



Universidad Nacional de Córdoba  
Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

Tesina de Grado para optar por el título de Bióloga

**"Evaluación del efecto del turismo en  
comportamientos indicadores de ansiedad en un  
grupo de monos caí silvestres (*Sapajus nigritus*)  
del Parque Nacional Iguazú"**

Iara Torge

Directora: Dra. Romina Pfoh

Co-directora: Dra. María Paula Tujague

Instituto de Biología Subtropical - nodo Iguazú

2022

*A mi familia, que es todo,  
A Facu el mejor compañero de vida,  
y a mis amigas, que son mi segunda familia.*

### Agradecimientos

Siento que no va a haber palabras suficientes para agradecer todo el amor y acompañamiento que tuve en este proceso de escribir la tesina, y a lo largo de toda la carrera.

En primer lugar, quiero agradecer a mi mamá y papá que son los seres más incondicionales que tengo, y que me apoyaron desde el minuto 1 en todos los proyectos y decisiones. Por bancarme la carrera, el sueño de ir a la selva con los monos, por cada tupper de comida (con el rótulo “*Sin Tacc para Iara*”) que alivianó más de una noche de estudio. Por estar siempre dispuestos a los terremotos y cambios de planes (y después disfrutarlos igual!). Por formarme como persona, por ser mi fortaleza y lugar en el mundo, por criarnos con amor, y enseñarme a ser fuerte e independiente. A ellos que al día de hoy siguen encontrando causas por las cuales luchar, que siempre siguen aprendiendo, y nunca dejaron de creer en sus convicciones. Gracias por su amor, y aunque sé que no lo demuestro, son mi ejemplo y lo más importante en mi vida. A mis hermanos, ´mano y ´manito que son mi orgullo y los amo incondicionalmente. Por las compincheadas, bromas y risas. A Matién por salvarme en más de una. A Ranja y Leyla, las de cuatro patas en la familia, por darme tanto amor en cada visita. A Oma y Opa que siempre estuvieron ahí, siempre con una sonrisa y al pie del cañón de todo lo que acontece. Que nunca pierden una excusa para festejar y reunir a la familia, y que tienen un espíritu de vitalidad y alegría por la vida que admiro.

A Facu, cumpita hermoso, sos el mejor compañero que podría haber deseado. Gracias por tantísimo aguante y ayuda, siempre, pero sobre todo estos últimos meses, por hacerme reír a pesar de todo. No veo la hora de agarrar la mochila, la carpa y salir a la aventura. Gracias por enseñarme tanto y de manera tan generosa, por compartir la misma pasión por los bichos (vos seguro un poco más), por compartir tus días conmigo. Gracias por ser mi sostén y mi amor.

Comienza una catarata de personas que se me vienen a la mente y a las cuales quiero y admiro con todo mi ser. Andre y Vero son mis hermanas de toda la vida y para toda la vida,

no importa hacia donde rumbeen nuestros caminos. La “marida” en la Crisol, Andre, compartir los primeros años de vida cordobesa con vos fue una maravilla. Me acompañaste en toda la espiral de vida universitaria, con juntadas que no cabían en un monoambiente, ventanas rayadas con fibrón de los repasos para los finales y las vacaciones del “*Dolce far niente*”, con tan poco éramos tan felices! Verita, que te hayas ido tan lejos me da la excusa de tener que visitarte todo lo que pueda, y ratifica que no hay distancias que puedan con una hermandad. Gracias por las llamadas a larga distancia, el estar presente en cada acontecimiento, por ser mi “despertador” de múltiples estrategias y mi desahogo en épocas de crisis.

A mis compañeras/os y amigos/os de estudio que esta hermosa carrera me regaló; la biología me cambió la vida, y me hizo conocer tantas personas bellas y admirables, con tantos recuerdos. Con Sari somos el complemento perfecto de cuanta ocurrencia tengamos; sin duda de los mayores sostenes en los años de la facultad, es más fácil nombrar cosas que no compartimos que empezar a enumerar recuerdos, anécdotas y básicamente todo lo compartido y vivido. Desde las instaladas en la San Luis, los manicitos saborizados y la birra negra de cábala, las tarjetas de cumpleaños, clases de danza y salto delfín hasta la mayor aventura monera jamás vista. Nos extraño cerca cada día. A la picha, la Flori, mi hermana- mi cómplice y todo, con vos codo a codo cruzo el mundo entero. Gracias por ser mi cotidianidad a la distancia, por reírnos y sacar mi mejor versión. Si hay personas incondicionales y a prueba de todo, esa es Marie, y no sé cómo empezar a agradecer todo lo que me ayudaste. Noches enteras de trasnochadas, y vos ahí, quisiera tener la mitad de tu fortaleza. Te admiro tanto. No estaría hoy acá si no fuera por tu impulso constante. Que la mejor escapada biológica se repita pronto, para volver al sol en la cara, al verde. Mi otro ejemplo, Vir. No hay persona más decidida y eficiente, y cuando sea grande quiero ser como vos. Posta. No sé cómo haces, pero siempre estás ahí. Lau y Anto, las clases fueron más divertidas y con más adrenalina cursando con ustedes. Gracias por las juntadas compartidas, los finales estudiados; por estar presentes en este último tramo de la tesina. De verdad que no puedo estar más agradecida por las amigas que tengo; todo el amor y acompañamiento que me hicieron llegar estos meses, cada mensaje era un impulso y un mimo para mí. Algo muy bueno habré hecho en alguna vida para merecer estas mujeres a las que admiro con todo mi ser.

A la nueva banda de Iguazú: Nati que hermoso reencontrarnos en esta selvita de tierra colorada, gracias por estar ahí, pendiente, por los matecitos que vendrán, los viajes y pajareadas, por el Octi hermoso y dejarme compartir esa nueva vida con ustedes. A Agos y Valentín, es un placer haberlos conocido por estos lados! Gracias por las juntadas, asados, y jugadas de Ligretto. También por las coworkeadas, que fueron un sostén enorme, por estar siempre dispuestos a dar una mano.

Al team “monero”: los meses en el CIES fueron de los más felices en mi vida, sea por estar rodeada de selva y monos, o por las hermosas personas que conocí. A la monera número 1, Romi. Dicen que cuando el camino tiene corazón, sos uno con él; el camino hacia los monos no puede ser más así. Gracias por la confianza, las enseñanzas, pero sobre todo la diversión del campo. Cruzar bañados, perder monos y ser atacadas por avispa es menos temible con tu humor. A Clara, que tuvo más confianza en mí que nadie, por aportar otra mirada, por tu generosidad y por todo lo compartido en el CIES. Al Colo, por su aguante y amistad. A los y las moneras que acompañaron e hicieron divertidas las salidas de campo, en especial a: Agos, Sari, Sara (la tanita), Mari (la changuita), Martín, Stephani y Bri. Dos personas se convirtieron en sostén monero y de vida, Agos y Sara. Agos, lo que compartí y aprendí con vos va más allá de las palabras. Amo nuestra amistad. Gracias por la hermandad monera, por las salidas y encuentros en Iguazú, por estar ahí, aunque estés del otro lado del mundo. Sara, reírnos en el campo era nuestro mayor don, sea con monos perdidos o no. Gracias por tu calidez y vínculo humano. A todo el equipo de Proyecto Caí, por darme un lugar, por su camino de investigación en los monos caí. En particular a Mario, por darme la oportunidad de seguir vinculada a los caí, y a Paula por co-dirigirme en la tesina, y estar siempre pendiente del grupo y las personas, con tanto amor.

Por último, al grupo de El Papagayo, con el cual crecí muchísimo como persona y que me apoyaron de una u otra manera con la carrera. A JR por la gran confianza, y sobre todo la amistad. Por enseñarnos a hacer todo de la mejor manera posible, a estar siempre en movimiento. A Marcos, porque descolocaste mi forma de relacionarme y eso me hizo crecer; por darle lugar a lo que necesitaba para avanzar en la carrera. A Mili, Gala, Flor C., M.M., Rayo, Flor S., la Juli y el Chango. Gracias a toda la gran familia que son y fuimos.

Gracias a todas las personas que me formaron, tanto académicamente como en la vida, a lo largo de toda la carrera. A la Universidad Nacional de Córdoba, y la Facultad de Ciencias, Exactas, Físicas y Naturales, por su enseñanza gratuita y de calidad. A los y las docentes de

la carrera de Biología, que además de conocimiento, fueron sobre todo tan humanos en sus clases y enseñanzas. Al tribunal de la tesina por haber corregido en tiempo record la tesina, y por haber sido tan comprensivos. La carrera de biología me cambió como persona, espero ser una profesional a la altura de estos tiempos.

## ÍNDICE

Resumen	6
Palabras Clave	6
Abstract	6
Key words	6
INTRODUCCIÓN	7
OBJETIVOS	12
Objetivo general	12
Objetivos específicos	12
Hipótesis y predicciones	12
MATERIALES Y MÉTODOS	13
Sitio de Estudio	13
Modelo de Estudio	15
Recolección de datos	17
Variables del estudio	19
- Comportamientos auto-dirigidos	19
- Comportamientos sociales	20
- Contexto	20
- Otras variables de interés	20
-Jerarquía social	21
Análisis de redes de proximidad	21
Análisis estadísticos	22
RESULTADOS	25
- Comportamientos auto-dirigidos	25
- Auto-rascado	25
- Auto-acicalamiento	29
- Comportamiento social	31
- Alo-acicalamiento	31
- Análisis de Redes Sociales	33
- Medidas de centralidad en contextos turístico y no turístico	33
DISCUSIÓN	35
BIBLIOGRAFÍA	42
ANEXO	53

## **Evaluación del efecto del turismo en comportamientos indicadores de ansiedad en un grupo de monos caí silvestres (*Sapajus nigritus*) del Parque Nacional Iguazú**

*Resumen: El turismo puede ser una fuente de estrés para la fauna silvestre, provocando alteraciones en su comportamiento. En los primates, el aumento de la ocurrencia de comportamientos auto-dirigidos se asocia a un estado de ansiedad, que puede ser regulado mediante interacciones sociales afiliativas. En este trabajo me propuse evaluar si el turismo en el Parque Nacional Iguazú (Argentina), afecta las tasas de los comportamientos auto-dirigidos y de alo-acicalamiento en un grupo de monos caí (*Sapajus nigritus*). Realicé muestreos de animal focal y comparé las frecuencias de auto-rascado, auto-acicalamiento y alo-acicalamiento, y la duración del alo-acicalamiento en contextos turísticos y no turísticos. Evalué si las tasas de comportamientos auto-dirigidos se relacionan con la cantidad de alo-acicalamiento recibido, y comparé los patrones de asociación espacial en los contextos turísticos y naturales mediante un Análisis de Redes Sociales. El auto-rascado fue explicado por el rango de los individuos, y la proximidad de conoespecíficos explicó las variaciones de auto-rascado y de auto-acicalamiento. No hubo correlación entre los comportamientos auto-dirigidos y el alo-acicalamiento recibido, ni diferencias en las medidas de asociación espacial, aunque gráficamente las redes sugieren una mayor asociación en contextos turísticos. Según estos resultados, la ansiedad que experimentan los monos caí depende de factores sociales y no del contexto asociado al turismo. Estudios a largo plazo serían necesarios para evaluar los procesos de habituación al turismo, incorporar otras variables de comportamiento y parámetros fisiológicos de estrés, e incluir mediciones sobre las interacciones directas con los turistas, para monitorear y promover la sustentabilidad de la experiencia turística.*

*Palabras Clave: primates; comportamientos auto-dirigidos; alo-acicalamiento; buffer social; análisis de redes sociales; contexto turístico.*

*Abstract: Nature-based tourism can affect the stress response of wildlife, causing changes in their behavior. In primates, the increased occurrence of self-directed behaviors is associated with a state of anxiety, which can be regulated through affiliative social interactions. I aim to study whether tourism at Iguazú National Park (Argentina) affects the rates of self-directed behavior and allo-grooming in a group of wild black capuchin monkeys (*Sapajus nigritus*). I conducted focal animal sampling and compared the frequencies of self-*

*scratching, self-grooming, and allo-grooming, and the duration of allo-grooming in tourist and natural contexts. I evaluated whether rates of self-directed behaviors are related to the amount of allo-grooming received, and compared spatial association patterns in tourism and natural contexts using Social Network Analysis. Self-scratching was explained by the social rank of individuals, and the presence of conspecifics explained variations in both self-scratching and self-grooming. There was no correlation between self-directed behaviors and received allo-grooming and no differences in the measures of association, although graphically the networks suggest a greater association in tourist contexts. According to these results, the anxiety experienced by black capuchin monkeys depends on social factors and not on the context associated with tourism. Long-term studies would be necessary to evaluate the processes of habituation to tourism, incorporate other behavioral variables and physiological parameters of stress, and include measurements on direct interactions with tourists, to monitor and promote the sustainability of the tourist experience.*

Key words: primates; self-directed behaviors; allo-grooming; social buffer; social networks analysis; tourist context.

## **INTRODUCCIÓN**

El turismo en áreas naturales se ha extendido a nivel global siendo en muchos casos un sustento económico regional y un medio para la conservación de la biodiversidad del lugar (Lee & Chang 2008; Buckley *et al.* 2012; Balmford *et al.* 2015; Newsome 2020). El ecoturismo es una industria prometedora que se centra en la observación de flora y fauna en su ambiente natural con bajo impacto en la vida silvestre (Valentine 1993; Western 1993; Geffroy *et al.* 2015; McKinney 2016), asociado a una sensación de bienestar y de reconexión con la naturaleza para los seres humanos (Curtin 2009). En términos de conservación, este tipo de turismo puede aumentar el grado de protección de ciertos ambientes, generar conciencia en los visitantes sobre la conservación de la vida silvestre, proveer recursos financieros para la población local y reducir la presión de caza sobre fauna silvestre (Buckley *et al.* 2012; Newsome 2020). Por el contrario, el turismo incidental se da en ambientes naturales con turismo masivo donde el interés del visitante no es la fauna silvestre en sí misma, y esta interacción se da de manera casual (Grossberg *et al.* 2003; Sengupta & Radhakrishna 2020). A menudo, el contacto entre la fauna silvestre y los turistas tiene un



impacto en las especies, repercutiendo de diversas maneras en la salud, reproducción y comportamientos de las mismas (Orams 2002; Maréchal *et al.* 2016a; Geffroy *et al.* 2017; Penteriani *et al.* 2017; Murray *et al.* 2020; Santos-Carvalho *et al.* 2021; Smith *et al.* 2021; Usui *et al.* 2021). En el eco-turismo se suele recurrir al aprovisionamiento con alimento o bebederos para atraer a la fauna local y lograr que el turista logre observar a los distintos animales, los cuales tienden a incorporar este aprovisionamiento dentro de sus rutinas y recorridos (Hsu *et al.* 2009; Knight 2009; Waterman *et al.* 2020). En el turismo incidental suele ocurrir algo similar, pero sin que exista una estructura previa que fomente el encuentro. Además de la dependencia al alimento y aumento en las agresiones en las que se involucran los animales (Hsu *et al.* 2009), la presencia de seres humanos puede actuar como “escudo” ante depredadores así como propiciar la habituación de los animales a la presencia humana (Novak *et al.* 2014; Geffroy *et al.* 2015; Wheat & Wilmers 2016).

Dentro de las interacciones entre fauna silvestre y seres humanos el turismo es citado como uno de los principales problemas que afecta la conservación de primates no humanos (a partir de ahora primates) (Mallapur 2013; Priston & McLennan 2013). En este sentido, el turismo genera cambios en la ecología y el comportamiento de los primates (Grossberg *et al.* 2003; McCarthy *et al.* 2009; Sheehan & Papworth 2019; Williams & Behie 2020), incluyendo alteración en la dieta y presupuesto de actividades (Altmann & Muruthi 1988; Sabbatini *et al.* 2008; Suzin *et al.* 2017), uso del espacio (Treves & Brandon 2005; Reiland & Lambert 2016; Waterman *et al.* 2020), salud y estado físico de los individuos (Muehlenbein & Wallis 2014; Maréchal *et al.* 2016a), comportamientos sociales (de la Torre *et al.* 2000; Ruesto *et al.* 2010; Marty *et al.* 2019; Costa *et al.* 2022) y supervivencia de infantes (Berman *et al.* 2007). Además, el contacto entre seres humanos y primates puede favorecer la transmisión bidireccional de enfermedades zoonóticas (Lane *et al.* 2011; Muehlenbein & Wallis 2014), y en general, la exposición repetida al turismo puede llevar a la activación crónica del estrés (Shutt *et al.* 2014) con consecuencias en la salud y reproducción (Maestriperi & Hoffman 2011). Considerando que más del 60% de las especies reconocidas de primates se encuentra bajo alguna categoría de amenaza de conservación (IUCN 2022) debido principalmente a presiones antropogénicas (Estrada *et al.* 2017), urge la necesidad de conocer el efecto que los seres humanos tenemos en las distintas poblaciones de primates (McLennan *et al.* 2017).

La respuesta al estrés desencadenada por el contacto con los seres humanos involucra una serie de procesos fisiológicos y cambios comportamentales que ocurren en un individuo para mantener un estado metabólico viable, y que sostenido en el tiempo puede repercutir en su

fitness y vida social (Pride 2005; Ellenberg *et al.* 2007; Aguilar-Melo *et al.* 2013; Young *et al.* 2014). Dentro de los procesos fisiológicos, el más estudiado es la variación en los niveles de glucocorticoides como indicador de estrés (Behie *et al.* 2010; Muehlenbein *et al.* 2012). Sin embargo, es difícil asociar la respuesta al estrés a estímulos de corto plazo o que no son suficientes para desencadenar una respuesta fisiológica (Palme 2005). Por otro lado, existe una estrecha relación entre emociones relacionadas al estrés (como la incertidumbre o la ansiedad) y los comportamientos auto-dirigidos (Troisi 2002). Estos comportamientos auto-dirigidos son considerados indicadores del estado psico-emocional de un individuo (Maestriperi *et al.* 1992) y como una estrategia de evasión (“*coping mechanism*”) ante situaciones conflictivas o que implican una amenaza para el individuo (Gustison *et al.* 2012). Estudios realizados en macacos (*Macaca fascicularis*), encontraron que ante el suministro de drogas ansiogénicas aumentaban los comportamientos auto-dirigidos como el auto-rascado y auto-acicalamiento, los cuales a su vez disminuían luego del suministro de drogas ansiolíticas (Schino *et al.* 1996). A su vez, estudios comportamentales encontraron que las madres separadas de sus infantes y la presencia de individuos dominantes en proximidad aumentan la frecuencia de comportamientos auto-dirigidos (Troisi & Schino 1986; Pavani *et al.* 1991; Maestriperi 1993, Castles *et al.* 1999). Lo mismo sucede ante la incertidumbre de ser víctima de agresión o luego de una agresión intra-grupal (Aureli & Schaik 1991; Majolo *et al.* 2009), y ante la exposición a un predador modelo en monos tití (*Callithrix penicillata*) en cautiverio (Barros *et al.* 2004). Entonces, es posible vincular ciertos comportamientos, como el auto-rascado y auto-acicalamiento, a emociones como la incertidumbre y/o la ansiedad (Maestriperi *et al.* 1992; Troisi 2002). La cuantificación de estos comportamientos permite evaluar el estado emocional de un individuo de manera no invasiva, y asociarlo a niveles de ansiedad que puede estar experimentando en determinados contextos sociales o ambientales (Maestriperi *et al.* 1992; Troisi 2002).

El contexto de interacción con seres humanos podría ser experimentado por los primates como un conflicto de intereses (Maréchal *et al.* 2016b). Por un lado, podría tener un beneficio para ellos, debido a la potencialidad de conseguir alimento; por el otro, implicaría una exposición y un “riesgo” ante las personas, debido a potenciales agresiones o intimidaciones tanto entre turistas y primates, como entre individuos de un mismo grupo compitiendo por el alimento. Este conflicto motivacional podría llevar a tomar la situación “turismo” como un estresor, desencadenando una respuesta comportamental como mecanismo evasivo

(“*coping mechanism*”) y modulador de emociones asociadas al estrés (Maréchal *et al.* 2011; Marty *et al.* 2019).

El auto-rascado es uno de los comportamientos auto-dirigidos más estudiados en primates, considerado una manifestación comportamental de la ansiedad experimentada por un individuo (Schino *et al.* 1991; Manson & Perry, 2000; Polizzi di Sorrentino *et al.* 2012). Las tasas de auto-rascado en monos capuchinos demostraron estar más asociadas a contextos sociales que a rasgos de los individuos, como sexo, edad o jerarquía (Polizzi di Sorrentino *et al.* 2012). En ese trabajo encontraron que la respuesta emocional de los capuchinos era mayor en ausencia que en presencia de otros individuos; además, las tasas de auto-rascado aumentaban si estaban cerca de un individuo dominante o de hembras (asociadas a mayor agresividad), por el riesgo a que derive en una agresión (Polizzi di Sorrentino *et al.* 2012). También se estudió el auto-rascado en relación a la percepción de riesgo de predadores (Barros *et al.* 2004; Palagi & Norscia 2011) así como para el monitoreo de bienestar animal en primates en cautiverio (Carder & Semple 2008). En estudios sobre el impacto del turismo en macacos (*Macaca sylvanus*), encontraron que la presencia de visitantes, así como la interacción turista-macaco, estaba relacionada a mayores tasas de auto-rascado, indicando que el turismo aumenta los niveles de ansiedad experimentados por los macacos (Maréchal *et al.* 2011). Específicamente encontraron efecto tanto de interacciones negativas (agresiones entre visitantes y macacos) como así también en interacciones consideradas neutras o positivas (por ej. tomarles una fotografía o alimentarlos, respectivamente). Resultados similares fueron encontrados, cuando compararon interacciones negativas entre seres humanos y cercopitecos verdes (*Chlorocebus pygerythrus*) en ambientes urbanos (Thatcher *et al.* 2021).

Otro comportamiento auto-dirigido estudiado en primates es el auto-acicalamiento. Es la búsqueda y/ remoción de ecto-parásitos que realiza un individuo en su pelaje, y es asociado principalmente a una función higiénica (Hart 1990; Duboscq *et al.* 2016). Según la hipótesis de compensación, el auto- y el alo-acicalamiento podrían complementarse en la remoción de parásitos según la accesibilidad de cada parte del cuerpo (Pérez & Veà Baró 1999; Pfoh *et al.* 2021). Sin embargo, en un estudio sobre los estímulos sociales del auto-acicalamiento, encontraron diferencias en las tasas inter-individuales de este comportamiento; es decir que no todos los individuos de un mismo grupo le dedicaban el mismo tiempo al auto-acicalado. También encontraron una relación entre este comportamiento y la proximidad de otros individuos, además de una relación positiva entre el auto-acicalamiento en hembras y su

proximidad al macho dominante (Troisi & Schino 1987). En gorilas en cautiverio se observó que el auto-acicalamiento y las agresiones entre individuos aumentaban a mayor densidad de visitantes (Wells 2005). Duboscq *et al.* (2016) proponen que los factores que mejor explican este comportamiento son, tanto higiénicos (carga de ecto-parásitos), como sociales (proximidad a otros individuos, proximidad a individuos realizando alo-acicalamiento y rango jerárquico de un individuo). Esto, sumado a estudios post-conflicto (Aureli & Schaik 1991), sugiere que el auto-acicalamiento también puede ser considerado un comportamiento auto-dirigido asociado al estado de incertidumbre y ansiedad de un individuo (Maestriperi *et al.* 1992; Duboscq *et al.* 2016).

En especies sociales como lo son la mayoría de los primates (Amici & Widdig 2019) es importante evaluar cómo los niveles de ansiedad de un individuo afectan los comportamientos sociales, y cómo el impacto del turismo puede repercutir en la dinámica grupal (Marty *et al.* 2019). Tanto los comportamientos afiliativos como los agonísticos determinan la estructura y cohesión social de un grupo (Hinde 1976; Di Bitetti 1997). Un mecanismo a través del cual los individuos pueden lidiar con una situación estresante es el llamado “*buffer social*” (Kikusui *et al.* 2006; Young *et al.* 2014), que implica el apoyo de otro individuo con el cual exista un vínculo socialmente estrecho. Los comportamientos como el alo-acicalamiento entre dos individuos no sólo juegan un rol fundamental en el mantenimiento de los vínculos, y por ende en la estructura social (Seyfarth & Cheney 1984; Dunbar 1991; Di Bitetti 1997; Silk *et al.* 2006), sino que también actúa disminuyendo la tensión en el grupo (Terry 1970; Shutt *et al.* 2007). Si bien se demostró su función higiénica (Tanaka & Takefushi 1993; Duboscq *et al.* 2016; Pfoh *et al.* 2021) tiene también una función hedónica que beneficia relajando al individuo receptor (Boccia 1989; Dunbar 2010). La hipótesis tenso-reductora sostiene que recibir alo-acicalamiento está asociado a una reducción en los comportamientos auto-dirigidos que indican ansiedad (Schino *et al.* 1988). También disminuye parámetros fisiológicos del individuo como la frecuencia cardíaca, los niveles de hormona del estrés, y la secreción de beta-endorfinas (Boccia *et al.* 1989; Keverne *et al.* 1989; Aureli *et al.* 1999). Brent *et al.* (2011) encontraron que hembras preñadas de mayor rango jerárquico tenían menor nivel de glucocorticoides debido a que recibían mayor apoyo social, lo que se veía reflejado en redes sociales más estrechas. En los monos capuchinos, son las relaciones entre hembras y la jerarquía social los principales factores que influyen en los patrones de alo-acicalamiento, siendo mayor la frecuencia de ocurrencia de

alo-acicalamiento en individuos dominantes y con lazos sociales más fuertes (Di Bitetti 1997).

Cuando las actividades humanas son percibidas por los primates como un agente estresor, los patrones de uso del espacio y de interacciones sociales se modifican, como se ha demostrado en el tití pigmeo (*Cebuella pygmaea*), que tienden a evitar estratos bajos y disminuyen las tasas de interacciones afiliativas (de la Torre *et al.* 2000). En un estudio experimental, las medidas de centralidad de un individuo en las redes de asociación espacial de monos caí (*Sapajus nigritus*) cambian en relación al contexto (natural vs. de aprovisionamiento de alimento) (Tiddi *et al.* 2019). Esto quiere decir que tanto el número como la intensidad de las conexiones que tiene un individuo con otros individuos en el grupo cambia en relación al contexto. En este estudio, concluyen que el aumento en las medidas de centralidad (número de conexiones, intensidad de conexión, entre otras medidas) a nivel de nodo (individuo) durante el aprovisionamiento experimental sugiere que los subsidios de alimento antropogénico, tal como el que puede ser obtenido de los turistas, puede interferir en los patrones de interacciones sociales de los monos caí, alterando sus patrones de asociación espacial (Tiddi *et al.* 2019). Es esos casos, al contrario que en *C. pygmaea*, los monos caí se asociarían más estrechamente en torno a los turistas con el fin de conseguir alimento.

El Parque Nacional Iguazú (Misiones, Argentina) fue una de las primeras áreas protegidas del país, siendo uno de los que más biodiversidad alberga. Recibe turistas tanto nacionales como internacionales todos los días del año. En este parque se monitorean varios grupos de monos caí (*Sapajus nigritus*) desde hace casi 30 años (Janson *et al.* 2012). El área de uso público del Parque (Área Cataratas) corresponde con gran parte del área de acción de uno de los grupos de monos. Debido al impacto que el turismo podría tener en ese grupo de monos caí del Área Cataratas se plantea en este trabajo explorar si hay un efecto en sus comportamientos auto-dirigidos y sociales. Además, es fundamental la implementación de planes de manejo que tiendan a minimizar la interacción entre animales silvestres y humanos, tanto para la conservación de los primeros, como por el riesgo que implica la transmisión de enfermedades y/o parásitos entre ambos (Lappan *et al.* 2020). Debido a esto, se considera de suma importancia la problemática de la interacción entre turistas y primates del Parque Nacional Iguazú, donde la evaluación de atributos comportamentales (auto-dirigidos y sociales) aporta información valiosa para identificar de manera no invasiva respuestas frente a situaciones estresantes experimentadas por los grupos de monos

expuestos al turismo, con el fin de mitigar el impacto de las actividades humanas en las poblaciones de monos caí, así como promover la sustentabilidad de la experiencia turística (Rodger & Moore 2004).

## **OBJETIVOS**

### **Objetivo general:**

Evaluar la influencia del contexto turístico en el comportamiento e interacciones sociales de monos caí silvestres (*Sapajus nigritus*) en el Parque Nacional Iguazú.

### **Objetivos específicos:**

- 1- Comparar las frecuencias de comportamientos auto-dirigidos, como el auto-rascado y el auto-acicalamiento, en contextos turísticos y no turísticos.
- 2- Comparar la frecuencia y duración del alo-acicalamiento en contextos turísticos y no turísticos.
- 3- Comparar los patrones de asociación espacial en contextos turísticos y no turísticos a través de medidas de centralidad de las redes de proximidad.

### **Hipótesis y predicciones:**

- **Hipótesis 1:** el contexto en las áreas turísticas del Parque Nacional Iguazú actúa como agente estresor para los monos caí. **Predicción 1:** las frecuencias de auto-rascado y auto-acicalamiento serán mayores cuando los individuos se encuentren en un contexto turístico que en un contexto no turístico.

- **Hipótesis 2:** “*social buffering*” (Kikusui *et al.* 2006), las interacciones afiliativas, como el alo-acicalamiento, son utilizadas para amortiguar o diluir los efectos de la ansiedad que pueden surgir de la tensión social dentro del grupo. **Predicción 2:** si hubiera un efecto del contexto turístico en la ansiedad de un individuo (mayor tasa de comportamiento auto-dirigido) se observarán mayores tasas de alo-acicalamiento recibido: existirá una relación positiva entre las tasas de comportamiento auto-dirigido realizado por un individuo en contexto turístico y las tasas de alo-acicalamiento recibido por ese individuo.

- **Hipótesis 3:** Los contextos vinculados al turismo, con una frecuente oferta de alimento, alteran los patrones de asociación espacial de los monos caí. **Predicción 3:** la red de asociación en contexto de turismo tendrá mayor número e intensidad de conexiones que en

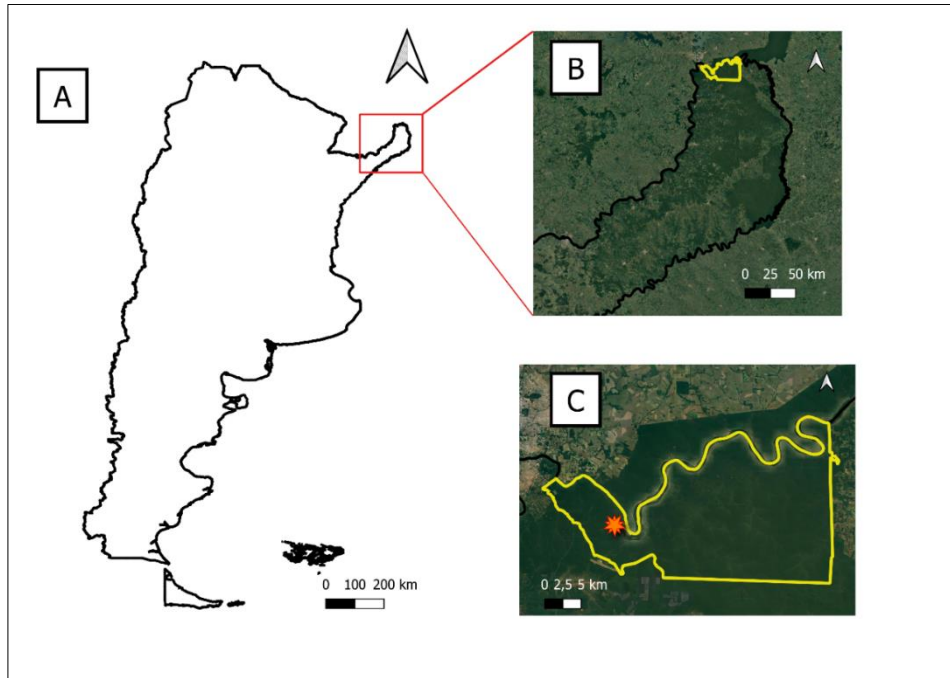
contextos no turísticos debido a una mayor concentración en torno a turistas como proveedores de alimento.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### *Sitio de Estudio*

El estudio se realizó en el Parque Nacional Iguazú (25°40' S; 54°26' W), un área protegida de 67.620 hectáreas (Ministerio del Medio Ambiente 2005) ubicada al noroeste de la provincia de Misiones, Argentina (Fig. 1). Es caracterizada como la ecorregión del Bosque Atlántico del Alto Paraná, y corresponde al extremo sudoeste del complejo del Bosque Atlántico (Giraudó *et al.* 2003). Esta ecorregión se considera una de las más biodiversas del mundo, y a su vez una de las más amenazadas y fragmentadas (Ribeiro *et al.* 2009). La vegetación predominante es la selva subtropical semidecidual (Di Bitetti *et al.* 2003) y el clima es subtropical húmedo, con precipitaciones distribuidas a lo largo de todo el año y una marcada estacionalidad tanto en la duración de los días como en la temperatura (Brown & Zunino 1990; Di Bitetti 1997).

El Parque Nacional Iguazú fue una de las primeras áreas protegidas del país, siendo las Cataratas de Iguazú el principal atractivo turístico. Las mismas fueron declaradas una de las siete Maravillas Naturales del Mundo y Sitio de Patrimonio Mundial por la UNESCO (UNESCO, 1984). El parque se encuentra abierto todos los días del año, desde las 8 hasta las 18 hs. Recibe tanto turistas nacionales como internacionales, registrándose en el año 2016 un total de 1.024.558 visitantes (APN 2021). El tipo de turismo del Parque Nacional Iguazú es variado y masivo, y está asociado principalmente al recurso paisajístico de las Cataratas de Iguazú. En general los visitantes realizan los recorridos por su cuenta, y salvo aquellos que contratan un guía local o que ingresan a los centros de visitantes, no cuentan con información concreta sobre el área protegida más que la brindada en un folleto y cartelería a lo largo de los senderos. Los encuentros de los visitantes con la fauna silvestre son incidentales y, a pesar de que la interacción con la fauna silvestre en el Parque Nacional Iguazú está prohibida, los turistas y los animales (en especial los monos y coatíes) interactúan entre sí, lo que deriva muchas veces en el aprovisionamiento (accidental o deliberado) con comida humana.



**Fig. 1. Localización del Parque Nacional Iguazú, Argentina (A).** Provincia de Misiones (B), y en amarillo los límites del Parque Nacional Iguazú (C); el ícono indica la ubicación del Área Cataratas, que corresponde a la porción de uso público del parque, adyacente a las Cataratas de Iguazú.

El Área Cataratas es la zona habilitada para uso recreativo y turístico dentro del parque. Tiene una superficie de 200 ha y cuenta con senderos pavimentados para acceder a los distintos recorridos, áreas de comidas, y pasarelas sobre el río Iguazú que conducen a los distintos puntos panorámicos de las cataratas. Los sitios de mayor aglomeración de turistas son: 1) el área adyacente al Centro de Visitantes y a Estación Central, 2) el área adyacente a Estación Cataratas, 3) el complejo de comidas Fortín y 4) el bar Café Dos Hermanas (Fig. 2). Existe un quinto patio de comidas en el área de Estación Garganta del Diablo, sin embargo, el mismo no entra dentro del área de acción del grupo de monos bajo estudio. Adyacente al área de comidas Fortín se encuentra el Viejo Hotel Cataratas, donde se encuentra una exposición de divulgación científica para los turistas y oficinas tanto del personal del parque como del Centro de Investigaciones Ecológicas Subtropicales (CIES). Hacia el noreste del Viejo Hotel Cataratas se encuentra el actual Hotel Gran Meliá (ex Sheraton). Por último, el Sendero Macuco, que recorre 3,5 Km de selva y que colinda los primeros metros con la estación biológica del CIES, cuenta con menor presencia de turistas a lo largo del día.

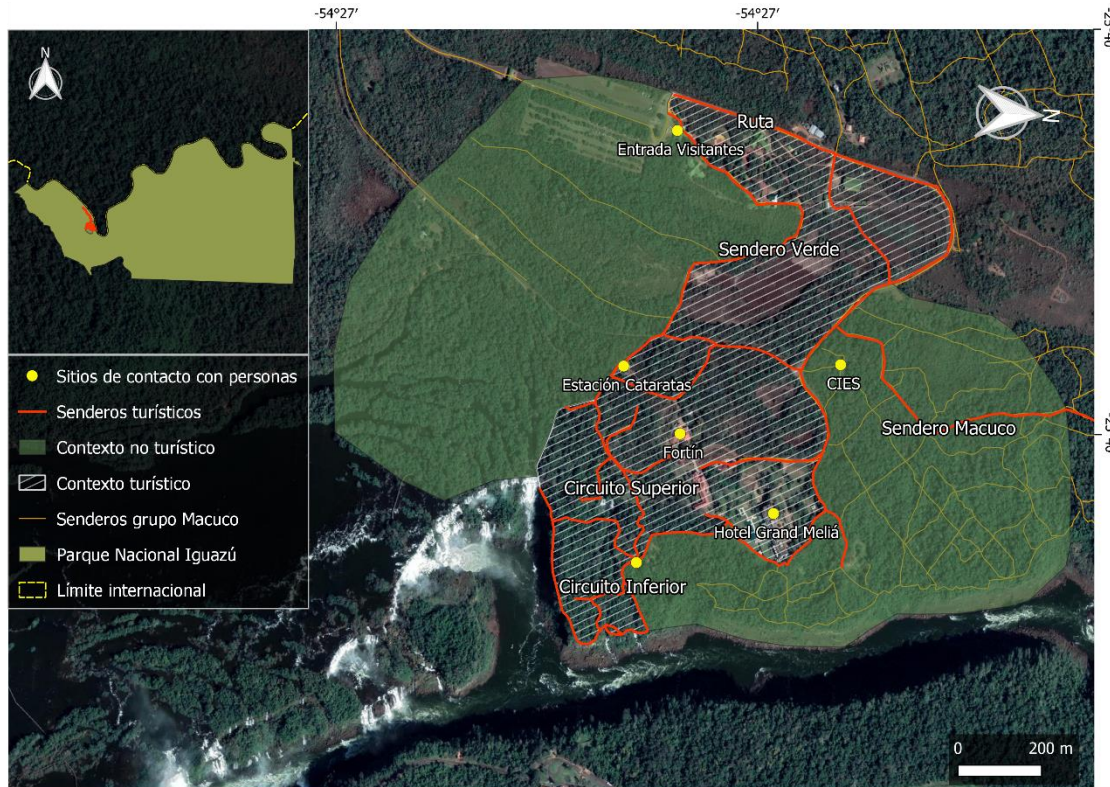


El grupo de monos bajo estudio es el grupo Macuco, cuya área de acción incluye gran parte del Área Cataratas, los parches de selva al sur-este de la estación biológica del CIES y los primeros 1.000 metros del Sendero Macuco (ver Fig. 2). Desde el año 2007 se observó que los individuos de este grupo pasaban cada vez más tiempo en la zona del Área Cataratas (Janson *et al.* 2012), incursionando en el hotel desde los balcones hacia las habitaciones, obteniendo comida humana desde allí, y desde los patios de comida de los paseos turísticos. Los principales sitios donde ocurre la interacción entre los monos y los visitantes son el Bar Dos Hermanas, Fortín, el Hotel Gran Meliá (ex Sheraton), la Estación Cataratas y a lo largo del recorrido del Sendero Verde desde Estación Central hasta Fortín. Los puntos de menos interacción, especialmente por la menor densidad de turistas, son el Sendero Macuco y las pasarelas de los circuitos a las cataratas. Por último, lugares como la estación biológica del CIES y algunos sectores de las vías del tren (en donde los turistas pueden acceder saliendo de los senderos establecidos) son sitios donde de manera eventual puede ocurrir interacción.

#### *Modelo de Estudio*

El mono capuchino negro, o mono caí (*Sapajus nigritus*), es un primate plathyrrhino endémico del Bosque Atlántico (Lynch Alfaro *et al.* 2012), que en nuestro país se encuentra únicamente en la provincia de Misiones y ha sido recientemente categorizado a nivel nacional como VU (vulnerable) (Tujague *et al.* 2019). De hábitos diurnos y arborícolas, es un primate mediano (Robinson & Janson 2008) que vive en grupos polígamos multi-macho y multi-hembra conformados por 7 a 44 individuos (Di Bitetti 1997; Janson *et al.* 2012). Los individuos del grupo se organizan en una jerarquía lineal de dominancia, en donde el macho dominante tiende a ocupar una posición central en el grupo, y tiene acceso prioritario a los recursos alimenticios y a las hembras (Janson 1984). Las hembras son filopátricas, estableciendo una matrilinea basada en fuertes lazos de parentesco y mantenida por alo-cicalamiento recíproco entre ellas (Di Bitetti 1997). La madurez sexual se alcanza a los aproximadamente 6 años en machos y 5 años en hembras (Janson *et al.* 2012). Los machos, una vez alcanzada la madurez sexual, migran hacia otros grupos (Janson *et al.* 2012). Viven en áreas de acción definidas, con un área central de uso exclusivo de cada grupo, y un área externa que solapa con las de otros grupos (Di Bitetti 2001). Los monos caí son omnívoros, y se alimentan principalmente de frutos carnosos y artrópodos, cuya productividad varía estacionalmente (Brown y Zunino, 1990). Esta variación en la distribución y disponibilidad del recurso determina en gran parte el patrón de uso del área de acción a lo largo del año (Di

Bitetti 2001). Son considerados una especie oportunista con gran habilidad manipulativa, lo que les confiere la capacidad de adaptación a distintos ambientes y recursos alimenticios (Fragazy *et al.* 1990).



**Fig. 2. Mapa del rango de acción estimado del Grupo Macuco y los contextos turísticos y no turísticos considerados en este trabajo.** El contexto turístico incluye los principales puntos de mayor incidencia de turismo (puntos amarillos): Hotel Grand Meliá, Estación Cataratas, patios de comida Café Dos Hermanas y Fortín, y los senderos por donde circulan los visitantes (líneas rojas). En el sector no turístico (área verde oscuro) se encuentran los senderos utilizados por investigadores y asistentes de campo para el seguimiento de los monos por los parches de selva (Proyecto Caí).

Se realizó este estudio en el grupo “Macuco”, conformado por 25 individuos (Anexo Tabla 2). La composición del grupo se mantuvo constante durante todo el período del estudio. La identificación de los individuos se realizó a nivel individual y a través de características físicas distintivas (Izawa 1980, Janson 1984) como pigmentaciones en la cara, tamaño y forma de copetes, coloración del pelo, heridas o cicatrices, etc. Todos los individuos se encuentran habituados al seguimiento por parte de investigadores y asistentes de campo (Janson *et al.* 2012), y el seguimiento del grupo se facilita con un sistema de sendas que parte desde el CIES hacia los parches de selva (Di Bitetti & Janson 2001).

### *Recolección de datos*

El estudio de los monos caí en el Parque Nacional Iguazú comenzó en el año 1991 y ha continuado de manera casi ininterrumpida hasta la actualidad en el marco del Proyecto Caí, creado e impulsado por el Dr. Charles Janson y que a lo largo de los años ha nucleado investigaciones nacionales y extranjeras sobre la especie. Bajo una modalidad de trabajo coordinado ha sido posible diseñar protocolos de trabajo y toma de datos unificados y/o compatibles entre varios proyectos de investigación, que hasta la fecha permiten contar con datos a largo plazo sobre varios grupos de monos caí del parque. La campaña de muestreo correspondiente a esta tesina se realizó en el marco de la tesis doctoral “*Funciones adaptativas del acicalamiento en contextos sociales en monos caí (Sapajus nigritus): un abordaje experimental*” de la Dra. Romina Pfoh, entre diciembre de 2015 y marzo de 2016, muestreando seis días consecutivos por semana, durante los tres meses de muestreo. La toma de datos se realizó junto a Romina Pfoh y dos asistentes de campo, luego de un entrenamiento de dos semanas en el reconocimiento de los individuos y la fiabilidad de la toma de datos para disminuir la variación entre observadores. Se siguió a los monos a lo largo de todo el día, desde el amanecer hasta el atardecer, estableciendo dos turnos de trabajo: el primer equipo de trabajo encontraba a los monos en el dormidero donde quedaban los monos la noche anterior, y realizaba el seguimiento de los mismos hasta el mediodía; el cambio de turno se realizaba en el campo, en el lugar donde se encontraban los monos, luego del cual el segundo equipo de trabajo seguía a los monos hasta dejarlos al atardecer en el dormidero de ese día. Los dormideros son sitios específicos dentro de su área de acción, caracterizados por árboles altos de selva madura (Di Bitetti *et al.* 2001), y los monos generalmente pasan la noche en el dormidero más cercano al recorrido realizado ese día. Siempre hubo dos asistentes trabajando en simultáneo en el campo. Los recorridos dependían de las rutas tomadas por los monos, sin ningún tipo de interferencia por parte de investigadores y asistentes de campo.

La toma de datos se realizó sobre hembras y machos adultos ( $n = 13$ ) y sub-adultos ( $n = 1$ ) del grupo Macuco (Tabla 1) utilizando la técnica de muestreo de Animal Focal (Altmann 1974) por períodos de 10 minutos de duración. La duración de los focales fue establecida en función de las características de la especie y del terreno. Para los registros comportamentales se utilizaron grabadores digitales (Sony), binoculares y libretas de campo en donde se registraba información de referencia para cada grabación (correspondiente a un focal): 1) identidad del individuo focal, 2) ubicación en la cual se realizaba la muestra (localización

del individuo focal, relacionado a contextos turísticos o no turísticos), 3) hora de inicio y fin del focal, y 4) la actividad del grupo (descanso / forrajeo-alimentación / actividades sociales / desplazamiento) . Durante los 10 minutos de muestra focal se registró mediante un muestro instantáneo cada 1 minuto el comportamiento del individuo focal y la identidad de los individuos en proximidad. A su vez con un registro continuo se anotaron todos los eventos de ocurrencia de ciertos comportamientos auto-dirigidos (auto-rascado y auto-acicalamiento) y cada vez que se involucraba en un comportamiento social (agresiones y alo-acicalamiento). Para cada uno de estos comportamientos se anotó: 1) el horario de ocurrencia, 2) la identidad y la distancia de los individuos en proximidad y 3) comentarios generales sobre el comportamiento. En el caso del alo-acicalamiento se registró el comportamiento como un estado, por lo cual tenía horario de inicio y de fin del comportamiento, para establecer la duración de cada interacción, registrando la identidad y el rol de los individuos involucrados (actor-receptor) para establecer la dirección de la interacción. Para los datos de proximidad se estableció categorías en función de la distancia de un individuo B al individuo focal A, considerando al focal como el centro: 1) P0: el individuo focal no tiene ningún individuo a menos de 2 mts. de proximidad; 2) P1: el individuo focal tiene uno o más individuos en un radio de 0,5 mts de distancia, y 3) P2: el individuo focal tiene uno o más individuos en proximidad en un radio entre 0,5 y 2 mts de distancia. Se realizó una toma de datos distribuida homogéneamente a lo largo del día y a lo largo de todo el estudio. Siguiendo el protocolo de la tesis de doctorado de RP, se consideró una hora como el tiempo mínimo transcurrido entre dos focales sucesivos a un mismo individuo, y media hora para los individuos que entraron en proximidad del último focal realizado (Janson 1984).

#### *Variables del estudio*

Se consideró como variables respuesta a la frecuencia (número de episodios por focal) y duración (cuando corresponda) de los comportamientos definidos a continuación. Ver Tabla 2 para un resumen de las variables consideradas para cada modelo independiente.

#### *- Comportamientos auto-dirigidos:*

- *Auto-rascado:* contacto con el extremo distal de los dedos (de manos y/o pies) sobre una parte de su cuerpo, realizando movimientos repetitivos sobre la misma zona (Pfoh 2018).

- *Auto-acicalamiento*: manipulación, búsqueda y limpieza del pelo del propio cuerpo del individuo focal utilizando las manos y/o boca (Pfoh 2018).

Todos los comportamientos auto-dirigidos se registraron como eventos dentro de los focales de 10 min, registrando cada vez que ocurrían el horario exacto en el que el individuo focal realizó el comportamiento, la localización (ver *Contexto* más adelante) y las proximidades de otros individuos (P0, P1, P2). Se consideró dos eventos diferentes cuando el individuo interrumpe el comportamiento por el lapso de 10 segundos (Castles *et al.* 1999).

**Tabla 1. Composición de los individuos del grupo Macuco para el año 2015-2016 incluidos en los análisis.** Se detalla la identidad, sexo, edad y jerarquía de los individuos adultos y sub-adultos del grupo Macuco. En Anexo Tabla 1 se encuentra la tabla completa con todos los individuos del grupo.

Grupo MACUCO (2015-2016)

<i>Individuos</i> N=14	<i>Identificación</i>	<i>Sexo</i>	<i>Edad</i>		<i>Jerarquía</i>
<b>Eduardo</b>	EDU	Macho	Adulto	(2006)	1
<b>Ingrid</b>	ING	Hembra	Adulta	(2005)	2
<b>Fenny</b>	FEN	Hembra	Adulta	(2009)	3
<b>Mora</b>	MOR	Hembra	Adulta	(2009)	4
<b>Cordelia</b>	CRD	Hembra	Adulta	(2008)	5
<b>Maw</b>	MAW	Hembra	Adulta	(2005)	6
<b>Astor</b>	AST	Macho	Sub-Adulto	(2009)	7
<b>Ofelia</b>	OFE	Hembra	Adulta	(2006)	8
<b>Sergio</b>	SRG	Macho	Adulto	(2005)	9
<b>Borat</b>	BOR	Macho	Adulto	(~2007/08)	10
<b>Esbalda</b>	ESB	Hembra	Adulta	(2009)	11
<b>Ernesto</b>	ERN	Macho	Adulto	(~2002)	12
<b>Horacio</b>	HOR	Macho	Adulto	(2007)	13
<b>Sol</b>	SOL	Hembra	Adulta	(2005)	14

- Comportamientos sociales:

- Alo-acicalamiento: interacción que consiste en la manipulación, búsqueda y limpieza del pelo de un individuo (receptor) por parte de otro individuo (actor), utilizando las manos y/o la boca. Para cada par de individuos A y B quedan definidas dos posibles díadas actor-receptor, mutuamente excluyentes, según la direccionalidad del comportamiento:  $A \rightarrow B$  y  $B \rightarrow A$ .

En el caso del alo-acicalamiento se registró cada episodio (“*bout*”), considerando tiempo de inicio y tiempo de finalización del comportamiento, lo que permitió calcular la duración del mismo. Así, esta variable fue considerada como un evento (*número de episodios de alo-acicalamiento por focal*) y como un estado (*duración del episodio de alo-acicalamiento*). Dentro de una misma díada, se consideró como episodios diferentes aquellos que se interrumpían por más de 10 segundos o cuando ocurría una reversión de roles.

Según el modelo se agregaron distintas variables explicativas (o factores fijos) definidas a continuación (ver Tabla 2).

- Contexto: variable definida con dos niveles, *contexto turístico* vs. *contexto no turístico (selva)*. El primer caso corresponde a todas aquellas áreas por las cuales los turistas están habilitados a circular más aquellas áreas en las que circula el personal de parques o la empresa concesionaria, y a los que eventualmente pueden acceder los turistas aún sin ser zona estrictamente habilitada a tal fin (por ejemplo, caminos donde pasa el personal de parques o la empresa concesionaria, pero que no son senderos turísticos *per se*; la planta de tratamiento de agua, el CIES, etc). El contexto *no turístico* incluye a todos los parches de selva por donde sólo pueden ser seguidos por investigadores y asistentes de campo, sea a través del sistema de sendas, o sin ellas (ver Fig. 2).

- Otras variables de interés: los monos caí son primates sociales, en los cuales tanto el sexo como la jerarquía afectan la ocurrencia de muchos comportamientos. Es por ello que en los análisis estadísticos se consideró como variables de control el sexo del actor (*HembraMacho*), y la jerarquía de dominancia del actor (ver *Jerarquía social*). En el caso de las interacciones (alo-acicalamiento) se combinó el sexo de los integrantes de la díada en una variable con cuatro niveles posibles: *MachoMacho*, *MachoHembra*, *HembraMacho*, *HembraHembra*, y al rango de jerarquía se lo consideró como rango relativo, es decir la combinación de la relación de dominancia en la díada: *DS* (actor dominante respecto al receptor, y receptor subordinado respecto al actor) y *SD* (actor subordinado respecto al

receptor-receptor dominante respecto al actor). En todos los datos sobre díadas se considera siempre el primer segmento como el dato referido al actor y el segundo segmento como el dato referido al receptor. No se consideró la edad como un factor debido a que se restringió la toma de datos a individuos adultos, y un único individuo sub-adulto. Se consideró la variable *Proximidad*, como la presencia o ausencia (*Si/No*) de individuos en cercanía (P0, P1 y/o P2) al individuo focal. Para controlar la variación entre individuos o díadas, según corresponda en cada análisis, fue incluida como variable aleatoria la identidad de los individuos focales o de las díadas.

- *Jerarquía social*: los datos de jerarquía social fueron analizados por RP con el paquete Elo-rating (Neumann & Lars 2014). La posición de los individuos en la jerarquía se establece en base a la dirección de interacciones diádicas agresivas, de suplantación y las respuestas del individuo receptor de las agresiones (Pfoh *et al.* 2021). Se utilizó únicamente a los individuos adultos y sub-adultos (N=14), organizando la jerarquía de manera descendente con valores del 1 al 14, donde el 1 corresponde al individuo de mayor rango (dominante) y el 14 corresponde al individuo de menor rango (subordinado). En base a esta jerarquía, siguiendo el criterio utilizado por Agostini *et al.* (2017), se agrupó a los individuos en tres categorías de rangos de dominancia: *Alto* (rango 1-4), *Medio* (rango 5-10) y *Bajo* (rango 11-14). Para los análisis de las interacciones sociales en los que existe una direccionalidad de la interacción, se estableció la jerarquía relativa a partir de la dirección entre actor y receptor; así para cada díada quedó definido como rango *dominante-subordinado / subordinado-dominante*.

#### *Análisis de redes de proximidad*

El Análisis de Redes Sociales (ARS), derivado de la Teoría de Grafos (Gilbert 1959), es una metodología cada vez más utilizada en las ciencias del comportamiento debido a su utilidad para describir y comparar patrones de asociación entre entidades que interactúan, cualquiera sea su naturaleza. Se trata de un conjunto de unidades, los nodos, y las conexiones que existen entre ellos (Brent *et al.* 2011). En este caso, los nodos representan a los individuos adultos y sub-adultos del grupo Macuco, y las conexiones entre los nodos representan la asociación basada en medidas de proximidad espacial que se da entre pares de individuos. En el ARS, las asociaciones entre nodos pueden representar simplemente la existencia (o no) de la asociación, o pueden además reflejar la intensidad de la asociación (por ej. frecuencia),

que gráficamente se representa mediante el espesor de las conexiones (líneas) entre nodos. Además, es posible incluir características de los nodos mediante una lista de atributos que permiten ampliar la información gráfica de una red (por ej. es posible reflejar atributos como edad, sexo o jerarquía mediante el tamaño, forma y color de los nodos).

**Tabla 2. Resumen de las variables utilizadas para los modelos correspondientes al objetivo 1 y 2.** Para cada variable respuesta se detallan la variable explicativa (contexto) y otras variables de control que fueron incorporadas como factores fijos (sexo, rango jerárquico y presencia de individuos en proximidad), y la variable incluida como factor aleatorio. Para cada variable predictora se observan sus respectivos niveles de factor utilizados para cada uno de los cuatro modelos corridos.

	<b>Variable respuesta</b>	<b>Variable explicativa (en negrita) y variables control</b>	<b>Niveles del factor fijo</b>	<b>Factor aleatorio</b>
<b>Objetivo e Hipótesis 1</b>	<i>Frecuencia de auto – rascado y Frecuencia de auto - acicalamiento</i> --- (número de episodios por focal)	<b>CONTEXTO</b>	<b>Turístico</b> <b>No turístico</b>	Identidad del individuo focal (actor)
		SEXO ACTOR	Hembra (H) Macho (M)	
		RANGO ACTOR	Alto Medio	
			Bajo	
		PROXIMIDAD	Si No	
<b>Objetivo 2</b>	<i>Frecuencia de alo – acicalamiento</i> --- (número de episodios por focal)	<b>CONTEXTO</b>	<b>Turístico</b> <b>No turístico</b>	Identidad del individuo focal (como actor y/o receptor)
		SEXO INDIV. FOCAL	Hembra (H) Macho (M)	
		RANGO INDIV. FOCAL	Alto Medio	
	Bajo			
	<i>Duración de alo – acicalamiento</i> --- (duración de cada episodio en minutos)	<b>CONTEXTO</b>	<b>Turístico</b> <b>No turístico</b>	Identidad díada (actor-receptor)
		SEXO DÍADA	Hembra-Hembra (HH) Hembra-Macho (HM) Macho-Hembra (MH)	
Macho-Macho (MM)				
Dominante-subordinado (DS)				
RANGO RELATIVO DÍADA	Subordinado-dominante (SD)			



### *Análisis estadísticos*

Se analizó los datos con el software estadístico R (versión 4.1.2; R Core Team, 2021). Se realizaron exploraciones iniciales de los datos y luego se corrieron modelos lineales generalizados mixtos (GLMMs) dependiendo de la naturaleza de la distribución de las variables respuestas (Zuur *et al.* 2009). La distribución de las variables se analizó previamente chequeando los supuestos de normalidad, homogeneidad de las varianzas y sobre-dispersión. Para todos los modelos se utilizó una distribución binomial negativa, menos para el modelo de la variable respuesta duración de alo-acicalamiento que se utilizó la distribución lognormal, luego de transformar la variable respuesta con la función logarítmica. Se utilizó el paquete lme4 (Bates *et al.* 2014) y glmmTMB (Magnusson *et al.* 2017). La significancia estadística se evaluó con el paquete car (Fox *et al.* 2012) considerando un nivel de significancia de  $\alpha=0,05$ . Los comportamientos observados se modelaron como variables respuesta en modelos independientes: comportamientos auto-dirigidos (frecuencia de auto-rascado y auto-acicalamiento), comportamientos afiliativos (frecuencia de alo-acicalamiento por focal y duración de los episodios de alo-acicalamiento). La Tabla 2 resume las variables que fueron incluidas en cada modelo como variables fijas (explicativa y control) y aleatorias. Los modelos globales fueron simplificados mediante una eliminación de tipo stepwise, eliminando los términos que no fueran significativos ( $p > 0,05$ ), hasta obtener el modelo mínimo adecuado (ver Anexo Tabla 2, 3, 4 y 5). Se realizó un test de Tukey para comparar las medias de los niveles de factor para las variables categóricas.

Para graficar los comportamientos auto-dirigidos y sociales se realizaron gráficos de barras, y boxplot con el paquete ggplot2 (Wickham *et al.* 2016). En estos últimos, las barras horizontales gruesas indican la mediana, las cajas indican los cuartiles 1 y 3, las líneas verticales se extienden hasta las observaciones más lejanas dentro del rango inter-cuartil de 1,5 de los cuartiles 1 y 3, y los puntos indican valores atípicos más allá de las líneas verticales.

Se realizaron los análisis considerando únicamente los focales completos (10 min) y considerando en los comportamientos sociales únicamente las díadas de interacción entre los individuos adultos y sub-adultos del grupo. Para poner a prueba la primera hipótesis se elaboraron dos modelos considerando la frecuencia de auto-rascado y de auto-acicalamiento como variable respuesta respectivamente (Objetivo 1). Las frecuencias de cada comportamiento se calcularon como el número de episodios de un determinado

comportamiento por muestra focal. Para evaluar si existían diferencias entre contextos en relación al alo-acicalamiento (Objetivo 2) se realizaron dos modelos respectivamente, utilizando la frecuencia de alo-acicalamiento (calculado como el número de episodios de alo-acicalamiento por focal) y la duración de alo-acicalamiento como variables respuesta respectivamente. Esta última se calculó como la duración en minutos de cada episodio de alo-acicalamiento realizado en uno u otro contexto.

Para poner a prueba la hipótesis de “buffer social” (hipótesis 2) se realizaron cuatro correlaciones de Pearson: entre las tasas de auto-rascado con las tasas de alo-acicalamiento (1) y el tiempo de alo-acicalamiento recibido (2) en contexto turístico, y entre las tasas de auto-acicalamiento realizado por los individuos en contexto turístico con las tasas de alo-acicalamiento (3) y el tiempo de alo-acicalamiento recibido (4) en ese mismo contexto. También se realizó una correlación de la tasa total de comportamientos auto-dirigidos (suma de las tasas de auto-rascado y auto-acicalamiento de todos los individuos) con las tasas de alo-acicalamiento recibido y tiempo de alo-acicalamiento recibido respectivamente, para evaluar si están correlacionadas estas variables en ambos contextos (turístico y no turístico). Las tasas se calcularon como el número total de episodios de cada comportamiento realizado por un individuo en el contexto turístico dividido el tiempo de observación total de ese individuo en ese contexto. Para las tasas de alo-acicalamiento se siguió el mismo criterio, pero considerando únicamente los episodios en los cuales el individuo fue el receptor de alo-acicalamiento. El tiempo de alo-acicalamiento se calculó como la suma de la duración de los episodios de alo-acicalamiento recibido por un individuo en contexto turístico dividido el tiempo de observación de ese individuo en el contexto turístico. Coeficientes de correlación ( $r$ ) con valores cercanos a 0 ( $r = 0$ ) significan que no hay relación entre las variables analizadas, valores mayores a 0,70 ( $r > 0,70$ ) significan que hay una relación significativa positiva entre ambas variables, y valores menores a -0,70 ( $r < -0,70$ ) significan que hay una relación significativa negativa entre ambas variables.

Para evaluar si los patrones de asociación de los individuos se vieron afectados por el contexto (objetivo 3) se elaboró una red de proximidad espacial para cada contexto (turístico y no turístico). A partir de los datos de proximidad (P1 y P2) obtenidos en los puntos instantáneos de las muestras focales, se confeccionaron matrices cuadradas estableciendo las frecuencias de proximidad diádica en ambos contextos. Al tratarse de una asociación no direccional, las matrices generadas fueron simétricas, es decir que la frecuencia de asociación para un par de nodos (individuos) era la misma si se lo consideraba en el rol de

actor o receptor. Con estas matrices se generó redes de proximidad no direccionadas a partir de las cuales se calcularon métricas de centralidad de los nodos (individuos) utilizando el paquete igraph (Csardi & Nepesz 2006). Las conexiones entre nodos fueron establecidas a partir de la frecuencia de proximidad entre ellos, generando una medida de intensidad de la asociación.

Las medidas de centralidad utilizadas para comparar los parámetros de las redes en ambos contextos fueron el *grado* (que indica el número de conexiones de un nodo (individuo) dentro de la red), la *fuerza* (que indica la intensidad de la asociación, en este caso se usó la frecuencia de proximidad), la *cercanía* (indica el número de conexiones directas e indirectas de un nodo), la *intermediación* (número de caminos más cortos que pasan por un determinado individuo, es decir, en qué medida un individuo contribuye a conectar subgrupos dentro de una red) y el *eigenvector* (valor compuesto que da cuenta del grado y la intensidad de las conexiones que un individuo tiene tanto directa como indirectamente con otros individuos en la red). Para evaluar si los patrones de asociación fueron diferentes en contextos con y sin turistas, se evaluaron si estas medidas de centralidad fueron estadísticamente diferentes en ambos contextos.

Debido a que los datos relacionales colectados a partir de múltiples miembros de un mismo grupo social no cumplen los supuestos de independencia requeridos por las técnicas de inferencia tradicionales, el uso de permutaciones es un buen abordaje para analizar este tipo de datos. Para ello, se comparó el resultado estadístico de los valores observados con una distribución de modelos nulos basados en datos aleatorizados (10.000 permutaciones). Siguiendo a Tiddi *et al.* (2019), se utilizó la función “rewire each\_edge” del paquete igraph que reordena las conexiones entre nodos en cada aleatorización. A partir de estas aleatorizaciones se pueden calcular directamente los valores p y comparar los p observados con la distribución de la estadística de la prueba derivada de los datos aleatorios para determinar si los parámetros calculados a partir de las redes observadas son estadísticamente diferentes de los esperados por azar (Farine & Whitehead 2015).

## **RESULTADOS**

En total se registraron 533 focales que corresponden a 88 horas y 50 minutos de observación. Los focales se realizaron en individuos adultos (n=13) y sub-adultos (n=1), tanto machos y hembras, del grupo Macuco. Del total de focales, el 56% se realizó en contexto turístico

(n=297, 49 horas y 30 minutos de observación) y el 44% restante en contexto no turístico (n=236, 39 horas y 20 minutos de observación).

- Comportamientos auto-dirigidos

- *Auto-rascado*

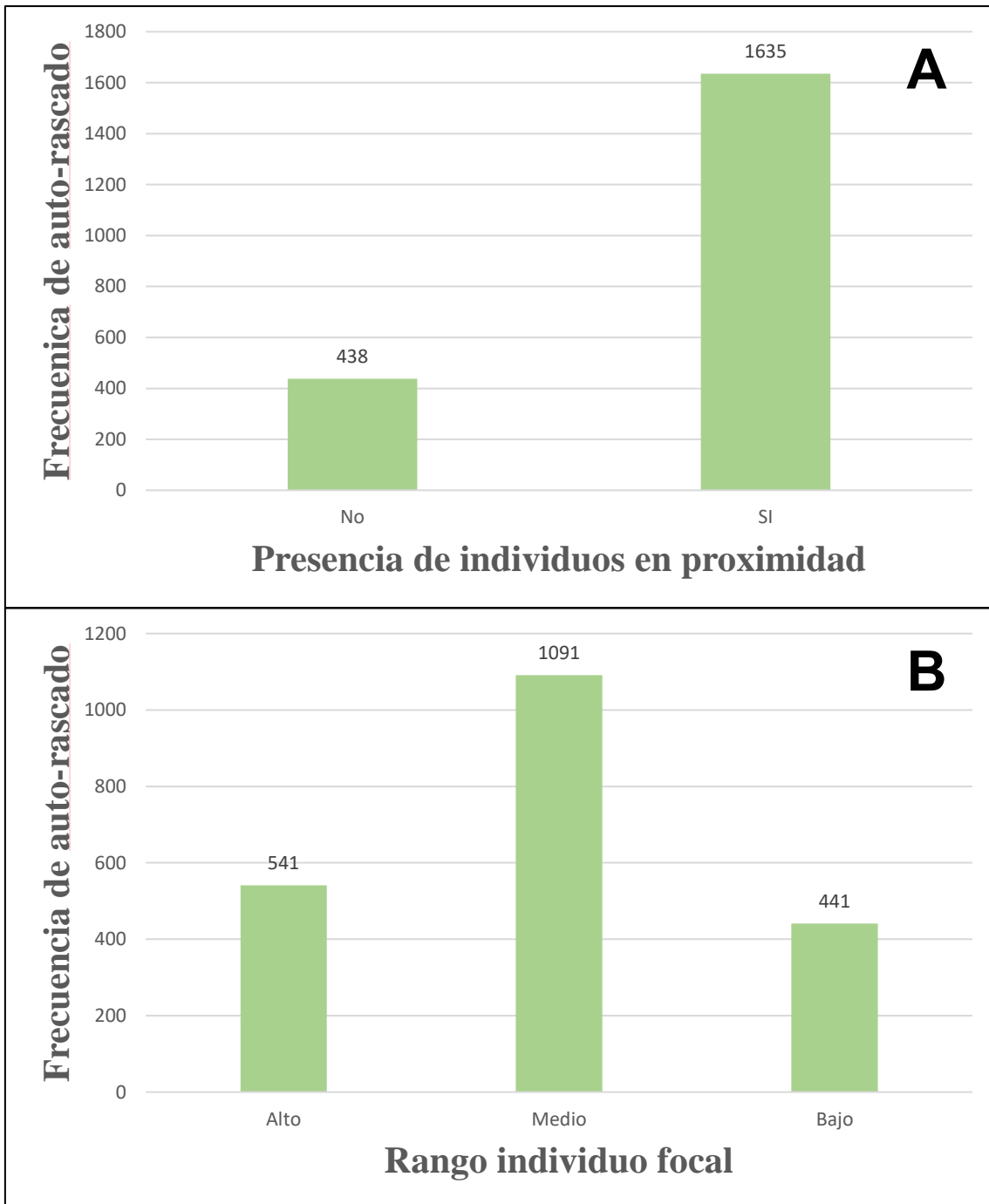
Del total de focales, 480 incluían eventos de auto-rascado (Fig. 3 A), sumando un total de 2073 episodios (*contexto turístico*: media  $4,05 \pm 3,19$  episodios por focal; *contexto no turístico*: media  $3,8 \pm 2,87$  episodios por focal). El contexto turístico no explicó la variación en la frecuencia de auto-rascado de los individuos (Tabla 3). Las variables que explicaron el auto-rascado de los individuos fueron el rango y la presencia de individuos en proximidad (Fig. 4 A y B), siendo mayor el número de episodios de auto-rascado en individuos de rango medio y cuando había conespecíficos en proximidad; el rango bajo (individuos más subordinados) es marginalmente significativo en relación a los de rango alto (Tabla 4).

**Tabla 3. Resultados del MLGM ajustado para poner a prueba el efecto del contexto turístico sobre la frecuencia de auto-rascado (N=2073).** Se reportan los estimadores y desvíos estándar con intervalos de confianza del 95%. Las variables significativas se indican en negrita.

<u>Variable predictora</u>	Estimador $\pm$ Desvío estándar	Intervalo de confianza
<b>Intercepto</b>	<b>0,81 <math>\pm</math> 0,10</b>	<b>0,61 – 1,01</b>
<b>CONTEXTO</b>		
Turístico	0,03 $\pm$ 0,07	-0,10 – 0,16
<b>SEXO</b>		
Macho	-0,06 $\pm$ 0,08	-0,22 – 0,10
<b>RANGO</b>		
<b>Bajo</b>	<b>0,24 <math>\pm</math> 0,11</b>	<b>0,02 – 0,46</b>
<b>Medio</b>	<b>0,28 <math>\pm</math> 0,09</b>	<b>0,09 – 0,46</b>
<b>PROXIMIDAD</b>		
<b>Sí</b>	<b>0,50 <math>\pm</math> 0,07</b>	<b>0,35 – 0,64</b>



**Fig. 3.** Frecuencia absoluta de los comportamientos de auto-rascado (A), auto-acicalamiento (B) y alo-acicalamiento en función del contexto en individuos adultos y sub-adultos de un grupo de monos caí del Parque Nacional Iguazú. S=contexto no turístico; T=contexto turístico.



**Fig. 4. Frecuencia absoluta de auto-rascado en función de la presencia de individuos en proximidad (A) y del rango jerárquico del individuo focal (B) en individuos adultos y sub-adultos de un grupo de monos caí del Parque Nacional Iguazú.** Individuos de rango medio realizan significativamente más auto-rascado que individuos de rango alto (A). La presencia de conespecíficos en proximidad aumenta significativamente la frecuencia de auto-rascado (B). Sí= individuos en proximidad; No= sin individuos en proximidad.

**Tabla 4. Comparación de medias por contraste de Tukey para la frecuencia de auto-rascado.** Se reporta la variable explicativa con los respectivos niveles de factor, el estimador y desvío estándar y p-valor. Las diferencias entre niveles que dieron significativamente diferentes se muestran en negrita; la diferencia entre los niveles de rango bajo y alto dio marginalmente significativo en los modelos, y está marcada con un \*.

<b>Variable predictora y los niveles de la variable</b>	<b>Estimador ± Desvío estándar</b>	<b>P valor</b>
<b>CONTEXTO</b>		
Turístico – No turístico	0,03 ± 0,07	0,622
<b>SEXO</b>		
Hembra – Macho	-0,06 ± 0,08	0,465
<b>RANGO</b>		
Bajo-Alto	0,24 ± 0,11	0,074*
<b>Medio-Alto</b>	<b>0,28 ± 0,09</b>	<b>0,007</b>
Medio-Bajo	0,03 ± 0,10	0,937
<b>PROXIMIDAD</b>		
<b>Sí-No</b>	<b>0,50 ± 0,07</b>	<b>&lt;0,001</b>

*- Auto-acicalamiento*

En 81 de los 533 focales se registraron un total de 149 episodios de auto-acicalamiento (Fig. 3 B) (*contexto turístico*: media  $0,29 \pm 0,80$  episodios por focal; *contexto no turístico*: media  $0,26 \pm 0,82$  episodios por focal). El contexto turístico no explicó la variación en la frecuencia de auto-rascado de los individuos (Tabla 5). La única variable que explicó el auto-acicalamiento de los individuos fue la presencia de individuos en proximidad (Fig. 5), siendo mayor el número de episodios de auto-acicalamiento cuando había conespecíficos cerca del individuo focal (Tabla 6).

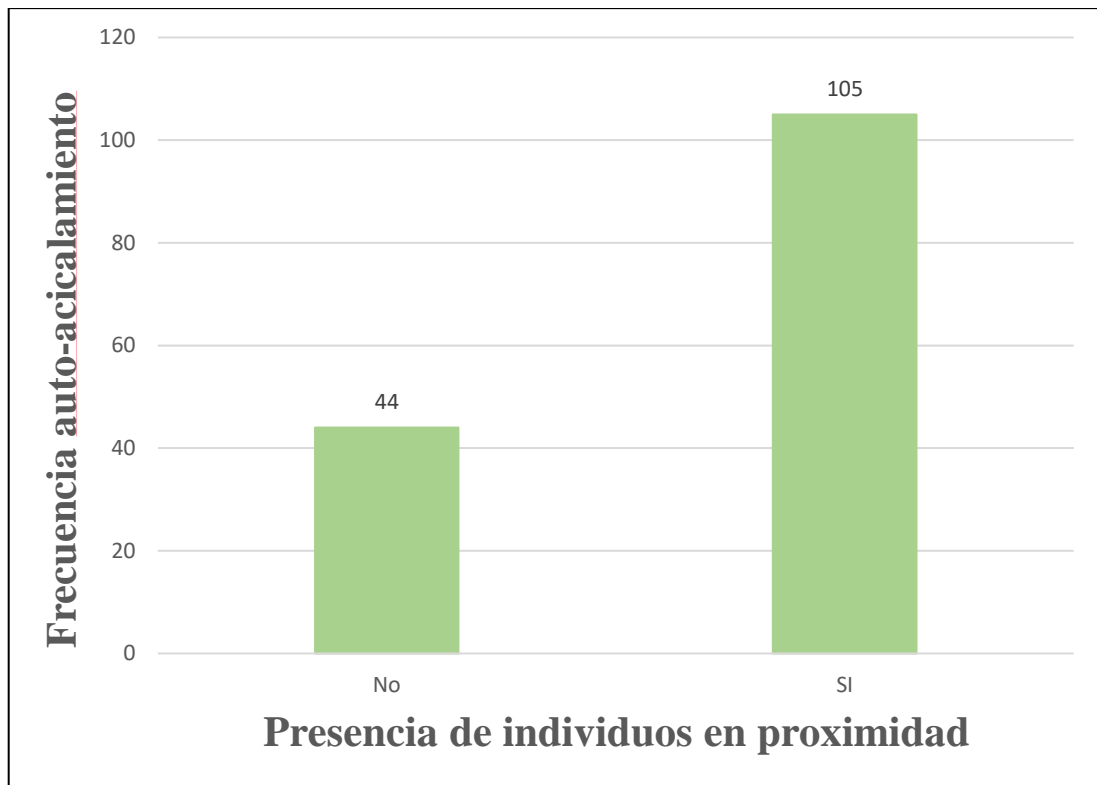
**Tabla 5. Resultados del MLGM ajustado para poner a prueba el efecto del contexto turístico sobre la frecuencia de auto-acicalamiento (N=149).** Se reportan los estimadores y desvíos estándar con intervalos de confianza del 95%. Las variables significativas se indican en negrita.

<u>Variable predictora</u>	Estimador ± Desvío estándar	Intervalo de confianza
<b>Intercepto</b>	<b>-2,45 ± 0,23</b>	<b>-2,91 - -1,99</b>
<b>CONTEXTO</b>		
Turístico	-0,01 ± 0,18	-0,37 – 0,35
<b>SEXO</b>		
Macho	-0,05 ± 0,19	-0,43 – 0,34
<b>RANGO</b>		
Bajo	0,26 ± 0,27	-0,26 – 0,78
Medio	0,04 ± 0,22	-0,39 – 0,47
<b>PROXIMIDAD</b>		
<b>Sí</b>	<b>3,12 ± 0,19</b>	<b>2,75 – 3,49</b>

**Tabla 6. Comparación de medias por contraste de Tukey para la frecuencia de auto-acicalamiento.** Se reporta la variable explicativa con los respectivos niveles de factor, el estimador y desvío estándar y el p-valor. Las diferencias entre niveles que dieron significativamente diferentes se muestran en negrita.

Variable predictora y los niveles de la variable	Estimador ± Desvío estándar	P - valor
<b>CONTEXTO</b>		
Turístico – No turístico	-0,01 ± 0,18	0,956
<b>SEXO</b>		
Macho – Hembra	-0,05 ± 0,19	0,661
<b>RANGO</b>		
Bajo-Alto	0,26 ± 0,27	0,592
Medio-Alto	0,04 ± 0,22	0,981
Medio-Bajo	-0,22 ± 0,23	0,606
<b>PROXIMIDAD</b>		
<b>SI-NO</b>	<b>3,12 ± 0,19</b>	<b>0,001</b>





**Fig. 5. Frecuencia de auto-acicalamiento en función de la presencia de individuos en proximidad en individuos adultos y sub-adultos de un grupo de monos caí del Parque Nacional Iguazú.** La presencia de conespecíficos en proximidad aumenta significativamente la frecuencia de auto-acicalamiento. Sí = individuos en proximidad; No = sin individuos en proximidad.

- Comportamiento social

- Alo-acicalamiento

Se registraron 179 episodios de alo-acicalamiento (Fig. 3 C) en los focales (*contexto turístico*: media  $0,34 \pm 0,84$  episodios por focal; *contexto no turístico*: media  $0,33 \pm 0,98$  episodios por focal). Ninguna de las variables consideradas en los modelos explicó la frecuencia de alo-acicalamiento (Tabla 7).

De los 179 registros de alo-acicalamiento se comparó el tiempo de duración (Fig. 6) correspondiente a cada episodio en los distintos contextos (*contexto turístico*: media  $1,16 \pm 1,42$  minutos; *contexto no turístico*: media  $1,29 \pm 1,24$  minutos), entre las díadas (n=66). Ninguna variable explicó la duración del alo-acicalamiento (Tabla 8).

No se encontró correlación entre ninguna de las variables analizadas (Tabla 9), es decir que las tasas de los dos comportamientos auto-dirigidos analizados (auto-rascado y auto-acicalamiento) no están relacionadas ni a las tasas de alo-acicalamiento recibido ni al tiempo

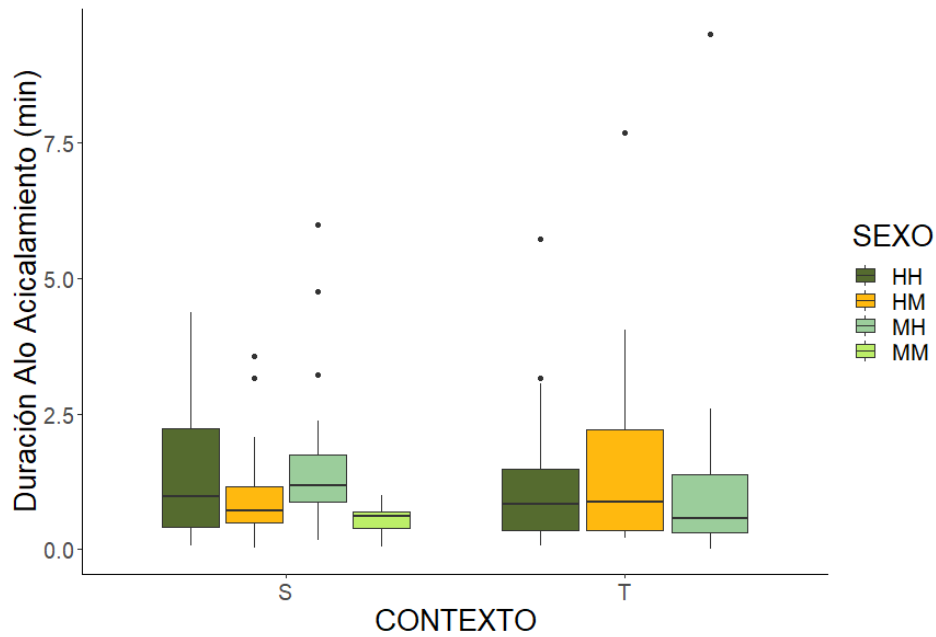
de alo-acicalamiento recibido. Al analizar la tasa total de comportamientos auto-dirigidos en ambos contextos (turístico y no turístico) tampoco se observa una correlación significativa entre tasas y tiempo de alo-acicalamiento recibido respectivamente.

**Tabla 7. Resultados del MLGM ajustado para poner a prueba el efecto del contexto turístico sobre la frecuencia de alo-acicalamiento (N=179).** Se reportan los estimadores y desvíos estándar con intervalos de confianza del 95%.

<u>Variable predictora</u>	Estimador ± Desvío estándar	Intervalo de confianza
INTERCEPTO	-0,63 ± 0,40	-1,40 – 0,15
CONTEXTO		
Turístico	-0,06 ± 0,26	-0,56 – 0,44
SEXO		
Macho	-0,42 ± 0,42	-1,25 – 0,41
RANGO		
Bajo	-0,56 ± 0,55	-1,64 – 0,51
Medio	-0,76 ± 0,47	-1,68 – 0,16

**Tabla 8. Resultados del MLGM ajustado para poner a prueba el efecto del contexto turístico sobre la duración de los episodios de alo-acicalamiento (N=179).** Se reportan los estimadores y desvíos estándar con intervalos de confianza del 95%.

<u>Variable predictora</u>	Estimador ± Desvío estándar	Intervalo de confianza
INTERCEPTO	-0,06 ± 0,21	-0,47 – 0,35
CONTEXTO		
Turístico	-0,20 ± 0,17	-0,54 – 0,14
SEXO DÍADA		
Hembra-Macho	-0,08 ± 0,29	-0,65 – 0,50
Macho-Hembra	-0,02 ± 0,23	-0,48 – 0,43
Macho-Macho	-0,56 ± 0,40	-1,34 – 0,23
RANGO RELATIVO		
Subordinado-Dominante	-0,09 ± 0,20	-0,49 – 0,30



**Fig. 6.** Duración de los episodios de alo-acicalamiento en función del contexto (S= contexto no turístico; T= contexto turístico) y del sexo de las díadas de los individuos adultos y sub-adultos de un grupo de monos caí en el Parque Nacional Iguazú. HH= hembra-hembra; HM= hembra-macho; MH= macho-hembra; MM= macho-macho. No hubo diferencias significativas para las variables graficadas.

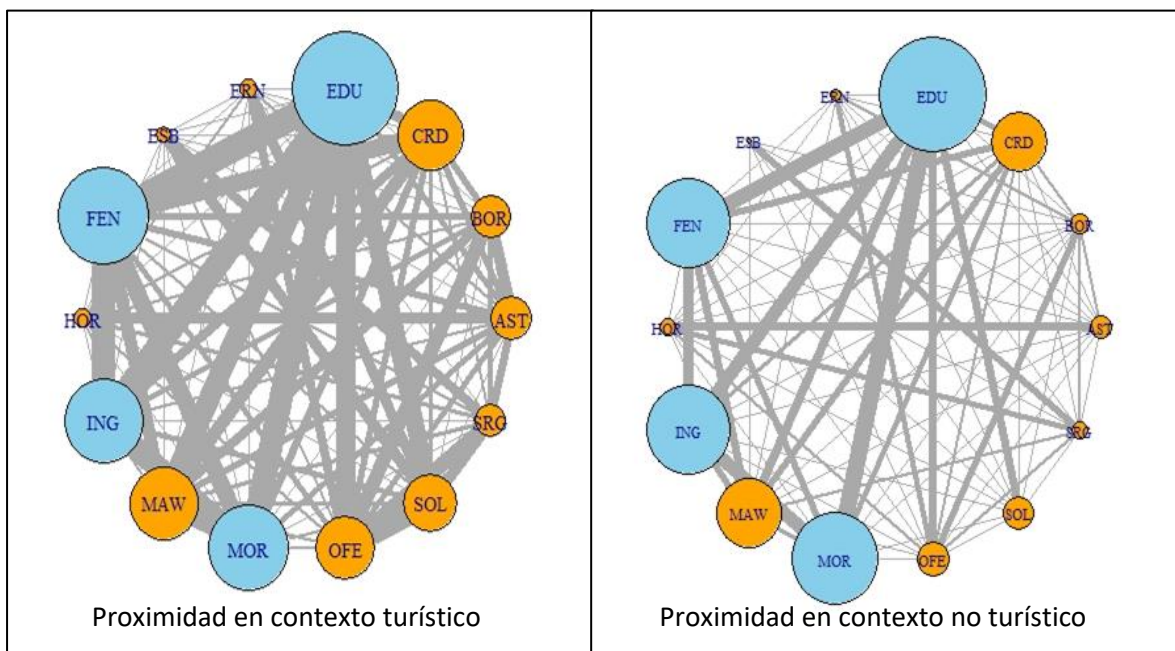
**Tabla 9.** Coeficientes de correlación de Pearson entre las variables de comportamientos auto-dirigidos y el alo-acicalamiento.

	Contexto turístico		Contexto turístico y no turístico	
	<i>Tasa de alo-acicalamiento recibido</i>	<i>Tiempo de alo-acicalamiento recibido</i>	<i>Tasa de alo-acicalamiento recibido</i>	<i>Tiempo de alo-acicalamiento recibido</i>
<i>Tasas de auto-rascado</i>	r = 0,23	r = -0,021	-	-
<i>Tasas de auto-acicalamiento</i>	r = 0,08	r = 0,13	-	-
<i>Tasa de comportamientos auto-dirigidos</i>	-	-	r = 0,56	r = 0,33

- *Análisis de Redes Sociales*

Medidas de centralidad en contexto turístico y no turístico:

Al comparar las medidas de centralidad a nivel de nodos, no hubo diferencias significativas entre los contextos. Si bien las medidas observadas de grado y cercanía sí fueron diferentes entre los contextos, al comparar los valores observados con las distribuciones generadas al azar, no fueron estadísticamente diferentes (Tabla 10). A nivel gráfico, las redes de proximidad obtenidas en contexto turístico y no turístico mostraron diferencias en la fuerza de las asociaciones, resultando en redes más conectadas en contexto de turismo, y con los individuos de rango alto mostrando las mayores intensidades de conexión (Fig. 7)



**Fig. 7. Redes de proximidad espacial en contexto turístico y no turístico.** Las conexiones de entre los nodos representa la proximidad entre pares de individuos, el espesor de las conexiones representa la frecuencia de asociación, el tamaño de los nodos indica el índice de eigenvector de centralidad y el color de los nodos distingue a los individuos de rango alto (color celeste) y rango medio y bajo (color naranja).

**Tabla 10. Resultados de las permutaciones de pruebas t apareadas entre los índices de centralidad individual de las redes de proximidad en contexto turístico y no turístico.** La probabilidad después de la aleatorización se expresó contando el número de estadísticas t aleatorias que tenían un valor mayor (si el valor t era positivo) o menor (si el valor t era negativo) que la estadística observada, y dividiendo este valor por el número de aleatorizaciones:  $\Sigma (t \text{ observado} < t \text{ aleatorio}) / \text{número de aleatorizaciones}$ . La letra negrita indica los índices de centralidad con diferencias significativas.

<i>Medidas de centralidad</i>	
<b>Grado</b>	t-test observado: t=-3.0241, gl =16.18, p=0.007984 P-permutado= 0.9767
<b>Fuerza</b>	t-test observado: t=-1.5894, gl =25.699, p=0.1242 P-permutado= 0.9405
<b>Cercanía</b>	t-test observado: t=-2.2138, gl =24.228, p=0.0365 P-permutado= 0.7333
<b>Intermediación</b>	t-test observado: t=-0.038983, gl =25.87, p=0.9692 P-permutado= 0.9075
<b>Eigenvector</b>	t-test observado: t=-0.82113, gl =25.451, p=0.4192 P-permutado= 0.3468

## DISCUSIÓN

En este trabajo se propuso evaluar si el turismo del Parque Nacional Iguazú afecta al grupo de monos caí que tiene su área de acción solapada con las zonas de uso intensivo por los turistas. Se analizó específicamente si se detectaban efectos en los comportamientos indicadores del estado de ansiedad y en las interacciones sociales del grupo. En los análisis que se plantearon, no se encontró un efecto del contexto turístico para ninguno de los comportamientos analizados, lo que podría sugerir que los individuos adultos y sub-adultos de este grupo de caí no experimentan ansiedad ante la presencia del turismo. Una posible explicación podría ser que se encuentren habituados a ellos (Higham & Shelton 2011), por estar percibiendo al turismo como un recurso, como proveedor de alimento humano (Sengupta & Radhakrishna 2018).

Diversos estudios han documentado que el turismo constituye una fuente de estrés para los animales silvestres, evaluado a través del nivel de glucocorticoides (Higham & Shelton 2011; Muhelenbein *et al.* 2012; Shutt *et al.* 2014) y del efecto del aprovisionamiento con comida humana en los primates (Altman & Muruthi 1988; Sabbatini *et al.* 2006), algo que estaba fuera del alcance del enfoque utilizado en este estudio. El efecto del turismo se estudió en distintas especies de primates, y desde distintas perspectivas. Por ejemplo, en el tití pigmeo (*Cebuella pygmaea*) estudiaron el efecto del turismo a partir de “playbacks” de voces humanas y encontraron que, a mayor volumen, los monos desaparecían de la vista de los observadores (se ocultaban en los árboles); estos titíes disminuían comportamientos como el descanso y el forrajeo, aumentando aquellos relacionados a la vigilancia; sin embargo, no encontraron diferencias en los comportamientos auto-dirigidos analizados (Sheehan & Papworth 2019). En macacos (*Macaca mulatta*) se encontró que aumentaban los comportamientos relacionados a la ansiedad (auto-rascado) en machos expuestos al turismo, incluso ante interacciones consideradas neutras, como un turista fotografiando los macacos (Maréchal *et al.* 2011). También encontraron un efecto de las interacciones agresivas entre macacos y turistas en los niveles de estrés fisiológico (glucocorticoides), lo que sugiere que distintos aspectos del turismo desencadenan respuestas comportamentales y/o fisiológicas distintas en los macacos (Maréchal *et al.* 2011). Esto último es importante destacar, ya que en este trabajo se evaluó únicamente el efecto del contexto turístico en los comportamientos que indican ansiedad en los individuos. Este enfoque, basado sólo en una respuesta comportamental, podría limitar la detección del efecto que tiene el turismo en este grupo de monos caí del parque.

Los comportamientos auto-dirigidos están asociados a la ansiedad o incertidumbre que experimenta un individuo en determinadas situaciones (Maestriperi *et al.* 1992). En este grupo de monos caí no se encontró que las frecuencias de auto-rascado y de auto-acicalamiento se modifiquen en respuesta al contexto asociado al turismo, sino que se relacionaron con factores sociales intrínsecos del grupo, como el rango del individuo focal y la presencia de individuos en proximidad. Específicamente, los individuos de rango medio realizaron más comportamientos de auto-rascado que los individuos de rango alto y bajo, aunque también hubo un efecto marginal (no significativo) en los individuos de rango bajo. Estos resultados coinciden con el estudio de Pavani *et al.* (1991) con macacos (*Macaca fascicularis*), en el que encontraron que individuos de rango medio y bajo se auto-rascaban más que los de rangos más altos (Pavani *et al.* 1991). Ellos argumentaron que los individuos

de rango medio podrían experimentar incertidumbre social por estar en una posición intermedia entre los rangos altos y los bajos. Esto quiere decir que su posición relativa en la jerarquía no está tan definida como para un individuo de rango bajo, que siempre será subordinado a los individuos de rango medio y alto (Pavani *et al.* 1991).

En este trabajo se encontró que la presencia de individuos en proximidad aumenta los comportamientos auto-dirigidos, tanto el auto-rascado como el auto-acicalamiento. En un estudio previo realizado con monos caí en el Parque Nacional Iguazú encontraron que los individuos se auto-rascaban más cuando estaban aislados que cuando había otros individuos en proximidad (Polizzi di Sorrentino *et al.* 2012). Observaron además que algunas características individuales, como el rango en la jerarquía de dominancia, sólo era importante en relación a los individuos que había en proximidad; por ejemplo, si el individuo en proximidad es de mayor rango entonces el individuo focal se auto-rascaba más (Polizzi di Sorrentino *et al.* 2012). En otras palabras, el rango relativo de los individuos en proximidad era determinante en la frecuencia de rascado del individuo subordinado. Lo mismo ocurre con babuinos (*Papio anubis*), donde el rango del individuo en proximidad influye en los comportamientos auto-dirigidos, pero el número de individuos en proximidad en sí mismo no produce ningún efecto (Castles *et al.* 1999). En el presente estudio se tuvo en cuenta el rango del individuo focal, pero sólo considerando la presencia o ausencia de los individuos en proximidad, sin considerar el rango de esos individuos. Esto podría explicar por qué el patrón observado no se ajusta al del estudio de Polizzi di Sorrentino *et al.* (2012). Es probable que una mayor frecuencia de auto-rascado al tener conoespecíficos cerca se deba a que éstos sean de un rango mayor al del individuo focal. Incluir el rango relativo de los individuos en proximidad no fue posible por cómo se estructuraron los datos para el análisis, pero es una medida que sería conveniente incluir en futuros estudios para dar cuenta de las variables sociales que pueden afectar el estado de ansiedad de los monos caí.

Los factores que actúan como estresores pueden tener distinta capacidad de desencadenar una respuesta comportamental vinculada a la ansiedad, actuando a distinta escala temporal y diferenciarse según si son factores transitorios o permanentes (Norscia & Palagi 2017). Cuando un individuo se encuentra aislado del grupo, la ansiedad (medida como aumento en el auto-rascado), suele asociarse al riesgo de depredación (Hirsch & Morrell 2011; Polizzi di Sorrentino *et al.* 2012). El contexto turístico podría ser percibido de maneras diferentes, ya sea como una amenaza (considerando al ser humano como posible depredador) o como un recurso donde los individuos se benefician directamente (el turismo asociado al

aprovisionamiento con comida humana), o indirectamente (el turismo como escudo ante depredadores) (Geffroy *et al.* 2015). Si los monos caí percibieran al turismo como una amenaza la presencia de conespecíficos en proximidad hubiera sido inversamente proporcional al comportamiento auto-dirigido: el individuo en ausencia de conespecíficos presentaría mayor comportamiento de auto-rascado y/o auto-acicalamiento, por percibir el aislamiento social como un estado de mayor vulnerabilidad. Esto es contrario a lo encontrado en este trabajo (los comportamientos aumentaban cuando había individuos en proximidad, independientemente del contexto), con lo cual el contexto turístico no sería experimentado por los caí como una amenaza. En un estudio en el Parque Nacional Brasilia en monos capuchinos (*Cebus libidinosus*), una especie emparentada a los monos caí, encontraron que la interacción entre monos y turistas estaba relacionada a la comida que adquirirían los monos (Sabbatini *et al.* 2008). La evaluación de las interacciones directas entre monos y turistas no estuvieron entre los objetivos de esta tesina por lo tanto no se incluyeron datos concretos sobre las mismas, pero el Proyecto Caí tiene documentadas estas interacciones a partir del trabajo de la Dra. Paula Tujague. Los individuos del grupo Macuco son alimentados incidentalmente por los turistas, y los mismos monos buscan comida humana en tachos de basura, en las habitaciones del hotel del parque, y quitándole de manera directa a los turistas; es probable que este grupo de monos caí, en lugar de percibir al turismo como una amenaza, lo consideren como una fuente de acceso a recursos alimenticios. Percibir al turismo como una fuente de alimento y no como una amenaza, no deja de ser potencialmente perjudicial para los monos caí. La dinámica social del grupo puede verse afectada por el contexto turístico, dado que los monos caí presentan altos niveles de competencia por las fuentes concentradas de alimento, donde los individuos dominantes tienen acceso prioritario al mismo (Janson 1985) y los subordinados presentan distintas estrategias para evadir la agresión y competencia directa con los individuos de mayor jerarquía (Di Bitetti & Janson 2001). Considerando que en el grupo Macuco la presencia de individuos en proximidad estuvo asociada a un aumento de los comportamientos auto-dirigidos, podría suceder que estar en presencia de otros miembros del grupo aumente la competencia por el mismo recurso. Esto, junto a los factores sociales como el rango de los individuos (en el caso del auto-rascado), podría explicar la diferencia encontrada con el estudio de Polizzi di Sorrentino *et al.* (2012) en el cual evaluaron específicamente las relaciones intra e inter-individuales del grupo. Si bien para sustentar esta idea debería haber observado mayor frecuencia de comportamientos auto-dirigidos en el contexto turístico, este patrón apoya la idea del rol de la incertidumbre respecto al contexto social inmediato como generadora de respuestas de



ansiedad (Polizzi di Sorrentino *et al.* 2012; Dubosq *et al.* 2016). Un diseño de muestreo que contemple la interacción directa entre los monos y los turistas, el número de individuos (tanto de personas como de monos) en proximidad, y el rango de los individuos en proximidad al individuo focal podría dar de manera más precisa información sobre los comportamientos auto-dirigidos de este grupo y la posible relación entre la ansiedad, el rango y los individuos en proximidad.

La función higiénica y de cuidado del pelaje y la piel del auto-acicalamiento es ampliamente aceptada entre los primatólogos (Boccia 1983, Hart 1990). Sin embargo, varios estudios vinculan este comportamiento a manifestaciones del estado de ansiedad en relación a factores sociales (Schino *et al.* 1988, Maestripieri *et al.* 1992, Polizzi di Sorrentino *et al.* 2012). En este trabajo se encontró que la presencia de conespecíficos en proximidad de un individuo aumenta el auto-acicalamiento realizado. Esto coincide con algunos de los resultados obtenidos por Dubosq *et al.* (2016) en hembras de *Macaca fuscata fuscata*, donde observaron que si había mayor número de hembras en proximidad aumentaba la proporción de auto-acicalamiento realizado. A su vez la ocurrencia de este comportamiento era mayor si estaban en cercanía de una díada de alo-acicalamiento, y la proporción del auto-acicalado estaba inversamente relacionada a la carga parasitaria de cada una. Concluyen que el auto-acicalamiento es indicador de la ansiedad experimentada por las hembras y que podría ser una forma de escape de situaciones sociales inciertas. Por ejemplo, esta especie sustenta sus vínculos sociales principalmente con pocos individuos y emparentados entre sí; cuando una hembra se encuentra en presencia de un número de individuos elevado, aumenta la posibilidad de que entre ellos haya individuos no emparentados, por ende, aumenta la incertidumbre social para esa hembra.

Ninguna de las variables consideradas en los análisis explicó la variación en la frecuencia y duración de alo-acicalamiento, así como tampoco hubo correlación entre la ansiedad de un individuo (estimado como la tasa de comportamientos auto-dirigidos realizados en contexto turístico) y recibir alo-acicalamiento, en contra de lo que propone la hipótesis de buffer social (Kikusui *et al.* 2006). Sin embargo, en el presente estudio se observó una leve tendencia no significativa en la cual hubo más episodios de alo-acicalamiento de mayor duración en las díadas de hembras a machos en contextos turísticos. Algo llamativo fue que en ese contexto no hubo ningún episodio de alo-acicalamiento en díadas *macho-macho*, esta interacción se observó únicamente en contextos no turísticos. Aunque este trabajo no se enfocó en las interacciones de los monos con los turistas, en un estudio que realizaron Sabbatini *et al.*

(2006) encontraron que los monos capuchinos machos eran los que más se involucraban en interacciones con los turistas. Al no tener datos específicos sobre interacción entre los caí y los visitantes del Parque Nacional Iguazú no se pudo comprobar si esa fue la causa de esta observación. Sería interesante evaluar si la falta de interacción de díadas macho-macho se explica por un aumento en la interacción de este sexo con los visitantes de parque; también podría deberse a que en los monos caí el alo-acicalamiento se da principalmente entre hembras, o de hembras a machos (en particular al macho alfa) y en menor proporción entre machos (Di Bitetti 1997). En términos generales, considerando que el alo-acicalamiento es uno de los comportamientos más importantes en los primates, y que refleja la complejidad de las relaciones entre individuos y la dinámica del grupo, es llamativo que las variables relacionadas al contexto social (como el sexo y el rango) no hayan explicado la variación en el alo-acicalamiento del grupo Macuco. Diversos estudios, incluso en monos caí (Di Bitetti 1997), encontraron que el alo-acicalamiento se da en mayor medida entre hembras y con rangos similares, entre individuos con fuertes lazos sociales, y principalmente hacia individuos de mayor rango (Tiddi *et al.* 2012). En este trabajo no se analizó el rango jerárquico de cada integrante de la díada, sino que se lo trató como rango relativo, establecido en función si el actor era dominante o no en relación al receptor (díada dominante-subordinado, o díada subordinado-dominante). Esto quizás impidió detectar la diferencia real entre el rango del actor y del receptor. En un comportamiento que tiene un rol protagónico en las relaciones entre individuos, no incluir una medida de distancia de rango podría explicar la falta de relación con el comportamiento de alo-acicalamiento.

Los patrones de asociación espacial no se vieron afectados por el contexto, evaluado a partir de la comparación de las medidas de centralidad de los nodos (individuos) en contextos turísticos y no turísticos. Sin embargo, se pudo observar gráficamente que en ambos contextos los individuos de mayor rango mostraban mayor cantidad de conexiones (líneas que unen los nodos) y mayor intensidad de conexión entre ellos (espesor de la línea que une los nodos). Este patrón es consistente con el estudio de Tiddi *et al.* (2011) en el que observaron que en los monos caí de Iguazú, el macho alfa es el compañero preferido de las hembras en las redes de proximidad. En la red de proximidad del contexto turístico se observa que la cantidad de conexiones y la intensidad de las mismas son mayores respecto al contexto natural, y el macho alfa tiene conexiones fuertes con todas las hembras de rango alto. En estos gráficos se representó el tamaño de los nodos según el índice de centralidad de *eigenvector*, que es un buen indicador de la importancia de los nodos en una red, y se

puede observar que las hembras con mayores índices de centralidad, más allá del rango, están fuertemente conectadas al macho alfa, algo que también observaron Tiddi *et al.* (2011). En ese estudio, los autores plantean que la fuerte asociación de las hembras con el macho alfa podría ser crítica para obtener protección y acceso a recursos alimenticios (Janson 1990; ver también Ferreira *et al.* 2006). En estudios futuros sería interesante explorar si la aparente mayor conexión de la red en contexto turístico se da por la monopolización de alimento por parte de los individuos dominantes o por protección del macho alfa a las hembras, para lo cual sería fundamental evaluar el uso del espacio en contexto de turismo y las relaciones espaciales de los monos con los visitantes del parque.

Es interesante observar que, si bien el contexto no explica estadísticamente las métricas de la red, así como tampoco los comportamientos auto-dirigidos, los individuos que más conectados estaban en el contexto turístico eran principalmente de rango alto. A su vez, estos individuos de rango alto no experimentaron diferencias significativas en los modelos de comportamientos auto-dirigidos (tanto auto-rascado como auto-acicalamiento). En este trabajo los individuos de rangos medios y bajos, tienen menor intensidad de conexión en la red, y coincide que son los que presentan mayores niveles de comportamientos auto-dirigidos, relacionados a la ansiedad. Considerando que el aislamiento social es una fuente de ansiedad en sí misma (Polizzi di Sorrentino *et al.* 2012), las redes de proximidad más conectadas y estables para los individuos de mayor rango del grupo (entre el macho alfa y las hembras), podría ser una manera de amortiguar esa ansiedad.

Por último, esta aparente mayor asociación entre individuos (gráficamente encontrada) en un contexto turístico, que se da de manera diferente a lo que ocurre en un contexto natural, podría estar asociada a que los individuos se agrupan en torno al turismo como recurso alimenticio. Algunos estudios sugieren que esta concentración de individuos provoca un aumento de las agresiones intra-grupales (Ruesto *et al.* 2010; Maréchal *et al.* 2011), una mayor probabilidad de transmisión de parásitos (MacIntosh *et al.* 2012; Rimbach *et al.* 2015) y una mayor competencia por el recurso alimenticio (Fuentes & Gamerl 2005). Si bien el set de datos de agresiones no fue suficiente para analizarlo estadísticamente se observó que más del 80% de las agresiones en el grupo Macuco ocurrieron en contexto turístico. Las condiciones de visibilidad en la selva, frecuentemente impiden observar las agresiones desde el comienzo y hacer un registro confiable de toda la secuencia, pero es un aspecto muy interesante para incluir en futuros estudios y evaluar cómo influye el contexto turístico en la dinámica de las agresiones y si podría tener efectos en la cohesión del grupo.

Para concluir, si bien no se encontró que la ocurrencia de comportamientos auto-dirigidos del grupo Macuco respondan al contexto turístico, los mismos están relacionados a las características sociales de los individuos, como el rango, y a los patrones de proximidad entre los individuos. En una especie donde la jerarquía social ocupa un rol fundamental en las relaciones entre individuos y en el acceso a los recursos, podría ser interesante indagar en futuros estudios si el turismo está afectando indirectamente a los individuos de menor rango jerárquico, al verse favorecidos los individuos más dominantes con el acceso a recursos alimenticios (como comida humana). Se considera que sería necesario profundizar en el efecto del turismo sobre los monos caí, cuantificando el número de visitantes en proximidad a los individuos, si hay comida humana involucrada y el tipo de interacción que hay entre los monos y los visitantes del Parque Nacional Iguazú. Sería interesante además evaluar parámetros de estrés fisiológico, y el estado corporal para monitorear la salud de los individuos, sobre todo en relación al consumo de comida humana. En términos de conservación, y considerando que el grupo de estudio se encuentra protegido por un Parque Nacional, es necesario fortalecer los programas de monitoreo permanente de las especies que están expuestas a un contacto directo con los visitantes. Evaluar la interacción turista-mono considerando ambas partes involucradas, para poder llegar a estrategias con un enfoque integral (Sengupta & Radhakrishna 2018), así como plantear un programa de educación al visitante, en la cual se le pueda comunicar de manera eficiente sobre las consecuencias de la interacción fauna silvestre-visitantes (Sabbatini *et al.* 2008) para anticiparse al desarrollo de posibles conflictos e implementar planes de manejo que aseguren el desarrollo natural de la especie y la sustentabilidad de la experiencia turística.

## BIBLIOGRAFÍA

- AGOSTINI, I., VANDERHOEVEN, E., DI BITETTI, M. S., & BELDOMENICO, P. M. (2017). Experimental testing of reciprocal effects of nutrition and parasitism in wild black capuchin monkeys. *Scientific Reports*, 7(1), 1-11.
- AGUILAR-MELO, A. R., ANDRESEN, E., CRISTÓBAL-AZKARATE, J., ARROYO-RODRÍGUEZ, V., CHAVIRA, R., SCHONDUBE, J., ... & CUARÓN, A. D. (2013). Behavioral and physiological responses to subgroup size and number of people in howler monkeys inhabiting a forest fragment used for nature-based tourism. *American Journal of Primatology*, 75(11), 1108-1116.
- ALFARO, J. W. L., SILVA JR, J. D. S. E., & RYLANDS, A. B. (2012). How different are robust and gracile capuchin monkeys? An argument for the use of *Sapajus* and *Cebus*. *American Journal of Primatology*, 74(4), 273-286.
- ALTMANN, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49(3-4), 227-266.
- ALTMANN, J., & MURUTHI, P. (1988). Differences in daily life between semiprovisioned and wild-feeding baboons. *American Journal of Primatology*, 15(3), 213-221.
- AMICI, F., & WIDDIG, A. (2019). An evolutionary perspective on the development of primate sociality. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 73(8), 1-7.
- APN – Administración de Parques Nacionales (2021) – *Ministerio de medio ambiente*, <https://www.argentina.gob.ar/parquesnacionales/nea/parque-nacional-iguazu/ficha-del-area-protegida>. (Visitado Febrero, 2022).
- AURELI, F., & SCHAİK, C. P. V. (1991). Post-conflict behaviour in long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) II. Coping with the uncertainty. *Ethology*, 89(2), 101-114.
- AURELI, F., PRESTON, S. D., & DE WAAL, F. (1999). Heart rate responses to social interactions in free-moving rhesus macaques (*Macaca mulatta*): a pilot study. *Journal of comparative psychology*, 113(1), 59.
- BALMFORD, A., GREEN, J. M., ANDERSON, M., BERESFORD, J., HUANG, C., NAIDOO, R., ... & MANICA, A. (2015). Walk on the wild side: estimating the global magnitude of visits to protected areas. *PLoS biology*, 13(2), e1002074.

- BARROS, M., DE SOUZA SILVA, M. A., HUSTON, J. P., & TOMAZ, C. (2004). Multibehavioral analysis of fear and anxiety before, during, and after experimentally induced predatory stress in *Callithrix penicillata*. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, 78(2), 357-367.
- BATES, D., MÄCHLER, M., BOLKER, B., & WALKER, S. (2014). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *arXiv preprint arXiv:1406.5823*.
- BEHIE, A. M., PAVELKA, M. S., & CHAPMAN, C. A. (2010). Sources of variation in fecal cortisol levels in howler monkeys in Belize. *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*, 72(7), 600-606.
- BERMAN, C. M., LI, J., OGAWA, H., IONICA, C., & YIN, H. (2007). Primate tourism, range restriction, and infant risk among *Macaca thibetana* at Mt. Huangshan, China. *International Journal of Primatology*, 28(5), 1123-1141.
- BOCCIA, M. L. (1983). A functional analysis of social grooming patterns through direct comparison with self-grooming in rhesus monkeys. *International Journal of Primatology*, 4(4), 399-418.
- BOCCIA, M. L., REITE, M., & LAUDENSLAGER, M. (1989). On the physiology of grooming in a pigtail macaque. *Physiology & Behavior*, 45(3), 667-670.
- BRENT, L. J. N., SEMPLE, S., DUBUC, C., HEISTERMANN, M., & MACLARNON, A. (2011). Social capital and physiological stress levels in free-ranging adult female rhesus macaques. *Physiology & behavior*, 102(1), 76-83.
- BROWN, A. D., & ZUNINO, G. E. (1990). Dietary variability in *Cebus apella* in extreme habitats: evidence for adaptability. *Folia primatologica*, 54(3-4), 187-195.
- BUCKLEY, R. C., CASTLEY, J. G., PEGAS, F. D. V., MOSSAZ, A. C., & STEVEN, R. (2012). A population accounting approach to assess tourism contributions to conservation of IUCN-redlisted mammal species.
- CARDER, G., & SEMPLE, S. (2008). Visitor effects on anxiety in two captive groups of western lowland gorillas. *Applied Animal Behaviour Science*, 115(3-4), 211-220.
- CASTLES, D. L., WHITEN, A., & AURELI, F. (1999). Social anxiety, relationships and self-directed behaviour among wild female olive baboons. *Animal Behaviour*, 58(6), 1207-1215.

- CHENEY, D. L., & SEYFARTH, R. M. (2009). Stress and coping mechanisms in female primates. *Advances in the Study of Behavior*, 39, 1-44.
- CHOWDHURY, S., BROWN, J., & SWEDELL, L. (2020). Anthropogenic effects on the physiology and behaviour of chacma baboons in the Cape Peninsula of South Africa. *Conservation Physiology*, 8(1), coaa066.
- COSTA, R., ROMANO, V., PEREIRA, A. S., HART, J. D., MACINTOSH, A., & HAYASHI, M. (2022). Mountain Gorillas benefit from social distancing too: Close proximity from tourists affects gorillas' sociality.
- CSARDI, G., & NEPUSZ, T. (2006). The igraph software package for complex network research. *InterJournal, complex systems*, 1695(5), 1-9.
- CURTIN, S. (2009). Wildlife tourism: The intangible, psychological benefits of human–wildlife encounters. *Current issues in tourism*, 12(5-6), 451-474.
- DE LA TORRE, S., SNOWDON, C. T., & BEJARANO, M. (2000). Effects of human activities on wild pygmy marmosets in Ecuadorian Amazonia. *Biological Conservation*, 94(2), 153-163.
- DI BITETTI, M. S. (1997). Evidence for an important social role of allogrooming in a platyrrhine primate. *Animal behaviour*, 54(1), 199-211.
- DI BITETTI, M. S. (2001). Home-range use by the tufted capuchin monkey (*Cebus apella nigrinus*) in a subtropical rainforest of Argentina. *Journal of Zoology*, 253(1), 33-45.
- DI BITETTI, M. S., & JANSON, C. H. (2001). Social foraging and the finder's share in capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behaviour*, 62(1), 47-56.
- DIBITETTI, M. S., PLACCI, G., & DIETZ, L. A. (2003). A biodiversity vision for the Upper Paraná Atlantic Forest ecoregion: designing a biodiversity conservation landscape and setting priorities for conservation action. *WWF, Washington, DC*, 116, 320-322.
- DUBOSCQ, J., ROMANO, V., SUEUR, C., & MACINTOSH, A. J. (2016). Scratch that itch: revisiting links between self-directed behaviour and parasitological, social and environmental factors in a free-ranging primate. *Royal Society Open Science*, 3(11), 160571.
- DUFOUR, V., SUEUR, C., WHITEN, A., & BUCHANAN-SMITH, H. M. (2011). The Impact of Moving to a Novel Environment on Social Networks, Activity and

- Wellbeing in Two New World Primates. *American Journal of Primatology*, 73, 1-10.
- DUNBAR, R. I. (1991). Functional significance of social grooming in primates. *Folia primatologica*, 57(3), 121-131.
- DUNBAR, R. I. (2010). The social role of touch in humans and primates: behavioural function and neurobiological mechanisms. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 34(2), 260-268.
- ELLENBERG, U., SETIAWAN, A. N., CREE, A., HOUSTON, D. M., & SEDDON, P. J. (2007). Elevated hormonal stress response and reduced reproductive output in Yellow-eyed penguins exposed to unregulated tourism. *General and comparative endocrinology*, 152(1), 54-63.
- ELO RATING. R Package Version 0.43., <http://CRAN.R-project.org/package=EloRating>
- ESTRADA, A., GARBER, P. A., RYLANDS, A. B., ROOS, C., FERNANDEZ-DUQUE, E., DIFIORE, A., ... & LI, B. (2017). Impending extinction crisis of the world's primates: Why primates matter. *Science advances*, 3(1), e1600946.
- ETHANPRIDE, R. (2005). High faecal glucocorticoid levels predict mortality in ring-tailed lemurs (*Lemur catta*). *Biology letters*, 1(1), 60-63.
- FARINE, D. R., & WHITEHEAD, H. (2015). Constructing, conducting and interpreting animal social network analysis. *Journal of animal ecology*, 84(5), 1144-1163.
- FERREIRA, R. G., IZAR, P., & LEE, P. C. (2006). Exchange, affiliation, and protective interventions in semifree-ranging brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*, 68(8), 765-776.
- FOX, J., WEISBERG, S., ADLER, D., BATES, D., BAUD-BOVY, G., ELLISON, S., ... & MONETTE, G. (2012). Package 'car'. *Vienna: R Foundation for Statistical Computing*, 16.
- FRAGASZY, D. M., VISALBERGHI, E., & ROBINSON, J. (1990). Variability and adaptability in the genus *Cebus*. *Folia Primatologica*, 54(3-4), 114-118.



- FUENTES, A., & GAMERL, S. (2005). Disproportionate participation by age/sex classes in aggressive interactions between long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) and human tourists at Padangtegal monkey forest, Bali, Indonesia. *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*, 66(2), 197-204.
- GEFFROY, B., SAMIA, D. S., BESSA, E., & BLUMSTEIN, D. T. (2015). How nature-based tourism might increase prey vulnerability to predators. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(12), 755-765.
- GEFFROY, B., SADOUL, B., & ELLENBERG, U. (2017). Physiological and behavioral consequences of human visitation. In *Ecotourism's promise and peril* (pp. 9-27). Springer, Cham.
- GILBERT, E. N. (1959). Random graphs. *The Annals of Mathematical Statistics*, 30(4), 1141-1144.
- GIRAUDO, A. R., POVEDANO, H., BELGRANO, M. J., PARDIÑAS, U. J., MIQUELARENA, A. M., LIGIER, D., ... & GUSMAO-CAMARA, I. D. (2003). Biodiversity status of the interior Atlantic Forest of Argentina (pp. 160-180). Washington, DC: Island Press.
- GROSSBERG, R., TREVES, A., & NAUGHTON-TREVES, L. (2003). The incidental ecotourist: measuring visitor impacts on endangered howler monkeys at a Belizean archaeological site. *Environmental Conservation*, 30(1), 40-51.
- GUSTISON, M. L., MACLARNON, A., WIPER, S., & SEMPLE, S. (2012). An experimental study of behavioural coping strategies in free-ranging female Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Stress*, 15(6), 608-617.
- HART, B. L. (1990). Behavioral adaptations to pathogens and parasites: five strategies. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 14(3), 273-294.
- HIGHAM, J. E. S., & SHELTON, E. J. (2011). Tourism and wildlife habituation: reduced population fitness or cessation of impact?. *Tourism Management*, 32(6), 1290-1298.
- HINDE, R. A. (1976). Interactions, relationships and social structure. *Man*, 1-17.
- HIRSCH, B. T., & MORRELL, L. J. (2011). Measuring marginal predation in animal groups. *Behavioral Ecology*, 22(3), 648-656.

- HSU, M. J., KAO, C. C., & AGORAMOORTHY, G. (2009). Interactions between visitors and Formosan macaques (*Macaca cyclopis*) at Shou-Shan Nature Park, Taiwan. *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*, 71(3), 214-222.
- IUCN 2022. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2021-3.
- IZAWA, K. (1980). Social behavior of the wild black-capped capuchin (*Cebus apella*). *Primates*, 21(4), 443-467.
- JANSON, C. H. (1984). Female choice and mating system of the brown capuchin monkey *Cebus apella* (Primates: Cebidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 65(3), 177-200.
- JANSON, C. (1985). Aggressive competition and individual food consumption in wild brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 18(2), 125-138.
- JANSON, C. H. (1990). Social correlates of individual spatial choice in foraging groups of brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behaviour*, 40(5), 910-921.
- JANSON, C., BALDOVINO, M. C., & BITETTI, M. D. (2012). The group life cycle and demography of brown capuchin monkeys (*Cebus [apella] nigritus*) in Iguazú National Park, Argentina. In Long-term field studies of primates (pp. 185-212). *Springer*, Berlin, Heidelberg.
- KEVERNE, E. B., MARTENSZ, N. D., & TUIITE, B. (1989). Beta-endorphin concentrations in cerebrospinal fluid of monkeys are influenced by grooming relationships. *Psychoneuroendocrinology*, 14(1-2), 155-161.
- KIKUSUI, T., WINSLOW, J. T., & MORI, Y. (2006). Social buffering: relief from stress and anxiety. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 361(1476), 2215-2228.
- KNIGHT, J. (2009). Making wildlife viewable: habituation and attraction. *Society & Animals*, 17(2), 167-184.
- LANE, K. E., HOLLEY, C., HOLLOCHER, H., & FUENTES, A. (2011). The anthropogenic environment lessens the intensity and prevalence of gastrointestinal parasites in Balinese long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Primates*, 52, 117-128.

- LAPPAN, S., MALAIVIJITNOND, S., RADHAKRISHNA, S., RILEY, E. P., & RUPPERT, N. (2020). The human–primate interface in the New Normal: Challenges and opportunities for primatologists in the COVID-19 era and beyond. *American Journal of Primatology*, 82(8), e23176.
- LEE, C. C., & CHANG, C. P. (2008). Tourism development and economic growth: A closer look at panels. *Tourism management*, 29(1), 180-192.
- MACINTOSH, A. J., JACOBS, A., GARCIA, C., SHIMIZU, K., MOURI, K., HUFFMAN, M. A., & HERNANDEZ, A. D. (2012). Monkeys in the middle: parasite transmission through the social network of a wild primate. *PloS one*, 7(12), e51144.
- MAESTRIPIERI, D., SCHINO, G., AURELI, F., & TROISI, A. (1992). A modest proposal: displacement activities as an indicator of emotions in primates. *Animal behaviour*, 44(5), 967-979.
- MAESTRIPIERI, D. (1993). Maternal anxiety in rhesus macaques (*Macaca mulatta*) I. Measurement of anxiety and identification of anxiety-eliciting situations. *Ethology*, 95(1), 19-31.
- MAESTRIPIERI, D., & HOFFMAN, C. L. (2011). Chronic stress, allostatic load, and aging in nonhuman primates. *Development and psychopathology*, 23(4), 1187-1195.
- MAGNUSSON, A., SKAUG, H., NIELSEN, A., BERG, C., KRISTENSEN, K., MAECHLER, M., ... & BROOKS, M. M. (2017). Package ‘glmmTMB’. *R Package Version 0.2. 0*.
- MAJOLO, B., VENTURA, R., & KOYAMA, N. F. (2009). Anxiety level predicts post-conflict behavior in wild Japanese macaques (*Macaca fuscata yakui*). *Ethology*, 115(10), 986-995.
- MALLAPUR, A. (2013). Macaque tourism: Implications for their management and conservation. In *The Macaque Connection* (pp. 93-105). Springer, New York, NY.
- MANSON, J. H., & PERRY, S. (2000). Correlates of self-directed behavior in wild white-faced capuchins. *Ethology*, 106(4), 301-317.
- MARÉCHAL, L., SEMPLE, S., MAJOLO, B., QARRO, M., HEISTERMANN, M., & MACLARNON, A. (2011). Impacts of tourism on anxiety and physiological stress levels in wild male Barbary macaques. *Biological Conservation*, 144(9), 2188-2193

- MARÉCHAL, L., SEMPLE, S., MAJOLO, B., & MACLARNON, A. (2016a). Assessing the effects of tourist provisioning on the health of wild Barbary macaques in Morocco. *PloS one*, 11(5), e0155920.
- MARÉCHAL, L., MACLARNON, A., MAJOLO, B., & SEMPLE, S. (2016b). Primates' behavioural responses to tourists: evidence for a trade-off between potential risks and benefits. *Scientific Reports*, 6(1), 1-11.
- MARTY, P. R., BEISNER, B., KABURU, S. S., BALASUBRAMANIAM, K., BLISS-MOREAU, E., RUPPERT, N., ... & MCCOWAN, B. (2019). Time constraints imposed by anthropogenic environments alter social behaviour in longtailed macaques. *Animal Behaviour*, 150, 157-165.
- MCCARTHY, M. S., MATHESON, M. D., LESTER, J. D., SHEERAN, L. K., LI, J. H., & WAGNER, R. S. (2009). Sequences of Tibetan macaque (*Macaca thibetana*) and tourist behaviors at Mt. Huangshan, China. *Primate conservation*, 24(1), 145-151.
- MCKINNEY, T. (2016). Ecotourism. *The International Encyclopedia of Primatology*, 1-2.
- MCLENNAN, M. R., SPAGNOLETTI, N., & HOCKINGS, K. J. (2017). The implications of primate behavioral flexibility for sustainable human–primate coexistence in anthropogenic habitats. *International Journal of Primatology*, 38(2), 105-121.
- MINISTERIO DEL MEDIO AMBIENTE. (2005). Artgraf, Madrid, pp 70–79.
- MUEHLENBEIN, M. P., ANCRENAZ, M., SAKONG, R., AMBU, L., PRALL, S., FULLER, G., & RAGHANTI, M. A. (2012). Ape conservation physiology: fecal glucocorticoid responses in wild *Pongo pygmaeus morio* following human visitation. *Plos one*, 7(3), e33357.
- MUEHLENBEIN, M. P., & WALLIS, J. (2014). Considering risks of pathogen transmission associated with primate-based tourism. *Primate tourism: A tool for conservation*, 278-87.
- MURRAY, A., GARRUD, E., ENDER, I., LEE-BROOKS, K., ATKINS, R., LYNAM, R., ... & STEVENS, G. (2020). Protecting the million-dollar mantas; creating an evidence-based code of conduct for manta ray tourism interactions. *Journal of Ecotourism*, 19(2), 132-147.
- NEUMANN, C., & LARS, K. (2014). *EloRating: Animal Dominance Hierarchies by*

- NEWSOME, D. (2020). The collapse of tourism and its impact on wildlife tourism destinations. *Journal of Tourism Futures*.
- NORSCIA, I., & PALAGI, E. (2017). When do you scratch that itch? The relative impact of different factors on scratching depends on the selection of time scale and timing. *Royal Society Open Science*, 4(4), 170106.
- NOWAK, K., LE ROUX, A., RICHARDS, S. A., SCHEIJEN, C. P., & HILL, R. A. (2014). Human observers impact habituated samango monkeys' perceived landscape of fear. *Behavioral Ecology*, 25(5), 1199-1204.
- ORAMS, M. B. (2002). Feeding wildlife as a tourism attraction: a review of issues and impacts. *Tourism management*, 23(3), 281-293.
- PALAGI, E., & NORSCIA, I. (2011). Scratching around stress: hierarchy and reconciliation make the difference in wild brown lemurs (*Eulemur fulvus*). *Stress*, 14(1), 93-97.
- PALME, R. (2005). Measuring fecal steroids: guidelines for practical application. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1046(1), 75-80.
- PAVANI, S., MAESTRIPIERI, D., SCHINO, G., TURILLAZZI, P. G., & SCUCCHI, S. (1991). Factors influencing scratching behaviour in long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Folia primatologica*, 57(1), 34-38.
- PENTERIANI, V., LÓPEZ-BAO, J. V., BETTEGA, C., DALERUM, F., DEL MAR DELGADO, M., JERINA, K., ... & ORDIZ, A. (2017). Consequences of brown bear viewing tourism: A review. *Biological Conservation*, 206, 169-180.
- PÉREZ PÉREZ, A., & JOSEP VEÀ BARÓ, J. (1999). Does allogrooming serve a hygienic function in *Cercocebus torquatus lunulatus*? *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*, 49(3), 223-242.
- PÉREZ-GALICIA, S., MIRANDA-ANAYA, M., CANALES-ESPINOSA, D., & MUÑOZ-DELGADO, J. (2017). Visitor effect on the behavior of a group of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) maintained at an island in Lake Catemaco, Veracruz/Mexico. *Zoo biology*, 36(6), 360-366.
- PFOH, R., (2018) Tesis Doctoral: “*Funciones adaptativas del acicalamiento en contextos sociales en monos caí (Sapajus nigritus): un abordaje experimental*”. F.C.E.F.yN.- Universidad Nacional de Córdoba.

- PFOH, R., TIDDI, B., DI BITETTI, M. S., & AGOSTINI, I. (2021). Grooming site preferences in black capuchin monkeys: Hygienic vs. social functions revisited. *American journal of primatology*, 83(12), e23336.
- POLIZZI DI SORRENTINO, E., SCHINO, G., TIDDI, B., & AURELI, F. (2012). Scratching as a window into the emotional responses of wild tufted capuchin monkeys. *Ethology*, 118(11), 1072-1084.
- PRISTON, N. E., & MCLENNAN, M. R. (2013). Managing humans, managing macaques: Human-macaque conflict in Asia and Africa. In *The macaque connection* (pp. 225-250). Springer, New York, NY.
- REISLAND, M. A., & LAMBERT, J. E. (2016). Sympatric apes in sacred forests: Shared space and habitat use by humans and Endangered Javan gibbons (*Hylobates moloch*). *PloS one*, 11(1), e0146891.
- RIBEIRO, M. C., METZGER, J. P., MARTENSEN, A. C., PONZONI, F. J., & HIROTA, M. M. (2009). The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological conservation*, 142(6), 1141-1153.
- RIMBACH, R., BISANZIO, D., GALVIS, N., LINK, A., DI FIORE, A., & GILLESPIE, T. R. (2015). Brown spider monkeys (*Ateles hybridus*): a model for differentiating the role of social networks and physical contact on parasite transmission dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370(1669), 20140110.
- ROBINSON, J. G., & JANSON, C. H. (2008). 7. Capuchins, Squirrel Monkeys, and Atelines: Socioecological Convergence with Old World Primates. In *Primate societies* (pp. 69-82). University of Chicago Press.
- RODGER, K., & MOORE, S. A. (2004). Bringing science to wildlife tourism: the influence of managers' and scientists' perceptions. *Journal of Ecotourism*, 3(1), 1-19.
- RUESTO, L. A., SHEERAN, L. K., MATHESON, M. D., LI, J. H., & WAGNER, R. S. (2010). Tourist behavior and decibel levels correlate with threat frequency in Tibetan macaques (*Macaca thibetana*) at Mt. Huangshan, China. *Primate Conservation*, 2010(25), 99-104.

- SABBATINI, G., STAMMATI, M., TAVARES, M. C. H., GIULIANI, M. V., & VISALBERGHI, E. (2006). Interactions between humans and capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) in the Parque Nacional de Brasília, Brazil. *Applied Animal Behaviour Science*, 97(2-4), 272-283.
- SABBATINI, G., STAMMATI, M., TAVARES, M. C. H., & VISALBERGHI, E. (2008). Behavioral flexibility of a group of bearded capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) in the National Park of Brasília (Brazil): consequences of cohabitation with visitors. *Brazilian Journal of Biology*, 68(4), 685-693.
- SANTOS-CARVALLO, M., BARILARI, F., PÉREZ-ALVAREZ, M. J., GUTIÉRREZ, L., PAVEZ, G., ARAYA, H., ... & SEPÚLVEDA, M. (2021). Impacts of Whale-Watching on the Short-Term Behavior of Fin Whales (*Balaenoptera physalus*) in a Marine Protected Area in the Southeastern Pacific. *Frontiers in Marine Science*, 8, 201.
- SCHINO, G., SCUCCHI, S., MAESTRIPIERI, D., & TURILLAZZI, P. G. (1988). Allogrooming as a tension-reduction mechanism: a behavioral approach. *American journal of primatology*, 16(1), 43-50.
- SCHINO, G., TROISI, A., PERRETTA, G., & MONACO, V. (1991). Measuring anxiety in nonhuman primates: effect of lorazepam on macaque scratching. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, 38(4), 889-891.
- SCHINO, G., PERRETTA, G., TAGLIONI, A. M., MONACO, V., & TROISI, A. (1996). Primate displacement activities as an ethopharmacological model of anxiety. *Anxiety*, 2(4), 186-191.
- SENGUPTA, A., & RADHAKRISHNA, S. (2018). The hand that feeds the monkey: mutual influence of humans and rhesus macaques (*Macaca mulatta*) in the context of provisioning. *International Journal of Primatology*, 39(5), 817-830.
- SENGUPTA, A., & RADHAKRISHNA, S. (2020). Factors predicting provisioning of macaques by humans at tourist sites. *International Journal of Primatology*, 41(3), 471-485.
- SEYFARTH, R. M., & CHENEY, D. L. (1984). Grooming, alliances and reciprocal altruism in vervet monkeys. *Nature*, 308(5959), 541-543.

- SHEEHAN, R. L., & PAPWORTH, S. (2019). Human speech reduces pygmy marmoset (*Cebuella pygmaea*) feeding and resting at a Peruvian tourist site, with louder volumes decreasing visibility. *American Journal of Primatology*, 81(4), e22967.
- SHUTT, K., MACLARNON, A., HEISTERMANN, M., & SEMPLE, S. (2007). Grooming in Barbary macaques: better to give than to receive? *Biology Letters*, 3(3), 231-233.
- SHUTT, K., HEISTERMANN, M., KASIM, A., TODD, A., KALOUSOVA, B., PROFOSOUVA, I., ... & SETCHELL, J. M. (2014). Effects of habituation, research and ecotourism on faecal glucocorticoid metabolites in wild western lowland gorillas: Implications for conservation management. *Biological Conservation*, 172, 72-79.
- SILK, J. B., ALTMANN, J., & ALBERTS, S. C. (2006). Social relationships among adult female baboons (*Papio cynocephalus*) I. Variation in the strength of social bonds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61(2), 183-195.
- SMITH, J. R., LINDBORG, R. J., HERNANDEZ, V., ABNEY, E. A., & WITHERINGTON, B. E. (2021). Using behavior indices and vital rates to determine the conservation impact of wildlife tourism: guided sea turtle watch programs in Florida. *Global Ecology and Conservation*, 27, e01537.
- SUZIN, A., BACK, J. P., GAREY, M. V., & AGUIAR, L. M. (2017). The relationship between humans and capuchins (*Sapajus sp.*) in an urban green area in Brazil. *International Journal of Primatology*, 38(6), 1058-1071.
- TANAKA, I., & TAKEFUSHI, H. (1993). Elimination of external parasites (lice) is the primary function of grooming in free-ranging Japanese macaques. *Anthropological Science*, 101(2), 187-193.
- TEAM, R. C. (2021). Version 4.1. 2. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. *Vienna: R Foundation for Statistical Computing*.
- TERRY, R. L. (1970). Primate grooming as a tension reduction mechanism. *The Journal of psychology*, 76(1), 129-136.



- THATCHER, H. R., DOWNS, C. T., & KOYAMA, N. F. (2021). The costs of urban living: human–wildlife interactions increase parasite risk and self-directed behaviour in urban vervet monkeys. *Journal of Urban Ecology*, 7(1), juab031.
- TIDDI, B., AURELI, F., SCHINO, G., & VOELKL, B. (2011). Social relationships between adult females and the alpha male in wild tufted capuchin monkeys. *American Journal of Primatology*, 73(8), 812-820.
- TIDDI, B., AURELI, F., & SCHINO, G. (2012). Grooming up the hierarchy: the exchange of grooming and rank-related benefits in a new world primate. *PloS one*, 7(5), e36641.
- TIDDI, B., PFOH, R., & AGOSTINI, I. (2019). The impact of food provisioning on parasite infection in wild black capuchin monkeys: a network approach. *Primates*, 60(3), 297-306.
- TREVES, A., & BRANDON, K. (2005). Tourist impacts on the behavior of black howling monkeys (*Alouatta pigra*) at Lamanai, Belize. *Commensalism and conflict: The human-primate interface*, 4, 147-167.
- TROISI, A., & SCHINO, G. (1986). Diurnal and climatic influences on allogrooming behaviour in a captive group of Java monkeys. *Animal behaviour*, 34(5), 1420-1426.
- TROISI, A., & SCHINO, G. (1987). Environmental and social influences on autogrooming behaviour in a captive group of Java monkeys. *Behaviour*, 292-302.
- TROISI, A. (2002). Displacement activities as a behavioral measure of stress in nonhuman primates and human subjects. *Stress*, 5(1), 47-54.
- TUJAGUE, M. P., & JANSON, C. H. (2017). Wild capuchin monkeys anticipate the amount of ripe fruit in natural trees. *Animal cognition*, 20(5), 841-853.
- TUJAGUE, M. P., AGOSTINI, I., OKLANDER, L., PEKER, S., PFOH, R., BALDOVINO, M. C., ... & APELLANIZ, M. (2019) *Sapajus nigritus*. Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. *Lista Roja de los mamíferos de Argentina*. Versión digital: <http://cma.sarem.org.ar>.
- USUI, R., SHEERAN, L. K., ASBURY, A. M., & BLACKSON, M. (2021). Impacts of the COVID-19 pandemic on mammals at tourism destinations: a systematic review. *Mammal review*, 51(4), 492-507.

- VALENTINE, P. S. (1993). Ecotourism and nature conservation: A definition with some recent developments in Micronesia. *Tourism management*, 14(2), 107-115.
- WATERMAN, J. O., CAMPBELL, L. A., MARECHAL, L., PILOT, M., & MAJOLO, B. (2020). Effect of human activity on habitat selection in the endangered Barbary macaque. *Animal Conservation*, 23(4), 373-385.
- WELLS, D. L. (2005). A note on the influence of visitors on the behaviour and welfare of zoo-housed gorillas. *Applied Animal Behaviour Science*, 93(1-2), 13-17.
- WESTERN, D. (1993). Defining ecotourism. *Defining ecotourism.*, 7-11.
- WHEAT, R. E., & WILMERS, C. C. (2016). Habituation reverses fear-based ecological effects in brown bears (*Ursus arctos*). *Ecosphere*, 7(7), e01408.
- WICKHAM, H. (2011). ggplot2. *Wiley interdisciplinary reviews: computational statistics*, 3(2), 180-185.
- WICKHAM, H., CHANG, W., & WICKHAM, M. H. (2016). Package ‘ggplot2’. *Create elegant data visualisations using the grammar of graphics. Version*, 2(1), 1-189.
- WILLIAMS, J. L., & BEHIE, A. M. (2020). Northern yellow-cheeked crested gibbons (*Nomascus annamensis*) travel and scan more at the cost of rest when in the presence of tourists. *Animal Biology*, 70(4), 427-443.
- YOUNG, C., MAJOLO, B., HEISTERMANN, M., SCHÜLKE, O., & OSTNER, J. (2014). Responses to social and environmental stress are attenuated by strong male bonds in wild macaques. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(51), 18195-18200.
- ZHAO, Q. K., & DENG, Z. Y. (1992). Dramatic consequences of food handouts to *Macaca thibetana* at Mount Emei, China. *Folia Primatologica*, 58(1), 24-31.
- ZUUR, A. F., IENO, E. N., WALKER, N. J., SAVELIEV, A. A., & SMITH, G. M. (2009). Mixed effects models and extensions in ecology with R (Vol. 574). *New York: Springer*.

## ANEXO

### Anexo Tabla 1. Composición del grupo Macuco (N=26) para el año 2015-2016.

Identidad, sexo, edad y jerarquía para los individuos del grupo. La identificación corresponde a la abreviación del nombre de cada individuo utilizada en la toma de datos. Horacio y Borat son dos machos que migraron desde otro grupo, por lo que no hay registro del año de nacimiento. El análisis de jerarquía se realizó únicamente en individuos adultos y sub-adultos por lo que no hay datos para el resto de los individuos.

#### Grupo MACUCO (2015-2016)

<i>Individuos</i> <i>N=26</i>	<i>Identificación</i>	<i>Sexo</i>	<i>Edad</i>	<i>Año nacimiento</i>	<i>Jerarquía</i>
<b>Eduardo</b>	EDU	Macho	Adulto	(2006)	1
<b>Ingrid</b>	ING	Hembra	Adulta	(2005)	2
<b>Fenny</b>	FEN	Hembra	Adulta	(2009)	3
<b>Mora</b>	MOR	Hembra	Adulta	(2009)	4
<b>Cordelia</b>	CRD	Hembra	Adulta	(2008)	5
<b>Maw</b>	MAW	Hembra	Adulta	(2005)	6
<b>Astor</b>	AST	Macho	Sub-Adulto	(2009)	7
<b>Ofelia</b>	OFE	Hembra	Adulta	(2006)	8
<b>Sergio</b>	SRG	Macho	Adulto	(2005)	9
<b>Borat</b>	BOR	Macho	Adulto	(~2007/08)	10
<b>Esbalda</b>	ESB	Hembra	Adulta	(2009)	11
<b>Ernesto</b>	ERN	Macho	Adulto	(~2002)	12
<b>Horacio</b>	HOR	Macho	Adulto	(2007)	13
<b>Sol</b>	SOL	Hembra	Adulta	(2005)	14
<b>Zissou</b>	ZIS	Macho	Juvenil	(2011)	-
<b>Matilda</b>	MAT	Hembra	Juvenil	(2012)	-
<b>Lenin</b>	LEN	Macho	Juvenil	(2011)	-
<b>Pietra</b>	PIE	Hembra	Juvenil	(2012)	-
<b>Camba-í</b>	CMB	Macho	Juvenil	(2013)	-
<b>Simón</b>	SIM	Macho	Juvenil	(2014)	-
<b>Alberta</b>	ALB	Hembra	Juvenil	(2013)	-
<b>Giancarlo</b>	GNC	Macho	Juvenil	(2014)	-
<b>Infante OFE</b>	Inf OFE	-	Infante	(2015)	-
<b>Infante ING</b>	Inf ING	-	Infante	(2015)	-
<b>Infante CRD</b>	Inf CRD	-	Infante	(2015)	-
<b>Infante FEN</b>	Inf FEN	-	Infante	(2015)	-

**Anexo Tabla 2. Selección de modelos lineales generalizados mixtos por medio de prueba de hipótesis para la variable respuesta Frecuencia de auto-rascado.** Los modelos globales fueron simplificados mediante una eliminación de tipo stepwise, eliminando los términos que no fueran significativos ( $p > 0.05$ ), hasta obtener el modelo mínimo adecuado. El modelo mínimo adecuado incluyó las variables rango y presencia de individuos en proximidad.

<b>Modelo Completo</b>	<b>Modelo Reducido</b>	<b>Frecuencia auto-rascado</b>
Contexto+sexo+rango+proximidad+(id.individuo)	Sexo+rango+proximidad+(id.individuo)	$X^2=0,243$ $Df=1$ <b><math>P=0,622</math></b>
	Contexto+rango+proximidad+(id.individuo)	$X^2=0,515$ $Df=1$ $P=0,473$
	Contexto+sexo+proximidad+(id.individuo)	$X^2=7,009$ $Df=2$ <b><math>P=0,030^*</math></b>
	Contexto+sexo+rango+(id.individuo)	$X^2=42,308$ $Df=1$ <b><math>P=0,001^*</math></b>
Sexo+rango+proximidad+(id.individuo)	Rango+proximidad+(id.individuo)	$X^2=0,584$ $Df=1$ <b><math>P=0,444</math></b>
	Sexo+proximidad+(id.individuo)	$X^2=7,067$ $Df=2$ <b><math>P=0,029^*</math></b>
	Sexo+rango+(id.individuo)	$X^2=42,759$ $Df=1$ <b><math>P=0,001^*</math></b>
<b>Rango+proximidad+(id.individuo)</b>	Nulo: (id.individuo)	$X^2=48,931$ $Df=3$ <b><math>P=0,001^*</math></b>

**Anexo Tabla 3. Selección de modelos lineales generalizados mixtos por medio de prueba de hipótesis para la variable respuesta Frecuencia de auto-acicalado.** Los modelos globales fueron simplificados mediante una eliminación de tipo stepwise, eliminando los términos que no fueran significativos ( $p > 0.05$ ), hasta obtener el modelo mínimo adecuado. El modelo mínimo adecuado fue el que incluyó la presencia de individuos en proximidad.

<b>Modelo Completo</b>	<b>Modelo Reducido</b>	<b>Frecuencia auto-acicalamiento</b>
Contexto+sexo+rango+proximidad+(id.individuo)	Sexo+rango+proximidad+(id.individuo)	$X^2=0,003$ $Df=1$ <b><math>P=0,9561</math></b>
	Contexto+rango+proximidad+(id.individuo)	$X^2=0,0548$ $Df=1$ $P=0,8149$
	Contexto+sexo+proximidad+(id.individuo)	$X^2=1,0643$ $Df=2$ $P=0,5874$
	Contexto+sexo+rango+(id.individuo)	$X^2=174,18$ $Df=1$ <b><math>P=0,001^*</math></b>
Sexo+rango+proximidad+(id.individuo)	Rango+proximidad+(id.individuo)	$X^2=0,0524$ $Df=1$ <b><math>P=0,8189</math></b>
	Sexo+proximidad+(id.individuo)	$X^2=1,063$ $Df=2$ $P=0,5877$
	Sexo+rango+(id.individuo)	$X^2=174,22$ $Df=1$ <b><math>P=0,001^*</math></b>
Rango+proximidad+(id.individuo)	Proximidad+(id.individuo)	$X^2=1,01$ $Df=2$ <b><math>P=0,6032</math></b>
	Rango+(id.individuo)	$X^2=174,28$ $Df=1$ <b><math>P=0,001^*</math></b>

Proximidad+(id.individuo)	Nulo: (id.individuo)	$X^2=173,45$ $Df=1$ $P=0,001*$
---------------------------	----------------------	--------------------------------------

**Tabla 4. Selección de modelos lineales generalizados mixtos por medio de prueba de hipótesis para la variable respuesta Frecuencia de alo-acicalamiento.** Los modelos globales fueron simplificados mediante una eliminación de tipo stepwise, eliminando los términos que no fueran significativos ( $p > 0.05$ ), hasta obtener el modelo mínimo adecuado. El modelo mínimo adecuado fue el que incluyó la presencia de individuos en proximidad.

<b>Modelo Completo</b>	<b>Modelo Reducido</b>	<b>Frecuencia alo-acicalamiento</b>
Contexto+sexo+rango +(id.individuo)	Sexo+rango+(id.individuo)	$X^2=1,3671$ $Df=1$ $P=0,2423$
	Contexto+rango +(id.individuo)	$X^2=1,9458$ $Df=3$ $P=0,5837$
	Contexto+sexo+(id.individuo)	$X^2=0,2263$ $Df=1$ $P=0,6343$
Contexto+sexo +(id.individuo)	Sexo+(id.individuo)	$X^2=1,311$ $Df=1$ $P=0,2521$
	Contexto+(id.individuo)	$X^2=2,0558$ $Df=3$ $P=0,5609$
Contexto+(id.individuo)	Nulo=(id.individuo)	$X^2=0,6013$ $Df=1$ $P=0,4381$

**Tabla 5. Selección de modelos lineales generalizados mixtos por medio de prueba de hipótesis para la variable respuesta Duración de alo-acicalamiento.** Los modelos globales fueron simplificados mediante una eliminación de tipo stepwise, eliminando los términos que no fueran significativos ( $p > 0.05$ ), hasta obtener el modelo mínimo adecuado. El modelo mínimo adecuado fue el que incluyó la presencia de individuos en proximidad.

<b>Modelo Completo</b>	<b>Modelo Reducido</b>	<b>Duración alo-acicalamiento</b>
Contexto+sexo+rango +(id.individuo)	Sexo+rango+(id.individuo)	$X^2=0,051$ $Df=1$ <b><math>P=0,8213</math></b>
	Contexto+rango +(id.individuo)	$X^2=0,9905$ $Df=1$ $P=0,3196$
	Contexto+sexo+(id.individuo)	$X^2=2,618$ $Df=2$ $P=0,2701$
Sexo+rango+(id.individuo)	Sexo+(id.individuo)	$X^2=2,6275$ $Df=2$ $P=0,2688$
	Rango+(id.individuo)	$X^2=0,9451$ $Df=1$ <b><math>P=0,331</math></b>
Rango+(id.individuo)	Nulo=(id.individuo)	$X^2=3,2562$ $Df=2$ <b><math>P=0,1963</math></b>