 1 hasta n.

- **Varianza en el número de árboles con frutos:** Se evaluaron 10 árboles de cada especie consumida de la familia Moraceae dentro de la totalidad de cuadrantes de evaluación, registrando si los árboles presentan frutos o no; de esta manera el número de árboles con frutos por especie varió de 0 a 10. Esto permitió evaluar la heterogeneidad en el ambiente de forrajeo mediante la varianza en el número de árboles con frutos entre especies (Pinacho-Guendulain & Ramos-Fernández, 2017).
- **Árboles de *Ficus* spp./*Brosimum* spp. con frutos:** Recorriendo en su totalidad los cuadrantes de evaluación, se contabilizó el número de árboles con frutos de las especies en mención.
- **Presencia de *Ficus* spp./*Brosimum* spp. con frutos:** En cada cuadrante se registró la presencia/ausencia de los árboles con frutos de las especies en mención, es importante resaltar que si no se registró la presencia de dichos árboles en al menos

tres de los ocho cuadrantes evaluados, no se consideró presente a la especie durante el periodo de evaluación.

**Tabla 1.** Variables para medir la disponibilidad de frutos.

Variable	Definición
Índice de Abundancia de Fruto	$\sum_{s=1}^N \sum_{i=1}^n (\text{DAP} \times \text{Categoría fenológica})$ s= especie 1 hasta N i= individuo 1 hasta n
Varianza en el número de árboles con fruto	Varianza entre las especies monitoreadas en los cuadrantes en cada periodo
Presencia de árboles de <i>Ficus</i> con fruto	Variable categórica referente a la presencia de <i>Ficus</i> con frutos en al menos tres de los cuadrantes evaluados.
Presencia de árboles de <i>Brosimum</i> con fruto	Variable categórica referente a presencia de <i>Brosimum</i> con frutos en al menos tres de los cuadrantes evaluados.
Árboles de <i>Brosimum</i> con fruto	Número de árboles de <i>Brosimum</i> con fruto
Árboles de <i>Ficus</i> con fruto	Número de árboles de <i>Ficus</i> con fruto

FUENTE: Elaboración Propia.

### 3.3.2 REGISTRO DEL COMPORTAMIENTO

El método de muestreo que se empleó fue el de Scan sampling (Altmann, 1974) mediante registro observacional instantáneo en intervalos regulares de cada 10 minutos. Se intentó seguir un subgrupo que contenga individuos reconocibles desde las 06:00 horas hasta las 18:00 horas, tiempo en el que aproximadamente se duermen. Cada vez que se perdió a un subgrupo, se pasó a seguir inmediatamente a otro, de tal manera que se pueda obtener la máxima cantidad de tiempo posible de seguimiento

En cada registro se tomaron datos de variables relacionadas a la variación en tamaño, composición, dispersión espacial de los subgrupos y tasas de fisión-fusión; lo cual permitió evaluar las dinámicas fisión-fusión. Las variables se presentan y definen en la Tabla 2. Se define a un subgrupo como aquel conformado por una cantidad cualquiera de individuos, menor al de la comunidad o grupo, que se mantengan espacialmente cerca unos a una distancia máxima de un radio de 30 metros de un individuo respecto a otro, se asocien y tomen parte de actividades coordinadas (Aureli et al., 2012; Chapman, 1990; Ramos-Fernandez, 2005).

Respecto a la composición, los subgrupos se clasificaron de acuerdo al criterio seguido por Chapman (1990): (1) solitarios, (2) una hembra adulta con juvenil/es, (3) todos machos

adultos, (4) Más de una hembra adulta y juvenil/es, (5) solo hembras adultas, (6) Machos y hembras adultos con juveniles, (7) Machos y hembras adultos sin juveniles.

Cuando fuese posible, se observó simultáneamente subgrupos circundantes al focal, de tal manera que se pueda medir la distancia entre ellos. La dispersión espacial intragrupal se midió como la distancia máxima interindividual dentro del subgrupo entre dos individuos.

Una fisión se define cuando no se observa uno o más individuos en el mismo subgrupo por dos muestreos instantáneos consecutivos; y una fusión se define cuando se observa por primera vez uno o más individuos que no habían sido observados en el subgrupo en el muestreo instantáneo previo (Pinacho-Guendulain & Ramos-Fernández, 2017).

Adicionalmente en cada registro se tomaron datos del comportamiento. Se clasificaron los comportamientos observados de acuerdo a categorías de comportamiento que son mutuamente excluyentes, en los siguientes estados (Dew, 2005):

- **Alimentación:** Masticando o consumiendo los distintos alimentos.
- **Forrajeo:** Inspeccionar en un rango cercano, manipular o procesar el alimento antes de la masticación
- **Descanso:** Ausencia de movimiento o sin involucramiento en alguna actividad en particular.
- **En movimiento:** Considerados de corta distancia si los movimientos se mantienen enteramente dentro de la copa de un árbol en particular en los 10 segundos seguidos a una muestra instantánea. Considerados de larga distancia si este cruzó más de 1 copa después de 10 segundos seguidos a una muestra instantánea.
- **Interacción social:** Se registra la presencia o ausencia de interacciones intra e inter específicas. Para las interespecíficas las interacciones agonísticas y el contexto de la interacción. Y para las intraespecíficas la presencia o ausencia de *grooming*, juego, otros; y el contexto de la interacción.

**Tabla 2.** Variables para medir las dinámicas fisión-fusión

Variable	Definición
Tamaño de Subgrupo	Número de individuos observados en un subgrupo
Dispersión espacial	Distancia separando dos subgrupos; máxima distancia interindividual.
Tasa de Fisión	Número de eventos de fisiones dividido por el tiempo total de observaciones.
Tasa de Fusión	Número de eventos de fusiones dividido por el tiempo total de observaciones.

FUENTE: Elaboración Propia.

### 3.3.3 ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Se utilizaron modelos lineales generalizados o GLMs por sus siglas en inglés para examinar los efectos de varios factores (variables predictoras relacionadas a la estimación de disponibilidad de frutos) en las variables relacionadas a las dinámicas de fisión-fusión (variables respuestas). Los modelos lineales generalizados representan el mejor método multivariado para analizar los datos, considerando que se trabajaron con variables categóricas, continuas, además de tener efectos aleatorios y fijos (Bolker et al., 2009). Las variables ecológicas fueron tratadas como efectos fijos y los periodos bisemanales como efectos aleatorios.

El GLM permitió obtener una serie de modelos multivariados para cada variable respuesta, en donde los coeficientes respectivos para cada variable predictora representaron su contribución relativa con la variación de las dinámicas de fisión-fusión de *Ateles chamek*. Sin embargo, se necesitó determinar qué modelo multivariado era el mejor para cada variable respuesta. Para esto se hizo uso del Criterio de Información de Aikaike modificado o AIC por sus siglas en inglés, donde a un mayor valor de AIC representa mayor pérdida de información del modelo; por lo que se escogió el AIC de menor valor (Burnham & Anderson, 2002; Burnham, Anderson, Huyvaert, 2011; Symonds y Moussalli, 2011). Una de las estrategias más utilizadas es construir un modelo que incluya todos los posibles factores predictores, y luego evaluar este modelo general reduciendo los posibles factores (Barocas, Golden, Harrington, McDonald, & Ben-David, 2016). Se obtuvo un modelo por cada variable respuesta.

Para analizar las diferencias entre las categorías comportamentales a través de los meses de estudio se realizó un Análisis de Varianza (ANOVA) o su correspondiente no paramétrico Kruskal–Wallis para determinar las diferencias entre las categorías o tratamientos. Cuando

se encontraron diferencias significativas entre las categorías, se determinó entre qué categorías existen las diferencias. Se consideró un grado de significancia de 0.05 para este análisis.

Se usó el programa estadístico Rstudio versión 1.1.463 (R Development Core Team, 2007) para el análisis estadístico. Específicamente el paquete estadístico lme4 para los GLMs (Bates, 2010; Bates, Maechler, Bolker, Walker, 2015).

## **IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN**

### **4.1. RESULTADOS: ESTIMACIÓN DE LA DISPONIBILIDAD DE FRUTOS**

Durante los 4 meses de estudio se registraron un total de 26 especies de la Familia Moraceae fructificando. Para el mes de Agosto y Setiembre, la principal especie fue *Ficus killipi*, para el mes de Octubre fue *Pseudolmedia laevis*, y para Noviembre *Brosimum lactescens*. Las especies con frutos por mes se observan en la Tabla 3.



**Tabla 3.** Especies de la Familia Moraceae con producción de frutos por mes, registradas para la época seca. n=número de árboles con frutos en la especie por mes; %=escala promedio de frutos en la especie por mes.

Especies por meses			
Agosto	Setiembre	Octubre	Noviembre
<i>Ficus coerulescens</i> (n=1;%=3)	<i>Ficus coerulescens</i> (n=6;%=3)	<i>Pseudolmedia laevis</i> (n=10;%=4)	<i>Brosimum lactescens</i> (n=13;%=4)
<i>Ficus insípida</i> (n=5;%=3)	<i>Ficus pertusa</i> (n=5;%=3)	<i>Brosimum lactescens</i> (n=12;%=2)	<i>Pseudolmedia laevis</i> (n=7;%=2)
<i>Ficus americana</i> (n=4;%=3)	<i>Pseudolmedia laevis</i> (n=9;%=4)	<i>Ficus mathewsii</i> (n=8;%=2)	<i>Ficus pertusa</i> (n=2;%=2)
<i>Clarisia racemosa</i> (n=7;%=3)	<i>Brosimum alicastrum</i> (n=10;%=2)		<i>Ficus trigona</i> (n=2;%=3)
<i>Brosimum lactescens</i> (n=7;%=2)	<i>Ficus insípida</i> (n=7;%=3)		<i>Ficus coerulescens</i> (n=2;%=1)
<i>Ficus pertusa</i> (n=4;%=2)	<i>Ficus killipi</i> (n=9;%=4)		<i>Brosimum alicastrum</i> (n=7;%=3)
<i>Ficus ypsilophlebia</i> (n=2;%=2)			<i>Clarisia racemosa</i> (n=5;%=2)
<i>Ficus obtusifolia</i> (n=1;%=5)			<i>Ficus insípida</i> (n=3;%=3)
<i>Ficus sp. 2</i> (n=4;%=3)			<i>Sorocea pileata</i> (n=4;%=4)
<i>Ficus casapiensis</i> (n=2;%=2)			<i>Batocarpus amazonicus</i> (n=5;%=3)
<i>Ficus sp. 1</i> (n=2;%=4)			<i>Ficus sp 4</i> (n=2;%=3)
<i>Ficus killipi</i> (n=6;%=5)			
<i>Ficus perforata</i> (n=4;%=4)			
<i>Ficus sp 7</i> (n=2;%=1)			
<i>Ficus sp 6</i> (n=1;%=2)			
<i>Ficus sp 3</i> (n=1;%=2)			
<i>Ficus sp 5</i> (n=1;%=4)			

FUENTE: Elaboración propia

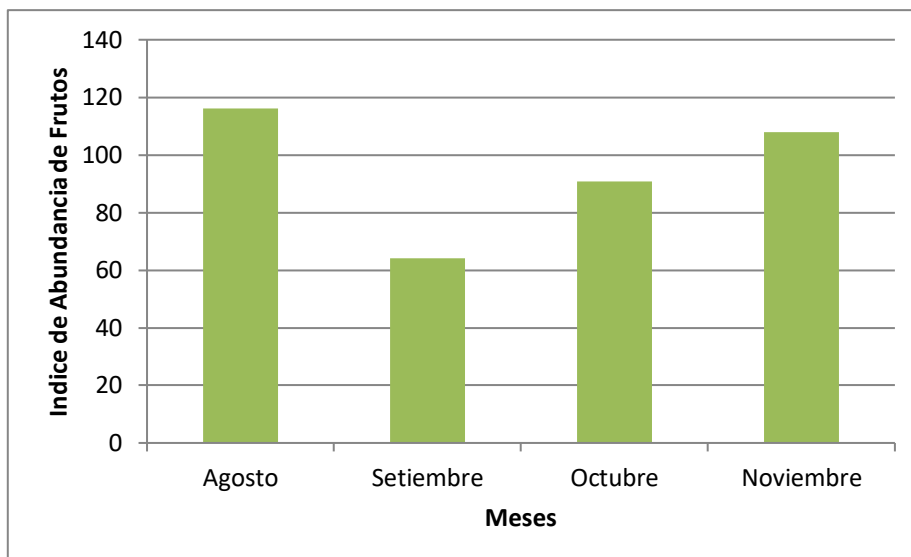
Los valores de las variables que permitieron cuantificar la disponibilidad de frutos para la familia Moraceae (promedio, máximos y mínimos) y su variación a través de los meses de estudio se observan en la Tabla 4.

**Tabla 4.** Valores de las variables relacionadas a la disponibilidad de frutos de la Familia Moraceae por mes.

VARIABLES	Agosto	Setiembre	Octubre	Noviembre
Índice de Abundancia de Frutos Promedio= 94.755 Max= 124.86 , Min= 60.02	116.39	64.09	90.45	108.08
Varianza en el número de árboles con frutos Promedio= 8.59 Max= 11.12 , Min= 6.43	9.04	7.99	6.67	10.68
Número de Árboles de <i>Ficus</i> fructificando Promedio= 21.75 Max= 41 , Min= 6	40	27	8	11
Número de Árboles de <i>Brosimum</i> fructificando Promedio= 12.5 Max= 22 , Min=6	7	10	12	20
Presencia de <i>Ficus</i> con frutos en al menos tres de los cuadrantes	SI	SI	NO	SI
Presencia de <i>Brosimum</i> con frutos en al menos tres de los cuadrantes	NO	NO	NO	SI

FUENTE: Elaboración propia

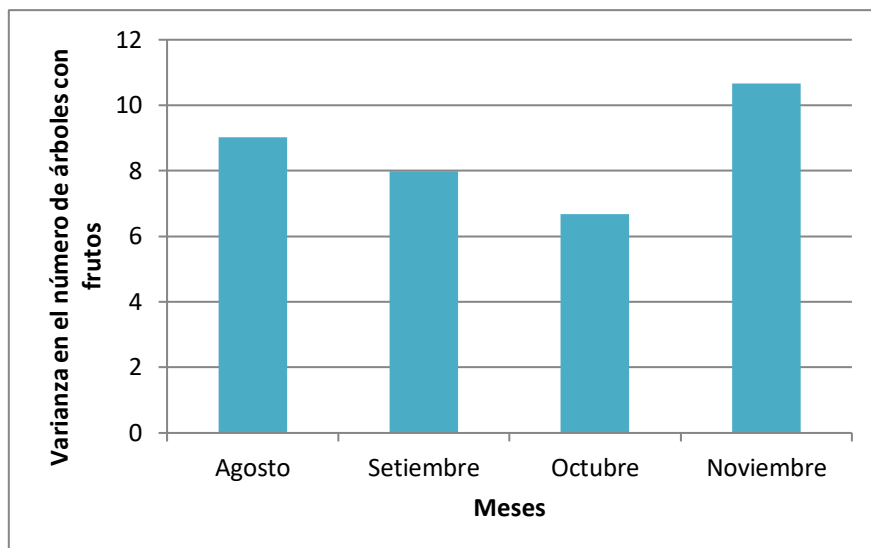
Para el mes de Agosto se registró el mayor valor del Índice de abundancia de frutos de la Familia Moraceae (116.39), como se ve en la Figura 3; así como el mayor número de *Ficus* con frutos (40), a su vez fue el mes con menor valor para el número de *Brosimum* con frutos con 7. Hay presencia representativa de *Ficus* más no de *Brosimum*. La variable varianza en el número de árboles con frutos alcanza un valor de 9.04 para este mes.



**Figura 3.** Indice de Abundancia de frutos a través de los meses de estudio.  
FUENTE: Elaboración propia

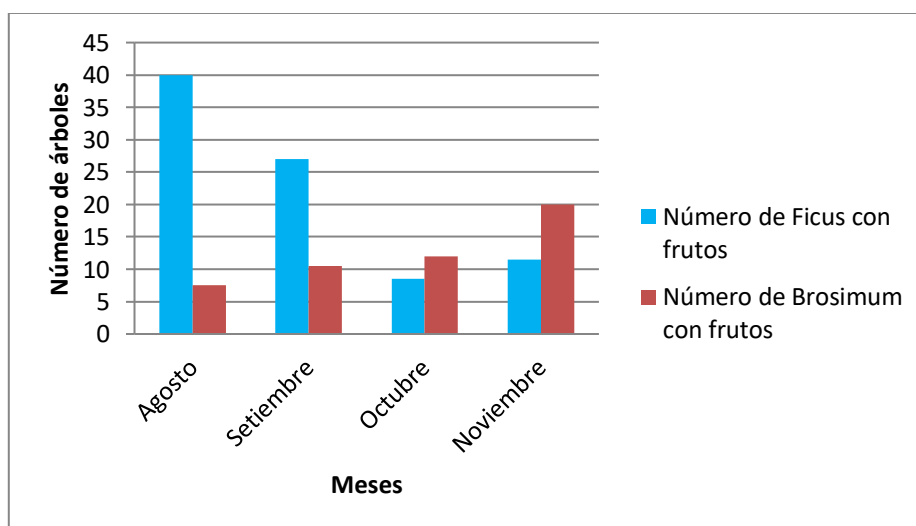
En setiembre el Índice de abundancia de frutos registra su menor valor con 64.09, tanto la varianza como el número de *Ficus* con frutos disminuyen respecto a Agosto, registrando valores de 64.09 y 27 respectivamente. El número de árboles de *Brosimum* aumenta respecto a Agosto. Hay presencia representativa de *Ficus* más no de *Brosimum*.

Para Octubre la varianza en el número de árboles con frutos alcanza su menor valor con 6.67 (Figura 4). Así mismo el número de árboles de *Ficus* con frutos registra su mínimo valor, registrando un valor de 8. No hay presencia representativa ni de *Brosimum* ni de *Ficus*. El índice de abundancia de frutos y número de *Brosimum* con frutos aumentan respecto al mes de Setiembre.



**Figura 4.** Varianza en el número de árboles con frutos a través de los meses de estudio.  
FUENTE: Elaboración propia

Finalmente, en Noviembre el número de árboles con *Brosimum* alcanzó su mayor valor con 20 (Figura 5); así mismo sucede con la variable varianza en el número de árboles con frutos (10.68). El número de *Ficus* con frutos aumentó su valor respecto a Octubre, así como el índice de abundancia de frutos. Para este mes hay presencia tanto de *Ficus* como *Brosimum* con frutos.



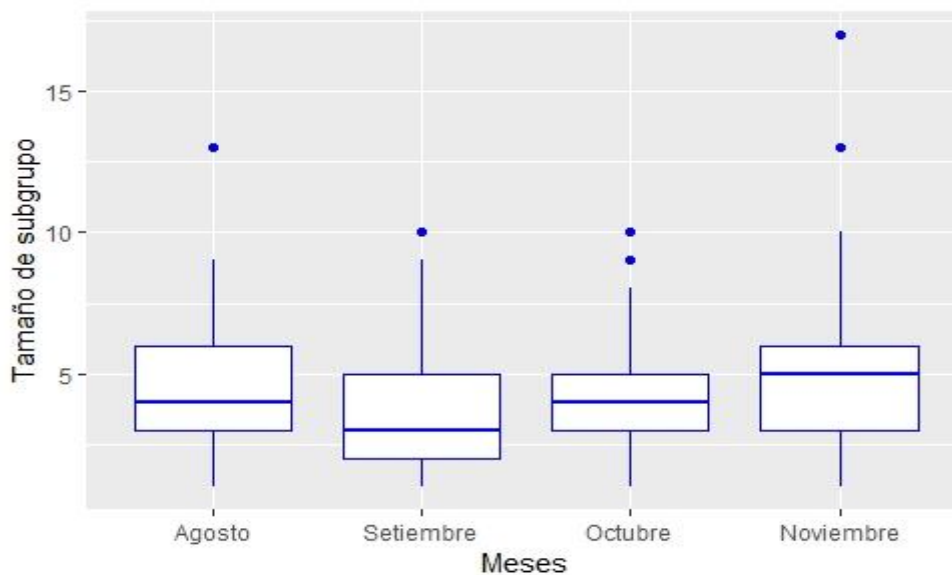
**Figura 5.** Número de *Ficus* y *Brosimum* con frutos a través de los meses de estudio  
FUENTE: Elaboración propia

## 4.2. RESULTADOS: CARACTERIZACIÓN DE LAS DINÁMICAS DE FISIÓN-FUSIÓN

### 4.2.1 TAMAÑO DE SUBGRUPO

El tamaño de subgrupo varió de 1 a 17 individuos de *Ateles chamek* (promedio=  $4.072 \pm 1.972$ ). El mayor promedio de individuos por subgrupo (4.43) se registró para Noviembre (Figura 6), mientras que el mínimo valor se observó en Setiembre (3.71). Para Agosto y Octubre, la cantidad de individuos por subgrupo fue de 4.24 y 3.95 respectivamente.

A través de los meses, bajo la prueba estadística de Kruskal-Wallis se observó diferencias significativas ( $p \text{ value} < 0.05$ ,  $H=44.572$ ), y mediante la prueba de Wilcoxon por pares se encontró diferencias significativas para el tamaño de subgrupo entre los meses de Agosto-Setiembre, Setiembre-Noviembre, y Noviembre-Octubre.



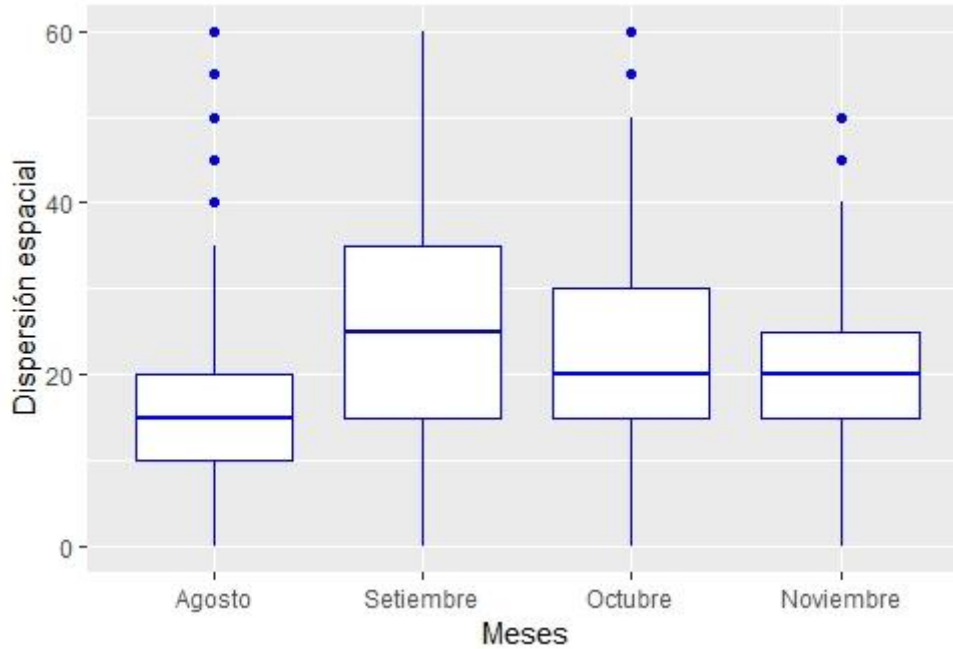
**Figura 6.** Diagrama de cajas representando el Promedio de tamaño de subgrupo a través de los meses de estudio.

FUENTE: Elaboración propia

### 4.2.2. DISPERSIÓN ESPACIAL

La dispersión espacial de individuos dentro de un subgrupo varió de 0 a 60 metros (promedio= $20.65 \pm 12.633$ ). Durante el mes de Setiembre se registró la mayor dispersión espacial promedio entre individuos con 26.25 m, mientras que el valor mínimo se observó durante el mes de Agosto (15.47m), tal como se representa en la Figura 7.

Durante de los meses, bajo la prueba estadística de Kruskal-Wallis se observó diferencias significativas ( $p$  value  $< 0.05$ ,  $H=195.03$ ), y mediante la prueba de Wilcoxon por pares se encontró diferencias significativas para la dispersión espacial entre todos los pares de meses, a excepción de Octubre-Noviembre.



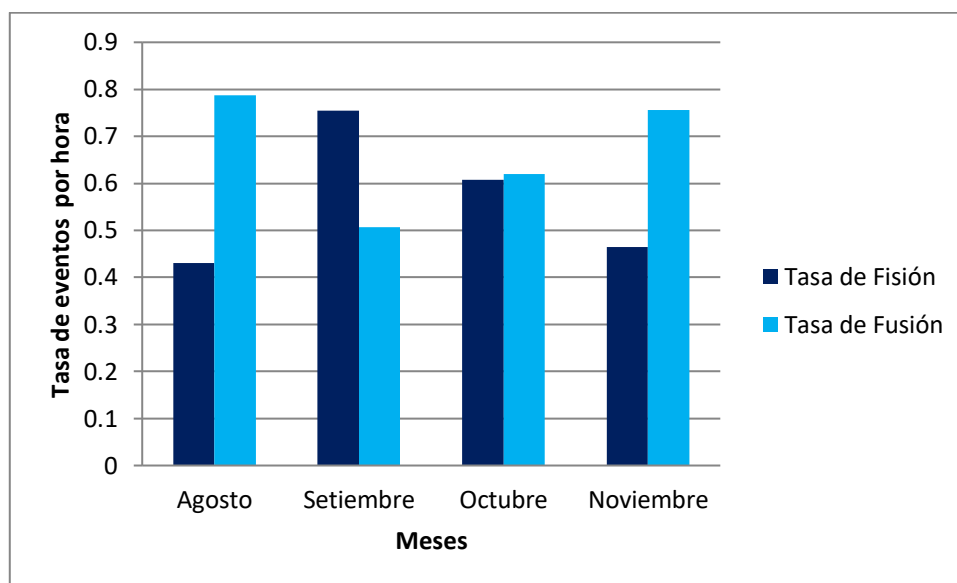
**Figura 7.** Diagrama de cajas representando el Promedio de dispersión espacial de individuos dentro de un subgrupo a través de los meses de estudio.

FUENTE: Elaboración propia

#### 4.2.3. TASA DE FISIÓN-FUSIÓN

La tasa de fisión (eventos de fisión por hora) varió desde 0.4123 a 0.7983 (promedio= $0.5812 \pm 0.1344$ ), mientras que la tasa de fusión (eventos de fusión por hora) varió de 0.4758 a 0.8124 (promedio= $0.6433 \pm 0.1178$ ). El mayor valor para la tasa de fisión fue en Setiembre con 0.754, mientras que su valor mínimo se registró en Agosto con 0.439. Respecto a la tasa de fusión, su mayor valor se obtuvo en Agosto con 0.787 y el menor valor en Setiembre con 0.506. Los valores a través de los meses, para ambas tasas, se representan en la Figura 8.

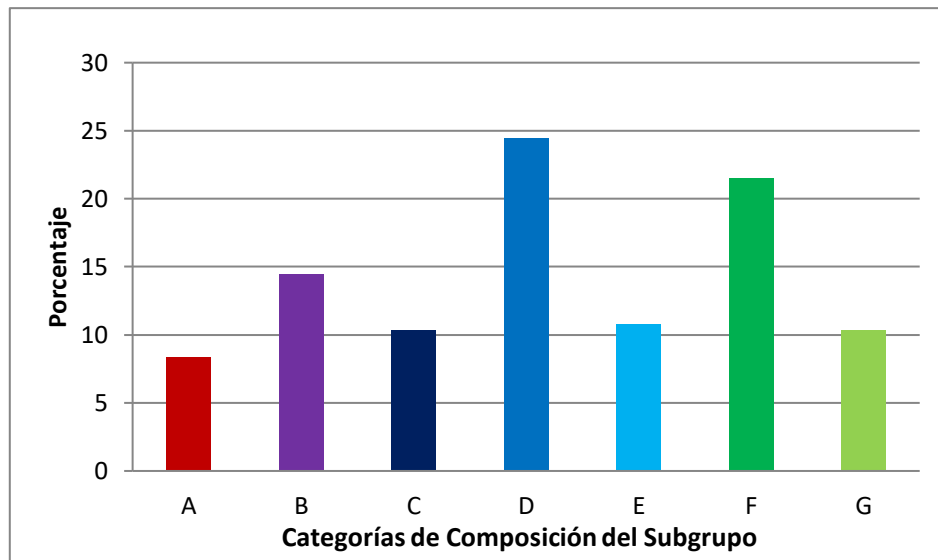
Bajo la prueba estadística de Kruskal-Wallis se observó diferencias significativas entre los meses de estudio para la tasa de fisión ( $p$  value  $< 0.05$ ,  $H=2001.8$ ) y fusión ( $p$  value  $< 0.05$ ,  $H=2001.8$ ). Mediante la prueba de Wilcoxon por pares se encontró diferencias significativas para las tasas de fisión y fusión para todos pares de meses, a excepción de Agosto-Noviembre.



**Figura 8.** Tasa de Fisión y Fusión promedio a través de los meses de estudio.  
FUENTE: Elaboración propia

#### 4.2.4 COMPOSICIÓN GRUPAL

La composición de subgrupos más frecuente fue la de: más de una hembra adulta y juvenil/es con 24.41 por ciento, luego machos y hembras adultos con juveniles (21.46 por ciento), solo una hembra adulta y juvenil/es (14.41 por ciento), e individuos solitarios fue la menor con 8.31 por ciento. Las 7 categorías en que se clasificó la composición y sus respectivos porcentajes se observan en la Figura 9.



**Figura 9.** Porcentaje de las Categorías de Composición de subgrupos. A= Solitario, B= Una hembra adulta y juvenil/es, C= Solo machos adultos, D= Más de una hembra adulta y juveniles, E= Solo hembras adultas, F= Mixtos con juveniles, G= Mixtos sin juveniles  
FUENTE: Elaboración propia

Durante el mes de Agosto, subgrupos mixtos con juvenil/es fue el más importante con 27.94 por ciento, luego fue el conformado por más de una hembra adulta con juvenil/es con 21.97 por ciento, mientras que el mínimo fue solo formado por hembras adultas (2.64 por ciento).

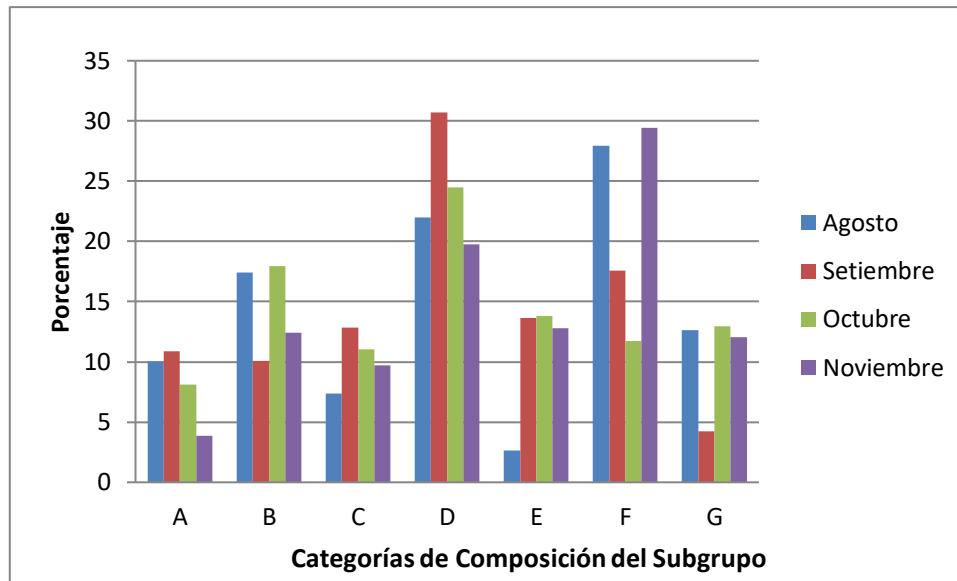
En Setiembre subgrupos conformados por más de una hembra adulta con juvenil/es fue el más frecuente con 30.73 por ciento, después fue subgrupos mixtos con juvenil/es con 17.56 por ciento. El con menor frecuencia fue subgrupos mixtos sin juveniles con 4.23 por ciento.

Para Octubre también los subgrupos conformados por más de una hembra adulta con juvenil/es fue el más frecuente con 24.48 por ciento, luego fue subgrupos conformados por una hembra adulta y juvenil/es. Individuos solitarios registró un valor de 8.1 por ciento, siendo el menos frecuente durante el mes.

Por último, para Noviembre subgrupos mixtos con juvenil/es fue el más importante con 29.43 por ciento seguido del conformado por más de una hembra adulta con juvenil/es con 21.97 por ciento. Al igual que octubre, el menos frecuente fuer individuos solitarios con 3.84 por ciento.



Subgrupos formados por solo hembras, solo machos, solitarios y mixtos sin juveniles, durante todos los meses no alcanzaron valores por encima del 15 por ciento, tal como se puede observar en la Figura 10.



**Figura 10.** Porcentaje de las distintas Categorías de Composición de subgrupos a través de los meses de estudio. A= Solitario, B= Una hembra adulta y juvenil/es, C= Solo machos adultos, D= Más de una hembra adulta y juveniles, E= Solo hembras adultas, F= Mixtos con juveniles, G= Mixtos sin juveniles  
FUENTE: Elaboración propia

#### **4.3. RESULTADOS: DINÁMICAS DE FISIÓN-FUSIÓN Y SU RELACIÓN CON LA DISPONIBILIDAD DE FRUTOS**

El mejor modelo para cada variable respuesta de las dinámicas fisión-fusión junto con sus variables predictoras se muestra en la Tabla 5, el efecto de cada variable se representa por su respectivo coeficiente.

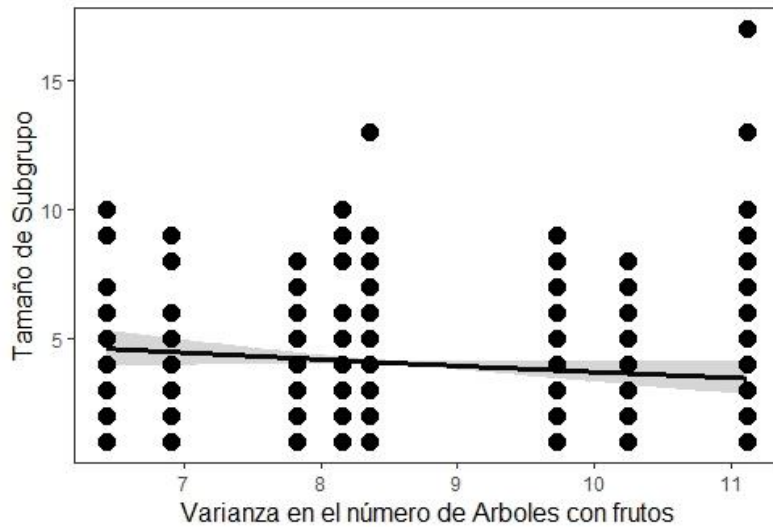
**Tabla 5.** Coeficiente estimado y error estándar (valor entre paréntesis) para cada variable predictora incluida en el mejor modelo que explica cada una de las dimensiones de las dinámicas de fisión-fusión de *Ateles chamek*, para la época seca en la estación Biológica Cocha Cashu. Variables predictoras sin su coeficiente (p value no significativo) son las que no fueron incluidas en el mejor modelo (menor AIC).

Variables predictoras (Disponibilidad de frutos)	Variables respuestas (Dinámicas de fisión-fusión)			
	Tamaño de Subgrupo	Tasa de Fisión	Tasa de Fusión	Dispersión Espacial
Intercepto	1.13508 (0.07599)	2.7671 (0.22292)	-1.26504 (0.32796)	3.52749 (0.02721)
Índice de Abundancia de frutos	0.00356 (0.00081)	-0.02374 (0.00235)	0.02948 (0.00343)	-0.00839 (0.00026)
Varianza en el número de árboles con frutos	-0.0609 (0.03618)	0.1097 (0.0684)	-0.54301 (0.15994)	0.03297 (0.00399)
Árboles de <i>Ficus</i> con frutos	-0.00635 (0.00397)		0.07113 (0.01785)	
Árboles de <i>Brosimum</i> con frutos	-0.02529 (0.01066)		-0.19069 (0.04898)	
Presencia de <i>Ficus</i> con frutos			0.334281 (0.139)	-0.11302 (0.00955)
Presencia de <i>Brosimum</i> con frutos		0.43265 (0.11207)		0.09595 (0.00973)

FUENTE: Elaboración propia

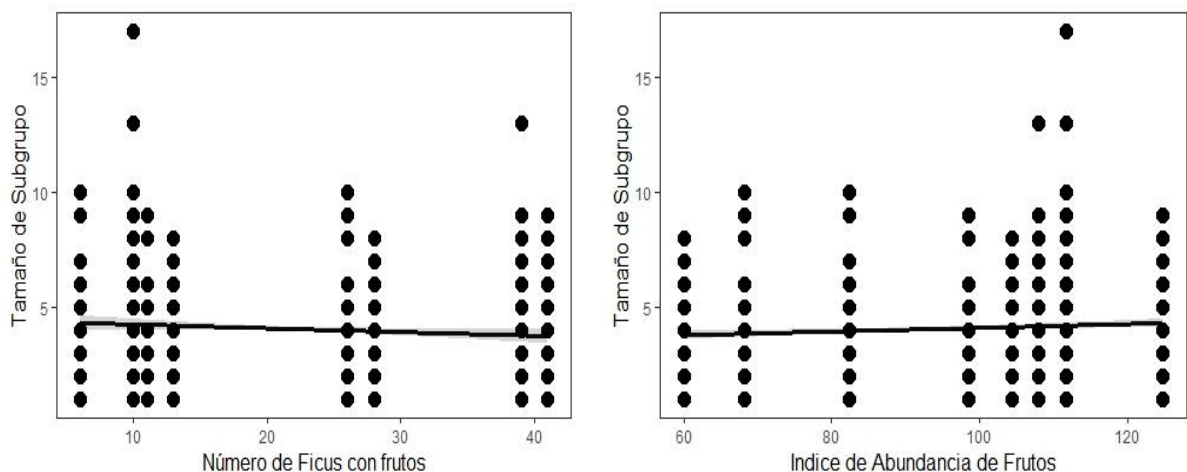
Para el tamaño de subgrupo el mejor modelo que lo explica a través de los meses de época seca incluyó 4 variables: Índice de Abundancia de frutos de la familia Moraceae, Varianza en el número de árboles con frutos, Árboles de *Ficus* con frutos y Árboles de *Brosimum* con frutos. El efecto de la Varianza fue el mayor y negativo, es decir a mayor

heterogeneidad en el ambiente menor es la cantidad de individuos por subgrupo, tal como se representa en la Figura 11. Las variables índice de abundancia de Frutos y árboles de *Ficus* con frutos tuvieron efectos contrastantes como se ve en la Figura 12, siendo sus efectos positivo y negativo respectivamente. Por último, árboles de *Brosimum* con frutos tuvo una relación negativa respecto al tamaño. Así, los subgrupos fueron más pequeños cuando había mayor número de *Ficus* y *Brosimum* con frutos y mayor heterogeneidad, mientras que son más grandes cuando aumenta la abundancia general de frutos.



**Figura 11.** Relación entre la Varianza en el número de árboles con frutos y el tamaño de subgrupo. La línea muestra el efecto de la variable en el eje X mientras que las otras variables predictoras del modelo se mantienen en su valor medio.

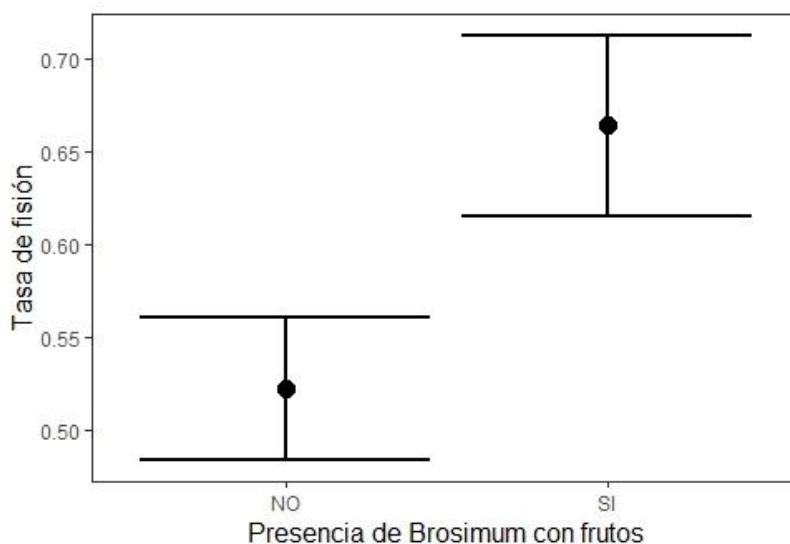
FUENTE: Elaboración propia



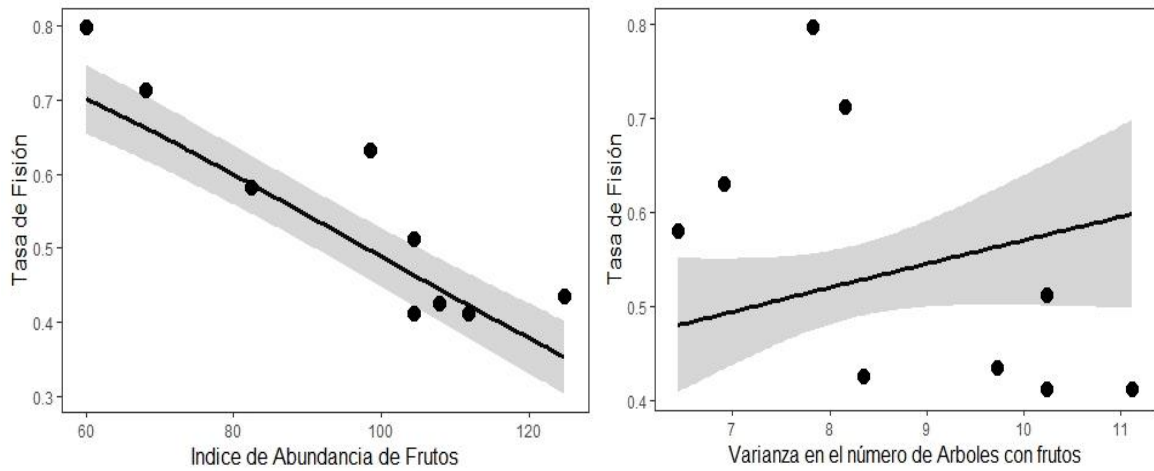
**Figura 12.** Relación entre el Número de *Ficus* con frutos, y el tamaño de subgrupo; e Índice de abundancia de frutos y tamaño de subgrupo. La línea muestra el efecto de la variable en el eje X mientras que las otras variables predictoras del modelo se mantienen en su valor medio.

FUENTE: Elaboración propia

Para la tasa de Fisión el mejor modelo que lo explica incluyó 3 variables: Índice de Abundancia de frutos, Varianza en el número de árboles con frutos y Presencia de *Brosimum* con frutos. El efecto de la presencia de *Brosimum* con frutos fue el mayor y positivo, es decir ante la presencia de *Brosimum* con frutos en el ambiente mayor es la tasa de fisión, lo cual se representa en la Figura 13. Las variables índice de abundancia de Frutos y varianza en el número de árboles con frutos tuvieron efectos contrastantes como se ve en la Figura 14, siendo sus efectos negativo y positivo respectivamente. Así, los miembros de un subgrupo se dividían cuando había mayor presencia de *Brosimum* y heterogeneidad, mientras que dejaban de separarse a medida que aumentaba la abundancia general de frutos.



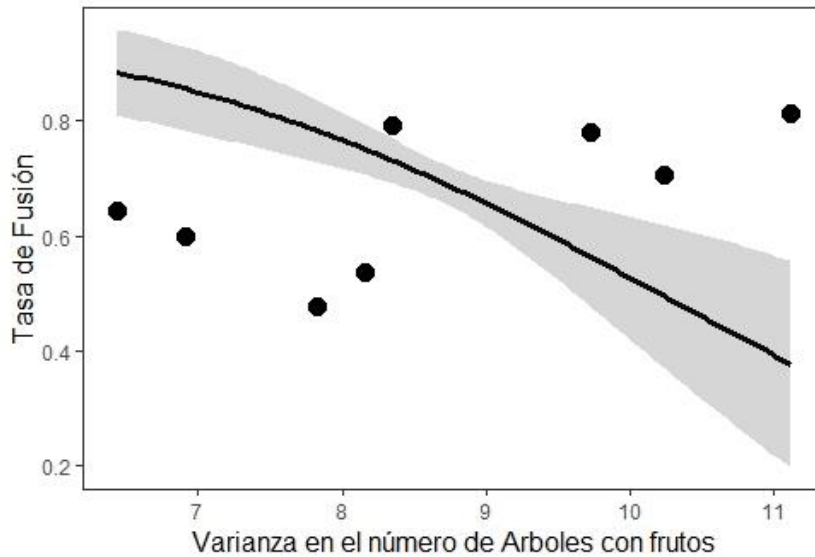
**Figura 13** Relación entre la Presencia de *Brosimum* con frutos y la Tasa de Fisión.  
FUENTE: Elaboración propia



**Figura 14.** Relación entre el Índice de Abundancia de frutos, y la tasa de fisión; y Varianza en el número de árboles con frutos con la Tasa de Fisión. La línea muestra el efecto de la variable en el eje X mientras que las otras variables predictoras del modelo se mantienen en su valor medio.

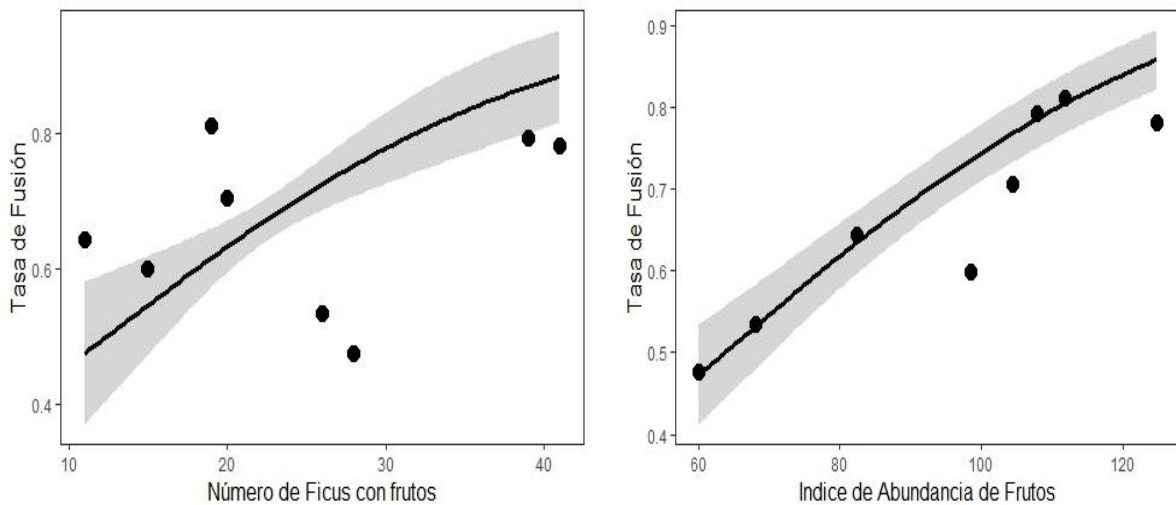
FUENTE: Elaboración propia

Para la tasa de Fusión el mejor modelo que lo explica incluyó 5 variables: Índice de Abundancia de frutos, Varianza en el número de árboles con frutos, Número de árboles de *Ficus* con frutos, Número de *Brosimum* con frutos y Presencia de *Ficus* con frutos. El efecto de la Varianza fue el mayor y negativo, es decir a mayor heterogeneidad en el ambiente menor tasa de fusión, Figura 15. Las variables número de *Ficus* con frutos, índice de abundancia de frutos y Presencia de *Ficus* con frutos presentaron una relación positiva respecto a la variable respuesta, Figura 16. Por último la variable Número de *Brosimum* con frutos presentó un efecto negativo. Así, se observó que los individuos se juntaban dentro de un mismo subgrupo cuando aumentaban la abundancia general de frutos y las variables relacionadas a los *Ficus*, sin embargo dejaban de unirse a medida que aumentó el número de *Brosimum* con frutos en el ambiente y mayor heterogeneidad.



**Figura 15.** Relación entre la Varianza en el número de árboles con frutos y la Tasa de fusión. La línea muestra el efecto de la variable en el eje X mientras que las otras variables predictoras del modelo se mantienen en su valor medio.

FUENTE: Elaboración propia

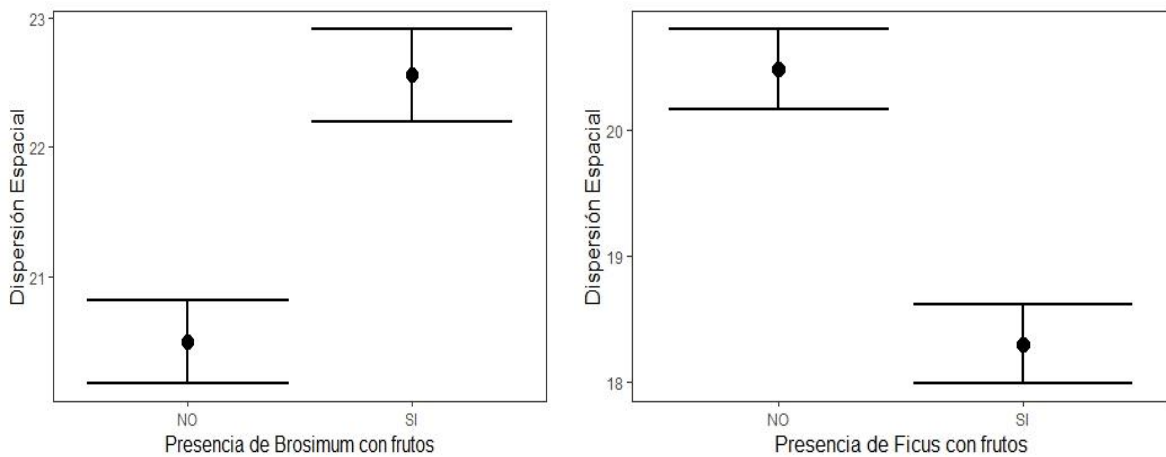


**Figura 16.** Relación entre el Número de *Ficus* con frutos, y Tasa de Fusión; e Índice de abundancia de frutos y Tasa de Fusión. La línea muestra el efecto de la variable en el eje X mientras que las otras variables predictoras del modelo se mantienen en su valor medio.

FUENTE: Elaboración propia

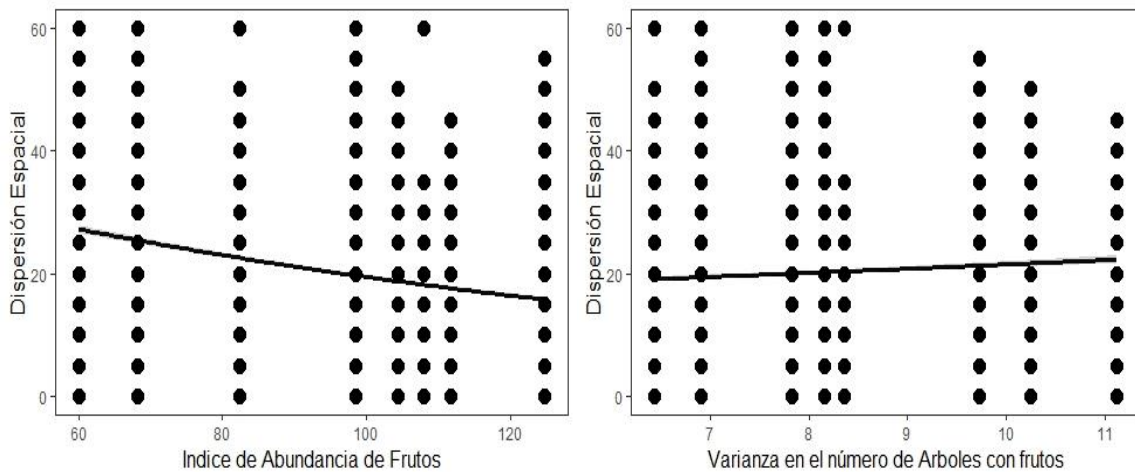
Para la dispersión espacial de individuos dentro de un mismo subgrupo el mejor modelo que lo explica incluyó 4 variables: Índice de Abundancia de frutos, Varianza en el número de árboles con frutos, Presencia de árboles de *Ficus* con frutos y presencia de *Brosimum* con frutos. El efecto de la Presencia de *Ficus* fue el mayor y negativo, es decir a mayor presencia de *Ficus* en el ambiente menor la separación de individuos en un subgrupo,

además de contrastar con el efecto de la variable presencia de *Brosimum* con frutos, lo cual se observa en la Figura 17. A su vez, las variables índice de abundancia de Frutos y varianza en el número de árboles con frutos tuvieron efectos contrastantes como se ve en la Figura 18, siendo sus efectos negativo y positivo respectivamente. Así hubo mayor distancia entre individuos de un mismo subgrupo cuando aumentaba la presencia de *Brosimum* y la heterogeneidad, mientras que la distancia disminuía ante la presencia de *Ficus* y mayor abundancia general de frutos.



**Figura 17.** Relación entre la presencia de *Brosimum* con frutos, y la dispersión espacial de individuos en un subgrupo; y presencia de *Ficus* con frutos y dispersión espacial de individuos en un subgrupo.

FUENTE: Elaboración propia



**Figura 18.** Relación entre el Índice de Abundancia de frutos y la dispersión espacial de individuos en un subgrupo; y Varianza en el número de árboles con frutos con la dispersión espacial de individuos en un subgrupo. La línea muestra el efecto de la variable en el eje X mientras que las otras variables predictoras del modelo se mantienen en su valor medio.

FUENTE: Elaboración propia

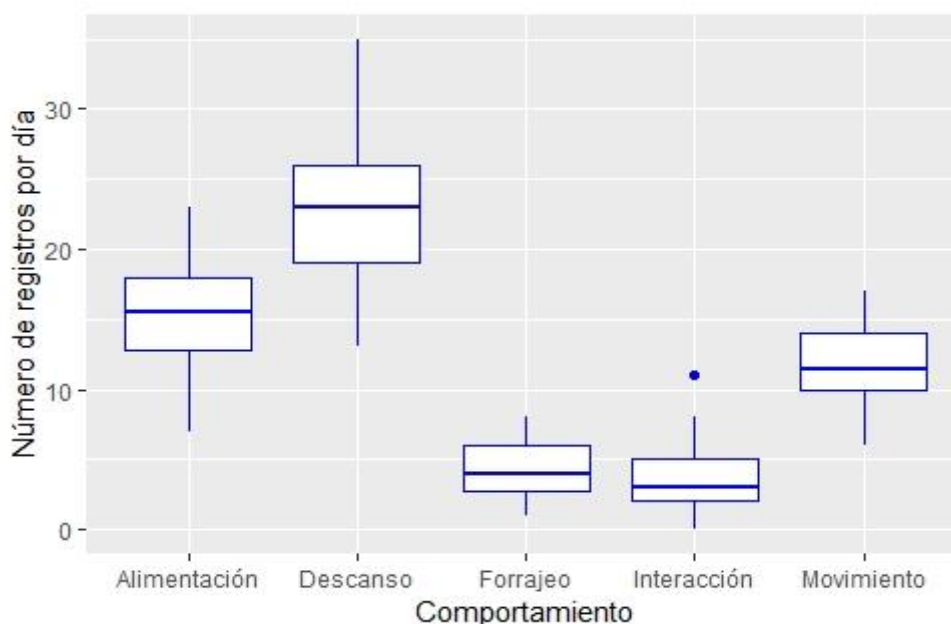
#### 4.4. RESULTADOS: CARACTERIZACIÓN DEL COMPORTAMIENTO

El esfuerzo de muestreo fue de 372 horas y 50 minutos de observación directa, realizando 2311 registros instantáneos. Del total de registros obtenidos, tal como se observa en la Tabla 6, el comportamiento más frecuente fue el de Descanso (39.33 por ciento), seguido de Alimentación (26.74 por ciento). Bajo la prueba estadística Kruskal-Wallis, se encontró que hubo diferencias significativas ( $p$  value  $< 0.05$ ,  $H= 166.34$ ) en los tiempos diarios registrados entre los comportamientos para todos los meses de estudio (Figura 19).

**Tabla 6.** Porcentajes y número de registros de las categorías comportamentales de *Ateles chamek*

Categoría Comportamental	N° de veces en total	%
Alimentación	618	26.74
Forrajeo	168	7.27
Descanso	909	39.33
Movimiento	474	20.51
Interacción social	142	6.15

FUENTE: Elaboración propia



**Figura 19.** Número promedio de registros por día para los comportamientos de *Ateles chamek*

FUENTE: Elaboración propia

Las categorías comportamentales por mes se presentan en la Tabla 7. Durante todos los meses, el comportamiento de Descanso fue el más frecuente, Figura 20.



**Tabla 7.** Porcentajes y registros mensuales de las categorías comportamentales de *Ateles chamek*

Categoría Comportamental	Agosto		Setiembre		Octubre		Noviembre	
	N° de veces	%	N° de veces	%	N° de veces	%	N° de veces	%
Alimentación	178	31.28	135	21.95	156	26.89	149	27.24
Forrajeo	49	8.61	45	7.32	41	7.07	33	6.03
Descanso	210	36.91	262	42.6	215	37.07	222	40.59
Movimiento	98	17.22	138	22.44	123	21.21	115	21.02
Interacción social	34	5.98	35	5.69	45	7.76	28	5.12

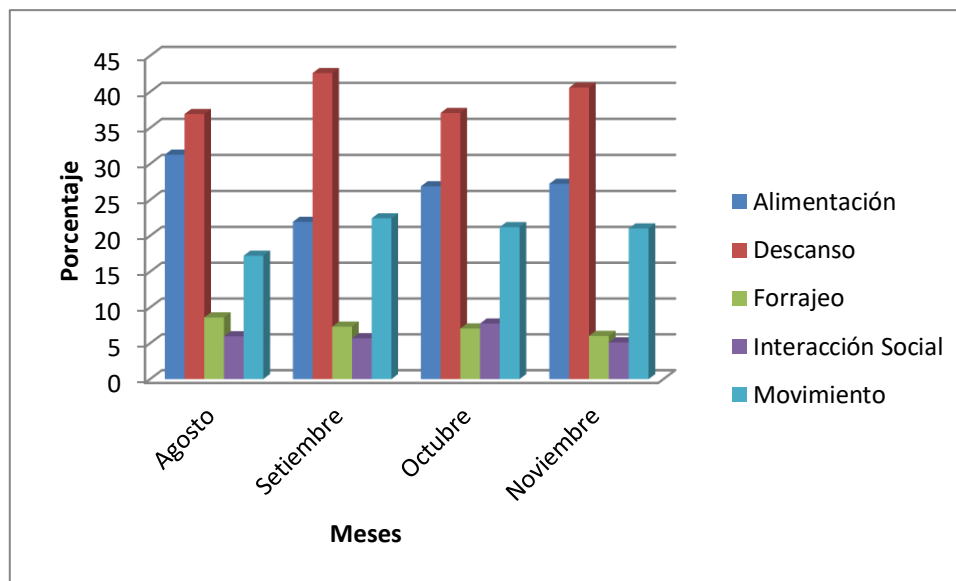
FUENTE: Elaboración propia

Para el mes de Agosto, el principal comportamiento fue Descanso (36.91 por ciento), seguido por Alimentación (31.28 por ciento), luego la categoría Movimiento con 17.22 por ciento. Tanto el comportamiento Alimentación como Forrajeo (8.61 por ciento) registraron sus valores más altos durante el estudio.

En Setiembre con 42.6 por ciento la categoría Descanso se mantenía como la más frecuente, además de alcanzar su máximo valor entre los meses. Sin embargo, a diferencia de Agosto, el comportamiento Movimiento (22.44 por ciento) fue el segundo más importante, alcanzando también su máximo valor. Alimentación registró un valor de 21.95 por ciento.

Para Octubre, el comportamiento Descanso disminuyó (37.07 por ciento) respecto a Setiembre, seguido de Alimentación (26.89 por ciento). Para Movimiento, su valor (21.21 por ciento) se mantuvo cercano al obtenido en Setiembre. En este mes se observó el mayor valor para el comportamiento Interacción social con 7.76 por ciento.

Por último, para Noviembre, Descanso registró un valor de 40.59 por ciento, seguido de Alimentación con 27.24 por ciento. Además, fue el mes donde tanto Interacción social como Forrajeo, obtuvieron sus mínimos valores con 5.12 por ciento y 6.03 por ciento respectivamente. La variación de las categorías comportamentales durante los meses se representan en la Figura 20.



**Figura 20.** Porcentaje mensual de los comportamientos de *Ateles chamek*  
FUENTE: Elaboración propia

Respecto a los 3 periodos del día; Del amanecer a las 10 horas, de las 10 horas a las 14 horas, y de las 14 horas al atardecer; se puede observar la distribución de cada comportamiento según el periodo del día en la Tabla 8.

**Tabla 8.** Porcentajes y número de registros de las categorías comportamentales de *Ateles chamek* según el periodo del día

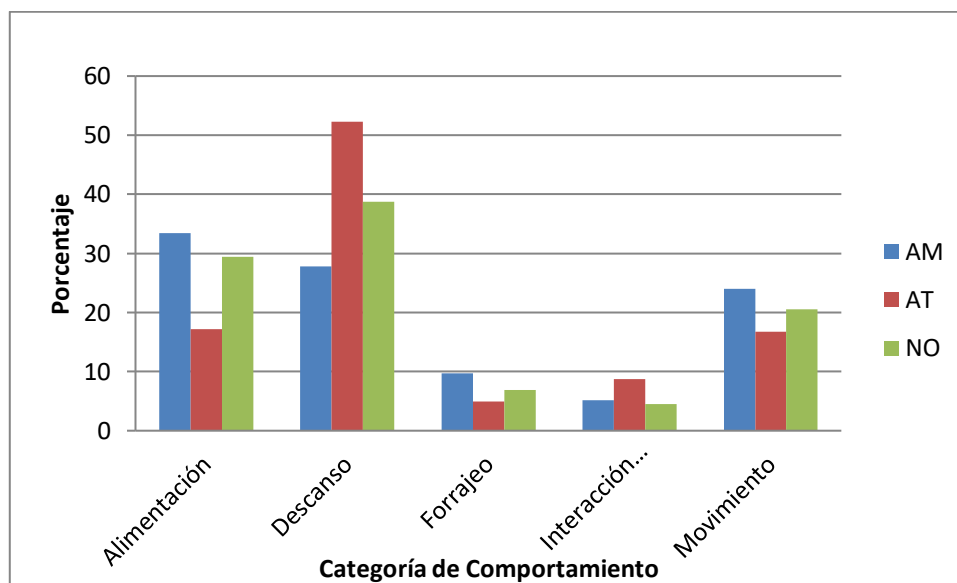
Categorías comportamentales	Del amanecer a las 10 horas		De las 10 a las 14 horas		De las 14 horas al atardecer	
	N° de veces	%	N° de veces	%	N° de veces	%
Alimentación	273	33.41	131	17.17	215	29.41
Descanso	227	27.79	399	52.29	283	38.72
Forrajeo	79	9.67	38	4.98	50	6.84
Interacción social	42	5.14	67	8.78	33	4.51
Movimiento	196	23.99	33	16.78	150	20.52

FUENTE: Elaboración propia

Del amanecer a las 10 horas, el comportamiento Alimentación más importante seguido de Descanso con 27.79 por ciento, y luego Movimiento 23.99 por ciento, Figura 4. El comportamiento menos frecuente fue Interacción social, tal como se puede observar en la Figura 21.

Para el periodo entre las 10 y 14 horas, el comportamiento Descanso por mucho fue el más frecuente con 52.29 por ciento. Luego Alimentación y Movimiento con porcentajes muy similares, 17.17 por ciento y 16.78 por ciento. En este periodo el comportamiento de Forrajeo fue el menos frecuente con 4.98 por ciento.

Por último, desde las 14 horas hasta el atardecer el comportamiento Descanso (38.72 por ciento) se mantuvo como el más importante, seguido de Alimentación (29.41 por ciento) y Movimiento (20.52 por ciento). Además fue el horario con la frecuencia más baja para Interacción social con 4.51 por ciento. El comportamiento Forrajeo obtuvo un valor de 6.84 por ciento.



**Figura 21.** Porcentaje de los comportamientos de *Ateles chamek* según el período del día. AM= Del amanecer a las 10 horas, AT= Entre las 10 y 14 horas, NO= De las 14 horas al atardecer.

FUENTE: Elaboración propia

## 4.5 DISCUSIONES

### 4.5.1 DINÁMICAS DE FISIÓN-FUSIÓN Y SU RELACIÓN CON LA DISPONIBILIDAD DE FRUTOS

Symington (1988b), midió la disponibilidad de frutos (en cm<sup>2</sup>) para la estación biológica Cocha cashu, y registró que ésta alcanzaba su menor valor en Agosto, aumentando progresivamente hasta Octubre, para luego disminuir en Noviembre. Para el presente estudio, el índice de abundancia de frutos alcanzó su mayor valor para Agosto y su menor valor para Setiembre, describiendo una fluctuación distinta al de Symington (1988b). Sin embargo, el presente estudio solo midió abundancia de frutos para la Familia Moraceae.

Para Cocha cashu, ya se ha registrado la importancia de la Familia Moraceae para la temporada seca porque: constituye la familia más representativa en la dieta de los maquisapas; y muchas de las especies de Moraceas son un recurso primario mensual (Kanashiro, 2009; Terborgh, 1983; Symington, 1988b). Además, autores como Arroyo-Rodriguez y Mandujano (2006) y García del Valle, Muñoz, Estrada, Franco y Magaña (2001) señala que los árboles de las Moraceae suelen ser de gran tamaño, con una buena disponibilidad de alimento, además que les da el espacio físico necesario para descansar y realizar otras actividades.

Para el mes de Agosto se observó la mayor riqueza de especies fructificando (17) así como una gran cantidad de árboles de *Ficus* con frutos, lo cual evidentemente repercute en el mayor valor del índice de abundancia de frutos de la familia Moraceae, en Octubre se presentó la menor riqueza de especies con frutos (3), aunque no fue el mes para el menor valor del índice.

Aunque el número de árboles de *Ficus* con frutos alcanzó su mayor valor para el mes de Agosto, se mantuvo presente durante toda la temporada, siendo una especie representativa en todos los meses a excepción del mes de Octubre. Los *Ficus* tienen una periodicidad prolongada en su fructificación (Aquino & Bodmer, 2004), lo cual explica el comportamiento de esta variable.

En relación al *Ficus*, Terborgh (1983, 1986) manifestó la importancia de este género durante la temporada seca no solo para las maquisapas, sino también para los primates y comunidad frugívora en general, representando un género clave y del rol crítico durante los periodos de escasez para los bosques lluviosos. Es altamente abundante, de carácter

asincrónico y por sus tamaño y copas grandes permite largo periodos de forrajeo (Kanashiro, 2009; Symington, 1987; Tello, 2003).

El género *Brosimum* alcanzó su mayor valor para el mes de Noviembre, en donde tanto la especie de *Brosimum Alicastrum* como *Brosimum lactescens* estuvieron fructificando, además que fue la especie más representativa para este mes. Los árboles de *Brosimum* presentan características contrastantes a los de *Ficus*, debido a su alta estacionalidad y distribución en baja densidad, pero aun así representan una parte importante de la dieta de las maquisapas durante la temporada seca (Kanashiro, 2009).

En relación al el tamaño de subgrupos para la época seca en promedio fue de 4.072 individuos, y varió de 1 a 17 individuos, rango de variación de individuos similar al encontrado por Shimooka (2003) en la Macarena, Colombia, con *Ateles belzebuth belzebuth*); aunque para el promedio, en Colombia se registró un promedio de 5 individuos. Por otro lado, en investigaciones como el de Chapman (1990) con *Ateles geoffroyi* se observaron subgrupos de hasta 35 individuos, y las medias en los meses de temporada seca alcanzaron valores muchos mayores al registrado en esta investigación.

Para la estación biológica de Cocha Cashu, Symington (1988b) registró valores promedio de individuos por subgrupo menores a los encontrados en este estudio. El máximo promedio fue registrado para Octubre con un valor cercano a 4 individuos, mientras que aquí fue para Noviembre con 4.43 individuos.

Respecto a la relación con la disponibilidad de frutos, la heterogeneidad del ambiente fue el más importante, teniendo un efecto negativo en el tamaño. Tal como señala Chapman (1990) y Chapman et al. (1995) la distribución de los parches de alimentación establece un límite a la cantidad de individuos que pueden asociarse entre sí. Así, una distribución más heterogénea se manifiesta en una mayor distancia de viaje para llegar a los recursos alimenticios y por lo tanto en subgrupos más pequeños.

En relación a la abundancia general de frutos de la Familia Moraceae, se encontró que cuanto mayor era la abundancia, mayor la cantidad de individuos. Esto está ampliamente corroborado en estudios previos como el de Asensio, Korstjens y Aureli (2009), Chapman (1990), Chapman et al. (1995), Pinacho-Guendulain y Ramos-Fernández (2017), Shimooka (2003), Smith-Aguilar, Ramos-Fernandez y Getz (2016), Symington (1988b). Cuando hay mayor cantidad de frutos, la competencia intragrupal y el costo de viaje a parches disminuye, lo que permite una mayor cantidad de individuos.

A su vez, el número de *Ficus* con frutos tuvo en efecto contrario al índice de abundancia de frutos. Tal como lo señala Terborgh (1983) los *Ficus* son los recursos más abundantes durante la época seca, de tal manera que los subgrupos tienen mayor probabilidad de dispersarse en éstos y reducir así su número a través de los recursos disponibles para su alimentación. Estudios como el de Ramos-Fernandez, Boyer y Gomez (2006) y Pinacho-Guendulain y Ramos-Fernández (2017), demuestran la consistencia de esta interpretación.

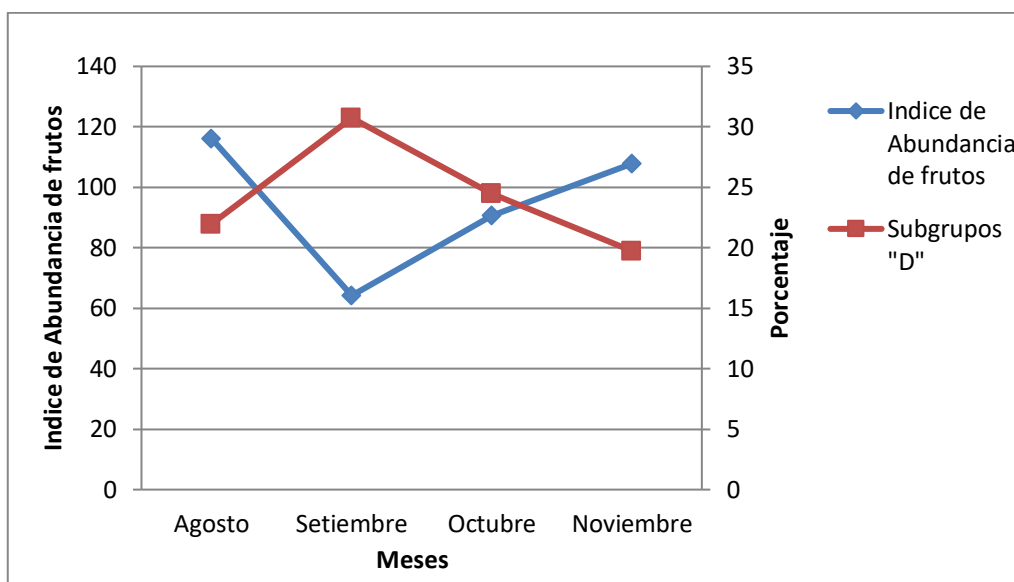
En cuanto a la composición, se observó una mayor proporción de grupos conformados por una o más de una hembra adulta con juveniles. Luego grupos mixtos con juveniles, solo hembras o machos se observaron en menor proporción. En la investigación realizada por Chapman (1990) también se observó una mayor proporción de grupos con presencia de hembras, e incluso era más probable 16.2 veces ver a una hembra solitaria o con juvenil que a un macho solitario. En ambos estudios, la asociación hembra/s adulta y juvenil fue la más vista.

El hecho de observar más hembras se sostiene en resultados registrados previamente: a) Para Cocha cashu, Symington (1998a) encontró que la proporción de hembras respecto a los machos es de 2.6-3.1 hembras por cada individuo macho, por lo que es más probable el avistamiento de subgrupos conformados solo por hembras; b) Las hembras suelen conectarse más con otros individuos de la comunidad para formar pequeños subgrupos para evitar la competencia alimentaria (Slater, Schaffner y Aureli, 2009) o riesgo de predación (a pesar de su tamaño no están exentos de eventos de predación; en el año del presente estudio se observó a una Águila harpía cazando a una maquisapa); mientras que los machos se suelen encontrar más en subgrupos formados por 1 solo individuo y estando patrullando en las zonas límites del área de morada (Izawa, Kimura, & Nieto, 1997).

Sin embargo, cabe resaltar que aunque las hembras están más asociadas con otros individuos de la comunidad, los lazos que se presentan entre machos son más fuertes que aquellos presentes en las asociaciones hembra-hembra o mixtas, encontrándose una asociación no preferencial entre hembras (Aureli & Schaffner, 2008; Chapman, 1990; Pinacho-Guendulain y Ramos-Fernández, 2017; Ramos-Fernandez, Boyer y Aureli, 2009; Slater et al., 2009; Symington, 1990).

En relación a los meses, se observó que para el grupo conformado por más de una hembra y juveniles, la mayor proporción se observó en Setiembre cuando el índice de abundancia de frutos fue el menor en los cuatro meses (Figura 22). Así, se observa una tendencia que a

menor abundancia de frutos de la familia Moraceae, mayor la proporción de subgrupos conformados por más de una hembra y juveniles. Lo mismo sucede para subgrupos formados por solo hembras. Ramos-Fernandez et al., 2009 señalan que la asociación entre hembras es más frecuente a medida que los parches de alimentación son más escasos, sin embargo Shimooka (2003) encontró una relación inversa a la de este estudio y el de Ramos-Fernandez et al. (2009).



**Figura 22.** Comparación entre el índice de abundancia de frutos y la proporción de Subgrupos conformados por más de una hembra y juveniles  
FUENTE: Elaboración propia

Pinacho-Guendulain y Ramos-Fernández (2017) sostienen la hipótesis de existe un efecto positivo de los árboles de *Ficus* con frutos y un efecto negativo del índice de abundancia de frutos en relación a los subgrupos mixtos. Argumentan que a mayor número de *Ficus*, habrá menor área que recorrer/patrullar por los machos, y así será más probable forrajeen en zonas donde las hembras lo hacen. Luego, a mayor índice de abundancia de frutos, sin una concentración de recursos como la del *Ficus*, los machos tenderán a dispersarse más, disminuyendo la probabilidad de que se formen subgrupos mixtos.

Para los meses de Agosto y Noviembre, subgrupos mixtos con juvenil/es fue la composición más frecuente. En estos meses se pudo observar que el Indice de abundancia de frutos fue mayor respecto a los meses de Setiembre y Octubre. Así se observa que para el estudio, cuando los valores de abundancia de frutos de la familia Moraceae fueron mayores, la composición de subgrupos mixtos alcanzó sus mayores porcentajes.

En relación a un recurso abundante como el *Ficus*, en el mes de Agosto se observó su mayor valor coincidiendo con el hecho de que los subgrupos mixtos fue el más abundante para dicho mes; sin embargo, para Noviembre se observó un valor bajo para los *Ficus* fructificando, pero aun así los subgrupos mixtos con juvenil/es fue el más representativo durante el mes. De tal manera que no se observó consistencia en el efecto de los *Ficus* sobre la conformación de subgrupos mixtos.

Un aspecto a resaltar, sobre la conformación de subgrupos, fue que las categorías más representativas a lo largo de todos los meses, presentaron juveniles en su conformación. Estudios como el de Eisenberg (1973) y Symington (1987); señalan que aunque las fechas de natalidad para *Ateles* se dan a través de todo el año, estas son más frecuentes entre los meses de Setiembre y Diciembre, lo cual podría explicar la mayor presencia de subgrupos con juveniles.

La dispersión espacial de individuos dentro de un mismo subgrupo se explica para el presente estudio bajo 4 variables: Índice de Abundancia de frutos, Varianza en el número de árboles con frutos y presencia de árboles de *Ficus* y *Brosimum* con frutos. La variable Presencia de *Ficus* con frutos fue la de mayor efecto y de relación negativa.

Estudios como el de Aureli et al., (2012) utilizan y señalan la importancia de la distancia interindividual como una variable que permite cuantificar la variación temporal en la cohesión espacial entre individuos de un mismo subgrupo. Así también, resaltan el valor de los modelos socioecológicos para intentar explicar las fluctuaciones de la dispersión.

La mayor presencia de *Ficus* con frutos, espacialmente representa un mayor aglomeración de recursos alimenticios, por lo que es de esperarse que las distancias interindividuales disminuyan como respuesta a individuos agrupándose en recursos más juntos, corroborando así el efecto negativo de esta variables sobre la dispersión. Por otra parte, la presencia de *Brosimum* con frutos generó un efecto positivo en la dispersión, observándose así como las características particulares de cada tipo de recurso alimenticio generan efectos contrastantes en el comportamiento de *Ateles*.

Así también, la variable índice de abundancia y varianza también esbozan efectos contrastantes. Autores como Schreier y Swedell (2012) y Sugiura, Shimooka y Tsuji (2011) apuntan que en algunos primates la dispersión espacial disminuye cuando el índice de abundancia aumenta, corroborándose así la relación inversa obtenida en la presente



investigación. Por su parte, el estudio de Pinacho-Guendulain y Ramos-Fernández (2017), también sustentan esta relación.

Un mayor heterogeneidad del ambiente representa parches de forrajeo más dispersos, trayendo consigo una mayor dispersión de los individuos a través de sus recorridos para forrajear. Esta relación positiva se observó en los resultados obtenidos. Sueur et al. (2011) señala que en ambientes heterogéneos, el proceso de obtener información acerca de los parches con frutos se hace más complicado, por lo que los individuos se dispersan más para saber dónde se encuentran los recursos alimenticios.

Tal como lo señalan estudios como el de Ramos-Fernandez et al. (2006), Asensio et al. (2009) y Ramos-Fernandez et al. (2011), la cohesividad en maquisapas responde a la estructura del ambiente de forrajeo, y la fluctuación de la misma, a través de los cambios en la dispersión, representa una solución óptima al problema de explotar recursos altamente variables.

Para la tasa de fisión, las variables Índice de Abundancia de frutos, Varianza en el número de árboles con frutos y Presencia de *Brosimum* con frutos explican su comportamiento. Las primeras dos variables tuvieron efectos contrastantes, efectos que ya hemos observado anteriormente sobre otras variables de comportamiento de *Ateles*. Ante la mayor presencia de un recurso poco abundante, como el *Brosimum*, los individuos se dispersan más, lo cual resulta en tasas de fisiones más activas. Este efecto positivo del *Brosimum* se observó en los resultados.

Para la tasa de fusión, las variables significativas que le afectan son 5: Índice de Abundancia de frutos, Varianza en el número de árboles con frutos, Número de árboles de *Ficus* con frutos, Número de *Brosimum* con frutos y Presencia de *Ficus* con frutos. La variable de mayor efecto fue la heterogeneidad, con un efecto negativo, mismo efecto presentó también el número de *Brosimum*. Las demás variables tuvieron efectos positivos. Ante un ambiente heterogéneo, las maquisapas tenderán a dispersarse, por lo que las tasas de fusiones no serán tan altas.

Tanto las tasas de fisión como de fusión fluctúan de tal manera que permiten a los individuos de *Ateles* disminuir su competencia por comida (Asensio et al., 2009). Por ejemplo, durante temporadas en donde los individuos presentan conflictos de intereses, las tasas de fisiones aumentarán (Kerth, 2010), o cuando el ambiente de forrajeo es

impredecible y heterogéneo, mayor flujo de información entre los individuos es necesario, así aumentando las dinámicas de fisión-fusión (Sueur et al., 2011).

En todo caso, tanto las fusiones como fisiones permiten a los individuos usar sus recursos tan eficientemente como les sea posible (Asensio et al., 2009), y tal como se obtuvo en los resultados, estas tasas fluctuarán y amoldarán de acuerdo a las variaciones de su ambiente de forrajeo.

Para el tamaño de subgrupo, dispersión espacial dentro de un subgrupo y tasas de fisión-fusión, tanto la variable predictora índice de abundancia de frutos de la familia Moraceae y varianza en el número de árboles con frutos aparecieron como significativas. Observándose así como la disponibilidad de frutos resulta de suma importancia para las dinámicas de fisión-fusión (Aureli et al., 2008; Di Fiore et al., 2008; Koenig et al., 2013). A su vez, aunque no ha sido ampliamente estudiado el efecto de la heterogeneidad del ambiente, como la abundancia de frutos, esta resulta también relevante para las dinámicas fisión-fusión de las maquisapas.

Otro aspecto interesante a resaltar es el efecto contrastante entre el índice de abundancia de frutos de la familia Moraceae y variables relacionadas a recursos específicos como el *Brosimum* o *Ficus*; y a su vez es el efecto contrastante que tuvieron las variables relacionadas a los *Ficus* y *Brosimum*. Esto revela que: los comportamientos de las maquisapas analizados a escalas específicas como el de recursos alimenticios en particular, pueden esbozar resultados diferentes a aquellos que se realizan bajo escalas más grandes; y que incluso dentro de escalas específicas existen diferencias resaltantes como el que se presentó entre los *Ficus* y al *Brosimum*.

#### **4.5.2. CARACTERIZACIÓN DEL COMPORTAMIENTO**

En el siguiente estudio se encontró que el comportamiento más frecuente fue el de Descanso, seguido de Alimentación y Viaje. Estudios anteriores a este (Kanashiro, 2009; van Roosmalen 1985; Symington, 1987; White, 1986), realizados durante la época seca, coinciden que para *Ateles* el orden de frecuencia para los comportamientos es el mismo al obtenido en esta caracterización; tal como se puede observar en la Tabla 9.

**Tabla 9.** Comparación de los porcentajes de comportamiento para la época seca en 5 estudios. Para fines de comparación, el comportamiento Alimentación y Forrajeo se sumaron en este estudio, de tal manera que sea similar al comportamiento “Alimentación” de las anteriores investigaciones.

Comportamiento	White 1986	van Roosmalen 1985	Symington 1987	Kanashiro 2009	Presente estudio 2017
	Porcentajes durante la época seca				
Alimentación	31.28	28	29	30.58	34.01
Descanso	43.55	59	45	40.18	39.33
Viaje	24.82	13	26	22.79	20.51

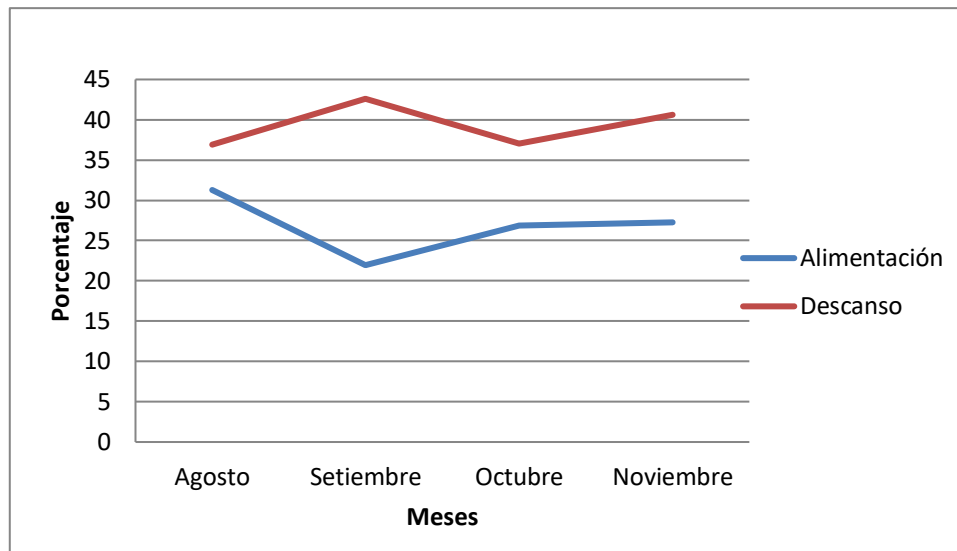
FUENTE: Elaboración propia

Respecto al último estudio realizado (Kanashiro, 2009) en época seca, en la estación biológica Cocha Cashu, para comportamiento de *Ateles*; el porcentaje de Descanso se mantuvo similar, más en el presente estudio se registró un mayor porcentaje de Alimentación y en contraposición el porcentaje del comportamiento Viaje disminuyó.

Según Kanashiro (2009) y Symington (1987), durante la época seca los maquisapas invierten mayor tiempo en descanso debido a que necesitan evitar un gasto de energía innecesario. Además, como los frutos son más escasos durante la época seca, a través del tiempo de viaje intentan optimizar el encuentro de estos ítems, alimentarse y tras lo cual queda un tiempo que pueden destinarlo a descansar o interactuar con los otros miembros del grupo. Desde el punto de vista morfológico, Strier (1987) menciona que la locomoción de semibraquiación es también muy costosa energéticamente, por lo que a un mayor tiempo de viaje, se necesitará resarcir luego con mayores tiempos de descanso.

Así mismo, el tiempo de descanso supone una reserva de energía para los primates en general, la cual luego podrá ser usada en forma de tiempos adicionales a comportamientos que son necesarios como la búsqueda del alimento (Dunbar, 1976; Wallace, 2005)

Por otra parte, Wallace (2005) y Quevedo et al. (2008) señalan que la proporción de tiempo de alimentación decrece a medida que la proporción de tiempo en movimiento aumenta. En este estudio, se encontró esta tendencia a través del periodo de muestreo, tal como se observa en la Figura 23.



**Figura 23.** Comparación del Comportamiento de Descanso y Alimentación a través de la temporada seca.

FUENTE: Elaboración propia

A través de los meses, se observó que los comportamientos variaban así como la fenología del bosque, una serie de estudios previos demuestran la variación del comportamiento de *Ateles* a través de los distintos meses (Castellanos, 1995; Kanashiro, 2009; Klein y Klein, 1977; Symington, 1987; Wallace, 2005).

Se observó que hubo una mayor proporción de tiempo en el comportamiento Alimentación en los meses de Agosto y Noviembre, meses en donde se observó también mayor abundancia de frutos. Wallace (2008a) menciona que el factor más importante que influye los patrones de rango de hábitat y uso de hábitat en *Ateles*, es la disponibilidad y distribución de los frutos, cuyos efectos también se observan a escalas más finas, actuando sobre la ecología de maquisapas a nivel de los tamaños de subgrupos o la duración de alimentación durante el día.

A diferencia del estudio de Kanashiro (2009), en donde el mes de Octubre registró la menor proporción de tiempo de Alimentación, en este estudio fue para el mes de Setiembre. Así también para Descanso, en esta investigación el mayor valor se presentó para Setiembre, mientras que en el 2009 fue en Octubre. La diferencia en las proporciones de tiempo para cada comportamiento a través de la temporada seca, entre el estudio de Kanashiro y el presente se observan en la Tabla 10.

**Tabla 10.** Comparación de los porcentajes de comportamiento a través de los meses de la época seca en 2 estudios. Para fines de comparación, el comportamiento Alimentación y Forrajeo se sumaron en este estudio, de tal manera que sea similar al comportamiento “Alimentación” de la anterior investigación.

Comportamiento	Kanashiro 2009				Presente estudio 2017			
	Ago	Set	Oct	Nov	Ago	Set	Oct	Nov
Alimentación	51.12	28.27	23.70	23.99	31.28	21.95	26.89	27.27
Descanso	26.12	37.60	49.71	44.22	36.91	42.6	37.07	40.59
Interacción	5.6	3.2	5.5	4.34	5.98	5.69	7.76	5.12
Movimiento	13.43	29.33	18.79	26.88	17.22	22.44	21.21	21.02

Fuente: Elaboración propia

Respecto a los comportamientos según el período del día, Descanso fue el mayor registrado de 10 a 14 horas. Durante estas horas, también se sentía una mayor sensación de calor debido al incremento de la temperatura ambiental, por lo que dedicar tiempo a otras actividades hubiese requerido un mayor gasto energético.

Para las horas de la mañana, la actividad Alimentación fue la más frecuente, resultado encontrado también por Kanashiro (2009) y Symington (1987). Gaulin y Gaulin (1982) señalan que alimentarse en horas de la mañana responde a requerimientos metabólicos tras el periodo nocturno de ausencia de alimentos. Sin embargo, desde las 14 h hasta el atardecer el comportamiento Descanso fue mayor a Alimentación, lo cual no coincide con Symington (1987). Esto probablemente debido a que las horas bajo incidencia del sol se presentaron hasta casi ya el atardecer.

## V. CONCLUSIONES

Entre los meses de Agosto y Noviembre, para la Estación Biológica Cocha Cashu se puede concluir lo siguiente:

1. Sí existe relación entre las dinámicas de fisión-fusión de *Ateles chamek* y la disponibilidad de frutos de la Familia Moraceae en la estación biológica Cocha Cashu para el Parque Nacional del Manu, durante la temporada seca.
2. En relación a la disponibilidad de frutos, el índice de abundancia de frutos alcanzó su mayor valor durante el mes de Agosto, mientras que la varianza en el número de árboles con frutos lo alcanzó para Noviembre. La presencia de *Ficus* con frutos estuvo representativamente durante toda la temporada, a excepción del mes de Octubre, registrando el mayor valor para el número de árboles con frutos en Agosto; mientras que *Brosimum* solo registró presencia representativa para el mes de Noviembre
3. El tamaño promedio de subgrupo fue de 4.072 individuos, registrado su máximo valor para el mes de Noviembre. La dispersión espacial promedio fue de 20.65m, observándose su mayor valor para Setiembre. La tasa de fisión y fusión promedio fue 0.5812 y 0.6433 eventos por hora respectivamente; hubieron más eventos fisiones y fusiones en Setiembre y Agosto respectivamente.
4. Las dimensiones de las dinámicas de fisión-fusión exhibieron comportamientos contrastantes ante una escala general, como con aquellas variables relacionadas al índice de abundancia de frutos de la familia Moraceae y heterogeneidad del ambiente; y ante escalas más específicas, como al nivel de recursos alimenticios como el *Brosimum* y *Ficus*.
5. Los subgrupos fueron más pequeños cuando había mayor número de *Ficus* y *Brosimum* con frutos y ante un ambiente más heterogéneo, mientras que hubo más individuos por subgrupo cuando aumentó la abundancia general de frutos.
6. En cuanto a la tasa de fisión, los miembros de un mismo subgrupo se dividieron cuando hubo mayor presencia de *Brosimum* y heterogeneidad, mientras que dejaban de separarse a medida que aumentaba la abundancia general de frutos.

7. Para la tasa de fusión, se observó que los individuos se juntaban dentro de un mismo subgrupo cuando aumentaban la abundancia general de frutos y las variables relacionadas a los *Ficus*, sin embargo dejaban de unirse a medida que aumentó el número de *Brosimum* con frutos y la heterogeneidad.
8. Para la dispersión espacial de subgrupos, hubo mayor distancia entre individuos de un mismo subgrupo cuando aumentaba la presencia de *Brosimum* y la heterogeneidad, mientras que la distancia disminuía ante la presencia de *Ficus* con frutos y mayor abundancia general de frutos.
9. La composición de subgrupos con una o más hembras adultas fue la más frecuente, se registró una mayor tendencia de subgrupos con presencia de hembras a medida que el índice de abundancia de frutos disminuía.
10. El comportamiento más frecuente durante todos los meses fue la categoría denominada descanso, seguido de alimentación.

## **VI. RECOMENDACIONES**

1. Realizar el estudio en ambas temporadas, seca y húmeda, de tal manera que se pueda observar el comportamiento y dinámicas fisión-fusión en un ambiente donde: la Familia Moraceae es la principal fuente de recursos de frutos para las maquisapas; y un ambiente en donde la Familia Moraceae es importante en la alimentación de maquisapas, pero a su vez hay una mayor oferta de frutos de otras familias botánicas.
2. Es importante el estudio sostenido y a largo plazo de la comunidad de maquisapas de la estación biológica Cocha Cashu. Reconocer individuos de una comunidad de primates permite conocer las dinámicas a una escala grande, como las dinámicas propias de la comunidad; y a escalas específicas como comportamientos propios de los individuos.
3. Se sugiere realizar el análisis de la composición de subgrupos, ya no solo a un nivel cualitativo, sino cuantitativo mediante índices de asociación. Esto solo se podría observar siempre y cuando se realiza lo señalado en la recomendación previa.
4. Debido a la naturaleza social de las maquisapas, en donde las hembras y machos presentan características particulares de comportamiento, se sugiere realizar un análisis diferenciado en donde se pueda observar las dinámicas de fisión- fusión para cada sexo, y sus relaciones con variables ecológicas.



## VII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Altmann, J. (1974). Observational Study of Behavior: Sampling Methods. *Behaviour*, 49(3/4), 227-267. Recuperado de <http://www.jstor.org/stable/4533591>
2. Amanzo, J. (2006). Mamíferos medianos y grandes. En C. Vriesendorp, N. Pitman, J.I. Rojas, B.A. Pawlak, L. Rivera, L. Calixto, M. Vela & P. Fasabi (Eds.), *Perú: Matsés. Rapid Biological Inventories Report 16* (pp. 98-106). Illinois, IL: The Field Museum.
3. Aquino, R.Y., & Bodmer, R.E. (2004). Plantas útiles en la alimentación de primates en la cuenca del río Samiria, Amazonía peruana. *Neotropical Primates*, 7(1), 1-5.
4. Aquino, R.Y., Cornejo, F.M., Cortés-Ortiz, L., Encarnación, F.C., Heymann, E.W., Marsh, L.K., Mittermeier, R.A. (2015). Monkeys of Peru. Pocket Identification Guide. En R.A. Mittermeier & A.B. Rylands (Eds. de la serie), *Conservation International Tropical Pocket Guide Series*. United States, US: Conservation International.
5. Arroyo-Rodríguez, V., & Mandujano, S. (2006). Forest fragmentation modifies habitat quality for *Alouatta palliata*. *International Journal of Primatology*, 27(4), 1079-1076. doi: 10.1007/s10764-006-9061-0
6. Asensio, N., Korstjens, A.H., & Aureli, F. (2009). Fissioning minimizes ranging costs in spider monkeys: a multiple level approach. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(5), 649–659. doi: 10.1007/s00265-008-0699-9
7. Aureli, F., & Schaffner, C.M. (2007). Aggression and conflict management at fusion in spider monkeys. *Biology Letters*, 3(2), 147–149. doi: 10.1098/rsbl.2007.0041
8. Aureli, F., & Schaffner, C.M. (2008). Social interactions, social relationships and the social system of spider monkeys. En C.J. Campbell (Ed.), *Spider monkeys: Behavior, Ecology and Evolution of the Genus Ateles* (pp. 236-265). New York, NY: Cambridge Studies in Biological and Evolutionary Anthropology.
9. Aureli, F., Schaffner, C.M., Asensio, N., & Lusseau, D. (2012). What is a subgroup? How socioecological factors influence interindividual distance. *Behavioral Ecology*, 23(6), 1308–1315. doi: 10.1093/beheco/ars122

10. Aureli, F., Schaffner, C.M., Boesch, C., Bearder, S.K., Call, J., Chapman, C.A., Connor, R. (2008). Fission–fusion dynamics: new research frameworks. *Current Anthropology*, 49(4), 627–654. doi: 10.1086/586708
11. Baluarte, J. (1995). Comportamiento fenológico preliminar de cuatro especies forestales de áreas inundables. *Folia Amazónica*, 7(1-2), 205-217. doi: 10.24841/fa.v7i1-2.375
12. Barocas, A., Golden, H., Harrington, M.C., McDonald, D., & Ben-David, M. (2016). Coastal latrine sites as social information hubs and drivers of river otter fission-fusion dynamics. *Animal Behaviour*, 120, 103-114. doi: 10.1016/j.anbehav.2016.07.016
13. Bates, D.M. (2010). *lme4: Mixed-effects modeling with R*. New York, Estados Unidos de América: Springer-Verlag NY.
14. Bates, D.M, Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1–48. doi: 10.18637/jss.v067.i01
15. Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, H.H, & White, J.S. (2009). Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 24(3), 127–135. doi: 10.1016/j.tree.2008.10.008.
16. Burnham, K., & Anderson, A. (2002). *Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach*. New York, Estados Unidos de América: Springer-Verlag NY.
17. Burnham, K., Anderson, D., & Huyvaert, K. (2011). AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(1), 23-35. doi: 10.1007/s00265-010-1084-z
18. Campbell, C.J., Aureli, F., Chapman, C.A., Ramos-Fenandez, G., & Matthews, K. (2005). Terrestrial behaviour of *Ateles* spp. *International Journal of Primatology*, 26(5), 1039-1051. doi: 10.1007/s10764-005-6457-1.
19. Cant, J.G.H., Youlatos, D., & Rose, M.D. (2003). Suspensory locomotion of *Lagothrix lagothricha* and *Ateles belzebuth* in Yasuní National Park, Ecuador. *Journal of Human Evolution*, 44(6), 685–699. doi: 10.1016/S0047-2484(03)00060-5

20. Castellanos, H.G. (1995). *Feeding behavior of Ateles belzebuth E. Geoffroy 1806 (Cebidae: Atelinae) in Tawadu Forest southern Venezuela* (Ph.D. Thesis). University of Exeter, United Kingdom.
21. Chapman, C.A. (1987). Flexibility in diets of three species of Costa Rican primates. *Folia Primatologica*, 49(2), 90–105. doi: 10.1159/000156311
22. Chapman, C.A (1988). Patch use and patch depletion by the spider monkey and howling monkeys of Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Behaviour*, 105(1/2), 99-116. Recuperado de <http://www.jstor.org/stable/4534681>
23. Chapman, C.A. (1990). Association patterns of spider monkeys: the influence of ecology and sex on social organization. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 26(6), 409–414. doi: 10.1007/BF00170898
24. Chapman, C.A., Wrangham, R.W., & Chapman, L.J. (1995). Ecological constraints on group size: an analysis of spider monkey and chimpanzee subgroups. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36(1), 59–70. doi: 10.1007/BF00175729
25. Clutton-Brock, T. (1977). Some aspects of intraspecific variation in feeding and ranging behaviour in primates. En T. Clutton-Brock (Ed.), *Primate Ecology: Studies of Feeding and Ranging Behaviour in Lemurs, Monkeys, and Apes* (pp.539-556). London: Academic Press.
26. Collins, A.C. (2008). The taxonomic status of spider monkeys in the twenty-first century. En C.J. Campbell (Ed.), *Spider monkeys: Behavior, Ecology and Evolution of the Genus Ateles* (pp. 50-78). New York, NY: Cambridge Studies in Biological and Evolutionary Anthropology.
27. Collins, A.C., & Dubach, J.M. (2001). Nuclear DNA variation among spider monkeys (*Ateles*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 19(1), 67-75. doi: 10.1006/mpev.2000.0917
28. Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres. (2019). *Ateles chamek*. Recuperado de <https://cites.org/esp/node/19820>
29. Decreto Supremo N° 034-2004-AG, Categorización de especies amenazadas de Fauna silvestre. Diario El Peruano, Lima, Perú, 22 de Setiembre del 2004.
30. Dew, J.L. (2005). Foraging, food choice, and food processing by sympatric ripe-fruit specialists: *Lagothrix lagotricha poeppigii* and *Ateles belzebuth belzebuth*. *International Journal of Primatology*, 26(5), 1107–1135. doi: 10.1007/s10764-005-6461-5

31. Dew, J.L. (2008). Spider Monkeys as seed dispersers. En C.J. Campbell (Eds.), *Spider monkeys: Behavior, Ecology and Evolution of the Genus Ateles* (pp. 155-182). New York, NY: Cambridge Studies in Biological and Evolutionary Anthropology.
32. Di Fiore, A., & Campbell, C.J. (2007). The atelines: variation in ecology, behavior, and social organization. En C.J. Campbell, A. Fuentes, K.C. MacKinnon, M. Panger & S.K. Beader (Eds.), *Primates in Perspective* (pp.155-185). New York, NY: Oxford University Press.
33. Di Fiore, A., Link, A., & Dew, J.L. (2008). Diets of wild spider monkeys. En C.J. Campbell (Ed.), *Spider monkeys: Behavior, Ecology and Evolution of the Genus Ateles* (pp. 81-137). New York, NY: Cambridge Studies in Biological and Evolutionary Anthropology.
34. Dunbar, R.I.M. (1976). Some aspects of research design and their implications in the observational study of behavior. *Behaviour*, 58(1-2), 78–98. doi: 10.1163/156853976X00244
35. Eisenberg, J. (1973). Reproduction in two species of spider monkeys, *Ateles fusciceps* and *Ateles geoffroyi*. *Journal of mammalogy*, 54(4), 955-957. doi: 10.2307/1379089
36. Endo, W., Peres, C.A., Salas, E., Mori, S., Sanchez-Vega, J-L., Shepard, G.H., Pacheco, V. Game vertebrate densities in Hunted and Non hunted Forest sites in Manu national Park, Peru. *Biotropica*, 42(2), 251-261. doi: 10.1111/j.1744-7429.2009.00546.x
37. Freese, C.H., Heltne, P.G., Castro, N.R., & Whitesides, G. (1982). Patterns and determinants of monkey densities in Peru and Bolivia, with notes on distributions. *American Journal of Primatology*, 3, 52-90. doi: 10.1007/BF02693490
38. Froehlich, J.W., Supriantna, J., & Froehlich, P.H. (1991). Morphometric analyses of *Ateles*: systematic and biogeographic implications. *American Journal of Primatology*, 25(1), 1-22. doi: 10.1002/ajp.1350250102
39. García del Valle, Y., Muñoz, D., Estrada, A., Franco, B., & Magaña, M. (2001). Uso de plantas como alimento por monos aulladores, *Alouatta palliata*, en el parque Yumká, Tabasco, México. *Neotropical Primates*, 9, 112-118.
40. Gaulin, S.J., & Gaulin, C.K. (1982). Behavioral ecology of *Alouatta seniculus* in Andean Cloud Forest. *International Journal of Primatology*, 3(1), 1-52. doi: 10.1007/BF02693488

41. Gentry, A.H. (1983). Dispersal ecology and diversity in neotropical forest communities. En K. Kubitzki (Ed.), *Dispersal and Distribution: An International Symposium* (pp. 303-314). Berlin: Verlag Paul Parey.
42. Gentry, A.H. (1988). Changes in Plant Community Diversity and Floristic Composition on Environmental and Geographical Gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75(1), 1-34. doi: 10.2307/2399464
43. Gibson, K.N. (2008). *Mating tactics and socioecology of male white-bellied spider monkeys (Ateles belzebuth chamek)* (Ph.D. Thesis). Yale University, United States.
44. Giraldo, P., & Link, A. (2010). Variación en la Disponibilidad de los Frutos carnosos en un Bosque del Magdalena Colombiano. *Boletín Científico Centro de Museos de Historia Natural*, 14(2), 39-56. Recuperado de <http://www.scielo.org.co/pdf/bccm/v14n2/v14n2a02.pdf>
45. González, A., & Mandujano, S. (2003). Uso de fragmentos por *Ateles geoffroyi* en el sureste de México. *Neotropical Primates*, 11, 174-177. Recuperado de [https://www.researchgate.net/publication/266142831\\_USO\\_DE\\_FRAGMENTOS\\_POR\\_ATELES\\_GEOFFROYI\\_EN\\_EL\\_SURESTE\\_DE\\_MEXICO](https://www.researchgate.net/publication/266142831_USO_DE_FRAGMENTOS_POR_ATELES_GEOFFROYI_EN_EL_SURESTE_DE_MEXICO)
46. Groves, C. (2005). Order Primates. En D.E. Wilson & D.M. Reeder (Eds.), *Mammal Species of the World: A taxonomic and Geographic Reference* (3ra ed., pp.111-184). Baltimore: Johns Hopkins University Press.
47. Harvey, P.H., & Clutton-Brock, T.H. (1981). Primate home-range size and metabolic needs. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 8(2), 151-155. doi: 10.1007/BF00300828
48. Hulme, P.E. (1998). Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1(1), 32–46. doi: 10.1078/1433-8319-00050.
49. Izawa, K., Kimura, K., & Nieto, A.S. (1997). Grouping of the wild spider monkey. *Primates*, 20(4), 503-512. doi: 10.1007/BF02373432
50. Janson, C.H., & Goldsmith, M.L. (1995). Predicting group size in primates: foraging costs and predation risks. *Behavioral Ecology*, 6(3), 326–336. doi: 10.1093/beheco/6.3.326
51. Kanashiro, L.J. (2009). *Etología de Forrajeo de Ateles belzebuth chamek (Atelidae:Atelinae) en el Parque Nacional del Manu durante la temporada seca 2005* (Tesis para obtener el título profesional de Biólogo). Universidad Nacional Agraria La Molina. Perú.

52. Kapeller, P.M., & van Schaik, C.P. (2002). Evolution of primate social systems. *International Journal of Primatology*, 23(4), 707-740. doi: 10.1023/A:1015520830318
53. Kellogg, R., & Goldman, E.A. (1944). Review of the Spider monkeys. *Proceedings of The United States National Museum*, 96(3186), 1-45. doi: 10.5479/si.00963801.96-3186.1
54. Kerth, G. (2010). Group decision-making in animal societies. En P.M. Kappeler (Ed.). *Animal behaviour: Evolution and mechanisms* (pp.241-266). Heidelberg: Springer-Verlag.
55. Klein, L.L. (1971). Observations on copulation and seasonal reproduction of two species of spider monkeys, *Ateles belzebuth* and *A. geoffroyi*. *Folia Primatológica*, 15(3-4), 233–248. doi: 10.1159/000155382
56. Klein, L.L., & Klein, D.J. (1977). Feeding behaviour of the Columbian spider monkey. En T.H. Clutton-Brock. (Ed.), *Primate Ecology: Studies in Feeding and Ranging Behavior in Lemurs, Monkeys and Apes* (pp. 153-181). London: Academic Press.
57. Koenig, A., Scarry, C.J., Wheeler, B.C., & Borries, C. (2013). Variation in grouping patterns, mating system and social structure: what socioecological models attempt to explain. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1618), 20120348. doi: 10.1098/rstb.2012.0348
58. Korstjens, A.H., Verhoeckx, I.L., & Dunbar, R.I.M. (2006). Time as a constraint on group size in spider monkeys. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60(5), 683-694. doi: 10.1007/s00265-006-0212-2
59. Krishnamani, R., & Mahaney, W.C. (2000). Geophagy among primates: adaptive significance and ecological consequences. *Animal Behaviour*, 59(5), 899–915. doi: 10.1006/anbe.1999.1376
60. Kummer, H. (1971). *Primate Societies: Group techniques of ecological adaptation* (1 ed.). London, England: Transaction Publishers.
61. Lieberman, M., & Lieberman, D. (1986). An experimental study of seed ingestion and germination in a plant-animal assemblage in Ghana. *Journal of Tropical Ecology*, 2(2), 113–126. doi: 10.1017/S0266467400000717
62. Link, A. (2003). Insect-eating by spider monkeys. *Neotropical Primates*, 11, 104–107. Recuperado de [https://www.researchgate.net/publication/286023034\\_Insect-eating\\_by\\_spider\\_monkeys](https://www.researchgate.net/publication/286023034_Insect-eating_by_spider_monkeys)

63. Link, A., & Di Fiore, A. (2006). Seed dispersal by spider monkeys and its importance in the maintenance of neotropical rainforest diversity. *Journal of Tropical Ecology*, 22(3), 335–346. doi: 10.1017/S0266467405003081
64. Mendes Pontes, A.R. (1997). Habitat partitioning among primates in Maraca Island, Roraima, Northern Brazilian Amazonia. *International Journal of Primatology*, 18(2), 131-157. doi: 10.1023/A:1026364417523
65. Ministerio del Ambiente del Perú. (2011). *Informe final del estudio de especies CITES de primates peruanos*. Recuperado de <http://sinia.minam.gob.pe/documentos/estudio-especies-cites-primates-peruanos-revision>
66. Mittermeier, R.A., & Chaney, D.L. (1987). Conservation of primates and their habitats. En B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsake (Eds.), *Primate Societies* (pp. 477-490). Chicago: University of Chicago Press.
67. Nieves, M., Ascunce, M.S., Rahn, M.I., & Mudry, M.D. (2005). Phylogenetic relationships among some *Ateles* species: the use of chromosomic and molecular characters. *Primates*, 46(3), 155-164. doi: 10.1007/s10329-004-0120-x
68. Nunes, A. (1995). Foraging and ranging patterns in white-bellied spider monkeys. *Folia Primatológica*, 65(2), 85-99. doi: 10.1159/000156873
69. Peres, C.A. (1990). Effects of hunting on Western Amazonian primate communities. *Biological conservation*, 54(1), 47–59. doi: 10.1016/0006-3207(90)90041-M
70. Peres, C.A. (1994). Primates Responses to Phenological Changes in an Amazonian Terra Firme Forest. *Biotropica*, 26(1), 98-112. doi: 10.2307/2389114
71. Peres, C.A. (2000). Evaluating the impact and sustainability of subsistence hunting at multiple Amazonian forest sites. En J.G. Robinson, & E.L. Bennett (Eds.), *Hunting for Sustainability in Tropical Forests* (pp. 31-56). New York, NY: Columbia University Press.
72. Peters, R.H., Cloutier, S., Dube, D., Evans, A., Hastings, P., Kaiser, H., Kohn, D. (1988). The ecology of the weight of fruit on trees and shrubs in Barbados. *Oecologia*, 74(4), 612-616. doi: 10.1007/BF00380061
73. Pinacho-Guendulain, B., & Ramos-Fernández, G. (2017). Influence of Fruit Availability on the Fission–Fusion Dynamics of Spider Monkeys (*Ateles geoffroyi*). *International Journal of Primatology*, 38(3), 466-4884. doi: 10.1007/s10764-017-9955-z

74. Pulliam, R.H. (1973). On the advantages of flocking. *Journal of Theoretical Biology*, 38(2), 419–422. doi: 10.1016/0022-5193(73)90184-7
75. Quevedo, A., Pacheco, L., Roldán, A., & Aguilar, M. (2005). Ecología de *Ateles chamek humboldt* en un bosque húmedo montano de los Yungas bolivianos. *Neotropical Primates*, 15, 13-21. doi: 10.1896/044.015.0103
76. R Development Core Team. (2007). *R: A language and environment for statistical computing* (Versión 1.1.463). Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
77. Ramos-Fernández, G. (2005). Vocal communication in a fission–fusion society: do spider monkeys stay in touch with close associates?. *International Journal of Primatology*, 26(5), 1077–1092. doi: <https://doi.org/10.1007/s10764-005-6459-z>
78. Ramos-Fernández, G. (2008). Communication in spider monkeys: the function and mechanisms underlying the use of the whinny. En C.J. Campbell (Ed.), *Spider monkeys: Behavior, Ecology and Evolution of the Genus Ateles* (pp. 220-235). New York, NY: Cambridge Studies in Biological and Evolutionary Anthropology.
79. Ramos-Fernandez, G., & Ayala-Orozco, B. (2003). Population size and habitat use of spider monkeys in Punta Laguna, Mexico. En L.K. Marsh (Ed.), *Primates in Fragments: Ecology and Conservation* (pp. 191-209). New York, NY: Kluwer Plenum Press.
80. Ramos-Fernandez, G., Boyer, D., Aureli, F., & Vick, L. (2009). Association networks in spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(7), 999–1013. doi: 10.1007/s00265-009-0719-4
81. Ramos-Fernandez, G., Boyer, D., & Gomez, V.P. (2006). A complex social structure with fission–fusion properties can emerge from a simple foraging model. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60(4), 536–549. doi: 10.1007/s00265-006-0197-x
82. Ramos-Fernandez, G., Pinacho-Guendulain, B., Miranda-Pérez, A., & Boyer, D. (2011). No evidence of coordination between different subgroups in the fission–fusion society of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *International Journal of Primatology*, 32(6), 1367–1382. doi: 10.1007/s10764-011-9544-5
83. Ramos-Fernández, G., & Wallace, R.B. (2008). Spider monkeys conservation in the twenty-first century: recognizing risks and opportunities. En C.J. Campbell (Ed.), *Spider monkeys: Behavior, Ecology and Evolution of the Genus Ateles* (pp. 351-



- 376). New York, NY: Cambridge Studies in Biological and Evolutionary Anthropology.
84. Rosenberger, A.L. (1992). Evolution of New World Monkeys. En S. Jones, R. Martin, & D. Pilbeam (Eds.), *The Cambridge encyclopedia of human evolution* (pp. 209-216). New York, NY: Cambridge University Press.
  85. Rosenberger, A.L., Halenar, L., Cooke, S.B., & Hartwig, W.C. (2008). Morphology and evolution of the spider monkeys, genus *Ateles*. En C.J. Campbell (Ed.), *Spider monkeys: Behavior, Ecology and Evolution of the Genus Ateles* (pp- 236-265). New York, NY: Cambridge Studies in Biological and Evolutionary Anthropology.
  86. Rosin, C., & Swamy, V. (2013). Variable density responses of primate communities to Hunting pressure in a western Amazonian River Basin. *Neotropical Primates*, 20(1), 15-31. doi: 10.1896/044.020.0105
  87. Schreier, A.L., & Swedell, L. (2012). Ecology and sociality in a multilevel society: ecological determinants of spatial cohesion in hamadryas baboons. *American Journal of Physical Anthropology*, 148(4), 580–588. doi: doi.org/10.1002/ajpa.22076
  88. Schupp, E.W., Fuentes, M. (1995). Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Ecoscience*, 2(3), 267–275. doi: 10.1080/11956860.1995.11682293
  89. Servicio Nacional de Áreas Naturales Protegidas. (2014). *Parque Nacional del Manu, Plan Maestro 2013-2018*. Lima, Perú: Servicio Nacional de Áreas Naturales Protegidas.
  90. Shimooka, Y. (2003). Seasonal variation in association patterns of wild spider monkeys (*Ateles belzebuth belzebuth*) at La Macarena, Colombia. *Primates*, 44(2), 83-90. doi: 10.1007/s10329-002-0028-2
  91. Shimooka, Y. (2005). Sexual differences in ranging of *Ateles belzebuth belzebuth* at La Macarena, Colombia. *International Journal of Primatology*, 26(2), 385-406. doi: 10.1007/s10764-005-2930-0
  92. Slater, K., Schaffner, C., & Aureli, F. (2009). Sex differences in the social behavior of wild spider monkeys (*Ateles geoffroyi yucatanensis*). *American Journal of Primatology*, 71(1), 21-29. doi: 10.1002/ajp.20618
  93. Smith-Aguilar, S.E., Ramos-Fernandez, G., & Getz, W.M. (2016). Seasonal changes in socio-spatial structure in a group of free-living spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *PloS One*, 11(6), e0157228. doi: 10.1371/journal.pone.0157228

94. Spehar, S.N., Link, A., & Di Fiore, A. (2010). Male and Female range use in a group of White-bellied spider monkeys (*Ateles belzebuth*) in Yasuní National Park. *American Journal of Primatology*, 72(2), 129-141. doi: doi.org/10.1002/ajp.20763
95. Stevenson, P.R. (2000). Seed dispersal by woolly monkeys (*Lagothrix lagothricha*) at Tinigua National Park, Colombia: dispersal distance, germination rates, and dispersal quantity. *American Journal of Primatology*, 50(4), 275–289. doi: 10.1002/(SICI)1098-2345(200004)50:4<275::AID-AJP4>3.0.CO;2-K
96. Stevenson, P.R., Castellanos, M.C., Pizarro, J.C., & Garavito, M. (2002). Effects of seed dispersal by Three Ateline monkey species on Seed Germination at Tinigua National Park, Colombia. *International Journal of Primatology*, 23(6), 1187–1204. doi: 10.1023/A:1021118618936
97. Strier, K. (1987). Activity budgets of Woolly Spider Monkeys or Muriquis (*Brachyteles arachnoides*). *American Journal of Primatology*, 13(4), 385-395. doi: 10.1002/ajp.1350130404
98. Sueur, C., King, A.J., Conradt, L., Kerth, G., Lusseau, D., Mettke-Hofmann, C., Schaffner, C.M. (2011). Collective decision-making and fission–fusion dynamics: a conceptual framework. *Oikos*, 120(11), 1608–1617. doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.19685.x
99. Sugiura, H., Shimooka, Y., & Tsuji, Y. (2011). Variation in spatial cohesiveness in a group of Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *International Journal of Primatology*, 32(6), 1348–1366. doi: 10.1007/s10764-011-9533-8
100. Swenson, J.J., Carter, C.E., Domec, J.C., & Delgado, C.I. (2011). Gold Mining in the Peruvian Amazon: Global Prices, Deforestation, and Mercury Imports. *PLoS ONE*, 6(4), e18875. doi: 10.1371/journal.pone.0018875
101. Symington, M.M. (1987). *Ecological and social correlates of party size in the black spider monkey, Ateles paniscus chamek*. (PhD Thesis). Princeton University, Princeton, Estados Unidos de América.
102. Symington, M.M. (1988a). Demography, ranging patterns, and activity budgets of black spider monkeys (*Ateles paniscus chamek*) in the Manu National Park, Peru. *American Journal of Primatology*, 15(1), 45–67. doi: 10.1002/ajp.1350150106
103. Symington, M.M. (1988b). Food competition and foraging party size in the black spider monkey (*Ateles paniscus chamek*). *Behaviour*, 105(1/2), 117-134. doi: 10.1163/156853988X00476

- 104.Symington, M.M. (1990). Fission-Fusion Social Organization in *Ateles* and *Pan.* *International Journal of Primatology*, *11*(1), 47-61. doi: 10.1007/BF02193695
- 105.Symonds, M.R., & Moussalli, A. (2011). A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *65*(1), 13–21. doi: 10.1007/s00265-010-1037-6
- 106.Tello, J. (2003). Frugivores at a Fruiting *Ficus* in South-eastern Perú. *Journal of Tropical Ecology*, *19*(6), 717-721. doi: 10.1017/S0266467403006114
- 107.Terborgh, J. (1983). *Five New World Primates: A study in Comparative Ecology*. New Jersey, Estados Unidos de América: Princeton University Press.
- 108.Terborgh, J. (1986). Keystone plant species in the tropical forest. En M. Soulé (Ed.), *Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity*. Massachusetts, Estados Unidos de América: Sinauer Associates.
- 109.Terborgh, J. (1990). An overview of Research at Cocha Cashu Biological Station. En Gentry, A. (Ed.). *Four Neotropical Primates*. Connecticut, Estados Unidos de América: Yale University Press.
- 110.Terborgh, J., Janson, C.H. (1986). The socioecology of primate groups. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *17*(1), 111-136. doi: 10.1146/annurev.es.17.110186.000551
- 111.van Roosmalen, M.G.M. (1985). Habitat preferences, diet, feeding strategy and social organization of the black spider monkey (*Ateles paniscus paniscus* Linnaeus 1758) in Surinam. *Acta Amazonica*, *15*(3/4), 1–238. Recuperado de <http://www.scielo.br/pdf/aa/v15s3-4/1809-4392-aa-15-s3-4-0007.pdf>
- 112.van Roosmalen, M.G.M., & Klein, L.L. (1988). The spider monkeys, genus *Ateles*. En R.A. Mittermeier, & A.B. Rylands (Eds.), *Ecology and Behavior of Neotropical Primates* (455-537). Washington DC: World Wide Fund for Nature.
- 113.van Schaik, C.P., Terborgh, J., Wright, J. (1993). The phenology of Tropical Forests: Adaptive significance and Consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *24*, 353-377. doi: 10.1146/annurev.es.24.110193.002033
- 114.van Schaik, C.P., van Noordwijk, M.A., de Boer, R.J., & den Tonkelaar, I. (1983). The effects of group size on time budgets and social behaviour in wild long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *13*(3), 173–181. doi: 10.1007/BF00299920

115. Vogel, E.R., & Janson, C.H. (2011). Quantifying Primate Food Distribution and Abundance for Socioecological Studies: An Objective Consumer-centered Method. *International Journal of Primatology*, 32(3), 737-754. doi: 10.1007/s10764-011-9498-7
116. Wallace, R.B. (2005). Seasonal variations in diet and foraging behavior of *Ateles chamek* in a southern Amazonian tropical forest. *International Journal of Primatology*, 26(5), 1053–1075. doi: 10.1007/s10764-005-6458-4
117. Wallace, R.B. (2006). Seasonal variations in black spider monkey (*Ateles chamek*) habitat use and ranging behavior in a southern Amazonian tropical forest. *American Journal of Primatology*, 68(4), 313-332. doi:10.1002/ajp.20227
118. Wallace, R.B. (2008a). Factors influencing spider monkey habitat use and ranging patterns. En C.J. Campbell (Ed.). *Spider monkeys: Behavior, Ecology and Evolution of the Genus Ateles* (pp.138-145). New York, NY: Cambridge Studies in Biological and Evolutionary Anthropology.
119. Wallace, R.B. (2008b). Towing the Party Line: Territoriality, Risky Boundaries and Male Group Size in Spider Monkey Fission–Fusion Societies. *American Journal of Primatology*, 70(3), 271-281. doi: 10.1002/ajp.20484
120. Wallace, R.B., Mittermeier, R.A., Cornejo, F., & Boubli, J.P. (2008). *Ateles chamek*. En *The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e.T41547A10497375*. Recuperado de <http://www.iucnredlist.org/details/41547/0>
121. Wallace, R.B., Painter, L., Rumiz, D., & Herrera, J. (2000). La Estacionalidad y el Manejo de Vida Silvestre en los bosques de Producción del Oriente de Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología*, 8, 65-81. Recuperado de [https://www.researchgate.net/profile/Damian\\_Rumiz/publication/240634143\\_La\\_estacionalidad\\_y\\_el\\_manejo\\_de\\_vida\\_silvestre\\_en\\_los\\_bosques\\_de\\_produccion\\_del\\_Oriente\\_de\\_Bolivia/links/004635389102dba53e000000/La-estacionalidad-y-el-manejo-de-vida-silvestre-en-los-bosques-de-produccion-del-Oriente-de-Bolivia.pdf](https://www.researchgate.net/profile/Damian_Rumiz/publication/240634143_La_estacionalidad_y_el_manejo_de_vida_silvestre_en_los_bosques_de_produccion_del_Oriente_de_Bolivia/links/004635389102dba53e000000/La-estacionalidad-y-el-manejo-de-vida-silvestre-en-los-bosques-de-produccion-del-Oriente-de-Bolivia.pdf)
122. Wallace, R.B., & Painter, R. (2003). Metodologías para medir la fenología de fructificación y su análisis con relación a los animales frugívoros. *Documentos, Ecología en Bolivia, Serie Metodología*, 2, 1-14. Recuperado de [https://www.researchgate.net/profile/Robert\\_Wallace7/publication/269398308\\_Metodologias\\_para\\_medir\\_la\\_fenologia\\_de\\_fructificacion\\_y\\_su\\_analisis\\_con\\_relacion\\_a\\_los\\_animales\\_frugivoros/links/54b67ff70cf24eb34f6d25fb/Metodologias-para-](https://www.researchgate.net/profile/Robert_Wallace7/publication/269398308_Metodologias_para_medir_la_fenologia_de_fructificacion_y_su_analisis_con_relacion_a_los_animales_frugivoros/links/54b67ff70cf24eb34f6d25fb/Metodologias-para-)

medir-la-fenologia-de-fructificacion-y-su-analisis-con-relacion-a-los-animales-frugivoros.pdf

123. White, F. (1986). Census and preliminary observations on the ecology of the black-faced black spider monkey (*Ateles paniscus chamek*) in Manu National Park, Peru. *American Journal of Primatology*, 11(2), 125–132. doi: 10.1002/ajp.1350110205

## **VIII. ANEXOS**

## ANEXO 1. Formato para toma de datos del Muestreo del comportamiento

Fecha	Hora	Tamaño	Composición	Dispersión	Fusión	Fisión	Comportamiento
18/09/2017	6:01	5	3	15	0	0	M
18/09/2017	6:11	5	3	15	0	0	M
18/09/2017	6:21	5	3	20	0	0	A
18/09/2017	6:31	4	3	25	0	1	M
18/09/2017	6:41	4	3	25	0	0	M
18/09/2017	6:51	4	3	25	0	0	F
18/09/2017	7:01	5	3	30	1	0	A
18/09/2017	7:11	5	3	30	0	0	M
18/09/2017	7:21	5	3	30	0	0	D
18/09/2017	7:31	1	1	0	0	1	D
18/09/2017	7:41	1	1	0	0	0	D
18/09/2017	7:51	1	1	0	0	0	M
18/09/2017	8:01	1	1	0	0	0	D
18/09/2017	8:11	1	1	0	0	0	D
18/09/2017	8:21	1	1	0	0	0	D
18/09/2017	8:31	6	6	30	1	0	A
18/09/2017	9:56	6	6	30	0	0	D
18/09/2017	10:06	6	6	35	0	0	D
18/09/2017	10:16	6	6	35	0	0	D
18/09/2017	10:26	3	6	15	0	1	D
18/09/2017	10:36	3	6	15	0	0	I
18/09/2017	10:46	3	6	10	0	0	D
18/09/2017	10:56	3	6	20	0	0	D
18/09/2017	11:06	3	6	15	0	0	M
18/09/2017	11:16	3	6	15	0	0	D
18/09/2017	11:26	3	6	10	0	0	D
18/09/2017	11:36	3	6	15	0	0	D
18/09/2017	11:46	3	6	15	0	0	A
18/09/2017	11:56	3	6	10	0	0	M
18/09/2017	12:06	3	6	10	0	0	M
18/09/2017	12:16	1	1	0	0	1	M
18/09/2017	12:26	1	1	0	0	0	A
18/09/2017	12:36	1	1	0	0	0	D
18/09/2017	12:46	1	1	0	0	0	M
18/09/2017	12:56	1	1	0	0	0	D
18/09/2017	13:06	1	1	0	0	0	D
18/09/2017	13:16	1	1	0	0	0	D
18/09/2017	13:26	1	1	0	0	0	D
18/09/2017	13:36	4	3	20	1	0	D
18/09/2017	13:46	4	3	20	0	0	D
18/09/2017	13:56	4	3	25	0	0	M
18/09/2017	14:06	4	3	25	0	0	M
18/09/2017	14:16	4	3	20	0	0	A
18/09/2017	14:26	4	3	25	0	0	M
18/09/2017	14:36	4	3	20	0	0	A
18/09/2017	14:46	3	3	15	0	1	I
18/09/2017	14:56	2	3	10	0	1	I
18/09/2017	15:06	4	3	15	1	0	A
18/09/2017	15:16	4	3	15	0	0	A

**ANEXO 2. Formato para toma de datos de la disponibilidad de frutos de la Familia Moraceae – Índice de Abundancia de frutos**

Número de Cuadrante	Fecha	Especie	DAP	Escala lineal de puntos	Número de árboles con frutos
1	25/09/2017	<i>Ficus pertusa</i>	0.65	3	1
1	25/09/2017	<i>Clarisia racemosa</i>	0.53	0	0
1	25/09/2017	<i>Ficus pertusa</i>	0.78	4	1
1	25/09/2017	<i>Clarisia racemosa</i>	0.85	0	0
1	25/09/2017	<i>Brosimum alicastrum</i>	0.82	3	1
1	25/09/2017	<i>atocarpus amazonicu</i>	0.47	0	0
1	25/09/2017	<i>Pseudolmedia laevis</i>	0.4	3	1
1	25/09/2017	<i>Ficus caspiensis</i>	1.06	0	0
1	25/09/2017	<i>Ficus sp. 2</i>	1.23	0	0
1	25/09/2017	<i>Ficus caspiensis</i>	0.88	0	0
1	25/09/2017	<i>Ficus amazonica</i>	0.69	0	0
1	25/09/2017	<i>Ficus ypsilophlebia</i>	0.71	0	0
2	25/09/2017	<i>Sorosea pileata</i>	0.38	0	0
2	25/09/2017	<i>Ficus obtusifolia</i>	0.85	0	0
2	25/09/2017	<i>Ficus coerulescens</i>	0.74	5	1
2	25/09/2017	<i>Pseudolmedia laevis</i>	0.39	1	1
2	25/09/2017	<i>Brosimum lactescens</i>	0.45	0	0
2	25/09/2017	<i>Ficus insipida</i>	0.62	1	1
2	25/09/2017	<i>Ficus americana</i>	0.94	0	0
2	25/09/2017	<i>Ficus pertusa</i>	0.57	1	1
2	25/09/2017	<i>Pseudolmedia laevis</i>	0.35	2	1
2	25/09/2017	<i>Brosimum lactescens</i>	0.73	0	0
2	25/09/2017	<i>Ficus americana</i>	1.02	0	0
2	25/09/2017	<i>Brosimum alicastrum</i>	0.74	2	1
2	25/09/2017	<i>Ficus sp. 1</i>	1.21	0	0
2	25/09/2017	<i>Ficus trigona</i>	0.48	0	0
2	25/09/2017	<i>Clarisia racemosa</i>	0.29	0	0
2	25/09/2017	<i>Ficus ypsilophlebia</i>	0.37	0	0
2	25/09/2017	<i>Ficus sp. 2</i>	0.67	0	0
3	26/09/2017	<i>Ficus sp. 3</i>	0.73	0	0
3	26/09/2017	<i>Ficus paraensis</i>	0.73	0	0
3	26/09/2017	<i>Ficus insipida</i>	0.93	4	1
3	26/09/2017	<i>Ficus insipida</i>	0.59	4	1
3	26/09/2017	<i>Clarisia racemosa</i>	0.47	0	0
3	26/09/2017	<i>Clarisia racemosa</i>	0.47	0	0
3	26/09/2017	<i>Ficus pertusa</i>	0.63	4	1
4	26/09/2017	<i>Ficus mathewsii</i>	0.61	0	0
4	26/09/2017	<i>Brosimum lactescens</i>	0.65	0	0
4	26/09/2017	<i>Ficus pertusa</i>	0.81	4	1
4	26/09/2017	<i>Brosimum alicastrum</i>	0.5	3	1
4	26/09/2017	<i>Ficus paraensis</i>	0.7	0	0
4	26/09/2017	<i>atocarpus amazonicu</i>	0.24	0	0
4	26/09/2017	<i>Ficus mathewsii</i>	0.38	0	0
4	26/09/2017	<i>Brosimum alicastrum</i>	0.44	2	1
4	26/09/2017	<i>Brosimum lactescens</i>	0.6	0	0
5	26/09/2017	<i>Ficus coerulescens</i>	0.68	2	1



**ANEXO 3. Formato para toma de datos de la disponibilidad de frutos de la Familia Moraceae – Varianza en el número de árboles con frutos**

Fecha	Especie	Individuo	Presencia de frutos (Si/no)	Total de árboles con frutos
28/09/2017	<i>Ficus coerulescens</i>	1	Si	6
28/09/2017		2	No	
28/09/2017		3	No	
28/09/2017		4	Si	
28/09/2017		5	Si	
28/09/2017		6	Si	
28/09/2017		7	Si	
28/09/2017		8	Si	
28/09/2017		9	No	
28/09/2017		10	No	
28/09/2017	<i>Ficus pertusa</i>	1	No	5
28/09/2017		2	No	
28/09/2017		3	No	
28/09/2017		4	Si	
28/09/2017		5	Si	
28/09/2017		6	Si	
28/09/2017		7	Si	
28/09/2017		8	No	
28/09/2017		9	Si	
28/09/2017		10	No	
28/09/2017	<i>Pseudolmedia laevis</i>	1	Si	9
28/09/2017		2	Si	
28/09/2017		3	Si	
28/09/2017		4	Si	
28/09/2017		5	Si	
28/09/2017		6	Si	
28/09/2017		7	No	
28/09/2017		8	Si	
28/09/2017		9	Si	
28/09/2017		10	Si	
28/09/2017	<i>Ficus insipida</i>	1	Si	7
28/09/2017		2	Si	
28/09/2017		3	Si	
28/09/2017		4	Si	
28/09/2017		5	Si	
28/09/2017		6	No	
28/09/2017		7	No	
28/09/2017		8	Si	
28/09/2017		9	Si	
28/09/2017		10	No	
28/09/2017	<i>Ficus killipi</i>	1	Si	6
28/09/2017		2	Si	
28/09/2017		3	Si	
28/09/2017		4	Si	
28/09/2017		5	Si	
28/09/2017		6	No	