



Artículo de Investigación

Patrones conductuales de monos vervet en cautiverio sin contacto con visitantes

Behavioral patterns in captive vervet monkeys without visitors contact

Ortiz Rueda Gerardo Alfonso^{1,2*}, López-López María José²

¹Centro de Estudios e Investigaciones en Comportamiento, CUCBA – Universidad de Guadalajara

²Posgrado en Ciencia del Comportamiento con orientación en Análisis de la Conducta, CUCBA – Universidad de Guadalajara.

Recibido: 22 de mayo de 2018

Aceptado: 22 de agosto de 2018

Puedes encontrar este artículo en: www.uv.mx/eneurobiologia/vols/2018/20/20.html

Resumen

Los animales poseen la capacidad de ajustar su comportamiento en correspondencia con los estímulos y relaciones entre estímulos, cambiantes momento a momento, que conforman su entorno; así, podría esperarse que un organismo expuesto a diferentes entornos (i.e. distinto número, tipo y distribución geográfica de objetos, presencia/ausencia de otros individuos) exprese patrones de comportamiento individuales distintos, independientes de su pertenencia a una especie, que le permitieran ajustarse a los cambios del medio. Con el fin de estudiar este ajuste conductual a diferentes condiciones, usando un método focal con registro continuo, se realizó una observación sistemática de la conducta desplegada por un grupo de monos vervet (*Cercopithecus aethiops pygerythrus*), pertenecientes al zoológico Guadalajara (México), detectando la temporalidad y espacialidad de los patrones conductuales. Se videograbó a los sujetos, en un periodo de 30 días consecutivos, durante 160 minutos al día, 20 minutos por cada individuo, en dos secuencias (i.e. 40 min por individuo por día). En general, al igual que en estudios previos, pero con valores inferiores, los resultados indican que las conductas de descanso predominaron en los cuatro sujetos, mientras que a la locomoción se dedicó cerca de una décima parte del tiempo. A partir de la comparación de los resultados de distintos estudios con el grupo observado en el presente trabajo, se discute en términos de la posible relevancia funcional que tienen factores de tipo geocológico y de interacción, así como condiciones de manejo, en la emisión y distribución espacio-temporal del comportamiento de animales en cautiverio.

Palabras clave: Ajuste conductual, Distribución espacio-temporal, Cautiverio, Monos vervet.

Abstract

Animals can adjust their behavior in correspondence to changes in stimuli and relational properties between stimuli that structure their changing environment; thus, it might be expected that an organism exposed to different environments (i.e. primates under different life conditions regarding number, type and distribution of objects and presence/absence of other individuals) embody different individual behavioral patterns, independently of its species membership, which allow it to adjust to environmental changes. In order to study this behavioral adjustment to different conditions, using a focal sampling with continuous recording, it was conducted a systematic observation of the behavior displayed by a captive group of vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops pygerythrus*), detecting its temporal and spatial distribution. We videotaped the group during 30 consecutive days, 160 min per day, two 20 min period per day by individual (i.e. 40 min per day). Results showed that resting behaviors were predominant in all four subjects, whereas locomotion represented the tenth part of the time spent. Through the comparison of different studies made with the present group, it is discussed in terms of the possible functional relevance of geo-ecological and interactive factors in spatiotemporal behavior of captive animals and handling conditions to which they are exposed in their life.

Keywords: Behavioral adjustment, Spatiotemporal distribution, Captivity, Vervet monkeys.

*Correspondencia: Dr. Gerardo Alfonso Ortiz Rueda. Calle Francisco de Quevedo #180, Col. Arcos Vallarta. Guadalajara, Jalisco, C.P. 44130. México. Teléfono: +52 (33) 38180730 Ext. 33315. oruga@cencar.udg.mx

Este es un artículo de libre acceso distribuido bajo los términos de la licencia de Creative Commons, (<http://creativecommons.org/licenses/bync/3.0>), que permite el uso no comercial, distribución y reproducción en algún medio, siempre que la obra original sea debidamente citada.



I. Introducción

Algunas de las razones por las cuales los primeros animales fueron mantenidos en zoológicos se relacionan con funciones tales como signos de estatus, protección, fuentes de ingresos, sujetos experimentales, animales para sacrificio con fines religiosos, entre otros.^{1,2} En la actualidad, sin embargo, el propósito de los zoológicos ha cambiado de la exhibición para entretenimiento, a una función de conservación, educación y reintroducción de animales salvajes, evitando la captura de más individuos del medio silvestre, preservando la diversidad genética y tratando de mantener las adaptaciones de rasgos comportamentales del medio silvestre.³⁻⁵

Estas nuevas funciones de los zoológicos han posibilitado el estudio de muchos aspectos que, en vida silvestre, sería imposible determinar y que podrían ser compartidos entre animales en libertad y en cautiverio. Sin embargo, los animales que permanecen cautivos generalmente experimentan condiciones de vida drásticamente diferentes a las encontradas en su ambiente original.⁶

Tal es el caso de los primates mantenidos en zoológicos, que además de llevar una vida libre de la mayoría de los peligros que encontrarían en su ambiente natural (i.e. presencia de depredadores y condiciones climáticas adversas), tienen asegurado un suministro estable de alimentos, agua y atención veterinaria. Estas condiciones pueden contribuir a la suposición de que la mayoría de las especies cautivas son más sanas, viven más y se reproducen de forma más eficiente que sus conespecíficos que viven en libertad (i.e. están mejor adaptados). No obstante, en condiciones de cautiverio, es común observar que los individuos presentan estados de salud deteriorados y conductas, consideradas anómalas que difícilmente son observadas en su medio ambiente natural, como regurgitación, re-ingestión, automutilación y, en general, conductas repetitivas (i.e. estereotipias), las cuales, podrían estar contribuyendo a ese deterioro de su estado de salud.^{3, 7-10}

Algunas explicaciones suponen el efecto de factores de tipo nutricional o de manejo sobre la emisión de éstas conductas anómalas, aunado a que la estructuración de los encierros en los que permanecen, más que obedecer a las características conductuales o del hábitat “natural” de la especie a la que pertenecen, obedecen a cuestiones como la imagen del zoológico o la facilidad de observación por parte de los espectadores.¹¹ Como consecuencia de este tipo de entorno deficiente, los individuos presentan dificultades al ajustarse al mismo, mostrando signos claros de un bienestar comprometido, como los mencionados anteriormente.

Una forma de identificar el estado de un animal, y saber si su bienestar está comprometido o no, es observando su comportamiento. Éste suele ser un indicio de cómo el individuo se está enfrentando y ajustando a la estimulación que recibe de su entorno; algunos autores sugieren que esto depende, en cierto grado, de la asimetría que la condición de cautiverio ofrece respecto del ambiente natural para la especie.^{6,12,13}

En general, se pueden identificar dos posturas respecto a lo que puede ser identificado como bienestar animal; en primer lugar, desde un punto de vista etológico, se sugiere que existen necesidades de comportamiento, entendidas como comportamientos relevantes para la especie (i.e. patrones de acción modal, patrones fijos de acción) que el animal, como individuo, está alta e internamente motivado a realizar, independientemente de sus condiciones ambientales.^{10,14,15} Por tanto, se habla de bienestar cuando el individuo emite patrones conductuales característicos de su especie, como resultado de la exposición a estímulos disparadores que los provocan, entendiendo que los animales no emitirán dichos patrones en el caso de la ausencia de dichos estímulos.^{1,16,17}

En segundo lugar, desde un punto de vista psicológico, se asume que el comportamiento permite el ajuste del individuo a los continuos cambios del entorno en el que sobrevive, cambios que no solo ocurren a nivel de las propiedades estimulativas propias de los

elementos que componen el ambiente sino, además, respecto de los cambios momento a momento de las relaciones entre las propiedades funcionales de tales elementos. Así, es plausible asumir que la cantidad y distribución de objetos e individuos de la misma y distintas especies, así como las relaciones que se establecen entre tales elementos, pueden modular patrones de comportamiento específicos.^{18,19} Podría entonces esperarse que individuos expuestos a diferentes entornos (i.e. condiciones de libertad o cautiverio), expresaran patrones de comportamiento distintos, independientes de su pertenencia a una especie, que precisamente le permitieran ajustarse a los cambios del medio que enfrenta. Cabe aclarar que ello no implica, necesariamente, que cualquier cambio del ambiente tenga como consecuencia una alteración en el comportamiento del individuo.

Bajo esta lógica, Ortiz¹⁹ planteó un modelo que permite analizar aspectos relacionados con la densificación, complejidad y variabilidad ambiental y su posible participación en la modulación en la emisión y distribución espacio temporal del comportamiento. Así, se plantea una metodología que permite la clasificación, identificación y manipulación de factores relevantes para el ajuste a diferentes condiciones de vida (i.e. libertad y cautiverio); además de permitir, en un primer momento, la descripción analítica del comportamiento y sus determinantes ambientales, se busca utilizar la información recabada en el establecimiento de estrategias de manejo de los organismos en cautiverio, más racionales y sistemáticas, orientadas al ajuste conductual del individuo.

Para lograr su objetivo, como primer paso, una parte de dicho modelo propone la descripción de formas y categorías del medio ecológico, planteando para ello categorías tales como: a) factores geofísicos (i.e. elementos físicos-químicos del medio como aromas, colores o sabores), b) factores geoecológicos (i.e. distribución geográfica de elementos como el tipo de terreno, el encierro, localización y cantidad de zonas de alimentación, descanso y protección), así

como c) factores de interacción intra e interespecíficos (i.e. presencia o ausencia de otras especies o individuos, relaciones de simpatría o competencia que se establecen entre el individuo o grupo objetivo y otros con los que entra en contacto).

Dicho modelo ha sido utilizado para identificar variables que pueden afectar la distribución espacio-temporal de las conductas emitidas por individuos de diferentes especies de primates tanto en condiciones de cautiverio, tales como gorilas de tierras bajas, monos araña,²⁰ y monos vervet,^{11,21-24} como en condiciones de libertad (e.g. mono aullador negro).²⁴

La especie que ha sido objeto de un mayor número de investigaciones dentro de esta línea, es el mono vervet (*Cercopithecus aethiops pygerythrus*). Como especie, en condiciones de libertad, están adaptados a ambientes secos y calientes con suministros de comida inestables. Son considerados omnívoros oportunistas ya que, aunque prefieren la fruta, comen una variedad de vegetación incluyendo hojas, flores, semillas, raíces y corteza de árbol; incluso complementan su dieta con insectos, huevos de aves, pequeños pájaros, reptiles y pequeños roedores. Pueden encontrarse tanto a nivel del suelo, como en árboles, usándolos para dormir, descansar, como protección y para alimentarse.²⁵

En condiciones de cautiverio, se ha dado seguimiento a un grupo de monos vervet pertenecientes al zoológico Guadalajara. Dicho grupo conformado por un macho adulto, dos hembras adultas y una hembra juvenil, permaneció durante aproximadamente un año en un encierro en la zona de exhibición para primates conocida como "Monkey Land". Mientras estuvieron en dicha ubicación (encierro B), se llevó a cabo un estudio, aún sin publicar, en el que describieron las condiciones del hábitat artificial y de los patrones conductuales desplegados, condiciones distintas, a su vez, de las identificadas en estudios previos con la misma tropa, pues se encontraban en un encierro distinto (encierro A). ^{11,21-22}

En general, los resultados de dicho estudio muestran diferencias entre encierros, tanto en la emisión como en la distribución de comportamiento, repartándose el tiempo total de observación entre las conductas registradas de manera más uniforme, si bien sigue predominando el descanso.

A finales del año, debido al arribo de un grupo de una nueva especie, fueron trasladados a un nuevo encierro (encierro C), en el área de cuarentena del zoológico, cambiando tanto las dimensiones del encierro y los objetos dentro del espacio, como el hecho de que ya no se encontraban en exhibición (i.e. ausencia de espectadores). De acuerdo con el modelo Ortiz,¹⁹ puesto que los encierros son diferentes y, por tanto, los elementos geo-ecológicos y de interacción también son distintos, sería factible observar diferencias en la distribución espacial y temporal de los patrones conductuales emitidos por los individuos del grupo en cada uno de los diferentes encierros, siempre y cuando los elementos variantes fueran relevantes para el individuo.

Bajo tal supuesto, el presente trabajo de investigación es una continuación de los estudios que se han hecho con el grupo de monos vervet (*Cercopithecus aethiops pygerythrus*) del zoológico Guadalajara, en aras de identificar si los cambios en los factores geoecológicos y de interacción implicados en el manejo e instalación en nuevos encierros, suponen efectos en la emisión y distribución espacio-temporal de patrones conductuales en este grupo de primates. En caso de que cambios en los factores geoecológicos tengan un efecto importante, se esperarían encontrar valores distintos en cuanto la emisión y distribución espacio-temporal de las conductas de los sujetos estudiados. Sin embargo, dada su historia de manejo en el propio zoológico, donde hay un cambio frecuente de encierro, es plausible suponer que las alteraciones respecto de los factores relacionados con el número, tipo y distribución de objetos en el encierro (i.e. factores geoecológicos) tengan efectos marginales sobre la emisión y distribución de las conductas, siendo los factores de

interacción (i.e. presencia o ausencia de espectadores/visitantes) más relevantes en las diferencias posibles de los valores de distribución temporal del comportamiento.

En la misma lógica, se busca identificar el efecto que sobre la emisión y distribución espacio-temporal del comportamiento individual de los miembros del grupo tiene el cambio de condición de vida, a saber, reducción del encierro, cambio de tipo y distribución de objetos, así como ausencia de contacto con visitantes al zoológico, por encontrarse en el área denominada de cuarentena.

2. Métodos

2.1. Sujetos

Para el presente estudio se observó a un grupo de monos vervet en cautiverio (*Cercopithecus aethiops pygerythrus*) pertenecientes al zoológico Guadalajara, ubicado en la ciudad de Guadalajara, Jalisco (México). Al momento del estudio, el grupo estuvo constituido por un macho adulto, dos hembras adultas (Hembra 1 que se encontraba enferma y Hembra 2) y una hembra juvenil.

2.2. Escenario de observación

Los sujetos se encontraban en un área de encierro (5.53 m de largo por 5.40 m de ancho y 2.15 m de altura), delimitado por rejas de alambre de acero inoxidable; el techo, del mismo material, contaba adicionalmente con paneles de aluminio que cubrían parcialmente el área del encierro (Ver Figura 1).

Dentro del encierro se localizaban ocho cuerdas en forma de columpio (G) y 7 rectas (H) que pendían del techo distribuidas en todo el recinto; en el área cercana del lado derecho, un tronco (objeto C) colocado en el piso, acomodado de tal forma que quedaba apoyado en la parte inferior pero elevado hacia la parte superior y amarrado por un alambre a la reja. En el área cercana central superior, se encontraba un tubo de pvc (objeto B) colgado por dos cuerdas del techo,

en el área cercana izquierda superior, una tarima (objeto A2) de aproximadamente 1.22 cm de largo por 49 cm de ancho y 16 cm de espesor colgada del techo por cuatro cuerdas. En la parte lejana del lado izquierdo se encontraba el punto ciego (PC) con una dimensión aproximada de 1.60 de largo, que consistía en una tabla y una lona colocados de

tal forma que brindaban una especie de guarida, dentro de la cual se encontraba otra tarima (objeto A1) amarrada por cuatro cuerdas. El piso del encierro era de tierra compactada. En el esquema se representa la puerta del encierro (F), el comedero (objeto E) y el bebedero (objeto D).

Figura 1

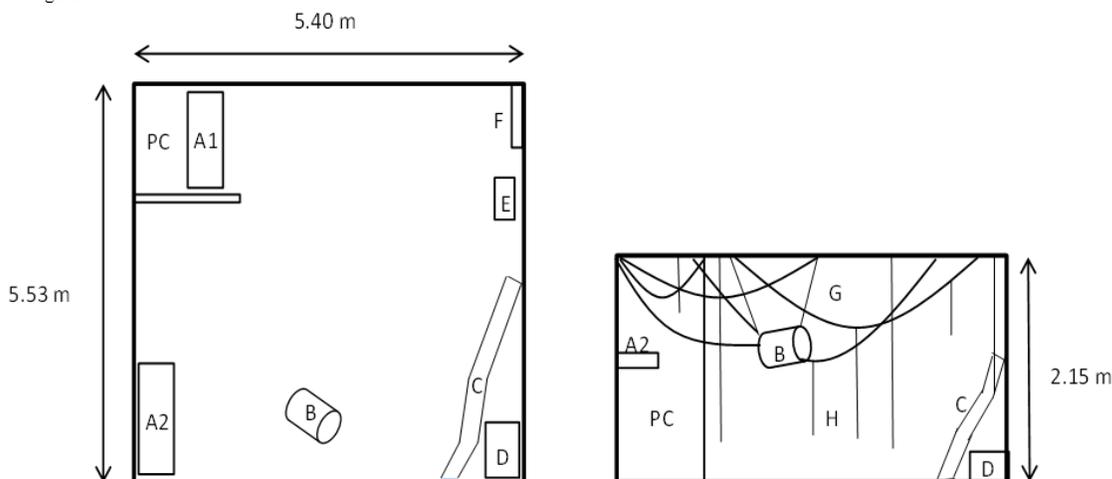


Figura 1. Diagrama del encierro. La figura de la izquierda presenta el encierro desde una vista aérea, mientras que la figura de la derecha presenta una vista frontal.

2.3. Materiales e instrumentos

Para la observación se utilizó una cámara de video Sony Handycam DCR-SR85. Para el registro y el muestreo de las conductas video grabadas, se utilizó el programa The Observer 5.0 por Noldus instalado en una PC pentium IV de marca comercial, que permitió asignar un código a cada patrón conductual y registrar, momento a momento, la conducta emitida por el individuo observado.

2.4. Procedimiento

Los sujetos fueron videograbados durante 160 minutos al día, 20 minutos por cada individuo, en dos secuencias, sumando en total 40 minutos por individuo por día, en un periodo

de 30 días consecutivos, de lunes a domingo, de 11:00 am a 13:40 pm, durante los meses de enero y febrero del 2013, utilizando una técnica de observación focal con un registro continuo.²⁶ Con el fin de tener muestras conductuales de todos los sujetos en los distintos momentos de grabación, se utilizó una técnica que se denominó de carrusel. En ella, se asignó un orden de grabación a cada sujeto, de manera que aquel que un día era grabado en el primer periodo (11:00 a 11:20), el siguiente cambiaba su turno al final (12:00 a 12:20), al tiempo que el sujeto observado en el segundo turno el primer día (11:20 a 11:40), el siguiente día tomaba el primer turno de observación. Con ello, durante todo el estudio, cada sujeto fue grabado en los distintos periodos de 20 minutos, en cada día de la semana.

Con fines analíticos, y para identificar si la rutina de presencia y ausencia de visitantes (i.e. factores de interacción) establecida en encierros previos de exhibición mantenía un efecto en el presente encierro (i.e. en área de cuarentena) se diferenciaron dos bloques de días: a) lunes, martes y miércoles (i.e. considerados de baja afluencia de visitantes en exhibición) y, b) jueves, viernes, sábado y domingo (i.e. considerados de alta afluencia de visitantes en exhibición), para mantener los criterios temporales utilizados en estudios previos respecto de la densidad de espectadores. En el presente estudio no había espectadores como tal, ya que los monos se encontraban en un encierro en la zona de cuarentena, en el cual se prohíbe la entrada de personas ajenas al personal del zoológico, si bien durante aproximadamente 10 años estuvieron en encierros de exhibición donde

experimentaron esta secuencia (i.e. baja/alta afluencia de visitantes) de manera cotidiana.

Para el estudio de la distribución espacial de los patrones de comportamiento, el encierro se dividió en seis secciones, cada una de las cuales a su vez se dividió en superior e inferior, resultando en 12 espacios posibles de localización (Ver Figura 2). De tal forma, se obtuvieron las secciones CDI (cercano derecho inferior), CDS (cercano derecho superior), CCI (cercano central inferior), CCS (cercano central superior), CII (cercano izquierdo inferior), CIS (cercano izquierdo superior), LDI (lejano derecho inferior), LDS (lejano derecho superior), LCI (lejano central inferior), LCS (lejano central superior), LII (lejano izquierdo inferior) y LIS (lejano izquierdo superior).

Figura 2

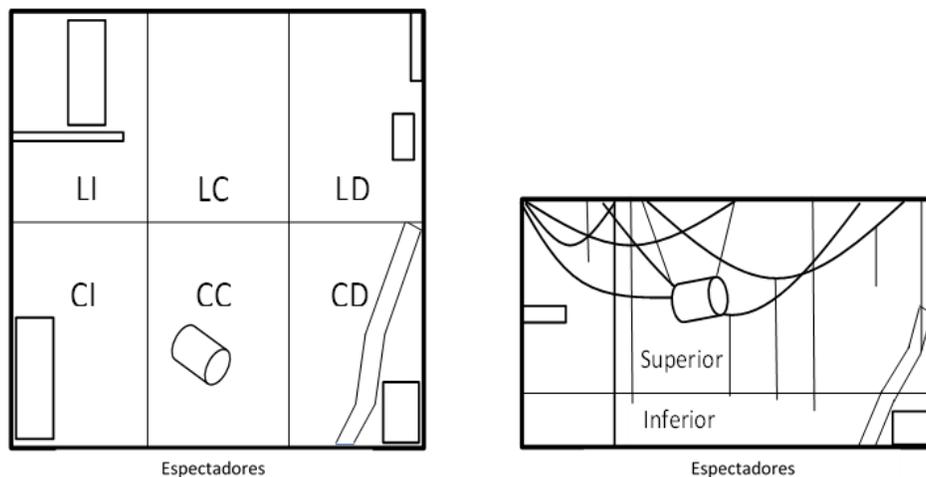


Figura 2. División del encierro conforme la cercanía (C), lejanía (L) respecto de la ubicación de los “espectadores”, observador y cámara (izquierda, central o derecha).

Con el fin de dar confiabilidad a los datos registrados, dos observadores entrenados registraron, de manera independiente, los videos obtenidos durante el estudio; después de obtener los datos, se analizaron las inconsistencias de registro (i.e. desacuerdos)

revisando y acordando respecto del patrón conductual por registrar como dato final.

Al ser un estudio observacional de registro del comportamiento con cámaras de video sin implicar manipulación ni alteración del manejo cotidiano del animal en sus condiciones

normales de cautiverio, el presente trabajo cumple a cabalidad con la norma mexicana NMX-AA-165-SCFI-2014 que establece los requisitos para certificación respecto de, entre otras, la investigación en zoológicos.

2.5. Catálogo conductual

Las conductas registradas fueron locomoción, agonismo, descanso, acicalamiento, afiliación (i.e. aloacicalamiento y proximidad) y juego, definidas con base en el catálogo comportamental presentado originalmente por Carrera-Sánchez²⁷ y que ha sido utilizado previamente:^{11,21,22}

- a) Locomoción: moverse de un lugar a otro.
- b) Descanso: comportamiento sedentario en el cual un individuo mantiene una postura, sea acostado, sentado o colgado.
- c) Agonismo: grupo de comportamientos que constituyen un mecanismo de competición proximal. Puede implicar balancear las manos (un individuo con los brazos ligeramente extendidos golpea el cuerpo, o se enfrenta a un segundo animal) mostrando sus dientes (el transmisor dirige sus ojos hacia un co-específico mientras abre su boca, mostrando los dientes y las encías), y/o desplazamiento (el transmisor se mueve a un lugar donde el receptor está localizado, forzándolo a moverse del lugar dejándolo libre para el transmisor).
- d) Acicalamiento: autocuidado de la superficie del cuerpo que puede implicar rascarse (movimiento de rápido ascenso y descenso de los dedos de la mano colocando las uñas en contra de una parte específica del cuerpo) y/o lamiendo (el animal corre su lengua directamente sobre una parte de su cuerpo).
- e) Afiliación (i.e. conductas que promueven cohesión grupal o incremento de vínculos interindividuales):

i. Aloacicalamiento: Acicalamiento dirigido a otro individuo.

ii. Proximidad: Sentarse junto a otro individuo, en contacto o a una distancia máxima de 30cm.

f) Juego: Acto que permite practicar y perfeccionar las técnicas de pelea y sujeción de dos individuos entre sí, parecido al agonismo, pero de mayor duración, y termina cuando uno de los individuos se retira.

g) Otras conductas: alimentación, conducta sexual y estancia en punto ciego (que se consideró zona de resguardo).

3. Resultados

En la Figura 3 se muestra la proporción de tiempo invertido en las conductas emitidas para el grupo observado, independientemente del sujeto.

En general, las conductas de descanso (i.e. acostado, sentado, colgado) en los cuatro sujetos muestran una mayor proporción temporal con 42% del total del tiempo que fue de 80 horas, seguido de otras conductas con un porcentaje de 33%, dentro de las cuales las predominantes fueron la conducta de alimentación con 11.3% y el tiempo que pasaban en el punto ciego con 21.6%. Las conductas de afiliación (i.e. aloacicalamiento y proximidad) representaron un 12.6% del total del tiempo observado, mientras que en locomoción pasaron un 9.5% del tiempo. Aquellas a las que dedicaron un menor tiempo fueron las conductas de acicalamiento (acicalar mano, acicalar boca) con 2.6%, conductas agonistas (desplazamiento, manotazos, mostrar dientes) con un 0.1%, y con tan solo un 0.02% las conductas de juego (individual, social).

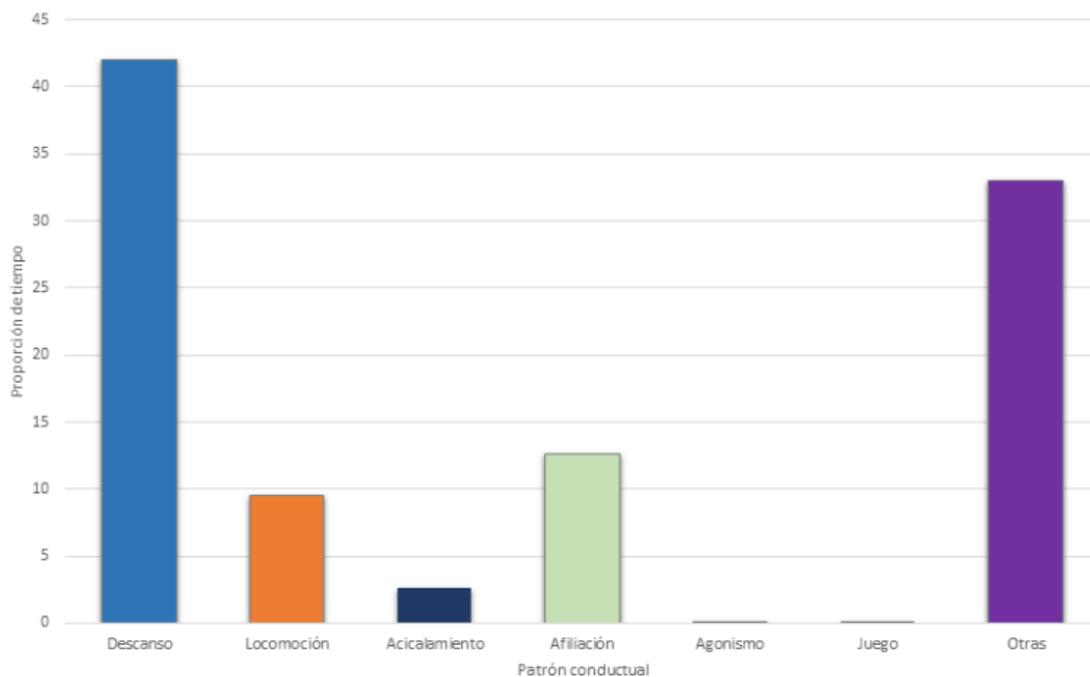


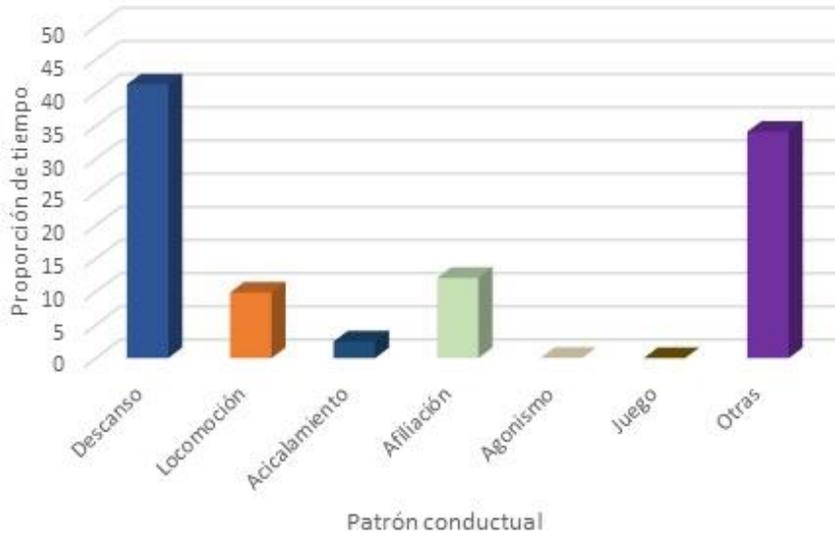
Figura 3. Proporción de tiempo de las conductas registradas.

Con respecto a las diferencias entre los resultados en relación con la densidad de espectadores (alta-baja, recordando que en realidad no hay espectadores y que tal nomenclatura se mantuvo con fines comparativos de los días que, en estudios previos, correspondían con dicha variable), en la Figura 4 se muestran los resultados, utilizando la misma asignación de tonos que la figura previa. En general, no se observan diferencias relevantes; así, el descanso ocupa un 41.3% del tiempo total en baja y 42.7% en alta; la locomoción 9.9% en baja y 9.1% en alta, el acicalamiento 2.5% en baja y 2.7% en alta.

Por su parte, la afiliación representa el 12.1% del tiempo total de observación en baja y 13.2% en alta, el agonismo 0.04% en baja y 0.2% en alta, el juego 0.02% en baja y 0.02% en alta y, finalmente, otras conductas (comer, conducta sexual, punto ciego) 34.1% en baja y 31.9% en alta.

En cuanto a las diferencias individuales respecto de la distribución temporal de las distintas conductas registradas, en la Figura 5 se presentan los datos por sujeto en la misma distribución de colores que en las figuras previas.

Densidad Baja



Densidad Alta

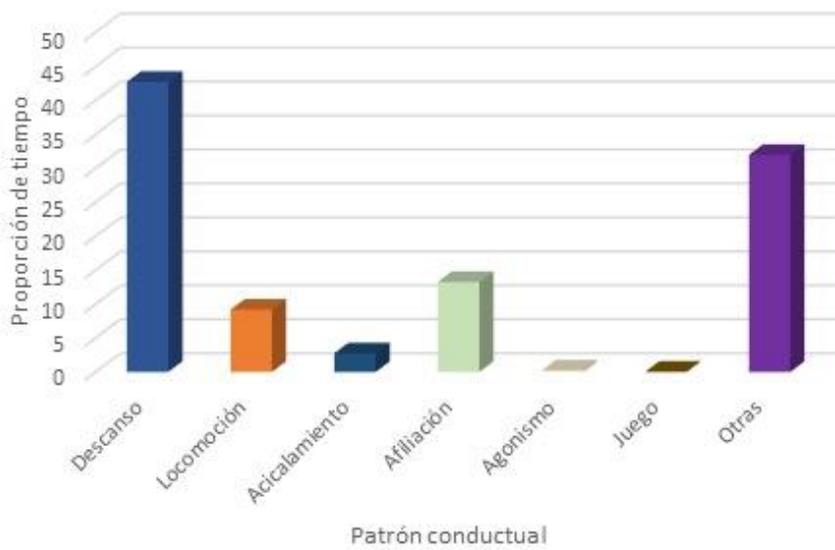


Figura 4. Proporción de tiempo en relación con la densidad de espectadores.

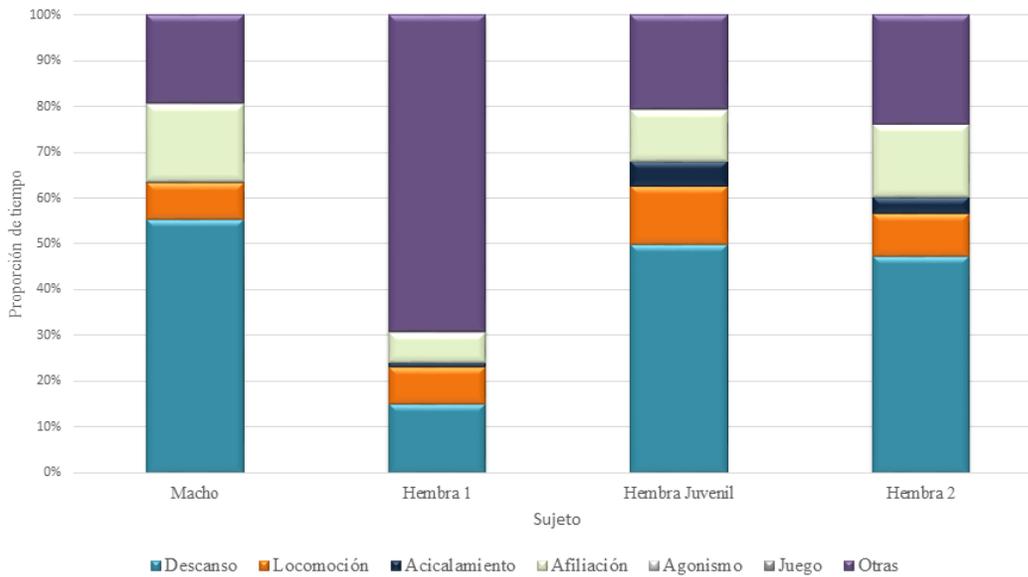


Figura 5. Proporción de tiempo por sujeto.

Como se puede observar, el macho y la hembra juvenil pasaron una mayor cantidad de tiempo descansando con 55.4% y 49.7% respectivamente. El macho fue el único que emitió comportamiento de juego tanto individual como social, aunque el tiempo que pasó en este comportamiento fue muy bajo (0.1%) y estuvo involucrado un mayor tiempo en conductas afiliativas (16.9%). La Hembra 1, en comparación con los demás individuos, pasó menor tiempo dedicada a conductas de afiliación (6.6%), aunque fue la que pasó más tiempo en el punto ciego (65.2%). La Hembra juvenil, la más joven de todos, es la que tuvo un mayor porcentaje de tiempo de

locomoción (12.7%) y acicalamiento (5.7%). Finalmente, La Hembra 2 es la que pasó un menor tiempo realizando conductas agonistas (0.07%), y la segunda mayor proporción de tiempo en conductas de locomoción (9.2%), después de la Hembra juvenil.

Las figuras 6 y 7 muestran la distribución espacial de uso de zonas, considerando tanto el total del grupo, como los datos parciales de cada sujeto; los colores utilizado para los diferentes porcentajes fueron: 0-5% (blanco), 5-15% (verde), 15-25% (amarillo) y 25% en adelante (rojo), que representaron el tiempo transcurrido en ciertas zonas del encierro.

LII	LCI	LDI
16%	0.7%	8.2%
CII	CCI	CDI
6.3%	1.4%	6.3%

LIS	LCS	LDS
13.8%	0.3%	1.1%
CIS	CCS	CDS
34.6%	8%	3.1%

Figura 6. Porcentaje de tiempo en relación con la distribución de comportamientos de todo el grupo por zona.

Como se puede observar, el 34.6% del tiempo lo pasaron en la zona Cercana Izquierda Superior (CIS), donde se encontraba la tarima. Las siguientes zonas en las que pasaron mayor parte del tiempo con un 16% y 13.7% fueron la Lejana Izquierda Inferior (LII) y Lejana Izquierda Superior (LDI) respectivamente, que correspondían a la zona de resguardo (punto ciego). Las zonas menos utilizadas en general fueron la Lejana Central Superior (LCS) con 0.3%, Lejana Central Inferior (LCI) 0.75%, Lejana Derecha Superior (LDS) 1.1%, y Cercana Central Inferior (CCI) con 1.4%, en las cuales, coincidentemente, no había ningún objeto o zona de resguardo, ni de alimentación. Respecto a la diferencia en la distribución de tiempo respecto a las zonas

superiores de las zonas inferiores, fue de 60.9% y 39% respectivamente, lo que muestra que pasaron más tiempo en las zonas superiores.

En relación con las diferencias individuales (ver Figura 7), tanto el Macho como la Hembra Juvenil y la Hembra 2 pasaron la mayor parte del tiempo en la zona Cercana Izquierda Superior (CIS, 32.6%), donde se encontraba la tarima. El macho fue el único que pasó una gran cantidad de tiempo en la zona Cercana Derecha Inferior (CDI) 21.5% y la zona Lejana Derecha Inferior (LDI) 13.3% (zona de alimentación), pasando mayor tiempo en las zonas cercanas que en las lejanas.

Macho

LII	LCI	LDI	LIS	LCS	LDS
11.2%	1.3%	13.3%	0.9%	0%	0.3%
CII	CCI	CDI	CIS	CCS	CDS
7.4%	3%	21.5%	32.6%	5.1%	3.3%

Hembra 1

LII	LCI	LDI	LIS	LCS	LDS
42.5%	0.8%	4.1%	29.6%	0%	0%
CII	CCI	CDI	CIS	CCS	CDS
7.2%	1.3%	1.1%	11.1%	0%	2.1%

Hembra Juvenil

LII	LCI	LDI	LIS	LCS	LDS
8%	0.6%	7.4%	10.1%	0.5%	1.2%
CII	CCI	CDI	CIS	CCS	CDS
7.4%	1%	2%	41%	15.3%	5.2%

Hembra 2

LII	LCI	LDI	LIS	LCS	LDS
2.9%	0.3%	7.7%	14.7%	0.6%	3%
CII	CCI	CDI	CIS	CCS	CDS
3.4%	0.4%	0.5%	53.4%	11.5%	1.6%

Figura 7. Porcentaje de tiempo por sujeto (Macho, Hembra 1, Hembra Juvenil y Hembra 2) con relación a la distribución de comportamientos por zona.

La Hembra 1, que en el momento del estudio se encontraba enferma, fue la que pasó un mayor tiempo en el punto ciego (zona de resguardo) tanto en la zona Lejana Izquierda Inferior (LII, 42.5%), como en la Lejana Izquierda Superior (LIS) 29.6%.

Por su parte, se puede observar que tanto la Hembra juvenil como la Hembra 2 a pesar de mostrar mayor preferencia por ciertas zonas (LIS, CIS y CCS) que coinciden con la ubicación de objetos en el encierro, distribuyeron algo de su tiempo entre todas las zonas del encierro, a comparación del Macho y Hembra 1, los cuales distribuyeron su tiempo solo en algunas zonas, llegando a no pasar tiempo en otras.

Después de verificar la normalidad de la distribución de los datos en alta y baja afluencia de visitantes utilizando el estadígrafo de Kolmogorov-Smirnov, para verificar la normalidad de la distribución de los datos ($z=1.196$, $p=.115$ y $z=1.176$, $p=.126$, respectivamente), se aplicó la prueba t de Student para verificar la posible existencia de diferencias estadísticamente significativas entre las diferentes condiciones de afluencia de visitantes (recuérdese que tal diferencia es nominal en el presente estudio). No se observaron diferencias significativas respecto de la distribución temporal de la conducta en el total grupal ni por sujeto.

4. Discusión

En general, los datos mostraron que las conductas de descanso fueron las predominantes en los cuatro sujetos, alrededor del 40% del tiempo total dedicado, mientras que a la locomoción se dedicó cerca de una décima parte del tiempo grupal. La segunda categoría predominante fue la del punto ciego, es decir el tiempo que pasaban en la zona de resguardo (aunque no fue posible observar qué conducta desplegaban es muy posible que fuera de descanso, afiliación o alimentación, debido a que fueron las conductas predominantes). Tanto a la afiliación como a la alimentación los individuos dedicaron un tiempo similar, al tiempo que las

conductas que se presentaron en un menor porcentaje fueron agonismo y juego. No se observaron diferencias al analizar los resultados distinguiendo los días como si correspondieran a diferentes densidades de espectadores (alta vs baja).

Las diferencias individuales mostraron que el Macho fue el que más descansó y el que estuvo involucrado en un mayor número de conductas afiliativas. Por su parte, la Hembra 1 pasó un mayor tiempo en la zona de resguardo o punto ciego, probablemente descansando y, finalmente, tanto la Hembra juvenil como la Hembra 2 tuvieron un mayor porcentaje de locomoción. Finalmente, con respecto a la distribución espacial se observó que los sujetos pasaron un mayor tiempo en zonas que contenían estructuras, en la zona de resguardo, y en general en las zonas superiores, debido a que la mayoría de las estructuras se encontraban en dichas zonas.

En cuanto a la elevada proporción de descanso y poca locomoción en los cuatro sujetos, en un estudio anterior¹¹ se encontró en el mismo grupo hasta un 88% de descanso y un 8.5% de locomoción, en promedio, mientras los monos se encontraban en un encierro distinto al actual (encierro A: con área de 36m² y volumen de 61.2m³) y expuestos a una cantidad variable de visitantes por día. Este tipo de hallazgo (i.e. alta proporción de tiempo dedicada al descanso y tiempo considerablemente menor dedicado a la locomoción), ha sido consistente al estudiar a este grupo bajo distintas condiciones de cautiverio.^{22,23} Por ejemplo, en un estudio inédito, que se realizó cuando el grupo se encontraba en una zona de exhibición conocida como “Monkey Land” (encierro B; con área de 72m² y volumen de 576.2m³), la proporción de descanso fue, en promedio entre días de alta y baja afluencia de visitantes, de 58.5%, mientras que el dato de locomoción fue de 12%.

Los resultados obtenidos en el presente estudio, en comparación con los obtenidos con el mismo grupo en dos encierros distintos I (i.e. encierro A^{11,22} encierro B), si bien no permiten identificar un efecto robusto

respecto de factores geo-ecológicos (i.e. número, tipo y distribución de objetos, dimensiones del encierro), si sugieren la posible participación de variables relacionadas con factores de éste tipo en la modulación de la emisión de patrones conductuales de los individuos observados, a saber el volumen del encierro. En el presente estudio, dicha variable (encierro C: con área de 29m² y volumen de 64m³) supone un valor ligeramente superior al que tenía el encierro A (que presentaba los mayores niveles de descanso y la menor proporción de tiempo dedicada a locomoción) y parece corresponder con la diferencia de tiempo dedicado a descanso (mayor en encierro más pequeño) y locomoción (mayor tiempo dedicado en encierro más grande); sin embargo, si bien las dimensiones del encierro B (área de 72m² y volumen de 576.2m³) son mayores, lo que pudiera suponer un incremento en la actividad y disminución en el tiempo dedicado al descanso, dicha diferencia no se corresponde con los resultados obtenidos, al menos en el caso del descanso, pues en el encierro con mayores dimensiones se encuentra más tiempo dedicado a dicha actividad (i.e. 58.5 vs. 41.9%), al tiempo que hay poca diferencia respecto de la locomoción (i.e. 12 vs. 9.5%).

El estudio de otras especies de primates en cautiverio ha arrojado, en el mismo sentido, resultados variables respecto de patrones de descanso y locomoción y su relación con las diferencias entre encierros. Por ejemplo, Wilson²⁸ visitó 41 zoológicos diferentes en 7 países europeos, midiendo el nivel de actividad de dos especies de primates distintas, observándolos durante una hora por grupo durante dos días consecutivos. La medida utilizada fue el cambio de ubicación (0.5m) de uno o más de los individuos respecto del período previo de observación (30s). De los 68 grupos de orangutanes que observó, 33 fueron clasificados como inactivos (<33% de actividad registrada dedicada al patrón cambio de ubicación), 22 como activos (33 a 67%) y 13 como extremadamente activos (>67%), mientras que de los 43 grupos de gorilas que observó

clasificó 20 como inactivos, 13 como activos y 10 como extremadamente activos. Por su parte Perkins,²⁸ continuando el trabajo previo,³⁰ visitó 9 zoológicos, observando a 29 orangutanes durante 6 sesiones de 1 hora; sus resultados mostraron que, para los animales de menos de 10 años de edad, el nivel de actividad era mayor de 60% del total de actividad, y que para los animales solitarios y adultos era del 12-38%.

Mientras que en el primer caso²⁸ se atribuye el nivel de actividad a factores como número de animales y presencia de objetos estacionarios, temporales y móviles (i.e. factores geoeológicos y de interacción en términos de la propuesta de Ortiz¹⁹), sugiriendo que probablemente los objetos dentro del ambiente sean más importantes que el tamaño o construcción del encierro para estos primates, el segundo estudio,²⁹ además de encontrar que el número de animales y objetos móviles son factores importantes, agrega la cantidad de superficie utilizable y volumen del encierro, concluyendo que encierros grandes, que contengan gran número de objetos móviles y que provean de oportunidades sociales, promoverán mayores niveles de actividad, al menos en orangutanes o en chimpancés.³⁰ En este sentido, las dimensiones del encierro podrían, en parte, explicar las diferencias encontradas entre los valores obtenidos para los encierros A y C (presente estudio), aunque no corresponde por completo respecto de los resultados del encierro B, considerablemente mayor que los otros dos, y con diferente densidad y distribución de objetos.

Una explicación plausible, que concuerda con la propuesta general en que descansa el presente estudio,¹⁹ contempla el hecho de que son animales nacidos en cautiverio y acostumbrados a cambios de encierro, más o menos continuos. Dependiendo de las necesidades de exhibición del zoológico, pasan temporadas en jaulas pequeñas en zonas sin público (área de cuarentena) o son cambiados de área dependiendo de la llegada de nuevas especies que pueden ocupar su espacio o de la construcción de nuevas áreas

de exhibición (i.e. “Monkey Land” del zoológico Guadalajara).

Como resultado de este cambio consistente en las condiciones geoecológicas del encierro, pareciera que las variables asociadas a este tipo de factores (i.e. número de objetos y zonas de alimentación, descanso y protección, distribución geográfica de los mismos), pierden relevancia funcional. A su vez, es posible que estar expuestos a determinadas condiciones durante un largo tiempo (i.e. el grupo vivió durante más de 10 años en situación de exhibición, con una rutina estable respecto de la afluencia de visitantes en días particulares), no tiene un efecto a largo plazo pues se ajustan rápidamente a una nueva condición, confirmándose por el hallazgo de no encontrar diferencias al analizar los datos como si los individuos hubieran estado expuestos a altas y bajas densidades de espectadores/visitantes. En estudios previos con el mismo grupo, ya descritos,^{11,22,23} se presentaron diferencias importantes respecto de la distribución temporal del comportamiento entre días con alta o baja afluencia de espectadores.

Se podría especular que pudieran ser factores asociados a la interacción intraespecífica los relevantes para observar un cambio en la distribución temporal del comportamiento, a saber, tamaño del grupo, composición del grupo en términos de razón machos-hembras, adultos-juveniles-infantes, así como relaciones de jerarquía entre los integrantes. Tal hipótesis puede sostenerse en datos encontrados en un estudio previo,¹¹ quienes identificaron diferencias en el tiempo dedicado al descanso, locomoción y afiliación antes y después del nacimiento de un integrante del grupo, diferencias que se mantienen respecto de los resultados del presente estudio, en que la composición del grupo es distinta a lo que se presentaba en los estudios/encierros previos. En este sentido, actualmente se están realizando observaciones con el mismo grupo de monos del Zoo Guadalajara, pero con una diferencia que puede ser relevante en relación con los factores de interacción: la muerte de la

Hembra adulta, que se encontraba enferma en el momento de realizar la presente investigación. Es factible asumir que los datos que puedan encontrarse arrojarán un mayor entendimiento sobre la posible modulación de los factores de interacción sobre la emisión y distribución espacio-temporal de la conducta en cautiverio.

De ser cierto lo hasta aquí planteado, las implicaciones para el establecimiento y adecuado funcionamiento de programas de enriquecimiento ambiental serían importantes, pues no podrían estar, necesariamente, basados en aspectos relacionados con la novedad del estímulo como fuente probable de variabilidad conductual, uno de los objetivos primordiales de los programas de enriquecimiento en la actualidad.

Respecto a la alta proporción del tiempo total de observación que los individuos pasaron en el llamado “punto ciego”, que incrementa el puntaje para la denominada conducta “otras”, una posible explicación estriba en la posibilidad de que puede representar la única zona de resguardo/seguridad, pues cuando se acercaba el personal del zoológico, los sujetos se dirigían a dicho lugar. La Hembra I fue la que pasó un mayor tiempo en esa zona, lo que pudiera ser debido tanto a su edad (20 años) como al hecho de encontrarse enferma, pues desde el principio del estudio, se notó que ésta se rascaba con la mano un ojo en repetidas ocasiones; al darle aviso al médico veterinario encargado, dentro de la misma jaula, fue sujeta para revisión y aplicación de medicamentos.

El porcentaje de emisión de conducta agonista fue reducido en comparación con las demás conductas, que es consistente con lo encontrado en estudios previos con el mismo grupo de monos; algunos autores han sugerido que existe una relación entre variables relacionadas con el espacio y la emisión de conductas: a menor espacio, mayor agonismo.³¹⁻³³ En el caso del grupo observado, es posible que, por el número de individuos y su constitución física, el tamaño del encierro resulte suficiente para evitar este

tipo de encuentros de manera frecuente, presentándose el mínimo necesario para mantener una estructura jerárquica particular que permita un acceso diferencial a recursos y conductas afiliativas. Otra posible explicación, que no cuenta con datos en el presente estudio para poder sustentarla, estriba en la utilización de comportamientos llamados “rituales”, que diversas especies utilizan para evadir los efectos perjudiciales de la agresión (i.e. reconciliación, consolación, evitación) lo que permite a los grupos cautivos vivir relativamente en paz en espacios restringidos.^{34,35}

Finalmente, en cuanto a la distribución espacial de conductas, se puede especular que, a diferencia de cómo distribuyen los animales su tiempo en determinadas conductas, la forma en que distribuyen su conducta en el espacio sí esté modulada por aspectos relacionados con los factores geocológicos (i.e. objetos, espacios y distribución geográfica). Es decir, los resultados muestran que los sujetos utilizaron más aquellas zonas que contenían estructuras como tarimas, o tubos de pvc colgantes, y las zonas consideradas como de resguardo o protección (i.e. una tabla y una lona que impedían la visibilidad de los monos, cuando éstos accedían a dicho lugar), tanto para descansar, como para moverse e incluso comer.

Hallazgos similares han sido descritos en otras especies de primates; por ejemplo, en gorilas se ha observado una preferencia por objetos como árboles y rocas,^{36,37} así como pasar tiempo cerca de estructuras como edificios, lo que dificulta su visibilidad ante los espectadores.³⁸ En un estudio que investigó las preferencias de los gorilas durante 4 años en un zoológico de Atlanta, se descubrió que la calidad del espacio parecía ser más importante que la cantidad, ya que los sujetos pasaron el 50% de su tiempo en menos del 15% del espacio total de la exhibición, y ese espacio correspondía a aquel cercano a edificios.³⁹

En chimpancés,⁴⁰ se observó que hembras en exhibición en una isla de un zoológico mostraron preferencia por aquellas zonas en

las que se encontraban objetos o donde estaba localizado el punto ciego, que al igual que en el estudio actual, podría tener una función de zona de resguardo.

En lo individual, y respecto de la distribución espacial, en el presente estudio se pudo observar que el macho pasó un mayor tiempo en las zonas denominadas como cercanas. Observaciones similares sobre este mismo individuo han sido previamente reportadas.^{11,22} El macho, en presencia de visitantes, solía mostrar una ubicación regular en las zonas cercanas, lo que llevó a concluir que los espectadores podrían estar fungiendo como un estímulo relevante para la distribución espacial de su conducta; sin embargo, en el estudio actual, el macho siguió utilizando las zonas cercanas en ausencia de espectadores. Al respecto, se puede proponer varias explicaciones probables; la primera es que los visitantes no eran la variable funcionalmente relevante para esta conducta en el macho, o que pudieran existir otras variables relevantes no identificadas aún.

Otra posibilidad, que incluso apoyaría las conclusiones de los trabajos previos, sería considerar que la presencia del investigador fungió como un “espectador”, o bien los propios trabajadores del zoológico, lo que posibilitó que el macho siguiera presentando con una frecuencia similar esa conducta en su presencia de individuos de otra especie, quizá con una función relacionada con la territorialidad. De acuerdo con la propuesta de Ortiz,¹⁹ aspectos relacionados con factores de interacción intra e interespecífica pueden resultar fundamentales como eventos críticos (i.e. salientes) para que se estructuren ciertos patrones conductuales (i.e. tipo y distribución espacio-temporal) en situaciones particulares para individuos específicos. Esta explicación parece factible sobre todo porque, si bien el ambiente (i.e. factores geofísicos y geocológicos) para los individuos del grupo estudiado se modifica de manera constante, aspectos relacionados con factores de interacción son más “permanentes”, pues la composición del grupo se ha mantenido más constante a pesar de los cambios de encierro.

Evidentemente no es posible determinar cuál de estas hipótesis es la más plausible, lo que enfatiza la necesidad de seguir realizando estudios, que incluso en la medida de lo posible puedan ser experimentales, con el objetivo de poder manipular distintos factores geocológicos y de interacción no sólo en el grupo de estudio actual, sino en otros grupos de la misma especie y en otras especies, lo que finalmente permitirá tener mayor claridad del efecto de dichos factores sobre la emisión y distribución espacio-temporal de patrones conductuales.

5. Agradecimientos

Los autores del presente trabajo desean agradecer a las autoridades y trabajadores del zoológico Guadalajara por sus atenciones y disponibilidad, sin cuya ayuda hubiera sido imposible la realización de este estudio.

El presente trabajo se realizó como parte de las actividades del segundo autor como estudiante de la Maestría en Ciencia del Comportamiento con orientación en Análisis de la Conducta (PNPC 001999) adscrito al laboratorio "Comportamiento animal en libertad y cautiverio" dirigido por el Dr. Gerardo Ortiz en el Centro de Estudios e Investigaciones en Comportamiento-CUCBA de la Universidad de Guadalajara.

6. Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflictos de intereses.

7. Referencias

1. Jensen P. *The Ethology of Domesticated Animal: An Introductory Text*. CABI Publishing, United Kingdom 2002.
2. Nowell K, Jackson P. Status survey and conservation action plan: Wild cats. IUCN 1996: 384.
2. Forthman DL, Ogden JJ. The role of applied behavior analysis in zoo

management: today and tomorrow. *J Appl Behav Anal* 1992 25 (3): 647-652.

4. Kohn B. Zoo animal welfare. *Revue Scientifique et Technique* 1994 13(1): 233-245.
5. Videan EN, Fritz J, Murphy J. Development of guidelines for assessing obesity in captive chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Zoo Biol* 2007 26(2): 93-104.
6. Mallapur A, Choudhury BC. Behavioral Abnormalities in Captive Nonhuman Primates. *J Appl Anim Welf Sci* 2003 6 (4): 275-284.
7. Hosey GR. How does the zoo environment affect the behaviour of captive primates? *Appl Anim Behav Sci* 2005 90 (2): 107-129.
8. Kohler IV, Preston SH, Lackey LB. Comparative mortality levels among selected species of captive animals. *Demogr Res* 2006 15 (14): 413-434.
9. Mason GJ. Species differences in responses to captivity: stress, welfare and the comparative method. *Trends Ecol Evol* 2010 25 (12): 713-721.
10. Morgan KN, Tromborg CT. Sources of stress in captivity. *Appl Anim Behav Sci* 2007 102(3): 262-302.
- 11 Ortiz G, Cabrera F. Papel de los espectadores en la expresión y distribución espacial de patrones conductuales en monos vervet en cautiverio: un estudio piloto. *Enseñanza e Investigación en Psicología* 2002 7: 375-392.
12. Carlstead K, Shepherdson D. Effects of environmental enrichment on reproduction. *Zoo Biol* 1994 13(5): 447-458.
13. Shapiro ME, Shapiro HG, Ehmke EE. Behavioral responses of three lemur species to different food enrichment devices, *Zoo Biol* 2018 37(3): 146-155.

14. Maple T, Perdue BM. Environmental enrichment. En Maple T & BM Perdue, Animal welfare. Springer 2013: 95-117.
15. McPhee ME, Carlstead K. The importance of maintaining natural behaviors in captive mammals. En Kleiman DG, Thompson KV & CK Baer, Wild mammals in captivity: Principles and techniques for zoo management. University of Chicago Press 2010: 303-313.
16. Tinbergen N. On aims and methods of ethology. *Z Tierpsychol* 1963 20: 410-433.
17. Hinde RA. Ethology and Attachment Theory. En: Grossmann KE, Grossmann K and E Waters, Attachment from Infancy to Adulthood, the major longitudinal study. The Guilford Press 2005 1-12.
18. Kantor JR. Principles of Psychology Vol. I. Principia Press, Bloomington (IN) 1924.
19. Ortiz G. Classification, Identification, and Manipulation of Relevant Factors for Adaptation and Behavioural Adjustment from a Psychological Point of View. *Psychology* 2014 5(13): 1517-1526.
20. Ortiz G, Reyes-Domínguez A. Distribución espacio temporal de patrones conductuales de monos araña (*Ateles geoffroyi yucatanensis*) en cautiverio. En: Gama Capillo L, Pozo-Montuy G, Contreras-Sánchez WM y ST Arriaga-Weiss. Perspectivas en primatología mexicana. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. 2011: 145-164.
21. Ortiz G. Afluencia de visitantes, zona del encierro y emisión de conductas afiliativas y agonísticas en monos vervet (*Cercopithecus aethiops pygerythrus*) en cautiverio en el zoológico. *Psicología y Educación* 2012 6(11): 56-71.
22. Ortiz G, Cañedo E, Rosario C. Expression and Distribution of Behavioral Patterns in Captive Vervet Monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *Proc ABMA* 2006: 123-127.
23. Ortiz G, Jonsson G, Del Toro AL. Identification and description of behaviours and domination patterns in captive vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops pygerythrus*) during feeding time. En: Magnusson MS, Burgoon JK and M Casarrubea, Discovering Hidden Temporal Patterns in Behavior and Interaction - T- Pattern Detection and Analysis with THEME. Springer 2016: 279-293.
24. Partida-Martínez JC. Análisis conductual de dos tropas de mono aullador negro (*Alouatta pigra*) en condición de libertad. Tesis de Maestría Universidad de Guadalajara 2017.
25. Barrett AS. Spacial and temporal patterns in resource dispersion and the structure of range use and co-existence in a social omnivore *chlorocebus aethiops*. Tesis doctoral Universidad de Sudáfrica 2009.
26. Altmann J. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 1974 49 (3): 227-267.
27. Carrera-Sánchez E. Descripción del comportamiento de un grupo de mono aullador. *La Ciencia y el Hombre* 1994 18: 127-149.
28. Wilson SF. Environmental influences on the activity of captive apes. *Zoo Biol* 1982 1(3): 201-209.
29. Perkins LA. Variables that influence the activity of captive orangutans. *Zoo Biol* 1992 11(3): 177-186.
30. Neal-Webb SJ, Hau J, Schapiro SJ. Captive chimpanzee (*Pan troglodytes*) behavior as a function of space per animal and enclosure type. *Am J Primatol* 2018 80: e22749.
31. Sannen A, Elsacker LV, Eens M. Effect of Spatial Crowding on Aggressive Behavior in a Bonobo Colony, *Zoo Biol* 2004 23(5): 383-395.

32. Southwick CH. An experimental study of intragroup agonistic behavior in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*), *Behaviour* 1967 28(1): 182–209.
33. Alexander BK, Roth EM. The effects of acute crowding on aggressive behavior of Japanese monkeys. *Behaviour* 1971 39 (2): 73-90.
34. De Waal F. The myth of a simple relation between space and aggression in captive primates. *Zoo Biol* 8 1989: 141–148.
35. De Waal, F. Primates--A natural heritage of conflict resolution. *Science* 2000 289: 586-590.
36. Ogden JJ, Finlay TW, Maple TL. Gorilla adaptations to naturalistic environments. *Zoo Biol* 1990 9(2): 107-121.
37. Ogden JJ, Lindburg DG, Maple TL. Preferences for structural and environmental features in captive lowland gorillas. *Zoo Biol* 1993 12(4): 381-395.
38. Stoinski TS, Hoff MP, Maple TL. The effect of structural preferences, temperature, and social factors on visibility in western lowland gorillas (*Gorilla G. Gorilla*). *Environ Behav* 2002 34(4): 493-507.
39. Stoinski TS, Hoff MP, Maple TL. Habitat use and structural preferences of captive western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*): effects of environmental and social variables. *Int J Primatol* 2001 22(3): 431-447.
40. Bettinger T, Wallis J, Carter T. Spatial selection in captive adult female chimpanzees. *Zoo Biol* 1994 13 (2): 167-176.