

Estudios de Antropología Biológica

Volumen XIX

Editores

Jorge Alfredo Gómez Valdés
Carlos Serrano Sánchez
Juan Manuel Argüelles San Millán

Universidad Nacional Autónoma de México
Instituto de Investigaciones Antropológicas
Instituto Nacional de Antropología e Historia
Asociación Mexicana de Antropología Biológica
México 2021



CULTURA
SECRETARÍA DE CULTURA



FILOGENIA Y COMPORTAMIENTO: IMPLICACIONES EN ESTUDIOS PRIMATOLÓGICOS

Bernardo Urbani* y Martín M. Kowalewski**

*Centro de Antropología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas.
Caracas, Venezuela

**Estación Biológica Corrientes, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”. Corrientes, Argentina

RESUMEN

Uno de los aspectos relevantes que deben considerarse cuando se quieren comprender los fenotipos existentes entre los primates vivientes es entender la importancia de la filogenia en la variabilidad del comportamiento del orden. Por tanto, en este ensayo comenzamos a explorar la relación entre la filogenia y el comportamiento y las posibles restricciones que ésta ofrece a la expresión de comportamientos. Para ello, se realizó una amplia revisión teórica del tópico y se revisaron cinco géneros de primates neotropicales *Alouatta*, *Saguinus*, *Sapajus*, *Cebus* y *Saimiri*, tomando las tres últimas especies como grupo superior: Cebinae. Se compararon variables características de los géneros como el tamaño del grupo, el número de hembras reproductoras, los patrones de filopatría/dispersión, el ámbito hogareño, la preferencia del hábitat, la cognición, el comportamiento alimentario, el comportamiento locomotor y el periodo de gestación. La comparación indicó que algunas variables son más conservadoras que otras en los diferentes grupos considerados y, por tanto, determinadas por la filogenia. Estos resultados sugieren que es necesario comprender la filogenia, ya que ofrece la oportunidad de identificar patrones de comportamiento que son conservadores en un organismo, y discrimina aquellos que son adaptaciones en función del entorno donde habitan.

PALABRAS CLAVE: platirrinos, primates neotropicales, primatología, bioantropología, filogenia, etología.

ABSTRACT

Nonhuman primates exhibit variable phenotypes. In this regard it is important to take into account the role played by phylogeny in the variability of the behaviors expressed by living primates. Therefore, in this essay, we explored the relationship between phylogeny and behavior, and the possible restrictions that it offers to the expression of behaviors. For this, we conduct an ample revision of the topic and chose five genera of Neotropical primates *Alouatta*, *Saguinus*, *Sapajus*, *Cebus* and *Saimiri*, taking the last three species as an upper group: Cebinae. We did a literature review on characteristic variables of each group including group size, number of breeding females, philopatry/dispersion patterns, home range, habitat preference, cognition, dietary behavior, locomotor behavior, and gestation. Our results suggested that some variables are more conserved than others in the different groups considered, and therefore, determined by phylogeny. These results suggest that it is necessary to understand the phylogeny to interpret behaviors. Consequently, phylogeny offers the opportunity to identify patterns of behavior that are conservative in an organism, and discriminates those that are adaptations to the habitas where they live.

KEYWORDS: platyrrhines, neotropical primates, primatology, bioanthropology, phylogeny, ethology.

INTRODUCCIÓN

Entender los procesos evolutivos del Orden Primates es cada vez más imperativo para la cabal comprensión de la disciplina primatológica. Para ello, es fundamental entender el rol que cumple la filogenia en los primates y así poder modelar y someter a prueba hipótesis en torno a la variabilidad del comportamiento de este orden, al cual nosotros, los seres humanos, pertenecemos. Ante tales inquietudes, vale preguntar: ¿Cuál es la relación entre la filogenia y el comportamiento? ¿Hasta qué punto la filogenia nos restringe o nos ayuda a interpretar el comportamiento? ¿El comportamiento nos ayuda a entender la filogenia (puede usarse como parte de un estudio filogenético) o debería ser visto como elemento independiente?

Para evaluar este esfuerzo disciplinario de comprender la interacción entre comportamiento y filogenia pueden considerarse como *proxies* aspectos del comportamiento, por ejemplo el tamaño y la cohesión grupales,

el número de hembras reproductoras, los patrones de filopatría, el uso del espacio (entre los que se incluyen rango y preferencia o flexibilidad del hábitat) y la cognición. Además, si bien el tema es amplio y aplicable a todos los primates, en este estudio se limita a los grupos *Alouatta*, *Saguinus*, *Cebus/Sapajus* y *Saimiri* y a la subfamilia Cebinae, no sólo por ser de interés regional al ser primates neotropicales, sino porque aspectos de su biología que pueden estar vinculados con aspectos conservativos (filogenia) intrínsecos de cada género o determinados por el ambiente, es decir, por factores externos al genotipo y fenotipo, y que aún no han sido comparados.

ASPECTOS TEÓRICOS EN LA RELACIÓN ENTRE FILOGENIA Y COMPORTAMIENTO CON ÉNFASIS EN EL ESTUDIO DE PRIMATES

Como indicó Wenzel (1992), hay pocos trabajos que abordan la conjunción de filogenia y comportamiento. Este autor sugiere que entre los conductistas, la mayoría de las obras están interesadas en el proceso de cómo se expresa el comportamiento; por el contrario, los filogenistas enfatizan el uso de rasgos compartidos para crear su reconstrucción esquemática. La falta de comunicación entre ambos grupos académicos está latente, curiosamente, cuando se sabe que “los personajes conductuales fueron críticos para definir o apoyar un esquema filogenético” (Wenzel *op. cit.*: 362). Esa falta de comunicación, indicada hace más de dos décadas, aún sigue vigente. Harvey y Purvis (1991) sugirieron que los métodos comparativos son útiles para relacionar la ecología y el comportamiento con la reconstrucción filogenética. Las intersecciones del conservadurismo de nicho filogenético (o inercia filogenética) y las respuestas fenotípicas a factores selectivos son herramientas útiles, —como se verá más adelante—, para reconstruir la relación entre el comportamiento y la filogenia. Westoby *et al.* (1995) indicaron que la relación entre la filogenia y la ecología (y el comportamiento) es muy estrecha. La variación de rasgos de los organismos, incluida la organización social, a través del tiempo está correlacionada (“restringida”) con la filogenia y se mantiene ecológicamente en la actualidad. En otras palabras, estos autores sugirieron que la filogenia y la ecología, incluida la ecología del comportamiento, pueden observarse de manera estrecha y complementaria en la evaluación de la variación de los rasgos, y no como unidades de análisis exclusivas o separadas para comprender la biología de un organismo. Además, agregaron que la restricción o inercia

filogenética está intrínsecamente asociada con el marco de tiempo, por lo que la “similitud del rasgo actual entre especies se atribuye al ancestro común pasado” (Westoby *et al. op. cit.*: 533). A propósito del punto anterior, Ackerly y Donoghue (1995) sugirieron que la “restricción filogenética” generalmente se considera como la invocación para explicar la falta del cambio evolutivo en los organismos. Propusieron que la falta de cambio evolutivo expresada en la ausencia de variación en el comportamiento –y la ecología–, podría explicarse por 1) la ausencia de variación genética sustancial o 2) la selección estabilizadora (estasis).

Nunn y Barton (2001) resumieron la relevancia de incorporar la filogenia en el estudio de la ecología y el comportamiento con énfasis en estudios de primates. Plantearon que, 1) la filogenia permite la identificación de puntos de datos independientes, y para controlar el grado en que la expresión de los rasgos se debe a la herencia de antepasados comunes en lugar de los orígenes independientes; 2) la filogenia permite entender si existe correspondencia en la evolución del rasgo; y 3) debido a que diferentes *confounding variables* en morfología, comportamiento y ecología están presentes en estudios comparativos, la adición de filogenia minimiza el efecto de uso inadecuado de tales variables.

Además, Nunn y Barton (*op. cit.*) sugieren que los rasgos continuos están correlacionados con la filogenia de un organismo dado. Así que argumentaron que la expresión de un rasgo –incluso con una gran cantidad de variación intraespecífica–, como el tamaño del grupo, se debe a la filogenia, aún cuando presenta una baja correlación filogenética. Este es un tema álgido, en particular cuando los datos de comportamiento están en juego, porque puede “violar el supuesto de contraste independiente” (Nunn y Barton *op. cit.*: 93). Parece un problema todavía no resuelto, pero se pueden establecer algunas aproximaciones, como se observará en los casos de estudio (véase abajo). Por lo tanto, estos autores sugirieron que el estudio de la filogenia y el comportamiento debería integrarse, teniendo en cuenta que ambos estudios, filogenéticos y no filogenéticos, son informativos. Sin embargo, argumentaron que cuando se obtienen resultados contrastantes la explicación filogenética puede ser priorizada debido a la presencia potencial de *confounding variables*.

Probablemente, el primer intento de caracterizar la relación entre la historia evolutiva de los primates y el comportamiento en primates

fue introducido por Crook y Gartland (1966). Sugirieron que existe una estrecha interconexión entre los comportamientos que están presentes dentro de diferentes grupos de primates. Tal interconexión se puede encontrar no sólo como “adaptaciones” a factores ecológicos, sino a la historia evolutiva de los primates: los comportamientos tienen relación directa con su historia evolutiva. El documento no sugiere explícitamente que la filogenia esté relacionada con el comportamiento expresado actual, sino que ofrece una explicación temprana para explorar el rol de la filogenia en la ecología y el comportamiento de los primates. Más tarde, Kummer (1971) indicó que, en el caso de los mandriles, la “disposición filogenética” o la genética de este grupo determinó la prevalencia de ciertos comportamientos sin importar el entorno en el que se expresan. Otras investigaciones iniciaron la discusión sobre la relación entre la filogenia de los primates y el comportamiento en una fecha relativamente temprana. Primero, Sthrusaker (1969) y Jolly (1972) sugirieron que la estructura social de algunos primates africanos (*Cercopithecus* y *Papio*) es bastante conservadora cualquiera que sea el entorno en que viven, por lo que la filogenia parece estar influyendo en la expresión de tal comportamiento. Sin embargo, Jorde y Spuhler (1974) y Spuhler y Jorde (1975) ofrecieron la integración más temprana de un total de 19 variables ecológicas, sociales, de comportamiento y demográficas con la filogenia de los primates. Encontraron que las variables ecológicas/demográficas y las variables filogenéticas son independientes, pero “determinantes igualmente importantes del comportamiento social de los primates” (Spuhler y Jorde *op. cit.*).

Di Fiore y Rendall (1994) sugirieron que tanto la filogenia como los factores ecológicos influyen en la configuración de los sistemas y comportamientos sociales en diferentes especies de primates. Sin embargo, probaron el grado de contribución filogenética a la evolución del sistema social en el orden de los primates. Encontraron una fuerte evidencia sobre la filogenia como una limitante de la conducta. Por ejemplo, los cecopitecinos presentaron los rasgos de comportamiento más conservadores a pesar de ser el grupo de primates más diverso; así, este grupo era menos lável que otros o muy conservador en su historia evolutiva. Indicaron que, en el caso de los simios, hay comportamientos que son bastante conservadores, pero también está presente la labilidad en los comportamientos sociales. Esta tendencia conservadora puede deberse al hecho de que este grupo

de primates diverge en una radiación relativamente reciente, lo cual no es parsimonioso con la idea de eventos diferentes e independientes que puedan inducir comportamientos similares. Plantearon que la filogenia debería, al menos, considerarse como la hipótesis nula para comprender las características compartidas de un ancestro común en diferentes taxa de primates, incluido el estudio del comportamiento.

Rendall y Di Fiore (1996), en una revisión posterior, indicaron que la forma ideal de comprender la biología de un organismo es conocer la adaptación actual al contexto ecológico existente, así como la historia evolutiva de dicho organismo. Por tanto, las adaptaciones conductuales parecen ser el área de mayor propensión a ser tomada en cuenta para la consideración filogenética, ya que el comportamiento es la forma en que interactúan un organismo y un ambiente determinados. Indicaron que muchos trabajos parecen apuntar a que los comportamientos se conservan filogenéticamente en diferentes grupos de animales. Rendall y Di Fiore (*op. cit.*) sugirieron que comprender la filogenia puede servir para entender el porqué las especies estrechamente relacionadas se comportan de forma similar en diferentes entornos y qué tan distantemente relacionados pueden comportarse de manera similar en un hábitat particular (lábil vs. conservador).

Rendall y Di Fiore (*op. cit.*) admitieron algunos problemas en el análisis del comportamiento utilizando un enfoque filogenético, ya que 1) los resultados se basan en la selección de especies y sus comportamientos, por lo que la cantidad y calidad de la información respecto a tales comportamientos son problemáticas; 2) “la validez de las inferencias basadas en la reconstrucción depende de la precisión de esas reconstrucciones” (Rendall y Di Fiore *op. cit.*: 45); y 3) la calidad del análisis parte de la precisión de la filogenia base utilizada para dicha interpretación. Esto es particularmente crítico teniendo en cuenta que las filogenias pueden construirse utilizando diferentes conjuntos de datos (e.g.: morfología, ADN), por consiguiente, eventualmente el uso de filogenias múltiples podría ser ideal para probar su relación con el comportamiento de una manera más robusta (véase Pozzi *et al.* 2014), y 4) el uso de “rasgos de comportamiento discretos” que generalmente se describen como continuidades dentro de un grupo pueden opacar la variabilidad de dichos comportamientos. Además, sugieren que los enfoques filogenéticos no sustituyen a la ecología ni “proporcionan una explicación funcional del

comportamiento” (Rendall y Di Fiore *op. cit.*: 47), pero sirven como una herramienta interesante para comprender el comportamiento de los primates y proporcionar una forma crítica de equilibrar el efecto de los rasgos heredados y los factores selectivos que están operando en la actualidad.

Rendall y Di Fiore (*op. cit.*) también indicaron cómo la filogenia ayuda a comprender la adaptación conductual. Enfatizaron sobre el punto de la evolución convergente y la búsqueda de eventos evolutivos independientes para hacer adecuadamente la inferencia de la adaptación. Además, indicaron que la filogenia introduce la escala temporal a partir de cuándo considerar la presencia/ausencia de un rasgo de comportamiento en un organismo. Finalmente, sugirieron la necesidad de tener precaución cuando se usa la filogenia para comprender el comportamiento. En primer lugar, será imposible “falsear” las filogenias basadas en rasgos de comportamiento, porque los antepasados están ausentes, por lo que no es posible saber con exactitud cómo fue el comportamiento; en muchos casos ni siquiera una aproximación. En segundo lugar, los modelos que se crean utilizando tanto la filogenia como el comportamiento derivan sobre todo de suposiciones originales. Con base en datos precisos, tales suposiciones no son necesarias (véase arriba). Por último, el principio de parsimonia no siempre coincide con la labilidad del comportamiento. La parsimonia debe estar de acuerdo con escenarios plausibles. Rendall y Di Fiore (*op. cit.*: 51) concluyeron su afirmación sobre el uso de la filogenia en la primatología así: “Los organismos y su comportamiento son parte de un continuo evolutivo, no de puntos estáticos en ese continuo. Una perspectiva filogenética abarca explícitamente este hecho...”

Explorando a varias especies de macacos como un modelo de primates, Chan (1996: 347) sugirió que la “organización social es el producto histórico de la interacción entre la filogenia y las adaptaciones recientes. La premisa inicial es que las características de la estructura social que son observables hoy en día son productos del pasado ‘profundo’ y del pasado ‘reciente’, filtrados a través de la operación de la selección natural, así como de otros procesos estocásticos locales”. También sugirió que la organización debe ser observada bajo una visión temporal, fusionando los procesos evolutivos pasados y los eventos presentes. En otras palabras, algunos rasgos de comportamiento pueden estar muy restringidos debido a la filogenia de los primates, y otros pueden ser rasgos nuevos derivados, por lo que la intersección de la inercia filogenética y la ecología parece ser

la forma de buscar la comprensión de la evolución del comportamiento (Chan *op. cit.*; Kamilar y Cooper 2013). Thierry *et al.* (2000) y Korstjens *et al.* (2002) sugirieron que las especies estrechamente relacionadas presentarían patrones de comportamiento similares. Por tanto, si una inercia filogenética mayor restringiera el comportamiento, entonces debería haber menos adaptaciones del primate viviente al ambiente actual que a la condición filogenéticamente distante. La predicción es que si en diferentes entornos se preservan los comportamientos, dichos comportamientos están controlados filogenéticamente. Por el contrario, si el comportamiento cambia entre entornos, entonces no está determinado filogenéticamente. Thierry *et al.* (*op. cit.*) encontraron que en el caso de los macacos la constitución de su organización social parece no estar relacionada con factores ambientales, de hecho, sugirieron que la inercia filogenética parecía ser la explicación más parsimoniosa de la organización social y el comportamiento de este grupo de primates considerando que no cambian de manera significativa e independiente en los diversos entornos donde vive el género. Más recientemente, Ménard (2002) complementó los argumentos anteriores que sugieren que en los macacos la plasticidad ecológica juega un papel intrínseco en su organización. Por ejemplo, demográficamente, en ambientes “hostiles”, los grupos tienden a ser más pequeños o dividirse en subgrupos que en hábitats que son menos “hostiles”. Entonces, una función indeterminada de la plasticidad filogenética (véase abajo) y ecológica puede estar influyendo en la supervivencia de este género en una variedad de hábitats. En resumen, como lo indicaron Strier (1992, 1999, 2003) y Strier *et al.* (2014), para comprender las sociedades de primates es importante tener en cuenta la necesidad de fusionar diferentes variables independientes, como la filogenia, el comportamiento, la demografía y la ecología.

Hay otro factor que debe abordarse en este artículo respecto a la relación entre la filogenia y el comportamiento. Es la relevancia de la plasticidad fenotípica y la norma de reacción. La plasticidad fenotípica se puede definir como la posibilidad de que un organismo determinado exprese diferentes fenotipos en diferentes entornos (Schlichting y Pigliucci 1995, 1998; Pigliucci 1996, 2001, 2005, 2010; Piersma y Drent 2003). La expresión del fenotipo es debida a la acción de la norma de reacción que es la producción de un genotipo en diferentes ambientes, por lo que diferentes géneros (y especies) pueden responder de manera diferente

a diferentes hábitats (Fuller *et al.* 2005a, b; Forsman 2015). La norma de reacción caracteriza los diferentes valores fenotípicos de diferentes genotipos como una expresión debida a las interacciones ambientales (Fuller *et al.* 2005a, b; Pigliucci 2001). Entonces, la plasticidad fenotípica es un cambio adaptativo del fenotipo del organismo debido al entorno variable (Schilchting y Pigliucci 1998) y la norma de reacción “un conjunto de fenotipos producidos por un genotipo en una variedad de entornos” (Via *et al.* 1995). Tanto la plasticidad fenotípica como las normas de reacción están actualmente indicadas como una novedosa forma de explicar cómo la expresión de comportamientos está relacionada con el genotipo del organismo, es decir, su filogenia (Fuller *et al.* 2005a, b). Por tanto, probablemente la filogenia en realidad restringe y regula la expresión del genotipo a través de la plasticidad fenotípica –y la norma de reacción–, que finalmente se expresa como un rasgo conductual. Las futuras investigaciones primatológicas deberían considerar estos paradigmas como un paso más para entender la relación entre filogenia y comportamiento.

Los caracteres comportamentales poseen tanto variación genética como ambiental, lo que varía según poblaciones y especies, y su evolución (incluyendo homologías y homoplasias) puede ser reconstruida por métodos filogenéticos. Por ejemplo, el comportamiento social tiene una base genética, la cual ha recibido poca atención en los modelos tradicionales socioecológicos. Los comportamientos sociales presentes han sido sujetos de selección natural, y las aproximaciones a su estudio son en muchas ocasiones desde la comprensión de su valor adaptativo y la forma en que la selección natural los ha modelado. Surge la inquietud de si hay bases genéticas para ciertos comportamientos y, entonces, la pregunta: ¿podemos esperar la existencia de inercia filogenética en los mismos?

La inercia filogenética fue definida por Wilson (1975) como una propiedad de las poblaciones que determinan el nivel en que la evolución puede ser desviada en una dirección u otra, así como la cantidad en que la tasa de evolución pueden ser acelerada o desacelerada. Los taxones más cercanos entre sí poseen más similitudes entre sí (p. ej., los sistemas sociales) que los más distantes. Por ejemplo, los cercopitécidos viven en general en grupos de composición mutimacho-multihembra con filopatría de hembras y estructuras sociales similares (Di Fiore y Rendall *op. cit.*) y la dominancia de hembras está generalizada para lemuriformes (Richard 1987). Pero es claro que tal inercia filogenética no implica necesariamente

la presencia de restricciones genéticas sobre la evolución social, ya que taxones relacionados pueden poseer ecologías e historias de vida similares, y las similitudes pueden ser adaptativas (Harvey y Pagel 1991). En apoyo a esta idea de una interpretación adaptativa, las mismas características que están conservadas filogenéticamente en un taxón pueden ser altamente variables en un taxón equivalente de mayor orden. Por ejemplo, los homínidos presentan un diverso y variado número de organizaciones sociales (McGrew *et al.* 1996), y la dispersión en cébidos no está limitada a un sexo en particular (Pope 2000).

Argumentos relacionados con selección por parentesco, *fitness* inclusivo y valores reproductivos, todos aproximaciones adaptativas, se utilizaron para explicar la mayor parte de los comportamientos en primates. Sin embargo, en realidad es difícil de preconcebir que hayan genes o un control con base genética de parámetros demográficos o de principios de una organización social, pero sí podemos pensar en un componente genético para modular la anatomía y el comportamiento individual que puede influenciar a esos parámetros. Se podría aceptar que muchos comportamientos tienen bases genéticas o al menos hay restricciones impuestas por nuestro sistema genético para que un comportamiento se pueda desarrollar. Diferentes morfologías pueden ser producidas por los mismos genes –plasticidad– y las mismas morfologías pueden ser producidas por diferentes genes –canalización– (Marks y Lyles 1994). Una pregunta que conecta con esta idea es saber si hay determinados comportamientos de primates que tengan una base genética. Para este punto nos podemos focalizar en el comportamiento de infanticidio de varias especies de primates. Existe una gran controversia de larga data (Bartlett *et al.* 1993; Sussman *et al.* 1994; Van Schaik y Janson 2000; Palombit 2015) acerca de si este comportamiento tiene una fuerte base genética (p. ej., caracteres de un individuo infanticida) o es consecuencia de alguna inestabilidad grupal que provoca violencia interindividual (recambio de machos, saturación de ambiente, cambios en la jerarquía, entre otros). La explicación más aceptada es la conocida como la hipótesis de selección sexual (Crockett 2003). Esta se basa en la idea de machos enfrentándose entre sí por competencia reproductiva. Los machos compiten por hembras fértiles en grupos sociales. Una vez que un macho no residente logra establecerse en un grupo social habiendo expulsado al macho residente, procede a eliminar a crías lactantes para que todas las hembras ciclen

rápidamente y así fertilizarlas. Entonces el macho infanticida obtiene ventajas reproductivas inmediatas, ya que el macho infanticida no está emparentado con la cría, la muerte de la cría lactante acorta el intervalo entre nacimientos de las hembras que sufrieron la pérdida y el infanticida aumenta la probabilidad de apareamiento y fertilización (Hrdy *et al.* 1999; Borries 2000). Una crítica es que no hay evidencia muy fuerte en varios taxones de primates, y especialmente se carece de comparaciones a largo plazo acerca del *fitness* de los infanticidas y los no infanticidas para evaluar si es o no una estrategia comportamental adaptativa. Si bien en roedores se experimentó con selección artificial de machos infanticidas indicando una posible base genética del comportamiento (Van Schaik 2000), todavía no está claro, y en especial en primates, si esto es así o al menos cuál es la variación asociada al ambiente. El infanticidio es tan raro en muchas especies de primates que al menos nos lleva a preguntar por qué la selección natural podría mantener esta tendencia si está expresada en forma tan escasa. Por un lado, podría ser que una baja tasa de infanticidio responda a falta de observaciones en el campo. Otra posibilidad es que las tasas no necesitan ser altas, ni el comportamiento común. Por ejemplo, la resistencia a ciertas enfermedades específicas, que son seleccionadas en forma esporádica y se mantienen por picos de selección más fuerte frente a largos periodos donde la selección es muy débil o no hay selección positiva (Van Schaik *op. cit.*), lo cual sugiere una base genética importante.

En general, es posible que especies e individuos con diferencias de temperamento o disposición, así como de experiencias pasadas, edad, sexo y salud tengan un componente genético correspondientemente complejo en el que intervienen múltiples genes que afectan a una diversidad de neurotransmisores y patrones de secreción hormonal. Deberíamos considerar que incluso las conductas tan básicas como las desarrolladas en el cuidado materno se vean afectadas por la estimulación ambiental para su desarrollo y expresión.

En resumen, como ya se mencionó, la norma de reacción de un genotipo es el conjunto de fenotipos que se expresan en diferentes entornos. Algunas alteraciones ambientales del fenotipo son respuestas adaptativas a estímulos ambientales, y han evolucionado por selección natural para aquellos genotipos con normas de reacción que casi producen el fenotipo óptimo para cada ambiente que el organismo encuentra comúnmente.

En otras palabras, esta es la evolución de un genotipo capaz de alterar el desarrollo o la expresión de una característica para adaptarse a las condiciones que el organismo individual encuentra. Esta capacidad a menudo se llama plasticidad fenotípica. Los comportamientos a menudo se modulan en respuesta a los estímulos graduales del entorno, por ejemplo, en el nivel de agresión que muestran los machos territoriales en respuesta a la persistencia de los intrusos. El comportamiento puede cambiar cuando se enfrentan entornos o situaciones novedosas. Los límites en los cambios del comportamiento dan una indicación del rango dentro del cual los comportamientos pueden adaptarse a un nuevo entorno, ya que el rango posible de opciones de comportamiento está limitado por la norma de la reacción (Stearns 1992). Sin embargo, las ideales soluciones siempre pueden estar fuera de norma de reacción, con la combinación de un comportamiento “antiguo” y nuevos derivados. Así se evita una restricción filogenética. Entonces, ¿cuánto tiempo evolutivo tomará desarrollar un comportamiento particular? Dependerá del repertorio conductual presente en los antepasados y las demandas de los comportamientos que deben desarrollarse nuevamente.

FILOGENIA Y COMPORTAMIENTO EN PRIMATES NEOTROPICALES: UNA BREVE APROXIMACIÓN A NIVEL DE GÉNERO Y SUBFAMILIA

La información sobre la posible relación entre filogenia y comportamiento en primates neotropicales se recopiló de diferentes fuentes bibliográficas. Los datos incluyen información sobre el tamaño del grupo, el número de hembras reproductoras, los patrones de filopatría/dispersión, el ámbito hogareño, la preferencia del hábitat, la cognición, el comportamiento alimentario, el comportamiento locomotor y el periodo de gestación. Se realizó una búsqueda en bases de datos electrónicas, entre ellas *Academic Search Elite*, *Biological Abstracts* (*BIOSIS*) y *PrimateLit*. Además, se preparó una compilación bibliográfica a partir de las revisiones publicadas por Mittermeier *et al.* (1988), Smuts *et al.* (1987); Kinzey (1997); Rowe (1996); Coimbra-Filho y Mittermeier (1981); Kappeler y Pereira (2003); Fragaszy *et al.* (2004); Rylands (1993); Sussman (2000); Nunn y Van Schaik (2000) y Pope (*op. cit.*).

Para el propósito de esta sección, el tamaño del grupo se considera el promedio informado. El número de hembras reproductoras se asumirá que es el número medio de hembras adultas por grupo, considerando

que 1) en principio están ovulando y 2) están en edad reproductiva (pero véase el caso de *Saguinus*). Para los patrones de dispersión/filopatría se indica si los realizan hembras, machos o ambos. Para el ámbito hogareño se consideró el valor medio, así como los rangos. La preferencia de los individuos incluye el tipo de hábitat (selva primaria, bosque seco primario, bosque secundario y caatinga, entre otros). La cognición se evalúa en función de la disponibilidad de información que aborde un aspecto relevante de sus capacidades cognitivas (p. ej. mapeo espacial o uso de herramientas). El comportamiento postural se evalúa de acuerdo con la manera en que ocurre y en cuanto a la especificidad intra/interespecífica. El comportamiento de alimentación se consideró de acuerdo con el tipo de los dos principales alimentos que consume el género. Los datos de longitud de gestación se obtuvieron de Kappeler y Pereira (*op. cit.*). Se estudiaron cinco géneros (*Alouatta*, *Saguinus*, *Sapajus*, *Cebus* y *Saimiri*), los tres últimos a su vez para comprender un grupo superior, la subfamilia Cebinae. La comparación entre géneros se resume en el cuadro 1. Se puede observar la tendencia hacia una caracterización conservadora por “filogenia” en aspectos de la biología y comportamiento de los primates neotropicales como tamaño de grupo, número de hembras reproductoras, patrón de filopatría y dispersión, comportamientos alimentario y postural y, de manera particular, el periodo de gestación. Por su parte, el ámbito hogareño y preferencia del hábitat, así como la cognición, pudieran estar vinculados a elementos particulares relacionados con la variabilidad ambiental en donde se encuentren las poblaciones de los géneros de primates neotropicales indicados en el cuadro 1.

Se seleccionó la subfamilia Cebinae (*Sapajus/Cebus* y *Saimiri*) teniendo en cuenta las diferentes pruebas que respaldan dicho clado (Hugot 1998; Scheneider 2000). La evidencia morfológica sugiere que estos géneros están relacionados (Rosenberger 1979, 1981; Rosenberger y Norconk 1996; Rosenberger *et al.* 1990; Ford 1986) y colocan a *Cebus* como posible “hermana” de *Saimiri*. Además, la información molecular (gen de globina, ADN e intrón) sugiere que *Saimiri* y *Cebus* forman un solo clado que podría estar relacionado con calitricidos y *Aotus* (Harada *et al.* 1995; Schneider *et al.* 1996; Porter *et al.* 1997; Steiper y Ruvolo 2003). Finalmente, usando datos parasitológicos (lombrices intestinales), Sorci *et al.* (1997) indicaron que *Saimiri* y *Cebus* también forman un solo clado. Para una revisión actualizada véase Kowalewski *et al.* (2016).

Integrando la información de *Sapajus/Cebus* y *Saimiri* podría ser posible dibujar algunos patrones para los Cebinae. En resumen, podría argumentarse que esta subfamilia comprende tamaños de grupo que varían de 15 a 35 individuos. En *Sapajus/Cebus* y *Saimiri* la proporción de hembras adultas por grupo independientemente de su tamaño es de 0,30 con alrededor de 5 a 6 potenciales hembras reproductoras. Otro aspecto notablemente interesante entre *Sapajus/Cebus* y *Saimiri* es su patrón de dispersión/filopatría. *Saimiri sciureus* y *Sapajus/Cebus* son los únicos primates neotropicales en los que sólo los machos se dispersan. Por el contrario, la dispersión de *Saimiri oerstedii* es sólo de hembras. Esto puede sugerir que el sistema de dispersión en *Sapajus/Cebus* y *Saimiri* podría tener su origen en un ancestro en el cual ambos sexos dispersaban (Strier 1999). Sin embargo, también puede ser parsimonioso que el sistema de dispersión ancestral en Cebinae fue la dispersión de machos, y cuando *S. oerstedii* se aisló en América Central se convirtió en una dispersión sesgada a hembras (la biogeografía puede apoyar esta idea; véase Ford 2005).

Por otro lado, tanto *Saimiri* como *Sapajus/Cebus* ocupan bosques primarios y secundarios. Contrariamente a otros primates neotropicales, Cebinae carece de una especialización particular para la explotación del recurso (Janson y Boinski 1992); sin embargo, lo cierto es que son de los platirrinos que dependen más de los elementos de la fauna y de las frutas como parte de su dieta (omnivoría). Además, el comportamiento posicional es muy similar al patrón de locomoción cuadrúpedo, pero *Saimiri* realiza más saltos. Desafortunadamente no hay trabajos comparativos sobre las capacidades cognitivas; sin embargo, se sabe que ambos se basan en el uso de rutas habituales de navegación (Boinski 2000; Urbani 2009). *Sapajus/Cebus* y *Saimiri* son los monos que tienen cerebros más grandes en relación con el tamaño corporal, lo que podría estar vinculado a las capacidades cognitivas en este grupo (Gibson 1986; Aiello y Wheeler 1996). Después de los humanos, el mayor coeficiente de encefalización en primates (3.25) se presenta en *Sapajus/Cebus* y *Saimiri* (Aiello y Wheeler *op. cit.*). Finalmente, ambos géneros tienen una duración de gestación extremadamente similar de 160 (± 3) días. Esto es en particular interesante porque, como ya se indicó, la duración de la gestación es tal vez el rasgo de la historia de vida más conservador entre los primates, sin importar el medio ambiente, y este parece ser el caso en Cebinae.

CONCLUSIÓN

Como se percibe, algunas características de la vida de los primates, y los neotropicales en particular, presentan evidencia de estar determinadas por la filogenia. El tamaño grupal, número de hembras reproductoras, comportamientos alimentario y postural y el periodo de gestación es conservador entre géneros de primates del Nuevo Mundo. El patrón de filopatría/dispersión tiene evidencia de ser determinado también por la filogenia, pero con un mayor grado de variabilidad. Estudios cognitivos deben expandirse para observar si es un aspecto comportamental lábil o conservador; son lábiles el ámbito hogareño y la preferencia de hábitat.

En suma, es necesario comprender la filogenia para interpretar el comportamiento. En este sentido, los factores que no varían en la historia evolutiva de un organismo pueden restringir aspectos del organismo que varían en el presente. La filogenia ofrece la oportunidad de identificar patrones de comportamiento que son conservadores en un organismo y discrimina aquellos que son adaptaciones en función del entorno, como el comportamiento más plástico. Por otro lado, el comportamiento puede ser útil para comprender la filogenia. Igualmente, los rasgos de comportamiento se pueden relacionar con la construcción de filogenias y se pueden utilizar como complementarias a aquellas filogenias basadas en información genética y morfológica. Sin embargo, es necesario tener en cuenta que normalmente los datos de comportamiento disponibles son limitados –o determinados (o inclusive sesgados) por metodologías de observación–, por lo que la información filogenética también puede ser limitada. Lamentablemente, el rol de la filogenia en la comprensión del comportamiento sigue siendo muy escaso entre primatólogos, por lo que las investigaciones futuras deberían considerar un equilibrio del enfoque filogenético con la información del comportamiento como una forma integradora de comprender adecuadamente la biología de los primates.

Agradecimientos

Gracias a Susan Ford y Leslea Hulsko, quienes estimularon la realización de este escrito. B. Urbani y M. M. Kowalewski agradecen el subsidio por parte de la Universidad de Illinois y Fulbright para la realización de sus estudios de postgrado cuando se escribió una versión muy preliminar de este texto. B. U. se encontró bajo el esquema de una beca DGAPA-PREI

de la Universidad Nacional Autónoma de México para el momento en que se envió el manuscrito. Durante esta estancia como investigador visitante agradece el apoyo de Carlos Serrano-Sánchez. Al enviar este manuscrito M. M. K. se halló subvencionado por una beca Fulbright como investigador visitante en la Universidad de Emory, EE.UU., además de pertenecer en la carrera de investigador científico del CONICET-Argentina. Agradecemos a Yoly Velandria por su colaboración. M. M. K. agradece a Bruno K. y B. U. a Lucía por incentivarlos a creer que existen más comportamientos que los que uno pueda imaginar. B. U. –al conocer a M. M. K.–, también agradece a su sobrino Bruno K. por confirmar sus ideas sobre plasticidad fenotípica.

REFERENCIAS

ACKERLY, D. D. Y M. J. DONOGHUE

1995 Phylogeny and ecology reconsidered, *Journal of Ecology*, 83: 730-733.

AIELLO, L. C. Y P. WHEELER

1996 The expensive-tissue hypothesis: The brain and the digestive system in human and primate evolution, *Current Anthropology*, 36(2): 199-221.

BALDWIN, J. D. Y J. I. BALDWIN

1981 The squirrel monkeys, genus *Saimiri*. A. F. Coimbra-Filho y R. A. Mittermeier. (eds.), *Ecology and behavior of Neotropical primates*, Academia Brasileira de Ciencias, Río de Janeiro: 277-330.

BARTLETT, T. Q., R. W. SUSSMAN Y J. M. CHEVERUD

1993 Infant killing in primates: a review of observed cases with specific reference to the sexual selection hypothesis, *American Anthropologist*, 95(4): 958-990.

BICCA-MARQUES, J. C. Y C. CALEGARO-MARQUES

1993 Feeding posture in the black howler monkey, *Alouatta caraya*, *Folia Primatologica*, 60(3): 169-172.

1995 Locomotion of black howlers in a habitat with discontinuous canopy, *Folia Primatologica*, 64(1-2), 55-61

Cuadro 1. Comparación de aspectos del comportamiento y biología de primates neotropicales y su relación con la filogenia o contextos ambientales

Tamaño de grupo	Número de hembras reproductoras	Patrón de filopatría/dispersión	Ámbito hogareño/Preferencia de hábitat	Comportamiento alimentario	Comportamiento postural	Cognición	Periodo de gestación
Alouatta	<p><i>A. belzabul</i>, <i>A. caraya</i>, <i>guariba</i>, <i>Juscá</i>, <i>palliatá</i>, <i>pigra</i> y <i>senicibus</i> son variables entre las diferentes especies. El promedio de hembras por grupo, independientemente de la especie, el tipo de ambiente y el tamaño del grupo, está entre 3 y 4 independientemente del número de machos.</p> <p>Por lo tanto, en principio esta variable parece estar limitada por la filogenia.</p> <p>(inferencia a partir de Ford 2005).</p>	<p>El patrón de dispersión es para ambos sexos. De todas maneras factores como la estacionalidad y el hábitat pueden influir en el equilibrio de machos y hembras (Glander 1992, Crockett y Pope 1993, Oklander <i>et al.</i> 2010). Teniendo esto en cuenta, la filopatría debe estar relacionada con la filogenia.</p>	<p>El ámbito hogareño de los grupos de aulladores raramente sobrepasa los 30 ha y es general menor a 10 ha (Fortes <i>et al.</i> 2015). La relativa baja variabilidad en los tamaños de las áreas de acción puede estar relacionada con la disponibilidad y distribución de recursos dentro de los rangos hogareños. En términos de preferencia de hábitat (tipo de bosque), todas las especies de <i>Alouatta</i> viven en la selva primaria y en los bosques secos, así como en los bosques secundarios.</p>	<p>Como tendencia general, las especies de <i>Alouatta</i> presentan una dieta folívora/frugívoro. Es un patrón que parece estar determinado por la filogenia (véase Dias y Rangel-Negrín 2015)</p>	<p>El comportamiento postural parece ser conservador dentro y entre las especies (p.ej. Urbani <i>et al.</i> 2011). Por ejemplo, se sugirió que en dos sitios con tipos de bosque estructuralmente diferentes, <i>A. caraya</i> mostró un comportamiento postural similar. Kowalewski <i>et al.</i> (2002) comparó los datos posturales de <i>A. caraya</i> en un bosque decíduo en Argentina y los de un bosque discontinuo en Brasil (Bicca-Marques y Calegari-Marques 1993, 1995). No se encontraron diferencias significativas en su comportamiento postural. Entre los géneros <i>guariba</i>, <i>caraya</i> y <i>palliatá</i>, la locomoción y el comportamiento postural en general no son lábiles (Neville <i>et al.</i> 1988).</p>	<p>Al comparar las habilidades espaciales de los monos aulladores (<i>Alouatta palliata</i>) (Milton 1981; Garber y Jelinek, 2006) en Mesomérica y los aulladores negros y dorados (<i>Alouatta caraya</i>) (Ventura Perreira 2004, Fernández <i>et al.</i> 2013) en el sur de Brasil y Argentina, algunas características cognitivas parecen ser similares tanto en especies como en diferentes hábitats. En resumen, los aulladores en cualquier hábitat parecen usar una representación espacial topológica dentro de sus ámbitos hogareños.</p>	<p>Esta variable de historia de vida es conservadora en <i>Alouatta</i>, oscilando alrededor de los 6 meses (Di Fiore <i>et al.</i> 2011) para la mayoría de las especies. La duración de la gestación es probablemente el único rasgo del ciclo de vida que se fija extremadamente entre los primates y en este sentido está relacionado con la filogenia.</p>

Cuadro 1 (continuación). Comparación de aspectos del comportamiento y biología de primates neotropicales y su relación con la filogenia o contextos ambientales

Tamaño de grupo	Número de hembras reproductoras	Patrón de filopatría/dispersión	Ámbito hogareño/Preferencia de hábitat	Comportamiento alimentario	Comportamiento postural	Cognición	Periodo de gestación
Saguinus	Entre <i>S. fuscicollis</i> , <i>geoffroyi</i> , <i>mystax</i> y <i>oedipus</i> , el número de hembras reproductoras adultas varía de 1-3. En general, el número de hembras adultas en el género, y en estas especies, es 2. Además, es necesario indicar que Sussman y Garber (1987) sugirieron que en los tamari-	En diferentes especies de este género (<i>bicolor</i> , <i>fuscicollis</i> , <i>geoffroyi</i> , <i>imperator</i> , <i>labiatus</i> , <i>leucopus</i> , <i>midas</i> , <i>mystax</i> , <i>nigricollis</i> , <i>oedipus</i>) ambos sexos se dispersan. En realidad, este parece ser un patrón filogenéticamente compartido entre los calinidos (incluidos <i>Callithrix</i> y <i>Leontopithecus</i>) en las que las hembras y los machos se	En <i>Saguinus</i> , de siete especies estudiadas, su área de distribución varía entre 8 y 120 ha. Además, por ejemplo, en <i>S. fuscicollis</i> el rango de hogar varía de 16 a 120 ha. Por otro lado, la preferencia de hábitat se caracteriza por el uso de selva primaria y bosques secundarios en todas las especies. <i>S. oedipus</i> y <i>S. geoffroyi</i> , que son las especies que	En <i>Saguinus</i> , las diferentes especies tienden a depender de las frutas y las gomas. Tal comportamiento de alimentación frugívoro/ gumívoro es conservador, incluso en aquellos sitios en los que se ha observado que este género consume frecuentemente items faunísticos.	Garber y Pruett (1995) y Garber (1998) indican que los tamarinos (<i>Saguinus</i>) presentan una alta conservación en el comportamiento postural. Observaron dos grupos en los bosques estructuralmente diferentes y no se encontraron diferencias significativas en su repertorio postural. Este comportamiento postural no labil puede indicar que en <i>Saguinus</i> el comportamiento postural puede estar relacionado con la filogenia.	Garber (1989) estudió el comportamiento de alimentación de los tamarinos (<i>Saguinus fuscicollis</i> y <i>S. mystax</i>) en la Amazonia peruana. Allí se descubrió que los tamarinos también se mueven entre árboles de alimentación en una línea relativamente correcta. La mayoría de los ángulos de giro fueron iguales o menores que 90° (~70%).	Como en los géneros anteriores, en <i>Saguinus</i> este rasgo de la historia de vida también es significativamente similar cuando se compara entre sus especies. El rango es entre 145 y 148 días. En este caso, la filogenia parece estar desempeñando un papel en los días similares.

Cuadro 1 (continuación). Comparación de aspectos del comportamiento y biología de primates neotropicales y su relación con la filogenia o contextos ambientales

individuos. Este tamaño de grupo es constante en diferentes entornos, por lo tanto, puede estar restringido por la filogenia	dispersan (mas no así para <i>Callimico</i>).	habitan en el límite noroeste de la distribución del género, también se encuentran en los bosques secos primarios. El uso del espacio en <i>Saguinus</i> no es conservador, por lo que parece estar relacionado con factores ecológicos. Además, la plasticidad fenotípica puede estar desempeñando un papel en este caso, donde diferentes expresiones del fenotipo del grupo <i>fuscicollis</i> pudieran estar presentes en diferentes entornos.	La reutilización de las rutas de viaje y falta de retroceso parecen apoyar la idea de que usan mapas mentales. Tamainos parecen estar utilizando información topológica para tales patrones de viaje. La representación euclidiana también es factible a gran escala, en la cual los diferentes miembros del grupo usaron información espacial y de distancias mientras viajaban en línea recta a un objetivo (véase también Bicca-Marques y Garber 2005).
--	--	--	--

Cuadro 1 (continuación). Comparación de aspectos del comportamiento y biología de primates neotropicales y su relación con la filogenia o contextos ambientales

Tamaño de grupo	Número de hembras reproductoras	Patrón de filopatría/dispersión	Ámbito hogareño/Preferencia de hábitat	Comportamiento alimentario	Comportamiento postural	Cognición	Periodo de gestación
<i>Sapajus/Cebus</i>	En la especie (<i>Sapajus apella</i> , <i>Cebus albifrons</i> , <i>C. capucinus</i> y <i>C. olivaceus</i>) el número de hembras reproductoras parece estar controlado por la filogenia. En este sentido, es importante tener en cuenta que en estas cuatro especies, la proporción de las hembras adultas en la filogenia.	Este grupo es bastante particular en su patrón de dispersión. <i>Sapajus/Cebus</i> es filopátrico de las hembras. En este sentido, en varias las especies de (<i>S. apella</i> , <i>C. albifrons</i> y <i>C. olivaceus</i>) los machos se dispersan pero no las hembras. Esto parece ser un patrón "único" entre los primates neotropicales, siendo el único género que se dispersa de esa manera (Strier 1999).	En <i>Sapajus/Cebus</i> el uso del espacio difiere extremadamente entre las especies y dentro de ellas. Por ejemplo, en <i>C. capucinus</i> varía de 32 a 85 ha y en <i>S. apella</i> de 80 a 290 ha. Las cuatro especies más conocidas usan múltiples tipos de hábitats: selva primaria, bosque seco primario, bosque secundario y caatinga (en <i>Sapajus</i>). Se puede concluir que el uso del espacio en <i>Sapajus/Cebus</i> es labil y	En todas las especies de <i>Sapajus/Cebus</i> , un comportamiento importan- te es una dieta faunívora/frugívora independiente- mente del medio ambiente. Por lo tanto, se ha argumentado que es un patrón no labil en los mimbros de este género (Jan-son y Boinski 1992). Sin embargo, lo que parece ser interesante es	<i>Sapajus/Cebus</i> es reconocida por utilizar la locomoción cuadrúpeda. El comportamiento postural en este grupo parece ser conservador entre dos especies de <i>Sapajus</i> y <i>Cebus</i> simpátricas diferentes que viven en el mismo bosque (Youtalos 1998) y para la misma especie (<i>C. capucinus</i>) que viven en diferentes bosques costarricenses, secos y húmedos (Orndorff 1996). Por lo tanto, dada esta información, el comportamiento postural en este género es conservador	Probablemente la tarea ideal para evaluar las habilidades cognitivas en <i>Sapajus/Cebus</i> es el uso de herramientas. La razón que lo respalda es el hecho de que la mayoría de los experimentos cautivos en chimpanos están relacionados con este tipo de tarea. En este sentido, Frangasy <i>et al.</i> (2004) encontraron que en 38 informes de uso de herramientas, 36 se refieren a <i>S. apella</i> y 2 a <i>C. olivaceus</i> (véase también Urbani y Garber 2002).	Existen datos de <i>S. apella</i> , <i>C. albifrons</i> y <i>C. capucinus</i> que muestran también un periodo de gestación muy conservador. El rango varía de 154 días a 162 días en <i>S. apella</i> y <i>C. capucinus</i> . La media es de 157 días, que una vez más debido al valor similar en todas las especies, puede vincularse con la filogenia.

Cuadro 1 (continuación). Comparación de aspectos del comportamiento y biología de primates neotropicales y su relación con la filogenia o contextos ambientales

<p>del grupo, independiente de su tamaño, oscila entre 0,30 y 0,33. Entonces, tal proporción extremadamente similar puede ser indicativa de que este número está relacionado con la filogenia.</p>	<p>Esto puede estar relacionado con el hecho de que es un grupo con un fuerte patrón de grupo matrifocal (Pope 2000, pero véase a <i>Saimiri sciureus</i>), o como lo sugieren Fragaszy <i>et al.</i> (2004), la dispersión de machos juveniles coincidió con el periodo de mayor interacción entre grupos. Tienen en cuenta que este patrón se comparte entre todas las especies de estos generos, la filopatria y la dispersión pueden verse limitadas por la filogenia.</p>	<p>está determinado por diferentes factores, como la disponibilidad de alimentos y la estacionalidad. Además, es interesante notar que en la caatinga hay una mayor concentración de palmas. Los capuchinos de copete (<i>Sapajus</i>) parecen ser más plásticos, por lo tanto ocupan un rango mayor.</p>	<p>que las especies de copete (<i>Sapajus</i>) son aparentemente más manipuladoras y proclives a explotar más nueces que especies de <i>Cebus</i> (Fragaszy <i>et al.</i>, 2004).</p>	<p>La capacidad de resolver tareas que utilizan herramientas parece no variar entre las especies. Sin embargo, la información es limitada, y la mayoría de <i>S. apella</i>. Los estudios previos en cautiverio sugieren que habilidades cognitivas similares en los capuchinos pueden estar relacionadas con filogenia. Sin embargo, características del medio ambiente podrían desempeñar un papel en el uso de herramientas en capuchinos. (c.g. Moura y Lee 2005, Fragaszy <i>et al.</i>, 2004).</p>
--	--	---	---	--

Cuadro 1 (continuación). Comparación de aspectos del comportamiento y biología de primates neotropicales y su relación con la filogenia o contextos ambientales

Tamaño de grupo	Número de hembras reproductoras	Patrón de flopatría/dispersión	Ámbito hogareño/Preferencia de hábitat	Comportamiento alimentario	Comportamiento postural	Cognición	Periodo de gestación
Tamaño de grupo conservador: En <i>S. boliviensis</i> , <i>sciurus</i> y <i>orsstedi</i> , con tamaño de grupo entre 20 y 50-65 individuos. Resulta interesante observar que el tamaño mínimo de <i>Saimiri</i> es similar al máximo en <i>Sehpius/Cebus</i> .	Como en <i>Sehpius/Cebus</i> , la proporción de hembras adultas en relación con el tamaño del grupo es constante entre las especies. El valor varía de 0,27 en <i>S. sciurus</i> a 0,33 en <i>S. orsstedi</i> , por lo tanto, es posible sugerir que ese número es conservador en este género.	El patrón de dispersión en <i>Saimiri</i> representa una intriga. <i>Saimiri orsstedi</i> parece dispersar a las hembras (filopatría masculina) mientras que <i>Saimiri sciurus</i> dispersa a los machos (filopatría femenina). Si este es el caso, entonces tal vez la filogenia esté limitando dicho patrón.	En este género el rango de hogar varía de un mínimo de 17 ha en <i>S. orsstedi</i> a hasta 130 ha en <i>S. sciurus</i> . También dentro de las especies en <i>S. sciurus</i> oscila entre 65 y 130 ha. Las tres especies más estudiadas de <i>Saimiri</i> usan tipos similares de hábitats: selva primaria y bosques secundarios, así como bosques secos en el caso de <i>S. orsstedi</i> . El uso del hábitat parece ser lábil en este género.	Probablemente una de las principales especializaciones en <i>Saimiri</i> es su dependencia de la dieta faunívora/frugívora. Este patrón se mantiene de forma conservadora entre todas las especies de este género.	Locomoción cuadrúpeda constante (Janson y Boinski 1992). Boinski (1989) indicó que el repertorio postural era similar en su grupo de estudio. Fournantme (1990) encontró que <i>S. boliviensis</i> tiene locomoción cuadrúpedo-cursorial. Otras posturas que parecen similares en <i>Saimiri</i> son las de amontonarse y extenderse además de algunos saltos (Baldwin y Baldwin 1981). En general, el comportamiento postural en este género es intraspecífico e intra-especies muy conservadores.	No hay datos comparativos de habilidades cognitivas entre las especies de monos ardilla que puedan permitir una comparación adicional en la relación entre la filogenia y la cognición.	Una vez más, este rasgo de la historia de la vida parece estar definido por la filogenia. Comparando dos especies (<i>boliviensis</i> y <i>sciurus</i>) sólo hay una diferencia de 15 días, 155 y 170, respectivamente.

BICCA-MARQUES, J. C. Y P. A. GARBER

- 2005 Use of social and ecological information in tamarin foraging decisions, *International Journal of Primatology*, 26: 1321-1344.

BOINSKI, S.

- 1989 The positional behavior and substrate use of squirrel monkeys: ecological implications, *Journal of Human Evolution*, 18(7): 659-677.

BOINSKI, S., A. KOENIG Y P. WINKLER

- 1999 Variation of life history traits and mating patterns in female langur monkeys (*Semnopithecus entellus*), *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 50(5): 391-402.

BORRIES, C.

- 2000 Social manipulation within and between troops mediates primate group movement, S. Boinski y P. A. Garber (eds.), *On the move: How and Why animals travel in groups*, University of Chicago Press, Chicago: 421-469.

CHAN, L. K. W.

- 1996 Phylogenetic interpretations of primate socioecology: with special reference to social and ecological diversity in *Macaca*, E. P. Martins (ed.), *Phylogenies and the comparative method in animal behavior*, Oxford University Press, Nueva York: 324-360.

COIMBRA-FILHO, A. F. Y R. A. MITTERMEIER

- 1981 *Ecology and behavior of neotropical primates, vol. 1*. Academia Brasileira de Ciencias, Rio de Janeiro: 496.

CROCKETT, C. M.

- 2003 Re-evaluating the sexual selection hypothesis for infanticide by *Alouatta* males, C. B. Jones (ed.), *Sexual Selection and Reproductive Competition in Primates: New Perspectives and Directions*, American Society of Primatologists, Norman, OK, pp. 327-365.

CROCKETT, C. M. Y T. R. POPE

- 1993 Consequences of sex differences in dispersal for juvenile red howler monkeys, M. E. Pereira y L. A. Fairbanks (eds.), *Juvenile primates: life*

history, development, and behavior, Oxford University Press, Nueva York: 104-118.

CROOK, J. H. Y J. S. GARTLAN

1966 Evolution of primate societies, *Nature*, 210: 1200-1203.

DIAS, P. A. D. Y A. RANGEL-NEGRÍN

2015 Diets of howler monkeys, M. M. Kowalewski, P. A. Garber, L. Cortés-Ortiz, B. Urbani, y D. Youlatos (eds.), *Howler monkeys: behavior, ecology, and conservation*, Springer Press, Nueva York: 21-56.

DI FIORE, A. Y D. RENDALL

1994 Evolution of social organization: a reappraisal for primates by using phylogenetic methods, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 91 (21): 9941-9945.

DI FIORE, A., A. LINK Y C. J. CAMPBELL

2011 The atelines: behavioral and socioecological diversity in a New World radiation, C. J. Campbell, A. Fuentes, K. C. MacKinnon, M. Panger y S. K. Bader (eds.), *Primates in perspective, 2nd edition*, Oxford University Press: 155-188.

FERNÁNDEZ, V.A., M. KOWALEWSKI Y G. E. ZUNINO

2013 Who is coordinating collective movements in black and gold howler monkeys?., *Primates*, 54, 191-199.

FORD, S. M.

1986 Systematics of the New World monkeys, D. R. Swindler y J. Erwin (eds.), *Comparative primate biology, vol. 1: systematics, evolution, and anatomy*, Alan R. Liss, Nueva York: 73-135.

2005 The biogeographic history of Mesoamerican primates. A. Estrada, P. Garber y L. Luecke (eds.), *New perspectives in the study of Mesoamerican primates: distribution, ecology, behavior, and conservation*, Springer, Nueva York: 81-114.

FORTES, V. B., J. C. BICCA-MARQUES, B. URBANI, V. A. FERNÁNDEZ Y T. S. PEREIRA

2015 Ranging behavior and spatial cognition of howler monkeys, M. K. Kowalewski, P. A. Garber, L. Cortés Ortiz, B. Urbani y D. Youlatos

(eds.), *Howler monkeys: Behavior, ecology, and conservation*, Springer, Nueva York: 219–255.

FOUNTAIN, R.

1990 Positional behavior in *Saimiry boliviensis* and *Ateles geoffroyi*, *American Journal of Physical Anthropology*, 82: 485-508.

FORSMAN, A.

2015 Rethinking phenotypic plasticity and its consequences for individuals, populations and species, *Heredity*, 115(4): 276-284.

FRAGASZY, D. M., L. M. FEDIGAN Y E. VISALBERGHI

2004 *The complete capuchin: the biology of the genus Cebus*, Cambridge University Press, Nueva York: 234.

FRAGASZY, D., P. IZAR, E. VISALBERGHI, E. B. OTTONI Y M. G. DE OLIVEIRA

2004 Wild capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) Use Anvils and Stone Pounding Tools, *American Journal of Primatology*, 64(4): 359-366.

FULLER, R. C., C. F. BAER Y J. TRAVIS

2005a How and when selection experiments might actually be useful, *Integrative Comparative Biology* 45: 391-404.

FULLER R. C., K. L. CARLETON, J. M. FADOOL, T. C. SPADY Y J. TRAVIS

2005b Genetic and environmental variation in the visual properties of the bluefin killifish *Luciana goodei*, *Journal of Evolutionary Biology*, 18, 516-523.

GARBER, P. A.

1989 Role of spatial memory in primate foraging patterns: *Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*. *American Journal of Primatology*, 19(4): 203-216.

1998 Within- and between-site variability in moustached tamarin (*Saguinus mystax*) Positional behavior during food procurement, E. Strasser, J. Fleagle, A. Rosenberger y H. McHenry (eds.), *Primate locomotion: recent advances*, Plenum Press, Nueva York: 61-78.

GARBER, P. A. Y P. E. JELINEK

- 2006 Travel patterns and spatial mapping in Nicaraguan mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*), P. A. Garber, A. Estrada, M. Pavelka y L. Luecke (eds.), *New perspectives in the study of Mesoamerican primates: distribution, ecology, behavior, and conservation*, Kluwer/Plenum Press, Nueva York: 287-310.

GARBER, P. A. Y J. D. PRUETZ

- 1995 Positional behavior in moustached tamarin monkeys: effects of habitat on locomotor variability and locomotor stability, *Journal of Human Evolution*, 28(5): 411-426.

GIBSON, K. R.

- 1986 Cognition, brain size and the extraction of embedded food resources, J. G. Else y P. C. Lee (eds.), *Primate ontogeny, cognition and social behaviour*, Cambridge University Press, Nueva York: 93-103.

GLANDER, K. E.

- 1992 Dispersal patterns in Costa Rican mantled howling monkeys, *International Journal of Primatology*, 13(4): 415-436.

HARADA, M. L., H. SCHNEIDER, M. P. C. SCHNEIDER, I. SAMPAIO, J. CZELUSNIAK Y M. GOODMAN

- 1995 DNA Evidence on the phylogenetic systematics of New World monkeys: support for the sister-grouping of *Cebus* and *Saimiri* from two unlinked nuclear genes, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 4(3): 331-349.

HARVEY P. H. Y M. D. PAGEL

- 1991 *The Comparative Method in Evolutionary Biology*, Oxford University Press.

HARVEY P. H. Y A. PURVIS

- 1991 Comparative methods for explaining adaptations, *Nature*, 351(6328): 619-624.

HRDY S. B., C. JANSON Y C. VAN SCHAİK

- 1999 Infanticide: Let's not throw out the baby with the bath water, *Evolutionary Anthropology*, 3(5): 151-154.

HUGOT, J. P.

- 1998 Phylogeny of neotropical monkeys: the interplay of morphological, molecular, and parasitological data, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 9(3): 408-413.

JANSON, C. H. Y S. BOINSKI

- 1992 Morphological and behavioral adaptations for foraging in generalist primates: the case of the cebines, *American Journal of Physical Anthropology*, 88(4): 483-498.

JOLLY, A.

- 1972 *The evolution of primate behavior*, Macmillan Company, Nueva York: 397.

JORDE, L. B. Y J. N. SPUHLER

- 1974 A statistical analysis of selected aspects of primate demography, ecology and social behavior, *Journal of Anthropological Research*, 30: 199-224.

KAMILAR, J. M. Y N. COOPER

- 2013 Phylogenetic signal in primate behaviour, ecology and life history, *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1618): 20120341.

KAPPELER, P. M. Y M. E. PEREIRA

- 2003 *Primate life histories and socioecology*, University of Chicago Press, Chicago: 395.

KINZEY, W. G.

- 1997 *New World primates: ecology, evolution, and behavior*, Aldine de Gruyter, Nueva York.

KORSTJENS, A. H., E. H. M. STERCK Y R. NOE

- 2002 How adaptive or phylogenetically inert is primate social behaviour? A test with two sympatric colobines, *Behaviour*, 139: 203-225.

- KOWALEWSKI, M. M., E. VIOLI, D. PEREYRA Y G. E. ZUNINO
 2002 A preliminary study of positional behavior in *Alouatta caraya* in northern Argentina. *Abstract book of the 71st annual meeting American Association of Physical Anthropologists*.
- KOWALEWSKI, M. M., B. URBANI, M. TEJEDOR Y L. OKLANDER
 2016 Explorando al Orden Primates: la primatología como disciplina bioantropológica, V. Acuña-Alonzo, R. González-José y L. Madrigal-Díaz (eds.), *Introducción a la antropología biológica*, Asociación Latinoamericana de Antropología Biológica, Buenos Aires: 121-173.
- KUMMER, H.
 1971 *Primate societies. Group techniques of ecological adaptation*, Aldine-Atherton, Chicago: 160.
- MARKS, J. Y R. B. LYLES
 1994 Rethinking genes, *Evolutionary Anthropology*, 3: 139-146.
- MCGREW, W. C., L. F. MARCHANT Y T. NISHIDA
 1996 *Great ape societies*, Cambridge University Press, Cambridge.
- MÉNARD, N.
 2002 Ecological plasticity of Barbary macaques (*Macaca sylvanus*), *Evolutionary Anthropology*, 11(Suppl 1): 95-100.
- MILTON, K.
 1981 Distribution patterns of tropical plant foods as an evolutionary stimulus to primate mental development, *American Anthropologist*, 83: 534-548.
- MITTERMEIER, R. A., A. B. RYLANDS, A. F. COIMBRA-FILHO Y G. A. B. DA FONSECA
 1988 *Ecology and behavior of neotropical primates*, Vol. 2, World Wildlife Fund, Washington, DC: 610.
- MOURA, A. C. A. Y P. C. LEE
 2005 Capuchin stone tool use in caatinga dry forest, *Science*, 306(5703): 1909.

NEVILLE, M. K., K. E. GLANDER, F. BRAZA Y A. B. RYLANDS

- 1988 The howling monkeys, genus *Alouatta*, R. A. Mittermeier, A. B. Rylands, A. F. Coimbra-Filho y G. A. B. da Fonseca (eds.), *Ecology and behavior of neotropical primates*, Vol. 2, World Wildlife Fund, Washington, DC: 455-537.

NUNN, C. L. Y R. A. BARTON

- 2001 Comparative methods for studying primate adaptation and allometry, *Evolutionary Anthropology*, 10(3): 81-98.

NUNN, C. L. Y C. P. VAN SCHAİK

- 2000 Social evolution in primates: the relative roles of ecology and intersexual conflict, C. P. Van Schaik y C. H. Janson (eds.), *Infanticide by males and its implications*, Cambridge University Press, Cambridge: 388-419.

OKLANDER L., M. M. KOWALEWSKI, G. E. ZUNINO Y D. CORACH

- 2010 Genetic consequences of habitat fragmentation in black and gold howler (*Alouatta caraya*) populations from northern Argentina, *International Journal of Primatology*, 31(5): 813-832.

ORNDORFF, K. A.

- 1996 Positional behavior of *Cebus capucinus* in a Costa Rican rainforest: comparisons with published data collected in a Costa Rican dry forest [Abstract], *American Journal of Physical Anthropology* (Suppl 22): 180-181.

ORNDORFF, K. A.

- 1996 Positional behavior of *Cebus capucinus* in a Costa Rican rainforest: comparisons with published data collected in a Costa Rican dry forest [Abstract], *American Journal of Physical Anthropology* (Suppl 22): 180-181.

PALOMBIT, R. A.

- 2015 Infanticide as sexual conflict: coevolution of male strategies and female counterstrategies. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 7(6):a017640.

PEREIRA, T. S.

- 2008 Ecologia cognitiva e forrageamento de *Alouatta guariba clamitans* Cabrera, 1940: os bugios-ruivos possuem mapas mentais? Dissertacion

(Mestrado em Zoologia) - Pontifcia Universidade Catolica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil.

PIERSMA, T. Y J. DRENT

2003 Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design, *Trends in Ecology & Evolution*, 18: 228-233.

PIGLIUCCI, M.

1996 How organisms respond to environmental changes: from phenotypes to molecules (and *vice versa*), *Trends in Ecology & Evolution*, 11: 168-173.

2001 *Phenotypic Plasticity Beyond Nature and Nurture*, The John Hopkins University Press, Baltimore.

2005 Evolution of phenotypic plasticity: Where are we going now?, *Trends in Ecology & Evolution*, 20: 481-486.

2010 Phenotypic plasticity, M. Pigliucci y G. B. Müller (eds.), *Evolution - The Extended Synthesis*, Massachusetts Institute of Technology, Cambridge (MA): 355-378.

POPE, T. R.

2000 The evolution of male philopatry in neotropical monkeys, P. M. Kappeler (ed.) *Primate males: causes and consequences of variation in group composition*, Cambridge University Press, Cambridge: 219-235.

PORTER, C. A., S. L. PAGE, J. CZELUSNIAK, H. SCHNEIDER, M. P. C. SCHNEIDER, I. SAMPAIO Y M. GOODMAN

1997 Phylogeny and evolution of selected primates as determined by sequences of the epsilon-globin locus and 5' flanking regions, *International Journal of Primatology*, 18(2): 261-295.

POZZI, L., C. M. BERGEY Y A. S. BURRELL

2014 The use (and misuse) of phylogenetic trees in comparative behavioral analyses, *International Journal of Primatology*, 35: 32-54.

RENDALL, D. Y A. DI FIORE

1996 The road less traveled: phylogenetic perspectives in primatology, *Evolutionary Anthropology*, 4(2): 43-52.

RICHARD, A. F.

- 1987 Malagasy prosimians: female dominance, B. B. Smuts, D. I. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham y T. T. Struhsaker (eds.), *Primate societies*, University of Chicago Press, Chicago: 25-33.

ROSENBERGER, A. L.

- 1979 *Phylogeny, evolution and classification of New World monkeys (platyrrhini, primates)*, tesis doctoral, City University of New York, Nueva York.
- 1981 Systematics: the higher taxa, A. F. Coimbra-Filho y R. Mittermeier (eds.), *Ecology and behavior of neotropical primates*, vol. 1, Academia Brasileira de Ciencias, Rio de Janeiro: 9-27.

ROSENBERGER, A. L. Y M. A. NORCONK

- 1996 New perspectives on the pitheciines, M. A. Norconk, A. L. Rosenberger y P. A. Garber (eds.), *Adaptive radiations of neotropical primates*, Plenum Press, Nueva York: 329-333.

ROSENBERGER, A. L., T. SETOGUCHI Y N. SHIGEHARA

- 1990 The fossil record of callitrichine primates, *Journal of Human Evolution*, 19(1-2): 209-236.

ROWE, N.

- 1996 *The pictorial guide to the living primates*, Pogonias Press, East Hampton, Nueva York: 263.

RYLANDS A. B.

- 1993 *Marmosets and tamarins: systematics, behaviour, and ecology*, Oxford University Press, Oxford: 396.

SCHLICHTING, C. D. Y M. PIGLIUCCI

- 1995 Gene regulation, quantitative genetics and the evolution of reaction norms, *Evolutionary Ecology*, 9: 154-168.
- 1998 *Phenotypic evolution: a reaction norm perspective*, Sinauer Associates, Sunderland, MA.

SCHENEIDER, H.

- 2000 The current status of the New World monkey phylogeny, *Anais da Academia Brasileira de Ciencias*, 72(2): 165-172.

SCHNEIDER, H., I. SAMPAIO, M. L. HARADA, C. M. L. BARROSO, M. P. C. SCHNEIDER, J. CZELUSNIAK Y M. GOODMAN

- 1996 Molecular phylogeny of the newworld monkeys (platyrrhini, primates) based on two unlinked nuclear genes: IRBP intron 1 and epsilon-globin sequences, *American Journal of Physical Anthropology*, 100(2): 153-179.

SILVA-PEREIRA, T. DE

- 2004 *Comportamento alimentar, padrao de actividades e uso de espaco por um grupo de Alouata caraya (primates, atelidae) em fragmento de mata no municipio de Barrinha, SP*, tesis de pregrado, Universidade de São Paulo, Riberão Preto.

SMUTS, B. B., D. L. CHENEY, R. M. SEYFARTH Y R. W. WRANGHAM

- 1987 *Primate societies*, University of Chicago Press, Chicago.

SORCI, G., S. MORAND Y J. P. HUGOT

- 1997 Host-parasite coevolution: comparative evidence for covariation of life history traits in primates and oxyurid parasites, *Proceedings of the Royal Society of London*, B264(1379): 285-289.

SPUHLER, J. N. Y L. B. JORDE

- 1975 Primate phylogeny, ecology and social behavior, *Journal of Anthropological Research*, 31: 376-405.

STEARNS, S. C.

- 1992 *The evolution of life histories*, Oxford University Press: Londres.

STEIPER, M. E. Y M. RUVOLO

- 2003 New World monkey phylogeny based on X-linked G6PD DNA sequences, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 27(1): 121-130.

STHRUSAKER, T. T.

- 1969 Correlates of ecology and social organization among African cercopithecines, *Folia Primatologica*, 11:80-118.

STRIER, K. B.

- 1992 Atelinae adaptations: Behavioral strategies and ecological constraints, *American Journal of Physical Anthropology*, 88(4): 515-524.
- 1999 Why is female kin bonding so rare? Comparative sociality of neotropical primates, P. C. Lee (ed.), *Comparative primate socioecology*, Cambridge University Press, Cambridge: 300-319.
- 2003 *Primate behavioral ecology*, Allyn & Bacon, Boston: 422

STRIER K. B., P. C. LEE Y A. R. IVES

- 2014 Behavioral flexibility and the evolution of primate social states, *PLoS ONE*, 9(12): e114099.

SUSSMAN, R. W.

- 2000 *Primate ecology and social structure. Vol 2, New World Monkeys*, Pearson Custom Publ, Heights, MA: x, 207.

SUSSMAN, R. W., J. M. CHEVERUD Y T. Q. BARTLETT

- 1994 Infant killing as an evolutionary strategy: Reality or myth? *Evolutionary Anthropology* 3(5): 149-151.

SUSSMAN, R. W. Y P. A. GARBER

- 1987 A new interpretation of the social organization and mating system of the callitrichidae, *International Journal of Primatology*, 8(1): 73-92.

SUSSMAN R. W., P. A. GARBER Y J. M. CHEVERUD

- 2005 The importance of cooperation and affiliation in the evolution of primate sociality, *American Journal or Physical Anthropology*, 128: 84-97.

THIERRY, B. A. N., IWANIUK S. Y M. PELLIS

- 2000 The influence of phylogeny on the social behaviour of macaques (primates: cercopithecidae, genus *Macaca*), *Ethology*, 106(8): 713-728.

URBANI, B.

- 2009 *Spatial mapping in wild white-faced capuchin monkeys (Cebus capucinus)*, tesis doctoral, University of Illinois at Urbana-Champaign, Urbana, IL.

URBANI, B. Y P. A. GARBER

- 2002 A Stone in their hands... Are monkeys tool users?, *Anthropologie*, 40(2): 183-191.

URBANI, B., D. YOULATOS Y M. M. KOWALEWSKI

- 2011 Postural behavior during sleep in wild howler monkeys (*Alouatta palliata*, *A. macconnelli*, and *A. caraya*): an assessment across the genus range. *Livro de resumos do XIV Congresso Brasileiro de Primatologia*, CD-Rom: s/p.

VAN SCHAİK, C. P.

- 2000 Infanticide by male primates: the sexual selection hypothesis revisited. C. P. Van Schaik y C. Janson (eds.), *Infanticide by males and its implications*, Cambridge University Press, Cambridge: 27-60.

VAN SCHAİK, C. P. Y C. H. JANSON

- 2000 *Infanticide by males and its implications*, Cambridge University Press, Cambridge.

VENTURA, V.

- 2004 *Patrón comportamental, alimentación y estrategias de optimización del forrajeo en el mono aullador negro y dorado (Alouata caraya) en el nordeste argentino*, informe de pasantía, Universidad de la República, Montevideo: 56.
- 2005 Foraging optimization strategies in the black-and-gold howler monkey (*Alouatta caraya*) in northeast Argentina [Abstract], J. C. Bicca-Marques (ed.), *Programa e Livro de Resumos XI Congresso Brasileiro De Primatologia*, Sociedade Brasileira de Primatologia, Porto Alegre: 174.

VIA, S., R. GOMULKIEWICZ, G. DE JONG, S. M. SCHEINER, C. D. SCHLICHTING Y P. H. VAN TIENDEREN

- 1995 Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy, *Trends in Ecology & Evolution*, 10(5): 95-101.

WENZEL, J. W.

- 1992 Behavioral homology and phylogeny, *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 23: 361-381.

WESTOBY, M., M. R. LEISHMAN Y J. M. LORD

1995 On misinterpreting the 'phylogenetic correction', *Journal of Ecology*, 83: 531-534.

WILSON, E. O.

1975 *Sociobiology. The new synthesis*, The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA.

YOULATOS, D.

1998 Positional behavior of two sympatric Guianan capuchin monkeys, the brown capuchin (*Cebus apella*) and the wedge-capped capuchin (*Cebus olivaceus*), *Mammalia*, 62(3): 351-365.