

Comportamiento y caracterización genética de churucos de montaña (*Lagothrix lagothericha lugens*): inferencias en la filopatría de machos

Tesis
Maestría

Elsy Johanna Páez Crespo

Pablo R. Stevenson

Director

Andrés Link

Co-Director

**UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
DEPARTAMENTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
LABORATORIO DE ECOLOGÍA DE BOSQUES TROPICALES Y
PRIMATOLOGÍA
BOGOTÁ D.C.
2016-I**

RESUMEN

Dentro de los grupos sociales de primates, se espera que los animales del sexo filopátrico estén más estrechamente relacionados genéticamente entre sí que los miembros del sexo que se dispersa. Para la familia Atelidae, se ha descrito que los machos son generalmente el sexo filopátrico, mientras que las hembras representan el sexo que se dispersa. Debido a lo anterior, se espera que los machos incurran en más comportamientos afiliativos con individuos del mismo sexo, en comparación con los comportamientos exhibidos entre hembras. Sin embargo, en algunos estudios con monos churucos, se ha reportado evidencia de dispersión por ambos sexos. En este estudio se analizaron los patrones de dispersión, relaciones de parentesco y paternidad en dos grupos de monos churucos (*Lagothrix lagothricha lugens*) localizados en el Parque Nacional Natural Cueva de los Guácharos, Colombia, a partir de datos genéticos y comportamentales. Se colectaron muestras fecales de 64 individuos que residen en dos grupos sociales. Cada uno de los individuos fue genotipificado con un panel de 11 marcadores microsatélites polimórficos. Adicionalmente, se registraron 222 horas de comportamiento, donde los eventos tanto afiliativos como agonísticos fueron raros. No se encontraron diferencias entre machos y hembras en la proporción de tiempo que invierten en cada categoría de comportamiento y tampoco entre los comportamientos afiliativos registrados. Lo anterior, sugiere que las relaciones sociales entre los individuos adultos de estudio no dependen de los sistemas de dispersión y tampoco de la relación de parentesco entre los mismos. Por el contrario, a partir de los análisis genéticos se reconoció que los individuos machos tienen en promedio relaciones de parentesco más cercanas a comparación de las hembras. Esto último, soporta la idea de que los machos son el sexo más filopátrico en los monos churucos de montaña, así como en otros primates atelinos.

ABSTRACT

Inside primate social groups individuals of the philopatric sex are expected to be more closely related genetically to one another than members of the dispersing sex. Among atelines, males are usually described as the philopatric sex, while females are believed to disperse. Based on this, it is expected to observe more affiliative behaviors within males when compared to those within females of the same group. However, recent studies reported evidence that in woolly monkey groups both sexes may disperse. Taking in to account both genetic and behavioral data, this study examined the dispersal patterns, relatedness and paternity of two groups of highland woolly monkeys (*Lagothrix lagothricha lugens*) in Cueva de los Guácharos National Park, Colombia. Fecal samples from 64 individuals residing in two social groups were successfully genotyped using a panel of 11 polymorphic microsatellite markers. Additionally, we recorded 222 hours for behavioral observations, where both affiliative and agonistic events were rare. We found no sex-differences in the proportion of time males and females of the group spent in each behavioral category and even among affiliative behaviors. These results suggest that between adults, social relationships are not influenced by dispersal or kinship patterns. On the other hand, genetic analyses showed that in both study groups males were significantly more closely related genetically to one another, than females. Our results support the pattern of male philopatry among highland woolly monkeys as in other primate ateline species.

1. INTRODUCCIÓN

Los primates son los animales de dosel más importantes en términos de biomasa en bosques tropicales (Cant *et al.* 2001). Además presentan una gran diversidad en cuanto a su morfología, comportamiento y adaptaciones ecológicas. Todas estas características sumadas a la cercanía evolutiva con el hombre, hace que los primates sean considerados como de alta importancia de estudio (Wolfheim 1983). Dentro de los comportamientos que evidencian estos animales se encuentran todas las interacciones, relaciones y conflictos que se enmarcan dentro de las configuraciones sociales típicas, que generalmente, evidencian un elevado nivel de organización social (Colmenares 1996).

1.1. Estrategias reproductivas en primates

Uno de los temas que más ha interesado a los primatólogos ésta relacionado con la variación en las estrategias reproductivas de machos y hembras. En cuanto a los machos, muchos estudios han buscado evaluar los factores ecológicos que determinan la varianza en el éxito reproductivo de los machos en los grupos de primates. En estudios realizados por Carpenter (1942) con *Macaca mulatta*, se determinó que existe una correlación entre el rango de dominancia de los machos y el acceso a las hembras receptivas (Carpenter en: Altmann 1962). Posteriormente, se estableció que las relaciones entre la duración del estro de las hembras, el rango de dominancia de los machos y la probabilidad de tener acceso a una hembra receptiva, serían factores determinantes para el éxito reproductivo de los machos. Estas ideas se concentraron en el Modelo de Prioridad de Acceso, el cual predice la probabilidad de que un macho de cualquier rango de jerarquía en un grupo de cualquier tamaño, tendrá acceso a una hembra sexualmente receptiva (Altmann 1962). Según este modelo se concluye que los machos de altos rangos tendrán prioridad sobre los machos de rangos menores para el acceso a las hembras receptivas sexualmente (Hayakawa 2007).

Muchos estudios soportaron la idea de la existencia de una relación positiva entre las dos variables mencionadas anteriormente (Young & Hähndel 2013). Sin embargo, el Modelo de Prioridad de Acceso presenta una restricción importante: explica sólo los patrones próximos, pero no explica las razones últimas de la formación de grupos y la estabilidad. Por lo tanto identificar el número de hembras receptivas simultáneamente como el principal factor que restringe la capacidad del macho dominante para monopolizar la reproducción no es suficiente para explicar la presencia de sus subordinados en el grupo. Por consiguiente, no revela por qué los dominantes toleran que los subordinados tomen algunas de sus oportunidades reproductivas y por qué no tratan de ahuyentar a estos competidores (Port & Kappeler 2010).

Adicionalmente, en otros estudios se ha establecido que la relación que determinada el éxito reproductivo de los machos por su rango de dominancia, varía mucho entre especies de diferentes géneros, entre las especies de un mismo género o incluso dentro de un mismo

grupo a través del tiempo (Strier *et al.* 2011, Young & Hähndel 2013). Varios factores se han incluido para explicar la variación individual del éxito del reproductivo de los machos, dentro de los que se encuentran: costos energéticos de la vigilancia de pareja, estabilidad de las jerarquías de dominancia, invasiones por machos no residentes, extorsión sexual del macho, relaciones de parentela y formación de coaliciones entre machos (Alberts 2012; Young & Hähndel 2013).

Hipotéticamente, la estrategia reproductiva óptima para un macho, estaría asociada a una rápida maduración sexual, seguida por el acceso exclusivo de por vida de un número ilimitado de hembras fértiles. Sin embargo, los machos toman tiempo para crecer y madurar, compiten con sus rivales por el acceso de apareamiento exclusivo y con más frecuencia por la prioridad de acceso a las hembras receptivas, lo que depende de la elección por parte de las hembras y la cooperación para lograr una cópula exitosa (Kraus *et al.* 2008). La apreciación de estas restricciones en una estrategia ideal ayuda a explicar la diversidad de resultados existentes debido a que los machos se enfrentan a múltiples estrategias reproductivas con resultados que pueden variar dentro y entre las especies (Kappeler 2012).

1.2. Variación en las estrategias reproductivas de primates

Existe una gran diversidad de estrategias reproductivas de primates machos entre especies. Por ejemplo, en el caso de los gorilas de montaña (*Gorilla beringei*), los machos tienen una probabilidad del 85% de engendrar todos los descendientes del grupo durante su mandato, y no se presentan crías engendradas por machos extra-grupales (Bradley *et al.* 2005). Este patrón contrasta con lo que se reporta para otros primates como los chimpancés (*Pan troglodytes*), donde se establece una jerarquía de dominancia lineal, pero el macho alfa en una comunidad engendra sólo alrededor del 30% de las crías (Wroblewski *et al.* 2009). La paternidad extra-grupal en los chimpancés es rara (7% Vigilant *et al.* 2001, en: Kappeler 2012) o absolutamente ausente (Kappeler 2012).

Adicionalmente, se ha reconocido variación en el éxito reproductivo de los machos aún dentro de las especies. En estudios con sifakas (*Propithecus verreauxi*) se ha reportado que el macho dominante engendró el 91% de la descendencia de su grupo en una población (Kappeler & Schäffler 2008), mientras que en otra población, el 42% de todos los infantes se atribuyeron a un padre extra-grupo (Lawler 2007, en: Kappeler 2012). Así, incluso sin tener en cuenta las especies solitarias y especies monógamas, hay una gran variación en las estrategias reproductivas de los machos (la partición de fecundaciones entre los machos) tanto entre, como dentro de especies, variaciones que requieren explicación. Una línea de investigación primatológica se ha centrado tradicionalmente en la explicación de las diferencias interespecíficas comparando aspectos del sistema de apareamiento y rasgos sexualmente seleccionados (Alberts 2012).

1.3. Modelos de Sesgo Reproductivo (modelo transaccional y modelo de compromiso)

Una línea complementaria de la investigación se ha centrado en las reglas que determinan los patrones de sesgo reproductivo. Los primeros Modelos de Sesgo Reproductivo fueron contruidos en el supuesto de que un individuo dominante no sólo compite con individuos subordinados del mismo sexo, por oportunidades reproductivas, sino que también se beneficia de su presencia en el grupo (Port & Kappeler 2010). Por lo tanto, existe selección del macho dominante con el fin de no expulsar a los individuos subordinados como competidores, incluso aceptarlos dentro del grupo y hasta pueden tolerar algo de su esfuerzo reproductivo (Port & Kappeler 2010, Kappeler 2012). Las teorías de Sesgo Reproductivo se centran en dos modelos principalmente: modelo transaccional o de concesión, donde se asume que el individuo dominante controla completamente todas las oportunidades de reproducción dentro del grupo, sin embargo, es selectivo para conceder una parte de la reproducción a un individuo subordinado como un incentivo para que se quede en el grupo (Port & Kappeler 2010). Prediciendo así que los incentivos deben ser mayores a individuos no emparentados y que la probabilidad de reproducirse fuera del grupo es alta. Y adicionalmente, la teoría se centra en el modelo de compromiso, donde el sesgo reproductivo es el resultado de una lucha por la reproducción entre dominante y subordinado, infiriendo así que un individuo dominante es incapaz de controlar la reproducción de los subordinados completamente. En este escenario la varianza en éxito reproductivo varía directamente de la relación de jerarquía que exista entre el macho dominante y los subordinados. Este último modelo es similar al Modelo de Acceso Prioritario, solo que en este último, el macho dominante solo pierde oportunidades reproductivas cuando hay múltiples hembras en estro (Port & Kappeler 2000, Kappeler 2012).

Sin embargo, se ha establecido que el modelo transaccional y el modelo de compromiso presentan algunas debilidades cuando se aplican al estudio de primates. Por ejemplo, los modelos transaccionales se basan en el supuesto poco realista de que un solo macho controla por completo la reproducción; mientras que los modelos de compromiso no incorporan suficientemente las opciones de los individuos que se encuentran por fuera del grupo. Por lo tanto, un modelo realista de sesgo reproductivo debe explicar cómo se resuelve el conflicto sobre la reproducción dentro de los grupos, en ausencia de un control completo (enfoque de compromiso), teniendo en cuenta al mismo tiempo cómo el incentivo de cualquiera de los miembros del grupo supera la necesidad de disolver, desalojar o salir voluntariamente del grupo, (enfoque transaccional). Por lo anterior, se han propuesto enfoques sintéticos, como el “Modelo Bordered Tug-of War” pero, incluso los enfoques sintéticos son imperfectos. Por lo tanto, la investigación empírica en el marco del sesgo reproductivo sigue siendo orientada hacia la dicotomía entre el modelo transaccional y el modelo del compromiso (Port & Kappeler 2010).

1.4. Estrategias reproductivas de las hembras

Adicionalmente a las líneas de investigación mencionadas, se estableció la teoría socio-ecológica que predice que la distribución de las hembras receptivas en el tiempo y en el espacio es lo que principalmente predice la capacidad de los machos para monopolizar las oportunidades de fertilización (Emlen & Oring 1977). En las especies donde las hembras son solitarias, los machos individuales defienden el acceso exclusivo a una sola (todas las especies monógamas) o varias hembras, pero se desconoce en qué medida las diferencias de densidad femenina o la sincronía reproductiva explican esta diferencia fundamental (Eberle & Kappeler 2004).

Siempre que los machos no puedan monopolizar los grupos de hembras, compiten con una combinación de mecanismos para mejorar sus probabilidades individuales de apareamiento y la fecundación. En la mayoría de las especies, los machos establecen relaciones de dominancia basadas en la edad, la fuerza y el estado de la dispersión para mitigar los posibles costos de la agresión directa en el contexto de apareamiento. En la mayoría de los casos, el acceso a las hembras receptivas es rango-dependiente, es decir, los machos alfa presentan un éxito reproductivo más alto (Altmann *et al.* 1996; Alberts *et al.* 2003). La vigilancia de pareja (donde un macho impide una hembra aparearse con otros machos debido al mantenimiento de una estrecha proximidad durante su período receptivo), de hembras en estro es mecanismo conductual utilizado por los machos para implementar la ventaja sobre sus rivales. Los machos subordinados de los grupos, se aparean de manera oculta, mediante la formación de coaliciones contra los machos de alto rango (Schülke *et al.* 2010), o por medio de la formación temporal de amistades con hembras que les confieren privilegios de apareamiento (Palombit *et al.* 1997). La dispersión a otro grupo con mejores perspectivas reproductivas proporciona otra opción para los machos que son incapaces de desafiar a los machos locales de alto rango (Alberts & Altmann 1995).

1.5. Competencia entre machos por la fertilización

Adicionalmente, cuando los machos no pueden monopolizar los apareamientos con hembras en estro, la competencia por la fertilización continúa incluso después de las cópulas. La competencia por esperma (la competencia para la fertilización entre el espermatozoide de dos o más machos) ha dado lugar a una serie de adaptaciones conductuales, fisiológicas y anatómicas. La vigilancia post-copulatoria de pareja puede proporcionar una ventaja en la carrera por la fertilización; también existe una fuerte selección en los machos sometidos a la competencia de esperma para producir más y mayores eyaculaciones (facilitada por los testículos más grandes) y espermatozoides más rápidos (Anderson & Dixson 2002). Incluso después de la fertilización, los machos de algunas especies pueden ser capaces de inducir abortos, negando así el éxito reproductivo de los rivales (Beehner & Bergman, 2008). Más comúnmente, los primates machos matan a

los hijos dependientes que no son sus crías, acelerando de esta manera una oportunidad de apareamiento con la respectiva madre (van Schaik 2000).

Debido a que el éxito reproductivo es la última medida de la selección, las tácticas de comportamiento y otras características que confieren una ventaja ya sea antes o después de la cópula se encuentran bajo fuerte selección positiva. Estos efectos no sólo afectan los patrones de tolerancia y agresión de los machos a largo del tiempo evolutivo, pero también momentos óptimos de crecimiento, maduración y dispersión, así como el dimorfismo sexual en rasgos morfológicos relacionados con la competencia (Plavcan 2004 en: Kappeler 2012). Como resultado de la inversión parental baja, los machos también están menos preocupados por las posibles consecuencias perjudiciales de la endogamia que las hembras (Kappeler 2012). Por lo tanto, no distribuyen su esfuerzo de apareamiento de forma indiscriminada, sin embargo; hay evidencia de que los machos pueden dirigir su esfuerzo hacia las hembras particulares que prometen una mayor fertilidad, especialmente cuando los costos potenciales de la competencia entre machos son altas o cuando la sincronía reproductiva femenina rompe la potencial monopolización masculina (Alberts *et al.* 2006, Emery Thompson & Wrangham 2008). Finalmente, en algunas especies de primates, los machos utilizan la agresión o la amenaza para controlar la sexualidad de las hembras (Muller & Wrangham 2009 en: Kappeler 2012). Tal coerción sexual puede ser directa (los machos utilizan la violencia para vencer la resistencia de las hembras al apareamiento) o indirecta (los machos emplean las amenazas o agresiones a disminuir la probabilidad de que una hembra se aparee con otros machos) (Kappeler 2012). Por lo tanto, la elección de la pareja macho constituye un tema especialmente prometedor para futuras investigaciones sobre las estrategias de apareamiento masculinas.

1.6. Métodos para la determinación del éxito reproductivo en primates

En la actualidad, existen varios estudios que determinan el comportamiento de apareamiento de los primates como una medida del éxito reproductivo en los primates. Tradicionalmente, en muchos estudios se ha establecido que el número de cópulas observadas es una buena aproximación del éxito reproductivo (ej. Nishimura 1994). Sin embargo, se debe tener en cuenta que existe la competencia espermática y la selección críptica femenina después de múltiples cópulas (el esperma de ciertos machos es seleccionado para ser fecundado por mecanismos fisiológicos y moleculares en el interior del tracto reproductivo de la hembra). Adicionalmente, se conoce que muchas hembras primates copulan con más de un macho durante su ciclo reproductivo y en ocasiones de manera furtiva para otros miembros del grupo (Keller & Reeve 1995). Por lo anterior, la relación entre el apareamiento masculino y la fecundación no representa una medida directa para concluir el éxito reproductivo real de los machos (Kappeler 2012).

Por estas razones, tratar de establecer el éxito reproductivo de los machos en las sociedades de primates, por medio de observaciones es una tarea que puede generar sesgos en las conclusiones obtenidas. Por lo tanto, y teniendo en cuenta que el éxito de las estrategias reproductivas de los machos puede ser determinado por medio del número de crías engendradas que sobreviven en el tiempo, se requiere de pruebas genéticas para determinar el éxito reproductivo de los individuos, que puede determinarse por medio de la paternidad de las crías presentes en el grupo.

Por lo anterior, métodos como la obtención de muestras no invasivas de DNA son necesarias para estudiar las poblaciones silvestres, sin embargo, se requieren años de muestreo para obtener tamaños de muestra significativos que permitan entender las dinámicas que se producen en el marco de las estrategias reproductivas. En la actualidad, sólo se encuentran datos sobre la paternidad genética de 20 especies de primates silvestres (Ostner *et al.* 2008). Como lo establece Nsubuga (2008) para conocer la variación entre los sistemas sociales es importante conocer el éxito reproductivo de los individuos entre los grupos con el fin de determinar la distribución de la paternidad.

Lo anterior puede entenderse con ayuda de la investigación con microsatélites, que ha sido considerada como ideal para el estudio a nivel de poblaciones de primates (análisis de los sistemas de dispersión, estudio de sistemas de apareamiento y estrategias reproductivas, relaciones entre los grupos afiliación y cooperación, y organización social). Los microsatélites son regiones del genoma que comprenden un número variable de repeticiones en tándem que incluyen de 1-6 pares de bases de nucleótidos. Por muchas razones los microsatélites son ideales para el estudio a nivel de poblaciones, dentro de las que se incluye que éstos marcadores se distribuyen al azar en todo el genoma, y se producen comúnmente en las regiones no codificantes. Adicionalmente, los loci de microsatélites son a menudo variables dentro de las poblaciones y muestran más tasas más altas de mutación que otras regiones nucleares.

Finalmente, la genotipificación por medio de marcadores moleculares, requiere cantidades mínimas de ADN molde, debido a que se basa en el PCR, por lo tanto el DNA necesario para los análisis con microsatélites puede ser extraído de pequeñas cantidades de tejido o sangre, pelo, o de las células epiteliales que se desprenden en la orina, heces o saliva de los individuos (Di Fiore 2003).

Finalmente, se puede concluir que al realizar estudios que pretendan determinar la paternidad de los primates, se deberá incluir un enfoque que presuman analizar los modelos teóricos presentados junto con las pruebas moleculares para poder comparar los dos tipos de datos con el fin de apoyar las ideas que se centran en determinar el éxito de paternidad en los primates.

1.7. Especie de estudio (*Lagothrix lagothricha lugens*)

Los monos lanudos, barrigudos o churucos presentan gran tamaño y un cuerpo robusto, por lo tanto es considerado como una de las especies neotropicales de mayor talla (Defler 2010); como especie, *Lagothrix lagothricha* está clasificada por la IUCN como vulnerable y se reporta que sus poblaciones naturales se encuentran en decrecimiento (Palacios *et al.* 2008). Adicionalmente, en Colombia esta especie es considerada como prioritaria para la conservación y adicionalmente se encuentra enlistada dentro del “Libro Rojo de los Mamíferos de Colombia” (Defler 2010). El churuco es una de las especies más amenazadas como consecuencia de la caza, de modo que aún en el nivel de subsistencia, la población salvaje ha sido deprimida al punto de llevarla a la extinción local (Maldonado 2005).

Los churucos son individuos pertenecientes a la familia Atelidae, que se caracterizan por una alta dispersión por parte de las hembras, y un mayor grado de filopatría por parte de los machos (Nishimura 1992), este sistema representa implicaciones importantes en los patrones de comportamiento social dentro del grupo y la expresión de varias formas de competencia reproductiva (Di Fiore 2003a, Defler & Stevenson 2014). Bajo estas condiciones se espera que los machos dentro de los grupos sociales y dentro de las poblaciones locales estén más estrechamente relacionados entre sí a comparación de las hembras (Di Fiore *et al.* 2011) y por lo anterior los machos tienden a ser más tolerantes entre ellos e inclusive bajo contextos de apareamiento (Nishimura 1990, Di Fiore 2003a), la competencia reproductiva directa entre machos parece ser mínima (Di Fiore 2003a). Por lo anterior, se sugiere que los lazos intersexuales serán más importantes que los lazos intrasexuales, y que la escogencia de pareja por parte de los machos y la competencia directa hembra-hembra pueden ser características importantes en la biología reproductiva de los monos churucos (Di Fiore 2003a).

Adicionalmente, son dispersores de semillas muy efectivos en cuanto a la cantidad de semillas dispersadas y a la calidad de la dispersión (Stevenson 2000, 2007). Por ejemplo, se ha reportado que las semillas dispersadas presentan una alta capacidad de germinar (Stevenson 2000). Debido al importante rol que juega esta carismática especie en los ecosistemas de la Amazonia, los monos lanudos fueron catalogados como especies bandera (Maldonado 2005).

OBJETIVO GENERAL

Comprender los patrones de comportamiento social integrando métodos observacionales y genéticos, de dos grupos de monos churucos (*Lagothrix lagothricha lugens*) en el Parque Nacional Natural Cueva de los Guácharos.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Describir los patrones de actividad y comportamiento social exhibido por parte de los machos y hembras de un grupo de monos churucos (*L. l. lugens*) localizados en el Parque Nacional Natural Cueva de los Guácharos.
2. Determinar el parentesco genético, la paternidad y los patrones de dispersión de dos grupo de monos churucos (*L. l. lugens*) de montaña.
3. Reconocer si existen relaciones entre el parentesco genético y las tasas de comportamientos afiliativos entre los individuos de un grupo de monos churucos (*L. l. lugens*) de montaña.

MÉTODOS

1. Área de estudio

La realización de éste proyecto involucró una primera fase de campo que se desarrolló en el Parque Nacional Natural (PNN) Cueva de los Guácharos, declarado como Reserva de la Biosfera desde 1980. Se encuentra localizado dentro de la jurisdicción de los municipios de Acevedo y San José del Fragua, en el extremo suroriental del departamento del Huila y en el suroccidente del departamento del Caquetá (N1°36'57.1314'', W76°6'7.38''). Su extensión comprende 9.000 hectáreas, representadas en 7.300 ha dentro del departamento del Huila y 1700 ha para el Caquetá. Delimita por el oriente con el eje de la cordillera Oriental; por el sur con los Picos de la Fragua y las aguas del caño Agachado y la Quebrada Fraguachorrosa; por el occidente con la Quebrada de la Cascajosa y por el norte con parte del río Suaza, la Quebrada Las Tejas, el Zanjón Tres Piedras y Quebrada Negra (Ospina *et al.* 2005) (Figura 1).

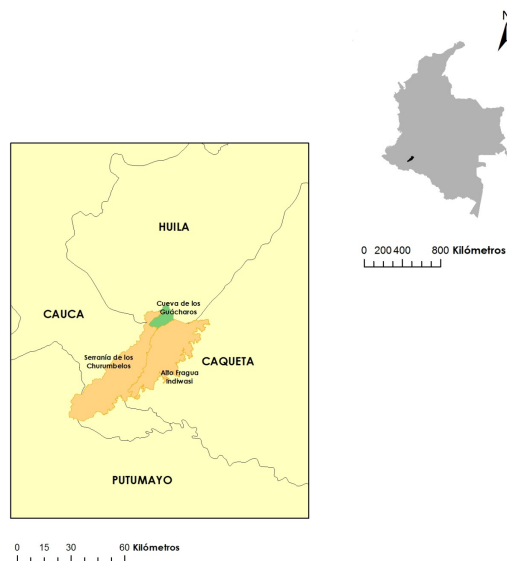


Figura 1. Ubicación geográfica PNN Cueva de los Guácharos. Las líneas continuas representan los departamentos y la región verde el área del Parque (Tomado de Acosta-Rojas 2014).

El área de estudio tiene una temperatura media anual de 18.8°C y una precipitación promedio anual de 2.284 mm. La temporada de lluvia comprende la mayor parte del año (febrero-octubre), mientras que suele haber una temporada seca (noviembre-enero) (Vargas *et al.* 2014). Este Parque comprende altitudes desde los 1600 a 2900 msnm (Ospina *et al.* 2005). El área de seguimiento del grupo de primates corresponde principalmente a bosques sub-andinos tanto primarios como secundarios (Prada & Stevenson 2016).

2. Grupo de estudio:

El grupo principal de estudio (Colombia) está conformado por 34 individuos de la especie *L. l. lugens*, dentro de los que se reconocen (17 adultos, 4 sub-adultos, 8 juveniles y 5 crías). El segundo grupo de estudio (Brasil) está conformado por 25 individuos aproximadamente (15 adultos, 3 sub-adultos, 4 juveniles, 3 crías). Cada uno de los individuos adultos ha sido identificado individualmente, teniendo en cuenta marcas diferenciables de coloración que se presentan tanto en el rostro, como en los genitales. Adicionalmente, se tuvo en cuenta para la identificación individual, características como cicatrices o rasgos particulares que logran ser reconocibles, como por ejemplo: la inmovilidad de algún dedo.

3. Obtención de información en campo:

3.1. Registro de comportamientos:

Para estimar los patrones comportamentales se realizaron seguimientos al grupo principal de estudio (Colombia). Con el fin de obtener los datos detallados de comportamiento, se recolectó información utilizando el método de animal focal (Altmann 1974) con duración de 20 min. Este método de registro se utilizó para los individuos adultos y sub-adultos, y se excluyeron tanto a los juveniles como a las crías del grupo. Para evitar tomar muestras repetidas de un mismo individuo, sólo dos horas después de haberlo registrado, se tuvo en cuenta para una segunda muestra de animal focal.

Durante cada muestra, se reconoció la actividad principal del individuo focal a intervalos de 2 min teniendo en cuenta las siguientes categorías de comportamiento: movimiento, descanso, alimentación, interacciones sociales y otras actividades no sociales (Abondano & Link 2012). Adicionalmente, se registró la misma información del individuo que se encontraba más cerca al animal focal y además se estimó la distancia entre los individuos involucrados (metros). Por otra parte, se realizó distinción entre los diferentes alimentos que consumen como: frutas (maduras, inmaduras o semillas), hojas (jóvenes, maduras), flores y artrópodos. Durante los eventos de alimentación e interacciones sociales, se tuvo en cuenta la duración de los mismos, por ejemplo: se registraron cuántos minutos emplean para alimentarse teniendo en cuenta todos los tipos de recursos (excepto para artrópodos) (Stevenson 2006).

Finalmente, para el registro de los comportamientos sociales de tipo afiliativo, se tuvo en cuenta los eventos registrados durante las muestras focales. En contraste, dentro de los comportamientos sociales de tipo agonístico, además de reportar los datos obtenidos por medio del método de animal focal, se registraron los eventos sociales que fueron observados por fuera de las muestras focales utilizando el registro *Ad libitum*. Para ésta categoría de comportamiento, se registró la direccionalidad de cada evento, es decir, se considero tanto la edad como el sexo del individuo que inició el evento (actor) y el individuo que interactuó con el iniciador (receptor) (Link *et al.* 2009).

3.2. Colecta de muestras fecales:

Durante los seguimientos diarios se colectó de forma oportunista, un total de 386 muestras de heces (recurso de ADN para los análisis moleculares, ver Anexo 1). Las muestras provienen de todos los miembros del grupo principal de estudio (Colombia) y también se colectaron muestras (principalmente de los individuos adultos) del segundo grupo de estudio (Brasil). Se colectó 1 g de heces (Nsubuga *et al.* 2008) en tubos Eppendorf de 2 ml que contenían etanol al 90% o solución RNALater (buffer de preservación de ácidos nucleicos) en una relación de volumen de 1:1 (Di Fiore *et al.* 2009). Cada una de las muestras se etiquetó en campo con el nombre del individuo, fecha y el grupo de estudio al que pertenece. Posteriormente, cada una de las muestras se almacenaron a temperatura ambiente en un lugar oscuro, hasta el momento en que se transportaron al laboratorio para proceder con la extracción de ADN. Durante el trabajo de campo, se obtuvieron múltiples muestras (en diferentes días) de cada uno de los individuos que integran los grupos de estudio.

4. Obtención de información en laboratorio

4.1. Extracción de ADN, selección de marcadores y PCR:

Los análisis de laboratorio se realizaron en el Primate Molecular Ecology and Evolution Laboratory, perteneciente al Departamento de Antropología, de la Universidad de Texas en Austin, en el marco del acuerdo de cooperación académica y científica entre de la universidad en mención y la Universidad de los Andes.

El ADN fue obtenido de las muestras fecales utilizando *kits* de aislamiento de ácidos nucleicos que se encuentran comercialmente disponibles (QIAmp® DNA Stool Mini Kit de Qiagen). Los procedimientos de extracción se realizaron siguiendo el protocolo que establece el fabricante (Di Fiore *et al.* 2009) con algunas modificaciones: se extrajo 250 µl de cada una de las muestras fecales para mezclarlas con el buffer ASL. Esta mezcla se dejó en un *thermo-rocker* a 50°C por 8-12 horas. Se adicionó media tableta de InhibitEX y posteriormente se centrifugó la muestra por 6 min, en vez de 3 min. Las muestras fueron sometidas a la proteinasa de digestión K realizando incubación de las mismas a 70°C por 30

min, realizando vortéx cada 10 min. Finalmente, para eluir el ADN que se encuentra en la columna de QIAamp al tubo final donde se almacenó, se adicionó 100 µl de buffer AE directamente en la membrana de la columna (QIAamp). El buffer AE se incubó a 70 °C antes de utilizarse. Las columnas se conservaron a temperatura ambiente por 15 min, para finalizar con una centrifugación de 1 min.

Con el fin de seleccionar cada uno de los marcadores, inicialmente, se probaron 22 loci teniendo en cuenta estudios previos donde se logró analizar por medio de microsátélites individuos pertenecientes a la especie objeto de este estudio (Di Fiore *et al.* 2009, Di Fiore & Fleischer 2005). A partir de pruebas preliminares (utilizando 12 individuos), se identificaron 11 microsátélites que fueron variables dentro de la población y adicionalmente, presentaban amplificaciones legibles y confiables (Tabla 1). A partir del panel de marcadores seleccionados (AB06, Apm01, LL1-1#3, LL1-1#10, LL1-1#18, LL1-5#7, Leon2, Leon21, Locus5, D17S804, D5S111), se realizó la genotipificación de cada uno de los individuos de los grupos de estudio, por medio de reacciones de PCR usando *kits* comercialmente disponibles (Qiagen Multiplex PCR Kit). Se usó un volumen final de 8 µl donde se incluía: 4.0 µl de multiplex mix (Qiagen), 1.6 µl de primer (*Forward* y *Reverse*), 0.9 µl de H₂O y 1.5 µl de ADN. Para las réplicas de PCR se utilizó un volumen final de 5.0 µl que incluía: 2.5 µl de multiplex mix (Qiagen), 1.0 µl de primer (*Forward* y *Reverse*), 0.5 µl de H₂O y 1.0 µl de ADN. Las condiciones de PCR para cada uno de los loci (ciclaje y temperatura de anillamiento) se resumen en la Tabla 1. En algunas ocasiones dos o más muestras del mismo grupo de estudio presentaron genotipos multilocus idénticos. Se asumió entonces, que estas muestras representaban réplicas del mismo individuo y su genotipo fue utilizado una sola vez en los análisis.

Tabla 1. Condiciones de ciclaje, temperatura de anillamiento y tamaño calculado para cada uno de los 11 loci utilizados en la genotipificación de monos churucos del PNN Cueva de los Guácharos.

Locus	Secuencia nucleotídica del Primer	Ciclos PCR	Temperatura de anillamiento PCR	Rango alelos
AB06	F* 5'-GTGATTATTGTGTGGTACTTG-3'	39	55°C	287-321
	R* 5'-ATGTATTTTTCTGGTTACC-3'			
Apm01	F* 5'-CACGTGTGTCCAGCTTGTCT-3'	10	60°C (-0.5°C/ciclo) + 55°C	183-213
	R* 5'-ATTCTGCTGCCCTTGAGTTC-3'	32		
LL1-1#3	F* 5'-GCAAACTCCCCTGTGACTG-3'	37	55°C	175-212
	R* 5'-CCCCTCTCCTCCACAAAGG-3'			
LL1-1#10	F* 5'-GGTGAATGAGAGAATCAAAG-3'	10	60°C (-0.5°C/ciclo) + 55°C	192-217
	R* 5'-TATGTTCCACAGTAGAAAGC-3'	32		
LL1-1#18	F* 5'-TTTCTCCCTCTCAGATTACCAG-3'	37	55°C	134-165
	R* 5'-CCTTGAGGTTTTGGGTTCC-3'			

LL1-5#7	F* 5'-TGGCAAGTCTGGTTTCAAGC-3'	10	60°C (-0.5°C/ciclo) + 55°C	214-222
	R* 5'-TTCCAGACTGAGCTAGGATGC-3'	32		
Leon2	F* 5'-CTGCTTCTTGTTCCACTTCTTCTC-3'	37	55°C	187-193
	R* 5'-GTTTGGGTGGTTGCCAAG-3'			
Leon21	F* 5'-CAGTTGAGGGAACAGGAATTA-3'	39	55°C	364-378
	R* 5'-CACTGCACTGACAGAGCAAG-3'			
Locus5	F* 5'-TCTGTTTGAATCCCCAGTCC-3'	10	60°C (-0.5°C/ciclo) + 55°C	103-119
	R* 5'-GCAGTCCCTCAAGGTTTCT-3'	32		
D17S804	F* 5'-GCCTGTGCTGCTGATAACC-3'	37	55°C	161-171
	R* 5'-CACTGTGATGAGATGTCATTCC-3'			
D5S111	F* 5'-GGCATCATTTTAGAAGGAAAT-3'	37	55°C	165-179
	R* 5'-ACATTTGTTTCAGGACCAAAG-3'			

4.2. Confirmación de ADN y Secuenciación de la información:

Para asegurar la presencia de ADN en los productos de las PCR, se realizó electroforesis en geles de 2% de agarosa, se dejó correr los geles a 90 Voltios por 20 min. Posteriormente, éstos resultados fueron visualizados con lámparas UV (Di Fiore *et al.* 2009).

Para llevar a cabo la secuenciación de los datos (luego de confirmar la presencia de ADN), se utilizó un 1µl del producto de PCR, junto con 0.15 µl de marcador fluorescente (Gene 500 HD Rox) y 8.85 µl de High Di-Formaldehído. La mezcla fue enviada al Analizador de ADN ABI 3730 de la Universidad de Texas at Austin. Finalmente, el tamaño y forma de los alelos fue analizada utilizando el software Genemapper v.4.0 (Applied Biosystems, Inc), siguiendo las instrucciones visuales de confirmación de los alelos. Se replicó al menos 3 veces los genotipos heterocigotos y entre 4 a 7 veces los genotipos homocigotos, para evitar potenciales errores de genotipificación (Taberlet *et al.* 1996; Morin *et al.* 2001).

5. Análisis de la información:

5.1. Análisis de datos comportamentales:

Para el registro de la información obtenida en campo se elaboró una base de datos donde se consignó los códigos MO (número de días en campo del(los) investigador(es), código AV (número de avistajes de primates en campo), código FS (número de muestras focales obtenidas), y Focal Sample, donde se especificó cada uno de los datos comportamentales obtenidos en campo por medio del método animal focal descrito anteriormente en los métodos.

A partir de las muestras focales, se calcularon las frecuencias que cada individuo adulto del grupo principal de estudio (Colombia) invirtió en moverse, descansar, alimentarse y socializar. Posteriormente, se calcularon las frecuencias promedio para cada una de los

comportamientos que se registraron para cada individuo estandarizando por las horas que éste fue muestreado durante toda la investigación. Para probar si existen diferencias entre los tiempos que invirtieron las hembras y machos en cada una de las actividades anteriormente mencionadas, se utilizó la prueba U de Mann-Whitney ajustando el nivel de significancia a través de la corrección de Bonferroni.

Posteriormente, se calculó las frecuencias porcentuales que cada uno de los individuos adultos invirtió en los diferentes comportamientos sociales (agresión, acicalamiento y cortejo), teniendo en cuenta el total de muestras focales que se obtuvo en campo por cada individuo adulto del grupo de estudio. Adicionalmente, se registró la direccionalidad de cada evento, es decir, se consideró el sexo del individuo que inició el evento (actor) y el individuo que interactuó con el iniciador (receptor) (Link *et al.* 2009). Con el fin de reconocer si las frecuencias observadas en las interacciones sociales evidenciadas por los individuos adultos del grupo dependían o no de la proporción de sexos (número de hembras vs. número de machos), se realizó la prueba de Chi-cuadrado de bondad de ajuste.

Sin embargo, los eventos (acicalamiento y cortejo) se reagruparon en la categoría de comportamientos afiliativos. Esto se realizó con el fin de evaluar por medio de la prueba de Kruskal-Wallis si existían diferencias entre las frecuencias de comportamiento afiliativo (%) reportadas para cada una de las asociaciones entre individuos adultos (hembra-hembra, hembra-macho, macho-hembra, macho-macho). Para lo anterior, se tuvo en cuenta el sexo, tanto de los actores, como de los individuos receptores. Posteriormente, se realizó una prueba de Wilcoxon ajustando el nivel de significancia a través de la corrección de Bonferroni, para dilucidar qué tipos de asociaciones presentaron diferencias significativas en la frecuencia porcentual de comportamientos afiliativos.

Por otra parte, para describir al detalle los comportamientos tanto de tipo afiliativos (acicalamiento) y agonísticos del grupo principal de estudio, se calculó el número de eventos registrados en campo a partir del método de animal focal más los registros obtenidos *Ad Libitum*. Debido a que durante los registros obtenidos por medio del método animal focal, no fue común observar comportamientos de este tipo entre los individuos del grupo. Adicionalmente, y dado el bajo número de eventos registrados y la naturaleza de los datos, no se efectuaron pruebas estadísticas para el análisis de comportamientos agonísticos.

5.2. Análisis genéticos:

5.2.1. Patrones de dispersión:

A partir de los genotipos multilocus de los individuos de estudio se calculó (para cada uno de los marcadores dentro de la población), las frecuencias alélicas observadas, esperadas (H_o y H_e) y las posibles desviaciones del equilibrio de Hardy-Weinberg. Así mismo fue calculada la probabilidad de identidad (PI_{id}) y la probabilidad PI_{sib} para que dos individuos

o dos hermanos escogidos al azar, puedan tener un mismo genotipo multilocus, dadas las frecuencias alélicas de la población. Todas las medidas mencionadas anteriormente, se calcularon utilizando el programa CERVUS v3.0. Adicionalmente, se utilizó el software Arlequin v3.5.2.2. para calcular las medidas de diferenciación de la población en general (F_{ST}), así como las dos primeras medidas de diferenciación sexo-específicas (F_{ST} , F_{IS}). Otras medidas utilizadas para evaluar esta última diferenciación fueron: r , mAIC, vAIC (Goudet *et al.* 2002, Lawson & Perrin, 2007). Cabe mencionar que las medidas de diferenciación sexo-específicas se evaluaron utilizando únicamente los genotipos de individuos adultos (Di Fiore *et al.* 2009).

Por medio del paquete KINGROUP v2.0 (Konovalov *et al.* 2004) y de los genotipos multilocus, se estimó la relación genética (R) para cada par de individuos dentro de los grupos de estudio, basándonos en la regresión de Queller y Goodnight (1989), tanto dentro de las hembras, dentro de los machos, así como entre hembras y machos. Finalmente, se realizaron pruebas de permutación para evaluar la importancia de los valores de la relación media entre los machos al compararlo con los valores de las hembras (Di Fiore *et al.* 2009).

Con el fin de reconocer si los individuos de estudio son descendientes del grupo o son inmigrantes, se calcularon los índices de asignación a partir de los genotipos multilocus (Paetkau *et al.* 1995, Favre *et al.* 1997, Manel *et al.* 2005, Di Fiore *et al.* 2009) por medio del programa GenAIC v.6.0 (Peakall & Smouse, 2006). Los índices de asignación (AI), son estadísticos que resumen la probabilidad de que el genotipo multilocus de un individuo se haya originado en la población muestral o sea originario de otra población. Los valores de AI calculados para cada individuo fueron transformados logarítmicamente, y ajustados a las diferencias dentro de la población al substraherles el índice de asignación promedio de la población (Favre *et al.* 1997, Mossman & Waser, 1999, Di Fiore *et al.* 2009).

Los individuos que reporten valores positivos para los AI corregidos (AIC) serán más propensos de haber nacido en el grupo de estudio; mientras que, aquellos con valores de AIC negativos tendrán una mayor probabilidad de ser inmigrantes. Adicionalmente, para evaluar si la dispersión se encuentra sesgada hacia uno de los sexos, se examinó con la ayuda del software GeneAIC v.6.0, el promedio de los valores AIC (mAIC) y la varianza de los mismos (vAIC). A partir de lo anterior, se espera que los miembros del sexo que se dispersa deberán mostrar puntajes mAIC significativamente más bajos que los miembros del sexo filopátrico. Por otra parte, se espera que los valores vAIC deberán ser más altos en el sexo que se dispersa debido a que entre éste se espera encontrar tanto individuos inmigrantes como residentes (Goudet *et al.* 2002, Lawson Handley & Perrin, 2007). Finalmente, para evaluar si existen diferencias significativas entre los índices de asignación calculados para cada sexo, se realizó un prueba U de Mann-Whitney (Di Fiore *et al.* 2009).

5.2.2. Paternidad:

Para analizar las relaciones de maternidad y paternidad de 27 individuos que pertenecen a los grupos de estudio Brasil (10 individuos) y Colombia (17 individuos), se utilizó el programa CERVUS v3.0. (Marshall *et al.* 1998). Este programa simula los conjuntos de datos y calcula las distribuciones esperadas de su estadística de prueba, Δ , que usualmente se define como la diferencia en los coeficientes de probabilidad entre los dos machos (o hembras) con más probabilidades de ser el padre (o la madre) de una descendencia (Jones & Ardren 2003).

A partir de las distribuciones de la estadística de prueba en cada una de las simulaciones, CERVUS v3.0 puede determinar un valor crítico que va a producir un nivel deseado de confianza en la asignación de parentesco. Este algoritmo es particularmente importante cuando existen mutaciones y errores en el conjunto de datos, porque bajo esas circunstancias, todas las hipotéticas combinaciones (parentales-descendencia) poseen una probabilidad finita (algunas veces pequeña) de ser verdadera, y este software proporciona un medio objetivo por el cual la validez de combinaciones de parejas que poseen algunas incompatibilidades genéticas aparentes puedan ser evaluadas (Jones & Ardren 2003).

Antes de llevar a cabo el análisis de paternidad, se confirmaron las relaciones madre-descendencia que se registraron por medio de los datos observacionales en campo. Este análisis se llevó a cabo en CERVUS v3.0, a partir de donde se escogió la madre más probable para cada uno de los infantes a partir de las hembras adultas presentes en la población de estudio (Abondano 2014). Se realizó la Asignación Categórica, que utiliza la probabilidad de seleccionar al padre más probable dentro de un grupo de padres no excluidos. Este método implica el cálculo de un logaritmo de la proporción de la máxima verosimilitud (LOD), mediante la determinación de la probabilidad de un individuo (o par de individuos) sea el padre (o los padres) de una descendencia dividido por la probabilidad que esos individuos no estén relacionados (Jones & Ardren 2003, Abondano 2014). Luego de una evaluación de todos los posibles parentales genéticos, la descendencia se asignó al parental (o los parentales) con los valores más altos de LOD. Cuando todas las relaciones parental-descendencia arrojan un valor de probabilidad cero (0), las crías no son asignadas a parentales en específico (Jones & Ardren 2003).

Para poder llevar a cabo cada una de las simulaciones, se realizaron 10.000 permutaciones y se utilizaron los resultados de frecuencia de alelos obtenidos previamente. Adicionalmente, la tasa de error estimada en los cálculos de probabilidad para las simulaciones fue de (1%) y el error de genotipificación estimado fue de (1%). Al realizar los análisis se asumió que la muestra incluía el 80% de los machos y el 80% de las hembras potenciales. Finalmente, se evaluó la asignación de paternidades con los siguientes niveles de confianza (relajado: 80% y estricto: 95%).

5.3. Relación comportamientos sociales y coeficiente de parentesco:

Se utilizó la correlación de Spearman con el fin de evaluar si existe una relación entre las frecuencias de los comportamientos afiliativos registrados entre cada día de individuos adultos del grupo principal de estudio (hembras-hembras, hembras-machos, machos-machos), y los coeficientes de parentesco calculados. Para este análisis se utilizaron los datos obtenidos únicamente a partir de las muestras focales.

6. RESULTADOS:

6.1. Registro de comportamientos:

Al finalizar la fase de campo, se logró obtener un total de 323 días de muestreo en campo, 158 avistajes de primates y 667 muestras focales (hembras adultas: 399, machos adultos: 269). Lo anterior, representa un total de 836.46 horas totales de muestreo, a partir de las que se logró recolectar por medio del método de animal focal, un total de 222.34 horas de registro (hembras adultas: 133.00 y machos adultos: 89.34) de comportamientos del grupo principal de estudio (Colombia) (Anexo 2).

Basados en los muestreos de animal focal de 20 min registrados durante los seguimientos diarios del grupo principal de estudio (Colombia), se logró reconocer que los individuos adultos (machos y hembras respectivamente), invierten en promedio el (42.2% vs. 44.6%) en alimentarse, moverse (34.7% vs. 32.3%), descansar (20.5% vs. 20.9%), actividades sociales (1.6% vs. 1.3%), y otras actividades (1.1% vs. 0.9%). Luego de realizar las correcciones de Bonferroni correspondientes, no se encontraron diferencias significativas entre machos ($N: 6$) y hembras ($N: 10$) dentro de cada una de las categorías de comportamiento: alimentación ($U=38, p=0.42$), descanso ($U=18, p=0.87$), movimiento ($U=27, p=0.79$), actividades sociales ($U=42, p=0.30$) y otras actividades ($U=19, p=0.27$) (Figura 2).

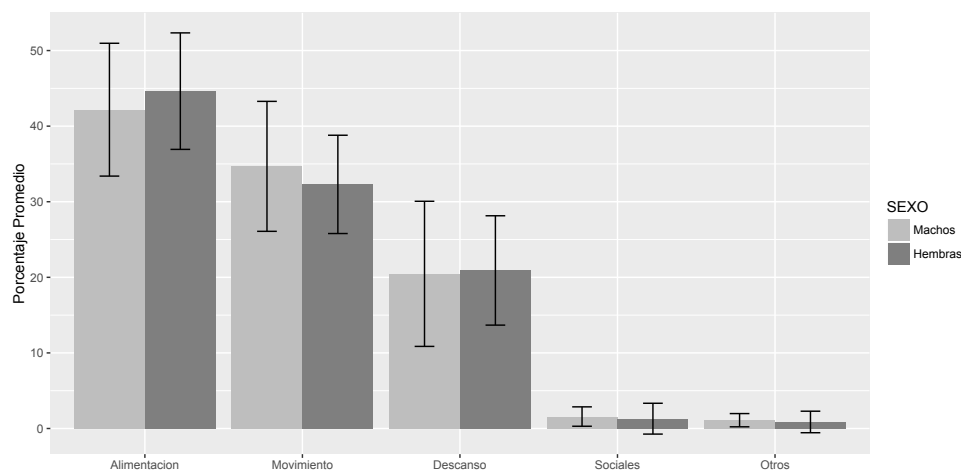


Figura 2. Frecuencia promedio (%) que invierten machos y hembras del grupo Colombia, discriminado por categorías de comportamiento.

A partir de las muestras de animal focal, se logró registrar un total de 40 eventos sociales. Estos eventos se presentaron entre las siguientes diadas dentro del grupo de estudio (hembra adulta-hembra infante, hembra adulta-hembra juvenil, hembra adulta-hembra-sub-adulta, hembra adulta-hembra adulta, hembra adulta-macho adulto, macho adulto-macho juvenil, macho adulto-hembra adulta, macho adulto-macho adulto, macho sub-adulto-macho adulto, macho adulto-hembra adulta).

Cabe mencionar, que dentro de los datos obtenidos en campo, se logró registrar que el 57.5% de los eventos sociales fueron iniciados por hembras adultas hacia individuos del grupo de diferentes categorías de edad (infantes, machos juveniles, hembras sub-adultas, machos adultos y hembras adultas). Por otra parte, el 40% de los eventos fueron iniciados por individuos machos adultos hacia machos juveniles, hembras adultos o machos adultos. Finalmente, el 2.5% restante del total de registros obtenidos durante la fase de campo para esta categoría de comportamiento, lo representó una interacción iniciada por un individuo sub-adulto macho hacia un macho adulto del grupo de estudio.

Tabla 2. Promedio (\pm desviación estándar) de las frecuencias porcentuales que invierten los monos churucos del grupo Colombia en interacciones sociales.

Categoría de comportamiento	Individuos ACTOR	RECEPTOR					
		H. Infante	H. juvenil	M. juvenil	H. sub-adulta	H. adulta	M. adulto
Acicalamiento	Hembra	7.11 \pm 7.62	5.88	3.40 \pm 2.14	--	3.80 \pm 2.94	3.68 \pm 3.21
	Macho	--	--	--	--	1.96 \pm 0.69	2.02 \pm 1.40
	Macho*	--	--	--	--	--	6.67
Cortejo	Hembra	--	--	--	--	--	2.35 \pm 0.95
	Macho	--	--	--	--	2.6 \pm 2.20	--
Agresión	Hembra	--	--	--	1.59 \pm 0.19	--	--
	Macho	--	--	1.45 \pm 0.52	--	2.17	--

Los individuos Hembras y Machos registrados como ACTOR corresponden a la categoría de adultos; Macho*: Macho sub-adulto; H.: hembra; M.: macho.

Posteriormente, se logró evaluar a partir de los comportamientos afiliativos si existían diferencias entre cada una de las asociaciones involucradas en este tipo de interacciones sociales (hembra-hembra, hembra-macho, macho-hembra, macho-macho). Se logró reconocer que las medias calculadas para las frecuencias porcentuales de comportamientos afiliativos entre las diferentes asociaciones representaban los siguientes valores: hembra-hembra: 3.80%; hembra-macho: 1.89%; macho-hembra: 1.82% y macho-macho: 1.35%. A partir de lo anterior, no se encontraron diferencias significativas entre la frecuencia porcentual de comportamientos afiliativos exhibidos entre los tipos de asociaciones establecidas (Kruskal-Wallis=2.4315, df=3, $p=0.4878$).

Adicionalmente, luego de evaluar por medio de la prueba de Chi-cuadrado de bondad de ajuste las frecuencias de asociación observadas y esperadas entre los individuos adultos del grupo de estudio ($X^2(1)=45.639$, $p<0.001$), se logró reconocer que no existe una influencia dada por la proporción de sexos (hembras vs. machos). Lo anterior, se debe a que las distribuciones de las frecuencias de asociación observadas fueron menores a las frecuencias esperadas dado el número de individuos por sexo dentro del grupo principal de estudio.

Teniendo en cuenta los datos registrados por medio del muestreo *Ad Libitum* (13) junto con los obtenidos por muestras focales (16), se logró obtener un total de 29 registros de acicalamiento (Tabla 3). A partir de los que se logró reconocer una baja tasa de acicalamiento, representada en un evento de acicalamiento por cada 28.84 horas de muestreo en campo. Dentro de los registros obtenidos se evidenció que los eventos de acicalamiento fueron iniciados en un 48.28% por hembras adultas; mientras que los machos adultos iniciaron los acicalamientos en sólo el 27.58% de los casos observados (Tabla 3).

Tabla 3. Eventos de acicalamiento (%) registrados en un grupo de monos churucos a partir de las muestras focales y *Ad Libitum*, discriminado por edad y sexo de los individuos actores y receptores.

ACTOR	RECEPTOR			TOTAL
	Hembra adulta	Macho adulto	Juveniles	
Hembra adulta	17.2	31.0	0.0	48.2
Hembra sub-adulta	0.0	3.5	0.0	3.5
Juveniles	3.5	0.0	17.2	20.7
Macho adulto	13.8	13.8	0.0	27.6
<i>TOTAL</i>	34.5	48.3	17.2	100

Finalmente, durante la investigación, la tasa de agresión fue muy baja (27 agresiones) lo que representa una agresión cada 30.98 horas de muestreo. Como se mencionó en los métodos, para el registro de eventos agonísticos se compiló la información obtenida por medio de las muestras focales ($N=6$) y los registros obtenidos *Ad libitum* ($N=26$). Los machos adultos fueron los individuos que iniciaron las agresiones en 14 eventos (52%, 3 obtenidos a partir de las muestras focales y 11 por medio del registro *Ad Libitum*). Las hembras adultas iniciaron las agresiones en 8 eventos (27%) (5: focales y 3: *Ad Libitum*). Las 5 agresiones restantes fueron iniciadas por individuos juveniles (y un individuo sub-adulto macho), hacia otros juveniles. 7 interacciones agonísticas fueron reportadas entre machos adultos (actor) y hembras adultas (receptor) (1: focales y 2: *Ad Libitum*). 2 eventos agonísticos entre machos adultos (Falcao como individuo actor). Dentro de las agresiones mencionadas se logró reconocer que el 67% se realizó hacia individuos juveniles (15: focales y 3: *Ad Libitum*). Finalmente, sólo se registró una coalición en la que dos hembras adultas (Leyka y Negra), agredieron a una hembra sub-adulta (Salomé). Durante el tiempo

de estudio no se evidenciaron interacciones agonísticas que produjeran consecuencias como heridas o efectos letales en los individuos involucrados.

6.2 Análisis genéticos:

Con el fin de seleccionar marcadores polimórficos, se realizó un primer barrido utilizando 22 marcadores moleculares, de éstos 11 (50%) resultaron ser variables. A partir de los mismos se procedió a realizar la genotipificación de cada uno de los individuos de monos churucos de los grupos de estudio. Se obtuvo un total de 63 individuos analizados genéticamente a partir de 11 marcadores polimórficos. 34 de los individuos genotipificados representan el grupo social denominado como Colombia, 25 el grupo social Brasil, y 4 de grupos no identificados. Dentro de estos individuos se incluye tanto adultos (hembras y machos) como aquellos que se encuentran en edades pre-dispersión (sub-adultos, juveniles y crías). Para llevar a cabo los análisis de dispersión sesgados al sexo que se discutirán más adelante, se tuvo en cuenta solamente los individuos adultos de cada uno de los grupos de estudio.

La Tabla 4, muestra las frecuencias alélicas encontradas para cada uno de los locus dentro de la población de estudio. Para el panel de 11 marcadores, el promedio de heterocigocidad observada fue 0.729 (rango: 0.524-0.905), el promedio del número de alelos fue 7.727 (rango: 4-11). Este panel produjo un PI_{id} de 2.23×10^{-11} y un PI_{sib} de 7.5×10^{-5} , indicando que existe una probabilidad muy baja para que dos individuos o dos hermanos escogidos al azar, puedan tener un mismo genotipo multilocus, dadas las frecuencias alélicas de la población. Según lo establecido por Botstein y colaboradores (1980), se puede reconocer que 9 del panel de 11 loci utilizados en este estudio son marcadores muy informativos (LL1-1#3, LL1-1#10, LL1-1#18, D5S111, Locus5, Apm01, AB06, Leon21 y D17S804), debido a los valores de información polimórfica calculado para cada uno ($PIC > 0.5$). Los dos microsatélites restantes (LL1-5#7 y Leon2) son reconocidos como marcadores medianamente informativos, debido a que sus valores PIC se encuentran entre 0.25 y 0.50. De los marcadores analizados, 9 no presentaron desviaciones significativas ($p > 0.05$) del equilibrio de Hardy–Weinberg. Para dos de los loci (Locus 5 y Apm01), la frecuencia combinada de homocigotos fue muy baja para llevar a cabo el test de Chi cuadrado que ofrece CERVUS v3.0 para calcular la desviación del equilibrio Hardy-Weinberg. Los resultados presentes a continuación no presentaron variación al incorporar o eliminar estos loci dentro de los análisis, por lo tanto, se incluyó la información obtenida para cada marcador dentro de los análisis realizados.

Tabla 4. Caracterización de los marcadores microsatélites utilizados en dos grupos de monos churucos de montaña (*L. l. lugens*).

LOCUS	<i>N_a</i>	<i>N</i>	<i>H_o</i>	<i>H_e</i>	PIC	HW
LL113	63	9	0.619	0.608	0.578	NS

LL1110	62	10	0.806	0.813	0.782	NS
LL1118	63	10	0.873	0.806	0.775	NS
LL157	63	4	0.524	0.471	0.434	NS
D5S111	63	6	0.778	0.769	0.721	NS
Locus5	62	8	0.871	0.849	0.822	ND
Apm01	63	9	0.905	0.834	0.806	ND
AB06	63	11	0.778	0.765	0.732	NS
Leon21	62	8	0.677	0.714	0.676	NS
D17S804	62	6	0.661	0.707	0.652	NS
Leon2	61	4	0.525	0.516	0.439	NS
Promedio	--	7.727	0.729	0.714	0.674	--

Na: número de individuos genotipificados; *N*: Número de alelos; *Ho*: Heterocigocidad observada; *He*: Heterocigocidad esperada bajo el equilibrio de Hardy-Weinberg; PIC: Contenido de información polimórfica; NS: No significativo; ND: No realizado. Desviación significativa entre la *Ho* y la *He* ($p < 0.05$).

6.2.1 Patrones de dispersión:

Con el fin de evaluar la estructura poblacional y el flujo genético entre los grupos sociales de estudio, se calcularon los valores F_{ST} y F_{IS} . Todos los valores calculados se basaron en 10.000 permutaciones con la ayuda del software Arlequin v3.5.2.2 (Excoffier *et al.* 2005). El F_{ST} estimado al incluir todos los individuos de los grupos de estudio, incluso aquellos que se encuentran en edades pre-dispersión, fue de 0.061 (95%, $N = 25$ para el grupo Brasil y $N = 34$ para el grupo Colombia $p < 0.0001$), valores altos y significativos indican que los animales de los dos grupos de estudio presentan una diferenciación genética moderada entre ellos. El resultado fue similar al realizar este análisis excluyendo los individuos en edades pre-dispersión ($F_{ST} = 0.060$, 95%, $N = 17$ para Colombia y $N = 15$ para Brasil, $p < 0.0001$). Por otra parte, el F_{IS} global calculado fue de -0.053 lo que establece que existe un exceso de heterocigotos dentro de la población de estudio, sugiriendo evasión de la endogamia.

Por otra parte, al calcular los F_{ST} diferenciando por sexo entre los individuos adultos de la población, se logró evidenciar que el valor F_{ST} para los machos fue mucho más alto ($F_{ST} = 0.102$, $p < 0.001$, $N = 7$ para Colombia y 9 individuos para Brasil) que el calculado para las hembras ($F_{ST} = 0.004$, $p < 0.408$, $N = 10$ para Colombia y 6 individuos para Brasil) para quienes la diferenciación entre los grupos de estudio no es significativa. Lo anterior indica que el flujo genético entre los grupos de estudio ha sido más restringido en machos a comparación de las hembras, lo que es consistente con una fuerte filopatría de machos (Goudet *et al.* 2002, Lawson & Perrin, 2007, Di Fiore *et al.* 2009). Finalmente, el F_{IS} calculado para los machos fue de -0.0733, mientras que el calculado para hembras fue de -0.0061, estos valores soportan los resultados obtenidos en los cálculos de los F_{ST} , debido a que se espera obtener valores más bajos para el sexo filopátrico a comparación del sexo que

se dispersa, como resultado de un déficit de heterocigotos ocasionado por el efecto Wahlund (Goudet *et al.* 2002, Lawson & Perrin, 2007).

En general, al analizar todos los individuos adultos de la población de monos churucos, el promedio estimado de las relaciones de parentesco (r) entre los 16 machos muestreados fue de 0.030, mientras que el r promedio estimado para 16 hembras adultas fue de -0.031. La diferencia entre los sexos fue evaluada por medio 10000 permutaciones y como resultados se obtuvo una diferencia significativa ($p < 0.01$) entre los sexos.

Posteriormente, se realizaron los análisis diferenciando por los grupos de estudio dentro de la población (Colombia y Brasil). Para el grupo denominado como Colombia, los 7 machos adultos analizados presentaron en promedio relaciones de parentesco más cercanas entre cada uno de ellos a comparación de las 10 hembras analizadas ($r = 0.17$, versus $r = 0.029$). Para el segundo grupo de estudio (Brasil), los cálculos se realizaron a partir de 9 machos y 6 hembras obteniendo los siguientes valores $r = 0.123$ versus $r = -0.0891$ respectivamente. Luego de realizar los análisis de permutación diferenciando por grupo de estudio, se obtuvieron valores significativos para los dos grupos ($p < 0.01$ y $p < 0.001$ respectivamente) (Figura 3).

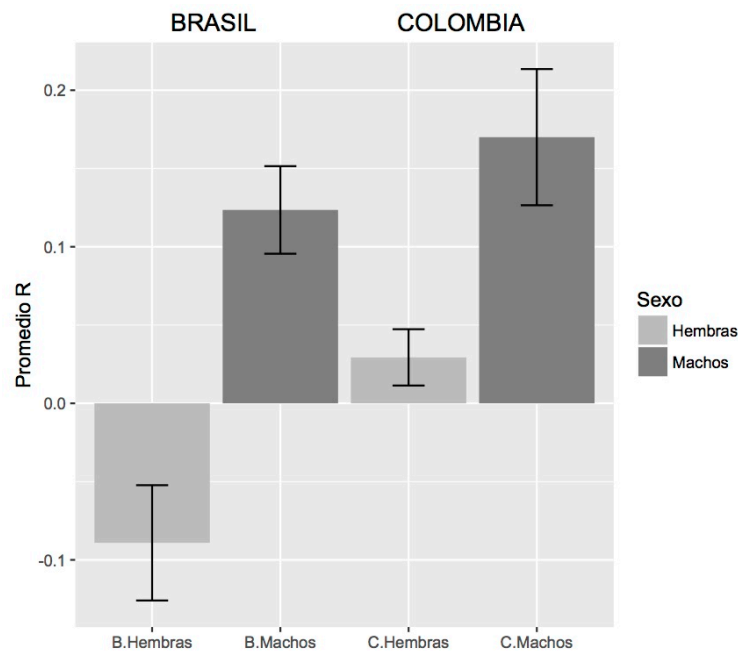


Figura 3. Promedio de las relaciones de parentesco (+/- error estándar) entre machos (barras oscuras) y hembras (barras claras) de dos grupos de monos churucos (Brasil y Colombia).

De acuerdo con lo esperado, el mAIC calculado para los dos grupos de estudio fue menor en hembras a comparación de los mAIC calculados para los machos (Grupo Colombia: -0.467 vs. 0.600; Grupo Brasil: -1.445 vs. 0.803, respectivamente). Adicionalmente, se logró reconocer que la vAIC fue más alta en las hembras a comparación de los machos dentro de

los grupos de estudio (2.98 vs. 1.40 en Colombia; 10.44 vs. 1.47 en Brasil, respectivamente) (Figura 4). Todo lo anterior hace referencia a características poblacionales en donde las hembras son reconocidas como el sexo que se dispersa. Sin embargo, las pruebas estadísticas de *U* Mann-Whitney arrojaron valores no significativos al comparar entre los valores de índices de asignación obtenidos entre machos y hembras ($U_{7,9}=20$, $p=0.223$ y $U_{9,5}=10$, $p=0.096$ para cada grupo de estudio).

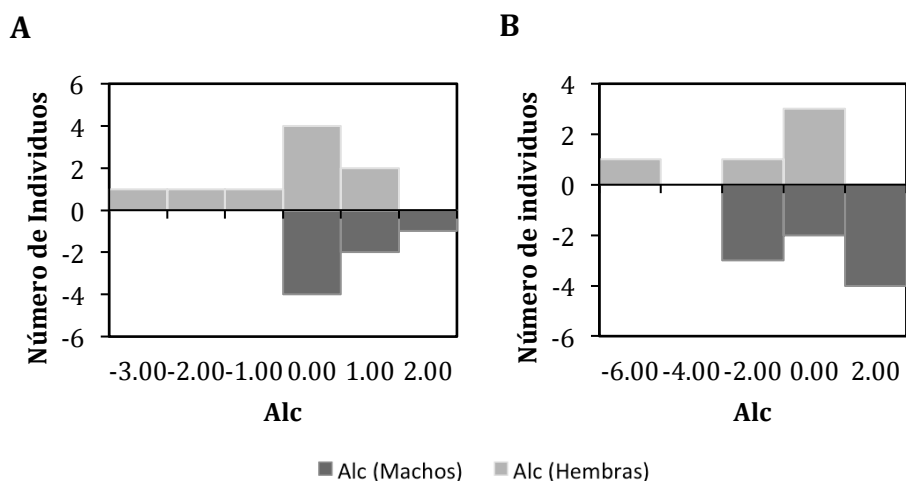


Figura 4. Distribución de frecuencia de los índices de asignación corregidos (AIC) para hembras (barras claras) y machos (barras oscuras) en los dos grupos de estudio (**A:** Colombia, **B:** Brasil). Los valores AIC difieren entre sexos, las hembras presentan valores promedio de AIC negativos (-0.467 y -1.445) y varianzas más altas (2.98 y 10.44); mientras que los machos presentan valores positivos en promedio (0.600 y 0.803) y varianzas bajas (1.40 y 1.47).

6.2.2 Paternidad:

El análisis de paternidad produjo la asignación de potenciales madres y padres a 21 y 18 individuos de 24, respectivamente. Para poder llevar a cabo el análisis de asignación de ambos padres, se corroboró inicialmente, la información colectada en campo para la asignación de madres a cada una de las crías de los grupos de estudio. Con los resultados obtenidos para este primer análisis, se logró reconocer que para algunos de los individuos de la descendencia (Fabihna, Zico, Amarú) no fue posible asignar potenciales madres. Posteriormente, se realizó la asignación de padres y como resultado se obtuvo que para 6 individuos no fue posible realizar la asignación de un potencial padre (JF-BRA-03, Jackson, Darwin, Olafa, Teófilo y Tomasa) (Tabla 5). Finalmente, se procedió a realizar la asignación de ambos padres (simultáneamente) a partir las descendencias que obtuvieron padres y madres potencialmente probables. En este análisis, la asignación de ambos padres se realizó en 24 individuos con un valor de confianza de la que se obtuvo una asignación a 10 individuos bajo un nivel de confianza del 95% y 3 individuos con niveles de confianza entre (95%-80%). Para 2 individuos (JF-BRA-01 y Pola), el resultado de asignación de ambos padres no arrojó un nivel de confianza determinado. Para los 9 individuos restantes

(Fabihna, Zico, Amáru, JF-BRA-03, Jackson, Darwin, Olafa, Teófilo y Tomasa) no fue posible realizar una asignación combinada de ambos padres, debido a la ausencia de asignación en cualquiera de los mismos (madre o padre).

Tabla 5. Asignación de padres y madres para las descendencias de cada uno de los grupos de monos churucos de estudio (Brasil y Colombia).

Nombre Individuo	Grupo	Madre Candidata (Campo)	Madre Candidata (CERVUS)	N.C. (M-D)	Padre Candidato (CERVUS)	N.C. (P-D)	N.C. (P-M-D)
Fabihna	Brasil	--	AFDrata	≈	AM-BRA-01	+	+
JM-BRA-01	Brasil	--	Cassia	*	AM-BRA-02	*	*
CM-BRA-01	Brasil	--	Preta	*	Neymar	*	*
JF-BRA-01	Brasil	--	AFD-BRA-01	*	Falcao	+	≈
JF-BRA-02	Brasil	--	Fernandihna	*	Toniño	*	*
JM-BRA-02	Brasil	--	Fernandihna	*	AM-BRA-02	*	*
JM-BRA-03	Brasil	--	AF-BRA-02	*	AM-BRA-02	≈	+
Zico	Brasil	--	Garota	≈	Tafarel	*	≈
Memín	Brasil	--	AFD-BRA-01	*	Tafarel	*	*
Jackson	Colombia	--	Negra	*	AM-ND-02	≈	+
Amarú	Colombia	--	AF-COL-01	≈	Tino	*	-
Pola	Colombia	--	Kiara	*	Pibe	+	≈
JM-COL-01	Colombia	--	AFDrata	*	Yepes	*	+
Zuñiga	Colombia	--	Dalila	*	Pibe	*	*
Salomé	Colombia	--	Maya	*	Tino	+	*
Darwin	Colombia	Dalila	Dalila	*	AM-COL-01	≈	+
Guarin	Colombia	Grushka	Grushka	*	Falcao	*	*
Giovanny	Colombia	Grushka	Grushka	*	Tino	*	*
Leonel	Colombia	Leyka	Leyka	*	Falcao	+	+
Mao	Colombia	Maya	Maya	*	Tino	*	*
Neider	Colombia	Negra	Negra	*	Tino	+	+
Olafa	Colombia	Oliva	Oliva	*	Falcao	≈	+
Teófilo	Colombia	Timona	Timona	*	Yepes	≈	+
Tomasa	Colombia	Timona	Timona	*	Neymar	≈	≈

N.C. (M-D): Nivel de confianza para la asignación madre-descendencia; N.C. (P-D): Nivel de confianza para la asignación padre-descendencia; N.C. (P-M-D): Nivel de confianza para la asignación padre-madre-descendencia; *: 95% de confianza; +: 80% de confianza; -: el individuo asignado es el candidato más probable, pero no puede asignarse a los anteriores intervalos de confianza; ≈: Paternidad indeterminada (es más probable que los individuos asignados como padres o madres no sean los verdaderos).

6.3 Relación comportamientos sociales (afiliativos) y coeficiente de parentesco:

Con el fin de analizar la relación existente entre los comportamientos afiliativos registrados para cada una de las díadas (adultos) y el coeficiente de parentesco calculado (r) de los

individuos del grupo principal de estudio “Colombia”, se llevó a cabo la correlación de Spearman. Para esta prueba, el valor obtenido fue 0.262, $p=0.0204$. A partir de lo anterior, se puede reconocer que existe una relación positiva entre las variables analizadas. Sin embargo, el nivel de parentesco genético entre los individuos, ésta explicando solamente el 26% de la variación registrada en los comportamientos afiliativos de los mismos (Figura 5).

Según la hipótesis planteada, se esperaba encontrar una mayor cercanía genética entre los machos adultos a comparación de las hembras adultas del grupo de estudio. Lo anterior se corrobora con los resultados obtenidos, debido a que se encontró una cercanía genética más alta entre las díadas conformadas por machos adultos (cuadrados negros, Figura 5), a comparación de las díadas conformadas por hembras adultas (círculos grises, Figura 5). Adicionalmente, las díadas de machos adultos que registraron un bajo nivel de parentesco genético (0.00), se relacionaron con un único individuo del grupo (Yepes). Estas díadas denotan un bajo nivel de parentesco genético entre éste individuo y los demás machos adultos del grupo de estudio. Por otra parte, se esperaba que las díadas conformadas entre machos, presentaran valores altos en cuanto a las frecuencias de comportamientos afiliativos dada su alta cercanía genética. Sin embargo, como lo evidencia la Figura 5, la frecuencia porcentual más alta de comportamientos afiliativos fue registrada por una díada conformada entre un macho adulto y una hembra adulta (11.03), quienes no presentaron cercanía genética (0.00). Adicionalmente, las díadas conformadas entre individuos adultos machos-hembras (triángulos gris-claro, Figura 5) registraron en su mayoría valores bajos de parentesco genético y un amplio rango en cuanto a las frecuencias porcentuales de comportamientos afiliativos registrados (0.00-11.03) (Figura 5).

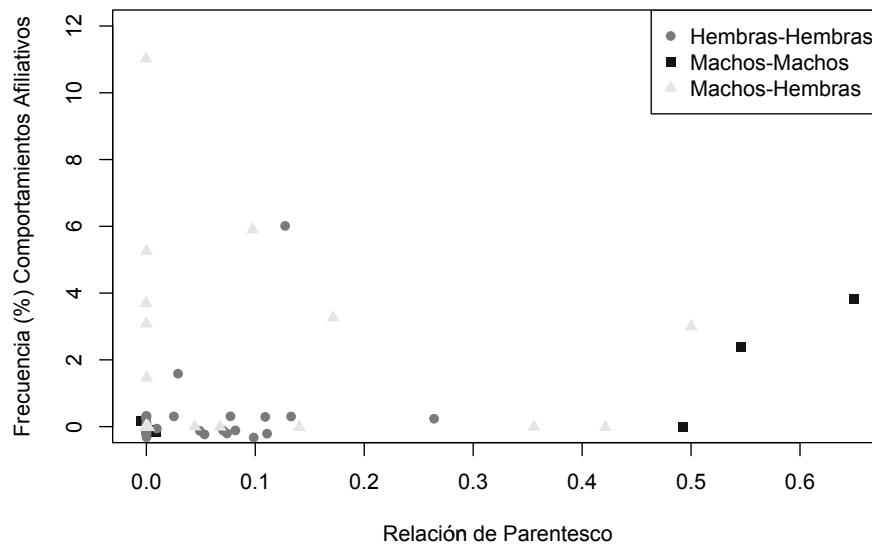


Figura 5. Correlación de Spearman entre la proporción de focales afiliativos y el coeficiente de parentesco (r) calculado para cada una de las díadas de individuos adultos del grupo de estudio (Colombia).

7. DISCUSIÓN:

Los resultados obtenidos en esta investigación pretenden aportar información a los patrones de dispersión, relaciones de parentesco y paternidad de los monos churucos de montaña (*L. l. lugens*), teniendo en cuenta un acercamiento comportamental y genético. Al analizar el componente comportamental, se reconoció que los individuos de estudio invirtieron en total un 2.9% (machos: 1.6% vs. hembras: 1.3%) de su tiempo en actividades sociales. Lo anterior coincide con estudios anteriores, donde se reporta que las actividades sociales en monos churucos no exceden el 5% del total de comportamientos registrados (Stevenson *et al.* 1994, Stevenson 2006).

En muchas especies de primates se ha reconocido que la dispersión se atribuye predominantemente a individuos de uno de los dos sexos (Di Fiore *et al.* 2009, Aureli *et al.* 2013). Estos patrones generan predicciones claras sobre cómo (al comparar entre hembras y machos), debería presentarse la variación genética dentro y entre los grupos sociales (Di Fiore 2003, Lawson Handler & Perrin 2007). Así mismo, genera implicaciones importantes en los patrones de comportamiento social dentro de los grupos y la expresión de varias formas de competencia reproductiva (Di Fiore 2003a, Defler & Stevenson 2014). Por su parte, se ha reconocido para diferentes grupos de primates que la dispersión puede darse por parte de los machos dando lugar a la filopatría de las hembras (bonobos, macacos y algunos cercopitecinos) (Di Fiore & Rendall 1994, Aureli *et al.* 2013, Milton *et al.* 2016). Sin embargo, para los monos churucos (*Lagothrix*), se ha reconocido a partir de estudios observacionales lo inverso como patrón predominante, es decir, dispersión de hembras y filopatría de machos (Nishimura 1994, 2003, Stevenson *et al.* 1994, Di Fiore *et al.* 2011). En otras palabras, refiere a que las hembras son los individuos que migran entre los grupos y los machos residen de manera permanente en su grupo natal (Stevenson *et al.* 1994, Nishimura 2003, Di Fiore *et al.* 2011). Sin embargo, se ha logrado reconocer machos solitarios durante estudios observacionales llevados a cabo en campo (Defler 2010) y en investigaciones que han involucrado análisis genéticos en *L. l. poeppigii*. Lo anterior, soporta la permanencia de machos en grupos no natales, indicando así que ambos sexos podrían estar repercutiendo en la dispersión de los monos churucos (Di Fiore & Fleischer 2005; Di Fiore *et al.* 2009). Otra posible hipótesis que pretende explicar lo anterior, refiere que algunas hembras pueden estar migrando hacia otros grupos con sus descendencias machos (infantes o juveniles) (Stevenson 1998).

Dada la estructura social de los churucos explicada anteriormente, se esperaba encontrar bajos niveles de interacciones sociales entre hembras, ya que no es necesario para éstas crear relaciones sociales fuertes. Adicionalmente, se esperaban altos niveles de interacciones sociales entre machos, debido a su permanencia en el grupo natal. Contrario a lo esperado, a partir de los resultados obtenidos en esta investigación, no se encontraron diferencias significativas entre las frecuencias porcentuales de comportamientos afiliativos

entre las asociaciones estudiadas. Sin embargo, al analizar los datos registros de acicalamiento (Tabla 3) se logró reconocer que la mayoría de los eventos de acicalamiento fueron iniciados por hembras adultas. Lo anterior ha sido reportado en estudios anteriores (Di Fiore & Fleischer 2005), en donde se establece que el patrón descrito, se debe a que el establecimiento y mantenimiento de las relaciones esta más condicionada hacia las hembras de los grupos sociales de churucos. A continuación, se mencionen otras posibles explicaciones que pretenden explicar el establecimiento de relaciones sociales por parte de las hembras con otros individuos del grupo en donde residen. Como primera medida, se reconoce que en las sociedades de churucos, los machos ejercen dominancia sobre las hembras, lo que puede afectar en cierta medida las tasas de alimentación de las mismas. Por lo anterior, se ha sugerido la probabilidad de que las hembras con crías se asocien con machos adultos para obtener beneficios como el acceso a recursos y disminución en el riesgo de depredación (Stevenson 2006, Stevenson *et al.* 2015). Otra hipótesis, sugiere que las hembras al crear lazos tolerantes entre los individuos del grupo, pueden obtener un beneficio al usarlos para reducir la competencia, lo que puede potencialmente atenuar las interacciones agresivas. Este modelo, se ha reportado en grupos de chimpancés (*Pan troglodytes*), en donde las hembras migran una vez en la vida. Bajo éste patrón de dispersión, el mantenimiento de lazos sociales cercanos con miembros del mismo sexo puede llegar a ser beneficioso, debido a que con el paso del tiempo las hembras se convierten en individuos residentes del nuevo grupo (Lehmann & Boesch, 2009).

Adicionalmente, se esperaba aportar evidencia a favor o en contra de la hipótesis planteada por Stevenson en el 2006, donde estableció, que las hembras de monos churucos con crías dependientes usualmente reciben menos agresiones que las hembras sin crías dependientes. Sin embargo, a partir de los resultados obtenidos en esta investigación, no fue posible comparar y obtener conclusiones confiables que ayudarán a evaluar los parámetros anteriormente mencionados. Debido a: 1) durante el tiempo de la investigación, el grupo principal de estudio (Colombia) estaba conformado por 9 hembras adultas, de las cuales, 8 presentaban crías dependientes. 2) sólo el 18% del total de los eventos agonísticos registrados, fueron realizados hacia hembras adultas, en los que se involucró a 3 de las 9 hembras con cría del grupo. Sin embargo, cabe mencionar que la baja tasa de interacciones agonísticas registradas (una agresión cada 30.98 horas de muestreo) podría estar siendo explicada dada la proporción alta de hembras con crías que conformaron el grupo durante la investigación. Por todo lo anterior, es posible pensar que las relaciones en los monos churucos además de ser flexibles, pueden verse afectadas a lo largo del tiempo por características cambiantes, como las condiciones ambientales (disponibilidad de alimento), factores sociales (variación en las edades que repercute en la estructura de las poblaciones) (Stevenson *et al.* 2015) y permanencia de los individuos en el grupo social (Lehmann & Boesch, 2009, Strier *et al.* 2015).

Sumado a lo anterior y contrario a lo esperado, no se reconoció una relación fuerte entre los comportamientos afiliativos y el valor de r calculado para cada una de las díadas del grupo principal de estudio “Colombia”. Sin embargo, cabe resaltar que las díadas conformadas entre individuos adultos machos-hembras, registraron en su mayoría valores bajos de parentesco genético y un amplio rango en cuanto a las frecuencias de comportamientos afiliativos. Lo anterior, puede estar aportando evidencia a la hipótesis donde se establece que las asociaciones entre individuos adultos de un grupo social (machos-hembras) son consecuencia de comportamientos relacionados con la reproducción (Stevenson *et al.* 2015). Contrastando así, con la hipótesis planteada por Nishimura en 1994 donde se sugería que ése tipo de asociaciones son consecuencia de las relaciones madre-cría. Por otra parte, se logró reconocer que un macho adulto del grupo (Yepes), no presentaba cercanía genética con los demás machos adultos. Lo anterior, puede soportar la hipótesis planteada por Stevenson en 1998, donde se establece que algunas hembras pueden migrar de sus grupos natales junto con sus crías machos (infantes o juveniles). Sin embargo, ésta hipótesis no excluye la posibilidad de que éste individuo en particular, pudo haber migrado hacia nuestro grupo de estudio (Colombia), como se ha registrado para otras sociedades de churucos (*L. l. poeppigii*) en Ecuador (Di Fiore & Fleischer 2005; Di Fiore *et al.* 2009).

Por otra parte, al analizar el componente genético, y comparar los valores de diversidad genética obtenidos a partir de 11 marcadores moleculares (promedio de alelos: 7.727 y heterocigocidad observada: 0.729), se puede reconocer que no difieren de los reportados en otras poblaciones de churucos. Lo anterior, coincide con la investigación llevada a cabo en el mismo sitio de estudio (PNN Cueva de los Guácharos) en el 2012 por Henao-Díaz donde se reportó una heterocigocidad alélica de 0.791. Adicionalmente, Di Fiore & Fleischer (2005), reportaron para la estación biológica de Tiputini (Ecuador) a partir de 7 microsatélites una heterocigocidad observada de 0.728. Posteriormente, en el 2009, se analizaron individuos de churucos en dos localidades de Ecuador (Tiputini y Proyecto Primates) a partir de 8 marcadores moleculares obteniendo como resultado una heterocigocidad observada de 0.82 y 0.77 respectivamente (Difiore *et al.* 2009).

El fenómeno de dispersión puede determinar la estructura y organización de los grupos sociales (Kappeler & van Schaik 2002). Se reconoce que este comportamiento se da aproximadamente al inicio de la edad reproductiva, como una estrategia para reducir la competencia por recursos o parejas entre parientes, disminuir el impacto desigual en los costos reproductivos y evitar la endogamia. Adicionalmente, al dispersarse se mejoran las oportunidades de apareamiento y por lo tanto se puede aumentar el éxito reproductivo de los individuos (Perrin & Mazalov 2000, Henao-Díaz 2012, Stevenson *et al.* 2015). Sin embargo, la dispersión antepone algunos riesgos como alta mortalidad (bajo éxito reproductivo) debido a la exposición a depredadores y a la baja eficiencia de forrajeo por la exploración de áreas desconocidas (Robbins & Robbins 2015).

En esta investigación, los patrones de dispersión, fueron evaluados teniendo en cuenta los parámetros que se discutirán a continuación. Inicialmente, al evaluar los valores únicos obtenidos de mAIC y vAIC para cada uno de los sexos en los diferentes grupos de estudio (Colombia y Brasil respectivamente), se evidencia que los AIC para hembras presentan en promedio valores negativos (-0.467 y -1.445) y varianzas más altas (2.98 y 10.44); mientras que los machos presentan en promedio valores positivos (0.600 y 0.803) y varianzas bajas (1.40 y 1.47). Estos valores hacen referencia a características poblacionales en donde las hembras son reconocidas como el sexo que se dispersa (Goudet *et al.* 2002, Lawson Handley & Perrin, 2007). Sin embargo, al realizar la prueba estadística, no se evidencian diferencias significativas entre hembras y machos, lo que sugeriría inviabilidad para confirmar el sesgo hacia uno de los sexos por medio del cálculo de los AIC. Los resultados obtenidos para el test de asignación, no revelaron un patrón de dispersión sesgado a uno de los sexos, lo que es consistente con otras investigaciones realizadas en churucos (Di Fiore *et al.* 2009). Sin embargo, es posible que éstos resultados se encuentren sesgados debido a los tamaños muestrales reducidos (adultos machos: adultos hembras) presentes en cada grupo de estudio al diferenciarlos por sexo (Mossman & Waser 1999).

Adicionalmente, a partir de los valores F_{ST} se logró reconocer la existencia de una diferenciación media entre los grupos de estudio Colombia y Brasil, lo que sugiere un posible flujo génico entre los individuos de estos dos grupos. Lo anterior, soporta la idea que poblaciones naturales se estructuran generalmente en subpoblaciones discretas, que a su vez se encuentran interconectadas por algún nivel de migración (Perrin & Mazalov 2000). Por su parte, el valor de F_{IS} global denota que existe un exceso de heterocigotos en la población de estudio sugiriendo como consecuencia la evasión de la endogamia. Lo que repercute en una alta diversidad genética, a partir de la que se espera un incremento en el potencial de las poblaciones para responder a procesos de selección y mantenimiento de la salud de los individuos (Kallinowski 2004).

Al analizar los valores obtenidos de F_{ST} discriminados por sexos (0.102 machos y 0.004 hembras), se evidenció una mayor diferenciación entre los machos de los grupos de estudio a comparación de valores bajos obtenidos para las hembras. Por su parte, al evaluar los valores obtenidos de r (machos: 0.17, 0.123 y hembras: 0.029 y -0.891) para el grupo de Colombia y Brasil respectivamente, se evidencia que los machos presentan relaciones genéticas más estrechas a comparación de las relaciones genéticas de las hembras. Todo lo anterior sumado a los valores calculados de F_{IS} indica que la dispersión por hembras es común y a su vez, la mediación del flujo génico por parte de los machos es más restringida. Los hallazgos anteriores soportan la teoría de filopatría de machos propuesta para nuestra especie de estudio (Favre *et al.* 1997, Goudet *et al.* 2002, Lawson & Perrin, 2007, Di Fiore *et al.* 2009).

Los resultados obtenidos de F_{ST} y r reportados en este estudio, contrastan con lo encontrado por otros investigadores (Di Fiore *et al.* 2009, Henao-Díaz 2012); quienes reportan que no se logró encontrar diferencias significativas entre las hembras y los machos de los grupos de estudio. Por lo anterior, mencionan que por medio de la evidencia molecular no fue posible soportar una fuerte filopatría de machos y dispersión de hembras. Sugiriendo que los machos pueden a su vez estar dispersándose o al menos este patrón es reconocible para la población de churucos de la Amazonia Ecuatoriana (Di Fiore *et al.*, 2009). El compendio de estas investigaciones denota una gran flexibilidad en los patrones de dispersión reportados para la especie, reconociendo poblaciones en donde se presenta a partir de evidencia molecular una fuerte filopatría de machos (esta investigación) y otras poblaciones en donde adicional a la migración de hembras, la migración de machos ocurre significativamente (Di Fiore *et al.*, 2009).

Finalmente, al analizar los valores de paternidad obtenidos durante la investigación, se logró reconocer que para algunas crías en cada uno de los grupos (Brasil: JM-BRA-03 y Colombia: Jackson, Darwin, Olafa, Teófilo y Tomasa) no fue posible asignar un potencial padre, teniendo en cuenta los individuos adultos muestreados. Para otras especies de primates como es el caso de los monos araña (*Ateles belzebuth*) se ha reportado por medio de observaciones la migración de hembras preñadas o hembras que presentan un hijo juvenil (Nishimura 2003, Di Fiore *et al.* 2009). Adicionalmente, para los monos churucos, se ha postulado la dispersión secundaria que se establece como una migración subsecuente luego de su primer evento de dispersión (Stevenson *et al.* 2015). Lo anterior puede explicar la no asignación de potenciales padres a las crías de los grupos de estudio. Sin embargo, otra explicación puede estar relacionada con la ausencia del muestreo de algunos individuos de los grupos de estudio.

8. CONCLUSIONES:

- Los comportamientos sociales de los individuos adultos de monos churucos del PNN Cueva de los Guácharos no dependen de los sistemas de dispersión y tampoco de la relación de parentesco entre los mismos.
- Los grupos sociales de monos churucos estudiados en el PNN Cueva de los Guácharos soportan como patrón predominante la filopatría de machos y dispersión por parte de las hembras.
- Las asociaciones entre adultos machos-hembras de churucos del PNN Cueva de los Guácharos, son consecuencia de comportamientos de tipo reproductivo y no de relaciones tipo madre-cría.
- La paternidad en los grupos de estudio del PNN Cueva de los Guácharos se encuentra repartida entre varios machos, pero ésta puede estar sesgada a ciertos individuos.

AGRADECIMIENTOS:

A Dios por darme la posibilidad de culminar esta etapa de mi vida al lado de gente valiosa que ha hecho de mí una mejor persona y profesional. A mis padres Alberto y Elsa, hermanos Camilo y William por su confianza, apoyo, afecto, consejos, ejemplo y por ser el motor para seguir adelante, rumbo a mi siguiente sueño. Al doctor Pablo Stevenson por brindarme la oportunidad de profundizar en la Primatología, por su confianza, conocimientos y por demostrarme que la pasión y dedicación hacen parte del éxito. Al doctor Andrés Link por creer en mi potencial como persona e investigadora y guiarme incondicionalmente desde el comienzo de este gran camino. Al doctor Anthony Di Fiore por toda su entrega, apoyo incondicional y recibirme con la mayor disposición. A mis amigos más cercanos (Diana Acosta, Trisal Velásquez, Diana Cruz y Carolina García), quienes estuvieron en todos los momentos de este proceso brindándome su apoyo incondicional. A todos los funcionarios del Parque Nacional Natural Cueva de los Guácharos, quienes estuvieron pendientes durante la fase de campo. A todos mis compañeros incansables de campo (Carolina García, Henry García y Manuel Fonseca) y a los integrantes del LEBTYP quienes hicieron mi paso por la Universidad de los Andes más enriquecedora. Al Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible y Secretaría de Ambiente por colaborar en la expedición de los permisos de colecta y de exportación de muestras. Al proyecto semilla de la Universidad de los Andes, a la beca del Banco de la República, a Conservación Internacional por la beca Margot Marsh, a la Fundación Alejandro Ángel Escobar por la beca Colombia Biodiversa y al Consejo Profesional de Biología por la beca CPBiol 2015, quienes aportaron económicamente para llevar a cabo este proyecto de investigación. Finalmente, pero no menos importante, a los individuos que conformaron mis grupos de estudio Colombia y Brasil, por permitirme conocer un poco más y aprender de la vida en sociedad de los primates.

ANEXOS:

A partir de los seguimientos a los grupos de estudio en campo (Colombia y Brasil) y 6 muestras de individuos de grupos desconocidos, se logró coleccionar en total de 386 muestras fecales. En el anexo 1, se resume la cantidad de muestras obtenidas por cada uno de los individuos de los grupos de estudio (Colombia: 136 muestras de hembras y 108 muestras de machos; Brasil: 43 muestras de hembras y 93 muestras de machos). Adicionalmente, los individuos que no se logró identificar, no presentan un nombre individual y por lo tanto se reconocieron siguiendo la siguiente nomenclatura: macho adulto (AM); macho sub-adulto (SAM); macho juvenil (JM); macho infante (CM); hembra adulta con cría (AFD); hembra adulta (AF); hembra sub-adulta (SAF); hembra juvenil (JF).

Anexo 1. Muestras fecales coleccionadas en campo durante los seguimientos a los grupos Colombia y Brasil en el PNN Cueva de los Guácharos.

COLOMBIA					
Hembras			Machos		
Nombre	Sexo/Edad	# Muestras	Nombre	Sexo/Edad	# Muestras
Kiara	AF	6	Falcao	AM	14
Maya	AF	7	Pibe	AM	14
Oliva	AF	8	Tino	AM	7
AFDrata	AFD	10	Jackson	SAM	7
Dalila	AFD	6	Zuñiga	SAM	10
Grushka	AFD	7	Giovanny	JM	2
Leyka	AFD	14	Leonel	JM	5
Negra	AFD	15	Mao	JM	5
Timona	AFD	3	Neider	JM	9
CFrata	CF	1	Teófilo	JM	1
Amarú	JF	8	--	CM	1
Olafa	JF	11	--	JM	11
Pola	JF	3	--	SAM	2
Salomé	SAF	6		AM	20
--	CF	1	--	--	--
--	JF	11	--	--	--
--	SAF	4	--	--	--
--	AF	12	--	--	--
--	AFD	3	--	--	--
TOTAL	--	136	TOTAL	--	108

BRASIL					
Hembras			Machos		
Nombre	Sexo/Edad	# Muestras	Nombre	Sexo/Edad	# Muestras
Zeze	AF	1	Romario	AM	3
Garota	AF	3	Tafarel	AM	12
Preta	AFD	7	Ronaldo	AM	6
Cassia	AFD	13	Pelé	AM	4
Fernandinha	AFD	5	Neymar	AM	10
Melosa	SAF	2	Cafú	AM	2
Fabinha	CF	2	Toniño	AM	14
--	AF	2	Zico	SAM	7
--	AFD	1	Memin	SAM	5
--	JF	7	--	CM	6
--	--	--	--	JM	7
--	--	--	--	SAM	4
--	--	--	--	AM	13
TOTAL	--	43	TOTAL	--	93

Anexo 2. Muestras focales obtenidas durante la fase de campo discriminando por individuo; grupo principal de estudio (Colombia).

COLOMBIA							
MACHOS				HEMBRAS			
Nombre	Sexo/Edad	# Muestras focales	Tiempo focales (h)	Nombre	Sexo/Edad	# Muestras focales	Tiempo focales (h)
AFDrata	AFD	24	8.00	Falcao	AM	74	24.67
Dalila	AFD	61	20.33	Pibe	AM	92	30.67
Grushka	AFD	18	6.00	Tino	AM	55	18.33
Timona	AFD	17	5.67	Yepes	AM	17	5.67
Leyka	AFD	69	23.00	Zuñiga	SAM	15	5.00
Maya	AFD	53	17.67	Jackson	SAM	16	5.33
Negra	AFD	58	19.33	--	--	--	--
Oliva	AFD	58	19.33	--	--	--	--
Kiara	AF	29	9.67	--	--	--	--
Salomé	SAF	11	3.67	--	--	--	--
TOTAL	--	398	132.67	TOTAL	--	269	89.67

REFERENCIAS:

- Abondano, L.A. & Link, A. (2012). The social behavior of brown spider monkeys (*Ateles hybridus*) in a fragmented forest in Colombia. *International Journal of Primatology*. 33:769-783.
- Abondano, L.A. (2014). Male reproductive skew in multimale social groups of Verreaux's sifaka (*Propithecus verreauxi*) at Kirindy Mitea National Park, Madagascar. Master Thesis. The University of Texas at Austin.
- Acosta-Rojas, D.C. (2014). ¿Afectan los micos churucos (*Lagothrix lagothricha lugens*) la germinación de las semillas dispersadas en bosques subandinos?. Tesis de Maestría. Universidad de los Andes.
- Alberts. S. (2012). Chapter 18: Magnitude and sources of variation in male reproductive performance. En: Mitani. J.C., Call. J., Kappeler. P.M., Palombit. R.A., Silk. J.B. (eds). *The evolution of primate societies*. The University of Chicago Press, Chicago. 728pp.
- Alberts. S.C., & Altmann. J. (1995). Balancing costs and opportunities: Dispersal in male baboons. *The American Naturalist*. 145:279-306.
- Alberts. S.C., Buchan. J.C., & Altmann. J. (2006). Sexual selection in wild baboons: From mating opportunities to paternity success. *Animal Behaviour*. 72:1177-1196.
- Alberts. S.C., Watts. H.E., & Altmann. J. (2003). Queuing and queue-jumping: Long-term patterns of reproductive skew in male savannah baboons, *Papio cynocephalus*. *Animal Behaviour* 65:821-840.
- Altmann. S.A. (1962). A field study of the sociobiology of Rhesus monkeys, *Macaca mulatta*. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 102: 338-445.
- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: Sampling methods. *Behaviour*. 49:227-267.
- Altmann. J., Alberts. S.C., Haines. S.A., Dubach. J., Muruthi. P., Coote. T., Geffen. E., Cheesman. D.J., Mututua. R.S., Saiyalel. S.N., Wayne. R.K., Lacy. R.C., & Bruford. M.W. (1996). Behavior predicts genetic structure in a wild primate group. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 93:5797-5801.
- Anderson. M.J. & Dixson. A.F. (2002). Sperm competition: Motility and the midpiece in primates. *Nature*. 6880:416-496.
- Aureli, F., Di Fiore, A., Murillo-Chacon, E. & Kawamura, S. (2013). Male philopatry in spider monkeys revisited. *American Journal of Physical Anthropology*. 152:86-95
- Beehner. J.C. & Bergman. T.J. (2008). Infant mortality following male takeovers in wild geladas. *American Journal of Primatology*. 70:1152-1159.
- Botstein, D., R.L. White, M. Skolnick, R.W. Davis. 1980. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment polymorphisms. *American Journal of Human Genetics*. 32:314-331.

- Bradley. B.J., Robbins. M.M., Williamson. E.A., Steklis. H.D., Steklis. N.G., Eckhardt. N., Boesch. C., & Vigilant L. (2005). Mountain gorilla tug-of-war: Silverbacks have limited control over reproduction in multimale groups. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 102:9418-9423.
- Cant, J. G., Youlatos, D. & Rose, M. D. 2001. Locomotor behavior of *Lagothrix lagotrisha* and *Ateles belzebuth* in Yasuní National Park, Ecuador: General Patterns and Nonsuspensory Models. *Journal of Human Evolution*. 41: 141-166.
- Colmenares, F. (ed.). 1996. *Etología, psicología comparada y comportamiento animal*. Primera Edición. Editorial Síntesis S.A., España. 583 p.
- Defler, T. (2010). *Hisrotia natural de los primates colombianos*. Segunda edición. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología. Bogotá D.C., Colombia. 612pp.
- Defler, T. & Stevenson, P.R. (2014). *The woolly monkey: Behavior, ecology, systematics, and captive research*. Springer New York Heidelberg Dordrecht London. 301pp.
- Di Fiore A. & Rendall D. (1994). Evolution of social organization: A reappraisal for primates by using phylogenetic methods. *Pro. Natl. Acad. Sci*. 91:9941-9945.
- Di Fiore A. (2003). Molecular genetic approaches to the study of primate behavior, social organization, and reproduction. 2003. *Yearbook of Physical Anthropology*. 46:62–99.
- Di Fiore A. (2003a). Social and reproductive strategies of lowland woolly monkeys (*Lagothrix lagotrisha*). En Abstracts of AAPA poster and podium presentations. *American Journal of Physical Anthropology*. (120) S36:89.
- Di Fiore & Fleischer (2005). Social behavior, reproductive strategies and population genetic structure of *Lagothrix poeppigii*. *International Journal of Primatology*. 26(5):1137-1173.
- Di Fiore, A. (2009). Genetic approaches to the study of dispersal and kinship in new world primates. [En]: Garber, P.A., Estrada, A., Bicca-Marques, J.C. Heymann, E.W. & Strier, K.B. (eds.) 2009. *South American Primates: Comparative perspectives in the study of behavior, ecology and conservation*. Springer. New York, USA. 553pp.
- Di Fiore, A., Link. A., Schmitt, C.A. & Spehar, S.N. (2009). Dispersal patterns in sympatric woolly and spider monkeys: integrating molecular and observational data. *Behaviour*. 146:437-470.
- Di Fiore A., Link A., Campbell J.C. (2011). The Atelines: Behavioral and socioecological diversity in a new monkey radiation. [En]: Campbell J.C., Fuentes A., MacKinnon K.C., Bearder S.K & Stumpf R.M. 2011. *Primates in Perspective*. Oxford University Press. New York, USA. 852pp.
- Eberle. M. & Kappeler. P. M. (2004). Sex in the dark: Determinants and consequences of mixed male mating tactics in *Microcebus murinus*, a small solitary nocturnal primate. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 57:77-90.
- Emery Thompson. M. & Wrangham. R.W. (2008). Male mating interest varies with female fecundity in *Pan troglodytes schweinfurthii* of Kanyawara, Kibale National Park. *International Journal of Primatology*. 29:885-905.

- Emlen, S.T. & Oring, L.W. (1997). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*. 197:215-223.
- Excoffier, L. G. Laval, and S. Schneider (2005) Arlequin v.3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online* 1:47-50.
- Fagundes, V. 2005. Conservation genetics of the muriqui: Past, present and future. *Neotropical Primates*. 13(Suppl.): 85-91.
- Favre, L., Balloux, F., Goudet, J. & Perrin, N. (1997). Female-biased dispersal in the monogamous mammal *Crocidura russula*: evidence from field data and microsatellite patterns. 264:127-132.
- Goudet, J., Perrin, N. & Waser, P. (2002). Test for sex-biased dispersal using bi-parentally inherited genetic markers. *Molecular Ecology*. 11:1103-1114.
- Hayakawa, S. (2007). Female defensibility in small troops of japanese macaques vis-à-vis nontroop males and copulation on the periphery of the troop. *International Journal of Primatology*. 28(1):73-96.
- Henao-Díaz, L.F. (2012). Diversidad genética, relaciones de parentesco y patrones de dispersión de monos churucos (*Lagothrix lagothricha*) en un bosque alto andino y un bosque fragmentado de tierras bajas. Tesis de Maestría. Universidad de los Andes.
- Jones, A.G. & Ardren, W.R. (2003). Methods of parentage analysis in natural populations. *Molecular Ecology*. 12:2511-2523.
- Kallinowski, S.T. (2004). Counting alleles with rarefaction: Private alleles and hierarchical sampling designs. *Conservation Genetics*. 5:539-543.
- Kappeler, P.M. (2012). Male reproductive strategies. *Nature Education Knowledge*. 3(10):82.
- Kappeler, P.M. & Schäffler, L. (2008). The lemur syndrome unresolved: Extreme male reproductive skew in sifakas (*Propithecus verreauxi*), a sexually monomorphic primate with female dominance. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 62:1007-1015.
- Kappeler, P.M. & van Schaik, C.P. (2002). Evolution of primate social systems. *International Journal of Primatology*. 23(4):707-740.
- Keller, L. & Reeve, H. (1995). Why do females mate with multiple males? The sexually selected sperm hypothesis. *Advances in the Study of Behavior*. 24:291-315
- Kraus, C., Eberle, M., & Kappeler P.M. (2008). The costs of risky male behavior: Sex differences in seasonal survival in a small sexually monomorphic primate. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 275:1635-1644.
- Konovalov DA, Manning C, Henshaw MT. 2004. KINGROUP: a program for pedigree relationships reconstruction and kin group assignments using genetic markers. *Molecular Ecology Notes*. 4:779–782.
- Lawson Handley, L.J. & Perrin, N. (2007). Advances in our understanding of mammalian sex-biased dispersal. *Molecular Ecology*. 16:1559-1578.

- Lehmann, J. & Boesch, C. (2009). Sociality of the dispersing sex: the nature of social bonds in West African female chimpanzees, *Pan troglodytes*. *Animal Behaviour*. 77:377-387.
- Link, A., Di Fiore, A., & Spehar, S. N. (2009). Female-directed aggression and social control in spider monkeys. [En]: M. N. Muller & R. W. Wrangham (eds.). *Sexual coercion in primates and humans: An evolutionary perspective on male aggression against females* (pp. 157–183). Cambridge: Harvard University Press.
- Maldonado, A. (2005). The role of woolly monkeys as a flagship species for conservation in the Colombian Amazon (work in progress). UK and the Woolly Monkey Project, Colombia. Oxford Brookes University. 5 p.
- Manel, S., Gaggiotti, O.E. & Waples, R.S. (2005). Assignment methods: Matching biological questions with appropriate techniques. *Trends Ecology and Evolution*. 20:136-142.
- Marshall, T.C., Slate, J.B.K.E., Kruuk, L.E.B. & Pemberton, J.M. (1998). Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. *Molecular Ecology*. 7(5):639-655.
- Mendes, S.L., F.R. de Melo, J.P. Boubli, L.G. Dias, K.B. Streier, L.P.S. Pinto, V. Fagundes, B. Cosenza & P. De Marco. 2005. Directives for the conservations of the northern muriqui, *Brachyteles hypoxanthus* (Primates, Atelidae). *Neotropical Primates*. 13(Suppl.): 7-18.
- Milton, K., Nolin, D.A., Ellis, K., Lozier, J., Sandel, B., & Lacey, E.A. (2016). Genetic, spatial, and social relationships among adults in a group of howler monkeys (*Alouatta palliata*) from Barro Colorado Island, Panama. *Primates*. 57(2):253-265.
- Morin, P.A., Chambers, K.E., Boesch, C. & Vigilant, L. (2001). Quantitative polymerase chain reaction analysis of DNA from noninvasive samples for accurate microsatellite genotyping of wild chimpanzees (*Pan troglodytes verus*). *Molecular Ecology*. 10: 1835-1844.
- Mossman, C.A. & Waser, P.M. (1999). Genetic detection of sex-biased dispersal. *Molecular Ecology*. 8:1063-1067.
- Nishimura, A. (1992). Mating behaviors of woolly monkeys *Lagothrix lagotricha*, at La Macarena, Colombia (III): Reproductive parameters viewed from a long-term study. *Fiel Studies of New World Monkeys*. La Macarena, Colombia. 7:1-7.
- Nishimura, A. (1994). Social interactions patterns of woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha*) a comparison among the Atelines. *The Science and Engineering of Doshisha University*. 35(2): 91-110.
- Nishimura, A. (2003). Reproductive parameters of wild female *Lagothrix lagotricha*. *International Journal of Primatology*. 24(4): 707-722.
- Nsubuga, A.M., Robbins M.M., Boesch C., Vigilant L. (2008). Patterns of paternity and group fission in wild multimale mountain gorilla groups. *American Journal of Physical Anthropology*. 135:263-274.

- Ospina, M.A. (2005). Plan de manejo 2005-2009. Parque Nacional Natural Cueva de los Guácharos. Ministerio de Ambiente Vivienda y Desarrollo Territorial. 131pp.
- Ostner, J., Nunn, C.L., & Schülke, O. (2008). Female reproductive synchrony predicts skewed paternity across primates. *Behavioral Ecology*. 19:1150-1158.
- Paetkau, D., Calvert, W., Stirling, I. & Strobeck, C. (1995). Microsatellite analysis of population structure in Canadian polar bears. *Molecular Ecology*. 4:347-354.
- Peakall, R. and Smouse P.E. (2006). GeneA1Ex 6: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*. 6, 288-295.
- Perrin, N. & Mazalov, V. (2000). Local competition, inbreeding and the evolution of sex-biased dispersal. *The American Naturalist*. 155(1):116-127.
- Prada, C. & Stevenson, P.R. (2016). Plant composition associated with environmental gradients in tropical montane forests (Cueva de Los Guácharos National Park, Huila, Colombia). *Biotropica: The Journal of the Association for Tropical Biology and Conservation*. 0(0): 1-9.
- Port, M. & Kappeler, P.M. (2010). The utility of reproductive skew models in the study of males primates, a critical evaluation. *Evolutionary Anthropology*. 19:46-56.
- R Development Core Team (2008). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Robbins A.M. & Robbins M.M. (2015). Dispersal patterns of females in genus Gorilla. [En]: Furuichi, T., Yamagiwa, J. & Aureli, F. (2015). *Dispersing primate females: Life history and social strategies in male-philopatric species*. Springer. USA. 299pp.
- Queller, D.C. & Goodnight, K.F. (1989). Estimating relatedness using genetic markers. *Evolution*. 43: 258-275.
- Schülke, O., Bhagavatula, J., Vigilant, L., & Ostner, J. (2010). Social bonds enhance reproductive success in male macaques. *Current Biology*. 20:2207-2210.
- Stevenson, P.R., Quiñones, M.J. & Ahumada, J.A. (1994). Ecological strategies of woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha*) at Tinigua National Park, Colombia. *American Journal of Primatology*. 32:123-140.
- Stevenson, P.R. (1998). Proximal spacing between individuals in a group of woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha*) at Tinigua National Park, Colombia. *American Journal of Primatology*. 32:123-140.
- Stevenson, P.R. (2000). Seed dispersal by woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha*) at Tinigua National Park, Colombia: Dispersal distance, germination rates, and dispersal quantity. *American Journal of Primatology*. 50: 275-289.
- Stevenson, P.R. (2006). Activity and ranging patterns of colombian woolly monkeys in north-western Amazonia. *Primates*. 47:239-247.
- Stevenson, P.R. (2007). Estimates of the number of seeds dispersed by a population of primates in a lowland forest in western Amazonia. [En]: A. J. Dennis, E. W. Schupp, R. J. Green, & D. W. Westcott (eds.). *Seed dispersal: Theory and its application in a changing world*. United Kingdom Wallingford: CAB International. p. 340–362.

- Stevenson, P.R., Zárate, D.A., Ramírez, M.A. & Henao-Díaz, F. (2015). Social interactions and proximal spacing in woolly monkeys: Lonely females looking for male friends. [En]: Furuichi, T., Yamagiwa, J. & Aureli, F. (2015). Dispersing primate females: Life history and social strategies in male-philopatric species. Springer. USA. 299pp.
- Strier, K.B., Chaves, P.B., Mendes, S.L., Fagundes V. & Di Fiore, A. (2011). Low paternity skew and the influence of maternal kin in an egalitarian, patrilocal primate. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. (108) 47:18915-18919.
- Strier, K.B., Possamai, C.B. & Mendes, S.L. (2015). Dispersal patterns of female northern muriquis: Implications for social dynamics, life history, and conservation. [En]: Furuichi, T., Yamagiwa, J. & Aureli, F. (2015). Dispersing primate females: Life history and social strategies in male-philopatric species. Springer. USA. 299pp.
- Taberlet, P., Griffin, S., Goossens, B., Questiau, S., Manceau, V., Escaravage, N., Waits, L.P. & Bouvet, J. (1996). Reliable genotyping of samples with very low DNA quantities using PCR. *Nucleic Acids Research*. 24: 3189-3194.
- van Schaik, C.P. (2000). Infanticide by males primates: the sexual selection hypothesis revisited. [En]: C.P. van Schaik & C.H. Janson (eds.) *Infanticide by males and its implications*. Cambridge: Cambridge University Press. 27-60.
- Vargas, S.A., León, J., Ramírez, M., Galvis, N., Cifuentes, E., & Stevenson, P.R. (2014). Population density and ecological traits of highland woolly monkeys at Cueva de los Guácharos National Park, Colombia. In *High Altitude Primates*. Springer New York. 85-102.
- Wolfheim, J. H. (1983). *Primates of the world: distribution, abundance, and conservation*. University of Washington Press, Seattle. 853 p.
- Wroblewski, E.E., Murray, C.M., Keele, B.F., Schumacher-Stankey, J.C., Hahn, B.H., & Pusey, A.E. (2009). Male dominance rank and reproductive success in chimpanzees, *Pan troglodytes schweinfurthii*. *Animal Behaviour*. 77:873-885.
- Young, C. & Hähndel, S. (2013). Male coalitions and female behavior affect male mating success independent of dominance rank and female receptive synchrony in wild Barbary macaques. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 67:1665-1677.